

西双版纳热带季节雨林 4 种树种幼苗生长死亡 对海拔变化的反应

栗忠飞^{1,2}, 郑征^{1*}, 段文平¹, 李佑荣¹, 张一平¹

(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: 在西双版纳山地选取 3 个海拔梯度, 对热带季节雨林 4 种主要树种进行幼苗移栽试验, 观测幼树生长、死亡沿海拔梯度的变化, 目的在于明确海拔变化对热带季节雨林主要树种幼苗生长、死亡的影响, 热带季节雨林主要树种幼苗的生长是否在低海拔地区优于在高海拔地区。结果表明, 4 种幼苗对海拔变化的反应并不相同。绒毛番龙眼和云南玉蕊幼苗的生长和存活主要是受到温度的限制, 随海拔的变化表现出显著的差异, 这两种幼苗在低海拔上的生长显著优于在中、高海拔上, 而云南肉豆蔻和小叶红光树没有表现出在低海拔上优于中、高海拔的特征, 这可能是由于它们不适应强光照的生活环境而造成的。

关键词: 热带季节雨林; 幼苗生长; 绒毛番龙眼; 云南玉蕊; 云南肉豆蔻; 小叶红光树; 西双版纳

中图分类号: S717. 1

文献标识码: A

近年来全球变化对生态系统产生的影响越来越受到重视, 有关植物在增温条件下的生长发育、物候、生物量、生产力变化开始受到关注, 但相关报道还多限于高山和冻原植物^[1,2]。全球变化下温度和降水的改变将对热带森林的生长与分布产生显著的影响^[3], 而在热带山区, 海拔的变化恰好提供了一个温度和降水变化的梯度^[4]。随海拔的上升, 植物群落的组成、初级生产力以及物种的高度均出现变化或下降, 直到出现另外一种群落类型^[5], 植物物种的分布以及相关特性因此也受到限制^[6]。对大多数植物而言, 幼苗阶段是对环境变化最敏感的时期^[7], 海拔变化下环境因子特别是温度的变异会引起幼苗生长速率的变化, 最终会影响到幼苗的竞争及其能否成功定居和种群更新。通常, 对潜在的限制树木发生、生长的资源加以研究, 评价其在更大范围上的作用, 这将会更好的揭

示影响热带雨林群落物种分布的主导因子。目前有关幼苗生长与生存的研究中, 大多都是集中在不同光照梯度和土壤养分的研究上^[8], 种子大小及发芽特征、林窗等对幼苗的生存与生长的影响近来也有报道^[9,10], 而对热带森林的幼树生长发育随海拔变化的研究还很少见, 随海拔变化的气候因素特别是温度如何影响其发育最终导致地区植被类型的变化仍缺乏研究。这些信息对于理解植被分布的垂直变化规律和物种替代机制有重要意义, 对预测热带森林对全球变化的响应是至关重要的。

本文在西双版纳山地选取 3 个海拔梯度, 对热带季节雨林 4 种主要树种进行幼苗移栽试验, 观测幼树生长、死亡沿海拔梯度的变化, 目的在于明确海拔变化对热带季节雨林主要树种幼苗生长、死亡的影响, 热带季节雨林主要树种的生长是否在低海拔地区优于在高海拔地区。

收稿日期 (Received date): 2005- 01- 11; 改回日期 (Accepted): 2005- 04- 29。

基金项目 (Foundation item): 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); 中国科学院知识创新工程重大项目 (KZCX1- SW- 01) [Supported by the Chinese Natural Sciences Foundation (No. 30170168); the Yunnan Province Natural Sciences Foundation (No. 2003C0070M); the National Key Project for Basic Research (No. 2003CB415100) and Key Project of Knowledge Innovative Engineering of CAS (No. KZCX1- SW- 01)]

作者简介 (Biography): 栗忠飞 (1976-), 男, 汉, 内蒙古人, 硕士研究生, 主要从事森林生态学研究。[Li Zhongfei, born in 1976, male, native place: Inner Mongolia, Master, mainly engaged in the research of forestry ecology]

* 通讯作者 Author for correspondence E- mail: Zhengz@xtbg.ac.cn

1 研究概况

1.1 研究地概况

本实验样地位于西双版纳 (21°09′ 22′ 36″ N, 99°58′ 101°50′ E) 三个海拔梯度上。西双版纳位于云南省的最南部边缘, 地貌以山原为主, 气候受印度洋季风控制, 全年干湿季分明 (干季 11 月至次年 4 月, 雨季 05~ 10)。实验地具体设置在勐仑、菜阳河、勐宋。勐仑样地位于西双版纳热带植物园的葫芦岛上, 主要植被类型为热带季节雨林。菜阳河样地位于思茅菜阳河自然保护区内 (22°30′ ~ 22°38′ N, 101°7′ ~ 101°15′ E), 思茅菜阳河自然保护区地处东南亚热带北缘, 是热带生物区系向亚热带生物区系的过渡地带, 主要植被类型为季风常绿阔叶林, 在海拔 1 300 m 以下的湿润沟箐, 呈条状分布有热带季节雨林, 这是西双版纳沟热带节雨林的向北延伸, 群落结构和物种组成完全类似^[11]。勐宋样地位于西双版纳西南端的中缅边界地区 (21°27′ ~ 21°34′ N, 100°25′ ~ 100°35′ E), 群落类型主要是热带山地雨林。三个实验地的年平均温度、年降水量和年平均相对湿度如下表:

表 1 3 个海拔梯度上的气象数据 (2003)

Table 1 Climatic data on three altitudinal gradients in 2003				
地点	海拔 (m)	年平均温度 (℃)	年降水量 (mm)	年平均相对湿度 (%)
勐仑	600	22.4	1 274.6	86.3
菜阳河	1 100	19.8	1 493.9	85.0
勐宋	1 600	16.7	1 738.9	83.6

1.2 研究物种

本实验选取的 4 种热带季节雨林树种是绒毛番龙眼 (*Pometia tomentosa*)、云南玉蕊 (*Barringtonia macrostachya*)、云南肉豆蔻 (*Myristica yunnanensis*) 和小叶红光树 (*Knema globularia*)。绒毛番龙眼是西双版纳热带季节雨林常见的冠层树种, 也是一个标志种^[12], 对维持热带季节雨林生态系统结构与功能具有重要作用, 其分布上限为菜阳河自然保护区海拔 1 100 m 的范围内。云南玉蕊和小叶红光树是热带季节雨林群落乔木第 2 层中的一个优势种, 云南肉豆蔻则是乔木 3 层的主要树种^[13]。这 4 种树种多分布在西双版纳海拔 900 m 以下的范围内。

1.3 研究方法

1.3.1 温度和降水的观测

2003- 01 起, 在菜阳河和勐宋 2 个海拔梯度上设置常规气象观测站, 对温度和降水进行观测, 观测时间持续到同年底。气象仪器的布置与观测均按中央气象局编定的《地面气象观测规范》的要求进行^[14]。勐仑的气象数据来自中国生态系统研究网络西双版纳热带雨林生态系统勐仑定位站观测资料。

1.3.2 实验地的选择与建立

2003 - 09, 在勐仑 (600 m)、菜阳河 (1 100 m) 和勐宋 (1 600 m) 分别选取近林的空置农田作为幼苗移植试验地, 试验地要求坡缓、土壤水分和肥力较好并且便于管理, 以便提供一个尽可能一致的环境条件。分别将这三块实验地定义为低、中、高海拔实验样地。

1.3.3 采种、育苗和幼苗移植

2003- 08~ 09, 在勐仑收集热带季节雨林绒毛番龙眼、云南玉蕊、云南肉豆蔻、小叶红光树四个树种的种子, 放入直径 10 cm、高 20 cm 装有菜园土的育苗袋里, 置于遮阴 70% 的环境下培育。于 2003- 09 底移入三个幼苗试验地, 每个海拔实验地内, 每种移栽 20 株。移植坑大小为 40 cm × 40 cm × 40 cm, 株距 1.5 m, 行距 2.0 m。

1.3.4 幼树生长观测

从 2003- 09 开始, 每月底测量一次, 包括高度、基径和叶片数量, 到 2004- 09 底结束, 为期一年。幼苗高度从土壤表面到幼苗的顶芽部位, 用钢卷尺测量。基径在离地面一厘米处用红漆标注, 然后用游标卡尺对标注处进行测量。在每个实验地中, 每个种选取 10 株, 由植株基部开始向上对叶片依次顺序编号, 记录植株叶片数及发生、脱落的数量。同时记录每月幼苗的死亡数。

1.3.5 土壤水分和养分的测定

在每一实验地内梅花状选取 5 个点, 取土样测定土壤水分。取样深度为 20 cm, 分上层 (0~ 10 cm) 和下层 (10~ 20 cm)。样品带回实验室在 105 ℃下烘干, 称重, 计算土壤含水率。从 2003- 11 - 30~ 2004- 09- 30, 每半月测定一次。在 2004 - 03 底对三个实验地的土壤上、下层样品进行速效 N、P、K 和交换性 Ca、Mg 含量的测定。

幼苗生长数据用 SPSS 11.0 软件进行单因素方差分析 ($P \leq 0.05$), 比较海拔对各个物种生长的影响。

2 结果与分析

2.1 实验地月平均降水量与月平均温度对比

图 1 为三个海拔实验地 2003 年各月降水量与温度的变化。温度和降水出现明显的海拔差异，随海拔的升高，降水增加而温度降低。低（勐仑）、中（莱阳河）、高（勐宋）三个海拔梯度上全年降

水量分别为 1 274.6 mm、1 493.8 mm 和 1 738.9 mm，降水主要集中在 5~ 10 月的雨季中，分别占全年总降水量的 74.2%、81.8% 和 84.4%。低、中、高三个海拔上，年平均温度分别为 22.4℃、19.8℃和 16.7℃，一年中，最冷月均出现在 1 月，分别为 17.3℃、14.7℃、11.6℃，最热月均出现在 7 月，分别为 26.1℃、23.3℃和 19.9℃。

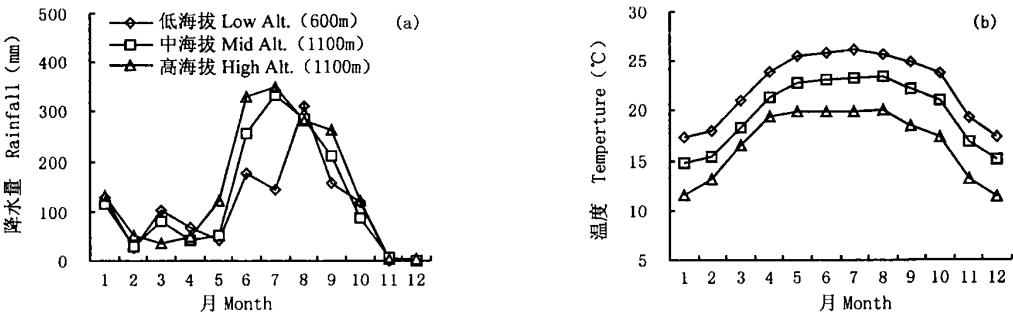


图 1 三个海拔实验地 2003 年各月降水量 (a) 和月平均温度 (b)

Fig. 1 Comparison of monthly rainfall (a) and monthly mean temperature (b) on three altitude sites in 2003

2.2 土壤养分对比

表 2 为三个海拔实验地土壤养分含量的对比。三个海拔上五种养分元素在土壤上层中的含量均大于土壤下层。水解 N 和速效 K 的含量都随海拔的上升而大幅度的增加，有效 P、交换性 Ca 和交换性 Mg 的含量都是在中海拔实验地上最大，在高海拔实验地最小，但相互间的差异并不大。

2.3 上层土壤和下层土壤含水率

图 2 为不同海拔梯度上土壤含水率变化。从 2003- 11- 30 开始，低中高海拔幼苗地的土壤上、

下层的含水率都呈缓慢下降的趋势，到 03- 30 均出现最小值，上下层分别为 12.7%、21.2%、42.4%和 15.1%、25.6%、48.5%，此后都开始逐渐增高，到 8 月底及 9 月初达到最高值，分别为 24.5%、39.5%、71.1% 和 25.0%、41.2%、76.2%，到 9 月以后又都出现下降的趋势。在整个过程中，高海拔幼苗地的含水率始终明显居最高水平，其次是中海拔样地，最小是低海拔样地，这与三个海拔上的降雨量变化相一致。

表 2 三个海拔上 (低, 600 m; 中, 1 100 m; 高, 1 600 m) 土壤上层 (0~ 10 cm) 和下层 (10~ 20 cm) 养分含量
Table 2 Top-soil (0~ 10 cm) and sub-soil (10~ 20 cm) nutrient levels on three altitude sites (Low, 600 m; Mid, 1 100 m; High, 1 600 m)

土壤养分 Soil nutrient	土壤层 Soil layer	低海拔 Low Alt.	中海拔 Mid Alt.	高海拔 High Alt.
水解 N (mg/kg)	上层 Top- soil	136. 6	202. 8	458. 2
Available N	下层 sub- soil	111. 9	195. 8	449. 2
有效 P (mg/kg)	上层 Top- soil	2. 43	3. 13	1. 65
Available P	下层 sub- soil	1. 1	1. 17	1. 06
速效 K (mg/kg)	上层 Top- soil	58. 89	230. 2	303. 5
Available K	下层 sub- soil	44. 41	198. 9	299. 5
交换性 Ca (cmol (1/2Ca ²⁺) /kg)	上层 Top- soil	4. 17	4. 52	3. 93
Exchangeable Ca	下层 sub- soil	3. 57	3. 46	3. 27
交换 Mg (cmol (1/2Mg ²⁺) /kg)	上层 Top- soil	1. 03	1. 31	0. 78
Exchangeable Mg	下层 sub- soil	0. 96	1. 11	0. 8

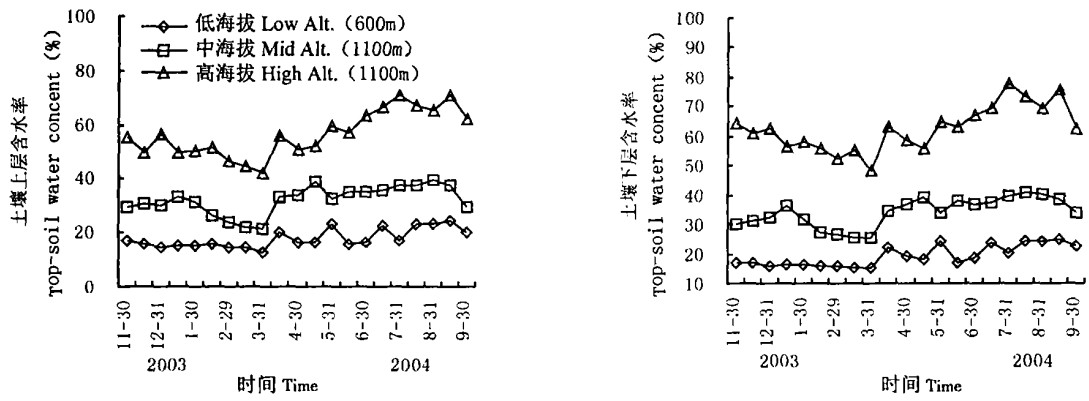


图 2 三个海拔实验地土壤上层 (0~ 10 cm) 和下层 (10~ 20 cm) 的含水率 (%) 动态 (2003- 11~ 2004- 9)
Fig. 2 Top- soil (0~ 10cm) and sub- soil (10~ 20cm) water contents on three altitude sites (%) (2003- 11~ 2004- 09)

2.4 幼苗高生长

图 3 为三个海拔上 4 种幼苗各月高度变化。2003- 09 底初植时, 4 种幼苗在三个海拔上的高度无明显差异。移植后, 低海拔上绒毛番龙眼高度马上开始增加, 在雾凉季 (11 月至次年 2 月) 也继续保持增长, 进入干热季 (3~ 4 月) 后生长加快, 雨季 (5~ 10 月) 的 7~ 9 月生长最快, 月平均增高达到 14.2 cm; 中海拔上, 从移栽后到次年 5 月生长缓慢, 进入 6 月后生长才开始加快; 高海拔上从移栽后到次年的 9 月, 生长都很缓慢。云南玉蕊在三个海拔上生长变化与绒毛番龙眼的类似, 在低

海拔上, 雾凉季和干热季中也保持增加, 而尤以雨季的 7~ 9 月生长最快; 中海拔上, 从移植到次年干热季的 4 月几乎无增长, 并且在 4 月还出现轻微的负增长, 直到 5 月生长才开始加快; 高海拔上, 同样从移植到次年 5 月期间基本无增长, 在 3 月出现负增长, 进入 5 月后开始增长, 但与低、中两个海拔上的相比增幅更为缓慢。三个海拔上的云南肉豆蔻高度增长从移植到次年 8 月一直很缓慢, 到 9 月低海拔上出现加快的态势, 而中、高海拔上的增长依然持续缓慢。小叶红光树从移植到次年 9 月期间在三个海拔上都很缓慢, 无明显增幅。

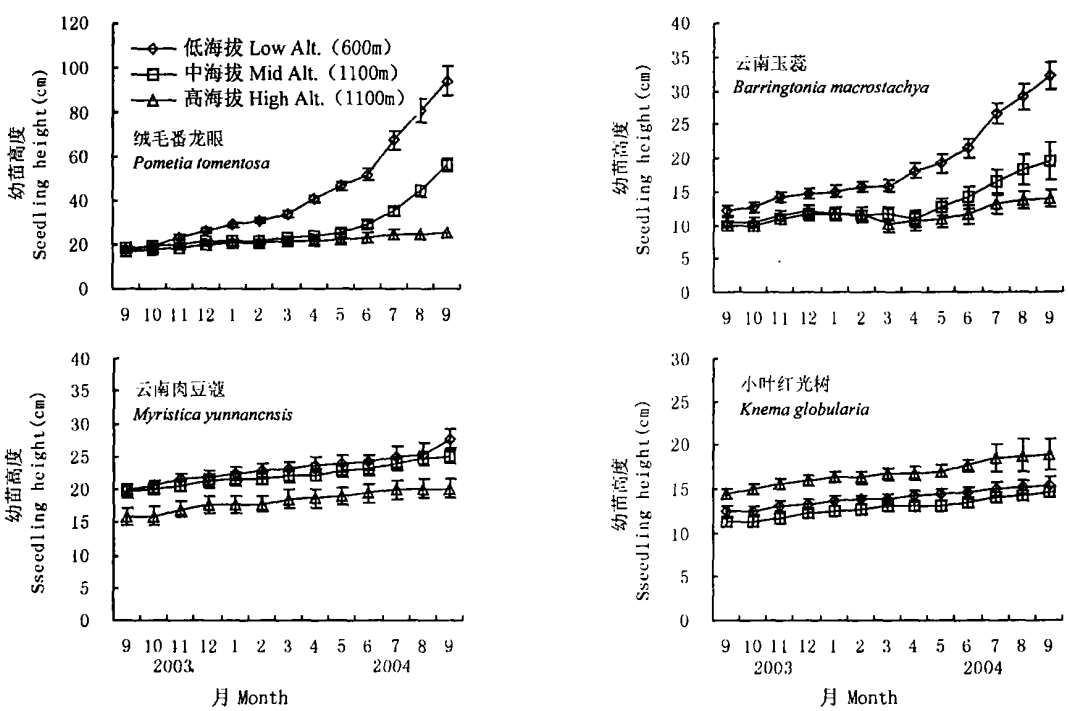


图 3 三个海拔上 4 种幼苗各月平均高度的变化 (2003- 09~ 2004- 09)

表 3 为移植 1 a 后 4 种幼苗在三个海拔上的高度差异。低海拔上绒毛番龙眼的高度达到 94.2 cm, 到中海拔和高海拔上, 高度分别较低海拔的低 38.2 cm 和 69.0 cm, 三个海拔间差异均达到显著水平。云南玉蕊在低海拔上高度达到 32.1 cm, 到中、高海拔上分别降低了 12.6 cm 和 18.1 cm, 低海拔与中、高海拔间差异达到显著, 而中、高海

拔间差异不显著。上述这两种幼苗的高度均表现出随海拔上升而降低的特征。云南肉豆蔻和小叶红光树在三个海拔上的高度都没有表现出随海拔升高相应下降的特征, 到次年 9 月, 这两种幼苗的高度方差分析结果都表现为低、中海拔与高海拔间差异显著, 而低、中海拔间不显著。

表 3 2004- 09 三个海拔梯度上 4 种幼苗的平均高度 (cm)
Table 3 Mean heights (cm) of seedlings for the four species on three altitude sites on September in 2004

海拔 Altitude	绒毛番龙眼 <i>Pometia tomentosa</i>	云南玉蕊 <i>Barringtonia macrostachya</i>	云南肉豆蔻 <i>Barringtonia macrostachya</i>	小叶红光树 <i>Knema globularia</i>
低 Low	94.2±6.52 a	32.1±1.99 a	27.6±1.60a	15.47±0.80a
中 Mid	56.0±3.25 b	19.5±2.72 b	25.1±1.06a	14.58±0.55a
高 High	25.2±2.08 c	14.0±1.33 b	20.1±1.41b	18.90±1.74b

同种幼苗不同海拔间平均数显著性差异用字母表示, 字母不同表示差异显著 (p< 0.05) Significantly different means with in a species on three altitude sites (Low, 600 m; Mid, 1100 m; High, 1 600 m) are indicated by small letters. Different letter shows significant difference (P< 0.05)

2.5 幼苗基径生长

图 4 为三个海拔上 4 种幼苗各月基径变化。初植时 4 种幼苗在三个海拔上的基径无明显的差异, 整个实验过程中四种幼苗的基径生长变化与其高度有大体一致的特征。绒毛番龙眼基径在低海拔上从移植后就开始增加, 在整个雾凉季中继续增长, 进入干热季后增长加快, 雨季中 7~ 9 月表现出最快的增长态势; 在中海拔上, 从移植到次年 5 月增长一直很缓慢, 在 6~ 9 月增长加快; 在高海拔上, 从移植到次年 9 月, 增长都很缓慢。云南玉蕊表现出与绒毛番龙眼类似的情况, 在低海拔上雾凉季和干热季均持续增长, 从 5 月进入雨季后增长加快; 中海拔上, 在次年 5 月前的整个时期里增长都很缓慢, 从 5 月进入雨季后才开始稍微加快; 而在高海拔上, 直到次年 5 月以后才开始出现微弱的增长。云南肉豆蔻从移植到次年 9 月在三个海拔上的增长

都非常的缓慢。小叶红光树在低、中海拔上与肉豆蔻类似, 整个期间都很缓慢的持续增加, 而在高海拔上, 从移植后到次年干热季结束几乎没有增加, 并且在 3 月还出现了负增长, 直到 5 月以后才开始很缓慢的增加。

表 4 为移植一年后 4 种幼苗在三个海拔上的基径差异。低海拔上绒毛番龙眼和云南玉蕊的平均基径分别达到 14.55 mm 和 9.64 mm, 而中、高海拔上分别下降了 4.61 mm、9.02 mm 和 2.30 mm、4.27 mm, 这两种幼苗基径变化都随海拔的上升出现明显的下降, 方差分析显示三个海拔间差异都达到了显著水平。云南肉豆蔻基径在低海拔上最大, 表现出随海拔升高下降的特征, 但下降的幅度并不大, 方差分析的结果为在低、中海拔上与高海拔上差异显著, 而中、高海拔间不显著。小叶红光树在三个海拔间差异都不显著。

表 4 2004- 09 三个海拔梯度上 4 种幼苗的平均基径 (mm)
Table 4 Mean SBD (seedling base diameter) (mm) for the four species on three altitude sites on September in 2004

海拔 Altitude	绒毛番龙眼 <i>Pometia tomentosa</i>	云南玉蕊 <i>Barringtonia macrostachya</i>	云南肉豆蔻 <i>Barringtonia macrostachya</i>	小叶红光树 <i>Knema globularia</i>
低 Low	14.55±0.66a	9.64±0.56a	6.83±0.25a	4.35±0.20a
中 Mid	9.94±0.50b	7.34±0.53b	6.82±0.18a	4.09±0.14a
高 High	5.53±0.40c	5.37±0.46c	5.85±0.23b	4.41±0.21a

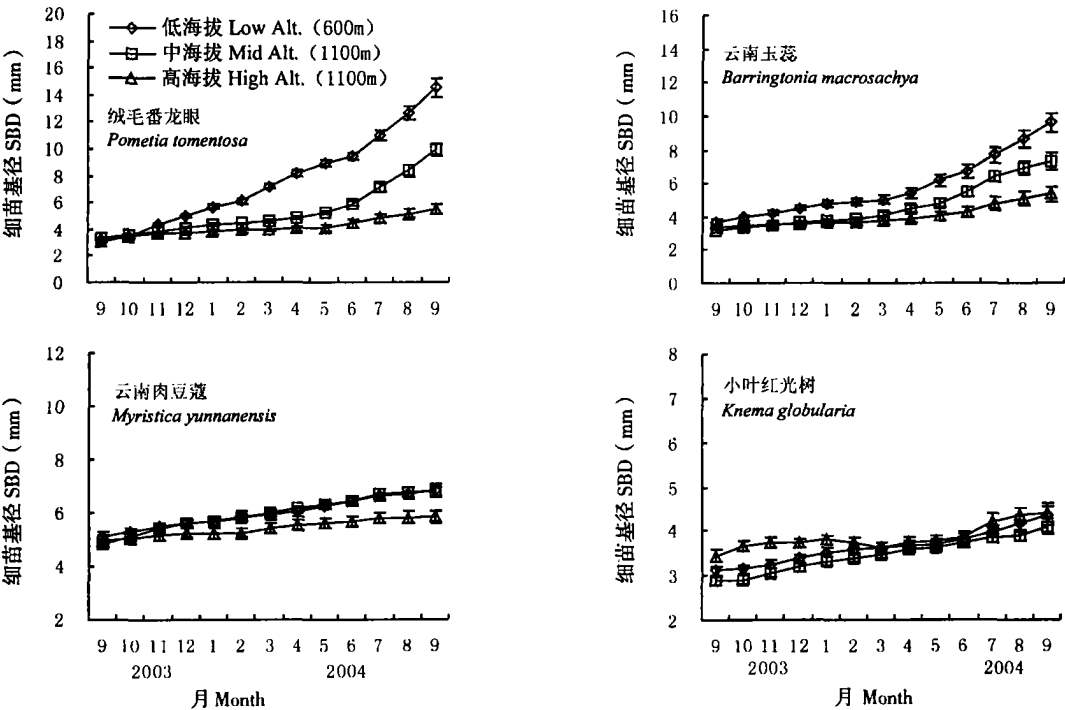


图 4 三个海拔上四种幼苗各月平均基径的变化 (2003- 9~ 2004- 09)

Fig. 4 Change in the mean SBD (seedling base diameter) for the four species on three altitude sites (2003- 09~ 2004- 09)

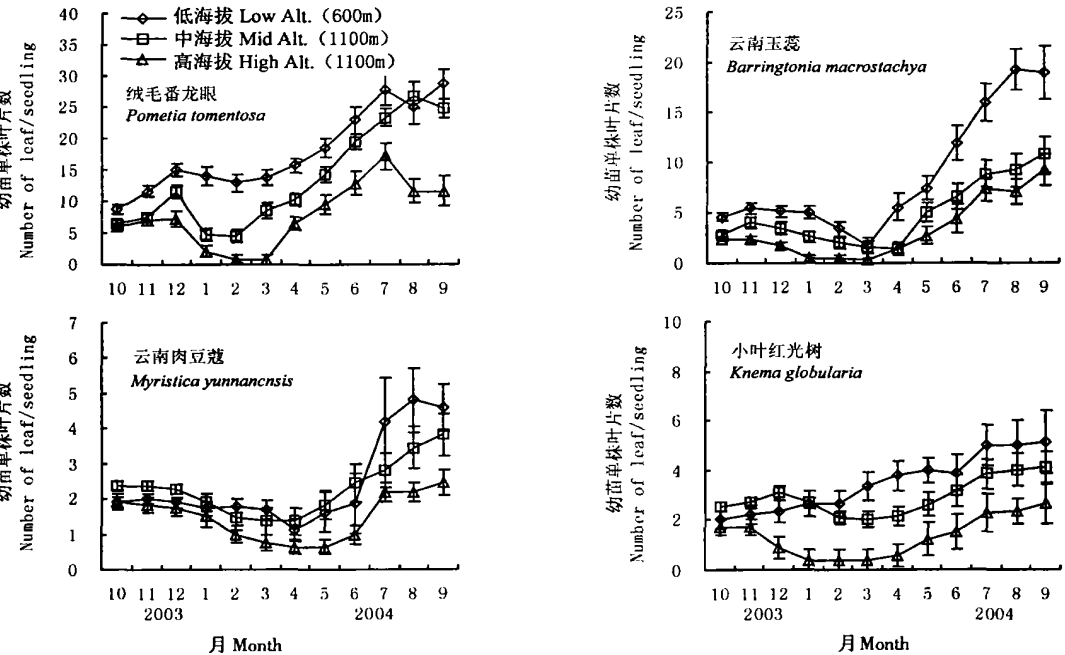


图 5 三个海拔上 4 种幼苗单株平均叶片数各月变化 (2003- 10~ 2004- 09)

Fig. 5 Change in the number of leaf/ seedling for the four species on three altitude sites (2003- 10~ 2004- 09)

2 6 幼苗单株平均叶片数

图 5 为三个海拔上 4 种幼苗单株平均叶片数各月变化。从移植到当年 12 月, 绒毛番龙眼在低、中海拔上叶片数持续增加, 12 月以后, 三个海拔上都开始下降, 到次年 2 月都降到最小, 特别是在高海拔上几乎落光, 从 3 月进入干热季, 低、中海拔上又开始增加, 而在高海拔上从 4 月才开始出现增加, 到 8 月在低海拔和高海拔上都出现下降, 中海拔上到 9 月出现下降, 低海拔在 9 月再次出现增加。云南玉蕊移植后在三个海拔上的叶片数持续下降, 低、中海拔上分别到 3 月和 4 月叶片数降到最少, 此后分别从 4 月和 5 月开始增加, 但低海拔上增加更为迅速; 高海拔上到 1 月份单株叶片数就出现 0 值, 一直持续到 5 月进入雨季后才有少量的增加。云南肉豆蔻移植后三个海拔上叶片数一直持续减少, 次年 4 月降到最小, 分别仅有 1 片, 此后又都开始增加, 尤以在低海拔上增加的最快。小叶红

光树在低海拔上从移植到次年 6 月一直持续缓慢的增加, 7 月加速, 8、9 月又保持恒定; 中海拔上从移植后到当年 12 月呈增加趋势, 此后出现下降, 到次年 3 月降到最低, 然后又开始缓慢的增加, 到 7 月以后不在增加; 高海拔上移植后没有出现增加, 到 11 月开始下降, 次年 1 月叶片落光, 一直持续到 5 月才开始缓慢的增加。

表 5 为 2004– 09 三个海拔上 4 种幼苗的单株平均叶片数。四种幼苗的平均叶片数均以在低海拔最多, 中海拔上次之, 高海拔上最小, 表现出随海拔增加降低的趋势。方差分析的结果显示, 绒毛番龙眼在低、中海拔间差异不显著, 但都与高海拔有显著差异; 云南玉蕊在低海拔与中、高海拔间有显著差异, 中、高之间无显著差异; 云南肉豆蔻仅在低海拔和高海拔之间存在差异; 小叶红光树在三个海拔间差异均未达显著。

表 5 2004– 09 三个海拔梯度上 4 种幼苗单株平均叶片数
Table 5 Number of leaf/ seedling for the four species on three altitude sites on September in 2004

海拔 Altitude	绒毛番龙眼 <i>Pometia tomentosa</i>	云南玉蕊 <i>Barringtonia macrostachya</i>	云南肉豆蔻 <i>Barringtonia macrostachya</i>	小叶红光树 <i>Knema globularia</i>
低 Low	29±2. 40a	19±2. 61a	5±0. 68a	5±1. 25a
中 Mid	25±1. 57a	11±1. 79b	4±0. 62ab	4±0. 65a
高 High	6±0. 40b	9±1. 54b	2±0. 34b	3±0. 80a

2 7 新生叶片数

图 6 为三个海拔上 4 种幼苗的新生叶片数各月变化。移植后, 低海拔上的番龙眼在雾凉季的 11 至次年 1 月期间仍有新叶的产生, 到次年 2 月停止月新叶的产生, 进入干热季的 3 月后, 新叶又大量产生, 4 月出现回落, 此后在雨季中一直呈增加的趋势; 中海拔上, 在次年 1 月停止新叶的产生, 但在 2 月却有新叶的产生, 在干热季的 3 月与低海拔上的类似, 长出大量新叶, 4 月出现回落, 此后逐渐增加, 进入 9 月后表现出下降的趋势; 高海拔上除 11 月有很少的新叶长出外, 从 12 月到次年的 3 月一直没有新叶的产生, 到 4 月才有明显的新叶产生, 5 月出现回落, 在 6~ 7 月期间新叶产生数量保持一个大致相当的水平, 而 8~ 9 月又出现明显的下降。云南玉蕊移植当年的 11 月在低、中海拔上都有少量的新叶产生, 从 12 月到次年 2 月在三

个海拔上都停止了新叶的产生, 进入干热季以后, 低、中海拔上又开始有新叶的产生, 此后逐渐加快, 在 8~ 9 月又都出现下降; 高海拔上 4 月才开始有新叶的产生, 持续到 7 月时出现加速, 8、9 月又开始下降。三个海拔上的云南肉豆蔻从移植到次年进入雨季前都没有任何新叶的产生, 低、中海拔上 5 月开始产生新叶, 6、7 月加快, 而高海拔上到 6 月才开始产生新叶, 7 月加快, 8、9 月下降。小叶红光树在低海拔上从移植到次年 1 月一直有新叶的产生, 但平均不足 1 片, 2 月停止, 3 月又开始产生, 一直持续到 9 月, 而尤以 7 月产生的最多; 在中海拔上, 12 月即停止产生, 从 3 月开始与低海拔有类似的特征; 高海拔上, 从移植到次年 3 月期间基本没有产生, 到 4 月新叶开始长出。就全年新叶产生的总量上看, 4 种幼苗都是在低海拔上最多, 其次是在中海拔上, 最少是在高海拔上。

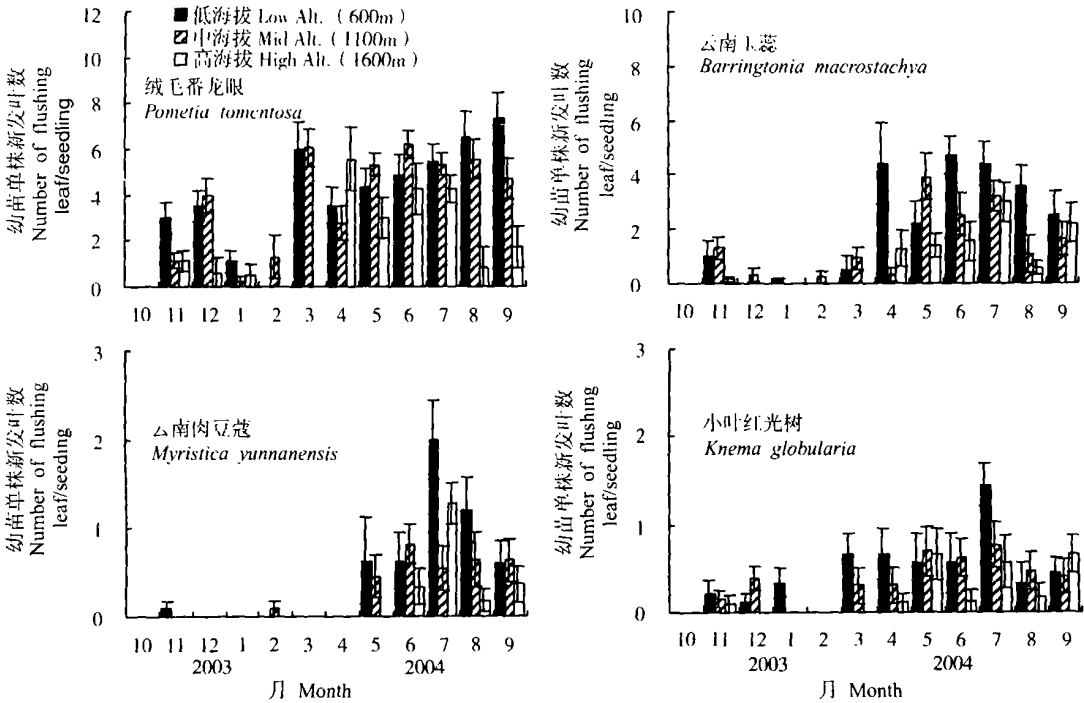


图 6 三个海拔上 4 种幼苗新生叶片数各月变化 (2003- 10~ 2004- 09)

Fig. 6 Change in the number of flushing leaf/ seedling for the four species on three altitude sites (2003- 10~ 2004- 09)

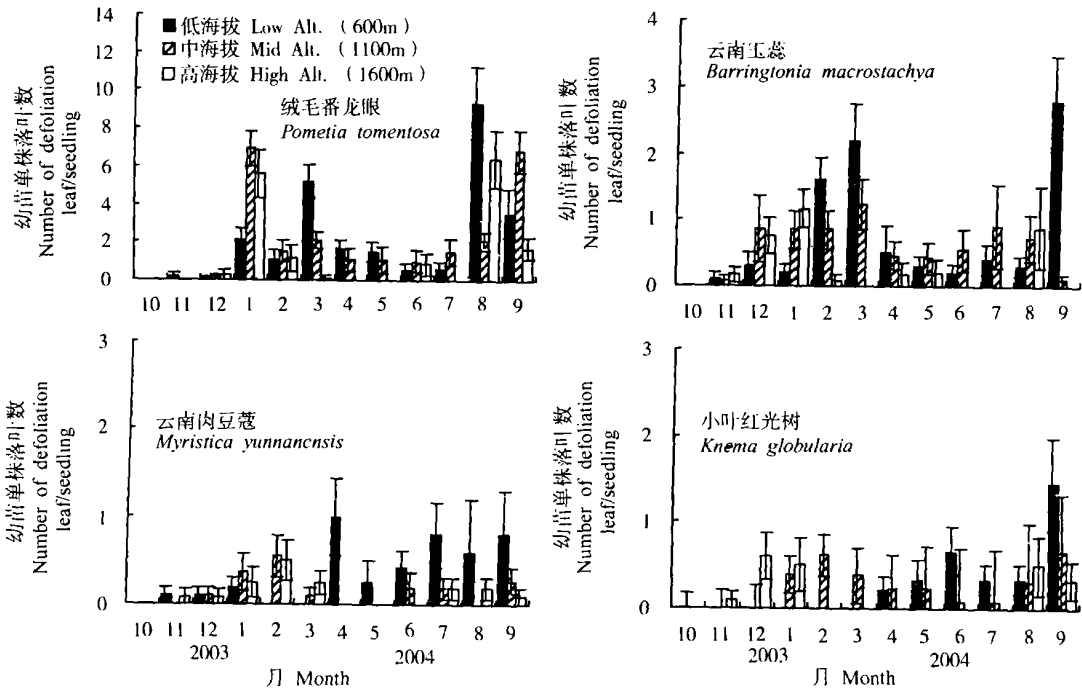


图 7 三个海拔上 4 种幼苗落叶数各月变化 (2003- 10~ 2004- 09)

Fig. 7 Change in the number of defoliation leaf/ seedling for the four species on three altitude sites (2003- 10~ 2004- 09)

2.8 落叶动态

图7为三个海拔上4种幼苗落叶数各月变化。绒毛番龙眼在三个海拔上从移植到当年的12月之间都没有落叶,此后,低中海拔上在雾凉季的1月、干热季的3月以及雨季的8、9月出现集中大量的落叶;高海拔上主要发生在雾凉季的1月和雨季中的8月。云南玉蕊在低海拔上落叶主要发生在2、3月和9月;中海拔上从12月就开始出现明显的落叶,一直持续到次年3月,在4~6月有轻微的落叶,7~8月落叶数又出现升高;高海拔上主要集中在12月、1月和8月。云南肉豆蔻在低海拔上落叶主要开始在4月,此后一直持续到9月,中、高海拔上只发生在2月,此后基本再无明显落叶发生。小叶红光树在低海拔上落叶主要发生在干热季的4月和雨季的5~9月;中海拔上从1月开始直到9月持续有落叶发生;高海拔上落叶主要发生在12月和次年的1月以及雨季的8~9月。

2.9 幼苗死亡率

图8为4种幼苗在不同季节和全年的死亡率。就全年总死亡率而言,绒毛番龙眼、云南玉蕊在低海拔上最小,分别是3.6%和37.5%,随海拔增

加相应增加,在高海拔上达到67%和64%;云南肉豆蔻在低海拔上最大,达64%,在中海拔上最小,为18%;小叶红光树在高海拔上最大,高达81%,在中海拔上最小,为29%。从不同季节死亡率来看,绒毛番龙眼和云南玉蕊在低、中、高海拔上都表现出雾凉季的死亡率最高;云南肉豆蔻在低海拔上以干热季为最高,而在中海拔和高海拔上都是雾凉季死亡率最高;小叶红光树在低、中海拔上雨季的死亡率最高,在高海拔上仍是雾凉季最高。

3 讨论

3.1 幼苗高度和基径生长对海拔变化的反应

在所选择的三个海拔梯度上,降水出现明显的差异,随海拔的上升全年降水量呈明显增加趋势(图1),幼苗地土壤含水率也以在高海拔上最大(图2),而绒毛番龙眼和云南玉蕊两种幼苗高度和基径都随海拔的增高显著降低(图3,图4),这说明实验中水分的供应并没有限制到幼苗的生长,干

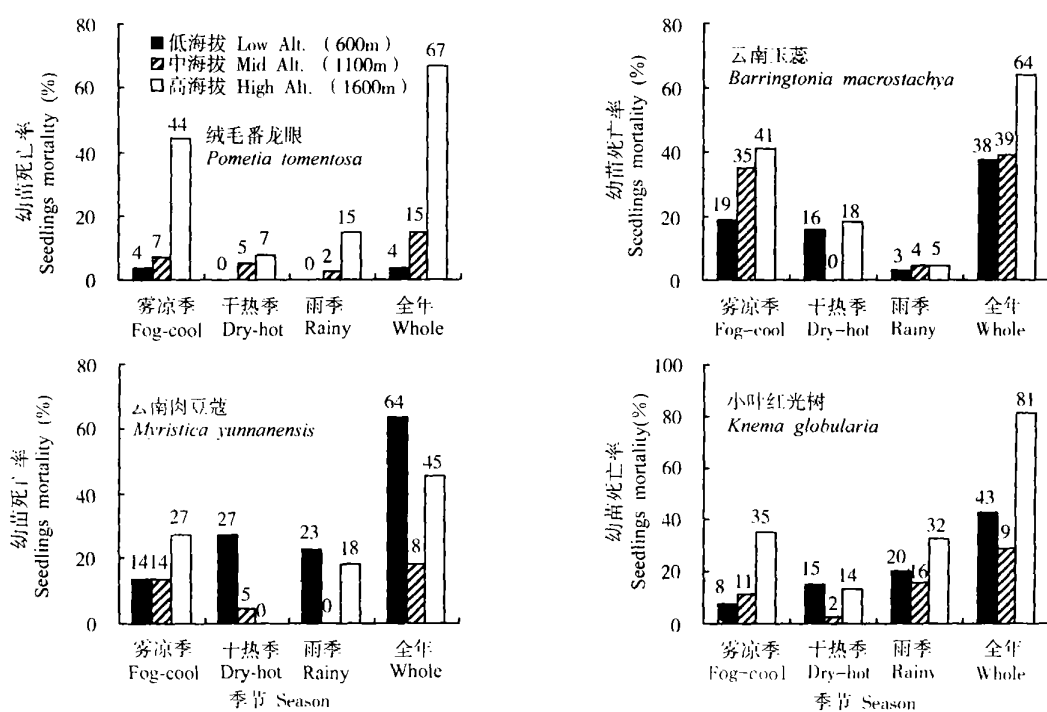


图8 三个海拔上4种幼苗不同季节及全年的死亡率 (2003- 09~ 2004- 09)

Fig. 8 Mortality rate of seedlings for the four species at three altitude sites in different season and whole year (2003- 09~ 2004- 09)

热季中土壤湿度下降而幼苗高度和基径增长速度加快也说明了这一点。从土壤养分含量看, 低海拔实验地的土壤养分含量并不优于中、高海拔上, 尤其是对植物幼苗生长起限制作用的 N 素^[15]的含量而言, 低海拔上明显偏低 (表 2), 这也表明, 三个海拔实验地上土壤养分含量的差异不是导致幼苗生长差异的主要因素。有研究表明, 热带森林中光资源是一个限制树木生长的主要因子^[16], 而我们的三个实验地都设置在近林的开阔空地上, 幼苗处于一致的光照环境中。对于我们的研究结果最直接的解释可能是温度控制了幼苗的生长。根据 2003 年对三个海拔实验地的全年气象观测资料显示, 低海拔上年平均温度达到 22.4℃, 比中海拔上高 2.6℃, 比高海拔上高 5.7℃, 海拔间存在明显的温度差异 (图 1)。低海拔地区, 更高的温度以及长的生长季有利于植物的新陈代谢、细胞生长、光合速率, 整个植物的生长率也随之增加^[17], 而高海拔上, 各种气候因素尤其是温度下降, 导致植物生长率的下降^[18, 19]。此外, 温度的下降还会影响到土壤中养分元素尤其是 N 的溶解与释放, 最终影响幼苗的生长。

实验中云南肉豆蔻和小叶红光树在低海拔上并没有表现出明显的生长优势 (图 3, 图 4), 一个重要的原因可能是这两个物种的耐荫特性形成的, 它们都是乔木亚层的树种, 可能不适应在强光照的环境中生长, 尤其是低海拔上强的辐射, 但这需要进一步的研究去证实。

3.2 幼苗叶片对海拔变化的反应

本实验中幼苗的叶片数很好的显示了对海拔变化的反应, 到 2004-09 月底, 4 种幼苗的平均单株叶片数都表现出随海拔上升而减少的特征 (表 5), 这与 Tang 和 Ohsawa (1999) 的研究结果^[20]相类似。Kudo (1995) 的研究表明, 高海拔上叶片萌发与脱落的物候特征与低海拔不同^[21]。本实验中, 幼苗新叶的发生表现出随海拔的变化而变化, 低海拔上在移植当年持续到 12 月甚至次年 1 月仍有新叶的产生, 在 2 月出现短暂的停滞, 到 3 月又开始大量产生, 中海拔上新叶发生的时间与低海拔基本同步, 但在数量上略少一些, 而在高海拔上, 无论在数量上还是在时间上都表现出更晚或更少的特征 (图 6); 就幼苗的落叶情况看, 中、高海拔上主要集中在雾凉季的 1、2 月甚至更早的 12 月, 而在低海拔上主要集中在干热季的 3、4 月以

及雨季的 8、9 月 (表 7)。幼苗在中、高海拔上叶片的提早脱落甚至落光可能有利于体内热量的保存^[22]。另外值得注意的是, 低海拔上幼苗在干热季同时出现大量的落叶与新叶的萌发 (图 6, 图 7), 这与 Murali (1993) 等在印度南部对热带干性落叶林的叶片萌发研究结果相一致^[23], 这通常被认为是植物对季节性干旱的适应^[24]。

3.3 幼苗死亡率随海拔变化的反应

在幼苗的早期阶段, 高的死亡率会限制到植物种群的更新^[10]以及物种组成、群落动态等^[25]。Blennow 和 Lindkvist (2000) 的研究显示低温是一个引起幼苗死亡的决定因素^[26], Sakai 和 Larcher (1987) 的研究也显示, 在高山环境下植物的生存主要受低温的控制^[27]。本实验中绒毛番龙眼和云南玉蕊的全年总死亡率在低海拔上最小, 在高海拔上明显增大 (图 8), 这很好的表征出随海拔上升温度降低对死亡率的影响。云南肉豆蔻和小叶红光树全年总死亡率是在中海拔上最小; 就不同季节来看, 三个海拔上这两种幼苗在各个季节都出现高的死亡率, 这可能与它们非常缓慢的生长率相联系, 此外, 我们也不清楚为什么它们的总死亡率在中海拔上最低, 而不是在低海拔上或高海拔上。从各研究地点的试验条件分析, 影响它们的死亡率的主要因素可能与光照过强有关, 应当对其光环境的适应性开展进一步的研究。

从本研究看出, 各个雨林物种的幼苗对海拔变化的反应并不相同。随海拔升高温度的降低显著的限制了绒毛番龙眼和云南玉蕊幼苗的生长和存活, 这两种幼苗在低海拔上的生长显著优于在中、高海拔上, 而云南肉豆蔻和小叶红光树没有表现出前两种幼苗同样的特征, 这可能是由于它们不适应强光照的生活环境而造成的。尽管本实验解释的只是这几个树种在不同海拔上的生长特性而不是其自然生境的实际表现, 但对于估计这些树种的生长与温度之间的关联是重要的, 因为这可以表征热带森林群落对气候变化可能产生的响应。当前, 科学家们试图预测全球变化和二氧化碳浓度升高后植被的反映, 诸如此类长期的研究显的更为重要。

参考文献 (References):

- [1] Price M V, Waser N M. Effects of experimental warming on plant reproductive phenology in a subalpine meadow [J]. *Ecology*, 1998, **79**: 1261~ 1271
- [2] Arft A M. Responses of tundra plants to experimental warming:

- meta-analysis of the international tundra experiment [J]. *Ecological Monographs*, 1999, **69** (4): 491~511
- [3] Hilgert D W, Ostendorf B, Hopkins M S. Sensitivity of tropical forest to climate change in the humid tropics of north Queensland [J]. *Austral Ecology*, 2001, **26**: 590~603
- [4] Takahashi K, Azuma H, Yasue K. Effects of climate on the radial growth of tree species in the upper and lower distribution limits of an altitudinal ecotone on Mount Norikura, central Japan [J]. *Ecological Research*, 2003, **18**: 549~558
- [5] Weaver P L, Medina E, Pool D, *et al.* Ecological observations in the dwarf cloud forest of the Luquillo Mountains in Puerto Rico [J]. *Biotropica*, 1986, **18**: 79~85
- [6] Parsons D J. Vegetation structure in the Mediterranean scrub communities of California and Chile [J]. *Journal of Ecology*, 1976, **64**: 435~447
- [7] Yoshiko S, Kudo G. Intraspecific variations in seedling emergence and survival of *Potentilla matsumurae* (Rosaceae) between alpine fellfield and snowbed habitats [J]. *Annals of Botany*, 2003, **91**: 21~29
- [8] James D S. Tree mortality and growth in 11 sympatric macaranga species in Borneo [J]. *Ecology*, 2001, **82** (4): 920~932
- [9] Guo Ke. Germination, seedling survival and growth of two *Carpinus* species from a Chinese beech forest [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, **24** (4): 385~390 [郭柯. 水青冈林中两种鹅耳枥种子萌发和幼苗的生存与生长. 植物生态学报, 2000, **24** (4): 385~390]
- [10] Liu Qing. The effects of gap size and within gap position on the survival and growth of naturally regenerated *Abies Georgei* seedlings [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, **28** (2): 204~209
- [11] Zhu Hua, Li Baogui, Deng Shaochun, *et al.* Tropical rain forest of Caiyanghe nature reserve, Simao and its biogeographical significance [J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2000, **28** (5): 87~93 [朱华, 李保贵, 邓少春, 等. 思茅莱阳河自然保护区热带季节雨林及其生物地理意义. 东北林业大学学报, 2000, **28** (5): 87~93]
- [12] Wu Zhengyi, Zhu Yancheng. Vegetation of Yunnan [M]. Beijing: Science Press, 1987. [吴征镒, 朱彦丞. 云南植被 [M]. 北京: 科学出版社, 1987.]
- [13] Zheng Zheng, Liu Hongmao, Liu Lunhui, *et al.* A study on biomass of the primary tropical seasonal rain forest in Xishuangbanna [J]. *Guihaia*, 1999, **19** (4): 309~314 [郑征, 刘宏茂, 刘伦辉, 等. 西双版纳原始热带季节雨林生物量研究 [J]. 广西植物, 1999, **19** (4): 309~314]
- [14] Central Weather Bureau. Criterion of weather observation on ground [M]. Beijing: Meteorological Press, 1983. [中央气象局, 地面气象观测规范 [M]. 北京: 气象出版社, 1983.]
- [15] Vitousek P M, Walker L R, Whiteaker L D, *et al.* Nutrient limitations to plant growth during primary succession in Hawaii Volcanoes National Park [J]. *Biogeochemistry*, 1993, **23**: 197~215
- [16] Popma J, Bongers F. The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species [J]. *Oecologia*, 1988, **75**: 625~632
- [17] Li Bo, Suzuki J I, Hara T. Latitudinal variation in plant size and relative growth rate in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Oecologia*, 1998, **115**: 293~301
- [18] Hart J W. Light and plant growth [M]. London: Unwin Hyman, 1988. 204
- [19] Tanner E V J, Kapos V, Freskos S, *et al.* Nitrogen and phosphorus fertilization of Jamaican montane forest trees [J]. *Journal of Tropical Ecology*, 1990, **6**: 231~238
- [20] Tang C Q, Ohsawa M. Altitudinal distributions of evergreen broad-leaved trees and their leaf size patterns on a humid subtropical mountain, Mt. Emei, Sichuan, China [J]. *Plant Ecology*, 1999, **145**: 221~233
- [21] Kudo G. Altitudinal effects on leaf traits and shoot growth of *Betula platyphylla* var. *japonica* [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 1995, **25**: 1881~1885
- [22] No Vel zquez-Rosas, Meave J. Elevational variation of leaf traits in montane rain forest tree species at La Chinantla, Southern Mexico [J]. *Biotropica*, 2002, **34** (4): 534~546
- [23] Murali K S, Sukumar R. Leaf flushing phenology and herbivory in a tropical dry deciduous forest, southern India [J]. *Oecologia*, 1993, **94**: 114~119
- [24] Chabot B F, Hicks D J. The ecology if leaf life spans [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1982, **13**: 229~259
- [25] Connell J H, Green P T. Seedling dynamics over thirty-two years in a tropical rain forest tree [J]. *Ecology*, 2000, **81**: 568~584.
- [26] Blennow K, Lindkvist L. Models of low temperature and high irradiance and their application to explaining the risk of seedling mortality [J]. *Forest Ecology and Management*, 2000, **135**: 289~301
- [27] Sakai A, Larcher W. Forest survival of plants [A]. In: Billings W D, *et al.* Responses and adaptations to freezing stress (Ecological Studies 62) [C]. Berlin: Springer, 1987.

Responses of Growth and Mortality of Seedlings of Four Tree Species of Tropical Seasonal Rain Forest to Increasing Altitude in Xishuangbanna, China

LI Zhongfei^{1,2}, ZHENG Zheng¹, DUAN Wenping¹, LI Yourong¹, ZHANG Yiping¹

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

2. Post-graduate School, CAS, Beijing 100039, China)

Abstract: The transplant experiment of seedlings of 4 dominant tree species, *Pometia tomentosa*, *Barringtonia macrostachya*, *Myristica yunnanensis* and *Knema globularia*, coming from tropical seasonal rain forest, were made on three altitude sites (Menglun 600 m; Caiyanghe 1 100 m; Mengsong 1 600 m;) in Xishuangbanna. The objective of this study was to determine how the growth and mortality of seedlings of dominant tree species of tropical rain forest were affected by changed altitude, and whether the seedlings could grow better on low altitude sites than on higher altitude sites. The result of this study is important for forecasting response of tropical forest to the world change. The transplant experiment was performed during the period from September 2003 to September 2004. The number of seedlings of each species on each site is no less than 20. The height and SBD (seedling base diameter) of seedling was measured one time at the end of every month, at one time, the number of mortality, leaves, flushing leaves and defoliation of seedling were recorded on each measurement occasion; the soil water content was determined at interval of half month; the soil nutrient content was measured one time in the period of experiment; the data of temperature and precipitation on three sites were provided by the weather station we set up on the three altitude gradient in 2003. The result shows that with enhance of altitude, whole year precipitation increases and year mean temperature decreases, and soil water content increases along the altitudinal gradient; soil nutrient content on low altitude sites is no better than that on middle and high altitude sites; the height and SBD for *P. tomentosa* and *B. macrostachya* decline respectively significantly with the increasing elevation, but *M. yunnanensis* and *K. globularia* didn't exhibit similar character; the mortality of seedling for the foregoing two species is highest on high altitude site, and for latter two species on middle altitude site; the number of leaves/seedling for all species decrease with increasing elevation; flushing leaf of seedling is more in number or earlier on low altitude site than on middle and high altitude sites; the defoliation occur mainly in dry-season and rainy-season on low altitude site, and in fog-cool season on middle and high altitude sites. We conclude that the respective response of 4 species to changing altitude is different. The growth and survival for *P. tomentosa* and *B. macrostachya* were limited by temperature, and the difference is significant among three altitude sites. Seedlings of the two species grow better markedly on low altitude site than on middle and high altitude sites, moreover, *M. yunnanensis* and *K. globularia* did not exhibit similar character, which is the result of the maladjustment of the two species to strong light.

Key words: tropical rain forest; seedling growth; *Pometia tomentosa*; *Barringtonia macrostachya*; *Myristica yunnanensis*; *Knema globularia*; Xishuangbanna