

云南元江干热河谷木本植物的物候

张教林^{1,2}, 郝广友^{1,2}, 曹坤芳¹

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 在中国西南干热河谷的典型地段——元江干热河谷, 连续 3 年观测了 32 种木本植物的枝条生长、叶片动态、花期、果期和果实类型。这些植物的枝条生长方式可以分为连续生长、枝条枯死、陡长和间歇生长 4 个类型。其中连续生长型占优势, 包括 13 种植物, 它们的枝条在雨季连续不断伸长。9 种植物雨季的枝条伸长与连续生长型的相似, 但它们顶部的枝条在旱季末期出现枯死现象。6 种植物属于陡长型, 在 2 周内完成抽枝, 且一年只抽一次枝。4 种植物属于间歇生长型, 枝条在雨季来临后伸长一段时间, 然后生长停滞, 过一段时间后再接着伸长。从叶片物候类型看, 元江干热河谷植被以落叶植物占优势。落叶植物中冷凉旱季 (11 月~2 月) 落叶植物占优势 (19 种), 而干热旱季 (3~4 月) 落叶植物很少 (4 种)。除红花柴 (*Indigofera pulchella*) 和狭叶山黄麻 (*Trama angustifolia*) 从雨季中期开始脱落叶片外, 其它 30 种植物从雨季末期开始脱落叶片, 落叶期至少延续 3 个月以上。常绿植物脱落近 1/3~1/2 的当年生叶片。共有 6 种植物能在旱季末期长出新叶。常绿植物的叶面积、单个枝条上的总叶面积和枝条承载 (总叶面积/枝条长度) 比落叶植物小。虽然一年四季都有不同植物开花和结果, 但多数植物 (29 种, 占观测树种的 91%) 的花期集中在旱季和雨季初期, 而果实 (种子) 成熟期从雨季末期延续到旱季末期和下个雨季初期。果实多为核果。

关键词: 花期; 果期; 果实类型; 叶片动态; 枝条枯死; 枝条伸长

中图分类号: Q142.2

文献标识码: A

文章编号: 1000-470X(2009)01-0076-07

Phenology of Woody Species in Yuanjiang Dry-Hot Valley in Yunnan Province

ZHANG Jiao-Lin^{1,2}, HAO Guang-You^{1,2}, CAO Kun-Fang¹

(1. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China;

2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Shoot elongation, leaf dynamics, flowering and fruiting events, as well as fruit types of 32 woody species were investigated over three successive years in a valley of Yuanjiang, which is one of the typical dry-hot valleys in southwestern China. Shoot elongation of the species studied can be classified into four types: the succeeding type, the flush type, the intermediate type, and the shoot-dieback types. Succeeding type (including thirteen species) was dominant, successively extending their shoots in the rainy season. The shoot elongation in nine species was similar to that of succeeding type in the rainy season, but with upper shoot dieback in the late dry season. Six species belonged to flush type which elongates their shoots once a year with shoots reaching the maximum length within two weeks. Other four species belonged to intermediate type, which extends their shoots after budbreak, stops growing for some time, and then elongates their shoots again. According to the leaf phenology, deciduous species dominated the Yuanjiang valley. The majority of the deciduous species were winter-deciduous (19 species), with leaf falling during the cool dry season (November to February), while the other four species were drought-deciduous, with leaf dropping during the hot dry season (March to April). Except for *Indigofera pulchella* and *Trama angustifolia* that started to fall leaves in the middle of the rainy season, other 30 species started to drop their leaves from the late rainy season, and leaf dropping lasted for at least three months. The evergreen species fell 1/3 to 1/2 of their current-year leaves. Among the species studied, six species showed leaf flush in the late dry season. Evergreen species had smaller leaf area and total leaf area per shoot, lower ratio of total leaf area to shoot length (an index of shoot support) than deciduous species. Although flowering and fruiting events occurred throughout the year, the flowering of the most plants (29 species,

收稿日期: 2008-03-20, 修回日期: 2008-07-02。

基金项目: 国家自然科学基金“西部环境重大研究计划”重点项目 (90302013)。

作者简介: 张教林 (1975-), 男, 助理研究员, 主要从事植物生理生态学研究 (E-mail: zjl@xtbg.org.cn)。

91% of the total species investigated) was in the dry season and early rainy season. Fruit (seed) ripening of these plants lasted from the late rainy season to the end of the dry season or the start of the next rainy season. Most fruits were drupe-type.

Key words: Flowering period; Fruit period; Fruit type; Leaf dynamics; Shoot dieback; Shoot elongation

在干旱地区,降雨的季节变化是导致植物群落外貌季节变化的重要原因,决定着植物的生长和繁殖^[1-4]。一般来说,随着雨季的来临,植物开始抽出新枝,到雨季结束旱季来临时,枝条停止生长。植物的枝条伸长方式可以分为连续生长型(succeeding type,记为 S)、陡长型(flush type,记为 F)和间歇生长型(intermediate type,记为 I)^[5]。S型植物的枝条在整个雨季连续不断伸长,一般到雨季末期停止生长或生长减缓。F型植物的枝条在短期伸长到最大长度,即使在水分条件好的雨季,它们的枝条也不再继续伸长。研究表明,F型植物的这种枝条伸长方式有两方面作用:①减少植物遭受干旱胁迫的可能性;②可以避开食叶动物对叶片的伤害^[6,7]。F型植物一般在食叶动物的种群密度小或活动比较少的时候长叶,因此可以避开食叶动物种群大爆发时对叶片的啃食。I型植物的枝条伸长方式介于 S 和 F 型植物之间,一般雨季来临后开始生长,生长停滞一段时间后再接着生长。

随着枝条伸长,叶片也不断长出来。因此叶片的生长模式与枝条相似^[5]。植物在水分获取、输导和调控能力上的差异导致了它们在叶片脱落上的不同表现。有的植物从雨季末期开始落叶,而有的植物则到干旱严重时才落叶。一年中除了旱季的干旱胁迫外,即使在雨季,由于蒸发强烈,缺水地区的植物仍然要面对间歇性的干旱。在干旱条件下,植物常常采取保水的策略^[8]。为了适应干旱环境,减少水分损失,植物的叶面积应该较小,以减少蒸腾。常绿植物的叶面积应该比落叶植物的小,单位面积枝条上承载的总叶面积也相应比较小,因为后者可以通过脱落叶片躲避干旱。

植物的开花和结果行为关系到它们能否成功繁殖下一代,直接影响群落物种组成、演替和更新。理想的花期和果期应该在雨季末期或旱季初期,因为植物经过一个雨季的生长已经积累了大量的物质可供繁殖利用。研究表明,即使在干旱地区,一年中植物的繁殖也不止一次。如在委内瑞拉半干旱地区的落叶林中,很多植物一年中有 2 次盛花期和盛果期^[4]。第一次盛花期在旱季末期,另一次盛花期在雨季初期。两次盛果期分别在雨季初期(或干湿季交替季节)和旱季。由于繁殖需要消耗大量的能

量,有些植物的繁殖还有大年和小年现象^[9]。在干旱生境下成熟的果实或种子需要有一定的干旱耐性。此外,果实或种子的类型、大小和萌发等特性也会影响到它们的传播和扩散。

由于高大山系阻挡了来自孟加拉湾的暖湿气流及其导致的雨影效应,在喜马拉雅山以东的中国西南部河谷中气候干旱、炎热,分布在这些河谷中的植被类型被称为河谷型萨王纳(Savanna)植被^[10]。目前,人们对干热河谷木本植物的生理生态适应性已经有较多了解^[11-14],但对它们的物候研究还未见报道。我们连续 3 年观测了分布于云南元江干热河谷的 32 种当地木本植物的枝条生长、叶片动态、花期、果期及果实类型,探讨了 3 个问题:①当地木本植物枝条和叶片的生长动态是怎样的?②从物候角度看,这些植物对当地气候如何适应?③干热河谷植物开花和结实的物候特征如何?通过了解这些植物的物候动态,为当地脆弱植被的恢复和重建提供参考。

1 材料和方法

1.1 研究地点

元江干热河谷是中国西南最典型的干热河谷,主要包括云南省的元江、红河、石屏等 12 个县市,其中最典型的是元江坝的干热河谷^[10]。元江坝的植被主要包括天干果-扭黄茅(*Buchanania latifolia* - *Heteropogon contortus*)、厚皮树-扭黄茅(*Lannea coramandelica* - *Heteropogon contortus*)、疏序黄荆-霸王鞭(*Vitex negundo* - *Euphorbia neriifolia*) 3 个群丛。河谷中海拔较低的植被已被严重破坏,这里的植被主要分布在海拔 700~900 m、坡度 20°~30°以上的山坡。群落外貌以 0.5~1 m 高的草丛为背景,稀疏生长有较矮的乔木和灌木。群落总盖度为 75%~90%。群落分为 2 层,上层为乔灌层,高 2~4 m;下层为草本层,高 0.5~1.5 m。本研究的地点位于元江县曼旦村的曼旦前山(23°41'N, 101°51'E, 海拔 760 m),离元江县城 10 km,距昆明 200 km。该地年均温 23.8℃,年降雨量 801 mm,其中 79% 的降雨分布在雨季(5月~10月)(见图 1)。整个旱季可以分为冷凉旱季(11月~次年 2月)和干热旱季(3月~4月)。该地的植被是次生性植被,主要

以三叶漆 (*Tem inthia paniculata*)和虾子花 (*Woodfordia fruticosa*)为优势,在某些地段分布着以毛枝青冈 (*Cyclobalanopsis helferiana*)和尖叶木犀兰 (*Olea cuspidate*)为优势的单优群落。

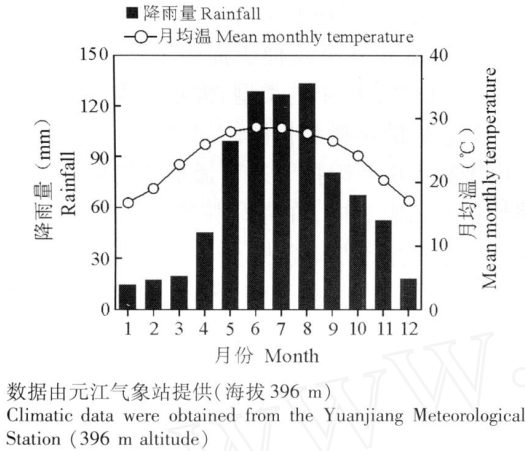


图 1 元江干热河谷的降雨量和月均温
Fig. 1 Rainfall and mean monthly temperature in Yuanjiang dry-hot valley

1.2 研究对象和物候观测方法

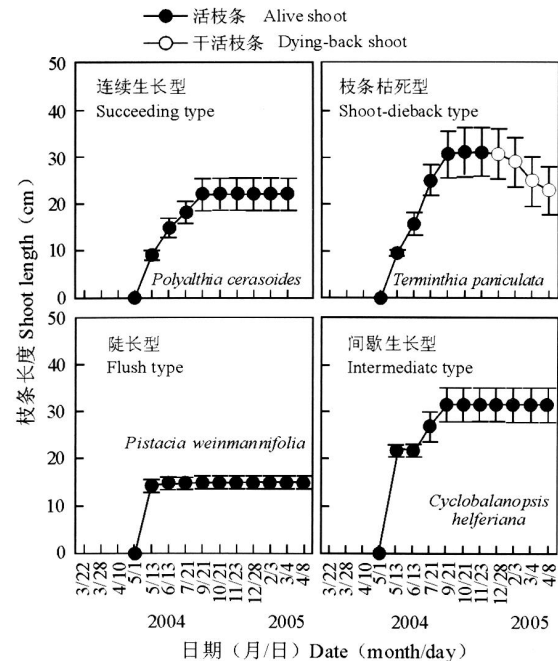
于 2003 年 3 月~2006 年 10 月观测了 32 种木本植物(表 1)的物候(2004 年 3 月~2005 年 4 月中观测)。根据金振洲等^[10]的资料,这些植物代表了元江干热河谷 75%以上的木本植物。观察指标包括枝条生长、叶片动态、花期、果期和果实类型。从当年生新梢开始标记,每隔 0.5~2 个月测量枝条长度。把最先长出的新梢定义为一级枝,在一级枝上长出来的枝条定义为二级枝,依此类推。在所观察的植物中,只有一级和二级枝。由于二级枝的生长模式与一级枝类似,因此笔者对二级枝的生长动态不进行讨论。测量枝条长度的当日记录枝条上的实际叶片数(记为 A)和到该日止当年生枝条上累计长出的叶片数(记为 B)。有的植物枝条上的叶痕不易观察,因此在观测时多挂一些标签以便准确跟踪叶片动态。到该观测日止脱落的叶片总数(记为 C, $C = A - B$),用 C 减去上次观测日止脱落的叶片总数可得两次观测期间的叶片脱落数。依此类推。叶片脱落数中包含由于机械损伤如刮风和动物啃食等非自然衰老导致的叶片脱落数,本研究中这部分叶片数量比较少。将总叶片数定义为当年生枝条上累计长出的叶片数。把枝条上的总叶面积与枝条长度的比值作为枝条承载指标^[5]。每种植物观察了 2~9 个植株共 9~25 个枝条的生长动态。把研究样地中约有 25%的植株已开始开花至只剩 25%植株还有花的时间定义为花期,把有 25%的果

实开始成熟至还剩 25%成熟果实的时间定为果熟期。果实按常规方法分类。用便携式叶面积仪(LI-3000A, LI-COR, Nebraska, USA)测定叶面积。

2 结果与分析

2.1 枝条生长动态

根据枝条的伸长方式,首先把研究材料分为 S 型、F 型、I 型。部分植物雨季的枝条生长方式与 S 型的相似,但在干热季时出现枝条枯死现象,笔者把这类植物的枝条生长方式定义为枝条枯死型(shoot-dieback type, 记为 SD)。类型内不同植物枝条伸长方式相似,但枝条开始生长和停止生长的时间可能不同。由于观测的植物种类多,本研究把老人皮(*Polyalthia cerasoides*)、三叶漆、清香木(*Pistacia weinmannifolia*)和毛枝青冈分别作为 S、SD、F 和 I 型的代表(图 2),这 4 种植物也是元江干热河谷的优势植物。S 型包括 13 种,其中 3 种是常绿植物(表 1)。SD 包括 9 种,其中常绿植物 1 种。F 型包括 6 种,包括 1 种常绿植物,它们的枝条可以在 2 周内长到最大长度。I 型包括 4 种,都是常绿植物。这些结果表明,枝条伸长方式与叶片物候类型之间无直接关系。共计有 6 种植物可以在旱季末期抽出新梢,它们是 S 型的华西小石积(*Ostea mes*



数据点为 9~27 个枝条的平均值 ± SE。枝条伸长类型的说明见表 1。下同
Data were means ± SE of 9~27 shoots. See the explanations for shoot elongation types in Table 1. The same as below

图 2 4 种代表植物的枝条生长动态
Fig. 2 Shoot growth dynamics of four representative species

表 1 32 种木本植物的枝条伸长、叶片动态、花果期和果实类型
Table 1 Shoot elongation, leaf dynamics, timing of flowering and fruit types in 32 woody species

种名 Species	观察株数/ 枝条数 No. of trees/ shoots observed	枝条伸 长类型 Shoot elongation type	叶片物候 Leaf phenology	当年生枝 条长度 Length of current-year shoot (cm)	枝条上总 叶片数 Total number of leaves per shoot	叶面积** Leaf area (cm ²)	无叶期 (月数) Leafless period (Month)	花期 Flowering period	果熟期 Fruiting period	果实 类型 Fruit type
五月茶 <i>Anidesma bunius</i>	7/21	S	WD	17.90	13.2	20.1	4 (Feb - Apr)	May - Jun	Oct - Nov	核果
条叶猪屎豆 <i>Crotalaria linifolia</i>	5/17	S	DD	22.27	21.3		2 (Mar - Apr)			荚果
窄叶枇杷 <i>Eriobotrya henryi</i>	4/12	S	E	17.95	16.3		0	May		
鸡嗉子榕 <i>Ficus semicordata</i>	3/9	S	WD	50.44	15.8	128.5	1 (Mar)			复果
白枪杆 <i>Fraxinus malacophylla</i>	5/15	S	WD	13.93	11.9	234.8	1 (Apr)	May - Jun	Oct - Nov	翅果
白菊木 <i>Gcohnolia decora</i>	5/15	S	WD	7.80	12.9	64.9	3 (Feb - Apr)	Mar		翅果
心叶树 <i>Haldina cordifolia</i>	5/15	S	WD	28.11	11.6	185.5	2 (Mar - Apr)			
厚皮树 <i>Lannea coromandelica</i>	5/15	S	WD	7.60	11.2	417.0	5 (Jan - Apr)	Feb - Mar	May	核果
鸡桑 <i>Morus australis</i>	2/10	S	WD	31.83	10.0	133.2	0			复果
尖叶木犀兰 <i>Olea cuspidate</i>	5/15	S	E	11.00			0	May	Oct - Nov	核果
华西小石积 <i>Osteomeles schwerinae</i> *	6/20	S	E	15.61	34.3		0	Mar	Jul	浆果
余甘子 <i>Phyllanthus emblica</i> *	5/25	S	WD	31.33			2 (Jan - Feb)	Mar - Apr	Dec - Jan	核果
老人皮 <i>Polyalthia cerasoides</i>	5/15	S	WD	22.18	18.7	57.0	1 (Apr)	May	Aug	核果
土密藤 <i>Bridelia stipularis</i>	5/15	SD	WD	12.83	10.6		2 (Mar - Apr)	Jul	Oct	核果
假木豆 <i>Dendrobium triangulare</i> *	5/15	SD	WD	53.87	28.0	55.3	3 (Jan - Mar)	Aug - Sep	Oct - Nov	荚果
朴叶扁担杆 <i>Grewia celidifolia</i>	5/15	SD	WD	39.83	15.0	75.1	3 (Feb - Apr)	May - Jun	Jul	核果
红花柴 <i>Indigofera pulchella</i>	5/15	SD	WD	64.15	36.2		3 (Feb - Apr)	Jan - Feb	Apr	荚果
三叶漆 <i>Terminthia paniculata</i>	5/15	SD	DD	31.07	21.1	65.1	1 (Apr)	Sep - Oct	Feb - Mar	核果
狭叶山黄麻 <i>Trema angustifolia</i>	2/10	SD	E	36.35	32.9		0	May - Jul	Oct - Nov	瘦果
疏序黄荆 <i>Vitex negundo</i>	5/15	SD	WD	19.95	15.2	102.2	2 (Mar - Apr)	Jul - Aug	Sep - Oct	瘦果
红皮水锦树 <i>Wendlandia tinctoria</i>	5/15	SD	DD	20.87	20.5	38.1	1 (Apr)	Dec	Mar	瘦果
虾子花 <i>Woodfordia fruticosa</i>	5/15	SD	DD	24.64	32.6	12.7	1 (Apr)	Dec - Mar	Apr - May	核果
天干果 <i>Buchanania latifolia</i> *	9/27	F	WD	5.68	14.8	130.1	1 (Mar)	Feb - Apr	Apr - Jun	核果
滇厚朴 <i>Ehretia corylifolia</i>	5/15	F	WD	8.31	6.2	38.1	2 (Mar - Apr)	Sep	Jul	核果
清香木 <i>Pistacia weinmannifolia</i>	4/15	F	E	16.52	16.6	26.0	0	Apr		核果
锐齿榲桲 <i>Quercus aliena</i>	5/15	F	WD	23.77	18.3	58.8	5 (Jan - Apr)			坚果
珠仔树 <i>Symplocos racemosa</i> *	5/15	F	WD	8.03	10.0	29.9	2 (Mar - Apr)	Oct	Mar - Apr	核果
光叶榄仁 <i>Terminalia franchetii</i>	3/15	F	WD	22.01	12.6		2 (Mar - Apr)			核果
假虎刺 <i>Carissa spinarum</i> *	4/16	I	E	18.83			0	Jan - Dec	Jan - Dec	核果
毛枝青冈 <i>Cyclobalanopsis helferiana</i>	6/18	I	E	32.82	23.3	21.7	0	Apr - May	Oct	坚果
滇南海桐 <i>Pittosporum kerrii</i>	2/10	I	E	15.20	30.6		0			坚果
铁橡栎 <i>Quercus cocciferoides</i>	3/13	I	E	38.55	28.7		0			坚果

注: S, 连续生长型, 枝条在雨季连续不断伸长; SD, 枝条枯死型, 雨季枝条生长方式与 S 型相似, 但旱季后期顶部枝条枯死; F, 陡长型, 枝条一年伸长一次并在短期内伸长到最大长度; I, 间歇生长型, 雨季来临后枝条开始生长, 生长停滞一段时间后再接着生长; E, 常绿植物; DD, 干旱季落叶植物; WD, 冷凉季落叶植物。数据为平均值。*, 旱季末期长叶植物; **, 叶面积数据为 40 ~ 120 个叶片的平均值。植物命名法参考 1974 ~ 1999 出版的《中国植物志》。

Notes: S, succeeding type, which successively extends their shoots in the rainy season; SD, shoot-dieback type, which has the similar pattern of shoot elongation as succeeding type in the rainy season, but with upper shoot dieback in the late dry season; F, flush type, which elongates their shoots once a year and their shoots reach the maximum length in a short period; I, intermediate type, which extends their shoots from the start of the rainy season, stops growing for some time, and then extends their shoots again. E, evergreen species; DD, drought-deciduous species; WD, winter-deciduous species. Data were means. *, Species with leaf emergence in the late dry season; **, Data of leaf area were means of 40 ~ 120 leaves per species. Nomenclature follows *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* published during 1974 - 1999.

schwerinae)和余甘子 (*Phyllanthus emblica*)、SD 型的假木豆 (*Dendrolobium triangulare*)、F 型的天干果和珠仔树 (*Symplocos racemosa*)、I 型的假虎刺 (*Carissa spinarum*)。

2.2 叶片动态

叶片与枝条有相似的生长动态 (图 3)。S 和 SD 型植物的叶片随着枝条的伸长不断抽出来,雨季中后期枝条上的实际叶片数达到最大。F 型植物上的叶片能在短期内 (一般 2 周) 全部抽出且展开。I 型植物在雨季开始的短期内长出大量叶片,间歇一段时间后再次长出新的叶片,一般第二次抽出的叶片比第一次抽出的叶片数量少。

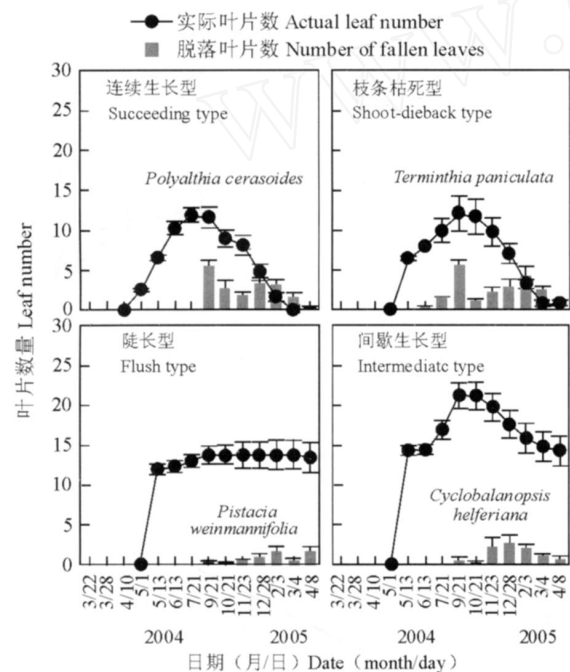


图 3 4 种代表植物的叶片动态
Fig. 3 Leaf dynamics of four representative species

30 种植物的叶片从雨季末期开始脱落,落叶期一般延续 3 个月以上 (图 3),但红花柴 (*Indigofera pulchella*)和狭叶山黄麻 (*Trema angustifolia*)的叶片在雨季中期就开始脱落 (结果未列出)。F 型植物中的天干果和锐齿槲栎 (*Quercus aliena*)的叶

片脱落时间很集中,分别在 2 月和 12 月。常绿植物的冠层整年有叶片覆盖,其中滇南海桐 (*Pittosporum kerrii*)旱季时脱落的叶片最多,脱落当年生 56% 的叶片。根据叶片脱落的时间和引起叶片脱落的原因,把干热河谷落叶植物分为 2 个类型:冷凉季落叶植物和干热季落叶植物。前者在旱季前期温度较低时落叶,包括 14 种;而后者在旱季后期温度高且旱情严重时落叶,包括 9 个种。从物候类型上看,尽管常绿植物枝条上的叶片数比落叶植物的多,但它的叶面积、枝条上的总叶面积及枝条承载比落叶植物小很多 (表 2)。

2.3 花期、果期和果实类型

虽然一年四季都有不同的植物开花,但多数植物的花期集中在旱季和雨季初期 (表 1)。雨季中期开花的植物比较少,只有狭叶山黄麻、疏序黄荆和土密藤 (*Bridelia stipularis*)。4 种植物可以在旱季后期且枝条上没有叶片时开花,它们是白菊木 (*Gochnotia decora*)、红花柴、天干果和厚皮树。一年中不同时段都有不同植物的果实成熟,在所研究的植物中,多数植物的果实在雨季末期或旱季末期 (雨季初期) 成熟。果实在雨季中期成熟的植物比较少,包括朴叶扁担杆 (*Grewia celtidifolia*)、华西小石积和老人皮。约 1/3 植物的果实为核果,其次为荚果、瘦果和坚果,少数植物的种子上有翅,如白菊木和白枪杆 (*Fraxinus malacophylla*),可以帮助种子传播。

3 讨论

关于不同枝条和叶片生长类型的生态学意义一直存在争议。Bicknell^[15]研究发现,生长季中枝条伸长时间较长的植物 (如 S 和 I 型植物) 比枝条伸长时间短的植物 (如 F 型植物) 长得更高,因为前者能捕获更多的光能,积累更多的光合产物。而 Kimura 等^[16]的研究表明,枝条的生长模式与其所处的光环境有关。如果枝条所处的光环境好,长叶时间就早,在整个生长季进行光合作用的时间也相应较长。本研究结果不支持 Bicknell^[15]和 Kimura 等^[16]的说

表 2 三种物候类型的总叶片数、叶面积、单个枝条上总叶面积、枝条长度和枝条承载

Table 2 Total leaf number, leaf area, total leaf area per shoot, shoot length and support of three phenological groups

物候类型 Phenological groups	枝条上总叶片数 Total leaf number per shoot (Num.)	叶面积 Leaf area (cm ²)	单个枝条上总叶面积 Total leaf area per shoot (cm ²)	枝条总长度 Shoot length (cm)	枝条承载 Shoot support (cm ² /cm)
E	26.1 ±3.0 (7)	23.9 ±3.0 (2)	469.0 ±53.4 (2)	22.5 ±3.7 (9)	20.8 ±7.5 (2)
WD	12.8 ±1.0 (13)	114.8 ±35.8 (11)	1444.5 ±403.8 (11)	19.8 ±3.5 (14)	126.7 ±58.6 (11)
DD	22.4 ±2.9 (9)	83.4 ±29.6 (7)	1370.9 ±308.0 (7)	32.3 ±6.0 (9)	62.0 ±26.2 (7)

注:数据为平均值 ±标准误 (观测种数)。物候类型缩写见表 1。
Notes: Data were means ±SE (number of species observed). See the abbreviations of phenological groups in Table 1.

法。另外, Kikuzawa^[17]指出,具 F 型枝条和叶片生长特征的植物多为顶极植物,而具 S 型枝条和叶片生长特征的植物多为先锋植物。本文结果部分支持 Kikuzawa^[17]的推测,如 F 型植物天干果和珠子树等多分布在原始森林中,果实(种子)大、光合能力较弱,但 S 型植物鸡嗉子榕(*Ficus semicordata*)、虾子花和狭叶山黄麻等多分布在森林边缘,具有部分先锋树种的特征,如种子小、光合能力强等^[14,18]。

元江干热河谷主要以落叶植物占优势(表 1),可能的原因是:①总降雨量少^[14];②除了干旱胁迫外,西南干热河谷地区旱季前期温度比较低(图 1)。这里的多数植物都是热带起源的,对冷凉季的低温比较敏感^[19]。在一些萨王纳地区,一般只分布有冷凉旱季落叶植物或干热旱季落叶植物的其中之一,很少两种物候类型共存于同一群落中^[1]。但在元江干热河谷,这两种物候类型的植物都有分布(表 1),可能与该地区旱季先后出现冷凉旱季和干热旱季有关。非洲^[20]和印度^[21]的萨王纳以落叶植物占优势,但澳大利亚北部^[22]和南美洲的 Ilanos 地区^[2]的萨王纳植被却以常绿植物占优势,原因是这两个地区的降雨量季节性变化大、土壤肥力差、旱季岩石风化层中含有大量的水分,另外还有频繁的火烧干扰。在这样的条件下,在与落叶植物的竞争中常绿植物占优势^[22]。

本研究结果(图 2,图 3)表明,元江干热河谷木本植物枝条和叶片的生长动态与降雨量的季节变化不完全一致。多数植物在雨季来临后开始抽枝长叶,仅少数植物在雨季来临之前长出新叶,有 6 种植物可以在旱季抽生新梢和叶片(表 1)。研究表明,有的植物能在旱季利用茎干内储藏的水分^[6,7],如余甘子和珠子树的茎干和根都比较肥厚,可以储存一定的水分。此外,旱季时表层土壤会变得非常干燥,但深层土壤中仍然有一些水分,如澳大利亚北部萨王纳地区旱季时地表 1 m 以下仍然有一些水分^[8]。植物可以通过深根系利用深层的水分,本研究中天干果就是深根系的植物^[14]。不仅如此,在干热河谷中,浅根系的植物也可以在旱季抽出枝条和叶片,如珠子树,因为它有很长的水平侧根,可以从离植株很远的小生境中获取水分^[13]。在美洲^[6]、澳大利亚^[8]和非洲^[2,7]的萨王纳地区,也发现有一些植物能在旱季抽出新枝和叶片,如著名的猴面包树(*Adansonia*)。在旱季长出新叶可以使这些萨王纳植物在水分条件改善或雨季来临时就开始进行光合作用,积累更多的光合产物。对于干热河谷分布的植

物来说,养分非常珍贵。因此,在旱季长出的新叶到雨季来临时已经成熟,可以减少雨季降水对叶片中养分的淋洗^[6]。

干热河谷植物的落叶期集中在雨季末期和旱季初期(见图 3),这与澳大利亚的萨王纳植物类似^[8]。即使是干热季落叶植物,在最早月份到来之前,这些植物半数以上的叶片已脱落^[13]。除了狭叶山黄麻外,旱季出现枝条枯死的植物多为灌木和小乔木。导致枝条枯死的可能原因有:①树干储水能力比较弱。②根系浅。如虾子花、三叶漆和红皮水锦树,它们的根系比较浅^[13]。当旱季土壤表层缺水时,浅根系无法利用土壤深层的水分。③气孔调控能力差,水分容易散失^[14]。SD 型的一些植物在水分条件好的条件下并不完全落叶,如虾子花、三叶漆,再次表明 SD 植物顶部枝条枯死与水分失衡有关。不过,随着枝条枯死,整个植物的蒸腾面积骤然减小,最终减少水分损失,保持整个植株水分平衡,让它们安全度过旱季^[23]。

从物候类型上看,由于落叶植物可以通过旱季落叶躲避干旱,在雨季水分充沛时单位枝条面积可以承载比常绿植物更多的叶面积(表 2)。尽管常绿植物枝条上的叶片数多,但叶面积和枝条上的总叶面积却比两类落叶植物低很多。两类落叶植物中,干热季落叶的要面临更严峻的干旱,枝条承载的叶片也比冷凉季落叶的低。物候类型之间枝条承载特征的差异反映了它们对干旱的适应策略。常绿植物遭受干旱胁迫的可能性更大,因此枝条上不能承载太多的叶片。同理,与冷凉季落叶植物相比,干热季落叶植物较小的枝条承载可以减少蒸腾,避免枝条大量枯死。

多数干热河谷木本植物(29 种,占观测植物的 91%)的果实(种子)在雨季末期至下一年的雨季初期成熟(表 1),这与南美洲热带半干旱植被中的研究结果是一致的^[4]。De Lampe 等^[4]的研究发现,旱季成熟的种子多是干的、重量轻,便于风对种子的传播。我们在元江干热河谷的观测结果与他们的报道不尽一致。这里多数植物的种子(果实)很难被风传播,主要是动物传播,其中只有 2 种带翅的种子可以借助风进行传播。

在萨王纳地区,植物种子输入不足可能是限制群落恢复的重要因子^[24]。研究地点每年都有大量的种子成熟,却很少看到小苗和小树。对部分干热河谷植物种子的休眠特性进行检测后发现它们并没有休眠期,成熟后只要条件合适就能萌发,如毛枝青

冈、三叶漆等^[13],而野外条件下在雨季末期和旱季成熟的种子没有立即萌发,可能是对于干旱生境的一种适应策略。雨季时会观测到在三叶漆的母树下有很多小苗,但经过一个旱季后几乎全部死亡。可以看出,即使有大量的种子输入,雨季也萌发出了幼苗,但它们很难度过接下来的旱季。幼苗不能成功更新可能是元江干热河谷中幼苗和小树比较少的原因。因此,通过播种植物种子来恢复干热河谷植被的方法仍需要进一步探讨^[24]。

本研究没有分析枝条和叶片动态的年际变化。在样地内的不同小生境中,相同植物在相同年份枝条长度和叶片数量也不同,但在观测中发现枝条和叶片的生长模式并没有随年降雨量而发生变化,只是每年的枝条长度和叶片数量不同而已。在 3 年多的观测中,发现有些植物的开花结果表现出明显的年际变化,有大年和小年现象,这可能与当年或上年雨季的降雨量多少有关。比如三叶漆和虾子花在 2002~2003 年旱季大量开花结果。事实上 2002 年的雨季降雨量 (858 mm) 确实比多年雨季降雨量平均值 (636 mm) 高出很多^[13]。雨季充足的降雨可以使这些植物积累大量的碳水化合物,为开花结果提供充足的同化产物^[9]。冷凉季落叶植物天干果和珠子树每年都大量结果,显然它们的结果行为与降雨多少没有直接关系。总之,只有对于干热河谷木本植物的物候进行长期定位观测,并结合气象数据,才能深入分析降雨量、温度等气候因子与物候之间的关系。

致谢:宋富强同志参加了部分野外观测工作,在此表示感谢。

参考文献:

- [1] Reich P B, Borchert R. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica[J]. *J Ecol*, 1984, 72: 61 - 74.
- [2] Hopkins B. Vegetation of the Obkemeji forest reserve, Nigeria. VII The plants on the savanna site with special reference to their seasonal growth[J]. *J Ecol*, 1970, 58: 795 - 825.
- [3] Lieberman D, Lieberman M. The causes and consequences of synchronous flushing in a dry tropical forest[J]. *Biotropica*, 1984, 16: 193 - 201.
- [4] De Lampe M G, Bergeron Y, Mcneil R, Leduc A. Seasonal flowering and fruiting patterns in tropical semi-arid vegetation of Northeastern Venezuela[J]. *Biotropica*, 1992, 24: 64 - 76.
- [5] Ozawa H, Itoh K, Hori Y. Shoot structure and dynamics of saplings and canopies of three deciduous broad-leaved trees of a coppice forest in central Japan[J]. *Trees*, 2000, 14: 206 - 214.
- [6] Franco A C, Bustamante M, Caldas L S, Goldstein G, Meinzer F C, Kozovits A R, Rundel P, Coradin V T R. Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit[J]. *Trees*, 2005, 19: 326 - 335.
- [7] Chapotin S M, Razanameharizaka J H, Holbrook N M. Baobab trees (*Adansonia*) in Madagascar use stored water to flush new leaves but not to support stomatal opening before the rainy season[J]. *New Phytol*, 2006, 169: 549 - 559.
- [8] Williams R J, Myers B A, Muller W J, Duff G A, Eamus D. Leaf phenology of woody species in a north Australian tropical savanna[J]. *Ecology*, 1997, 78: 2542 - 2558.
- [9] Ichie T, Kenzo T, Kitahashi Y, Koike T, Nakashizuka T. How does *Dryobalanops aromatica* supply carbohydrate resources for reproduction in a masting year?[J]. *Trees*, 2005, 19: 703 - 710.
- [10] 金振洲, 欧晓昆. 元江、怒江、金沙江、澜沧江干热河谷植被[M]. 昆明: 云南大学出版社; 云南科技出版社, 2000.
- [11] 宋富强, 曹坤芳. 元江干热河谷植物叶片解剖和养分含量特征[J]. 应用生态学报, 2005, 16: 33 - 38.
- [12] 李伟, 曹坤芳. 干热河谷优势植物三叶漆对于干旱和光照交互作用的光合生理响应[J]. 西北植物学报, 2006, 26: 266 - 275.
- [13] 张教林. 元江干热河谷木本植物的物候、叶片结构和功能关系及光合作用的季节变化[D]. 北京: 中国科学院研究生院, 2007. 7.
- [14] Zhang J L, Zhu J J, Cao K F. Seasonal variation in photosynthesis in six woody species with different leaf phenology in a valley savanna in southwest China[J]. *Trees*, 2007, 21: 631 - 643.
- [15] Bicknell S H. Development of canopy stratification during early succession in northern hardwoods[J]. *For Ecol Manag*, 1982, 4: 41 - 51.
- [16] Kimura K, Ishida A, Uemura A, Matsumoto Y, Terashima I. Effects of current-year and previous-year PPFDs on shoot gross morphology and leaf properties in *Fagus japonica*[J]. *Tree Physiol*, 1998, 18: 459 - 466.
- [17] Kikuzawa K. Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forests I. tall trees[J]. *Can J Bot*, 1983, 61: 2133 - 2139.
- [18] Swaine M D, Whitmore T C. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests[J]. *Vegetatio*, 1988, 75: 81 - 86.
- [19] Cao K F, Guo Y H, Cai Z Q. Photosynthesis and antioxidant activity in breadfruit, jackfruit and mangosteen in southern Yunnan, China[J]. *J Hort Sci Biotech*, 2006, 81: 168 - 172.
- [20] Chidumayo E N. Aboveground woody biomass structure and productivity in a Zambian woodland[J]. *For Ecol Manag*, 1990, 36: 33 - 46.
- [21] Yadava P S. Savannas of northeast India[J]. *J Biogeogr*, 1990, 17: 387 - 396.
- [22] Bowman D M J S, Prior L D. Why do evergreen trees dominate the Australian seasonal tropics?[J]. *Aust J Bot*, 2005, 53: 379 - 399.
- [23] Davis S D, Ewers F W, Sperry J S, Portwood K A, Crocker M C, Adams G C. Shoot dieback during prolonged drought in *Ceanothus* (Rhamnaceae) chaparral of California: a possible case of hydraulic failure[J]. *Am J Bot*, 2002, 89: 820 - 828.
- [24] Foster B L, Tilman D. Seed limitation and the regulation of community structure in oak savanna grassland[J]. *Funct Ecol*, 2003, 91: 999 - 1007.