

西双版纳湿性季节雨林凋落物 和叶虫食量研究

郑 征 刘伦辉 和爱军 荆桂芬

(中国科学院昆明生态研究所, 昆明 650223)

摘 要

本文研讨了西双版纳湿性季节雨林凋落量及其组成和营养元素归还量的年变化, 以及叶虫食量: 1. 小凋落物量(叶、直径 $\leq 2\text{cm}$ 枝、花、果和杂物)为 $11.29 \pm 1.96\text{t/ha}\cdot\text{a}$ (平均值 $\pm 95\%$ 置信界限), 凋落高峰发生在旱季末期 3—4 月。2. 大枝(直径 $> 2\text{cm}$)凋落量约为 $0.82\text{t/ha}\cdot\text{a}$; 3. 凋落物元素归还量 ($\text{kg/ha}\cdot\text{a}$) 顺序为: 钙(146.4) $>$ 氮(57.3) $>$ 镁(39.0) $>$ 钾(31.2) $>$ 磷(6.33) $>$ 锰(5.49) $>$ 铝(4.40) $>$ 铁(1.92) $>$ 锌(0.56) $>$ 铜(0.24); 4. 叶虫食量约占总叶量的 16.2%。

关键词 季节雨林; 凋落物; 叶虫食量

LITTERFALL AND LEAF CONSUMPTION BY ANIMALS IN HUMID SEASONAL RAINFOREST IN XISHUANGBANNA, CHINA

Zheng Zheng, Liu Lun-hui, He Ai-jun and Jing Gui-fen

(Kunming Institute of Ecology, Academia Sinica, Kunming 650223)

Abstract

Litterfall and element return dynamic and leaf consumption by animals were studied in humid seasonal rainforest in Menglun, Xishuangbanna, Southwestern China. 1. The litterfall was $11.29 \pm 1.96\text{t/ha}\cdot\text{a}$, and the amount of litterfall component was ($\text{t/ha}\cdot\text{a} \pm \text{S.E.}$): for leaves, 7.41 ± 0.82 ; wood ($\leq 2\text{cm}$ diameter), 2.16 ± 1.78 ; flowers, 0.223 ± 0.13 ; fruits, 0.724 ± 0.456 and mixed matter (includes plant trash, wastes of animals and died animal bodies from canopy), 0.77 ± 0.18 . A marked peak of litterfall occurred during a March-April period of the late dry season. 2. Large wood litterfall ($> 2\text{cm}$ diameter) was measured twice during rainy season and dry season, the large wood litterfall mean was $0.82\text{t/ha}\cdot\text{a}$. 3. Returns ($\text{kg/ha}\cdot\text{a}$) of the elements to the forest floor in the litterfall were ranged Ca (146.4) $>$ N (57.3) $>$ Mg

(39.0) > K(31.2) > P (6.33) > Mn (5.49) > Al(4.40) > Fe(1.92) > Zn(0.56) > Cu (0.24), and a marked peak of element return coincided with the litterfall's. 4. The leaf area eaten by animals accounted for 16.2% of the total leaf area.

Key words Rain forest; Litterfall; Foliage consumption

许多学者一直在通过测定凋落物数量及其元素含量来研究有机质和营养元素从植被向土壤转移。由于凋落物(L)为初级生产(Pn)的一部分: $Pn = \delta B + L + G^{[10]}$, 测定凋落物产量及其营养元素含量对研究生态系统的初级生产和元素循环有极大帮助^[11]。绝大多数凋落物研究未说明叶虫食量,在推测生产量、地表生物量和元素利用等时,会造成对初始林冠情况的估计偏低^[9]。本文在研究热带北缘湿性季节雨林凋落情况时,对易被忽视的大枝(直径 > 2cm)凋落量和叶虫食量均作了测定。

自然概况

研究地点位于西双版纳勐仑(21°41'N, 101°25'E, 海拔 600m), 属于滇南北热带西南季风气候类型, 一年中受印度洋季风和热带大陆气流季节交替控制, 干湿季分明。年降雨量平均为 1557mm, 年均温 21.5℃, 最热月(5月)均温为 25.3℃, 最冷月(1月)均温为 15.5℃, 多年极端最低温度平均为 7.5℃, $\geq 10^\circ\text{C}$ 的积温 7860℃。干季(11—4月)和雨季(5—10月)降雨量各占年总降雨量的 13% 和 87%。干季前期(11—2月上旬)多雾, 空气相对湿度保持在 80% 以上; 干季后期(3—4月)气温上升, 春旱严重, 湿度常在 75% 以下。

观测样地 $50 \times 50\text{m}^2$, 设于勐仑坝子边缘自然保护区内, 海拔约 650m, 上层乔木高度 35m 以上, 林内特征树种有番龙眼 (*Pometia tomentosa*)、翅子树 (*Pterospermum lanceaefolium*)、肋巴木 (*Epiprinus siletianus*)、金钩花 (*Mitrephora wangii*)。观测场地坡度约为 35°, 土壤为第四纪冲积层上发育的砖红壤, 土层较薄, 石头较多, 约 30—40cm 深处即为砾石层。根据观测样地的特征植物种类组成和生境特点, 该林为热带湿性季节雨林^[2]。

研究方法

(一) 凋落量测定

1. 小凋落物 在固定样地内随机安置 20 个面积 0.25m^2 的由圆形框架和白沙布袋组成的收集器, 框口离地表 0.7m。样地内林下为静风区, 为避免动物进入, 沙布袋深约 50cm。每隔半月收集一次, 分别装入布袋, 在 80℃ 下烘干至恒重, 将其分为叶、枝(直径 $\leq 2\text{cm}$)、花、果和杂物(植物碎屑、鸟虫排泄物和动物残体)五个部分, 立即称重。所收集到的动物死物质在此也计入凋落物^[10]。

2. 大枝凋落物 参照 Proctor 等(1983)的研究方法^[11], 在样地内随机设立 $4 \times 4\text{m}^2$ 收集小区 5 个。8 月初开始观测时, 先将小区内大枝凋落物(直径 > 2cm)全部清除, 至 11 月初收集一次大枝凋落物, 至次年 2 月中再收集一次。用上述两次观测数据, 分别计算出干湿季的大枝凋落速率, 再推算出全年每公顷的大枝凋落量。

(二) 营养元素化学分析

将凋落物组分叶、枝(直径 $\leq 2\text{cm}$)、花、果和杂物分别按季度合并,再从中取样进行粉碎,过 70 号筛(0.21 目),消化制备分析液。氮用凯氏定氮法测定,磷用钒钼黄比色法测定,钾、锰、锌、铜用原子吸收光谱仪(AAS)测定,钙、镁、铁、铝用等离子发射光谱仪(ICP-AES)测定。

(三) 叶虫食量估计

参照 Proctor 等(1983)的研究方法^[11],将叶片面积缺损划分为 6 个等级(0%、1—20%、21—40%、41—60%、61—80%、>80%)。在叶片凋落高峰期 3 月,用面积 0.2m^2 圆框在林下随机取样调查新落下的叶片,目测估计每片叶的缺损等级,并全部假定为被虫所食,统计各级叶片的百分数,用加权平均计算叶虫食量。取样时间为叶凋落高峰期,有足够的刚落下的叶供测定,同时对全年情况也有一定代表性。

结 果 分 析

(一) 凋落量及其组成和季节动态

从 1988 年 4 月至 1989 年 3 月,进行了野外观测。从 20 个收集框所得到的凋落量平均值及其 95% 的置信界限见表 1。叶和枝为凋落物主要组分,在凋落物中占有较高比例,杂物、果和花在凋落物中所占比例较小。杂物部分包括植物碎屑、来自林冠的鸟、虫排泄物,虫的残体和鸟的羽毛,这是热带森林所特有的凋落特征^[3]。叶和杂物凋落量平均值的置信界限相对较小,表明二者的空间分布较均匀;而枝、花、果凋落量平均值的置信界限都较大,说明它们的空间分布极不均匀。该林的年凋落量与西双版纳大勐笼干性季节雨林($11.60\text{t}/\text{ha}\cdot\text{a}$)极为接近^[11],这是由于两地气候条件较为相同所致。

表 1 西双版纳勐崆湿性季节雨林凋落量($\text{t}/\text{ha}\cdot\text{a}$)及其 95% 的置信界限

Table 1 Litterfall ($\text{t}/\text{ha}\cdot\text{a}$) mean $\pm$ 95% confidence limits in humid seasonal rainforest in Menglun, Xishuangbanna

	叶 Leaves	枝 (直径 $\leq 2\text{cm}$) Wood (diam. $\leq 2\text{cm}$)	花 Flowers	果 Fruits	杂 物 Mixed matter	总 Total
凋落量 Litterfall	7.41 ± 0.82	2.16 ± 1.78	0.223 ± 0.130	0.724 ± 0.456	0.77 ± 0.18	11.29 ± 1.96
%	65.6	19.1	2.0	6.4	6.9	100

小凋落物 3—4 月间出现明显的凋落高峰,发生时间与干热时期吻合(图 1、图 2)。叶和枝(直径 $\leq 2\text{cm}$)的凋落进程与总量基本一致,花、果则有各自的凋落进程,花凋落主要发生在 4—6 月,高峰期为 5 月;果凋落多发生在 3—9 月,高峰期在 8 月(图 2)。这种年凋落变化基本与大勐笼干性季节雨林一致^[2]。从图 2 还可看出:叶和枝的凋落进程基本决定了总凋落量的年变化,这一现象在雨林中较普遍^[3,11]。叶在总凋落物中的比例具有在旱季中后期较高的特点,如 1—4 月,平均达 78.4%,而其余时间平均仅为 51.6%。这一现象表明叶凋落对总量的凋落高峰形成起了很大作用。在上述两个时期,大勐笼干性季节雨林的凋落物中叶的比例分别为 80% 和 53%^[2],两地的这一规律极为相似。

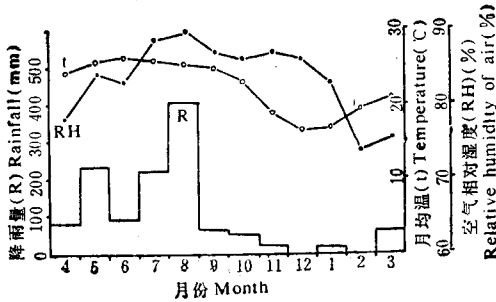


图1 西双版纳勐仑气象要素年变化
(1988年4月—1989年3月)

Fig. 1 Annual variation of climatic elements in Menglun, Xishuangbanna (April, 1988—March, 1989)

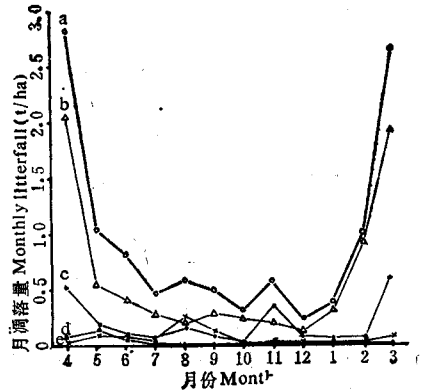


图2 西双版纳勐仑湿性季节雨林凋落量年过程
(1988年4月—1989年3月)

a. 小凋落物总量 b. 叶 c. 枝 d. 花 e. 果
Fig. 2 Monthly litterfall in humid seasonal rainforest in Menglun, Xishuangbanna (April, 1988—March, 1989)

a. Total small litterfall b. Leaves c. Wood d. Flowers e. Fruit

西双版纳季节雨林凋落量随干湿季变化极明显,为此对月凋落量与气候要素变化之间进行相关分析,结果表明:叶和小凋落物总量的月凋落与月均空气相对湿度变化间均存在负相关,显著水平分别为 $P < 0.01$ 和 $P < 0.05$,而与月均温和降雨量变化之间没有直接关系,说明凋落高峰是由空气湿度下降促成的。

分别在雨季间三个月和旱季间四个半月,对大枝凋落进行观测,雨季和旱季的大枝月凋落速率分别为 0.093t/ha 和 0.044t/ha ,因而雨季六个月大枝凋落量估计为 0.558t/ha ,旱季六个月的为 0.264t/ha ,全年大枝凋落量估计为 0.82t/ha ,若将大枝凋落量和小凋落物量相加,则该林总凋落量估计约为 $12.11\text{t/ha}\cdot\text{a}$ 。值得注意的是,全部小区实际上均未收到直径 $>10\text{cm}$ 的大枝凋落物,这与马来西亚雨林的研究结果很相似^[11]。

(二) 凋落物元素含量和归还量

凋落物的元素含量有以下特点:花、果中氮、磷含量较高;叶以钙含量为高;杂物部分各元素的含量一般相对较高,尤以磷、铁、铝和锌的最显著(表2)。

凋落物元素归还总量的72%是随叶而到达地表,各组分元素归还量顺序为叶 $>$ 枝 $>$ 杂物 $>$ 果 $>$ 花。各元素以钙归还量最大;其次是氮、镁、钾;往下是磷、锰、铝、铁;锌和铜的归还量最小,这大致反映出植物中元素的含量特征(表2)。

元素归还量的季节变化与凋落规律大体一致,归还高峰也发生在3—4月旱季末期,高峰期时的元素归还量占年总归还量的49.3%(表3)。

(三) 叶片虫食量估计

对10次取样的调查数据进行统计,完整叶片仅占总叶数的12.6%,而87.4%的叶受到不同程度的虫食。在受到虫食的叶中,随虫食等级的增加,叶的比例迅速下降,如1—20%的虫食等级,叶的比例占62.2%,而 $>80\%$ 的虫食等级叶的比例仅为0.4%(表

表 2 西双版纳干湿季节雨林凋落物元素含量 (mg/g) 和归还量 (kg/ha·a)
(1988 年 4 月—1989 年 3 月)

Table 2 Element concentrations (mg/g) and return (kg/ha·a) in litterfall in humid seasonal rainforest in Menglun, Xishuangbanna (April, 1988—March, 1989)

凋落物组分 Litterfall components		N	P	K	Ca	Mg	Fe	Al	Mn	Zn	Cu
叶 Leaves	mg/g	5.11	0.541	2.96	15.07	3.83	0.125	0.345	0.504	0.040	0.020
	kg/ha·a	37.9	4.01	21.9	111.7	28.4	0.93	2.56	3.74	0.30	0.15
小枝 (直径≤2cm) Small-wood (diam.≤2cm)	mg/g	3.81	0.375	1.79	9.79	2.54	0.098	0.272	0.605	0.051	0.020
	kg/ha·a	8.2	0.81	3.9	21.2	5.5	0.21	0.59	1.31	0.11	0.04
花 Flowers	mg/g	7.41	1.297	1.77	3.33	3.55	0.229	0.186	0.168	0.039	0.026
	kg/ha·a	1.7	0.29	0.4	0.7	0.8	0.05	0.04	0.04	0.01	0.01
果 Fruits	mg/g	6.67	0.688	3.07	4.47	2.15	0.113	0.129	0.082	0.046	0.026
	kg/ha·a	4.8	0.50	2.2	3.2	1.6	0.08	0.09	0.06	0.03	0.02
杂物 Mixed matter	mg/g	6.13	0.933	3.59	12.40	3.52	0.841	1.448	0.445	0.144	0.029
	kg/ha·a	4.7	0.72	2.8	9.6	2.7	0.65	1.12	0.34	0.11	0.02
总数 Total	kg/ha·a	57.3	6.33	31.2	146.4	39.0	1.92	4.40	5.49	0.56	0.24

表 3 西双版纳干湿季节雨林凋落物元素月归还量 (kg/ha) (1988 年 4 月—1989 年 3 月)

Table 3 The monthly return (kg/ha) of elements through litterfall to the humid seasonal rainforest floor in Menglun, Xishuangbanna (April, 1988—March, 1989)

月 份 Month	N	P	K	Ca	Mg	Fe	Al	Mn	Zn	Cu	总量 Total
4 April	14.2	1.56	7.9	38.3	10.0	0.47	1.11	1.42	0.14	0.06	75.16
5 May	5.5	0.66	2.7	11.9	3.5	0.20	0.40	0.45	0.05	0.02	25.38
6 June	4.5	0.54	2.4	10.0	2.8	0.23	0.45	0.36	0.05	0.02	21.35
7 July	2.3	0.26	1.3	5.7	1.5	0.10	0.21	0.21	0.02	0.01	11.61
8 August	3.2	0.34	1.6	5.7	1.7	0.10	0.19	0.22	0.03	0.01	13.09
9 September	2.6	0.29	1.4	5.8	1.6	0.09	0.19	0.21	0.03	0.01	12.22
10 October	1.5	0.17	0.8	4.0	1.0	0.06	0.13	0.14	0.01	0.01	7.82
11 November	2.6	0.28	1.4	6.7	1.7	0.09	0.22	0.31	0.03	0.01	13.34
12 December	1.1	0.12	0.6	2.7	0.7	0.04	0.09	0.11	0.01	0.00	5.47
1 January	1.9	0.21	1.1	5.3	1.4	0.06	0.15	0.19	0.02	0.02	10.35
2 February	5.0	0.53	2.9	14.5	3.7	0.14	0.36	0.50	0.04	0.02	27.69
3 March	12.9	1.36	7.2	35.7	9.2	0.36	0.92	1.35	0.12	0.05	60.16

4)。若将缺损面积在 40% 以上的叶定为受到严重损害,则该部分叶片占总叶数的 9.8%。
叶片虫食量约占总叶量的 16.2%。

表 4 西双版纳热带季雨林叶片虫食量估计(6个级别中叶的百分数平均值
及其 95% 置信界限, 1989 年 3 月)

Table 4 The mean percentage $\pm$ 95% confidence limits of numbers of litterfall leaves, from humid seasonal rainforest in Menglun, Xishuangbanna, placed in subjectively assessed classes of invertebrate herbivore damage (March, 1989)

估计叶数 Number of leaves assessed	取样数 Number of leaf collections	叶虫食面积(%) Leaf area removed by herbivores (%)						Weighted average
		0	1-20	21-40	41-60	61-80	>80	
816	10	12.6 $\pm$ 4.9	62.2 $\pm$ 3.5	15.4 $\pm$ 2.6	7.5 $\pm$ 2.1	1.9 $\pm$ 1.5	0.4 $\pm$ 0.4	16.2 $\pm$ 2.0

讨 论

(一) 凋落量及其年变化

世界雨林凋落量一般在 6—12t/ha·a^[6]。森林凋落量由于受年均温、年降雨量等气候因素影响^[1,6,12],因而全球范围内,森林凋落量随气候因子如纬度和海拔的变化而改变,凋落量从低纬度和低海拔向高纬度高海拔变化而减少。水热条件好的低纬度地区一般均有相当高的年凋落量(t/ha·a),如巴西(9.9)、巴拿马(11.4)、马来西亚(8.8—12.0)、象牙海岸(11.9)^[11,12]。西双版纳地处热带北缘,尽管年均温较低,雨量较少,但该地雨林凋落量却与上述低纬度地区接近,我们认为造成西双版纳雨林具有较高凋落量的原因是当地的季风气候,和典型热带雨林相比,该雨林还含有一定数量的落叶树种成分,这是造成其有较大凋落量的原因所在。

凋落高峰在热带雨林凋落进程中属普遍现象,一些来自澳大利亚、巴西、新几内亚和马来西亚热带雨林研究报道,凋落高峰发生在湿季或降雨高峰^[5,7,8,11],另外来自热带非洲和南美季节雨林的大多数研究报道,叶凋落高峰出现在旱季^[11],海南岛山地雨林和半落叶季雨林凋落高峰则分别出现在旱季 3—4 月和雨季 7 月^[3]。西双版纳雨林凋落高峰出现在旱季末期,即雾季结束,空气湿度为全年最低点时,说明该雨林凋落高峰的出现是对水分胁迫的一种反应,而这种干湿变化所带来的水分胁迫是由当地的季风气候所造成的。亚热带森林凋落高峰与温度变化有很大关系,西双版纳地处热带北缘,每年 12—1 月气温最低,并曾造成橡胶寒害,但此时期内凋落量很少,显然当地低温对雨林凋落进程没有明显影响。相反,2 月以后,气温逐渐回升,促使湿度下降,从而促进凋落高峰的形成。

西双版纳雨林在凋落高峰期叶大量凋落,如 3、4 两月的叶凋落量分别达 1.93t/ha 和 2.05t/ha,占年叶凋落量 7.41t/ha·a 的 53.7%,但此时林冠仍具有一定数量的叶,而且 5 月开始进入雨季后,新萌发的叶能迅速生长,说明当地雨林对于季风气候也有很好的适应能力,从而能较好的利用水分和保持较高的生产能力。

热带雨林凋落研究很少报道大枝的凋落情况,从委内瑞拉亚马逊地区雨林大枝凋落量(0.94t/ha·a)和马来西亚四个雨林大枝凋落量(0.18—2.1t/ha·a)^[11]以及西双版纳雨林大枝凋落量来看,世界各地雨林大枝凋落量差异不大。

(二) 凋落物元素归还量

世界各地雨林元素归还量差异较大:磷的归还量(kg/ha·a)为马来西亚(1.2—4.5)、

巴西(3.4—4.1)、巴拿马(2.7—15.0)、澳大利亚(10.2—12.0); 钾归还量为马来西亚(16—33)、澳大利亚(51—66); 钙归还量为马来西亚(13—370)、巴西(33—62)、澳大利亚(159—226); 镁归还量为马来西亚(8.9—33)、澳大利亚(28—34)^[11,12]。和上述地区相比, 该雨林的磷、钾、钙、镁的归还量居中等水平, 并符合热带雨林具有较高的钙含量规律。氮的归还量较低, 有较高的干物质/氮值(197), 这和热带山地雨林的情况类似, 如夏威夷和牙买加热带山地雨林干物质/氮值分别为 168 和 147—170^[12]。按照 Vitousek(1984) 的观点: 该林具有较高的氮素利用效率^[12]。

(三) 叶片虫食量

叶片在凋落物中占有相当高的比例, 一般在 50—70%, 而凋落物产量在初级生产中又占有很高的比例, 显然叶片虫食量测定对生态系统研究具有很大意义。大多数凋落物研究未说明叶片虫食情况, 当凋落物研究仅仅为了测定生物有机质进入林下分解途径时, 这种方法尚可以, 但象许多研究一样, 是以凋落物测定来推测森林生产量、地表生物量和元素利用情况, 基于上述方法的估计显然会偏低。新几内亚、澳大利亚以及亚马逊中部雨林叶片虫食量分别为 10%、14.6—26% 和 9.4%^[7-9], 马来西亚雨林用与本文相同方法的研究结果加权平均为 13.8—20.9%, 西双版纳雨林为 16.2%, 和以上结果相比, 居中等水平。若将该雨林叶虫食量加到凋落量中, 则叶凋落量(t/ha·a)由 7.41 增加到 8.84, 小凋落物总量由 11.29 增加至 12.72, 由此可见虫食量对凋落量的影响不可忽视, 当然动物对花果枝的取食也会造成凋落观测结果偏低, 进一步开展这方面的研究对生态系统研究无疑会有很大意义。

参 考 文 献

- [1] 王凤友, 1989: 森林凋落量研究综述. 生态学进展, 6: 82—89.
- [2] 云南植被编写组, 1987: 云南植被. 科学出版社, 北京, 105, 109—142页.
- [3] 卢俊培、刘其汉, 1988: 海南岛尖峰岭热带林凋落研究初报. 植物生态学与地植物学学报, 12: 104—112.
- [4] Adis, J., K. Furch and U. Irmiler, 1979: Litter production of a Central-Amazonian blackwater inundation forest. *Trop. Ecol.*, 20: 236—245.
- [5] Brasell, H. M., G. L. Unwin and G. G. Stocker, 1980: The quantity, temporal distribution and mineral-element content of litterfall in two forest types at two sites in tropical Australia. *J. Ecol.*, 68: 123—139.
- [6] Bray, J. R. and E. Gorman, 1964: Litter production in forests of the world. *Adv. Ecol. Res.*, 2: 101—157.
- [7] Edwards, P. J., 1977: Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea II. The production and disappearance of litter. *J. Ecol.*, 65: 971—992.
- [8] Jackson, J. F., 1978: Seasonality of flowering and leaf fall in Brazilian sub-tropical Lower Montance forest. *Biotropica*, 10: 38—42.
- [9] Lowman, M. D., 1988: Litterfall and leaf decay in three Australian rainforest formations. *J. Ecol.*, 76: 451—465.
- [10] Moore, P. D. and S. B. Chapman, 1986: *Methods in Plant Ecology*. Blackwell, London, p. 5, 17—18.
- [11] Proctor, J., J. M. Anderson, S. C. L. Fogden and H. W. Vallack, 1983: Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu Park, Sarawak. II. Litterfall, Litter standing crop, and preliminary observations on herbivory. *J. Ecol.*, 71: 261—283.
- [12] Vitousek, P. M., 1984: Litterfall, Nutrient cycling, and Limnition in tropical forests. *Ecology*, 65: 285—298.