

哀牢山中山湿性常绿阔叶林空心树木质残体 呼吸作用初步研究

张树斌^{1,2}, 郑征^{*}

(1 中国科学院西双版纳热带植物园昆明分部, 云南 昆明 650223 2 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘 要: 对云南哀牢山中山湿性常绿阔叶林空心树木质残体雨季和干季的呼吸速率进行测定, 并对木质残体呼吸速率与木质密度和含水量之间的相关关系进行比较, 分析了呼吸速率对温度的敏感性。结果表明: 树干表层木质残体雨季呼吸速率显著高于树干内层和洞内的 ($p < 0.05$), 干季三个部位木质残体呼吸速率之间差异不显著 ($p > 0.05$)。含水量和呼吸速率存在季节差异, 在树干表层和洞内雨季的含水量和呼吸速率显著高于干季的 ($p < 0.05$), 而在树干内层季节差异不显著 ($p > 0.05$)。三个部位木质残体密度与呼吸速率在雨季显著负相关 ($p < 0.01$), 三个部位的含水量和呼吸速率在雨季和干季都显著正相关 ($p < 0.01$); 木质残体的温度系数 (Q_{10}) 大小顺序为: 洞内 (2.08) > 树干表层 (2.01) > 树干内层 (1.73), 树洞内部木质残体对温度响应最敏感。哀牢山地区干季空心树木质残体较低的含水量和全年温凉的气候条件可能成为该区中山湿性常绿阔叶林空心树木质残体分解重要的限制因子。

关键词: 空心树; 呼吸速率; 密度; 含水量; 温度; 常绿阔叶林; 哀牢山

中图分类号: S718.5

文献标识码: A

在一些森林生态系统中存在大量空心树 (Hollow-bearing tree), 它们是森林生态系统的重要组成部分, 在维持森林动物群落的物种多样性方面起着重要作用^[1]。空心树能够为树洞依赖动物 (Hollow-dependent Fauna) 提供临时性或永久性的栖息地和避难所, 许多树洞依赖动物都要利用空心树及其树洞来栖息、繁殖、取食或完成其生活史的某一阶段^[2-4]。空心树作为森林生态系统中的一种重要的资源, 许多动物都要利用这种资源。仅在澳大利亚, 估计有 400 种脊椎动物利用树洞, 这包括了澳大利亚哺乳动物的 42%, 鸟类的 17% 和两栖爬行类动物的 28%^[5]。不仅种类繁多的脊椎动物利用空心树及其树洞, 而且无脊椎动物也同样要利用它们。对

美国中南部森林有关天然树洞和巢位箱被动物占据情况的调查发现, 当地已知的无脊椎动物中有 58% 的需要利用他们^[6]。目前关于森林生态系统中空心树的研究越来越受到生态学家的重视, 已成为森林经营管理以及生物多样性保护过程中的一个重要的管理对象, 山地生态系统中空心树的有效管理有助于野生生物的保护, 对山地生态环境和自然保护区的管理都有重要的指导作用。因此, 对森林生态系统空心树生态学开展研究具有重要的意义。

空心树的形成是生物因子和非生物因子综合作用的结果, 它是由于树干破损后分解者生物进入到内部的木质进行分解逐渐形成的^[7]。在森林生态系统中, 有些乔木树干破损后树皮脱落, 木质暴露于

收稿日期 (Received date): 2007-10-02; 改回日期 (Accepted): 2008-03-02。

基金项目 (Foundation item): 国家重点基础研究发展计划 (973) (2003CB415100), 国家自然科学基金项目 (30170168), 云南省自然科学基金项目 (2003C0070M) 和中国科学院知识创新工程项目 (No. KZCX1-SW-01) 资助。[Supported by the National Key Project for Basic Research (No. 2003CB415100), the Chinese Natural Sciences Foundation (No. 30170168), the Yunnan Province Natural Sciences Foundation (No. 2003C0070M) and Key Project of Knowledge Innovative Engineering of CAS (No. KZCX1-SW-01).]

作者简介 (Biography): 张树斌 (1981-), 男, 云南鹤庆人, 在读硕士研究生, 从事森林生态学研究。[Zhang Shubin (1981-), male, the native place is Heqing county of Yunnan Province, graduate student, major in forest ecology.] E-mail: zhangshubin@xtbg.ac.cn

* 通讯作者 (Author for correspondence): 郑征 (Zheng Zheng), E-mail: zheng@xtbg.ac.cn

外界环境中而被分解生物分解形成木质残体, 处于空心树形成过程中。而这些木质逐渐分解后就形成树洞, 进而发展成为空心树, 同时树洞内也含有大量的木质残体处于不断的分解过程中, 树洞会进一步扩大。木质残体的分解不仅受其自身特性如密度、含水量、C/N 值、N 素含量、木质素和纤维素等有关, 还受到温度、湿度等外界环境因素的影响, 同时分解动物和微生物组成也会强烈地影响木质残体的分解。已有的关于木质残体分解的报道, 都集中于倒木等粗死木质残体 (CWD) 的研究^[8-9], 空心树内存在大量的木质残体, 其含水量和木质特性与倒木不同, 由于还没有关于空心树木木质残体呼吸作用和分解的报道, 因此对其分解过程及其影响因素还不清楚。哀牢山地区全年气候温凉, 低温限制了分解生物的活性进而影响到木质残体的分解。另外哀牢山地区干湿季分明, 降雨和湿度的季节变化也会影响木质残体的分解进程, 因此独特的气候条件将对木质残体分解产生显著影响。木质残体的呼吸作用作为其分解过程的重要组成部分, 对其呼吸作用开展研究不仅能够指示分解速率和微生物的代谢活性, 还能确定木质残体分解的影响因素。

本文通过云南哀牢山中山湿性常绿阔叶林空心树木木质残体雨季和干季的呼吸速率、含水量、密度以及温度的测定, 首次开展空心树木木质残体呼吸作用和分解研究, 目的是: 1) 确定中山湿性常绿阔叶林空心树木木质残体呼吸速率变化规律, 2) 分析空心树木木质残体呼吸作用的影响因素和限制因子, 3) 为认识空心树形成过程及进一步深入开展空心树生态学研究提供科学依据。

1 研究地区概况及方法

1.1 研究地区概况

哀牢山纵贯云南中南部, 约 $23^{\circ}35' \sim 24^{\circ}44'N$, $100^{\circ}54' \sim 101^{\circ}30'E$, 是我国云贵高原、横断山地和青藏高原三大自然地理区域的结合部, 是云南亚热带北部和亚热带南部的过渡区, 保存着我国亚热带地区面积最大, 且以云南特有植物种为优势的常绿阔叶林^[10]。在哀牢山西坡海拔从低到高依次分布着季风常绿阔叶林及思茅松林、中山湿性常绿阔叶林和山顶苔藓矮林三个植被带^[11]。哀牢山地处西南季风区域内, 干湿季分明, 11 月至次年 4 月为干季, 干爽而少雨; 5~10 月为雨季, 云雨天气频

繁^[12]。实验地点位于哀牢山国家级自然保护区核心区徐家坝地区, 海拔 2 400~2 600 m。据哀牢山生态站徐家坝气象站 (海拔 2 450 m) 资料, 该区年平均温度为 $11.3^{\circ}C$, 最热月 (7 月) 平均气温为 $15.6^{\circ}C$, 最冷月平均气温为 $5.4^{\circ}C$ (1 月), 年平均降雨量为 1 931.1 mm, 平均相对湿度为 86%, 全年气候温凉。该林地土壤为山地黄棕壤, 有机质含量为 9%~12%, pH 4.3^[13]。中山湿性常绿阔叶林是该地区分布面积最大、保存最好的原生植被。该森林群落上层的主要优势树种为腾冲栲 (*Castanopsis watti*)、木果柯 (*Lithocarpus xylocarpus*)、硬壳柯 (*Lithocarpus hancei*)、南洋木荷 (*Schinus noronhai*) 等, 乔木亚层的优势树种有绿叶润楠 (*Machilus viridis*)、红花木莲 (*Manglietia insignis*)、云南越桔 (*Vaccinium duclouxii*) 等^[14]。

1.2 取样和呼吸作用测定

在哀牢山徐家坝地区, 设置了中山湿性常绿阔叶林空心树调查样地 4 块, 每块面积为 $100\text{ m} \times 100\text{ m}$ 。其中 1、2 和 3 号样地位于三棵树地区, 4 号样地位于山门口。根据每块样地中空心树数量和种类组成确定 5~15 棵空心树进行取样测定, 共选择空心树样木 35 株 (表 1)。根据树干空心形成过程和木质残体在破损树干的实际分布情况, 取样分为三个部位: 树干表层 (0~5 cm)、树干内层 (5~10 cm) 和洞内 (0~5 cm)。由于树洞内的木质残体取样较为困难, 因此在取样时只针对洞口直径大于 30 cm 的树洞, 并对其洞内表面 0~5 cm 的木质残体进行取样。在每个部位取鲜重约为 50 g 的木质残体各 3 块, 将样品装入自封袋内带回样地附近的中国科学院哀牢山森林生态系统定位站, 称重后放置 3 h 并保持木质残体的水分条件待其呼吸达到平衡时测定其呼吸速率^[14]。呼吸速率测定方法为红外线气体分析法, 测定仪器为 Li-6400 光合作用测定系统联接 6400-05 簇状叶室 (LI-COR 公司, 美国), 6400-05 簇状叶室在测定植物光合和呼吸作用时, 其默认叶面积是 10 cm^2 , 并基于此面积输出测定结果。本文中呼吸速率根据所测木质干重重新计算。木质残体呼吸速率分雨季和干季分别进行测定, 每个季节每个样品测定一次。每次测定时, 将样品放入 6400-05 簇状叶室内并密封叶室 3~5 min, 待呼吸读数的变化在 $\pm 0.05\text{ }\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时视为呼吸平衡并记录呼吸读数。测定时间干季为 2006-11~12 雨季为 2007-07~08。

表 1 哀牢山中山湿性常绿阔叶林空心树木质残体呼吸作用测定样木概况

Table 1 Characteristics of sampled trees for measuring of respiration of woody debris of hollow-bearing tree in montane moist evergreen broad-leaved forest of Ailao Mountains

样地 Plots	取样树号 No. of sampled trees	树种 Species	胸径 DBH (cm)	树高 Height (m)
1	1	滇润楠 <i>Machilus yunnanensis</i>	54.3	20
	2	木果柯 <i>Lihoacapus xylocarpus</i>	134.2	25
	3	木果柯 <i>Lihoacapus xylocarpus</i>	127.8	21
	4	木果柯 <i>Lihoacapus xylocarpus</i>	145.5	23
	5	南洋木荷 <i>Schima noronhae</i>	58.3	19
	6	腾冲栲 <i>Castanopsis wattii</i>	113.8	19
	7	腾冲栲 <i>Castanopsis wattii</i>	137.6	17
	8	腾冲栲 <i>Castanopsis wattii</i>	101.9	23
	9	腾冲栲 <i>Castanopsis wattii</i>	118.0	15
	10	腾冲栲 <i>Castanopsis wattii</i>	143.4	21
	11	腾冲栲 <i>Castanopsis wattii</i>	79.8	16
	12	腾冲栲 <i>Castanopsis wattii</i>	128.4	17
	13	硬壳柯 <i>Lihoacapus hancei</i>	62.9	20
	14	舟柄茶 <i>Hartia sinensis</i>	55.0	18
2	15	木果柯 <i>Lihoacapus xylocarpus</i>	95.5	20
	16	木果柯 <i>Lihoacapus xylocarpus</i>	106.5	29
	17	木果柯 <i>Lihoacapus xylocarpus</i>	100.6	30
	18	木果柯 <i>Lihoacapus xylocarpus</i>	134.1	29
	19	木果柯 <i>Lihoacapus xylocarpus</i>	137.9	29
	20	南洋木荷 <i>Schima noronhae</i>	44.7	18
	21	腾冲栲 <i>Castanopsis wattii</i>	79.6	18
	22	腾冲栲 <i>Castanopsis wattii</i>	74.5	23
3	23	红花木莲 <i>Manglietia insignis</i>	31.4	12
	24	南亚枇杷 <i>Eriobotrya bengalensis</i>	52.7	14
	25	腾冲栲 <i>Castanopsis wattii</i>	156.3	28
	26	腾冲栲 <i>Castanopsis wattii</i>	114.4	16
	27	腾冲栲 <i>Castanopsis wattii</i>	111.5	22
	28	腾冲栲 <i>Castanopsis wattii</i>	79.6	21
	29	腾冲栲 <i>Castanopsis wattii</i>	63.7	18
	30	吴茱萸叶五加 <i>Acanthopanax evodiaefolius</i>	43.5	22
4	31	木果柯 <i>Lihoacapus xylocarpus</i>	100.2	24
	32	木果柯 <i>Lihoacapus xylocarpus</i>	106.3	25
	33	腾冲栲 <i>Castanopsis wattii</i>	150.0	26
	34	腾冲栲 <i>Castanopsis wattii</i>	116.2	24
	35	腾冲栲 <i>Castanopsis wattii</i>	71.5	23
平均 Average			98.0	21.3

1.3 干重、含水率和密度的测定

参照 Chambers 等 (2001) 的方法^[14], 采用排水法测定样品体积 (V , m^3), 并在 70°C 条件下烘干称重, 得到干重 (m , g)。样品密度 (ρ , g/m^3) 由干重除以体积得到, 含水量 (M , $\text{g H}_2\text{O}/\text{g}$) 以每克干重的木质残体中的含水的质量来表示。

1.4 呼吸速率的计算

呼吸速率用单位时间内单位干重排放的 CO_2 的摩尔质量来表示, 即每千克干重的木质残体每秒钟排放的 CO_2 的摩尔质量 ($\mu\text{mol}/(\text{kg}\cdot\text{s})$)^[15]。呼吸速率的计算公式如下

$$R = \frac{R_A \times (A \times 10^{-4})}{m \times 10^{-3}}$$

式中 R 表示空心树木木质残体的呼吸速率 ($\mu\text{mol}/(\text{kg}\cdot\text{s})$), R_A 表示 Li-6400 记录的呼吸读数, 它是基于默认面积输出的呼吸速率 ($\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$), A 为所设定的默认面积值 (10 cm^2), m 表示被测木质的干重 (g)。

1.5 数据处理与统计分析

为比较不同部位木质残体含水量和呼吸速率的差异, 用单因素方差分析 (ANOVA) 并进行多重比较。不同季节空心树木木质残体含水量和呼吸速率的差异, 用独立样本 T 检验比较差异显著性; 木质含水量、密度和呼吸速率之间的关系用 Pearson 相关系数来表示, 并检验相关关系的显著性; 为了描述温度和呼吸速率的关系, 利用呼吸作用测定数据并采用国内外普遍采用的模拟呼吸对温度变化响应的指数方程 $R = a e^{b/T}$ 和温度系数 (Q_{10}) 方程 $Q_{10} = e^{b \times 10}$ 来模拟空心树木木质残体呼吸速率对温度增加的响应。其中 R 为木质残体的呼吸速率, a 和 b 是用呼吸作用测定数据和温度敏感性方程拟合的参数, T 为对每个样品呼吸作用测定过程中 Li-6400 记录的气温, Q_{10} 表示温度每升高 10°C 木质残体的呼吸速率增加的倍数。

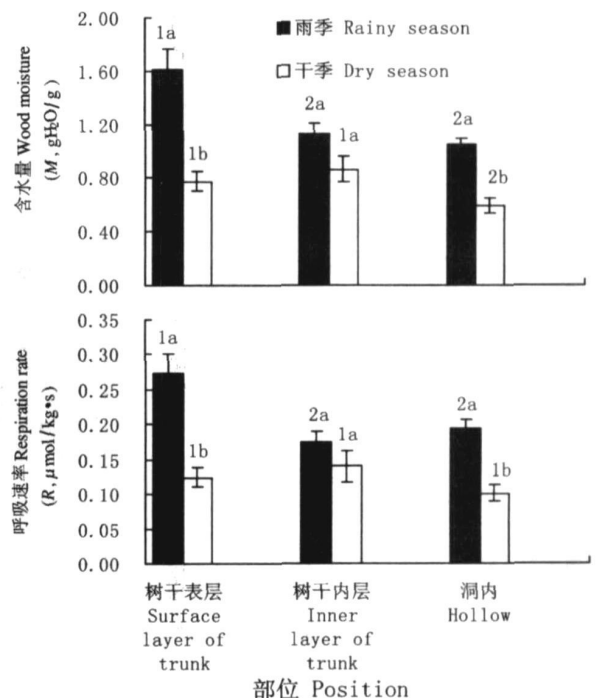
数据处理和分析采用 SPSS 13.0 统计软件, 相应的图表用 Microsoft Excel 完成。

2 结果和分析

2.1 含水量及其季节变化

如图 1 所示, 雨季时三个部位木质残体含水量 ($\text{g H}_2\text{O}/\text{g}$) 顺序为: 树干表层 (1.608 ± 0.152) > 树干内层 (1.129 ± 0.076) > 洞内 (1.047 ± 0.047)。

树干表层的含水量显著高于树干内层和洞内的 ($p < 0.05$), 而树干内层和洞内之间含水量的差异不显著 ($p > 0.05$)。雨季树干表层木质残体含水量高的原因是由于它直接受雨水淋湿, 容易吸收大量的水。空心树木木质残体一般较为疏松, 密度较低, 雨较大时, 可以逐渐浸透到树干内层, 导致其也具有较高含水量。树洞内一般不直接受到雨淋, 它主要是通过吸收空气水分, 也有的可以接收到少量通过破损树干流入洞内的雨水, 因此含水量最低。干季时三个部位含水量 ($\text{g H}_2\text{O}/\text{g}$) 顺序为: 树干内层 (0.864 ± 0.098) > 树干表层 (0.773 ± 0.074) > 洞内 (0.592 ± 0.054), 树干表层和树干内层含水量都显著高于洞内的 ($p < 0.05$), 树干内层和树干表层的含水量差异不显著 ($p > 0.05$)。哀牢山地区干季时降雨量少, 空气干燥, 树干表层和洞内直接与空气接触, 水分散失较大, 含水量低于内层的。



注: 不同季节部位之间的显著性差异用不同数字表示, 各个部位雨季和干季的显著性差异用不同的字母表示 ($p < 0.05$)

Notes: Different Arabic numerals show significant positional difference; different letters show significant seasonal difference ($p < 0.05$)

图 1 哀牢山中山湿性常绿阔叶林空心树木木质残体含水量和呼吸速率部位差异和季节比较 (平均值 \pm 标准误)

Fig. 1 Positional and seasonal comparison of wood moisture and respiration rate of woody debris of hollow-bearing tree in montane moist evergreen broad-leaved forest of Ailao Mountains (Mean \pm SE)

空心树不同部位木质残体含水量均存在季节变化(见图 1),雨季与干季相比,树干表层、树干内层和洞内木质残体含水量分别增加了 108.0%、30.7%和 76.9%,以树干表层增加最为明显。树干表层和洞内的木质残体雨季含水量显著高于干季的($p < 0.05$)(见图 1)。与干季相比,树干内层雨季含水量虽然有所增加(30.7%),但季节差异不显著($p > 0.05$)。

2.2 呼吸速率及其季节变化

雨季时三个部位木质残体呼吸速率($\mu\text{mol}/(\text{kg} \cdot \text{s})$)顺序为:树干表层(0.273 ± 0.028) > 洞内(0.195 ± 0.011) > 树干内层(0.175 ± 0.014)(见图 1)。树干表层呼吸速率显著高于洞内和树干内层的($p < 0.05$),而洞内和树干内层雨季呼吸速率差异不显著($p > 0.05$)。雨季树干表层呼吸速率最高主要是由于其具有最高含水量,含水率的增加提高了微生物的分解活性。而在干季,三个部位木质残体呼吸速率($\mu\text{mol}/(\text{kg} \cdot \text{s})$)顺序为:树干内层(0.140 ± 0.022) > 树干表层(0.124 ± 0.014) > 洞内(0.101 ± 0.012),三个部位之间呼吸速率的差异达不到显著($p > 0.05$)。与美国密歇根州北方硬叶林和北方森林过度区的 CWD 的呼吸速率($0.13 \sim 0.45 \mu\text{mol}/(\text{kg} \cdot \text{s})$)^[15]相比,哀牢山雨季时空心树木质残体的呼吸速率与其较接近,而干季树干表层和洞内木质残体呼吸速率则略低。

树干表层、树干内层和洞内木质残体呼吸速率

雨季和干季相比,分别增加了 120.2%、25.0%和 93.1%(见图 1)。呼吸速率的季节变化与含水量季节变化相一致,呈现为树干表层和洞内呼吸速率显著高于干季的($p < 0.05$),但树干内层呼吸速率的季节变化达不到显著水平($p > 0.05$)。

2.3 木质残体密度、含水量和呼吸速率的关系

表 2 显示树干表层和洞内的木质残体含水量与密度存在负相关,且在雨季显著($p < 0.01$)而干季不显著($p > 0.01$)。疏松的木质残体储存水的能力更强,在雨季时水分丰富,因此密度低的具有更高含水量;干季期间气候干燥,木质残体不断丧失水分,使得不同密度的木质残体含水量差异减小。树干内层木质残体的情况则相反,其含水量与密度相关性雨季不显著($p > 0.05$)而干季显著($p < 0.01$)。

如表 2 所示,密度与呼吸速率存在一定的负相关关系,但因部位和季节而异。在雨季,三个部位呼吸速率和密度有极显著的负相关关系($p < 0.01$),表现为致密的木质残体呼吸速率低,而疏松的木质残体呼吸速率高;在干季,呼吸速率和密度的负相关性在树干表层和洞内不显著($p > 0.05$)而在树干内层显著($p < 0.01$)。

空心树木质残体含水量对其呼吸速率有显著的影响(见表 2),无论在干季和雨季,树干表层、树干内层和洞内木质残体含水量与呼吸速率存在极显著的正相关($p < 0.01$),表现为随含水量增加,木质残体的呼吸速率增大。

表 2 哀牢山中山湿性常绿阔叶林空心树木质残体雨季和干季密度、含水量和呼吸速率之间的相关关系

Table 2 Corrections among density, wood moisture and respiration rate of woody debris of hollow-bearing tree during rainy season and dry season in montane moist evergreen broad-leaved forest of Ailaoshan mountains

部位 Position	变量 Variables	密度 Density		含水量 Wood moisture	
		雨季 Rainy season	干季 Dry season	雨季 Rainy season	干季 Dry season
树干表层 Surface layer of trunk	密度 Density	—	—	- 0.735* *	- 0.297
	呼吸速率 Respiration rate	- 0.682* *	- 0.178	0.644* *	0.672* *
树干内层 Inner layer of trunk	密度 Density	—	—	- 0.698* *	- 0.762* *
	呼吸速率 Respiration rate	- 0.241	- 0.637* *	0.543* *	0.696* *
洞内 Hollow	密度 Density	—	—	- 0.631* *	- 0.057
	呼吸速率 Respiration rate	- 0.397* *	- 0.064	0.413* *	0.825* *

注:表中显示的是 Pearson 相关系数,* * 表示在 0.01 的显著水平(双尾检验)下相关性达到显著。

2. 4 木质残体呼吸速率的温度敏感性

温度和木质残体呼吸速率具有密切关系, 通常呼吸速率会随着温度的升高而增大。表 3 列出了空心树不同部位木质残体呼吸速率对温度变化的敏感性。在树干表层、树干内层和洞内三个部位, 回归方程和回归系数显著性均 $< 0. 01$, 达到了极显著水平。然而, 空心树不同部位木质残体呼吸速率对温度变化的响应是不同的, 三个部位木质残体的 Q_{10} 大小顺序为: 洞内 (2. 08) $>$ 树干表层 (2. 01) $>$ 树干内层 (1. 73), 温度增加 10°C , 洞内和树干表层木质残体呼吸速率大约增加一倍; 树干内层木质残体的 Q_{10} 最小, 其呼吸作用对温度变化的响应不如洞内和树干表层敏感。与美国密歇根州北方硬叶林和北方森林过度区 CWD 的 Q_{10} 值 (2. 2~ 2. 57)^[15] 相比, 本文中三个部位木质残体 Q_{10} 比这一研究结果要小。

3 讨论和结论

3. 1 木质残体呼吸速率测定方法

国内外对林木非同化器官呼吸的测定有原位测定法和离体测定法。原位实体测定较为准确地代表真实的呼吸水平, 测定的可信度较高, 但树干和木质残体不同部位自身特性存在较大差异, 原位测定不能细化不同组织和部位的呼吸水平。而离体测定虽对树干造成一定的破坏, 却能对不同部位木质残体的呼吸水平进行测定^[16]。木质残体在树干原位时, 其周围的环境是高浓度的 CO_2 和低浓度的 O_2 , 这将限制分解真菌的生长。而木质残体离体后, CO_2 浓度降低和 O_2 浓度升高, 必将增大其呼吸速率。而

研究表明, 木质残体在离体后大约 3 h 就能达到呼吸平衡^[14]。因此, 在测定呼吸速率之前, 木质残体在保水的条件下先平衡 3 h 方能进行呼吸作用的测定。本文建立空心树调查样地, 根据样地内空心树的数量和种类组成比例选取样木并采集木质残体进行离体测定呼吸速率, 能真实反映该地区空心树不同部位木质残体的呼吸水平。

3. 2 含水量对呼吸速率的影响

木质残体的呼吸作用主要是通过微生物的分解作用来进行的, 研究表明水分对分解真菌的活性的影响, 并非是含水量本身直接作用, 而是通过其中的水势来直接对分解真菌的活性起作用^[17]。真菌生长所需的最适的水势大约为 $-1. 0 \text{ MPa}$ 而当木质残体含水量在 $0. 5 \sim 2. 5 \text{ g H}_2\text{O} / \text{g}$ 时较易达到最适水势^[17]。因此在含水量较低时 ($W < 0. 5 \text{ g H}_2\text{O} / \text{g}$), 分解微生物对水分的增加非常敏感, 较小的水分增加会导致呼吸速率的急剧增大; 含水量在 $0. 5 \sim 2. 5 \text{ g H}_2\text{O} / \text{g}$ 时, 呼吸速率随水分增加而缓慢增加。但在太平洋沿岸的湿性森林中有关粗死木质残体 (CWD) 呼吸作用的研究表明极高的木质含水量会显著抑制木质残体的呼吸作用和分解速率^[18]。如果木质含水量再增大, 可能微生物的分解活性反而会受到抑制, 呼吸速率也会随之下降, 但这需要进一步的研究证实。而且木质残体的含水量一方面受降雨等气象因子的影响, 另一方面木质自身持水特性也很重要, 不同部位的木质残体的含水量因季节和降雨状况而不同。哀牢山干季 (11 月至次年 4 月) 降雨少, 干季降雨量仅占全年的 $13. 4\%$ ^[10], 空心树木质残体含水量相应也较低, 尤其是树洞内木

表 3 哀牢山中山湿性常绿阔叶林空心树不同部位木质残体呼吸速率的温度敏感性

Table 3 Sensitivity of respiration rate of woody debris of hollow-bearing tree in montane moist evergreen broad-leaved forest of Ailao Mountains

部 位 Position	回归方程 Regression functions	温度系数 Q_{10}	方程显著性 Significance of functions (Sig.)	系数显著性 Significance of coefficients (Sig.)	
				a	b
树干表层 Surface layer of trunk	$R = 0. 039 e^{0. 073T}$	2. 01	0. 001 [*]	0. 000 [*]	0. 001 [*]
树干内层 Inner layer of trunk	$R = 0. 046 e^{0. 053T}$	1. 73	0. 006 [*]	0. 000 [*]	0. 006 [*]
洞 内 Hollow	$R = 0. 027 e^{0. 073T}$	2. 08	0. 000 [*]	0. 000 [*]	0. 000 [*]

注: * * 表示方程或系数在 0. 01 的显著水平 (双尾检验) 达到显著。

Notes: * * denotes significant difference at 0. 01 level (two-tale test) for the functions and coefficients.

质残体含水量最低 ($0.592 \text{ gH}_2\text{O/g}$), 很大程度上限制了分解生物的活性, 是空心树木质残体分解过程中重要的限制因子。

3.3 木质密度对呼吸速率的影响

木质密度与其分解程度密切相关, 随着分解的不断进行, 密度逐渐减小。通常真菌侵入木质进行分解活动的程度与木质密度有关系, 真菌侵入较高密度的木质残体需要更长的克隆时间, 而较低密度的木质残体更容易被分解和具有更高的呼吸速率^[14]。本文中密度对呼吸速率的影响是间接的, 因为空心树不同部位木质残体大部分比较疏松, 密度较低, 真菌易于侵入进行分解活动, 密度本身对微生物的侵入影响较为微弱, 但其持水特性会间接作用于呼吸速率。雨季在三个部位以及干季在树干内层, 密度和含水量显著负相关, 密度和呼吸速率也显著相关(见表2)。而在干季时, 树干表层和洞内木质残体含水量较低, 限制了微生物分解活性, 极大地降低了密度差异对木质残体呼吸作用的影响。

3.4 温度对呼吸速率的影响

温度是影响木质残体呼吸作用的重要的影响因子, 不同季节的温度变化会影响到分解生物的活性, 进而间接影响木质残体的呼吸速率。本文中利用温度系数(Q_{10})描述了木质残体呼吸速率的温度敏感性, 拟合方程在树干表层、树干内层和树洞内部都是显著的。王文杰等(2005)^[19]对不同研究者对于树干和树枝呼吸的136个研究结果的统计发现, 90%的研究结果 Q_{10} 值都在1.0~3.0间, 本文中三个部位的木质残体 Q_{10} 值(1.73~2.08)都在这个范围内, 与其他地方对于树干和树枝呼吸速率对温度的敏感性的研究结果相一致。云南哀牢山区全年气候温凉, 年平均气温为11.3℃, 尤其是在干季的11月~次年2月, 月平均气温较低^[10], 低温在一定程度上限制了分解微生物的活性, 因此常年温凉的气候条件可能成为该区常绿阔叶林空心树木质残体分解及空心树形成的另一个限制因子。

致谢: 本研究得到了中国科学院哀牢山亚热带森林生态系统研究站的大力支持, 野外工作得到了杨国平、李达文和杨文争先生以及沈守良和李晓亮同学的帮助。中国科学院西双版纳热带雨林生态系统研究站提供了Li-6400光合作用测定系统, 在此表示衷心的感谢。

参考文献 (References)

[1] Gibbons P, Lindenmayer D B. Issues associated with the retention of

hollow-bearing trees within eucalypt forests managed for wood production [J]. *Forest Ecology and Management*, 1996, 83(3): 245~279

[2] Jenkins B, Kitching R L. The ecology of water-filled treeholes in Australian rainforests: foodweb reassembly as a measure of community recovery after disturbance [J]. *Australian Journal of Ecology*, 1990, 15: 199~205

[3] Gibbons P, Lindenmayer D B, Bary S C, et al. Hollow selection by vertebrate fauna in forests of southeastern Australia and implications for forest management [J]. *Biology Conservation*, 2002, 103: 1~12

[4] Lindenmayer D B, Ough K. Salvage logging in the montane ash eucalypt forests of the central highlands of Victoria and its potential impacts on biodiversity [J]. *Biology Conservation*, 2006, 20(4): 1005~1015

[5] Ambrose G J. An ecological and behavioural study of vertebrates using hollows in eucalypt branches[D]. Ph.D. thesis, La Trobe University, Melbourne, Victoria, 1982: 447

[6] McComb W C, Noble R E. Nest-box and natural cavity use in three mid-south forest habitats [J]. *Journal of Wildlife Management*, 1981, 45(1): 93~101

[7] Wilkes J. Stem decay in deciduous hardwoods: an overview [J]. *Australian Forestry*, 1982, 45(1): 42~50

[8] Ganjgunte G K, Condon L M, Clinton P W, et al. Decomposition and nutrient release from radiata pine (*Pinus radiata*) coarse woody debris [J]. *Forest Ecology and Management*, 2004, 187: 197~211

[9] Romero L M, Smith T J, Fourqurean J W. Changes in mass and nutrient content of woody debris during decomposition in a South Florida mangrove forest [J]. *Journal of Ecology*, 2005, 93: 618~631

[10] Qiu Xuezhong, Xie Shouchang. Studies on the Forest Ecosystem in Ailao Mountains Yunnan [M]. Kunming: Yunnan Sciences and Technology Press, 1998: 1~135 [邱学忠, 谢寿昌. 哀牢山森林生态系统研究[M]. 昆明: 云南科技出版社, 1998: 1~135]

[11] Shi Jipu, Zhao Chongjiang, Zhu Hua. Characteristics and species composition of main vegetation types on west slope of the Ailao Mountains in Yunnan [J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2005, 11(1): 1~7 [施济普, 赵崇奖, 朱华. 哀牢山西坡主要植被类型的特征与物种组成[J]. 应用与环境生物学报, 2005, 11(1): 1~7]

[12] Zhang Keying. The characteristics of mountain climate in the north of Ailao mountains [A]. In: Wu Zhengyi, et al. Research of Forest Ecosystem on Ailao mountains Yunnan [C]. Kunming: Yunnan Sciences and Technology Press, 1983: 20~29 [张克映. 哀牢山北段山地气候特征[A]. 见: 吴征镒, 等. 云南哀牢山森林生态系统研究[C]. 昆明: 云南科技出版社, 1983: 20~29]

[13] Li Wenya, Xie Shouchang, Xie Kejin, et al. Preliminary studies on the litterfall and coarse woody debris in mid-mountain humid evergreen broad-leaved forest in Ailao mountains [J]. *Acta Botanica Sinica*, 1995, 37(10): 807~814 [刘文耀, 谢寿昌, 谢克金, 等. 哀牢山中山湿性常绿阔叶林凋落物和粗死木质残体的初步研究[J]. 植物学报, 1995, 37(10): 807~814]

[14] Chamber J Q, Schimel J P, Nobre A D. Respiration from coarse

- wood litter in central Amazon forests [J]. *Biogeochemistry*, 2001, 52(2): 115~ 131
- [15] Gough C M, Vogel C S, Kazanski C, *et al*. Coarse woody debris and the carbon balance of a north temperate forest [J]. *Forest Ecology and Management*, 2007, 244: 60~ 67
- [16] Wang Wenjie. Methods for the determination of CO₂ flux from non-photosynthetic organs of trees and their influences on the results *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(9): 2056~ 2067 [王文杰. 林木非同化器官 CO₂ 通量的测定方法及对结果的影响 [J]. 生态学报, 2004, 24(9): 2056~ 2067]
- [17] Dickinson J. Changes in relationship between water content and water potential after decay and its significance for fungal successions [J]. *Transactions of the British Mycological Society*, 1985, 85: 649~ 653
- [18] Progar R A, Schowalter T D, Freitag C M, *et al*. Respiration from coarse woody debris as affected by moisture and saprotroph functional diversity in Western Oregon [J]. *Oecologia*, 2000, 124: 426~ 431
- [19] Wang Wenjie, Wang Huimei, Zu Yuangang, *et al*. Characteristics of root, stem and soil respiration Q₁₀ temperature coefficients in forest ecosystems [J]. *Acta Phytocologia Sinica*, 2005, 29(4): 680~ 691 [王文杰, 王慧梅, 祖元刚, 等. 林木非同化器官与土壤呼吸的温度系数 Q₁₀ 值的特征分析 [J]. 植物生态学报, 2005, 29(4): 680~ 691]

A Preliminary Research on Respiration of Woody Debris of Hollow-bearing Tree in the Montane Moist Evergreen Broad-leaved Forest of Ailao Mountains, Yunnan, China

ZHANG Shubin^{1, 2}, ZHENG Zheng¹

(1. Kunming Section of Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, CAS, Kunming 650223 China;

2. The Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039 China)

Abstract Hollow-bearing tree plays a key role at animal biodiversity of forest fauna in forest ecosystem. We measured the respiration rate of the woody debris of hollow-bearing tree during the rainy season and the dry season in the montane moist evergreen broad-leaved forest of Ailao Mountains, SW China. Furthermore the correlations among respiration rate, wood density and moisture were analyzed and temperature sensitivity of the respiration rate was simulated. The respiration rate of surface layer of trunk during rainy season was significantly higher than those of inner layer of trunk and hollow ($p < 0.05$), but the difference of respiration rate during dry season was not significant for three positions ($p > 0.05$). The wood moisture and respiration rate of the surface layer, the inner layer and the hollow were higher during the rainy season than the dry season, and the difference was significant ($p < 0.01$) for the surface layer and hollow, but not significant ($p > 0.05$) for the inner layer. There was negative correlation between wood density and respiration rate, and the correlations for three different positions during rainy season were significant ($p < 0.01$). There was positive correlation between wood moisture and respiration rate for the three different positions during both rainy season and dry season. The temperature coefficient (Q_{10}) for three positions ranks as Hollow (2.08) > Surface layer (2.01) > Inner layer (1.73), which shows wood debris of hollow was the most sensitive to temperature. The results suggest the low wood moisture during dry season and the cold climate during whole year were key limiting factors for the decomposition of woody debris of hollow-bearing tree in the montane moist evergreen broad-leaved forest of Ailao Mountains, SW China.

Key words hollow-bearing tree; respiration rate; density; moisture; temperature; evergreen broad-leaved forest; Ailao Mountain