

文章编号:1000-5641(2010)03-0026-13

# 浙江天童受损常绿阔叶林实验 生态学研究(VI): 不同干扰下植被恢复初期主要优势种叶性状及其生态适应

康敏明<sup>1</sup>, 张奇平<sup>1</sup>, 杜璟<sup>1</sup>, 沈沉沉<sup>1</sup>, 达良俊<sup>1,3</sup>

1. 华东师范大学 环境科学系, 上海 200062;
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;
3. 华东师范大学 上海市城市化生态过程与生态恢复重点实验室, 上海 200062)

**摘要:** 以浙江天童国家森林公园人工模拟受损常绿阔叶林样地为研究地点, 分析了不同干扰下(择伐大树、清理下木、皆伐、皆伐及去除表土层)植被恢复初期5种主要优势树种最大净光合速率( $A_{max}$ , net photosynthesis based on area)、比叶面积(SLA, specific leaf area)和叶片氮、磷含量(N, P, leaf nitrogen and phosphor concentration)等叶性状, 以期揭示不同树种对干扰的生态适应性。结果表明:(1)干扰后光照强度的增加导致叶片SLA降低,  $A_{max}$ 和叶N含量增加;(2)表土层的去除使得土壤磷有效性的减少, 从而导致叶P含量的下降, 但对 $A_{max}$ 的影响较小;(3)高 $A_{max}$ , SLA以及叶N, P含量的落叶树种山鸡椒(*Litsea cubeba*)具有很强的资源获取能力和高的生产力, 从而在植被恢复早期占据竞争优势。木荷(*Schima superba*)叶N, P含量最低, 但在不同干扰下 $A_{max}$ 都高于其他常绿树种, 且与叶N含量之间存在具有显著正相关性。干扰样地中石栎(*Lithocarpus glaber*)叶N含量较对照显著增加, 并维持在较高水平, 与 $A_{max}$ 存在显著正相关性, 且其叶片抵御强光伤害的能力较强。米槠(*Castanopsis carlesii*)的 $A_{max}$ , SLA, 叶N, P含量均为中等水平, 其 $A_{max}$ 和SLA对环境具有较强的可塑性, 但叶N含量在各样地中较为稳定。栲树(*Castanopsis fargesii*)的叶性状可塑性较差,  $A_{max}$ 小, 且利用高光强的能力弱。

**关键词:** 常绿阔叶林; 恢复; 最大光合速率; 比叶面积; 叶氮磷含量

**中图分类号:** Q948 **文献标识码:** A

## Experimental ecology research on destroyed evergreen broad-leaved forests in TNFP, Zhejiang (VI): Leaf traits and ecological adaptation of five main dominant species during the early stage of restoration after different disturbances

KANG Min-ming<sup>1</sup>, ZHANG Qi-ping<sup>1</sup>, DU Jing<sup>1</sup>,

收稿日期:2009-06

基金项目:华东师范大学“211工程”三期重点学科建设子项目;宁波市科技局项目(2007C10059);杭州市科技发展计划(20081433B05)

第一作者:康敏明,女,博士研究生. E-mail:minmingkang@163.com.

通讯作者:达良俊,男,教授,博士生导师,研究方向为城市生态学和植被生态学. E-mail:dalj@sh163.net.

SHEN Chen-chen<sup>1</sup>, DA Liang-jun<sup>1,3</sup>

(1. Department of Environment Science, East China Normal University, Shanghai 200062, China;

2. Tiantong Forest Ecosystem National Research Station, Ningbo Zhejiang 315114, China;

3. Shanghai Key Laboratory for Ecology of Urbanization Process and  
Eco-restoration, East China Normal University, Shanghai 200062, China)

**Abstract:** The maximum of net photosynthesis based on area (Amax), specific leaf area (SLA), and leaf nitrogen and phosphor concentration (N, P) of 5 main dominant species under 4 different degradation plots (removing trees,  $H > 8$  m; removing trees,  $H < 8$  m; removing all above-ground plant; removing all above-ground plant and 0-10 cm depth surface soil) were studied in Tiantong National Forest Park, Zhejiang province, China. The main results as follows. (1) Amax increased and SLA decreased along disturbance levels. (2) The low content of soil available P in plot III (removing all above-ground plant and 0-10 cm depth surface soil) caused the significant declining of leaf P concentration. (3) Different main woody species owned different ecological adaptation to disturbance. Deciduous *Litsea cubeba* grew fast and dominated at the early stage of restoration with higher Amax, SLA, leaf N and P concentration. *Schima superba* had low leaf N and P concentration, while its Amax was high and had significant positive relationship with Amax. *Lithocarpus glaber* had high leaf N concentration in degradation plots, which maintained at higher degree and was related positive with Amax significantly, and had high ability of defending leaf against high light. *Castanopsis carlesii* had medium Amax, SLA, leaf N and P concentration; its Amax and SLA had high plasticity, while leaf N concentration was steady. *Castanopsis fargesii* had low Amax and ability of the utilization of high light.

**Key words:** evergreen broad-leaved forest; restoration; the maximum of net photosynthesis based on area; specific leaf area; leaf nitrogen and phosphor concentration

## 0 引 言

叶片是植物进行光合作用的主要器官,叶片性状特征直接影响到植物的基本行为和功能<sup>[1]</sup>,与植物的生长对策以及植物利用资源的能力紧密联系<sup>[2]</sup>.叶性状不仅能够反映植物与气候和地理空间变异等自然环境之间的关系,也可以反映植物与干扰环境之间的关系,如火灾、放牧、砍伐、生物入侵和土地利用等<sup>[3-5]</sup>.尤其是叶片的光合速率、比叶面积、干物质量和叶片氮、磷含量等性状,共同体现了植物在与环境适应过程中,为获取最大碳收益所采取的生存适应策略<sup>[6-8]</sup>.

由于人类干扰,中国东部常绿阔叶林遭到很大程度的破坏,对植被退化和恢复已进行了大量系统的研究<sup>[9]</sup>,但对植物叶性状与干扰环境之间的关系的研究较少.只见闫恩荣等<sup>[10, 11]</sup>对常绿阔叶林退化过程中主要优势种的养分利用策略的研究,以及卢训令<sup>[12]</sup>对不同干扰程度下,常绿阔叶林恢复初期主要优势种幼苗幼树光合生理生态特性研究.为此,本文以浙江天童不同受损程度常绿阔叶林恢复样地为研究地点,以恢复初期5种主要优势种为对象,通过分析它们叶片的光合速率、比叶面积以及叶氮、磷含量,揭示不同干扰程度与不同树种叶性状之间的关系.我们推测,不同干扰程度会对植物叶性状产生不同程度的影响;而不同的物种可能采取不同的生存策略来适应外界环境的改变,以维持生存以及在群落中

的重要地位.

## 1 材料与方法

### 1.1 研究地概况

研究区所在的天童国家森林公园位于浙江省宁波市鄞县东南部,地理位置  $29^{\circ}48' N$ ,  $121^{\circ}47' E$ ,属亚热带季风气候,森林植被保存良好,是浙江省东部丘陵地区地带性植被类型的代表性地段.该地区详细的植被特征和自然条件已有文献报道,此处不再赘述<sup>[13,14]</sup>.

### 1.2 样地概况和研究树种

本研究地点位于天童放羊山东南坡,地理位置为  $29^{\circ}48'14.6'' N$ ,  $121^{\circ}47'17.6'' E$ ,海拔高度 260 m,坡度  $25^{\circ}\sim 30^{\circ}$ .为进行常绿阔叶林恢复生态学的研究,于 2003 年 10 月选取了以木荷(*Schima superba*)、米槠(*Castanopsis carlesii*)和石栎(*Lithocarpus glaber*)等为优势物种的 5 个面积为  $20\text{ m}\times 20\text{ m}$  永久样地,对其中 4 个样地进行了采伐,以模拟常绿阔叶林不同受损程度<sup>[15]</sup>.如图 1 所示,其处理方式分别为:样地 I,择伐大树( $>8\text{ m}$ );样地 II,清除地上植物,保留枯枝落叶层;样地 III,清除地上全部植物,并清除枯枝落叶层和表土层( $0\sim 10\text{ cm}$ );样地 IV,清除灌木层( $<8\text{ m}$ )和草本层,保留大树;样地 V 为对照样地,无任何处理方式.各干扰样地在采伐时均保留大树伐桩.

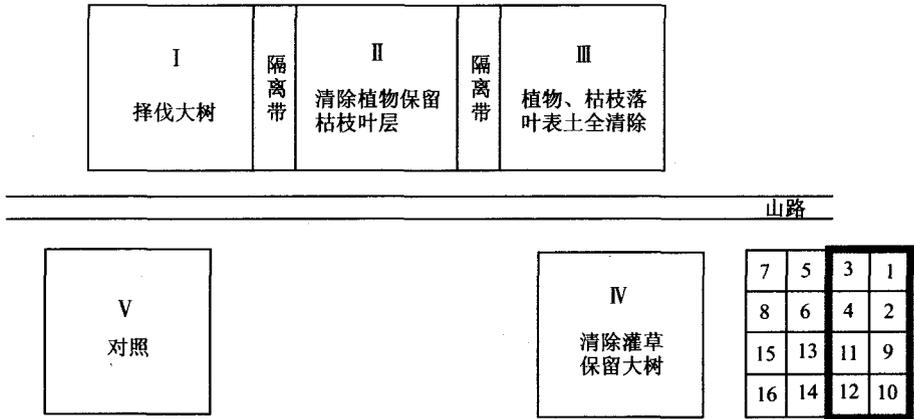


图 1 样地设置示意图

Fig. 1 The distribution of the experimental plots

注: I, II, III, IV, V 号样地均又被划分为 16 个网格,其编号如图,框内所示为自然恢复样格

本研究以各干扰样地自然恢复初期 5 个主要优势种:山鸡椒(*Litsea cubeba*)、木荷、石栎、米槠和栲树(*Castanopsis fargesii*)为研究对象.其中山鸡椒为演替前期主要的落叶先锋树种.木荷广泛分布于各演替阶段,除了在演替早期和后期,在各演替阶段均可成为优势物种之一.石栎分布于各演替阶段,是演替中后期常见伴生种.米槠和栲树是本地区植被演替顶级种.

### 1.3 实验方法

#### 1.3.1 叶性状

样品的采集 2008 年 8 月,在各样地中选取山鸡椒(*Litsea cubeba*)、木荷、石栎、米槠和栲树幼树各 3~6 个植株,取当年生顶端向阳健康叶片 3~5 片.

最大净光合速率测定 选择天气晴好的上午(9:00-12:00),利用 LI-6400 型便携式光

合仪,测定饱和光强( $1\ 500\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )下植物叶片最大净光合速率( $A_{\text{max}}$ , net photosynthesis based on area). 测定前先使用红蓝光源,按  $500, 700, 1\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  的光强梯度对植物叶片进行诱导. 叶片温度控制在  $30\ ^\circ\text{C}$ ; 大气  $\text{CO}_2$  浓度为  $370\sim 445\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ .

**比叶面积(SLA, specific leaf area)的测定** 将摘取的叶片放入封口袋中带回实验室,吸去叶片表面水分,用扫描仪扫描,得到叶面积( $\text{mm}^2$ ),称鲜重. 后将叶片置于烘箱,  $105\ ^\circ\text{C}$  杀青  $10\ \text{min}$  左右,之后在  $60\ ^\circ\text{C}$  条件下烘干(约  $72\ \text{h}$ )至恒重,称干重,粉碎,过筛,装袋待测定叶片 N, P 含量. 比叶面积(SLA)由叶面积除以叶片干重求得.

**叶氮磷含量(N, P, leaf nitrogen and phosphor concentration)的测定** 采用标准凯氏法进行消解,使用流动注射分析仪(SKLAR, 荷兰生产)测定叶片 N, P 含量.

### 1.3.2 光照和土壤养分

利用 Dual Radiation Meter(Model DRM-FQ)监测各样地  $1.5\ \text{m}$  以及样地 IV 和 V 中  $8\ \text{m}$  处有效光量子.

2008年6月,在每个样地中采集  $0\sim 20\ \text{cm}$  土样3个,共获15个土样,编号后装入封口袋,带回. 测定全氮、全磷、碱解氮和速效磷含量. 具体方法原理参考文献[16].

### 1.4 数据处理

利用 SAS 8.0 软件,对同样地同一树种,以及同一样地中不同树种之间的叶性状进行方差分析,之后采用 Duncan 检验进行各水平均值的多重比较. 对不满足正态分布和方差齐性的数据进行 Log 转换,对仍不满足条件的数据进行秩转换后再分析. 并对叶性状各指标之间进行相关性分析.

## 2 结果与分析

### 2.1 光照及土壤条件

干扰样地光照条件较对照大为改善(见图2). 样地 I(择伐大树)、II(皆伐)、III(皆伐及去表土)中,林冠上层光照条件充足,但样地 I(择伐大树)由于原有灌木层的保留,植被恢复快,植株密度大,郁闭度高,  $1.5\ \text{m}$  的光照条件较差. 样地 IV(清理下木层)虽然保留了乔木层,但由于灌木层的去除,林下光照通透性好.

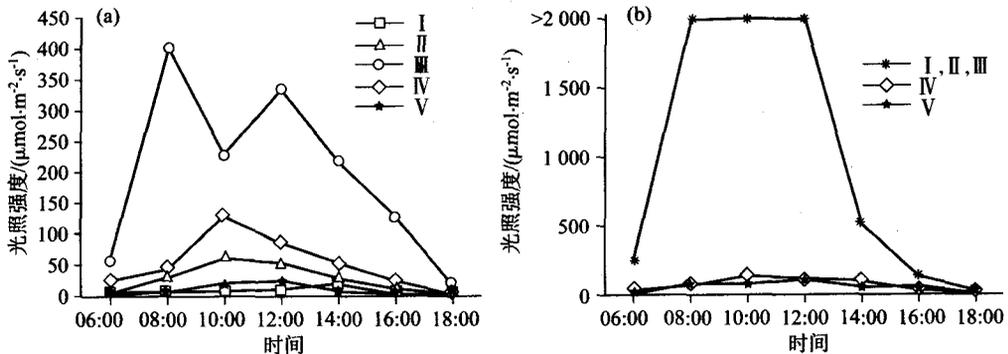


图2 不同高度光照条件:(a)  $1.5\ \text{m}$  处光照条件;(b)  $8\ \text{m}$  处光照条件

Fig. 2 Light condition at different heights: (a) Light condition at  $1.5\ \text{m}$ ; (b) Light condition at  $8\ \text{m}$

干扰对土壤氮含量的影响较小(见图3),各样地间无显著差异( $P>0.05$ ). 其中样地 III(皆

伐及去表土)土壤全氮和碱解氮含量较低.但各样地间土壤磷含量存在显著差异( $P<0.05$ ).样地I(择伐大树)、II(皆伐)、III(皆伐及去表土)中土壤全磷和速效磷含量较对照大幅度下降,尤其是样地III(皆伐及去表土)速效磷含量仅为对照的41.2%,土壤磷的有效性显著降低.

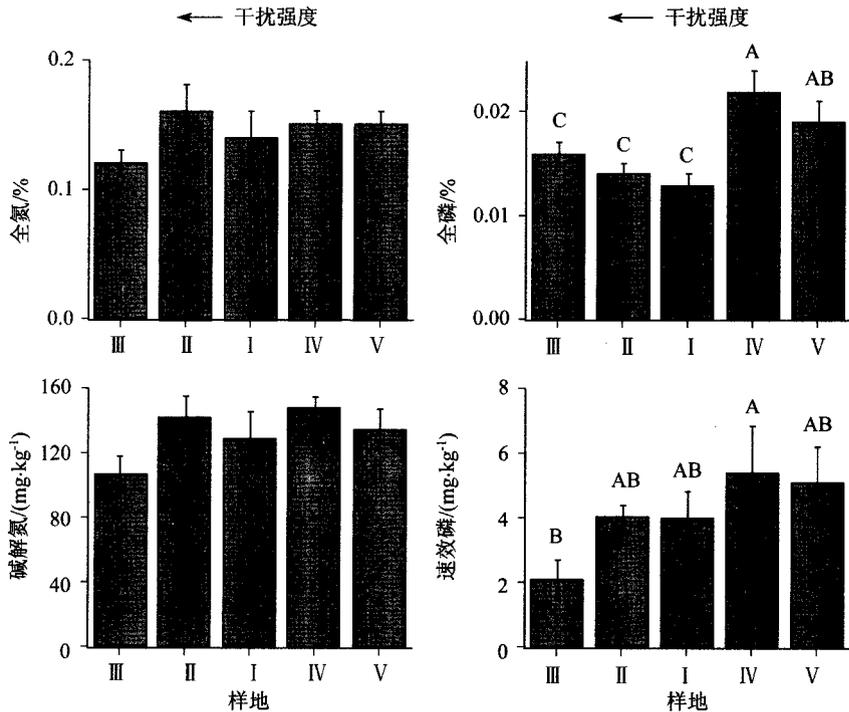


图3 土壤氮、磷养分含量

Fig. 3 Soil nutrient content of N, P

注: 图中数值为平均值±标准误差; 字母表示多重比较的结果, 不同字母间存在显著差异( $P<0.05$ )

## 2.2 叶性状沿干扰梯度的变化

由图4可知, 每个树种的  $A_{max}$ , SLA, N, P 在各样地间均存在显著差异( $P<0.05$ ), 即不同干扰程度对各树种叶性状具有较大影响. 除样地I(择伐大树)中栲树的  $A_{max}$  外, 干扰样地中木荷、米槠和栲树的  $A_{max}$ , N 均不同程度高于对照, SLA 则较对照有所下降, 并随干扰程度的增加, 与对照差异增大. 其中, 样地III(皆伐及去表土)的  $A_{max}$ , N 最高, SLA 最低, 与对照存在显著差异, 而样地IV(清理下木层)与对照无差异或差异较小, 样地I(择伐大树)、II(皆伐)介于样地III(皆伐及去表土)与样地IV(清理下木层)之间. 叶P含量在各样地间的变化没有明显规律性.

## 2.3 不同树种间叶性状的比较

除对照样地的  $A_{max}$  外, 同一样地中, 不同树种之间的  $A_{max}$ , SLA, N, P 差异均达到极显著水平( $P<0.01$ , 见图4). 各样地落叶树种山鸡椒的  $A_{max}$ , SLA 和 N 均显著高于常绿树种( $P<0.05$ ). 山鸡椒叶P含量在样地III(皆伐及去表土)中显著高于常绿树种, 在样地I(择伐大树)、II(皆伐)、IV(清理下木层)中与常绿树种的差异较小.

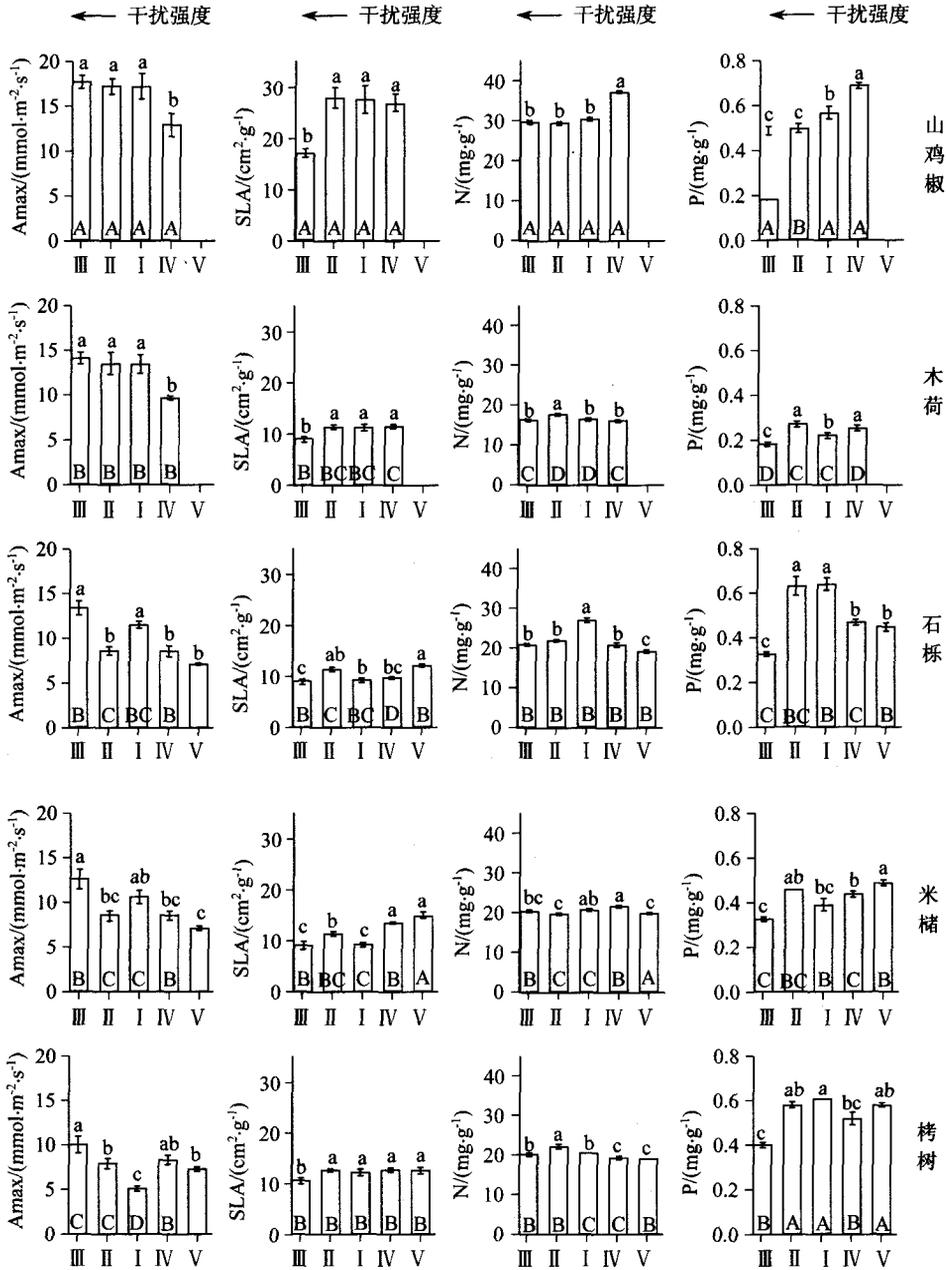


图4 不同干扰下五种主要优势种的最大净光合速率(Amax)、比叶面积(SLA)以及叶片氮磷含量(N,P)

Fig. 4 Amax, SLA, N, P of five main dominant species under different disturbance

注: 图中数值为平均值 ± 标准误差, 对不同样地同一树种的相同指标间的差异进行了检验, 如图中小写字母所示, 不同字母表示差异显著 (P < 0.05); 同时对同一样地不同树种相同指标间的差异进行了检验, 如图中大写字母所示, 不同字母表示差异显著 (P < 0.05)

各常绿树种叶性状之间的差异较小。在各干扰样地中, 木荷的 Amax 较其他常绿树种高, 栲树最低; 而木荷叶 N 和 P 含量较低, 石栎较高。对照样地中, SLA, N 和 P 均以米槎最高。不同树种叶性状之间的差异随干扰程度的不同而异。除样地 IV (清理下木层) 中叶 N

含量差异最大外(CV = 35.7%),其余不同树种叶性状间差异均以样地 I (择伐大树)最大(24.4%~55.6%);SLA 以样地 III (皆伐及去表土)差异最小(CV = 32.04%),P 以样地 II (皆伐)差异最小(CV = 28.5%),Amax 以样地 IV (清理下木层)差异最小(CV = 20%)。

## 2.4 叶性状之间的相关性

就所有树种而言(见表 1),Amax 与 SLA,N 成显著正相关( $P < 0.05$ ),即植物叶片 SLA 越大,N 含量越高,则 Amax 越大;SLA 与 N 之间为极显著正相关( $P < 0.01$ ),与 P 之间为显著正相关( $P < 0.05$ );N 与 P 之间存在极显著正相关( $P < 0.01$ )。

而对各个树种而言(见表 1),其叶性状之间的关系则有所不同.各树种 Amax 与 SLA 均具有负相关,其中石栎、米楮的 Amax 与 SLA 之间为极显著负相关( $P < 0.01$ ),山鸡椒的 Amax 和 SLA 呈显著负相关( $P < 0.05$ ),而木荷和栲树的 Amax 与 SLA 之间相关性不显著( $P > 0.05$ ).除山鸡椒的 Amax 与 N 为极显著负相关( $P < 0.01$ )外,其他树种的 Amax 与 N 之间均为正相关.其中木荷和石栎达到显著水平( $P < 0.05$ ),米楮和栲树未达到显著水平( $P > 0.05$ ).山鸡椒和米楮的 Amax 与 P 之间具有极显著负相关( $P < 0.01$ ),而其他树种的 Amax 与 P 相关性不显著( $P > 0.05$ ).本研究中,各树种的 SLA 与 N 之间相关性不显著( $P > 0.05$ ).木荷和米楮的 SLA 与 P 的正相关性分别达到显著( $P < 0.05$ )和极显著水平( $P < 0.01$ ),其他树种无显著相关性( $P > 0.05$ ).山鸡椒和石栎的 N 与 P 之间存在极显著正相关性( $P < 0.01$ ),其他树种相关性不显著( $P > 0.05$ )。

表 1 各树种叶性状之间的相关性

Tab. 1 The relationship between leaf traits

	(a)所有树种			(b)山鸡椒			(c)木荷		
	SLA	N	P	SLA	N	P	SLA	N	P
Amax	0.53*	0.45*	-0.21	-0.70*	-0.78**	-0.74**	-0.29	0.69*	0.10
SLA	-	0.82**	0.46*	-	0.24	0.34	-	0.12	0.66*
N	-	-	0.71**	-	-	0.94**	-	-	0.54
	(d)石栎			(e)米楮			(f)栲树		
	SLA	N	P	SLA	N	P	SLA	N	P
Amax	-0.76**	0.60*	0.08	-0.86**	0.23	-0.66**	-0.37	0.17	-0.47
SLA	-	-0.16	0.39	-	-0.01	0.60**	-	-0.10	0.37
N	-	-	0.67**	-	-	-0.16	-	-	0.28

注:\*  $P < 0.05$ ,\*\*  $P < 0.01$

## 3 讨 论

### 3.1 不同干扰对植物叶性状的影响

植物叶性状与环境之间存在密切的关系,其中光照和土壤养分是干扰后植被恢复的重要影响因子.植物通过改变自身特性以适应环境,并最大限度地获取资源<sup>[17]</sup>。

本研究中,干扰导致植被不同程度的损伤,使得群落内光照强度增加.为了提高光合效率或有效避免强光的伤害,植物通常采取多种表型以及生理上的调节措施<sup>[18]</sup>.在高光照下,植物将叶中大部分物质用于构建保卫构造或者增加叶肉细胞密度以防止过度失水,具体表现为叶片厚度较大而面积较小,即叶片 SLA 减少<sup>[19]</sup>.虽然叶片 SLA 的降低会增加二氧化碳在叶肉细胞中的扩散阻力,从而降低净光合速率,但充足的光照仍使得 Amax 显著升高;良好的光照条件能增加叶片 N 含量<sup>[20]</sup>,植物将较多的叶 N 投资于电子传递和羧化效率上,

提高光合速率和光合氮利用率<sup>[21,22]</sup>。在样地 I (择伐大树)、II (皆伐)、III (皆伐及去表土) 中,由于光照条件的改善,植物叶片 SLA 较对照样地 V 降低,而  $A_{max}$  和 N 含量增加,山鸡椒、石栎和米槠的 SLA 与  $A_{max}$  之间具有明显的负相关性。

在样地 IV (清理下木层) 和样地 V (对照) 的低光环境下,植物净光合速率下降。为使碳收获最大化,植物常形成大而薄的叶片,即叶片 SLA 增大,以增加光能捕获面积<sup>[23]</sup>。因此,样地 IV (清理下木层) 与样地 V (对照) 中植物叶片  $A_{max}$  较低,而 SLA 较高。而样地 IV (清理下木层) 中灌木层的去除,光照条件的改善也在一定程度上提高了叶片  $A_{max}$ 。一般而言,很多种类的植物  $A_{max}$  与叶片 N 含量存在正相关性,在荫蔽环境中,植物叶片 N 含量较低<sup>[22]</sup>,但在本研究中,山鸡椒的结果却与这一观点不一致,具体原因下面再做详细分析。

土壤养分含量的改变直接影响植物叶片养分含量。样地 III (皆伐及去表土) 土壤表层的去除导致土壤养分含量下降,尤其是速效 P 含量大大低于其它样地,使得样地 III (皆伐及去表土) 中各树种叶片 P 含量最低。但样地 III (皆伐及去表土) 中土壤全 N 和碱解氮含量下降幅度较 P 小,这是由于土壤磷素的获得主要来源于岩石的风化和淋溶,速率缓慢,而土壤氮素的获得途径多样,且以植物凋落物为主要归还形式<sup>[24]</sup>。叶 P 含量的缺乏可导致叶绿素含量和蛋白质含量的下降,从而降低光合速率,但和氮缺乏相比,这种影响程度较小<sup>[25]</sup>。因此,样地 III (皆伐及去表土) 中植物  $A_{max}$  并未降低,反而因为良好的光照条件等原因而显著高于其他样地,故使得本研究中存在  $A_{max}$  与 P 负相关的现象,这也说明土壤磷素含量的下降目前并未对植物光合作用产生影响。样地 I (择伐大树) 和 II (皆伐) 中可能由于植被恢复较快,植物对土壤磷素吸收较多,土壤磷素含量较样地 V (对照) 下降,但植物叶片 P 含量并未减少,石栎反而显著增加。在本地区其他研究中同样存在植物叶 P 含量变化趋势与土壤磷含量变化不一致的现象<sup>[24,26]</sup>,其具体原因需要进一步的研究。

整体而言,随着干扰程度的增加,植物叶性状与对照之间的差异也增加。样地 III (皆伐及去表土) 干扰最为严重,光照最强,土壤养分下降,导致叶性状与对照间差异最大。样地 IV (清理下木层) 干扰程度最小,叶性状与对照间差异也最小。样地 I (择伐大树) 和 II (皆伐) 则介于两者之间。

### 3.2 不同树种对干扰的生态适应策略

由于植物自身特性的差异,不同树种对外界干扰的响应策略也不尽相同。具有较高 SLA 的树种,其叶内二氧化碳扩散阻力较小;且 N 含量高,投资在光合器官中的 N 也较多,光合器官同化二氧化碳的速率也明显高于 SLA 较低的树种<sup>[1]</sup>。在本研究中,演替先锋落叶树种山鸡椒,其 SLA,  $A_{max}$  以及 N, P 含量显著高于常绿树种,表现出很强的资源获取能力,以保证迅速生长,在短时间内通过高效的光合速率合成足够的有机碳来补偿建叶的消耗,并在植被恢复早期占据竞争优势。

在光强较弱的样地 IV (清理下木层) 中,山鸡椒叶 N 含量不但没有较光照条件良好的其他干扰样地下降,反而显著升高。赵平等<sup>[22]</sup>对欧洲 3 种常见落叶幼苗,以及王辉等<sup>[27]</sup>对热带两种先锋种不同光照条件下叶片氮、磷含量研究中同样发现,低光照环境下植物叶片养分含量高于高光照环境。低光照下山鸡椒叶 N 含量提高的原因可能有以下三方面:(1) 低光照条件下,光合速率下降致使碳水化合物积累少,叶片生物量下降,从而以每单位干物质计算的 N 含量必然会增加;(2) 植物在正常 N 营养供应下,所吸收的硝酸盐在叶片中的还原作用需要同光合作用竞争还原剂(如 NADPH 和 NADH)和能量供体(如 ATP),低光照条件下

生长的植物光合速率有所减弱,使得硝酸盐的还原得益,叶片的 N 含量自然会升高<sup>[22]</sup>; (3) 低光照环境限制了植株营养生长,导致营养物质在组织体内积累<sup>[27]</sup>. 本研究中常绿树种可能由于光合速率较低,样地Ⅳ(清理下木层)中其叶片 N 含量并未高于其他干扰样地. 然而,虽然样地Ⅳ(清理下木层)中山鸡椒叶 N 含量升高,但  $A_{max}$  较其他干扰样地下降. 荫蔽环境中叶 N 含量与  $A_{max}$  不成正相关性的原因可能是: (1) 低光照条件下,植物趋向于将 N 分配于叶绿素和类囊体,提高光能的捕获,但单位叶绿素的电子传递能力却下降,因而限制了光合速率的提高<sup>[21,22]</sup>; (2) 高 N 叶片比低 N 叶片具有更高的暗呼吸,需要消耗更多的碳<sup>[28]</sup>. 因此,低光照条件下,即使叶 N 含量增加,但对提高植物叶片光合速率的作用却很微弱<sup>[21,22]</sup>.

常绿树种叶片 SLA,  $A_{max}$  以及 N, P 含量较落叶树种低,生长较缓慢. 不同的常绿树种对干扰的响应策略仍然具有差异.

木荷虽然叶 N, P 含量较低,但在不同干扰下  $A_{max}$  都高于其他常绿树种,且与叶 N 含量之间存在显著正相关性(见表 1),表明其具有很高的光合氮利用效率,获取碳的能力很强. 木荷在各演替阶段群落中均表现出较高的日平均光合作用速率<sup>[29]</sup>,并且具有很大的可塑性<sup>[24,30,31]</sup>,从而可以在演替各阶段占据重要地位. 然而,在干扰样地中,木荷幼树均以萌生植株的形式存在,实生植株生长缓慢,可能是因为木荷幼苗叶片数量较少,虽然单位面积光合速率高,但总体的光合速率较低,无法满足植株迅速生长的需要;而萌生植株依靠原有的、储存有大量营养库的地下器官,为自身快速生长提供充足的养分<sup>[32]</sup>. 在样地Ⅴ(对照)中,木荷多以实生幼苗的形式存在,而缺乏幼树,这是因为木荷在生长早期具有很强的耐荫性,生长速率缓慢,可长时间忍耐低光照环境<sup>[31]</sup>.

石栎对于干扰环境表现出较大的可塑性,尤其是 N. 样地Ⅰ(择伐大树)和Ⅱ(皆伐)中叶 P 含量则较对照显著增加,并维持在较高水平,高于其他常绿树种. 石栎为中生偏阳的树种,具有较大的生态幅,其光补偿点处于中等<sup>[33]</sup>,从而可以在不同光环境下保持较快速的生长. 在本研究中,石栎的  $A_{max}$  为中等水平,且与叶 N 含量存在显著正相关性. 石栎不仅将 N 投资于光合系统以维持自身生长,还将很大部分投资于叶片防御系统的构建,形成较厚的蜡和角质层,以及叶背面排列紧密的灰白色圆锥形毛状体,这既可阻止水份蒸腾,提高保水能力,又可反射热辐射,降低叶温;具有很强的自我保护机制,从而使其能适应比较干旱的环境<sup>[34]</sup>. 且石栎叶片 SLA 对环境的可塑性也很强,在干扰样地中,SLA 显著下降. 因此,石栎在退化常绿阔叶林各阶段群落中均存在,与木荷和栲树等优势种共存,且能生长良好<sup>[33]</sup>.

米槠的  $A_{max}$ , SLA 和叶片 N, P 含量均为中等水平,且其  $A_{max}$  和 SLA 对环境具有较强的可塑性. 而米槠叶片 N 含量在多样地中较为稳定,因此,其  $A_{max}$  与 N 之间相关性不显著. 且由于其枝繁叶茂,具有较大的叶面积指数,使得整体光合生产能力较强,从而具有高的生长速率,成为各干扰样地中的重要优势种.

总体而言,栲树的叶性状较为稳定,可塑性较差. 在干扰条件下,其 SLA 和叶 N 含量变化较小. 另外,栲树  $A_{max}$  小,光合生产力低,且利用高光强的能力差,在光照最为充足的样地Ⅲ中其  $A_{max}$  仅比对照增加 37.1%,而石栎和米槠比对照分别提高 89.5%和 76.1%. 除样地Ⅲ外,栲树均位于林冠下层,尤其在样地Ⅰ中,由于生长速率慢,受压于米槠、石栎植株之间和冠层之下,其生长状态不佳,导致  $A_{max}$  大幅度下降,显著低于其他样地. 在恢复近两年时,栲树的光合速率高于米槠<sup>[12]</sup>,然而随着恢复的进行,米槠适应性逐渐增加,光合速率

高于栲树,竞争力增强,占据了群落重要地位;但在林下,如样地Ⅳ与对照样地中,栲树  $A_{max}$  与石栎、米槭无显著差异,这是因为栲树光补偿点低且易受强光胁迫<sup>[29]</sup>。丁圣彦和宋永昌<sup>[29]</sup>认为,栲树在常绿阔叶林的演替过程中是一个中兴优势种,随着演替的进程,群落生境的优化,栲树的各个方面都得到充分的发育,以致在群落演替的后期阶段成为绝对优势种并有能力保持这种优势地位。

栲树和米槭具有相似的耐阴性,为生态等值种(Equivalent species),两者在小尺度(25 m<sup>2</sup>)上强烈排斥。其中米槭表现出对分布地段的广泛适应性,而栲树则分布于条件优越的限制性生境中,水平空间上的分离,使得它们可能分享顶级的地位<sup>[13]</sup>。在本研究区域,可能由于水分条件较差,且历史上多次受到干扰,米槭为主要优势树种,而栲树分布较少<sup>[31]</sup>。生态位上的分离可能也是本研究中栲树竞争力较弱的原因。

由于不同树种对外界环境改变所采取的策略不同以及不同干扰程度所造成的群落环境的不同,使得各样地中物种叶性状间差异也不同。

由于样地Ⅲ(皆伐及去表土)干扰程度最为严重,土壤种子库的丧失以及土壤养分的下降导致植被恢复速率缓慢,样地中植株密度小<sup>[35]</sup>,对资源的竞争小,使得样地Ⅲ中各树种叶性状之间的差异也较小。样地Ⅱ(皆伐)由于保留了土壤表层,植被恢复速率较快,植株密度大于样地Ⅲ<sup>[35]</sup>,树种间对资源的竞争较为激烈,生长快速的树种具有高的  $A_{max}$ ,生长较为缓慢而位于林冠下层的植株  $A_{max}$  较低,SLA 较大,这导致各树种间叶性状具有较大差异。样地Ⅰ(择伐大树)由于灌木层的保留,原有优势种米槭具有最大的竞争力<sup>[35]</sup>,而位于下层的树种生长受到抑制,如栲树,树种间各叶性状差异最大。样地Ⅳ(清理下木层)林下植株密度较小,光照条件均一,各树种的  $A_{max}$  和 SLA 间差异较小,但叶片 N、P 含量差异较大,主要原因是山鸡椒叶片 N、P 含量很高。

#### 4 结 论

干扰导致常绿阔叶林光照和土壤的改变,而这二者又是干扰后植被恢复的重要影响因素。各干扰样地光照条件得到较大的改善,导致植物叶性状发生一系列变化以适应环境,如降低叶片 SLA,形成小而厚的叶片,以防止水份丧失,并增加  $A_{max}$  和叶 N 含量。而样地Ⅲ(皆伐及去表土)中土壤养分的贫瘠,尤其是土壤中磷的有效性减少,导致植物叶片 P 含量显著下降,但对叶片光合作用影响较小。样地Ⅳ(清理下木层)和样地Ⅴ(对照)中光照较弱,植物光合作用下降,但通过增加叶片 SLA,形成大而薄的叶片,以扩大光能捕获面积。就所有树种而言, $A_{max}$  与 SLA、N 成显著正相关( $P < 0.05$ );SLA 与 N 之间为极显著正相关( $P < 0.01$ ),与 P 之间为显著正相关( $P < 0.05$ );N 与 P 之间存在极显著正相关( $P < 0.01$ )。

不同优势种叶性状响应干扰所采取的生态适应对策也不相同。高  $A_{max}$ ,SLA,以及叶 N、P 含量的落叶树种山鸡椒具有很强的资源获取能力和高的生产力,即使在光照较弱的样地Ⅳ中,亦可通过增加叶 N 含量以保证较高的  $A_{max}$ ,从而在植被恢复早期占据竞争优势。而常绿树种的  $A_{max}$ ,SLA,以及叶 N、P 含量较低。不同的常绿树种叶性状对干扰的响应策略也不同。木荷叶 N、P 含量最低,但在不同干扰下  $A_{max}$  都高于其他常绿树种,且与叶 N 含量之间存在具有显著正相关性,具有很高的光合氮利用效率。石栎叶性状可塑性强,干扰样地中叶 N 含量较对照显著增加,并维持在较高水平,与  $A_{max}$  存在显著正相关性;且其叶片抵御强光伤害的能力较强,高光照下 SLA 显著下降。米槭的  $A_{max}$ ,SLA,叶片 N、P 含量

均为中等水平,其  $A_{max}$  和 SLA 对环境具有较强的可塑性,但叶片 N 含量在多样地中较为稳定. 栲树的叶性状可塑性较差,且  $A_{max}$  小,光合生产力低,利用高光照的能力弱.

### [参 考 文 献]

- [1] 张林, 罗天祥. 植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展[J]. 植物生态学报, 2004, 28(6): 844-852.  
ZHANG L, LUO T X. Advances in ecological studies on leaf lifespan and associated leaf traits[J]. Acta Phytocologica Sinica, 2004, 28(6): 844-852.
- [2] VENDRAMINI F, DIAZ S, GURVICH D E, et al. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species[J]. New Phytologist, 2002, 154(1): 147-157.
- [3] LAVOREL S, MCINTYRE S, LANDSBERG J, et al. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance[J]. Trends in Ecology & Evolution, 1997, 12(12): 474-478.
- [4] 孟婷婷, 倪健, 王国宏. 植物功能性状与环境及生态系统功能[J]. 植物生态学报, 2007, 31(1): 150-165.  
MENG T T, NI J, WANG G H. Plant functional traits, environments and ecosystem functioning[J]. Journal of Plant Ecology (Chinese Version), 2007, 31(1): 150-165.
- [5] DIAZ S, MCINTYRE S, LAVOREL S, et al. Does hairiness matter in Harare? Resolving controversy in global comparisons of plant trait responses to ecosystem disturbance[J]. New Phytologist, 2002, 154(1): 7-9.
- [6] WILSON P J, THOMPSON K, HODGSON J G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies[J]. New Phytologist, 1999, 143(1): 155-162.
- [7] PUJOL B, SALAGER J L, BELTRAN M, et al. Photosynthesis and leaf structure in domesticated cassava (Euphorbiaceae) and a close wild relative: Have leaf photosynthetic parameters evolved under domestication[J]. Biotropical, 2008, 40(3): 305-312.
- [8] HAN W X, FANG J Y, GUO D L, et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China[J]. New Phytologist, 2005, 168(2): 377-385.
- [9] 宋永昌, 陈小勇. 中国东部常绿阔叶林生态系统退化机制与生态恢复[M]. 北京: 科学出版社, 2007: 3-4.  
SONG Y C, CHEN X Y. Degradation Mechanism and Ecological Restoration of Evergreen Broad-Leaved Forest Ecosystem in East China[M]. Beijing: Science Press, 2007: 3-4.
- [10] YAN E R, WANG X H, HUANG J J. Shifts in plant nutrient use strategies under secondary forest succession[J]. Plant and Soil, 2006, 289(1-2): 187-197.
- [11] 闫恩荣, 王希华. 常绿阔叶林退化过程中土壤与植物系统的相互作用[M]//宋永昌, 陈小勇. 中国东部常绿阔叶林生态系统退化机制与生态恢复. 北京: 科学出版社, 2007: 196-231.  
YAN E R, WANG X H. Nutritional interaction between plant and soil under evergreen broad-leaved forest degradation[M]//SONG Y C, CHEN X Y. Degradation Mechanism and Ecological Restoration of Evergreen Broad-Leaved Forest Ecosystem in East China. Beijing: Science Press, 2007: 196-231.
- [12] 卢训令. 不同干扰背景下常绿阔叶林主要优势种幼苗幼树光合生理生态特性比较[D]. 郑州: 河南大学, 2006: 35-36.  
LU X L. Comparing ecophysiological characteristics of dominate species seedlings and saplings under different disturbance regimes: A case study of Tiantong evergreen broad-leaved forest, Zhejiang province[D]. Zhengzhou: Henan University, 2006: 35-36.
- [13] 杨永川, 达良俊, 陈波. 天童米槠-木荷群落主要树种的结构及空间格局[J]. 生态学报, 2006, 26(9): 2927-2938.  
YANG Y C, DA L J, CHEN B. Population structure and spatial patterns for the main tree species in *Castanopsis carlesii*-*Schima superba* community in Tiantong, Zhejiang Province, China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(9): 2927-2938.
- [14] 杨同辉, 达良俊, 宋永昌, 等. 浙江天童国家森林公园常绿阔叶林生物量研究(I): 群落结构及主要组成树种生物量特征[J]. 浙江林学院学报, 2005, 22(4): 363-369.

- YANG T H, DA L J, SONG Y C, et al. Biomass of evergreen broad-leaved forest in Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province( I ): Community structure and fresh weight biomass of main tree species[J]. Journal of Zhejiang Forest College, 2005, 22(4): 363-369.
- [15] 达良俊, 宋坤. 浙江天童受损常绿阔叶林实验生态学研究( I ): 生态恢复实验与长期定位[J]. 华东师范大学学报(自然科学版), 2008(4): 1-11.
- DA L J, SONG K. Experimental ecology research on destroyed evergreen broad-leaved forests in TNFP, Zhejiang ( I ): Ecological restoration experiments and long-term ecological study[J]. Journal of East China Normal University(Natural Science), 2008(4): 1-11.
- [16] 中国科学院南京土壤研究所. 土壤理化分析[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1978.
- Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences. Analysis of Soil Physical and Chemical Properties[M]. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Publishers, 1978.
- [17] ELLSWORTH D S, REICH P B. Photosynthesis and leaf nitrogen in five Amazonian tree species during early secondary succession[J]. Ecology, 1996, 77(2): 581-594.
- [18] 段宝利, 吕艳伟, 尹春英, 等. 高光和低光下木本植物形态和生理可塑性响应[J]. 应用与环境生物学报, 2005, 11(2): 238-245.
- DUAN B L, LÜ Y W, YIN C Y, et al. Morphological and physiological plasticity of woody plant in response to high light and low light[J]. Chinese Journal of Applied & Environmental Biology, 2005, 11(2): 238-245.
- [19] NIINEMETS U, PORTSMUTH A, TENA D, et al. Do we underestimate the importance of leaf size in plant economics? Disproportional scaling of support costs within the spectrum of leaf physiognomy[J]. Annals of Botany, 2007, 100(2): 283-303.
- [20] GONZALEZ-REAL M M, BAILLE A. Changes in leaf photosynthetic parameters with leaf position and nitrogen content within a rose plant canopy (*Rosa hybrida*) [J]. Plant Cell and Environment, 2000, 23(4): 351-363.
- [21] EVANS J R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of  $C_3$  plants[J]. Oecologia, 1989, 78: 9-19.
- [22] 赵平, KRIEBITZSCH W, 张志权. 欧洲3种常见乔木幼苗在两种光环境下叶片的气体交换、叶绿素含量和氮素含量[J]. 热带亚热带植物学报, 1999, 7(2): 133-139.
- ZHAO P, KRIEBITZSCH W, ZHANG Z Q. Gas exchange, chlorophyll and nitrogen contents in leaves of three common trees in Middle Europe under two contrasting light regimes[J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 1999, 7(2): 133-139.
- [23] POORTER H, PEPIN S, RIJKERS T, et al. Construction costs, chemical composition and payback time of high- and low-irradiance leaves[J]. Journal of Experimental Botany, 2006, 57(2): 355-371.
- [24] 闫恩荣. 常绿阔叶林退化过程中土壤的养分库动态及植物的养分利用策略[D]. 上海: 华东师范大学, 2006: 98-115.
- YAN E R. Dynamics of soil nutrient pools, nutrient use strategies of dominant trees in the typical and degraded evergreen broad-leaved forests[D]. Shanghai: East China Normal University, 2006: 98-115.
- [25] LIMA J D, MOSQUIM P R, DA MATTA F M. Leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters in *Phaseolus vulgaris* as affected by nitrogen and phosphorus deficiency[J]. Photosynthetica, 1999, 37(1): 113-121.
- [26] 高三平, 李俊祥, 徐明策, 等. 天童常绿阔叶林不同演替阶段常见种叶片 N、P 化学计量学特征[J]. 生态学报, 2007, 27(3): 947-952.
- GAO S P, LI J X, XU M C, et al. Leaf N and P stoichiometry of common species in successional stages of the evergreen broad-leaved forest in Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province, China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2007, 27(3): 947-952.
- [27] 王辉, 蔡志全, 蔡传涛, 等. 不同光照和营养条件下两种不同寿命热带先锋种的对比研究[J]. 武汉植物学研究, 2008, 26(2): 134-141.
- WANG H, CAI Z Q, CAI C T, et al. A comparative study of two tropical pioneer species with different lifespan under different light and nutrient conditions[J]. Journal of Wuhan Botanical Research, 2008, 26(2): 134-141.
- [28] REICH P B, WALTERS M B, ELLSWORTH D S, et al. Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen,

- specific leaf area and leaf life-span; a test across biomes and functional groups[J]. *Oecologia*, 1998, 114(4): 471-482.
- [29] 丁圣彦, 宋永昌. 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[J]. *生态学报*, 1999, 19(3): 318-323.
- DING S Y, SONG Y C. The comparison of photosynthesis physic-ecology of evergreen broad-leaved forest of Tiantong National Forest Park in Zhejiang Province, China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 1999, 19(3): 318-323.
- [30] 丁圣彦. 浙江天童常绿阔叶林演替系列栲树和木荷成为优势种的原因[J]. *河南大学学报(自然科学版)*, 2001, 31(1): 79-83.
- DING S Y. The causes of *Castanopsis fargesii* and *Schima superba* being dominant species of series of evergreen broad-leaved forest in Zhejiang Tiantong[J]. *Journal of Henan University (Natural Science)*, 2001, 31(1): 79-83.
- [31] 宋坤, 杨徐烽, 康敏明, 等. 浙江天童受损常绿阔叶林实验生态学研究(II): 主要常绿树种的生长格局[J]. *华东师范大学学报(自然科学版)*, 2008(4): 12-24.
- SONG K, YANG X F, KANG M M, et al. Experimental ecology research on destroyed evergreen broad-leaved forests in TNFP, Zhejiang(II): The growth patterns of dominant evergreen trees determined by tree ring analysis[J]. *Journal of East China Normal University(Natural Science)*, 2008(4): 12-24.
- [32] BELLINGHAM P J. Resprouting as a life history strategy in woody plant communities[J]. *Oikos*, 2000, 89(2): 409-416.
- [33] 丁圣彦, 卢训令, 李吴民. 常绿阔叶林退化过程中群落光环境与优势种生理生态特征[M]//宋永昌, 陈小勇. 中国东部常绿阔叶林生态系统退化机制与生态恢复. 北京: 科学出版社, 2007: 111-113.
- DING S Y, LU X L, LI H M. Light environment and eco-physiological characteristics of dominant species in a degraded evergreen broad-leaved forest[M]//SONG Y C, CHEN X Y. Degradation Mechanism and Ecological Restoration of Evergreen Broad-Leaved Forest Ecosystem in East China. Beijing: Science Press, 2007: 111-113.
- [34] 葛滢, 常杰, 陈增鸿, 等. 石栎净光合作用与环境因子的关系[J]. *浙江林业科技*, 1999, 19(2): 30-35.
- GE Y, CHANG J, CHEN Z H, et al. Relations between net photosynthesis rate of *Lithocarpus glaber* and environmental factors[J]. *Journal of Zhejiang Science & Technology*, 1999, 19(2): 30-35.
- [35] 杨徐烽. 天童国家森林公园不同受损程度常绿阔叶林恢复初期研究: 植物群落与生境动态[D]. 上海: 华东师范大学, 2007: 38-39.
- YANG X F. Study on early community and habitat dynamics of differently damaged evergreen broad-leaved forests in Tiantong National Forests Park[D]. Shanghai: East China Normal University, 2007: 38-39.

## 关于“Global convergence of a new conjugate gradient method for modified Liu-Storey formula”

### 文中参考文献的更正

编辑部

据读者反映,本刊发表于2010年第1期第44-51页上的论文“Global convergence of a new conjugate gradient method for modified Liu-Storey formula”中,所提到的“Liu-Storey”算法系刘永明教授和Storey教授所创。因此,文后参考文献[7]中第一作者的英文缩写名应该是LIU Y M,而不是LIU Y L。更正后的参考文献如下。

- [7] LIU Y M, STOREY C S. Efficient generalized conjugate gradient algorithms Part 1: Theory[J]. *J Optim Theory Appl*, 1991, 69: 129-137.