

西双版纳不同海拔热带雨林凋落量变化研究

郑征¹ 李佑荣¹ 刘宏茂¹ 冯志立¹ 甘建民¹ 孔维静^{1,2}

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

摘要 在3个海拔梯度(600、1 100和1 600 m)选取8块热带雨林样地,研究了印度季风环境下西双版纳热带季节雨林和山地雨林的凋落动态随海拔的变化及其与气候的关系。在3个梯度上,年平均温度分别为22.1、20.1和16.6 °C,年平均温度递减率为 $-0.0053\text{ }^{\circ}\text{C}\cdot\text{m}^{-1}$ 。随海拔增加,年平均降雨量增加(分别为1 532、1 659和2 011 mm),但旱季的降雨量基本相同(282~295 mm);年蒸发量变化较小(分别为1 369、1 374和1 330 mm);年平均空气相对湿度降低(分别为86%、81%和84%),旱季后期湿度降低更明显;样地土壤含水显著增加。热带季节雨林凋落量($1\ 072\sim 1\ 285\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)显著高于热带山地雨林凋落量($718\sim 1\ 014\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)。凋落量和凋落进程变异系数与海拔之间存在线性显著负相关,凋落量与温度线性显著正相关而与降雨量显著负相关。旱季凋落高峰受到空气相对湿度和土壤含水量影响,随海拔增加空气相对湿度降低使得海拔1 105~1 720 m的凋落高峰提前,但土壤含水量继续增加又会使凋落高峰推后。研究结果得出:1)热带季节雨林凋落量与东南亚热带潮湿雨林相近;2)旱季水分限制随海拔增加而变化,影响凋落高峰出现时间;3)随海拔增加,热带山地雨林凋落年进程由季节性向平稳过渡。

关键词 凋落物 热带雨林 热带山地雨林 印度季风 西双版纳

LITTERFALL OF TROPICAL RAIN FORESTS AT DIFFERENT ALTITUDES, XISHUANGBANNA, SOUTHWEST CHINA

ZHENG Zheng¹ LI You-Rong¹ LIU Hong-Mao¹ FENG Zhi-Li¹ GAN Jian-Min¹ and KONG Wei-Jing^{1,2}

(1 Kunming Section of Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China)

(2 Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

Abstract To assess the effects of the Indo monsoon on litterfall dynamics and changes of litterfall along altitudinal gradients in the tropical rain forests of southwestern China, eight plots were chosen along three elevational gradients of 600, 1 100 and 1 600 m in Xishuangbanna, China. We examined the relationship between litterfall dynamics and climate, and their changes with increasing altitude. On three gradients, average annual temperature was 22.1, 20.1 and 16.6 °C respectively, with a mean lapse rate of $-0.0053\text{ }^{\circ}\text{C}\text{ m}^{-1}$. With increasing altitude, annual average rainfall increased (1 532, 1 659 and 2 011 mm, respectively), while in the dry season they were similar (282–295 mm); evaporation changed slightly (1 369, 1 374 and 1 330 mm, respectively); annual average relative humidity decreased (86%, 81% and 84%, respectively) and was much more pronounced in the late dry season; and soil water content increased significantly. Litterfall production of tropical seasonal rain forest ($1\ 072\text{ to }1\ 285\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$) was higher than in the tropical montane rain forest ($718\text{ to }1\ 014\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$). Both litterfall production and CV of annual litterfall processes had a significant and negative linear relationship with altitude. Litterfall production had a significant and positive linear relationship with temperature and was inversely related to rainfall. Peak litterfall during the dry season was influenced by relative air humidity and soil water content. Peak litterfall occurred earlier in the dry season at altitudes of 1 100 to 1 720 m due to decreasing humidity with altitude whereas at higher sites (1 820 m), increasing soil moisture levels delayed the litterfall peak. Our results suggested that 1) litterfall production of the tropical seasonal rain forest coincided with those of moist tropical rain forests in Southeast Asia; 2) water stress in the dry season changed with altitude and determined the timing of peak litterfall; and 3) with increasing altitude, there was a transition from seasonality to stability in annual litterfall process.

Key words Litterfall, Tropical rain forest, Tropical montane rain forest, Indo monsoon, Xishuangbanna

收稿日期: 2004-06-29 接受日期: 2005-01-17

基金项目: 国家自然科学基金项目(30170168)、云南省自然科学基金项目(2003C0070M)、国家重点基础研究发展计划(973)(2003CB415100)和中国科学院西南知识创新基地项目

E-mail: Zhengz@xtbg.ac.cn

森林凋落物产量和凋落进程主要受到气候和森林状况的影响。热带森林凋落物研究表明随海拔升高引起的气候变化主要是温度降低会使凋落量减少(Vitousek *et al.*, 1994; Raich *et al.*, 1997; Kitayama & Aiba, 2002)。由于受到环境中水分胁迫的影响,凋落量年进程会出现明显的季节性变化,并会导致森林外貌发生明显的季节性改变,如常绿林和落叶林,这种差异成为森林植被分类的重要特征。总之,森林凋落物动态反映出森林生态系统的重要过程及环境对植被的影响作用。

从亚洲低纬度热带雨林地区(如马来西亚)向北延伸,季风的影响作用增强。在广大的南亚和东南亚一带的热带,包括印度、孟加拉国、缅甸、老挝、泰国北部、以及中国云南大部、西藏东南部和四川西南部,受到印度季风显著影响,这些地区在一年中形成了雨季与干季相互交替的气候特征(Rai & Procter, 1986; 杨一光, 1987; Kumar & Deepu, 1992)。关于亚洲热带雨林凋落动态的研究主要是集中在在马来西亚的热带潮湿雨林(Anderson *et al.*, 1983; Proctor *et al.*, 1983; Moran *et al.*, 2000; Kitayama & Aiba, 2002; Takyu *et al.*, 2003),而印度季风气候对热带雨林凋落物影响的研究很少。虽然这些少量的研究反映出季风环境下雨林凋落进程在旱季出现凋落高峰(Rai & Procter, 1986; 郑征等, 1990; Kumar & Deepu, 1992; Sundarapandian & Swamy, 1999),但限于观测样地少,目前仍未有概括性的结论。

热带山地雨林的结构和功能不同于低地雨林,为了解释这种差异,提出了许多的假设,它们大多数是直接或间接与气候有关(Tanner *et al.*, 1998)。一些山地雨林样地的研究显示一年中最大凋落量可能出现在旱季(Edwards, 1977; Tanner, 1980; Proctor *et al.*, 1989)或雨季(Weaver *et al.*, 1986)。然而,在哥伦比亚海拔 2 550 和 3 370 m 的季节性降雨条件下的山地雨林凋落量在全年保持相当稳定的速率(Veneklaas, 1991)。目前还缺少对季节性气候环境中海拔升高导致的气候变化对山地雨林凋落进程影响的研究报道。我们的问题是:1)与潮湿的雨林相比,在印度季风环境下的热带雨林凋落量和凋落年进程有何变化? 2)在印度季风环境下,随海拔增加山地温度、湿度和降雨格局会发生什么变化? 它对森林凋落动态有何影响? 根据已有的研究结果,海拔增加会导致气候变化,以及森林凋落高峰与水分胁迫密切相关,我们提出假设:随海拔增加,当旱季对森林的水分胁迫发生时间或强度上的变化时,反

映森林水分胁迫的凋落高峰会随之发生变化。因此通过对不同海拔水分和凋落年进程的观测,能够揭示水分环境对森林生态系统过程的影响作用。

西双版纳位于云南省南部,地貌结构以山原为主。由于受到印度季风的影响,这里的热带雨林因上层树种在旱季末期出现换叶而被称为热带季节雨林(刘伦辉, 1987),是研究印度季风环境下雨林凋落动态及山地气候变化对雨林凋落动态影响的理想地区。个别研究报道了该地区低海拔的热带季节雨林在旱季存在凋落高峰(郑征等, 1990),但由于缺少对多块样地和不同海拔梯度的观测研究,该地区热带雨林凋落量及其年进程仍不清楚。由于现有的事实表明调节山地雨林功能的因子没有统一的模式,对不同地点进行深入的研究对于认识各地点之间缺少一致性是必要的(Tanner *et al.*, 1998)。本文的研究目的是:1)确定印度季风对热带雨林凋落物动态的影响; 2)测定季风环境下气候和凋落动态随海拔的变化; 3)定量研究气候因子对凋落量的影响; 4)研究旱季水分限制作用随海拔的变化及其与凋落高峰的关系。

1 研究地自然概况

西双版纳(21°09' ~ 22°35' N, 99°58' ~ 101°50' E)位于云南西南,与老挝和缅甸接壤。这一地区处于横断山系南端的无量山和怒山的余脉山原,地貌结构以山原为主,其中分布着较多的宽谷盆地,海拔从 475 到 2 429.5 m(朱华, 2000)。这一地区位于亚洲热带北缘,气候受印度季风控制。在海拔相对较低的盆地,具有 3 个明显的季节:湿热的雨季(5 ~ 10 月)、雾凉季(11 月 ~ 翌年 2 月)和干热季(3 ~ 4 月)。雾凉季和干热季合称为干季。然而,根据我们的观测,在海拔高于盆地 300 m 以上的山地,在干季 11 月 ~ 翌年 2 月间不存在雾凉季。

在这一地区森林类型随海拔增高而发生变化,热带季节雨林出现在低地和低山沟谷中(海拔 < 1 000 m),热带山地雨林分布在海拔 800 ~ 1 800 m 的山地上。由于季风的影响,该地每年旱季末的 3 ~ 4 月,热带雨林上层树种有一短暂而集中的换叶期,雨林表现出一定的季节变化,因此这一地区的雨林被称为热带季节雨林(刘伦辉, 1987)。热带山地雨林群落以热带树种为主,间有亚热带种类混生,外貌和结构多具雨林特点(刘伦辉, 1987)。

在西双版纳山原海拔 600、1 100 和 1 600 m 的 3 个海拔梯度,选择植被状况良好的勐仑(570 m)、补

蚌(680 m)、象明(1 100 m)和勐宋(1 600 m)为研究地点。季节雨林样地设置 3 块,其中勐仑 2 块(ML_1 和 ML_2),补蚌 1 块(BB)。 ML_1 和 ML_2 样地是以千果榄仁(*Terminalia myriocarpa*)、番龙眼(*Pometia tomentosa*)等为优势, BB 样地是以望天树(*Shorea chinensis*)为优势。山地雨林研究样地选取 5 块,其中 1 块(XM)位于象明,其它 4 块(MS_1 , MS_2 , MS_3 和 MS_4)位

于勐宋。在西双版纳,不同海拔梯度上存在完整自然植被的山体仅存在于保护区内,然而这些保护区中没有足够的开阔地设置气象观测站。因此研究地点分散在不同山地。

样地选择的标准是:具有大树的成熟林,森林结构相对一致并且坡度较缓。季节雨林样地土壤为砖红壤,山地雨林样地为红壤。样地情况见表 1。

表 1 西双版纳热带雨林 8 块观测样地的基本情况
Table 1 Description of the eight study plots in tropical rain forests in Xishuangbanna

森林类型 Forest type	地点 Site	样地 Plot	位置 Location	海拔 Altitude (m)	样地面积 Plot area (m^2)	林冠高度 Canopy height (m)	观测时间 Observed time
季节雨林 Seasonal rain forest	勐仑 Menglun	ML_1	21°56'03" N, 101°11'37" E	625	2 500	48	1999 ~ 2003
		ML_2	21°56' N, 101°11' E	650	2 500	45	1988 ~ 1991
	补蚌 Bubeng	BB	21°37' N, 101°35' E	680	2 500	60	1991 ~ 1992
山地雨林 Montane rain forest	象明 Xiangming	XM	22°06'10" N, 101°20'29" E	1 105	2 500	30	1999 ~ 2003
	勐宋 Mengsong	MS_1	21°29'35" N, 100°30'27" E	1 610	2 500	30	1999 ~ 2003
		MS_2	21°30'38" N, 100°30'03" E	1 720	2 500	30	1999 ~ 2003
		MS_3	21°30'38" N, 100°30'10" E	1 720	2 500	30	2002 ~ 2003
		MS_4	21°30'47" N, 100°29'54" E	1 820	2 500	25	2002 ~ 2003

2 研究方法

2.1 气象观测

勐仑的气象数据由中国科学院生态系统研究网络西双版纳勐仑热带雨林定位观测站提供。补蚌样地与勐仑海拔接近,采用勐仑气象数据。该地区缺少山地气象观测数据,我们在象明和勐宋设立气象观测点,观测点位置见表 2。每个点安放百叶箱,其内放置干球、湿球、最高和最低温度计,并放置地表温度计、土壤温度计、雨量计和蒸发皿。观测从 2001 年 12 月 31 日 20:00 点正式开始,按照常规气象观测每日进行观测。

2.2 凋落物

在每个样地中设置面积为 0.25 m^2 的网眼为 0.1 mm 的圆锥形收集框 16 个,排成 4 行,编号,每个之间的距离为 10 m,框口离地面 1 m。在每月 15 日和月末进行收集,分别装入布袋,每个收集框的样品分别分为叶、枝、花、果、皮、碎屑(包括不能分辨的

和一些附生物),在 80 °C 下烘干,称重。由于凋落物样品处理工作量大,样地的设立时间不同。 ML_1 , XM, MS_1 和 MS_2 样地是在 1999 年 1 月设立。 MS_3 和 MS_4 在 2002 年 1 月设立。另外,还利用了 1988 年设立的 ML_2 和 1990 年设立的 BB 样地的观测数据。各样地观测期见表 1。

2.3 土壤含水量

在 ML_1 、 ML_2 、 MS_1 、 MS_3 和 MS_4 等 5 块样地中各选取 3 个点,对土壤进行取样,取样深度为 10、20、40、60、80 和 100 cm。样品在 105 °C 下烘干,测含水量。取样时间为 2003 年 1 月 15 日和 3 月 15 日。

2.4 数据统计

图 1 和表 2 中的气象观测数据是 3 个梯度从 2002 到 2004 年的 3 年平均值。土壤含水量图(图 2)显示各样地 0~100 cm 土壤含水量平均值和每次调查时 3 次重复取样的标准误差。凋落物平均值的标准误差显示各样地观测期间的年变化和月变化。在 8 块样地之间,总凋落量差异进行了一元方差(ANO-

VA)分析和多重比较($LSD, p = 0.05$)。月凋落量变异系数计算公式为: $CV = (SD/X) \times 100\%$, X 为观测期月凋落量平均值, SD 为观测期月凋落量平均值标准差。热带季节雨林和山地雨林在凋落量和月凋落量变异系数的平均值的差异进行了一元方差(ANOVA)分析和多重比较($LSD, p = 0.05$)。气象因子变化与海拔之间关系进行了线性回归分析。利用线性回归对生态系统性质(凋落量和年凋落进程变异系数)与气候因子和海拔的关系进行了定量分析。在回归分析中, 8 块样地海拔为实际测量结果, 但样地气象数据只能采用样地所处梯度的气象观测数据。

3 结果

3.1 3个海拔梯度的气候

3个海拔梯度的气候条件见表2。3个海拔梯度年平均温度为 $16.6 \sim 22.1$ $^{\circ}\text{C}$, 年平均温度随海拔增高线性降低, 年平均温度的递减率为 -0.0053 $^{\circ}\text{C} \cdot \text{m}^{-1}$ (表3)。随海拔增加, 年降雨量明显增加, 而年蒸发量和空气相对湿度呈降低趋势(表2)。3个梯度的最低平均月温出现在12月(象明和勐宋)或1

月(勐仑), 最高平均月温出现在6月(图1)。在12月~翌年4月间, 海拔1105 m的月平均温度与570 m的接近(图1)。3个梯度降雨量年进程一致, 5月开始急剧增加, 9月后迅速减少, 显示出印度季风的影响作用(图1)。旱季3个梯度的降雨量很接近, 为282~295 mm(表2)。在2~4月间, 3个梯度空气相对湿度明显降低, 尤其是在山地海拔1105和1610 m的相对湿度降低更强烈(图1)。此时蒸发量急剧增加, 海拔越高蒸发越大(图1)。蒸发量和相对湿度沿海拔的变化显示出旱季山地雨林的空气水分条件比季节雨林的更加亏缺。由于只有3个梯度, 表3中一些回归关系达不到显著水平, 但除年平均相对湿度外, 温度、降水和蒸发与海拔之间的相关系数都很高(表3)。

3.2 土壤含水量

旱季不同海拔5块样地的土壤含水量见图2, 1月5块样地土壤含水量为11%~35%, 海拔625 m(ML_1)样地的土壤含水量低, SE 很小, 1820 m(MS_4)的含水量最高。3月各样地的土壤含水量都分别比1月降低, 其中海拔625 m(ML_1), 650 m(ML_2)和

表2 西双版纳3个海拔梯度2002~2004年的气象观测数据平均值

Table 2 Climate data for the study sites at three altitudinal gradients in Xishuangbanna, values are mean of 2002 to 2004

地点 Site	位置 Location	海拔 Altitude (m)	年平均 温度 Mean annual temperature ($^{\circ}\text{C}$)	年平均最 高温度 Mean annual maximum temperature ($^{\circ}\text{C}$)	年平均最 低温度 Mean annual minimum temperature ($^{\circ}\text{C}$)	年平均降 雨量 Mean annual rainfall (mm)	干季降 雨量 Rainfall in the dry sea- son (mm)	年平均蒸 发量 Mean annual evapora- tion (mm)	年平均相 对湿度 Mean annual relative humidity (%)
勐仑 Menglun	21 $^{\circ}$ 56' N, 101 $^{\circ}$ 11' E	570	22.1	29.5	18.4	1531.7	289.5	1369.4	85.9
象明 Xiangming	22 $^{\circ}$ 06' N, 101 $^{\circ}$ 20' E	1105	20.1	26.0	16.3	1658.5	295.0	1373.6	80.9
勐宋 Mengsong	21 $^{\circ}$ 29' N, 100 $^{\circ}$ 30' E	1610	16.6	21.9	12.8	2011.1	282.4	1329.7	83.6

表3 研究地点气象数据和样地土壤含水量与海拔间的直线回归分析

Table 3 Summaries of linear regressions of climate data on the three study sites and soil water content at five plots against altitude (m)

变量 Dependent	截距 Intercept	斜率 Slope	R^2	n
年平均温度 Mean annual temperature ($^{\circ}\text{C}$)	25.374	-0.0053	0.9704	3
年平均最高温度 Mean annual maximum temperature ($^{\circ}\text{C}$)	33.933	-0.0074	0.9971*	3
年平均最低温度 Mean annual minimum temperature ($^{\circ}\text{C}$)	21.714	-0.0054	0.9746	3
年平均降雨量 Mean annual rainfall (mm)	1231.4	0.4587	0.9225	3
年平均蒸发量 Mean annual evaporation (mm)	1397.3	-19.85	0.6714	3
年平均相对湿度 Mean annual relative humidity (%)	85.767	-1.15	0.2111	3
1月土壤含水量 Soil water content in January (%)	4.5971	5.8094	0.9870**	5
3月土壤含水量 Soil water content in March (%)	2.5648	5.1228	0.9295**	5

*: $p < 0.01$ ** : $p < 0.01$

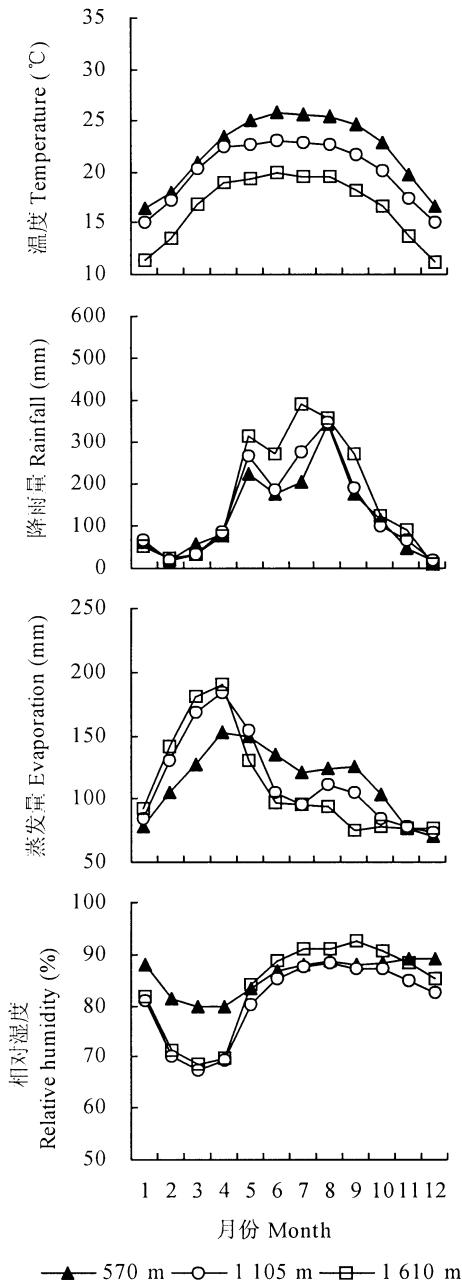


图1 西双版纳3个海拔梯度的月平均气温、降雨量、蒸发量和空气相对湿度的年进程(2002~2004)

Fig.1 Annual processes of mean monthly air temperatures, rainfall, evaporation and air relative humidity on three research altitudinal gradients in Xishuangbanna during 2002-2004

海拔 570 m 的数据由中国科学院西双版纳热带雨林定位观测站提供 Data of altitude 570 m are determined by the Xishuangbanna Research Station of the Tropical Rain Forest Ecosystem, the Chinese Academy of Sciences

1 820 m(MS_4) 的降低达到显著水平($p < 0.01$)。随海拔升高,1 和 3 月的土壤含水量都呈线性显著增加($p < 0.01$,表 3),旱季土壤水分条件随海拔的变化与空气水分条件的变化相反。

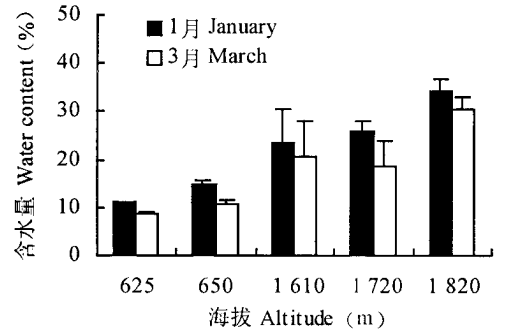


图2 西双版纳不同海拔5块样地旱季0~100 cm 深度的土壤含水量

Fig.2 Soil water content at 0-100 cm depth on five plots with different altitudes in Xishuangbanna in the dry season

3.3 凋落量

8 块样地凋落量为 $718 \sim 1\,285 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ (表 4),主要组分为叶和枝,叶占凋落量的 56%~71%,枝占 12%~20%。果实的比例差异较大,XM 和 BB 分别仅占 2.5%和 3.0%, ML_2 达 16.8%。花和树皮的比例分别为 0.3%~6.0%和 0.4%~4.9%,碎屑为 5.6%~12.9%。季节雨林 ML_1 和 ML_2 之间总凋落量差异不显著,山地雨林样地中 MS_1 和 MS_2 凋落量与季节雨林样地 ML_1 和 ML_2 存在显著差异(表 4)。山地雨林样地之间, MS_1 显著低于 XM, MS_3 和 MS_4 ; MS_2 显著低于 XM(表 4)。

3 块季节雨林总凋落量平均值($1\,156 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)较山地雨林的高 27.2%,差异显著($p < 0.05$),树皮凋落量也高于山地雨林($p < 0.01$),但叶、枝、花、果和杂物的凋落量与山地雨林差异都达不到显著水平(表 4)。

3.4 凋落年进程

在旱季 8 块样地的凋落量增加(图 3)。3 块季节雨林样地中, ML_1 和 ML_2 样地在旱季 3~4 月总凋落量出现明显的凋落高峰,凋落高峰期主要成分为叶,2 个月的叶凋落量分别占各自年叶凋落量的 55.6%和 50.4%;BB 样地除 3~4 月出现叶凋落高峰外,在 6~7 月还存在一较弱的叶凋落高峰,两个高峰期的叶凋落量分别占年凋落量的 36.4%和 23.7%。3 块样地最大月凋落量为 $223 \sim 275 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$,番龙眼林(ML_1 和 ML_2)的最大月凋落量出现在 4 月,晚于望天树林(BB)的(3 月)。除 MS_4 ,其它山地雨林样地凋落高峰出现的时间较季节雨林更早,持续时间也 longer。 MS_1 的凋落高峰出现在 1~4 月,高峰期叶凋落量占年叶凋落量的 59.1%; MS_2 的凋落

表 4 西双版纳热带雨林 8 块样地的凋落量年平均值 \pm 标准误差
Table 4 Annual litterfall means \pm SE ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$) in the eight plots of tropical rain forests in Xishuangbanna

森林类型 Forest type	样地 Plot	叶 Leaves	枝 Branches	花 Flowers	果 Fruits	杂物 Trash	皮 Bark	总 Total
季节雨林 Seasonal rain forest	ML ₁	614 \pm 16	185 \pm 12	6 \pm 2	97 \pm 40	109 \pm 15	61 \pm 8	1 072 \pm 65 ^a
	ML ₂	624 \pm 107	188 \pm 21	23 \pm 6	186 \pm 110	63 \pm 7	27 \pm 3	1 112 \pm 15 ^a
	BB	916	181	4	38	102	44	1 285
	平均 Mean	718 \pm 99 ^a	185 \pm 2 ^a	11 \pm 6 ^a	107 \pm 43 ^a	91 \pm 14 ^a	44 \pm 9 ^a	1 156 \pm 65 ^a
山地雨林 Montane rain forest	XM	647 \pm 29	208 \pm 33	22 \pm 3	26 \pm 5	130 \pm 11	6 \pm 2	1 040 \pm 54 ^a
	MS ₁	430 \pm 13	113 \pm 15	16 \pm 8	63 \pm 10	92 \pm 11	3 \pm 1	718 \pm 38 ^c
	MS ₂	526 \pm 19	107 \pm 4	53 \pm 9	90 \pm 34	90 \pm 9	4 \pm 4	869 \pm 42 ^{bc}
	MS ₃	532 \pm 29	188 \pm 40	43 \pm 2	69 \pm 23	73 \pm 5	19 \pm 8	924 \pm 61 ^{ab}
	MS ₄	656 \pm 2	172 \pm 19	21 \pm 12	53 \pm 29	82 \pm 00	11 \pm 1	995 \pm 5 ^{ab}
平均 Mean	558 \pm 42 ^a	158 \pm 20 ^a	31 \pm 7 ^a	60 \pm 10 ^a	93 \pm 10 ^a	9 \pm 3 ^b	909 \pm 56 ^b	

8 块样地的凋落量之间、以及季节雨林与山地雨林凋落量平均值之间的差异显著性分别进行了方差分析, 字母不同表示差异显著 The significance of difference of litterfall among the eight plots and between seasonal rain forest and montane rainforest are shown. Different letter indicate significant difference (ANOVA, LSD multiple comparisons LSD, $p = 0.05$) 除 BB 样地为 1 年的观测数据, 其它样地均为多年的观测数据 For plot BB, only one year data was available

表 5 西双版纳热带雨林 8 块样地月凋落量的变异系数
Table 5 Coefficients of variation (CV) of monthly litterfall in the eight plots of tropical rain forests in Xishuangbanna

森林类型 Forest type	样地 Plot	叶 Leaves	枝 Branches	花 Flowers	果 Fruits	总 Total
热带季节雨林 Seasonal rain forest	ML ₁	114	83	140	160	81
	ML ₂	103	81	117	99	73
	BB	68	66	271	238	52
	平均值 \pm SE Mean \pm SE	95 \pm 14 ^a	77 \pm 5 ^a	176 \pm 48 ^a	166 \pm 40 ^a	69 \pm 9 ^a
热带山地 Montane rain forest	XM	65	45	168	61	51
	MS ₁	61	65	187	47	44
	MS ₂	61	52	163	149	46
	MS ₃	62	84	141	115	51
	MS ₄	61	90	137	97	51
平均值 \pm SE Mean \pm SE	62 \pm 1 ^b	67 \pm 9 ^a	159 \pm 9 ^a	93 \pm 18 ^a	49 \pm 2 ^b	

字母不同表示两种森林的差异显著 Different letter indicate significant difference between two forest type (ANOVA, LSD multiple comparisons LSD, $p = 0.05$)

高峰出现在 1~3 月, 高峰期叶凋落量占全年的 57.8%; XM 和 MS₃ 凋落高峰出现在 2~4 月, 高峰期叶凋落量分别占各自年凋落量的 51.5% 和 49.5%。MS₄ 样地凋落高峰出现在 3~4 月, 与季节雨林类似, 高峰期叶凋落量占年叶凋落量的 36.7%。山地雨林高峰期最大月凋落量为 103~172 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$, 较季节雨林低。

季节雨林花凋落量都很低, ML₂ 和 BB 花凋落出现在 3 月, 但 ML₁ 在 6 月观测到较高的花凋落量。山地雨林样地在 2~4 月花凋落量高, 但一些样地在 5 和 6 月也观测到较高的花凋落量。季节雨林果凋落高峰都出现在 7~9 月, 此时果成熟。山地雨林

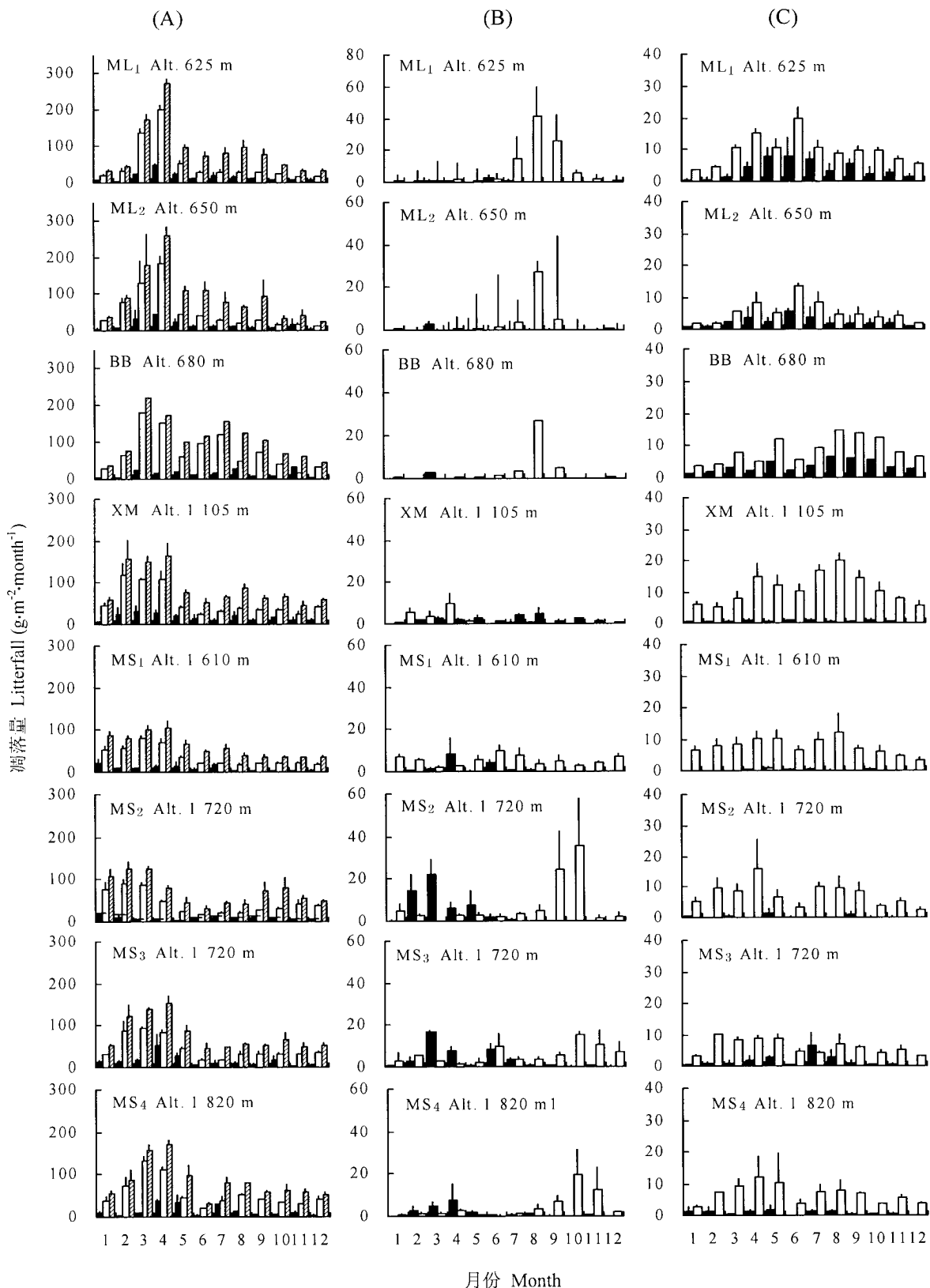
中, MS₂ 和 MS₄ 在 9~11 月出现明显果凋落高峰, 较季节雨林的晚; MS₃ 在 6 月和 10~12 月的果凋落量较高; XM 和 MS₁ 果凋落高峰不明显(图 3)。

3.5 月凋落量变异系数及其随海拔变化

季节雨林样地叶凋落量月变异系数平均值显著高于山地雨林的($p < 0.05$), 总凋落量的月变异系数也高于山地雨林($p < 0.05$), 但两种林之间, 花、果、枝的月凋落变异系数差异不显著(表 5)。8 块样地叶和总凋落物的月凋落量变异系数随海拔升高呈幂函数显著降低(叶 $p < 0.01$, 总 $p < 0.05$, 图 4)。

3.6 凋落量与海拔、年平均温度和降雨量

随海拔升高, 总凋落量呈线性显著降低($p <$



(A) ■ 枝 Branches □ 叶 Leaves ▨ 总量 Total (B) ■ 花 Flowers □ 果实 Fruits (C) ■ 树皮 Bark □ 杂物 Trash

图3 西双版纳热带雨林8块样地的凋落量年进程

Fig.3 Annual litterfall processes on the eight plots of tropical rain forests in Xishuangbanna

0.05); 随年均温度上升, 总凋落量呈线性显著增加 ($p < 0.05$); 总凋落量与降雨量还存在显著负相关 ($p < 0.05$) (图 5)。

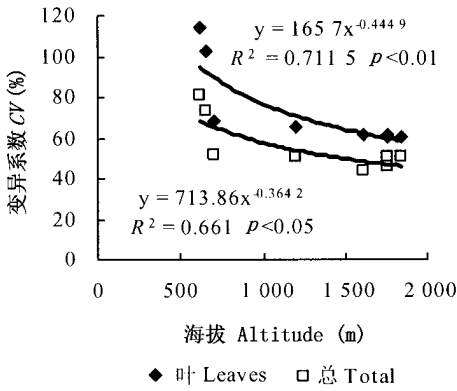


图 4 西双版纳热带雨林 8 块样地的总凋落和叶凋落量月变异系数随海拔变化

Fig. 4 Coefficients of variation (CV) of monthly leaf and total litterfall along gradients in altitude in the eight plots of tropical rain forests in Xishuangbanna

4 讨论

4.1 与其它雨林凋落量的比较

一些研究显示世界范围内森林凋落物产量与纬度之间存在负的线性相关 (Bray & Gorham, 1964; Vogt *et al.*, 1986), 这主要是由于凋落量与生长季的光照存在很强的相关关系 (Jordan, 1971)。最高的凋落量出现在热带阔叶落叶林和常绿林 (Vogt *et al.*, 1986)。在东南亚热带雨林观测到很高的凋落量, 马来西亚沙撈越 4 种热带雨林凋落量分别为 880、920、1 150 和 1 200 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ (Proctor *et al.*, 1983)。马来西亚婆罗洲 3 块雨林凋落量分别为 1 105、1 110 和 1 113 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ (Burghouts *et al.*, 1998; Kitayama & Aiba, 2002)。文莱热带龙脑香雨林和石南林 (Heath forest) 的凋落量分别为 827 和 817 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ (Moran *et al.*, 2000)。本研究热带季节雨林 3 块样地的凋落量都很高, 为 1 072 ~ 1 285 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, 显示季风环境下的西双版纳热带季节雨林凋落量与东南亚热带雨林的接近。

4.2 海拔增加与凋落量变化

一些观测显示热带雨林凋落量随海拔升高而降低 (Veneklaas, 1991; Kitayama & Aiba, 2002), 马来西亚海拔 700 ~ 3 100 m 范围的生长在两种基质上的热带山地雨林凋落量均随海拔增高呈线性降低: $L = -0.216A + 1194$ (沉积岩上) 和 $L = -0.348A$

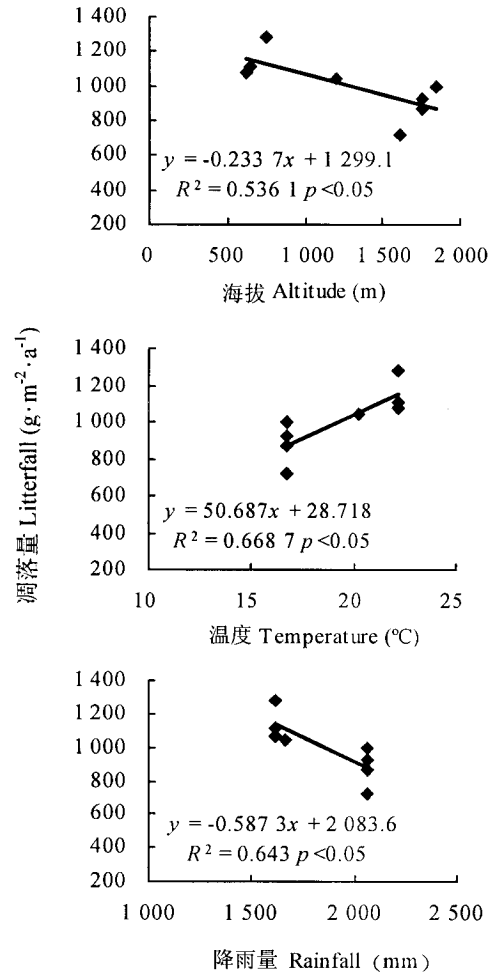


图 5 西双版纳热带雨林 8 块样地年凋落量随海拔、温度和降雨的变化

Fig. 5 Changes of litterfall along gradients in altitude, temperature and rainfall in the eight plots of tropical rain forests in Xishuangbanna

+ 1 348 (超基性岩上) (Kitayama & Aiba, 2002)。在夏威夷 Mauna Loa 热带雨林, 随海拔增加 (290 ~ 1 660 m) 凋落量线性显著降低 (Raich *et al.*, 1997)。随森林不同回归模型参数会发生变化, 但随海拔增加西双版纳热带雨林凋落量的线性下降 (斜率 = -0.2337, 截距 = 1 299.1, 图 5) 与马来西亚生长在沉积岩上的热带雨林相近。然而, 勐宋 4 块样地海拔为 1 610、1 720、1 720 和 1 820 m, 凋落量分别为 718、869、924 和 995 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, 随海拔增加凋落量增加, 其变化与整个梯度的相反。这种局部变化的原因之一是海拔 1 610 m 的样地曾经受到较强的干扰, 样地中部存在林窗, 另外样地位于沟谷, 日照时间相对短。这一情况说明在同一梯度范围内的凋落物观测中选取 1 块以上的样地是必要的。

哀牢山位于西双版纳北部, 也属横断山脉。在

海拔 2 500 m 观测地,年平均温度为 11.3 °C,年降雨量为 1 931 mm,该地的山地常绿阔叶林两块样地的凋落量为 540 和 710 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ (Liu *et al.*, 2002a)。根据本研究 and 哀牢山的观测结果,从西双版纳海拔 600、1 100 和 1 600 m 到哀牢山 2 500 m,森林凋落量(L)与年平均温度(T)存在显著线性正相关($L = 48.699T + 68.538$, $n = 10$, $R^2 = 0.8142$, $p < 0.01$),与海拔(A)和降雨量(P)存在显著的线性负相关($L = -0.2735A + 1341.8$, $n = 10$, $R^2 = 0.7412$, $p < 0.01$; $L = -0.7051P + 2237.8$, $n = 10$, $R^2 = 0.4379$, $p < 0.05$)。这一地区旱季山地雨林与季节雨林雨量相近,雨季期间山地雨林降雨量较季节雨林高,但此时两种林水分都充足,山地雨林较高的年降雨量对提高生产力不起作用。因此,可以认为在印度季风气候下云南热带雨林凋落量变化的主要影响因子是温度,海拔增高导致温度降低使得凋落量减少。

4.3 凋落的季节性及其随海拔的变化

在马来西亚沙捞越,低地雨林凋落进程出现的明显的季节性凋落高峰是与较高的降雨同步(Proctor *et al.*, 1983)。在印度卡纳塔克邦(Karnataka)、高止山脉西面(Western Ghats)和东北等地观测到旱季时森林出现明显的季节性凋落高峰(Rai & Proctor, 1986; Kumar & Deepu, 1992; Arunachalam *et al.*, 1998; Sundarapandian & Swamy, 1999),这些地区气候受季风控制,5~10月印度季风期间降雨丰富,而11月~翌年4月间为干季。西双版纳热带季节雨林和山地雨林在旱季凋落增加,凋落高峰在1~4月,凋落的季节模式与印度季风气候环境下的雨林、湿性落叶林和亚热带森林的凋落进程类似(Rai & Proctor, 1986; Kumar & Deepu, 1992)。表明印度季风气候环境下季节性的水分胁迫是导致西双版纳热带雨林在旱季出现明显凋落高峰的原因。

本研究中海拔 625~1 820 m 的季节雨林和山地雨林在旱季都出现凋落高峰,与牙买加和新几内亚的一些山地雨林的研究结果类似(Tanner, 1980; Edwards, 1977),但是高峰时间随海拔升高而变化。样地海拔由 625~680 m 增高到 1 105、1 610 和 1 720 m,凋落高峰时间提前,原因是山地 2~4 月空气湿度急剧降低(图 1)导致了水分胁迫。而海拔继续升到 1 820 m,凋落高峰反而推后(图 3),尽管海拔 1 820 m 样地空气湿度也低,但旱季土壤含水量最高(图 2),减轻了空气湿度降低产生的水分胁迫。海拔更高的哀牢山山地常绿阔叶林凋落高峰期出现在

3~5 月(Liu *et al.*, 2002b),比本研究中海拔 1 820 m 样地的更晚。哀牢山空气相对湿度 1 月为 80%,2~4 月降低为 66%~71%(来自哀牢山森林生态系统定位站观测),与勐宋的非常接近。深度 0~15 cm 层的土壤含水量雨季为 80%~120%,3 月开始明显降低,但 3~4 月含水量仍为 50%~60%,高于本研究海拔 1 820 m 样地。综合以上观测结果,我们认为在印度季风条件下,山地雨林凋落高峰出现时间受到空气相对湿度和土壤含水量变化的影响。海拔 1 100~1 720 m 处受到空气水分胁迫,凋落高峰出现提前,海拔增加到 1 820~2 500 m,土壤含水量持续增加使水分胁迫减轻,凋落高峰推后。我们进一步推测如果海拔继续增高,凋落高峰出现时间将继续推后,然而由于随后雨季来临使得水分胁迫解除,凋落高峰将消失,凋落进程变得平稳。这一推测与哥伦比亚热带山地雨林的观测结果一致(Veneklaas, 1991),在海拔 2 550 和 3 370 m 的凋落量在旱季并未出现增加。两个梯度上的平均饱和水汽差随海拔增加而减少,尽管缺少土壤水分观测数据, Veneklaas (1991)推测其原因是山地雨林土壤和大气全年维持较高的湿度。

热带季节雨林和山地雨林凋落高峰变化趋势与凋落进程变异系数是随海拔增高而降低的变化趋势相一致的(图 4)。

参 考 文 献

- Anderson JM, Proctor J, Vallack HW (1983). Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu National Park, Sarawak III. Decomposition processes and nutrient losses from leaf litter. *Journal of Ecology*, 71, 503–527.
- Arunachalam A, Arunachalam K, Pandey HN, Tripathi RS (1998). Fine litterfall and nutrient dynamics during forest re-growth in the humid subtropics of north-eastern India. *Forest Ecology and Management*, 110, 209–219.
- Bray JR, Gorham E (1964). Litter production in forests of the world. *Advances in Ecological Research*, 2, 101–158.
- Burghouts TBA, van Straalen NM, Bruijnzeel LA (1998). Spatial heterogeneity of element and litter turnover in a Bornean rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 14, 477–506.
- Edwards PJ (1977). Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea. II. The production and disappearance of litter. *Journal of Ecology*, 65, 971–992.
- Jordan CF (1971). A world pattern in plant energetics. *American Scientist*, 59, 426–433.
- Kitayama K, Aiba S (2002). Ecosystem structure and productivity of tropical rain forests along altitudinal gradients with contrasting soil phosphorus pools on Mount Kinabalu, Borneo. *Journal of*

- Ecology*, 90, 37 – 51.
- Kumar MB, Deepu JK (1992). Litter production and decomposition dynamics in moist deciduous forests of the Western Ghats in Peninsular India. *Forest Ecology and Management*, 50, 181 – 201.
- Liu LH (刘伦辉) (1987). Rainforest. In: Wu ZY (吴征镒), Zhu YC (朱彦丞), Jiang HQ (姜汉桥) eds. *Vegetation of Yunnan* (云南植被). Science Press, Beijing, 97 – 163. (in Chinese)
- Liu W, Fox JED, Xu Z (2002a). Biomass and nutrient accumulation in montane evergreen broad-leaved forest (*Lithocarpus xylocarpus* type) in Ailao Mountains, SW China. *Forest Ecology and Management*, 158, 223 – 235.
- Liu W, Fox JED, Xu Z (2002b). Litterfall and nutrient dynamics in a montane moist evergreen broad-leaved forest in Ailao Mountains, SW China. *Plant Ecology*, 164, 157 – 170.
- Moran JA, Barker MG, Moran AJ, Becker P, Ross SM (2000). A comparison of the soil water, nutrient status, and litterfall characteristics of tropical heath and mixed-dipterocarp forest sites in Brunei. *Biotropica*, 31, 2 – 13.
- Proctor J, Anderson JM, Fogden SCL, Vallack HW (1983). Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu National Park, Sarawak II. Litterfall, litter standing crop and preliminary observations on herbivory. *Journal of Ecology*, 71, 261 – 283.
- Proctor J, Phillipps C, Duff GK, Heaney A, Robertson FM (1989). Ecological studies on Gunung Silam, a small ultrabasic mountain in Sabah, Malaysia II. Some forest processes. *Journal of Ecology*, 77, 317 – 331.
- Rai SN, Proctor J (1986). Ecological studies on four rainforests in Karnataka, India. I. Environment, structure, floristics and biomass. *Journal of Ecology*, 74, 439 – 454.
- Raich JW, Russell AE, Vitousek PM (1997). Primary productivity and ecosystem development along an elevational gradient on Mauna Loa, Hawaii. *Ecology*, 78, 707 – 721.
- Sundarapandian SM, Swamy PS (1999). Litter production and leaf decomposition of selected tree species in tropical forests at Kodiyar in the Western Ghats, India. *Forest Ecology and Management*, 123, 231 – 244.
- Takyu M, Aiba S, Kitayama K (2003). Changes in biomass, productivity and decomposition along topographical gradients under different geological conditions in tropical lower montane forests on Mount Kinabalu, Borneo. *Oecologia*, 134, 397 – 404.
- Tanner EVJ (1980). Litter in montane rain forests of Jamaican and its relation to climate. *Journal of Ecology*, 68, 833 – 848.
- Tanner EVJ, Vitousek PM, Cuevas E (1998). Experimental investigation of nutrient limitation of forest growth on wet tropical mountains. *Ecology*, 79, 10 – 22.
- Veneklaas EJ (1991). Litterfall and nutrient fluxes in two montane tropical rain forests, Colombia. *Journal of Tropical Ecology*, 7, 319 – 336.
- Vitousek PM, Turner DR, Parton WJ, Sanford RL (1994). Litter decomposition on the Mauna Loa environmental matrix, Hawaii: patterns, mechanisms, and models. *Ecology*, 75, 418 – 429.
- Vogt KA, Grier CC, Vogt DJ (1986). Production, turnover, and nutrient dynamics of above-and belowground detritus of world forests. *Advances in Ecological Research*, 15, 303 – 377.
- Weaver PL, Medina E, Pool D, Dugger K, Gonzales-Liboy J, Cuevas E (1986). Ecological observation in the dwarf cloud forest of the Luquillo Mountains in Puerto Rico. *Biotropica*, 18, 79 – 85.
- Yang YG (杨一光) (1987). Nature environment condition of vegetation in Yunnan. In: Wu ZY (吴征镒), Zhu YC (朱彦丞), Jiang HQ (姜汉桥) eds. *Vegetation of Yunnan* (云南植被). Science Press, Beijing, 3 – 76. (in Chinese)
- Zheng Z (郑征), Liu L (刘伦辉), He A (和爱军), Jing K (荆桂芬) (1990). Litterfall and leaf consumption by animals in humid seasonal rainforest in Xishuangbanna, China. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 32, 551 – 557. (in Chinese with English abstract)
- Zhu H (朱华) (2000). *Ecology and Biogeography of the Tropical Dipterocarp Rain Forest in Xishuangbanna* (西双版纳龙脑香热带雨林生态学与生物地理学研究). Yunnan Science & Technology Press, Kunming, 1 – 4. (in Chinese)