

退化生态系统植被恢复的生理生态学研究进展*

赵 平

(中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

【摘要】 自然的力量和人类的干预导致局部性、区域性甚至全球性植物群落格局的变化, 不管这种变化的原因是什么, 变化的强度如何, 生态系统常常通过自然演替能够恢复它们大部分的特征, 亦可以通过人类的介入进行修复. 退化生态系统恢复的实质是群落演替, 是生态系统结构和功能从简单到复杂、从低级向高级演变的过程. 植物生理生态特性研究可以解释退化生态系统植被恢复的一些宏观现象, 并为植被恢复构建先锋群落提供可靠的科学依据. 本文综述退化生态系统植被恢复的生理生态研究的进展.

关键词 退化生态系统 群落演替 植被恢复 植物生理生态学

文章编号 1001-9332(2003)11-2031-06 **中图分类号** Q945.79 **文献标识码** A

Advances in plant ecophysiological studies on re-vegetation of degraded ecosystems. ZHAO Ping (South China Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2003, 14(11): 2031~2036.

Natural force and human intervention lead to many local, regional, and sometimes global changes in plant community patterns. Regardless of the cause and intensity of these changes, ecosystem can recover most of their attributes through natural succession, or can be repaired by human assistance. The essentiality of restoration of degraded ecosystem is community succession, a process during which an ecosystem evolves from primary stage to advanced stage, and its structure and function change from simple to complex plant. Ecophysiological study could explain some macroscopical phenomena of the ecology of re-vegetation of degraded ecosystem, and provide a scientific base for assembling pioneering plant community. The advances in plant ecophysiological study on re-vegetation of degraded ecosystems were reviewed in this paper.

Key words Degraded ecosystem, Community succession, Re-vegetation, Plant ecophysiology.

1 引言

植物生理生态学(Physiological Ecology of Plant, Plant Ecophysiology)是 30 多年前逐渐形成的一门研究植物与环境相互关系的独立学科. 早在 20 世纪 50~60 年代, 几位学者的开创性工作为该研究领域的发展奠定了基础, 如 Monsi 和 Saeki^[22]有关植物群落光环境的理论研究, Gastra^[15]对植物叶片气体传输阻力的研究, Kramer^[19,20]对植物与水分关系的研究, Raschke^[34]、Gates^[16]多位学者有关叶片能量平衡的研究, 德国学者以生理学为基础, 分析植物分布规律的研究^[21,41]等. 随后英国学者较详细地研究了植物与土壤、植物与小气候的关系^[23,35], 法国学者则对用于植物生理生态研究仪器的发展作出了贡献, 美国学者更多的是探究在自然环境条件下植物适应的生物化学和生理学的内在机理, 通过研究阳生性和阴生性植物叶片的 C_3 和 C_4 代谢途径来证明有关联的现象^[6]. 这些先驱性研究为后来不断涌现的模拟植物生长的生理生态学模型奠定了基础^[25]. 这些模型起先是为研究农作物的生长而研制的, 后来被应用到自然群落的某些研究领域. 随后许多以生物化学反应为基础的光合作用模型及描述气孔行为的优化理论模型应运而生^[9,14], 推动了生理生态学科快速发展. 植物生理生态学发展成为一门独立的学科的最明显标志是奥地利学者 W. Larcher 于 1973 年所

著《Physiological Plant Ecology》一书的出版. 1982 年由德国学者 O. L. Lange 等编著的植物生理学百科全书的植物生理生态学系列专著《Encyclopedia of Plant Physiology - Physiological Plant Ecology I-IV》的问世更是标志着该学科的迅速发展及逐步走向成熟. 1987 年由多位著名植物生理生态学者共同在重要的国际学术刊物《BioScience》发表的系列文章奠定了当今植物生理生态学的核心基础^[1,8,24,27,28,36], 这 6 篇权威性的文章对植物生理生态学的核心问题进行了定义, 汇集和综合了各种研究方法, 认为该学科的中心问题是研究植物对不断变化的物理世界在生理和形态上的响应.

随着理论不断发展, 相应的植物生理生态研究的实验仪器和设备, 尤其是用于野外测定的精确仪器也不断地得到发明和完善. 由于电子技术的飞速发展, 适应各种环境条件下进行测定工作的电子仪器和便携式的生态学研究观测系统相继问世, 尤其是气孔计及 CO_2 红外分析仪的广泛应用, 使测定手段发生根本性的变化. 目前许多便携式光合测定系统的产品, 其叶室的气流回路由封闭式向开放式改进, 测定叶片光合速率、气孔导度及其他生理生态指标更接近自然状

国家自然科学基金重大项目(398993370)、广东省自然科学基金重大项目(980952)、团队项目(003031)和中国科学院鹤山丘陵综合开放试验站基金资助项目.

2002-02-02 收稿, 2002-07-04 接受.

态,提高了测定的准确度.荧光技术的应用,使得人们能够从更微观的层次研究和了解植物光合系统的光能吸收、转换和利用效率^[48].正是这些精密仪器的出现和新技术的应用,缩短了传统上测定生态过程的时间尺度.同时,微气候学家和生态学以外的其他领域科学家的参与也推动了研究方法的进步^[17].

进入 20 世纪 90 年代,植物生理生态学的发展进入一个新的阶段,同时从宏观和微观上为两个新的研究领域生态系统生理学(ecosystem physiology)和分子生态学(molecular ecology)的出现提供了坚实基础.生物地球化学循环的变化和全球范围生物多样性的锐减,引起人们越来越重视那些对生态系统生产力及其他功能起调控作用的生态过程^[13].由于决定植物个体在胁迫环境下能否生存的生理生态特征也是生态系统水平上交换通量的驱动因子,所以,植物生理生态学在阐明生态系统能量流动和物质循环通量的生物和环境的调控机理起到非常重要的作用,并加深人们对生态系统对全球变化响应的认识.生态系统生理学就是在这样的科技进步和社会需求的背景下逐渐发展起来的.与此同时,微观方向的发展也取得长足的进步,生理生态学不断地融入分子生物学研究领域的成果和新方法,为研究植物生理和形态特征的适用性提供了新的视角.分子生态学研究方法明显地提高了人们理解什么是导致植物生理特性变异的原因和这些特性如何演变的能力.早期许多传统的生态学理论无法解释的生态学现象,通过微观的研究方法可以找到令人满意的答案.

2 植物群落演替的生理生态学

群落演替是指群落经过一定历史发展时期,由一种类型转变为另一种类型的顺序过程,也就是在一定区域内群落的发展和替代过程,在这个过程中,一些植物替代另一些植物,一类种群替换另一种种群,群落的结构发生相应的变化^[32,42].现代的生态学家把演替广义地看作是植被受干扰后的恢复过程,认为演替是多方向和或然性的过程,演替的结果可能会有多个端点^[33],强调过程比端点重要.在生态系统尺度上思考和研究演替的过程,以至了解植物的生理生态行为,这一思想最早集中反映在 Odum 的研究论文“生态系统发育的策略”^[26]一文中.由于植物的环境在不同的尺度都是处于一种不断变化的状态中,而植物生态学的各个方面又都与演替有关,所以,演替的理论构筑了植物生命历史演化、种群动态、竞争的相互作用、营养动态、群落的组织结构等的基石.有理由认为,凡是影响群落演替速率和方向的因素都会改变生态系统的结构和功能,因此,修复受损或退化的生态系统、预测未来全球变化的后果都非常依赖于群落演替的理论.那么,很容易理解,植物群落演替的生理生态学所关心的是自然或人为的干扰如何使群落的环境发生变化,群落内的植物种类如何进行它们的功能过程,如何在种群和群落的水平上共存,如何分享和竞争资源,这些种类在演替的时间系列上如何替换等等.

植物生理生态学发展至今,已是比较成熟的一门学科,被广泛应用到其它领域.然而,从演替的角度去研究植物的生理生态特性则是 20 世纪 80 年代初才出现的事情,美国学者 Bazzaz 是较早从事该研究方向的学者之一,早在 1979 和 1980 年,他先后发表了两篇与此相关的综述性文章,强调植被演替的生理生态学研究的重要性^[2,3],他认为以往的生理生态研究结果大多集中在植物种与环境的、生物量动态和协同进化的交互作用,但森林演替的生理生态学的研究结果却非常有限,建议利用已有的数据积累,进行生理生态学的比较研究.他和他的研究生率先开展热带地区森林演替的植物生理生态学的研究工作,并把研究结果与温带地区进行比较,研究的内容包括不同演替阶段的物理环境特征(光、温、湿度和 CO₂ 浓度等)和生理生态响应(种子萌发、光合与呼吸、蒸腾、生长、种类对林隙的适应等).

演替植物具有许多共同的生理特征,包括种子萌发、气体交换特点、生长、物质分配以及响应的适应性等多个方面^[4,18,47],而且其中的许多特点为不同的类群所共有,越来越多的不同区域的研究工作都证明了这一点^[5,18].由于许多特征是相互关联的,只要我们知道某一特征的变化趋势,就可预测另外一些与之相关的其他特征的变化规律,而不必要通过实验来获得这些相关特征的数据.如演替早期的种类具有许多阳性生性种类的特征和行为,而演替后期的种类具有耐荫种类的特征和行为.

3 退化生态系统植被恢复的生理生态学研究

生态系统的动态,在于其结构的演替变化,如物种的组成、各种速率过程、复杂程度和随时间推移而发生的物种组分变化.正常的生态系统是生物群落与自然环境取得平衡并作一定范围波动,从而达到动态平衡状态的.如果生态系统的结构与功能在干扰的作用下发生位移,打破了原有生态系统的平衡状态,系统的结构和功能发生变化和出现障碍,形成破坏性波动或恶性循环,这样的生态系统被称之为退化生态系统(degraded ecosystem)^[43].退化生态系统恢复的实质是群落演替,是生态系统结构和功能从简单到复杂、从低级向高级演变的过程,其驱动力包括两个方面,一是人为的介入,二是系统组成种类的生物学特性.

退化生态系统植被恢复的最主要手段是构建各种具有生物多样性、高功能、抗逆性强、稳定的森林生态系统类型,首要任务是选择合适的建群植物种类,以保证系统能迅速地朝良性方向发展,对被筛选植物的生理生态特性的研究能为这方面工作提供可靠的科学依据.植物生理生态学作为生态系统结构与机能关系的研究内容之一,在退化生态系统的植被恢复研究里起到如下作用:(1)评价被选用植物种类的生理生态特性,了解和明确它们的生态适应性;(2)通过研究不同演替阶段植物种群遗传变异特征的适应性,提供解释宏观生态现象的实验和理论依据;(3)通过光合生产力的研究方法,研究植物及植被恢复过程中生产力的变化特点;(4)有关植物的蒸腾作用的研究,是研究恢复过程中的森林群落

的蒸散及生态系统水量平衡必不可少的基本内容之一; (5) 提供生态系统模拟模型所需的基本参数及变量(或函数参数), 如光合作用及呼吸作用是碳平衡的重要生理过程, 而碳平衡又是很多生态模拟的中心环节。

在我国南方, 退化生态系统植被恢复的研究已有 40 多年的实践历史, 通过以不同种类构建不同类型的人工森林生态系统, 成功地将人工林逐渐恢复到有乔木-灌木-草本多层结构的、具有良好生态效应的森林生态系统^[43]。邓瑞文等^[10-12]率先开展热带人工林植被恢复树种的某些生理生态特性的研究, 赵平等^[49-52]对丘陵退化荒坡植被恢复先锋树种的光合特性以及林下灌木的蒸腾耗水特性进行过探索性的研究; 曾小平等^[44-46]则较多地研究这些先锋树种的水分生理特性以及某些先锋人工森林的呼吸特点; 孙谷畴^[37-40]曾研究先锋豆科植物旱季的叶片气孔气体交换的变化特点; 彭少麟和张祝平^[29-31]利用气体交换法对南亚热带地带性植被优势种的生物量、生产力及能量利用效率进行了研究, 德国学者 Bossel 与中国同行^[7]对植被先锋人工森林的生物量以及生产力进行计算机的模拟研究。这些工作在一定程度上反映了我国南方植被恢复先锋树种的生理生态特性的研究已有相当的积累。

3.1 植被恢复先锋树种的水分利用特征

有关华南退化草坡植被恢复的先锋群落马占相思(*Acacia mangium*) 人工林的水分利用状况的研究结果显示, 马占相思的蒸腾速率和气孔导度具有明显的日变化, 且两者的变化趋势相似。不同月份的比较发现, 在 8 月份日变化呈双峰型曲线, 4 月和 12 月则呈单峰型曲线; 蒸腾速率和气孔导度在 8 月份最高, 日变幅最大, 4 月份次之, 12 月最低, 马占相思蒸腾速率季节变化明显; 春季和夏季较高, 秋季和冬季较低, 其中, 夏季的蒸腾速率最高, 冬季最低, 占夏季的 27.6%; 林段的蒸腾耗水量在旱季明显低于雨季, 仅占雨季的 25.5%; 年蒸腾量达 1625.1mm, 占年降水量的 78.3%, 说明马占相思对水分的需求量较大, 只有在降水量、阳光和热量充足的环境下才能健康生长, 华南丘陵地环境条件基本满足马占相思生长的要求, 结合其良好的生长状况, 表明马占相思可作为该地区造林绿化的先锋树种^[46, 52]。

3.2 植被恢复先锋树种同化 CO₂ 与生物量累积的特点

不同生活型的先锋树种, 光合特性的差异影响林段的生物量积累, 在华南丘陵荒坡上种植的人工林不同树种光合年变化的研究显示: 阔叶树, 尤其是相思类树种(*Acacia*) 在同化 CO₂ 与生物量积累方面比针叶树具有明显的优势, 研究结果为生产实践及工作的改进提出有益的启示, 因为我国南方在造林绿化、整治荒山时多采用针叶树作为先锋树种。此外, 相思树种属豆科植物, 它们的根系有发达的固 N 根瘤, 作为先锋树种, 尤其适合于由于高温多雨导致 N 缺乏的南方丘陵荒坡。N 是植物生理代谢合成蛋白质及光合系统多种成分的重要元素之一, 旺盛的净光合速率和充足的 N 供应, 有利于植物迅速生长和获得较高的生物量。因此, 结合当地荒山造林的具体实践, 建议多营造阔叶树种混交林或针阔叶

混交林, 提高森林对自然资源的利用效率, 造林前期多选用能改善和提高土壤肥力的豆科树种。

计算机模拟结果表明, 先锋树种大叶相思(*Acacia auriculiformis*) 构成的先锋群落, 在 N 供应无限制的条件下, 林段生长 9 年后的木材生物量达到最高, 然后每年的增加速率下降。如果 N 供应受到限制, 林段木材生物量的净增加速率要在 12 年才达到最大, 且增加的速率比在 N 供应无限制的条件要低。模拟结果还表明, N 供应无限制的林段前 10 年累积最终木材生物量的 57%, 前 20 年为 85%; N 供应受到限制的林段前 10 年累积最终木材生物量的 36%, 前 20 年为 77%^[7]。模拟结果为植被恢复人工林的管理提供非常有意义的指导理论, 即先锋群落发展 10 年左右, 应及时进行林分改造, 插种一些乡土树种, 保证森林演替的可持续性发展。

3.3 植被恢复树种光能利用的生态特性

光合作用是植物生长的重要决定因素, 植物叶片对环境的光合响应提供了植物在不同光条件下生存和生长的能力以及对不断变化的环境条件适应能力的信息。作者最近比较研究了华南地区进行植被恢复常用的 8 种乔木树种在模拟演替前、后期光环境下气孔气体交换特点, 结果表明生长在荫蔽条件下的火力楠和黎蒴, 光合作用-光响应曲线饱和点略低于全光照的条件, 两者变化比较接近, 而其他种类的则区别明显, 尤其是在全光照下生长的植物光饱和点明显增高, 其中全光照下生长的红锥(*Castanopsis hystrix*)、大叶相思和马占相思比在荫蔽条件的高 50% 以上, 桂西红荷(*Schinus molle*)、樟树(*Cinnamomum camphora*) 和海南红豆(*Ormosia pinnata*) 介于 20% ~ 30% 之间。从所测定的光合作用-光响应初始直线部分回归方程及参数可知, 生长在荫蔽条件下的火力楠和黎蒴, 初始直线部分回归方程的斜率比全光照的要高, 其它种类的情况正好相反, 尤其是红锥、大叶相思和马占相思, 荫蔽条件下的斜率低 2 倍。因此, 不同光环境下, 它们光合作用-光响应曲线特点的差异明显表现在光合饱和点的大小和初始直线部分回归方程的斜率上。那些生长在荫蔽条件下光饱和点并不明显低于全光照下、同时具有较高的初始直线部分回归方程的斜率的植物, 对低光强的反应较敏感, 在荫蔽环境下的适应能力较强, 不宜作为先锋群落的选用树种。

3.4 植被恢复先锋群落的呼吸量

曾小平等^[44]采用开放式气路, 用红处线 CO₂ 分析仪测定了南方丘陵荒坡植被恢复先锋群落马占相思各器官的呼吸速率, 根据管道模型理论计算非同化器官呼吸量并推算出马占相思林的总呼吸量, 测定结果表明: 马占相思非同化器官的呼吸速率(R')与直径(X)呈负相关, 呼吸速率随直径的增大而减弱, 两者的关系可用幂函数 $R' = AX^B$ ($B < 0$) 来表达, 从而算出各部分器官的 A、B 值。根据呼吸量计算公式和已测定的有关参数, 算出马占相思林的年总呼吸量(乔木层)为 47.51 t·hm⁻², 其中树干、树枝、树叶、树根分别占总量的 23.1%、13.9%、48.7% 和 14.4%, 树叶占总量的近一半, 枝和根所占比例相近。根据样木各器官的呼吸量资料, 建

立了林木各器官呼吸量与 D^2H 的关系表达式: $R = A' (D^2H)^{B'}$ 为研究马占相思林 CO_2 排放量的变化提供了重要依据。

3.5 先锋群落 CO_2 浓度剖面梯度变化

作者观测过广东丘陵—8 年树龄、由大叶相思、马占相思和绢毛相思树种组成的先锋群落林内 CO_2 浓度梯度动态日变化和季节性变化, 林内观测的高度分别为: 9、7.5、6、

4.5、3、1.5、0.1~0.2m。从图 1 可见, 冠层 CO_2 浓度显示明显的日变化格型。夜间, 森林生态系统的总呼吸较高, 空气对流减弱, CO_2 积聚, 在早晨太阳出来之前达到最高值, 夜间累积的高浓度 CO_2 由于逐渐增强的太阳辐射(提升光合速率)、风速和空气对流的混合作用而迅速下降, 中午偏后时分降落到最低点, 然后逐渐回升。林内 CO_2 浓度梯度从近地面到冠层的上方, 除了近地面的 CO_2 浓度(即离地 0.1~0.2 和

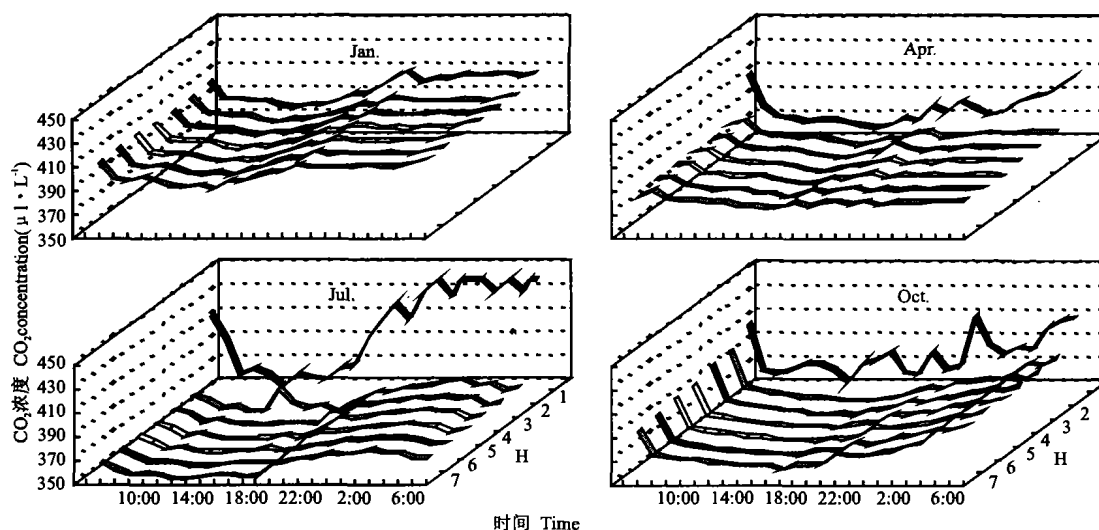


图 1 广东丘陵人工森林林内 CO_2 浓度垂直梯度动态变化

Fig. 1 Profiles of CO_2 concentration in a man-made forest in hilly land of Guangdong Province.

CO_2 : CO_2 浓度 CO_2 concentration ($\mu L \cdot L^{-1}$), H: 林内剖面高度 Profile height 1 = 0.1~0.2m, 2 = 1.5m, 3 = 3m, 4 = 4.5m, 5 = 6m, 6 = 7.5m, 7 = 9m(林冠的上方)。

1.5m 处)变化较大之外, 其

浓度的分层现象并不明显, 离地面 1.5m 以上直至林冠的上方, CO_2 浓度比较接近, 1.5m 处的 CO_2 浓度稍高, 近地面的 0.1~0.2m 处的 CO_2 浓度明显高于其他层次, 而且日变化强烈。日间 CO_2 浓度下降明显, 而在夜间的浓度则非常高, 在 7 月份甚至接近 $450 \mu L \cdot L^{-1}$ 。

林冠 CO_2 浓度的剖面梯度主要受森林结构尤其是森林下层植物的影响, 同时森林的类型也是重要的影响因子。由于该人工林群落处于演替的前期阶段, 林段的林冠还未完全郁闭, 林冠的叶面积指数只有 2.1~2.5 之间, 荫蔽度在 40%~60% 之间, 林内空气容易与林冠以上的空气进行交换, 因此, 林内上层 CO_2 浓度的梯度变化和差异不明显。该林段叶面积指数和林内荫蔽度较低, 下层植物生长茂盛, 土壤呼吸被林下植物活跃的气体交换所抵偿, 是日间近地面 CO_2 浓度较低的原因之一。夜间由于茂密的灌木层和草本层呼吸以及空气交换受到林下植物的缓冲作用, 致使积聚在近地面空间的 CO_2 不易扩散, 浓度因而逐渐升高。一年中 7 月份林内平均 CO_2 浓度最低, 此时太阳辐射最强烈, 日照时数最长, 森林整体的光合作用非常活跃, 进行光合作用的时间相对较长, 尤其有利于林下植物的光合生理活动, 因而比较快地消耗林内的 CO_2 , 垂直剖面的 CO_2 浓度梯度也比较大。在冬季, 由于辐射强度、日照长度和温度均不利于森林的光合作用, CO_2

浓度较高, 林内 CO_2 浓度梯度相对较小。此外, 近地面 0.1~0.2m 处的 CO_2 浓度变化也是在 7 月份最明显, 尤其是在夜间, 由于较高的气温和土壤温度, 有利于土壤生物和林下植物的呼吸, 致使下垫面的 CO_2 浓度大幅度上升。

3.6 全球变化背景下植被恢复树种的生理生态响应

各种类型、不同大小强度和范围的干扰是演替生境形成的主要原因, 并因此启动了生态系统的恢复过程, 干扰还影响生态系统结构与功能的演变过程。人类干扰, 往往是规模巨大、后果难以估计的, 如大气 CO_2 浓度和氮沉降增加, 就是一种大尺度的干扰事件, 并引起全球性的气候变化。问题会自然产生: 在这种新型的干扰下植被恢复演替规律与自然干扰下是否相似? 由于全球变化是一种持续性和不断变化的干扰形式, 演替群落的生境长期处于变化状态, 考虑到群落演替种类的适应性, 演替早期阶段很有可能会维持相当长的时间, 或者演替中、后期是否会向早期阶段偏移?

孙谷畴等^[40] 最新研究发现, 生长在疏林的桃金娘 (*Rhodomyrtus tomentosa*) 在 CO_2 倍增条件下有明显的最大羧化速率和电子传递速率, 阳生性的桃金娘具有比生长在中等疏密林的荷木 (*Schima superba*) 和九节 (*Psychotria rubra*) 更高的羧化作用潜力。由于阳生性植物生长快和根部较发达, 光合产物库不受限制, 空气 CO_2 浓度增高有利于提高光合速率, 促进植物生长和维持其种群的优势。植物最大光合速率

取决于最大羧化速率、电子传递速率、光能转换效率和光下线粒体呼吸等,不同林地植物具有不同的光合参数,对空气 CO_2 浓度增高的响应不同。由于阳生性树种具较大的最大羧化作用 RuBP 饱和速率和电子传递速率,当光合产物库不受限制时,空气 CO_2 增高可使光合速率持续增高,促进阳生植物生长。因此,空气 CO_2 浓度持续增高,阳生性的植物占据群落的时间可能更长,而不利中生性和耐荫性植物种类的生长和发展,群落向顶极阶段演替的时间将会更长^[38,40]。

作者新近的研究还发现,补增 UV-B 辐射使南方森林的优势树种焕镭木(*Woonyoungia septentrionalis*)叶片光合速率降低,除了补增 UV-B 辐射可能引起气孔部分关闭,增加气孔限制外,主要反映在 UV-B 辐射引起叶片光合生化水平降低。焕镭木暴露在补增 UV-B 辐射下,叶片一些主要生化参数如最大电子传递速率(J_{\max})和最大羧化速率($V_{c\max}$)分别下调 23.5% 和 26.2%。磷酸三碳糖利用速率亦见明显下降($P < 0.01$),表明叶片生化水平下调是 UV-B 辐射引起焕镭木叶片光合速率降低的主要原因。光合的下降可能来自叶氮在分配上的变化,以上的研究虽没有测定在补增 UV-B 辐射时叶片氮素的分配,但限制光合过程的电子传递和 Rubisco 的 CO_2 固定都与氮在这些光合组分上的投资直接相关。UV-B 辐射降低 Rubisco 羧化速率时亦近似同步地限制光合过程的电子传递速率,叶片有较低的光合速率。补增 UV-B 辐射使 RuBP 再生受到磷的限制,显示 UV-B 辐射可能对光合多个过程造成抑制。因此,UV-B 辐射的增量将会对森林群落的优势树种产生不良影响,不利于顶极群落种类组成以至现行的群落结构的持续性维持,间接地影响群落的演替速率。

很显然,由于全球气候变化的缘故,次生演替过程将支配地球上大部分的景观,作者认为,了解演替植物本身对资源的竞争力的大小以及对将来气候变化的重要环境因子(如倍增 CO_2 、补增 UV-B 辐射等)的响应均是非常重要的,环境因子变化的频度和强度和植物的响应将决定竞争的结果。研究处于演替过程中的植物时,了解植物的生活型、植被的外貌特征、有效资源的季节性变化和土壤资源的量将比确定植物种本身更加重要。

4 未来的发展方向

植物生理生态学的发展,为研究退化生态系统植被恢复的机理和解释植被恢复的宏观生态学问题提供有效的实验证据,其作用变得越来越重要和不可替代。植物生理生态学在研究植被恢复中的应用,很大程度上起到一种工具或手段的作用,并没有形成一整套完整的研究方法和理论体系,许多未知的内在规律需要进一步深入的探索。如何在将来的研究中进一步发挥这种作用,开展相关的研究工作,现提出如下几点:

4.1 在环境条件特别是土壤条件、温度条件已知的情况下能否或如何预测演替群落的结构,进行长期性预测时,必须考虑种群的遗传结构及其在群落动态中的重要作用,但同时不能否定建立在生理学、种群学以及其他生活史特征基础上

来预测更加复杂群落(如演替后期生态系统)结构的作用。

4.2 需要获取某一植物种占据的潜在空间范围以及这个范围环境因子的量化信息,因为这些信息反映植物种群生态位的大小、个体之间的竞争关系,能帮助我们理解演替植物种群究竟是由相同或者是不同生态位宽度的个体来组成,这是进行人工植被恢复构建先锋群落的重要参考。

4.3 重视种群遗传变异特征对植物群落演替的作用,探求选择压力存在与否是不是演替种群遗传变异水平的重要因素,生态变异是否与遗传变异相关,它们是否一定呈正相关?重视关系密切的种类生理生态演化的比较研究,通过检验基因水平和表型水平上的变异,了解系统发育演变的特点,理解演化过渡的顺序和方向。

4.4 为了实现长期性的预测,必须考虑种群的基因结构和它在群落动态中的意义。开展多个组织水平的生理生态演变的交叉和综合研究,将不同环境的基因变异、种群内选择以及种内和种间的分化相关联。

4.5 深入探索功能群的生理生态总特征在植物演替的作用和调节机理。

4.6 植物对环境演变的响应,全球变化对植物种群的效应以及演变在群落和生态系统水平上对气候响应的影响。

参考文献

- Bazzaz FA, Chiariello NR, Coley PD, et al. 1987. Allocating resources to reproduction and defense. *BioScience*, 37(1): 58~67
- Bazzaz FA. 1979. The physiological ecology of plant succession. *Ann Rev Ecol Ecosyst*, 10:351~371
- Bazzaz FA. 1980. Physiological ecology of tropical succession: A comparative review. *Ann Rev Ecol Ecosyst*, 11:287~310
- Bazzaz FA. 1991. Regeneration of tropical forests: physiological response of pioneer and secondary species. In: Gomez-Pompa A, Whitmore TC, Hadley M. eds. Rain Forest Regeneration and Management. Parkridge, NJ: Parthenon Publishing Group. 91~118
- Bazzaz FA. 1996. Plants in Changing Environment-linking Physiological, Population, and Community Ecology. Cambridge, UK: Cambridge University Press. 206~222, 264~279
- Bjoerkman O, Gauh E, Nobs MA. 1970. Comparative studies of *Artriplex* species with and without b-carboxylation photosynthesis. *Carnegie Institute of Washington Year Book*, 68: 620~623
- Bossel H, Schaefer H, Wang Z-H(王铸豪), Yu Z-Y(余作岳), et al. 1989. System analysis and simulation of carbon and nitrogen dynamics of an *Acacia auriculiformis* stand in South China. *Acta Bot Austro Sin*(中国科学院华南植物研究所集刊), 4:235~251 (in Chinese)
- Chapin III FS, Bloom AJ, Field CB, et al. 1987. Plant responses to multiple environmental factors. *BioScience*, 37(1): 49~57
- Cowan I, Farquhar GD. 1977. Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment. *Symp Soc Exp Biol*, 31: 471~505
- Deng R-W(邓瑞文), Chen T-X(陈天杏), Feng Y-M(冯泳梅). 1985. The studies on the utilization ratio of sun light energy in the tropical artificial forest. *Acta Ecol Sin*(生态学报), 5(3): 231~240 (in Chinese)
- Deng R-W(邓瑞文), Feng Y-M(冯泳梅), Chen T-X(陈天杏). 1989. Studies on the photosynthesis and transpiration in three species of *Acacia*. *Acta Ecol Sin*(生态学报), 9(2): 128~131 (in Chinese)
- Deng R-W(邓瑞文), Yu Z-Y(余作岳), Zhang L-F(张隆芬), Chen T-X(陈天杏). 1984. A study on the characteristics of physiological ecology of chief species in Dianbai. *Trop Subtrop For Ecosyst*(热带亚热带森林生态系统), 2:132~144 (in Chinese)
- Evimer VT, Chapin III FS. 1997. Plant-microbial interactions. *Nature*, 385:26~27
- Farquhar GD, von Caemmerer S, Berry JA. 1980. A biochemical mode of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C_3 species.

- Planta*, 149: 78~90
- 15 Gastra P. 1959. Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance. *Lab Plant Physiol Res Agric Univ Wageningen*, 59: 1~68
 - 16 Gates DM. 1962. Energy Exchange in the Biosphere. New York: Harper & Row.
 - 17 Goulden ML, Munger JW, Fan SM, et al. 1996. Exchange of carbon dioxide by a deciduous forest: response to interannual climate variability. *Science*, 271: 1576~1578
 - 18 Huston M, Smith T. 1987. Plant succession: life history and competition. *Amer J Bot*, 130: 168~198
 - 19 Kramer P. 1957. Outer space in plants. *Science*, 125: 633~635
 - 20 Kramer P. 1950. Effects of wilting on the subsequent intake of water by plants. *Amer J Bot*, 29: 828~832
 - 21 Lange O. 1957. Untersuchungen ueber waermehaushalt und hitzeresistenz mauretanischer wuesten-und savannenpflanzen. *Flora*, 147: 595~651
 - 22 Monsi M, Saeki T. 1953. Ueber den lichtfaktor in den pflanzengesellschaften und seine bedeutung fuer die stoffproduction. *Jpn J Bot*, 14: 22~52
 - 23 Monteith JL. 1973. Principles of Environmental Physics. London: Edward Arnold.
 - 24 Mooney HA, Canadell J, Chapin III FS, et al. 2000. Ecosystem physiology response to global change. In: Implication of Global Change for Natural and Managed Ecosystem: a Synthesis of GCTE and Related Research. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
 - 25 Mooney HA, Percy RW, Ehleringer J. 1987. Plant physiological ecology today. *BioScience*, 37(1): 18~20
 - 26 Odum EP. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science*, 164: 262~270
 - 27 Osmond CB, Austin MP, Berry JA, et al. 1987. Stress physiology and distribution of plants. *BioScience*, 37(1): 38~48
 - 28 Percy RW, Bjoerkman O, Caldwell MM, et al. 1987. Carbon gain by plants in natural environments. *BioScience*, 37(1): 21~29
 - 29 Peng S-L (彭少麟), Zhang Z-P (张祝平). 1990. Studies on biomass and primary production of two dominance species, *Cryptocarya concinna* and *C. chinensis*, of forest vegetation on Dinghushan. *Acta Phytocol Geobot Sin* (植物生态学与地植物学学报), 14(1): 23~32 (in Chinese)
 - 30 Peng S-L (彭少麟), Zhang Z-P (张祝平). 1992. Biomass and primary productivity of dominant species *Aporosa yunnanensis* and *Blastus cochinchensis* of forest vegetation on Dinghu Mountain. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 3(3): 202~206 (in Chinese)
 - 31 Peng S-L (彭少麟), Zhang Z-P (张祝平). 1994. Biomass, productivity and energy use efficiency of climax vegetation on Dinghu Mountains, Guangdong, China. *Sci China (Series B)* (中国科学(B 辑)), 25(5): 497~502 (in Chinese)
 - 32 Peng S-L (彭少麟). 1996. Forest Community Dynamics of Low Subtropics. Beijing: Science Press. 2~8 (in Chinese)
 - 33 Pickett STA, Collins SL, Armesto JJ. 1987. Models, mechanisms and pathways of succession. *Bot Rev*, 53: 335~371
 - 34 Raschke K. 1956. Ueber die physikalischen beziehungen zwishchen waermuebergangszahl, strahlungsaustausch, temperatur und transpiration eines Blattes. *Planta*, 48: 200~238
 - 35 Rorison IH. 1969. Ecological Aspects of the Mineral Nutrition of Plants. Oxford, UK: Blackwell Scientific Publications.
 - 36 Schulze ED, Robichaux RH, Grace J, et al. 1987. Plant water balance. *BioScience*, 37(1): 30~37
 - 37 Sun G-C (孙谷畴), Wei C-C (魏传钊), Zhao P (赵平), Yu Z-Y (余作岳). 1990. Photosynthesis and transpiration in leaves of some woody legume plants in the dry season. *Trop Subtrop For Ecosyst* (热带亚热带森林生态系统), 7: 60~68 (in Chinese)
 - 38 Sun G-C (孙谷畴), Zhao P (赵平), Peng S-L (彭少麟), Zeng X-P (曾小平). 2001. Response of photosynthesis to water stress in four saplings from subtropical forests under elevated atmospheric CO₂ concentration. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 21(5): 739~746 (in Chinese)
 - 39 Sun G-C (孙谷畴), Zeng X-P (曾小平), Wei C-C (魏传钊), et al. 1995. Vegetation recovery in subtropical monsoon evergreen broad-leaved forest I. Gas exchange of woody legumes. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 6(2): 119~122 (in Chinese)
 - 40 Sun G-C (孙谷畴), Zhao P (赵平), Zeng X-P (曾小平), Peng S-L (彭少麟). 2000. Photosynthetic response of plants in different subtropical forests on increment of atmospheric CO₂ concentration. *Chin J Appl Environ Biol* (应用与环境生物学报), 6(1): 1~6 (in Chinese)
 - 41 Walter H. 1964. Die vegetation der Erde in oeko-physiologischer betrachtung. Band I. Die tropischen und subtropischen Zonen. Jena GDP: Verlag Gustav Fischer.
 - 42 Wang B-S (王伯荪). 1987. Phytocoenology. Beijing: Higher Education Press. (in Chinese)
 - 43 Yu Z-Y (余作岳), Peng S-L (彭少麟). 1996. Ecological Studies on Vegetation Rehabilitation of Tropical and Subtropical Degraded Ecosystems. Guangzhou: Guangdong Science & Technology Press. 1~9, 10~30 (in Chinese)
 - 44 Zeng X-P (曾小平), Peng S-L (彭少麟), Zhao P (赵平). 2000. Measurement of respiration amount in artificial *Acacia mangium* forest in a low subtropical hill forest region of Guangdong. *Acta Phytocol Sin* (植物生态学报), 24(4): 420~424 (in Chinese)
 - 45 Zeng X-P (曾小平), Zhao P (赵平), Peng S-L (彭少麟). 1999. Study on the water ecology of three understory plants in a Leguminous mixed forest in Heshan, Guangdong. *Ecol Sci* (生态科学), 18(4): 1~5 (in Chinese)
 - 46 Zeng X-P (曾小平), Zhao P (赵平), Peng S-L (彭少麟). 2000. Study on the water ecology of artifical *Acacia mangium* forest in the Heshan hilly region, Guangdong Province. *Acta Phytocol Sin* (植物生态学报), 24(1): 69~73 (in Chinese)
 - 47 Zhao P (赵平), Peng S-L (彭少麟). 2001. Species and species diversity in relation with restoration and persistence of degraded ecosystem function. *Chin J of Appl Ecol* (应用生态学报), 12(1): 132~136 (in Chinese)
 - 48 Zhao P (赵平), Sun G-C (孙谷畴), Zeng X-P (曾小平), et al. 2000. A comparative study on chlorophyll fluorescence and diurnal course of leaf gas exchange of two ecotypes of banyan. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 11(3): 327~332 (in Chinese)
 - 49 Zhao P (赵平), Yu Z-Y (余作岳), Zeng X-P (曾小平). 1996. Diurnal variation in net photosynthetic rate and respiration rate of plant leaf under natural conditions. *Chin J Appl Environ Biol* (应用与环境生物学报), 2(4): 340~346 (in Chinese)
 - 50 Zhao P (赵平), Zeng X-P (曾小平), Peng S-L (彭少麟), Sun G-C (孙谷畴). Daily variation of gas exchange, stomatal conductance and water efficiency in summer leaves of *Ormosia pinnata*. *J Trop Subtrop Bot* (热带亚热带植物学报), 8(1): 35~42 (in Chinese)
 - 51 Zhao P (赵平), Zeng X-P (曾小平), Yu Z-Y (余作岳). 1995. The annual photosynthetic trend of trees on hilly land in Heshan, Guangdong. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 15(supp. A): 64~67 (in Chinese)
 - 52 Zhao P (赵平), Zeng X-P (曾小平), Yu Z-Y (余作岳). 1997. Relationship between transpiration of shrubs under artificial *Acacia mangium* stand on hilly land of South China and its microclimate during wet season. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 8(4): 365~371 (in Chinese)

作者简介 赵平,男,1963年出生,博士,研究员,研究方向为植物生理生态学,已发表论文54篇,合作出版专著3部, E-mail: heshanstation@scib.ac.cn