

云南西双版纳季节雨林垂直结构的研究

吴 邦 兴

(中国科学院昆明生态研究所, 昆明 650223)

摘 要

根据多年植被定位和野外观察,研究了西双版纳季节雨林地上和地下的成层性。结果表明: 季节雨林地上和地下具对应的七层和相应的气候土壤环境梯度。由于环境梯度的作用,地上和地下各层形成不同的树冠和根系形态及其生态生理特点;幼灌层以下是弱光,温、湿度少变,以上是强光,温、湿度多变的梯度环境;0—100cm 土层是雨林植物吸收根生命活动、能物流交换转化贮藏、速度强度大的环境;以下是固定植物的粗根生命活动、能物流交换转化贮藏、速度强度小的环境。土壤 CO₂ 测定表明: 雨季是雨林能物流交换、生长、发育最佳季节,一年中以 8 月最快,1 月最慢。最后,结合地上和地下成层性特点,探讨了雨林砍伐后重建人工林应重视的一些问题。

关键词 季节雨林; 垂直结构

STUDIES ON THE VERTICAL STRUCTURE OF SEASONAL RAIN-FOREST IN XISHUANGBANNA OF YUNNAN

Wu Bang-xing

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

Abstract

Following a sequence of field research and observation for many years, the above-and underground stratification of the seasonal rainforest is hereby discussed. The result shows that there are seven above-ground strata and also seven underground strata corresponding respectively to the environmental gradient of climate and soil in the seasonal rain-forest. Different eco-physiological features, above-ground canopies, and the morphology of underground root systems are formed because of the effects of environmental gradient. The young shrubs and herbs (including epiphytes) exist in the layer where they are poorly illuminated, but with little change of temperature and humidity. Above the young tree and shrub layer is a layer of environmental gradient with strong sunshine, and variable temperature and humidity. Rapid flow and energy transfer as well as circulation and storage of substances occur in the soil at 0—100 cm

本文 1989 年 6 月收到,同年 9 月收到修改稿。

in depth where is an active bio-activity functional absorption of the fine roots. Under the above-mentioned layer, there is less exchange of energy and substances because of the function of the layer roots is mainly to fix the plant. Measurement of carbon dioxide concentration soil indicate that rainy season is the best season for the flow of substance and energy transfer and for the growth and development of rain-forest during the year. The highest growth speed of rain-forest occurs in August and the lowest in January. In addition, in accordance with the structural features of rain-forest, some noteworthy problems on the reconstruction of artificial economic forest after deforestation of the seasonal rain-forest were discussed.

Key words The seasonal rain-forest; Vertical structure

属印度马来西亚雨林北伸部分的西双版纳季节雨林, 从区系组成、结构、外貌和种群配置等已有研究^[2], 但其地上和地下的成层性与环境(气候土壤)梯度间的关系少有报道。作者 1958—1965 年在中国科学院云南热带森林生物地理群落定位站及以后在西双版纳热带植物园工作期间, 对其结构做了专题研究和野外观察, 现将研究观察资料整理成文, 目的为本地生物资源开发利用和人工林营建提供参考资料。

环境和研究方法

西双版纳位于云南省南部, 约 $21^{\circ}08' - 22^{\circ}36'N$, $99^{\circ}55' - 101^{\circ}56'E$ 之间, 辖景洪、勐海、勐腊三县, 面积近 2 万平方公里。总的地势西北高东南低, 海拔 420—1900m, 最高峰勐海县的华竹梁子山 2420m。澜沧江西北东南向纵贯其间, 切割变缓, 山势开阔, 低山、低丘、盆(谷)地、阶地大片分布。山地占总面积的 95%, 因此, 在不同群山中分布着大小不等的盆地是本区地貌的基本特征。气候受西南季风控制, 一年中虽有干热季(3—4月)、雨季(5—10月)、雾季(11—2月)之分, 但相对平稳。以景洪大勐龙(1958—1961)、勐腊(1957—1961)气象记录为例, 年雨量 1515—1606mm, 相对湿度 85—87%, 年均温 20—21℃, $\geq 10^{\circ}C$ 积温 7500—7600℃, 日照 1835—2034 小时, 绝对最低温 1 月 3—6℃, 但为期不长。雾季雾日 120—149 天, 露量 0.4—0.5mm, 不同程度弥补干季(含雾季)水分不足, 所以整年湿热。在这种生物气候作用下发育的砖红壤广布低海拔盆地四周, 山麓、沟谷两侧。风化深, 土层深达 2.5—4m, 层次分化不明, 脱硅铝化作用强, 盐基饱和度 16.34—22.85%, pH4.5—5.5, 盐基和硅酸严重淋失, 总孔隙度 51—71%, CO_2 450kg/ha·h 比亚热带温带高, 有机质 4—11.23% 比典型砖红壤低。因此, 800m 以下盆地四周, 山麓、沟谷两侧的季节雨林与气候、土壤、地势有明显的依赖性, 因而雨林的区系组成、结构、外貌既与赤道雨林相似, 又具热带北缘雨林区系、结构、外貌的过渡性和独特性。

本文研究的林地处于景洪县南部, 约 $21^{\circ}44'N$, $100^{\circ}40'E$, 距县城 45km, 海拔 600—700m 北北东南南西的曼养广“龙山”低丘。该林地是本区保存较好、原生性强、地势平缓的季节雨林。组成森林的树种主要有箭毒木 (*Antiaris toxicaria*)、龙果 (*Pouteria grandifolia*)、白榄 (*Cannarium album*)、高山榕 (*Eicus altissima*)、白颜树 (*Gironniera subaequalis*)、黄叶树 (*Xanthophyllum siamense*)、滇紫金牛 (*Ardisia yunnanensis*)、火灰木 (*Symplocos cochinchinensis*)、木奶果 (*Baccaurea ramiflora*)、山柑 (*Capparis*

assamica)、斜脉鸡屎树 (*Lasianthus wallichii*)、大黄皮 (*Clausena dunniana* var. *robusta*)、南山茶 (*Prismatomeris tetrandra*)。草本为羽蕨 (*Pleocnemia winttii*)、宽管花 (*Eurysolen gracillis*)、爱地草 (*Geophila herbacea*) 等组成。常见藤本有饭盒豆 (*Entada phaseoloides*)、滇风车子 (*Combretum yunnanensis*)、车里马钱 (*Strychnos nitida*)、托叶黄檀 (*Dalbergia stipulacea*)。

研究方法采用剖面图解,即在选定的 2500m² 样地内截取长 50m 宽 5m 能代表林内各层的地段,按比例绘剖面图。选取各层多优度、盖度适中,生活正常的树种做叶片解剖及含水量测定。根系用形态学坑道法测定,即在被选定的树种旁挖坑,使根系全露坑壁,借方格网绘根系图。

研 究 结 果

(一) 地上结构及特点

1. 层次的划分 种群、生活型复杂,空间排列不显的热带林成层性不及温带林清晰。经多年定位和野外观察,雨林空间排列仍有定数层次,作者按立木高度、树冠形态和叶之解剖构造将其划分七层,即乔木 A、B、C 三层;D 层主要由乔木、木质藤本幼株及部分灌木组成幼灌层;其次是高草层 E;中草层 F 及由木本幼苗和低草组成的低草层 G。其特点是:每一层高度各地不一,大体 A 层高 34—38m 或更高, B 层 24—12m, C 层 12—3m, D 层 3—1.5m, E 层 1.5—0.6m, F 层 0.6—0.2m, G 层在 0.2m 以下。每一层都有一定树冠形态, A 层树冠宽度大于深度,呈伞形, B 层宽度与深度几相等或稍宽,呈长柱形或倒长卵形, C 层宽度小于深度呈锥形或狭锥形, D 层树冠形态多样。A 层树冠彼此不连续, B 层较连续, C 层连续,由 B、C 层共组林冠,至于 D 层与其下的草本层界限不清。每一层都有固定树种,但停留种(上升另层种)居多,致使垂直向上各层界限不清,这些特点为本区雨林共有。与典型雨林相比,主要区别是 A 层树冠不连续,由 B、C 层共组林冠,各层高度较矮,不密实,滴水叶尖、纸质叶比例偏少,革质叶、落叶树种比例偏多^[2],这是雨林处于气候(有显著干旱)极限,在营养季节里土壤潮湿度不足以补偿气候干旱在外貌、结构上的表现和反应。

2. 层片 由于环境梯度的存在,林内那些附生、半附生、绞杀、半寄生、寄生和腐生植物,按自身的生态生理要求,形成各自的空间格局,成为各层组成分子或相应层片。依植物摄取碳水化合物方式不同分出如下层片(表 1),这些层片中,1—8 种含叶绿素能制造有机物,其中 1—3 种能独立获取阳光,4—8 种不能独立获取阳光。9—10 种不含叶绿素无制造有机物能力。此 10 种层片各有一定的种类成分,一定的生境,一定的生态生理特点,与层次不同。

附生、藤本和乔木各层片纵贯各层,垂直振幅明显。半附生、绞杀、半寄生、寄生和腐生层片振幅小,后两者居林地,前三者居林内空间并具制造有机物能力,但需依赖附生或寄主(绞杀者)获取阳光,同时长出吸附根固着附(寄)主或插入土中吸收水分和养料。除绞杀者外,不杀死附(寄)主。从生态学观点看,半附生层片介于独立和非独立层片之间,绞杀和半寄生层片介于自养和异养层片之间,因此这类层片有联系层片间关系的特性,由此深化了雨林结构的复杂性和动态上的联系性。

表 1 季节雨林的层片
Table 1 Synusia of the seasonal rain-forest

层 片 Synusia		种数 Number of sp.	百分率(%) Percentage (%)		在结构中的地位 Status in structure						
					A	B	C	D	E	F	G
1.自养的含叶绿素 Autotrophic plants with chlorophyll A. 独立的 Independent	1.乔木 Trees	70	常绿 Evergreen	31.6	+	+	+	+	+	+	+
			落叶 Deciduous	10.1	+	+	+	+	+	+	+
	2.灌木 Shrubs	15	常绿 Evergreen	6.5				+	+	+	+
			落叶 Deciduous	2.4				+	+	+	+
	3.草本 Herbs	20	常绿 Evergreen	10.7					+	+	+
			落叶 Deciduous	1.2					+	+	+
B. 非独立的 Dependent	4.藤本 Lianas	25	常绿 Evergreen	13.2		+	+	+	+	+	+
			落叶 Deciduous	1.7		+	+	+	+	+	+
			枝 Branches			+	+				
	5.附生 Epiphytes	25	干 Trunks	14.9		+	+	+	+	+	+
			叶 Leaves						+	+	+
			残落物 Litter								+
	6.半附生 Semiepiphytes	7		4.2			+	+	+		
	7.绞杀 Strangles	3		1.8			+	+			
	8.半寄生 Semiparasites	1		0.5		+	+				
	9.寄生 Parasites	2		1.2							+
2.异养的不含叶绿素 Heterotrophic plants without chlorophyll	10.腐生 Saprophytes										+

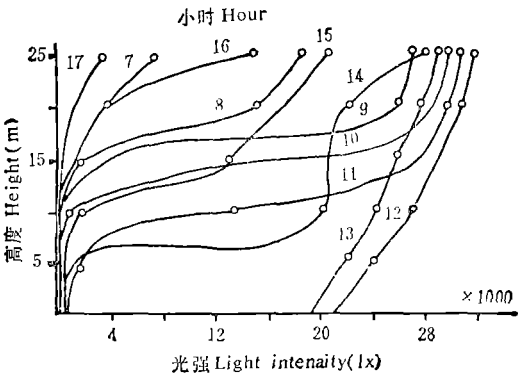


图 1 林内白天光强垂直分布

Fig. 1 Vertical distribution of light intensity in daytime within forest

3. 地上结构与林内光、温、湿度梯度 热带雨林显著特征是林内暗晦，树顶和天窗光耀夺目，但测定林内光照十分困难，采用光度计按各层高度测得光照(图 1)表明：光强离

地 10m 微弱少变,随高度增加呈明显梯度陡度,以 12、13 时最显著。早晚林内光强分布较均匀。其次,林地光点平均面积 15%,暗处光强 1—2%^[1],较圭亚那雨林(光点面积 0.5—2.5%,暗处光强 0.90—0.18%)、爪哇雨林(暗处光强 0.83—0.77%)^[3]为大,说明该雨林结构较典型雨林疏朗。气温与光强进入林内一致,随太阳高度角增大,林地林冠气温增加,早 7 时林冠高于林地 1℃,13 时高于 1.3℃,晚 1 时林地因热辐射高于林冠 0.8℃,各层昼夜气温循此而变。1.5m 以上变化大,以下变化小(表 2)。林下常年温凉,一年中林内平均气温低于旷地 0.6℃,雨、雾季低 0.7℃,干热季低 0.3℃。

表 2 林内气温垂直分布

Table 2 Vertical distribution of air temperature (°C) within forest

时间 Time (O'clock)	7	9	11	13	15	17	1
高度 Height (m)							
25	22.5	27.5	31.3	33.6	32.5	30.8	21.2
15	21.4	26.8	31.0	33.1	31.8	30.5	21.3
10	21.2	26.5	30.8	32.3	30.6	30.2	31.5
1.5	21.2	26.1	30.6	32.2	29.8	28.9	21.8
0.2	21.5	26.0	30.6	32.3	30.0	28.9	22.0

与气温相反,林内相对湿度随各层高度增加而减少,干热季上午 9 时、下午 3 时林地林冠相对湿度相差小,13 时达 20%,以后渐小。雾季、雨季夜间林地近饱和,白天林地、林冠湿度如下:雾季林地高于林冠 28%,雨季高 18%,干热季高 11%。表明干热季林地相对湿度小,有明显“旱象”。综上所述,林内光、温、湿度具明显梯度,因而灌木、草本和附生植物处于弱光、温、湿度少变的林下环境,而乔木和多数木质藤本植物需忍受弱光、温、湿度少变的林下环境,及至成长后变化多端的林冠环境。

(二) 地下结构及特点

1. 根系成层性 将选定的箭毒木、白颜树、黄叶树、木奶果、大黄皮、宽管花、滇谷木(*Memecylon polyanthum*)、火灰木、羽蕨、爱地草分别代表 A、B、C、D、E、F、G 各层,并耦合成根系(图 2)。从形态看,(1)具侧根发达,主根不发达的有箭毒木、宽管花;(2)主侧根发达的有白颜树、黄叶树、木奶果;(3)侧根发达主根存在的有火灰木;(4)主根发达侧根存在的有大黄皮、滇谷木。

根系入土可分七层: G 层,爱地草根入土 0.10—0.15m; F 层,宽管花根系入土 0.25—0.38m; E 层,羽蕨根入土 0.15—0.25m; D 层,大黄皮、滇谷木根系入土 0.80—1.2m; C 层,木奶果、火灰木根系入土 2—3.7m; B 层,白颜树、黄叶树根系入土 4—4.7m; A 层,箭毒木根系入土 3—3.5m。从表 3 看,其根系入土深度及根幅大小随地上植株和冠幅大小而异,但地上植株、冠幅大根系入土未必深,这与不同植物的生物学特性不同有关。通常大乔木具浅碟形根系,较小乔木具深根系,表明与马来西亚雨林根系形态相似^[3]。高大体重的 A 层箭毒木主要靠宽大板根固着地面和吸收相应土层中水肥。据两个面积 1m² 深 1.5m 根量测定(表 4)表明:从表土至底土根量渐少,以 10—30cm 土层最多,其次为 30—60cm 土层。从表土至底土根渐加粗,具吸收水肥和松土的 <0.1cm 的细根分布在 0—10

1) 昆明植物研究所,1963: 气候定位成果。

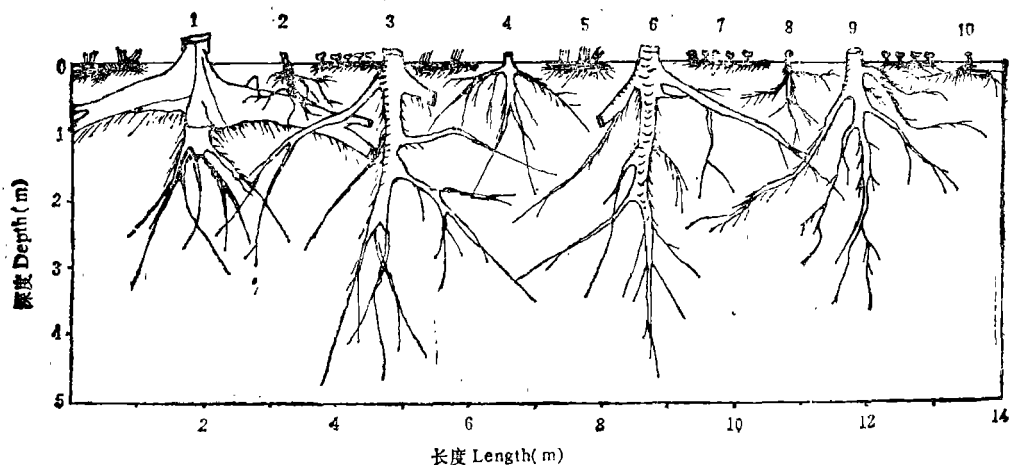


图2 季节雨林的根系

- 1.箭毒木 2.大黄皮 3.白颜树 4.火灰木 5.羽蕨 6.黄叶树
7.受地草 8.滇谷木 9.木奶果 10.宽管花

Fig. 2 Diagram of root systems of the seasonal rain-forest

1. *Antiaris toxicaria* 2. *Clausena dunniana* var. *robusta* 3. *Gironniera subaequalis*
4. *Symplocos cochinchinensis* 5. *Pleocnemia winttii* 6. *Xanthophyllum siamense*
7. *Geophila herbacea* 8. *Memecylon polyanthum* 9. *Baccaurea ramiflora*
10. *Eurysolen gracillis*

表3 代表植物高度、冠幅及其根深、根幅

Table 3 Height and the amplitude of canopy of representative plants and their depth and the amplitude of roots

代表植物 Representative plant	层次 Number of layer	高度(m) Height(m)	冠幅 (m ²) Amplitude of canopy (m ²)	根深 (m) Depth of root (m)	根幅 (m ²) Amplitude of root (m ²)
<i>Antiaris toxicaria</i>	A	35	9×8	3—3.5	10×11.5
<i>Gironniera subaequalis</i>	B	24	95×4.6	4—4.7	5×5.5
<i>Xanthophyllum siamense</i>	B	18	4.4×4.1	4—4.6	5×4.8
<i>Baccaurea ramiflora</i>	C	4	4.5×3	3—3.7	4×4.4
<i>Symplocos cochinchinensis</i>	C	5	1.5×3	1.8—2	2×2.5
<i>Memecylon polyanthum</i>	D	2.5	1×1.5	1.2—1.3	1.2×1.5
<i>Clausena dunniana</i> var. <i>robusta</i>	D	2	0.4×0.7	0.8—1	1×1.3
<i>Pleocnemia winttii</i>	E	1.5	0.8×0.9	0.15—0.25	3×1.5
<i>Eurysolen gracillis</i>	F	0.6	0.5×0.6	0.35—0.40	0.3×1.5
<i>Geophila herbacea</i>	G	0.1	0.2×0.1	0.10—0.15	0.2×1.6

表 4 根系在土壤中的分布
Table 4 Distribution of root systems in soil strata

深度 (cm) Depth (cm)	g/cm ²	t/ha	Diam. (cm)	g/cm ²	t/ha
0—10	380.85	38.1	<0.1	356.76	35.7
10—30	459.27	45.9	0.1—0.5	470.49	47.0
30—60	147.93	14.8	0.5—1.0	132.15	13.2
60—100	90.84	9.1	1.0—3.0	214.46	21.4
100—130	37.74	3.8	>3.0	—	—
130—150	24.71	2.5			

表 5 根系分布与植物营养
Table 5 Distribution of root systems and plant nutrient in soil

发生层 Horizon	A	AB	B ₁	B ₂	BC	C
土深 (cm) Depth (cm)	0—10	10—29	29—59	59—104	104—132	132—400
有机质 Organic matter	3.70	2.32	1.66	1.24	0.95	0.18
N (%)	0.30	0.17	0.14	0.11	0.09	0.08
P (%)	5.0	12.5	11.5	14.5	12.0	16.0
K (%)	90.0	42.0	33.0	30.0	23.0	23.0
K ₂ O (%)	0.73		0.64		0.63	—
CaO (%)	0.46		0.44		0.93	—
Al ₂ O ₃ (%)	32.75		36.33		36.46	36.38
Fe ₂ O ₃ (%)	17.67		11.94		12.49	12.67
Na ₂ O (%)	0.46		0.48		0.54	—
SiO ₂ (%)	37.12		36.09		39.55	39.71
MgO (%)	0.51		0.34		0.37	—
TiO ₂ (%)	0.78		0.80		0.79	—
pH	4.20	4.27	4.80	4.89	5.16	5.30
CO ₂ (%)	1.29	1.18	1.65	2.42	2.83	3.79
O ₂ (%)	20.46	20.28	19.60	19.03	18.91	17.91
Humidity (%)	27.27	28.45	38.06	30.58	31.38	32.97
细菌 Bacteria (Ten-thousand/g. soil)	397.0	186.0	141.0	5.4	18.0	9.5
放线菌 Actinomycetes (Ten-thousand/g. soil)	93.5	161.1	44.5	0.6	0.3	2.4
真菌 Fungi (Ten-thousand/g. soil)	90.6	183.0	34.9	13.7	10.0	11.4

cm 土层;具输送水肥的 0.1—3.0cm 的根分布在 30—100cm 土层, >3.0cm 的具固定植物的粗根分布在 100cm 以下土层。 由此看来, 0—100cm 表土至心土是雨林植物根系吸收输送水肥的主要土层。

2. 根系分布与植物养料循环 在季风气候作用下水分不断向下运动, 将可溶性 Fe₂O₃、Al₂O₃、P、Na₂O、MgO 等物质带入土壤下层。 由于根系的活动和死亡将有机物、N、K、K₂O、CaO、P₂O₅、SiO₂、TiO₂ 等物质贮沉土壤上层供植物营养, 形成植物养料循环。根系吸收水肥的速度取决于微生物的数量及分布, 微生物活动的强度受土壤温度、湿度、酸度和 O₂ 量的制约。表 5 表明: 0—100cm 土层是 O₂ 量、微生物、有机物、N、K 等

沉量多的土层。充足的 O_2 量, 适宜的温度、湿度、酸度有利于微生物对有机物的矿化与合成。作为植物养料循环总标志的 CO_2 量在此土层亦多, 这有利于近地面 CO_2 释放空中供植物光合作用。所有这些, 说明该土层是雨林植物呼吸、代谢、有机物矿化与合成以及能物流交换转化贮藏的主要场所。据三年(1959—1961)测定¹⁾, 土壤中 CO_2 平均量, 雨季^{3.1413} kg/ha · h > 干热季^{1.6742} kg/ha · h > 雾季^{1.5759} kg/ha · h, 其中 8 月最高, 1 月最低。一日中白天高夜间低。干热季早 8 时至晚 8 时高, 晚 12 时低; 雨季早 8 时至晚 8 时高, 晚 4 时低; 雾季午后 4 时至晚 8 时高, 晚 12 时低。即干热季晚 12 时至翌日 7 时 CO_2 量低; 雨季晚 4 时至翌日 7 时低; 雾季晚 12 时至翌日午后 3 时低, 表明 CO_2 低量时变程是雾季 < 干热季 < 雨季, 这说明雨季是雨林 CO_2 量多, 微生物活动及植物养料循环速度快, 生长发育旺盛的季节, 其次是干热季和雾季, 其中 8 月最快, 1 月最慢。

讨 论 与 结 语

根据前面对季节雨林地上和地下结构的初步分析可归结为: 本区季节雨林具多层多种多生活型, 并与环境梯度相平衡的特点。立木高大繁茂, 反应了该区大气中光、热、水及土壤中养料丰富, 能满足多种植物生活。地上地下具彼此对应的七层结构, 大气及土壤中光、热、水和有机物及无机物因而呈现梯度分布, 地上植物自上而下叶片结构和含水量表现出由阳、偏阳、偏阴至阴的生态生理特性。草本型植物及灌木生活于弱光、温度、湿度少变的林下环境, 而乔木型植物和多数木质藤本幼株需忍受弱光、温度、湿度少变及至成长后多变的林冠环境。地下根系从表土至底土呈现出浅、偏浅、偏深至深的分布格式, 即阴性植物根浅, 偏阴植物根偏浅, 偏阳植物根偏深, 阳性植物根深。0—100cm 土层是雨林植物根系吸收输送养料, 有机物矿化与合成等生命活动的主要土层。

综上所述, 为本地雨林开发后如何充分利用环境资源提供了如下启示:

1. 重建人工(经济)林方式 当雨林砍伐后模拟自然林种类组成、结构特点, 重建多层多种人工林, 既较好保持原有森林生态平衡, 合理利用环境资源, 又有较高经济效益^[4]。
2. 种群个体生态生理选择 模拟雨林重建人工林, 除应多层多种外, 按自然林启示, 上层树种应为阳性深根系植物, 下层为阴性浅根系, 中层为偏阳偏深根系或偏阴偏浅根系, 若再配置藤本应选偏阳偏深根系或偏阴偏浅根系藤本。
3. 树形的选择 自然林乔木各层均有一定树形, 因此上层应选伞形, 下层选锥形或类似树形, 中层选柱形或类似树形。
4. 研究表明, 1 月是雨林植物生长缓慢期, 因此种植初期施厩肥或植绿肥是保土温, 防寒, 增强微生物活动和能物流交换, 提高作物生长的必要措施。

参 考 文 献

- [1] 马胃骏、龙雪云、龚德臣, 1980: 胶茶人工群落中的土壤水肥效应。热带植物研究, (14): 41—50。
- [2] 吴邦兴, 1988: 西双版纳季节雨林的外貌与结构特点。云南植物研究, 10: 1—10。
- [3] Richards, P. W., 1952: The Tropical Rainforest. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 16, 176。

1) 昆明植物所 1963 年土壤定位成果。