

文章编号:1000-5641(2006)02-0105-07

浙江天童常绿阔叶林内七种优势植物的热值研究

陈波¹, 杨永川^{2,3}, 周莹¹

(1. 杭州师范学院 生命科学学院, 浙江杭州 310036; 2. 华东师范大学 环境科学系, 上海 200062;
3. 重庆大学 城市建设与环境工程学院, 重庆 400045)

提要: 对浙江天童国家森林公园亚热带常绿阔叶林中的 3 种乔木优势种和 4 种灌木优势种地上部分器官的灰分含量及热值进行了测定. 结果表明 3 种乔木植物的干重热值和去灰分热值由大到小的顺序均为木荷 > 米槠 > 栲树; 这 3 种植物在不同的发育阶段中, 均为成株的干重热值和去灰分热值最大, 3 种植物在幼苗和幼树阶段时的干重热值和去灰分热值也均高于灌木植物种的干重热值和去灰分热值; 而且, 3 种乔木树种地上部分的平均干重热值和平均去灰分热值均大于灌木种类, 这可能与常绿阔叶林群落内光照强度的递减有关. 在同种植物不同器官之间, 一般都以叶的干重热值和去灰分热值最大, 枝或干皮最小.

关键词: 天童国家森林公园; 优势种; 干重热值; 去灰分热值

中图分类号: Q948. 12 **文献标识码:** A

Caloric Values of Seven Dominant Species in Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province, China

CHEN Bo¹, YANG Yong-chuan^{2,3}, ZHOU Ying¹

(1. School of Life Sciences, Hangzhou Normal College, Hangzhou 310036, China;

2. Department of Environmental Science, East China Normal University, Shanghai 200062, China;

3. Faculty of Urban Construction and Environmental Engineering, Chongqing University, Chongqing 400045, China)

Abstract: The ash contents and caloric values of different aboveground organs for three dominant tree species and four dominant shrub species in the east subtropical evergreen broad-leaved forest in Tiantong National Forest Park(TNFP), Zhejiang Province were studied in the paper. The results showed that the gross caloric values (GCV) and the ash-free caloric values(AFCV) of various aboveground organs are different among dominant species, the GCV and AFCV of three dominant tree species can be ranked in a decreasing order as *Schima superba* > *Castanopsis carlesii* > *C. fargesii*, and their GCV and AFCV during mature trees are the biggest among the

收稿日期:2005-01

基金项目:国家自然科学基金重点项目(30130060),国家重点基础发展规划项目(G200046801),杭州师范学院骨干教师基金(2002 人培 B-053)

作者简介:陈波(1966-),男,博士,副教授.

different developmental phases. Meanwhile the GCV and AFCV of the three tree species during the saplings and seedlings are higher than those of shrub species too. GCV and AFCV of the same organ in different aboveground layers decreased from tree species to shrub species, therefore it suggested that the caloric values are closely related to the light gradient within the community. For the same species, the caloric values altered greatly among different organs, the GCV and AFCV of leaves are higher than those of branch and bark. The paper also showed that the gross caloric values are affected obviously by the ash contents.

Key words: TNFP; dominant species; GCV; AFCV

0 引 言

热值是指单位重量干物质在完全燃烧后所释放出的热量值,它反映了绿色植物在光合作用中转化日光能的能力^[1~2].通过对植物热值的研究,不仅可以较充分揭示生态系统中的能量分布特征和能流过程,而且将植物的热值和干物质产量结合起来可以较好地评价生态系统中初级生产力的状况^[3].国内学者从上世纪80年代在不同类型的生态系统中也逐渐进行这方面的研究工作^[1~2,5~15].

亚热带常绿阔叶林(Subtropical Evergreen Broad-leaved Forest)是我国亚热带地区陆地生态系统的主要组成部分.近年已有学者对亚热带地区不同地方的常绿阔叶林植物的热值和能量进行了分析研究^[1,6~15].浙江天童国家森林公园的森林植被保存良好,对该地区的植物区系,群落演替和群落结构等已进行了较深入系统的研究^[16~18],但对能量生态学方面的研究迄今未见报道.植物群落的主要组成种类可以归为不同的种群结构类型,并与相应的更新类型相对应,对天童常绿阔叶林主要组成种更新类型的研究表明,木荷、米槠及栲树等优势种具有不同的种群更新特征^[17],植物群落中的优势种不仅决定着群落的结构,而且它们还通过影响群落内其他植物的分布及对资源的利用状况而进一步影响到植物群落的功能特征^[16~17].基于此,本文对该公园内常绿阔叶林中乔木层和灌木层几种主要优势种的热值进行了初步研究,分析了各优势物种的热值及同一物种各器官的热值差异,以期有助于深入研究天童常绿阔叶林优势植物种在不同演替阶段的能量配置及其与群落生产力之间的关系.

1 研究地概况

研究地位于浙江宁波天童国家森林公园内,地处北纬 $29^{\circ}48'$,东经 $121^{\circ}47'$,属温暖湿润的亚热带季风气候.一般山峰海拔约300 m,主峰太白山海拔653.3 m.该地年均温度为 16.2°C ;最热月为7月,平均温度为 28.1°C ;最冷月为1月,平均温度为 4.2°C ,无霜期大约237.8 d,大于 10°C 的年积温为 $5\,166.2^{\circ}\text{C}$,Kira的温度指数是 135°C ,寒冷指数是 -0.8°C .年均降水量为 $1\,374.7\text{ mm}$,多集中于6~8月间,其间降雨量占全年的35%~40%;冬季(12~翌年2月)冷而干燥,雨量仅占全年的10%~15%,春季雨量一般大于秋季.年蒸发量为 $1\,320.1\text{ mm}$,年相对湿度高达82%.公园内的土壤主要为山地黄红壤,成土母质是中生代的沉积岩和部分酸性火成岩以及石英砂岩和花岗岩残积风化物,土层一般在1 m左右,全氮和有机质含量较高,土壤pH值多为4.5~5.0.常绿阔叶林是天童国家森林公园的主要植被类型,该地区的详细植被特征和自然状况已有文献报道^[16],此处不再赘述.

2 研究方法

2.1 野外取样

于 2003 年 4 月底在该公园内的木荷-栲树林中取样. 该群落的乔木层以木荷 (*Schima superba*)、栲树 (*Castanopsis fargesii*) 和米槠 (*C. carlesii*) 等为主, 灌木层除上述乔木树种的幼树外, 主要种为马银花 (*Rhododendron ovatum*)、槲木 (*Loropetalum chinense*)、连蕊茶 (*Camellia fraterna*)、山矾 (*Symplocos sumuntia*)、老鼠矢 (*S. stellaris*) 和细枝柃 (*Eurya loquaiana*) 等; 草本层植物主要有里白 (*Diplopterygium glaucum*)、狗脊 (*Wookwardia japonica*) 和苔草 (*Carex spp.*) 等, 群落总覆盖度约 80%.

研究对象主要包括优势乔木树种木荷、栲树、米槠以及灌木层的马银花、槲木、山矾和连蕊茶等 7 种植物. 根据乔木树种的生长发育状况, 将其分为成株、幼树和幼苗等不同发育阶段^[18-19]. 测试样品取自不同植物的叶、枝和干皮等器官或部位^[10], 其中枝和叶取自树冠中上层, 干皮取自树干距地面 1.3 m 处. 不同器官的样品均取自 5~6 株植物, 混合待测.

2.2 室内测定与分析

将样品在 85 °C 温度中烘至恒重, 然后将烘干样品粉碎和过筛 (40 号), 并将细样压成小饼, 每个重约 0.8~1.2 g (用 METTLER AE240 型电子天平称量). 热值测定采用长沙仪器厂生产的 WGR-1G 型微电脑测定仪, 测定环境控制在 24 °C 左右. 每种样品测定 3~5 次, 重复误差控制在 ± 200 J/g 以内. 在测定热值的同时, 也测定植物的灰分含量^[1-2,8], 并分别计算样品的干重热值 (Gross caloric value, GCV) 和去灰分热值 (Ash-free caloric value, AFCV), 二者之间的关系为^[9]: $AFCV = GCV / (1 - P)$, 其中 P 为样品灰分含量.

3 结果与分析

3.1 优势植物地上部分各器官的灰分含量

3 种常绿乔木树种在不同发育阶段各器官的灰分含量不同 (表 1). 在成株阶段, 3 种乔木树种叶的灰分含量在 1.79%~2.32% 之间, 其中米槠叶的灰分含量最低 (1.79%), 而

表 1 7 种优势植物地上部分各器官的灰分含量

Tab. 1 Ash contents of aboveground organs of seven dominant species %

种名	不同发育阶段	叶	枝	干皮
栲树 <i>Castanopsis fargesii</i>	成 株	2.32	1.72	3.10
	幼 树	2.12	1.39	3.03
	幼 苗	2.12	1.07	3.54
米槠 <i>Castanopsis carlesii</i>	成 株	1.79	0.96	1.34
	幼 树	1.83	0.41	2.47
	幼 苗	1.69	0.98	—
木荷 <i>Schima superba</i>	成 株	2.14	1.58	2.92
	幼 树	1.59	1.88	2.80
	幼 苗	2.48	1.73	2.69
连蕊茶 <i>Camellia fraterna</i>		3.01	0.82	—
山矾 <i>Symplocos sumuntia</i>		1.19	3.27	—
槲木 <i>Loropetalum chinense</i>		3.46	1.53	4.90
马银花 <i>Rhododendron ovatum</i>		2.84	0.91	1.34

栲树的最高,为 2.32%;在幼树阶段,灰分含量在 1.59%~2.12%之间,栲树叶的灰分含量最高,木荷的最低,二者相差 25%;幼苗叶的灰分含量在 1.69%~2.48%之间,最低为米楮(1.69%),最高为木荷(2.48%)。对枝条而言,米楮成株枝条所含灰分含量最低,而栲树的最高,二者相差 44.2%;而且米楮幼树的枝条所含灰分含量也最低,比木荷的低 78.2%;米楮幼苗枝的灰分含量最低,仅为 0.98%,木荷的灰分含量约是其 2 倍。干皮的灰分含量一般均大于枝和叶的灰分含量,在成株阶段栲树>木荷>米楮;在幼树阶段也有同样的趋势。此外,3 种乔木树种干皮的灰分含量一般大于叶的灰分含量,而叶的灰分含量一般又大于枝的灰分含量。

4 种灌木植物叶的灰分含量在 1.19%~3.46%之间,由低到高依次为山矾、马银花、连蕊茶、檵木;枝的灰分含量在 0.82%~3.27%之间,由低到高的顺序分别为连蕊茶、马银花、檵木、山矾。灌木植物叶的灰分含量一般也大于相应枝的灰分含量,但山矾枝的灰分含量明显高于叶。

3.2 优势植物地上部分各器官的干重热值

3 种乔木植物在成株阶段的干重热值变化范围是:成株叶 19.449~20.168 kJ/g,成株枝 18.286~19.172 kJ/g,成株干皮 18.547~19.525 kJ/g(表 2);在成株阶段,栲树、米楮和木荷均是叶的干重热值最大,干皮次之,枝的干重热值最小。栲树在幼树和幼苗阶段,各器官的干重热值变化顺序依次为叶>枝>干皮,栲树幼树叶的干重热值比枝高出 5.01%,比干皮高出 7.59%,栲树幼苗叶的干重热值比枝和干皮分别高 6.31%和 6.95%。米楮在幼树阶段各器官的干重热值变化依次为叶>干皮>枝,在幼苗阶段叶的干重热值比枝的约高 7.1%。木荷在幼树和幼苗阶段各器官的干重热值变化与其成株阶段相似,即叶>干皮>枝,其中,在幼树阶段,木荷叶的干重热值比干皮高出 0.37%,比枝高出 4.47%;木荷幼苗叶的干重热值比干皮高出 6.38%,比枝高出 6.72%。在 4 种灌木植物中,连蕊茶和山矾枝的干重热值分别比叶高出 5.77%和 6.85%;檵木和马银花的各器官干重热值的变化依次是叶>枝>干皮,其中檵木叶的干重热值比枝高出 0.79%,比干皮高出 15.26%;而马银花叶的干重热值分别比枝和干皮高出 2.23%和 4.56%。

表 2 7 种优势植物地上部分各器官的干重热值

Tab. 2 Dry weight calorific values of aboveground organs of seven dominant species kJ/g

种名	不同发育阶段	叶	枝	干皮
栲树 <i>Castanopsis fargesii</i>	成 株	19.661	18.286	18.547
	幼 树	19.445	18.518	18.073
	幼 苗	19.614	18.450	18.340
米楮 <i>Castanopsis carlesii</i>	成 株	19.449	19.172	19.191
	幼 树	19.748	18.935	18.273
	幼 苗	19.783	18.468	—
木荷 <i>Schima superba</i>	成 株	20.168	18.761	19.952
	幼 树	19.853	19.004	19.779
	幼 苗	20.064	18.801	18.861
连蕊茶 <i>Camellia fraterna</i>		18.263	19.317	—
山矾 <i>Symplocos sumuntia</i>		15.245	16.290	—
檵木 <i>Loropetalum chinense</i>		18.312	18.168	15.887
马银花 <i>Rhododendron ovatum</i>		19.243	18.823	18.404

3.3 优势植物地上部分各器官的去灰分热值

本研究为了消除不同种及不同器官间灰分含量的差异对热值的影响,同时计算了去灰分热值(表 3)。3 种乔木树种在不同发育阶段中各器官的去灰分热值几乎都是叶的最大,在成株阶段,叶的去灰分热值变化范围是 19.806~20.608 kJ/g,枝为 18.606~19.357 kJ/g,干皮为 19.141~20.551 kJ/g,各器官去灰分热值的变化顺序均为叶 > 干皮 > 枝,其中栲树成株叶的去灰分热值分别比干皮和枝高出 5.16 % 和 8.18 %,而木荷成株叶的去灰分热值比枝高出 8.10 %,米楮成株叶的去灰分热值比干皮高出 1.83 %,比枝高出 2.32 %。在幼树阶段,栲树各器官的去灰分热值变化趋势与米楮一样,均为叶 > 枝 > 干皮。而木荷幼树叶的去灰分热值略低于干皮 0.86 %,比枝的高出 4.2 %。

表 3 7 种优势植物地上部分各器官的去灰分热值

Tab. 3 Ash-free caloric values of aboveground organs of seven dominant species (kJ/g)

种名	不同发育阶段	叶	枝	干皮
栲树 <i>Castanopsis fargesii</i>	成 株	20.128	18.606	19.141
	幼 树	19.867	18.780	18.638
	幼 苗	20.038	18.650	19.014
米楮 <i>Castanopsis carlesii</i>	成 株	19.806	19.357	19.451
	幼 树	20.116	19.012	18.735
	幼 苗	20.125	18.651	
木荷 <i>Schima superba</i>	成 株	20.608	19.064	20.551
	幼 树	20.176	19.368	20.350
	幼 苗	20.574	19.133	19.383
连蕊茶 <i>Camellia fraterna</i>		18.829	19.477	—
山矾 <i>Symplocos sumuntia</i>		15.429	16.843	—
欆木 <i>Loropetalum chinense</i>		18.968	18.450	16.705
马银花 <i>Rhododendron ovatum</i>		19.805	18.995	18.157

栲树和木荷在幼苗阶段,各器官的去灰分热值变化范围分别是 18.650~20.038 kJ/g 和 19.133~20.574 kJ/g,它们的变化趋势均为叶 > 干皮 > 枝,米楮幼苗叶的去灰分热值比枝的高 7.9 %。

连蕊茶和山矾枝的去灰分热值分别比叶高出 3.44 % 和 9.16 %;而欆木和马银花各器官的去灰分热值均以叶最大,枝次之,干皮最小,欆木叶的去灰分热值比枝和干皮分别高出 2.81 % 和 13.55 %;马银花叶的去灰分热值分别比枝和干皮高出 4.26 % 和 9.08 %。

在 4 种灌木植物中,欆木和马银花各器官的去灰分热值均为叶 > 枝 > 干皮,连蕊茶和山矾叶的去灰分热值略小于枝。另外,马银花叶的去灰分热值(19.805 kJ/g)高于其它灌木植物,而山矾叶(15.429 kJ/g)及枝(16.843 kJ/g)的去灰分热值均低于其它灌木植物。

4 讨 论

热值包含热量测定中不起作用的灰分,灰分含量的差异可以引起干重热值的变化^[1,8],本文研究结果也证实这点,如 3 种乔木树种的干重热值高低顺序和去灰分热值的高低顺序有所不同,干重热值表现出如下趋势:木荷成株 > 木荷幼树 > 米楮成株 > 米楮幼苗 > 米楮幼树 > 栲树成株 > 栲树幼苗 > 栲树幼树,而去灰分热值则表现为木荷成株 > 木荷幼树 > 木荷幼苗 > 米楮成株 > 栲树成株 > 米楮幼树 > 栲树幼苗 > 栲树幼树。因此,在

比较不同植物种类和不同生态条件下的同种植物的热值时,为了消除因灰分含量的差异所造成的影响,需要去除这部分灰分,所以采用去灰分热值进行分析研究比较合理^[1,3,8]。

不少研究指出,植物体各组分或器官间的热值差异与其自身组成(所含的营养物质)、结构和生理功能等有密切关系^[1~2,6],本文结果表明,不同植物各器官的干重热值和去灰分热值并不相同,一般均以叶最高。由于叶是植物体生理活动最活跃的器官,一方面其组成物质含有较多高能量有机物,如蛋白质和脂肪等,另一方面在光合作用中叶片还能合成一些高能有机物质,因此其热值较高^[1~2];而枝主要起贮存、运输和支持的功能,所以其热值与叶相比较低。

植物种群的生物生态学特征不仅反映出群落的结构特点,而且可以较客观地反映群落的发展趋势^[17],从本文的能量分析看,对乔木层的3个优势种来说,无论是成株、幼树还是幼苗,以器官干重热值的平均值对其进行排序,其结果均为木荷 > 米楮 > 栲树,而以各器官去灰分热值的平均值对其进行排序,结果也是木荷较大。木荷是我国东部亚热带地区森林中常见的优势种之一,具有顶级先锋种的特征,其幼苗的耐荫性较好,而中、高大植株常出现在林缘或林窗附近^[17],在天童森林公园内,与其它优势物种相比,木荷幼苗、幼树和成株的叶绿素含量明显较高,并且它的光合作用速率也较高,而呼吸作用速率较低^[18],因此木荷通过光合作用形成和贮存的含能物质较多。对同一属的栲树和米楮而言,在幼苗和幼树阶段,米楮叶片的干重热值和去灰分热值略高于栲树(表2和表3),虽然在成树阶段,栲树叶片的干重热值和去灰分热值略高于米楮,但米楮的平均干重热值((19.128 ± 0.502) kJ/g)和平均去灰分热值((19.412 ± 0.505) kJ/g)均高于栲树的平均干重热值((18.755 ± 0.645) kJ/g)和平均去灰分热值((19.190 ± 0.656) kJ/g),从本文的热值测定结果看,米楮在群落中对能量的利用和固定可能要大于栲树。对不同地区同一物种的热值进行比较,天童国家森林公园木荷-栲树林内的木荷(成株)叶片的干重热值和去灰分热值分别为 20.168 kJ/g 和 20.608 kJ/g,比鼎湖山亚热带常绿阔叶林($23^{\circ}09'21'' \sim 23^{\circ}11'30''$ N, $112^{\circ}30'39'' \sim 112^{\circ}33'41''$ E)和福州鼓山季风常绿阔叶林($26^{\circ}05'$ N, $119^{\circ}00'$ E)木荷的干重热值分别低 0.58% 和 1.1%,仍比较接近,而去灰分热值的差异稍大,分别比后两者低3%和7%。虽然 Golley (1969)通过对热带植物热值的研究认为热带植物的热值有随纬度升高而上升的趋势^[4],但也有不同的研究结果,而且 Golley 研究比较的不是同种植物^[2,10],不少研究都表明植物种的热值不仅与其自身形态结构密切有关,也与其所在生境中的光照强度、日照长短及土壤类型和植物年龄及取样的时间有关^[1~2,6,9~13]。

栲树、米楮和木荷3个乔木树种各器官的平均干重热值和平均去灰分热值均大于灌木植物各器官的平均干重热值和平均去灰分热值。这可能与林内环境的垂直分布有关,尤其是光照强度,不少研究证实这点^[1,8~9]。地上部分高大乔木树种的植物枝系拓展,接受的太阳能多,光合作用生产的有机物量大,植物体内积累的高能化合物也相应较多,不仅如此,这3种乔木树种在幼苗和幼树阶段的干重热值和去灰分热值均高于连蕊茶,马银花,檫木和山矾等几种灌木植物,在天童地区,随着植物群落演替的进展,虽然木荷-栲树林内的透光率较低,但主要优势树种在不同生长发育阶段叶片的叶绿素含量均较高,尤其是木荷,同时它们幼苗和幼树的光补偿点也比较低,物质积累较快^[18],对栲树不同生长发育阶段的枝系特征研究也表明^[19],栲树在幼苗和幼树阶段的叶片数量和大小及分布与其在林内弱光下的生态对策有关,尤其在幼树阶段,其枝条的高生长明显,因此,通过较多的物质积累和能量积累,可以

有助于枝条的高生长,以迅速占领群落的上层空间,具有较大的竞争优势。

[参 考 文 献]

- [1] 祖元刚. 能量生态学引论[M]. 长春:吉林科学技术出版社,1990. 1~17.
- [2] 任海,彭少麟,刘鸿先,等. 鼎湖山植物群落及其主要植物的热值研究[J]. 植物生态学报,1999,23(2):148~154.
- [3] Jordan D F. Productivity of a tropical forest and its relation to a world pattern of energy storage[J]. Journal of Ecology,1971,59: 127~142.
- [4] Golley F B. Caloric values of wet tropical forest vegetation[J]. Ecology, 1969,50(3):517~519.
- [5] 杨福屯,何海菊. 高寒草甸地区常见植物热值的初步研究[J]. 植物生态学与地植物学丛刊,1983,7(4):280~287.
- [6] 王仁忠. 羊草种群能量生殖分配的研究[J]. 应用生态学报, 2000,11(4):591~594.
- [7] 林鹏,林光辉. 几种红树植物的热值和灰分含量研究[J]. 植物生态学与地植物学学报,1991,15(2):114~120.
- [8] 林益明,林鹏,李振基,等. 福建武夷山甜槠群落能量的研究[J]. 植物学报,1996,38(12):989~994.
- [9] 侯庸,王伯荪,李鸣光. 黑石顶自然保护区常绿阔叶林优势植物地上部分的热值[J]. 热带亚热带植物学报,1997,5(4):17~20.
- [10] 侯庸,王伯荪,张宏达,等. 广东黑石顶自然保护区南亚热带常绿阔叶林5种优势植物的热值研究[J]. 生态学报,1998,18(3):263~268.
- [11] 林承超. 福州鼓山季风常绿阔叶林及其林缘几种植物叶热值和营养成分[J]. 生态学报, 1999,19(6):832~836.
- [12] 郑郁善. 亚热带珍稀植物福建含笑群落能量研究[J]. 武汉植物学研究,2000, 18(6):473~478.
- [13] 林益明,林鹏,王通. 几种红树植物木材热值和灰分含量的研究[J]. 应用生态学报,2000,11(2):181~184.
- [14] 倪穗. 青冈种群的能量分配[J]. 浙江大学学报(理学版),2001,28(1):72~75.
- [15] 咎启杰,王伯荪,王勇军. 深圳福田无瓣海桑—海桑林能量的研究[J]. 应用生态学报,2003,14(2):170~174.
- [16] 宋永昌,王祥荣. 浙江天童森林公园的植被与区系[M]. 上海:上海科技文献出版社,1995.
- [17] 达良俊,杨永川,宋永昌. 浙江天童国家森林公园常绿阔叶林主要组成种的种群结构及更新类型[J]. 植物生态学报,2004,28(3):376~384.
- [18] 丁圣彦. 常绿阔叶林演替系列比较生态学[M]. 开封:河南大学出版社,1999.
- [19] 陈波,达良俊. 栲树不同生长发育阶段的枝条特征分析[J]. 武汉植物学研究,2003,21(3):226~231.

(上接第104)

- [9] Kawamura Y, Arakawa K, Maeshima M, et al. Tissue specificity of E subunit isoforms of plant vacuolar H⁺-ATPase and existence of isotype enzymes[J]. J Biol Chem, 2000, 275:6515~6522.
- [10] Bageshwar U K, Magembe C, Briskin D P. Characterization of a red beet protein homologous to the essential 36-kilodalton subunit of the yeast V-type ATPase[J]. Plant Physiol, 2005,220:632~643.
- [11] Hasenfratz M P, Tsou C L, Wilkins T A. Expression of two related vacuolar H⁺-ATPase 16 kD proteolipid genes is differentially regulated in a tissue-specific manner[J]. Plant Physiol, 1995, 108:1395~1404.