

哀牢山湿性常绿阔叶林林冠和林地腐殖质理化特性、微生物量及酶活性比较

王高升^{1,2}, 刘文耀^{1,3*}, 付 昀¹, 杨国平¹

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

3. 澳大利亚 Curtin理工大学, 珀斯 WA6845)

摘要: 在热带、亚热带和温带高海拔潮湿生境的山地森林林冠层中, 积累有较为丰富的林冠腐殖质 (Canopy humus), 是构成山地森林生态系统景观结构的重要组分, 为丰富的附生植物提供了重要的生长基质和营养物质。通过对云南哀牢山山地湿性常绿阔叶林林冠腐殖质和其相应林下地表腐殖质的分析测定结果表明, 由于林冠和林下地表腐殖质的来源、组成和空间分布的不同, 它们之间的理化特性存在较大的差异, 其中林冠腐殖质中有机 C、全 N 及全 Ca 的含量、C/N 以及阳离子交换量显著高于林下地表腐殖质, 而全 K 和全 Mg 的含量则显著低于后者, 全 P 含量差异不明显; 林冠腐殖质的微生物量 C 和呼吸强度, 以及蔗糖酶、脲酶和蛋白酶的活性均显著高于林下地表腐殖质, 说明林冠腐殖质是一种具有较高生物活性的有机土类物质, 在山地森林生态系统养分循环、林冠附生植物多样性格局形成及其维持方面具有重要的作用。

关键词: 林冠腐殖质; 林地腐殖质; 理化性质; 微生物生物量; 酶活性; 山地湿性常绿阔叶林; 哀牢山

文章编号: 1000-0933(2008) 03-1328-09 中图分类号: Q948 文献标识码: A

Comparison of physical and chemical properties and microbial biomass and enzyme activities of humus from canopy and forest floor in a montane moist evergreen broad-leaved forest in Ailao Mountains, Yunnan

WANG Gao-Sheng^{1,2}, LIU Wen-Yao^{1,3*}, FU Yun¹, YANG Guo-Ping¹

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

2 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China

3 Curtin University of Technology, Perth WA 6845, Australia

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(3): 1328~1336

Abstract There are considerable amounts of canopy humus within the crowns of trees in tropical, subtropical and temperate montane moist forests. As an important structural component, the canopy humus provides essential substrates and nutrients for the growth of abundant epiphytes. In this study, the physical and chemical properties, microbial biomass and enzyme activities of humus from both canopy and forest floor were analyzed in a subtropical montane moist evergreen broad-leaved

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30771705, 30470305); 中国科学院野外台站基金资助项目; 中国科学院“百人计划”资助项目 (BRJH2002098)

收稿日期: 2006-12-10 修订日期: 2007-12-12

作者简介: 王高升 (1982-), 男, 山东临沂人, 硕士生, 主要从事恢复生态学研究。E-mail: wanggs@xtbg.ac.cn

* 通讯作者 Corresponding author E-mail: liwy@xtbg.ac.cn

致谢: 哀牢山森林生态系统定位研究站提供气象数据, 并在野外工作中给予了支持, 中国科学院西双版纳热带植物园生物地球化学实验室在样品化学分析中给予指导与帮助, 特此致谢!

Foundation item: The project was financially supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 30771705, No. 30470305), the CERN fund, CAS and the fund for Top One Hundred Young Scientists, CAS (No. BRJH2002098)

Received date: 2006-12-10 **Accepted date:** 2007-12-12

Biography: WANG Gao-Sheng, Master candidate, mainly engaged in restoring ecology. E-mail: wanggs@xtbg.ac.cn

forest in Ailao Mts., Yunnan. The significant differences in the physical and chemical properties and microbial activities were found between the canopy humus and humus from forest floor due to differences in origins, composition of humus and spatial distribution patterns. The concentration of organic C, total N, total Ca, as well as C/N ratio and cation exchange capacity were significantly higher in canopy humus, whereas higher concentrations of total K and total Mg were observed in the humus from forest floor. There was no significant difference in total P concentration between two humus types. The microbial biomass C and N, respiration rate, as well as activities of sucrose, urease and protease were significantly greater in canopy humus than its terrestrial counterpart. These results indicated that canopy humus belong to a category of organic histosol with high nutrients content and microbial activities, and thus it could play important roles in nutrients cycling, maintenance of species diversity pattern of epiphytes in the montane moist evergreen broad-leaved forest ecosystems.

Key Words canopy humus, humus under forest floor, physical and chemical properties, microbial biomass, enzyme activity, montane moist evergreen broad-leaved forest, Ailao Mts.

在热带、亚热带和温带的潮湿生境的山地森林中,树干、树枝、树杈等位置上附着有大量的附生植物(epiphyte)和与其相关的其它附生物质(epiphytic material, EM),当附生植物死亡后,将在树干、树枝、树杈等位置的表面分解形成不同分解状态的有机物质层,加上通过干、湿尘降的方式被林冠层截留的相当数量的悬浮物质,形成了较为丰富的林冠腐殖质(canopy humus),林冠腐殖质是依附在树木表面的一层黑褐色腐殖质状物质,主要包括分解和半分解的林冠截留的附生植物和宿主树的凋落物、各种动物和微生物的粪便(代谢物)和尸体、腐烂的树皮以及来自大气中的水分和微粒^[1~4]。

林冠腐殖质是构成山地湿性森林生态系统的重要组成部分和显著的结构特征。Nadkarni等对哥斯达黎加山地雨林林冠腐殖质的研究表明,林冠腐殖质不仅贮量较高,而且有机C、全N等养分物质的含量明显高于林下地表腐殖质,具有较高的微生物活性^[3~5],认为林冠腐殖质是山地湿性森林生态系统的重要碳源和养分源,为林冠附生植物的生长繁衍提供丰富的营养物质^[1,3,4]。同时,林冠腐殖质中还栖息着数量和种类众多的微生物、无脊椎动物、昆虫、螨类、真菌等,为活动于林冠层中的鸟类和其它脊椎动物提供食物来源^[1,6,7]。林冠腐殖质结构疏松、孔隙度大,能够吸持相当数量的降水和雾露水,维持林内湿度,提供附生植物生长过程中需要的水分。因此,林冠腐殖质在维持山地湿性森林生态系统的物种多样性格局以及生态系统物质循环等方面具有重要的作用^[4,6],已逐步引起生态学、生物学、土壤学、水文学等领域学者的广泛关注^[1,5]。

然而,过去由于缺乏有效的技术与方法接近林冠层,人们无法全面认识林冠腐殖质在山地湿性森林生态系统中所发挥的重要作用。直到20世纪70年代末,随着单绳攀爬技术(single rope technique)的出现,使人们初步具备了接近林冠的能力,对林冠腐殖质的研究开始起步。自20世纪80年代起,国际上陆续开展了一些有关森林林冠腐殖质的组成与分布、微生物量及活性、理化特性、温湿度变化特征及其生态学效应等方面的研究^[1~3,8~12]。但是,绝大多数对林冠腐殖质的研究都集中在中美洲的热带森林中,而对其它地区林冠腐殖质同样丰富的热带森林、亚热带及温带山地潮湿生境森林的研究则很少。

国内对林冠附生物生态学研究基本上还处于起步阶段。一些学者对我国长白山温带森林、云南哀牢山亚热带山地湿性常绿阔叶林附生植物组成、物种多样性和分布进行了研究^[13~15],但有关森林林冠腐殖质理化特性、微生物量及酶活性方面的研究尚未见到报道。位于云贵高原、横断山地和青藏高原三大自然地理区域的接合部,斜贯云南亚热带中部500余公里的哀牢山脉,在我国西南低纬高原山地具有独特地位,是生物多样性较丰富及植物区系地理成分荟萃之地。该山体上部降雨充沛,保存着我国亚热带地区目前面积最大,以云南特有植物种为优势的亚热带原始山地湿性常绿阔叶林,附生植物丰富,林冠腐殖质贮量也较高。本项目以云南哀牢山山地湿性常绿阔叶林为研究对象,通过对林冠腐殖质的基本理化性质、微生物生物量C和N、呼吸强度及酶活性进行测定研究,并与林下地表腐殖质进行比较,揭示该类山地湿性森林林冠腐殖质的生物化学特性,并与其它地区的研究相比较,分析及阐明不同地理及气候环境下所形成的林冠腐殖质的差异,以期深入

全面开展山地潮湿生境下森林生态系统结构、功能及其动态过程的研究,以及山地森林资源保护与合理经营提供科学的资料依据。

1 材料与方法

1.1 研究地区自然概况

哀牢山位于云南高原西南部、横断山区南段,绵延 500 余公里,受来自印度洋的西南季风的影响,降雨充沛,其山体上部有目前我国面积最大、保存最完整的亚热带山地湿性常绿阔叶林。本研究地点位于哀牢山国家级自然保护区核心区的徐家坝地区,地理位置为北纬 $24^{\circ}32'$,东经 $102^{\circ}02'$,海拔 2450~2700m,年平均降雨量 1841mm,相对湿度 86%。年平均气温 10.7°C ,最冷月平均气温(1月份) 4.7°C ,最热月气温(7月份) 16.4°C ,最低气温极值 -8.0°C ,全年无霜期约 180d,表现出终年凉、湿的气候特点^[16,17]。

研究地点的森林类型为中山湿性常绿阔叶林,主要由木果石栎(*Lithocarpus xylocarpus*)、腾冲栲(*Castanopsis wattii*)、景东石栎(*L. chintungensis*)、滇木荷(*Schinus noronhai*)、绿叶润楠(*Machilus viridis*)、舟柄茶(*Hartia sinensis*)、红花木莲(*Manglietia insignis*)等组成,乔木层高 20~25m,胸径 30~50cm。林下灌木层以箭竹(*Sinarundinaria nitida*)为主,层盖度 60%~70%,草本层主要由滇西瘤足蕨(*Plagiogyria communis*)、细梗苔草(*Carex teinogyna*)等组成^[16,17]。

林下土壤为山地黄棕壤,在哀牢山呈连续带状分布,其特征为:地表为 3~7cm 的凋落物覆盖;哀牢山徐家坝地区受人为干扰很少,原生山地常绿阔叶林基本上处于过成熟状态,林下地表腐殖质层厚达 10~15cm,呈棕黑色;表土层质地疏松,结构以团粒为主;土壤饱和持水量大,表土层土壤透水性能良好;表层土有机质含量一般大于 10%,表土层全氮含量在 0.4% 以上,土壤呈强酸性^[17]。

2003 年 11~12 月和 2004 年 4~5 月,哀牢山自然保护区为修建林区防火便道,砍伐了部分原始山地湿性常绿阔叶林,刘文耀等人从修路伐倒的树木中选择了 80 余株不同种类、不同胸径的树木进行附生植物组成、物种多样性、不同分解状态林冠枯死有机物的组成、数量以及空间分布的调查,通过采样、烘干称重,换算出本区森林林冠附生植物生物量以及不同分解状态的枯死林冠有机物,其中分解、半分解的枯死有机物部分作为林冠腐殖质的贮量。此外,邱学忠等人^[17]对本区森林土壤腐殖质的比重、容重以及化学性质进行了较为详细的采样分析测定。以上这些数据资料将作为本研究林冠和林下地表腐殖质的贮量比较提供很好的基础。

1.2 样品采集及预处理

研究样地设置在哀牢山徐家坝地区的三棵树,面积为 1hm^2 ,采样时间为 2006 年 4 月。由于林冠腐殖质大多产生并聚集在林冠内部圆周较大、与水平面夹角较小的树枝的上表面,尤其是树杈处^[8]。所以,本次研究只选取直径 $>30.0\text{cm}$ 、林冠腐殖质贮量丰富的 25 棵树进行取样,主要采集 0~5m 树杈处、主干以及大的树枝上的林冠腐殖质。具体采集方法是:在绳索和梯子的辅助下,用刀子把林冠附生物从树干和树枝的表面整块地切割下来,并用铲子挖取树杈处的附生物,在简单去除附生植物后装入自封袋中保存。

为便于林冠和林下地表腐殖质进行对比研究,在采集林冠腐殖质的相应林冠下采用随机采样法对林下地表腐殖质进行采样,在清除地面枯枝落叶层后,用环刀采集 0~10cm 的林下地表腐殖质。

将采集的林冠腐殖质和林下地表腐殖质分别过筛两次(6.5mm 和 2.0mm)并混合均匀。用于分析微生物量 C、N 及呼吸强度的部分样品,在野外用自封袋密封并放在保温箱中低温保存,运回实验室后在 4°C 的冰箱内保存,并尽快完成实验。将用于理化性质和酶活性分析的部分样品装入布袋,运回实验室在通风的室内风干,然后研磨、过筛、装瓶备用。

1.3 测定及分析方法

1.3.1 理化性质的测定

根据国外有关研究结果表明^[12,31],林冠腐殖质的组成及结构上类似于林下地表土壤腐殖质,所以对其理化性质的研究主要采用土壤学的研究方法,所以本研究中对林冠腐殖质的分析采用土壤理化分析的常规方法^[18],其分析的项目和方法为:有机质采用重铬酸钾容量法,全 N 采用凯氏定氮法,全 P、全 K、全 Ca、全 Mg 采

用电感耦合等离子体原子发射光谱仪 (Thermo Jarrell Ash Corporation U. S A)测定, 交换性 K^+ 、 Na^+ 采用原子吸收光谱仪 (GBC Scientific Equipment Pty Ltd Australia)测定, 交换性 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 也采用电感耦合等离子体原子发射光谱仪测定, 交换性 H^+ 、 Al^{3+} 用 $NaOH$ 中和滴定法测定, 阳离子交换量采用蒸馏法测定, pH 值采用电位法测定 (水土比 2.5:1)。

1.3.2 微生物量 C、N 及呼吸强度的测定

微生物量 C 的测定采用氯仿熏蒸培养法, 换算系数为 0.45^[19, 20]。微生物量 N 的测定采用改良的氯仿熏蒸浸提法, 水土比为 6:1, 换算系数为 0.54^[4, 21]。呼吸强度测定采用碱吸收滴定法^[4, 22]。

1.3.3 酶活性的测定

酶活性分析参照关松荫等^[23]的研究方法, 以甲苯作为抑制剂, 加入相应酶作用底物和相应 pH 值的缓冲溶液后测定。蔗糖酶用 $Na_2S_2O_3$ 滴定法, 以 1g 风干土在 37℃ 的条件下培养 24h 后消耗的 $0.1mol\ L^{-1}\ Na_2S_2O_3$ m 数表示; 脲酶用苯酚钠次氯酸钠比色法, 以 1g 风干土在 37℃ 的条件下培养 24h 后生成的 NH_3-N 的 mg 数表示; 蛋白酶用茚三酮比色法, 以 1g 风干土在 30℃ 的条件下培养 24h 后释放出的 NH_2-N 的 mg 数表示。数据统计分析使用 Microsoft Office Excel 2003 和 SPSS 13.0。

2 结果

2.1 哀牢山山地湿性常绿阔叶林林冠腐殖质的贮量

调查结果表明, 在哀牢山地区温凉潮湿的山地环境条件下, 本区山地湿性常绿阔叶林附生植物及其枯死有机物的生物量达 $10.69\ t\ hm^{-2}$, 其中林冠枯死有机物占总生物量的 44.3%, 林冠腐殖质的贮量为 $2.26\ t\ hm^{-2}$ (表 1)。而与所选林冠层腐殖质收集相对应的林下地表 0~10cm 腐殖质的贮量, 以其厚度与容重^[17] (为 $0.60\ g\ cm^{-3}$) 之间的换算, 为 $600\ t\ hm^{-2}$, 显然, 林冠腐殖质的贮量远远低于林下地表腐殖质。

2.2 哀牢山山地湿性常绿阔叶林林冠腐殖质与林下地表腐殖质基本理化性质比较

虽然林冠腐殖质的贮量要低于林下地表腐殖质, 但其养分含量很高, 其中有机 C 和全 N 含量分别达到 $560.05\ g\ kg^{-1}$ 和 $26.38\ g\ kg^{-1}$, 分别是其相应林下地表腐殖质的 4.1 倍和 2.9 倍, 两组腐殖质之间的差异达到极显著的水平。林冠腐殖质具有较高的 C/N 和全 Ca 含量, 全 P 在林冠和林下两类腐殖质中的含量差异不大, 但全 K 和全 Mg 在林冠腐殖质中的含量比林下地表腐殖质的低, 分别只有林下地表腐殖质的 22.2% 和 31.3%。从林冠腐殖质的酸碱度看, 其酸度高于林下地表腐殖质, 显示出其内在的特殊性 (表 2)。

表 1 哀牢山山地湿性常绿阔叶林林冠有机物的组成及其生物量

Table 1 Composition and biomass of the canopy organic matter of the moist evergreen broad-leaved forest in Ailao Mountains							
项目 Item	林冠附生植物 Epiphytes			林冠枯死有机物 Dead organic matter			总计 Sum
	非维管束植物 Non-vascular epiphytes	维管束植物 Vascular epiphytes	合计 Total	枯死未分解 Canopy litter	林冠腐殖质 Canopy humus	合计 Total	
生物量 Biomass ($t\ hm^{-2}$)	3.94	2.01	5.95	2.48	2.26	4.74	10.69
百分比 Percentage (%)		55.66			44.34		100

阳离子交换量是评价土壤保水保肥能力的指标之一。在哀牢山山地湿性常绿阔叶林林冠腐殖质中, 交换性 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 和 K^+ 、盐基饱和度, 以及交换性 H^+ 的含量明显高于林下地表腐殖质 (表 3), 说明林冠腐殖质吸附阳离子的能力较强, 在雨水淋洗作用较为强烈的情况下, 林冠腐殖质能较好地保持养分, 为林冠附生植物和其它生物活动提供良好的营养物质。林下地表腐殖质中交换性 Al^{3+} 离子的含量较高, 这与本区土壤活性铝的含量较高^[17] 有密切的关系。

2.3 哀牢山山地湿性常绿阔叶林林冠腐殖质与林下地表腐殖质微生物量及呼吸强度的比较

根据测定结果 (表 4) 表明, 哀牢山山地湿性常绿阔叶林林冠腐殖质和林下地表腐殖质的微生物量 C、N

表 2 袁牢山山地湿性常绿阔叶林林冠腐殖质和林下地表腐殖质的基本理化特征

Table 2 Several general physical and chemical properties of canopy humus and humus under forest floor in the montane moist evergreen broad-leaved forest in Ailao Mts									
腐殖质类型 Humus type	pH (H ₂ O)	有机碳 Organic C (g·kg ⁻¹)	全氮 Total N (g·kg ⁻¹)	全磷 Total P (g·kg ⁻¹)	全钾 Total K (g·kg ⁻¹)	全钙 Total Ca (g·kg ⁻¹)	全镁 Total Mg (g·kg ⁻¹)	碳氮比 C/N ratio	
林冠腐殖质 Canopy humus	3.87 ± 0.13	560.05 ± 7.27	26.38 ± 0.07	1.22 ± 0.01	2.76 ± 0.04	2.62 ± 0.04	0.95 ± 0.01	21.23 ± 0.13	
林下地表腐殖质 Humus under forest floor	4.30 ± 0.15 *	135.98 ± 1.78 **	8.98 ± 0.05 **	1.27 ± 0.01	12.45 ± 0.06 **	0.48 ± 0.01 **	3.04 ± 0.05 **	15.15 ± 0.09 **	

* P < 0.05; ** P < 0.01

表 3 袁牢山山地湿性常绿阔叶林林冠腐殖质与林下地表腐殖质的阳离子交换量及交换性阳离子

Table 3 Cation exchange capacity and exchangeable cations of the canopy humus and humus under forest floor in the montane moist evergreen broad-leaved forest in Ailao Mts									
腐殖质类型 Humus type	阳离子交换量 Cation exchange capacity (cmol·kg ⁻¹)	盐基饱和度 Base Saturation (%)	交换性盐基 Exchangeable Bases						Al ³⁺ (cmol·kg ⁻¹)
			Ca ²⁺ (cmol·kg ⁻¹)	Mg ²⁺ (cmol·kg ⁻¹)	K ⁺ (cmol·kg ⁻¹)	Na ⁺ (cmol·kg ⁻¹)	盐基总量 Total exchangeable bases (cmol·kg ⁻¹)	H ⁺ (cmol·kg ⁻¹)	
林冠腐殖质 Canopy humus	115.67 ± 1.76	15.30 ± 0.92	12.77 ± 0.65	3.01 ± 0.07	1.57 ± 0.04	0.35 ± 0.03	17.70 ± 0.79	8.29 ± 0.23	4.19 ± 0.12
林下地表腐殖质 Humus under forest floor	44.7 ± 0.07 **	8.17 ± 0.35	2.32 ± 0.04 **	0.59 ± 0.02 **	0.44 ± 0.01 **	0.30 ± 0.03	3.65 ± 0.10	1.36 ± 0.03 **	12.57 ± 0.85 **

* P < 0.05; ** P < 0.01

表 4 袁牢山山地湿性常绿阔叶林林冠腐殖质和林下地表腐殖质的微生物量及酶活性

Table 4 Microbial biomass and enzyme activity in canopy humus and humus under forest floor in the montane moist evergreen broad-leaved forest in Ailao Mts									
腐殖质类型 Humus type	微生物量碳 Microbial biomass C (μg·g ⁻¹)	微生物量氮 Microbial biomass N (μg·g ⁻¹)	微生物量碳/氮 Microbial biomass C/N	呼吸强度 Respiration (μg·g ⁻¹)	蔗糖酶 Sucrase (mM·L ⁻¹ ·Na ₂ S ₂ O ₃ ·g ⁻¹ ·(24h) ⁻¹)	脲酶 Urease (mgNH ₄ -N·g ⁻¹ ·(24h) ⁻¹)	蛋白酶 Protease (mgNH ₂ -N·g ⁻¹ ·(24h) ⁻¹)		
林冠腐殖质 Canopy humus	5062.83 ± 41.46	539.33 ± 20.74	9.41 ± 0.13	7792.02 ± 152.58	56.44 ± 0.26	22.71 ± 0.86	23.02 ± 5.14		
林下地表腐殖质 Humus under forest floor	2114.01 ± 60.47 **	262.33 ± 8.41 **	8.18 ± 0.15 **	2792.04 ± 117.10 **	7.99 ± 0.30 **	12.62 ± 0.25 **	4.92 ± 1.12 **		

* P < 0.05; ** P < 0.01

含量均具有极显著差异, 其中前者微生物量 C、N 含量分别为 $5062.83\mu\text{g g}^{-1}$ 和 $539.33\mu\text{g g}^{-1}$, 分别是林下地表腐殖质的 2.4 和 2.1 倍, 林冠腐殖质的微生物量 C/N 也略高于林下地表腐殖质。

林冠腐殖质在 1~20d 的呼吸强度实验过程中, CO_2 释放量达 $7792.02\mu\text{g g}^{-1}$, 是其相应林下地表腐殖质的 2.8 倍, 差异极显著。林冠和林下地表腐殖质的呼吸强度变化过程也存在较大的差异, 从图 1 可以看出, 在 0~1d 林冠腐殖质的呼吸强度比林下地表腐殖质的强; 在 1~5d 两组腐殖质的呼吸强度都有较大幅度的下降; 在 5~10d 林下地表腐殖质的呼吸强度继续下降, 而林冠腐殖质的呼吸强度却有所增强; 10~20d 两组腐殖质的呼吸强度均有所下降。从总体上看, 在 1~20d 的培养过程中, 林冠腐殖质的呼吸强度一直高于林下地表腐殖质, 随着培养天数的增加两者的呼吸强度虽都有减弱的趋势, 但林下地表腐殖质减弱的程度更大, 林冠腐殖质则表现出更强的微生物活性的可持续性。

2.4 哀牢山山地湿性常绿阔叶林林冠腐殖质与林下地表腐殖质的酶活性比较

哀牢山山地森林林冠腐殖质的理化特性、微生物生物量及呼吸速率不仅明显高于林下地表腐殖质, 而且它还具有较强的酶活性, 其中蔗糖酶、脲酶和蛋白酶活性分别是相应林下地表腐殖质的 7.1、1.8 倍和 4.7 倍, 差异均达到极显著水平 (表 4)。

3 讨论

林冠腐殖质在形成过程、组成及时空分布上与林下地表土壤腐殖质显著不同^[24]。在热带、亚热带山地潮湿环境下分布的自然老龄林中, 随着幼树的生长, 树皮逐渐变得粗糙且外层树皮开始死亡、腐烂, 附生地衣和苔藓开始在树皮表面生长。当第一批附生植物死后, 大部分附着在树干和树枝上, 经过物理、化学和微生物的过程转变成成为林冠腐殖质^[12], 为下一批附生植物的生长提供物质基础, 由于附生植物不断吸收雨水、雾和大气中的水分和微粒, 加上树皮的不断腐烂以及林冠截留的宿主树的凋落物和各种动物粪便、尸体、微生物代谢物等的积累与分解, 年复一年, 形成了林冠腐殖质生物量丰富和附生植物多样性高的奇特景观^[9, 12]。从林冠腐殖质的形成过程可以看出, 林冠腐殖质分布在森林-大气相互作用的关键生态界面, 其主要成分既有来源于各种附生生物死后形成的分解的、半分解的有机物质, 也有林冠附生物截留大气微粒, 与具有土壤母质发育基础的林下地表腐殖质相比, 具有一些林下土壤不具有或无法获得的营养成分, 是山地湿性森林独特的重要的营养源, 不仅为林冠附生植物和部分攀缘植物提供养分供应, 而且在整个森林生态系统的养分循环也起到重要的作用。

相对于林下地表土壤腐殖质而言, 林冠腐殖质的结构多为松结态, 而且养分含量较高, 而且随森林类型和环境条件的不同存在较大的差异^[3, 4, 12]。Nadkarni 等^[3]在哥斯达黎加热带山地雨林的研究结果显示, 林冠腐殖质中有机 C、全 N 和全 K 的含量明显高于林下地表腐殖质, 酸性更强, 但盐基饱和度则较低, 全 P、全 Ca 及全 Mg 的含量以及阳离子交换量差异不明显。在哀牢山山地湿性常绿阔叶林林冠腐殖质和林下地表腐殖质的对比分析中也存在类似的情况, 但林冠腐殖质中全 K、全 Mg 和交换性 Al^{3+} 离子的含量则明显低于林下地表腐殖质, 而盐基饱和度和阳离子交换量则高于林下地表腐殖质。在腐殖质微生物量及呼吸强度方面, 哥斯达黎加热带山地雨林内林冠腐殖质与林下地表腐殖质的微生物量 C、N 含量及呼吸强度差异不明显^[4], 但在哀牢山山地常绿阔叶林中, 其林冠腐殖质的微生物量 C、N 含量及呼吸强度均比林下地表腐殖质的高, 这可能与两地不同的土壤母质、气候条件、森林类型以及微生物活动等有关。

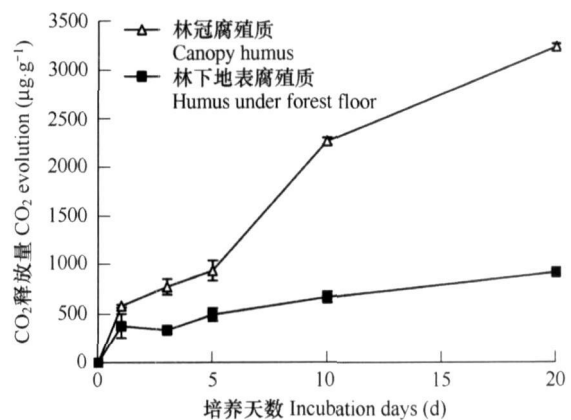


图 1 林冠腐殖质与林下地表腐殖质在实验室培养过程中呼吸释放的 CO_2 量

Fig 1 Carbon dioxide evolution from the canopy humus and humus under forest floor during laboratory incubation

与其它有关研究相比较,本地区山地常绿阔叶林林冠腐殖质中有机 C、全 N、全 P 及全 K 的含量以及阳离子交换量分别是哥斯达黎加热带山地雨林^[3]的 1.5、1.1、1.7、2.0 倍和 2.1 倍,全 Mg 的含量差异不大,但全 Ca 的含量只有该类热带森林的 45%。林冠腐殖质的微生物量 C 和 N 分别是后者^[4]的 1.9 倍和 1.6 倍,但呼吸强度则明显比热带森林的要低。在 20d 的培养过程中,虽然哀牢山山地常绿阔叶林林冠腐殖质总共释放出的 CO₂ 是林下地表腐殖质的 2.8 倍,为 7792 $\mu\text{g g}^{-1}$,却比 Vance & Nadekani 在哥斯达黎加热带雨林的测定结果(为 10580 $\mu\text{g g}^{-1}$)^[4]要小,这主要与热带森林高温、湿热的条件,微生物活动强烈,养分周转利用效率高等有密切的关系。与林下土壤腐殖质相比,林冠腐殖质的酸性较强。1990 年 Vance 和 Nadekani 对哥斯达黎加山地森林林冠腐殖质 pH 值的测定结果为 3.7,而林下土壤 0~10cm 深度的 pH 值为 4.4^[4],在本研究中,哀牢山湿性常绿阔叶林也存在类似的情况,林冠腐殖质 pH 值(3.9)小于林地 0~10cm 深度的 pH 值(4.3)。林冠腐殖质较强的酸性将减弱其硝化作用,对其内部的营养动态产生深远的影响^[3],其它有关的研究也发现不断升高的土壤酸性会降低土壤的硝化作用^[25,26]。

土壤酶及其活性与土壤微生物、植物根系以及土壤理化性质等有着密切的联系,在调控森林生态系统物质循环和能量流动过程中扮演着重要角色,经常被用作监测土壤质量最敏感的生物活性指标^[27]。因此,研究林冠腐殖质的酶活性对于探索森林生态系统过程和功能具有其它如土壤理化性质等所不可替代的作用。虽然很多学者对森林土壤腐殖质的酶活性进行了研究,但目前有关林冠腐殖质酶活性的研究尚未见到报道。本次研究结果显示,哀牢山常绿阔叶林林下地表腐殖质蔗糖酶活性略低于天然旱冬瓜林土壤腐殖质的测定结果^[28],脲酶活性则是天台山黄山松林土壤腐殖质的 6.9 倍^[29]。但在本研究同一森林群落内,林下地表腐殖质的蔗糖酶、脲酶和蛋白酶活性分别只有林冠腐殖质的 14.1%、55.6% 和 12.5%。由此可以看出,林冠腐殖质是一种不仅养分含量高,而且微生物活性也较强的有机土类物质。

林冠腐殖质不仅具有较高的养分含量、微生物生物量和呼吸强度,酶活性也较强,而且还具有很高的贮量。由于各地森林类型以及环境条件的不同,林冠腐殖质的贮量存在较大的差异。Edward 和 Gubb 对新几内亚山地雨林的调查结果^[30]表明,林冠腐殖质贮量占其林冠附生物总量的 1/3~1/2 在南美圭亚那地区热带雨林中林冠腐殖质占其林冠附生物总量的 33%^[31]。但在哥斯达黎加热带山地雨林中,林冠腐殖质估计为 20.7 t hm^{-2} ,占其森林附生物总量的 62%,大约是地上全部生物量的 4%,相当于该森林地上易分解部分(不包括木质部分,主要是树叶和附生植物等)全部生物量的 220%^[3,5]。在云南哀牢山亚热带山地湿性常绿阔叶林中,林冠附生植物及其枯死有机物生物量为 10.69 t hm^{-2} ,其中林冠腐殖质只占其附生物总量的 2.1%,要比其它地区的热带山地森林低。由此可见,无论是地处亚热带的哀牢山山地湿性常绿阔叶林,还是热带雨林和温带山地湿性森林,林冠腐殖质都是这些山地湿性森林生态系统中重要的结构性和功能性的组分,是维系山地湿性森林附生植物多样性的重要生长基质。

作为林冠附生植物生长、繁衍的重要基质和场所,林冠腐殖质在生态系统养分、水分循环以及附生植物多样性格局形成及其维持机制等方面可能比其生物量更具有重要的生态学意义^[1,3,4,8]。20 世纪 70 年代末以来,单绳攀爬技术的应用使得林冠附生植物生态学研究已成为林冠生态研究的热点^[1,3],其中有关林冠有机物(包括腐殖质)的组成与性质及其生态功能的研究正受到森林土壤学、生态学、微生物学等领域学者的关注^[2]。哀牢山中高地区保存着我国亚热带地区面积最大的山地湿性常绿阔叶林,不仅具有丰富的附生生物物种多样性,而且林冠层中也积累有相当数量养分含量高、微生物以及酶活性强的腐殖质,是山地森林生态系统组成和结构的重要成分,为林冠繁茂的附生生物提供了重要的生长基质和养分,在山地自然生态系统的养分循环、林冠附生植物多样性格局及其维持等方面具有重要的生态功能,有关它们之间的相互关系及其作用机制将是以后进一步研究的内容。同时,在山地森林资源保护过程中,也应加强林冠附生生物及其枯死有机物的保护。

4 结论

(1) 哀牢山山地湿性常绿阔叶林林冠附生植物及其枯死有机物的生物量达 10.69 t hm^{-2} , 其中林冠腐殖

质占 21.4%。林冠腐殖质的 pH 值低于林地土壤腐殖质,而它的有机 C、全 N、全 Ca 的含量、C/N 和阳离子交换量则显著高于林下腐殖质,分别是后者的 4.1、2.9、5.5、1.4 倍和 2.6 倍,但全 K、全 Mg 的含量则明显低于林下地表腐殖质,全 P 的含量在两类腐殖质之间差异不大。

(2)本地区山地湿性森林林冠腐殖质的微生物量 C、N 分别是林下地表腐殖质的 2.4、2.1 倍,在 20d 期间的培养中,林冠腐殖质的呼吸强度一直高于林下地表腐殖质,表现出其微生物活性具有较强的可持续性。

(3)在林冠腐殖质中,蔗糖酶、脲酶和蛋白酶活性较高,分别是林下地表腐殖质的 7.1、1.8 倍和 4.7 倍,在一定程度上说明林冠腐殖质是一种具有较高生物活性的有机土类物质。

References

- [1] Lowman M D, Nadkarni N M. Forest canopies. California, USA: Academic Press, 1995.
- [2] Tom M S, Trumbore S E, Chadwick O E, *et al*. Mineral control of soil organic carbon storage and turnover. *Nature*, 1997, 389: 170-173.
- [3] Nadkarni N M, Schaefer D, Matelson T J, *et al*. Comparison of arboreal and terrestrial soil characteristics in a lower montane forest, Monteverde, Costa Rica. *Pedobiologia*, 2002, 46: 24-33.
- [4] Vance E D, Nadkarni N M. Microbial biomass and activity in canopy organic matter and the forest floor of a tropical cloud forest. *Soil Biol Biochem.*, 1990, 22(5): 677-684.
- [5] Nadkarni N M, Lawton R O, Clark K L, *et al*. Ecosystem ecology and forest dynamics. In: Nadkarni N M and Wheelwright N T eds. Monteverde Ecology and conservation of a tropical cloud forest. New York: Oxford University Press, 2000. 303-350.
- [6] Rensen J V, Parker T A. Arboreal dead-leaf searching birds of the Neotropics. *The Condor*, 1984, 86: 36-41.
- [7] Nadkarni N M, Matelson T J. Bird use of epiphyte resources in Neotropical trees. *The Cooper Ornithological Society*, 1989, 91: 891-907.
- [8] Ingram S E, Nadkarni N M. Composition and distribution of Epiphytic organic matter in a Neotropical cloud forest, Costa Rica. *Biotropica*, 1993, 25(4): 370-383.
- [9] Nadkarni N M. Epiphyte biomass and nutrient capital of a neotropical elfin forest. *Biotropica*, 1984, 16: 249-256.
- [10] Vance E D, Brookes P C, Jenkinson D S. Microbial biomass measurements in forest soils: the use of the chloroform fumigation-incubation method in strongly acid soils. *Soil Biol Biochem.*, 1987, 19: 697-702.
- [11] Bohlen S A, Matelson T J, Nadkarni N M. Moisture and temperature patterns of canopy humus and forest floor soil of a Montane Cloud Forest, Costa Rica. *Biotropica*, 1995, 27(1): 13-19.
- [12] Ghosal S, Munaganadan A V, Chauhan S R, *et al*. Crown humus Part I: The chemistry of the canopy organic matter of rain forests in Costa Rica. *Indian Journal of Chemistry*, 1999, 38: 67-75.
- [13] Liu W Y. The role of epiphytic material in nutrient cycling of forest ecosystem. *Chinese Journal of Ecology*, 2000, 19(2): 30-35.
- [14] Cao T, Guo S L. A study on bryophytes diversity in a main ecosystem in Changbai Mountain. *Chinese Biodiversity Science*, 2000, 8: 50-59.
- [15] Xu H Q, Liu W Y. Species diversity and distribution of epiphytes in the montane moist evergreen broad-leaved forest in Ailao Mountain, Yunnan. *Chinese Biodiversity Science*, 2005, 13(2): 137-147.
- [16] Liu W Y, Fox J E D, Xu Z F. Nutrient fluxes in bulk precipitation, throughfall and stem flow in montane subtropical moist forest on Ailao Mountains in Yunnan, Southwest China. *Journal of Tropical Ecology*, 2002, 18: 527-548.
- [17] Qiu X Z, Xie S C. Studies on the Forest Ecosystem in Ailao Mountains Yunnan, China. Kunming: Yunnan Science and Technology Press, 1998. 1-8.
- [18] Institute of soil science, Chinese academy of sciences. Analysis of physical and chemical properties. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 1978. 1-490.
- [19] Jenkinson D S, Powelson D S. The effects of biocidal treatments on metabolism in soil. V. A method for measuring soil biomass. *Soil Biol Biochem.*, 1976, 8: 209-213.
- [20] Liu Z G, Zou X M. Exotic earthworms accelerate plant litter decomposition in a Puerto Rican pasture and a wet forest. *Ecological Application*, 2002, 12(5): 1406-1417.
- [21] Brookes P C, Landman A, Pruden G, *et al*. Chloroform fumigation and release of soil nitrogen: a rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen in soil. *Soil Biol Biochem.*, 1985, 17: 837-842.
- [22] Anderson J P E. Soil respiration. In: A. L. Page, ed. *Methods of Soil Analysis*. Part 2. 2nd edn. Madison: American Society of Agronomy, 1982. 831-871.
- [23] Guan S Y. Soil enzyme and its research methods. Beijing: Chinese Agricultural Press, 1986. 274-304.

- [24] Clark K L, Nadkarni N M, Schaefer D, *et al*. Atmospheric deposition and net retention of ions by the canopy in a tropical montane forest Monteverde, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 1997, 14: 1-19
- [25] Morill L G, Dawson J E. Patterns observed for the oxidation of ammonium to nitrate by soil organisms. *Soil Science Society of America Proceedings*, 1967, 31: 757-760
- [26] Fox R L. Some highly weathered soils of Puerto Rico. 3. Chemical properties. *Geoderma*, 1982, 27: 139-176
- [27] Yang W Q, Wang K Y. Advances in forest soil enzymology. *Scientia Sinica*, 2004, 40(2): 152-159
- [28] Li N Y, Tian K, Lu M, *et al*. Soil enzyme activities of the typical degraded mountainous ecosystem in the upper reach of the Lancang River. *Journal of Southwest Forestry College*, 2006, 26(2): 29-32
- [29] Zhang C B, Jin Z X, Ke S X. Study on the relationship among enzyme activities, microorganisms, respiration rate and physicochemical properties of soil under different forests of Tiantai Mountain. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2004, 10(1): 51-56
- [30] Edwards P J, Grubb P J. Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea. IV. The distribution of organic matter in the vegetation and soil. *Journal of Ecology*, 1977, 65: 943-969
- [31] Freiberg M. The influence of epiphytes cover on branch temperature in a tropical tree. *Plant Ecology*, 2001, 153: 241-250

参考文献:

- [13] 刘文耀. 林冠附生物在森林生态系统养分循环中的作用. *生态学杂志*, 2000, 19(2): 30~35
- [14] 曹同, 郭水良. 长白山主要生态系统苔藓植物多样性研究. *生物多样性*, 2000, 8: 50~59
- [15] 徐海清, 刘文耀. 云南哀牢山山地湿性常绿阔叶林附生植物的多样性和分布. *生物多样性*, 2005, 13(2): 137~147
- [17] 邱学忠, 谢寿昌. 哀牢山森林生态系统研究. 昆明: 云南科技出版社, 1998: 1~8
- [18] 中国科学院南京土壤研究所. 土壤理化分析. 上海: 上海科学技术出版社, 1978: 1~490
- [23] 关松荫, 等. 土壤酶及其研究法. 北京: 农业出版社, 1986: 274~304
- [27] 杨万勤, 王开运. 森林土壤酶的研究进展. *林业科学*, 2004, 40(2): 152~159
- [28] 李宁云, 田昆, 陆梅, 等. 澜沧江上游典型退化山地土壤酶活性研究. *西南林学院学报*, 2006, 26(2): 29~32
- [29] 张崇邦, 金则新, 柯世省. 天台山不同林型土壤酶活性与土壤微生物、呼吸速率以及土壤理化特性关系研究. *植物营养与肥料学报*, 2004, 10(1): 51~56