

•研究报告•

北热带喀斯特季节性雨林凋落物组分构成及时空动态

郭屹立^{1,2} 李冬兴^{1,2} 王 斌^{1,2} 何运林^{1,2} 向悟生^{1,2} 蒋裕良^{1,2} 李先琨^{1,2*}

1 (广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所广西喀斯特植物保育与恢复生态学重点实验室, 广西桂林 541006)

2 (广西友谊关森林生态系统国家定位观测研究站, 广西凭祥 532699)

摘要: 森林凋落物是森林生态系统的重要组成部分, 在森林生态系统的物质循环和养分平衡中起重要作用。自2012年5月开始, 我们在弄岗北热带喀斯特季节性雨林15 ha森林动态监测样地中布设了90个凋落物收集器进行凋落物收集。本文选取2013–2014年期间相关数据, 研究了凋落物的组分特征、物种组成、时间动态和空间分布特征等。结果表明, 2013年和2014年凋落物总量分别为4,858.0 kg/ha和4,928.8 kg/ha; 凋落物组分以凋落叶为主且高达85%以上, 其他组分所占比例较小。凋落物总量和凋落叶均有两个高峰期, 分别发生在每年的春季(3–4月)和秋冬季(8–11月), 凋落果的高峰期在8月左右; 其他组分由于凋落量较少, 年际动态并不明显。不同生态因子对凋落物总量分布格局的影响差异显著, 且存在年际变化, 但总体表现出凋落物总量受凋落物收集器所在样方的坡向和样方内所有DBH ≥ 1 cm个体的平均胸径影响最为显著。喀斯特季节性雨林凋落物的组分构成和时空动态特征反映了不同生物和非生物因素影响下的物质循环规律, 为深入揭示喀斯特独特地质、地貌背景下物质循环和能量流动的特殊性提供了基础。

关键词: 喀斯特季节性雨林; 凋落物; 组分构成; 生态因子; 弄岗15 ha森林动态监测样地

Composition and spatio-temporal dynamics of litter fall in a northern tropical karst seasonal rainforest in Nonggang, Guangxi, southern China

Yili Guo^{1,2}, Dongxing Li^{1,2}, Bin Wang^{1,2}, Yunlin He^{1,2}, Wusheng Xiang^{1,2}, Yuliang Jiang^{1,2}, Xiankun Li^{1,2*}

1 Guangxi Key Laboratory of Plant Conservation and Restoration Ecology in Karst Terrain, Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences, Guilin, Guangxi 541006

2 Guangxi Youyiguan Forest Ecosystem National Research Station, Pingxiang, Guangxi 532699

Abstract: Litter fall is a significant component of forest ecosystems and has important ecological functions in material cycling and nutrient balance of forest ecosystems. In this study, we studied litter fall production, composition, spatial and temporal dynamics in a 15-ha northern tropical karst seasonal rainforest dynamics plot in Nonggang National Nature Reserve, Guangxi. We set up 90 litter fall traps, and collected litter fall weekly since May 2012. All litter fall in each trap was dried, classified and weighed. We used litter fall data from January 2013 to December 2014. The total annual litter production in 2013 and 2014 was 4,858.0 kg/ha and 4,928.8 kg/ha, respectively. Litter fall of leaves accounted for 85% while other components made up a small amount. Fruit litter fall was significantly higher in 2013. There were two litter fall peaks in each year, one in spring (March and April) and the other occurring in autumn to early winter (between August and November). The peak of fruit litter fall peak occurred in August. There were no significant inter-annual fluctuations in other litter fall components. The prevailing ecological factors of litter fall production were significantly different between 2013 and 2014. Litter fall production was significantly influenced by aspect and mean DBH (diameter at breast height). Composition and spatio-temporal dynamics of litter fall reflected material cycles affected by multiple biotic and abiotic factors. Our results provide basic information to reveal the

收稿日期: 2016-11-28; 接受日期: 2017-01-23

基金项目: 国家自然科学基金(31500342, 31660130)、广西重点研发计划项目(桂科 AB16380256)、广西自然科学基金(2015GXNSFBA139050)和广西喀斯特植物保育与恢复生态学重点实验室开放基金(GKB15-A-22)

* 通讯作者 Authors for correspondence. E-mail: xiankunli@163.com

unique characteristics of material circulation and energy flows in the geological background and geomorphology of karst.

Key words: karst seasonal rainforest; litter fall; components; ecological factors; Nonggang 15 ha forest dynamics plot

森林凋落物是指森林生态系统内由生物组分产生并归还到林地表面作为分解者的物质和能量来源, 借以维持生态系统功能的所有有机物质的总称(王凤友, 1989)。它具有维持土壤肥力、促进森林生态系统中的物质循环和养分平衡的功能, 关系着森林生态系统的物质循环和能量流动(Maguire, 1994; Liu et al, 2003; Vasconcelos & Luizão, 2004), 对维持森林生态系统的稳定具有不可或缺的作用。自 1876 年 Ebernayer 首次阐述森林凋落物在养分循环中的重要作用之后, 尤其是在全球气候变化日益受到关注的今天, 森林凋落物及其时空动态一直是生态系统物质和能量循环研究的重要内容之一(Schlesinger & Lichter, 2001; Magnani et al, 2007; Parsons et al, 2014)。

在全球气候变化背景下, 研究者非常重视凋落物在陆地生态系统碳循环和养分地球化学循环中所起的作用、凋落物分解和土壤微生物活动释放的 CO₂ 对温室效应的贡献及全球气候变化对凋落物时空动态的影响等(彭少麟和刘强, 2002; Zhang et al, 2014; Newbold et al, 2015)。此外, 凋落物的分解速率、分解效应及其化学营养元素的释放动态等也是凋落物相关研究的热点之一(Vitousek, 1984; Tang et al, 2010; Xia et al, 2015; 李宜浓等, 2016)。

中国西南喀斯特区是全球三大喀斯特集中分布区之一, 其山地地质、地貌形态丰富, 土壤富钙、偏碱, 发育着独特且类型多样的热带和亚热带喀斯特植被生态系统。尽管喀斯特地区面积占我国国土面积的 35.93% (Yuan, 1991), 但针对该生态系统中凋落残体归还给土壤的养分再循环特征等相关研究却较少, 少量研究主要集中于桂西北木伦和黔南茂兰国家级自然保护区; 但多选择小尺度、不同演替阶段的典型群落类型(俞国松等, 2011; 曾昭霞等, 2011; 俞月凤等, 2015), 存在凋落物收集年限短且凋落节律无重复性, 缺乏与不同植被类型的比较等问题。在统一标准、全球尺度、多气候带、长期定位监测等条件下建立的大型森林动态监测样地, 为揭示全球背景下我国西南喀斯特区森林凋落物的

时空格局与动态变化的独特性提供了可能。

北热带喀斯特季节性雨林是我国北热带石灰岩山地分布的典型森林植被类型之一, 目前仅在我国桂西南和滇东南有零星斑块状分布, 又以桂西南的弄岗国家级自然保护区所保存的面积最大、生态系统结构最为完整(郭屹立等, 2015)。桂西南喀斯特季节性雨林是我国 3 个植物区系特有现象分布中心之一, 也是我国具有国际意义的 14 个陆地生物多样性关键地区之一(陈灵芝, 1993)。该区植物种类之丰富堪称广西岩溶地区之冠, 且孕育着众多的岩溶特有植物(梁畴芬等, 1988)。这种富钙偏碱、土层薄且贫瘠的特殊地球化学背景下的森林生态系统是如何实现养分交流与循环过程以维持高生物多样性等方面的研究还鲜有报道。

本文以桂西南喀斯特季节性雨林森林生态系统内建立的弄岗 15 ha 森林动态监测样地为研究平台, 以样地内布设的 90 个凋落物收集器所收集的凋落物为研究对象, 分析了凋落物的组分结构和时空动态等特征。其目的是: (1)探讨喀斯特季节性雨林凋落物的组分结构、物种组成和年际变化规律等特征; (2)分析喀斯特季节性雨林中凋落物总量与生态因子的相关性, 揭示影响凋落物总量的关键因子。希望本研究为今后揭示喀斯特富钙偏碱、土层薄且土壤贫瘠等独特地质背景下物质循环和能量流动的过程和机制等深层次研究提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

广西弄岗国家级自然保护区位于广西壮族自治区龙州县和宁明县交界处(22°13'56"—22°33'09" N, 106°42'28"—107°04'54" E), 呈东南—西北长条状, 分为弄岗、陇呼和陇瑞 3 个片区, 总面积 10,077 ha。主要土壤类型有原始石灰土、黑色石灰土、棕色石灰土、水化棕色石灰土及淋溶红色石灰土; 年平均降水量 1,150–1,550 mm, 最多可达 2,043 mm, 最小 890 mm, 年降水量分布不均, 主要集中在 5–9 月, 具有明显的干湿季节交替; 年均气温 22°C, 最冷月

平均温在 13℃ 以上; 春夏季多出现冰雹, 夏季易受台风侵袭, 冬季常受寒潮侵袭; 风速小, 风向变化与谷向一致, 受季风环流影响, 每年的 1–4 月风速较大(图 1)。

在中国科学院生物多样性委员会的资助下, 广西植物研究所于 2011 年在上述森林群落内建立了弄岗 15 ha 森林动态监测样地, 该样地(22°25' N, 106°57' E)严格遵循 CTFS (Center for Tropical Forest Science)的样地建设标准(Condit, 1998)。样地东西长 500 m, 南北长 300 m, 海拔范围 180–370 m。样地内生境异质性较高, 包括了从山顶、山坡到洼地等一系列典型的“峰丛–洼地”生境类型。岩石裸露率达 70% 以上, 绝大部分地段土层厚度不足 30 cm; 局部地形复杂多变, 小生境类型丰富, 个别 10 m × 10 m 样方内最大高差可达十几米。样地物种丰富, 其中 DBH ≥ 1 cm 的木本植物有 223 种, 隶属于 56 科 157 属(王斌等, 2014)。

1.2 研究方法

1.2.1 凋落物收集器布设方案

依据地形和生境等特征在样地内共布设了 90 个凋落物收集器(图 2)。凋落物收集器的布设基本包含了样地内所有的群落类型, 其设置参考以下原则: (1)在样地调查时形成的步道两侧 4–10 m 的范围内交替设置; (2)根据树种冠幅, 样地内两个收集器之间的距离不小于 10 m; (3)样地边缘 20 m 内不设置收集器, 以尽可能地保证凋落物都来自于样地内的母树(Du et al, 2009)。

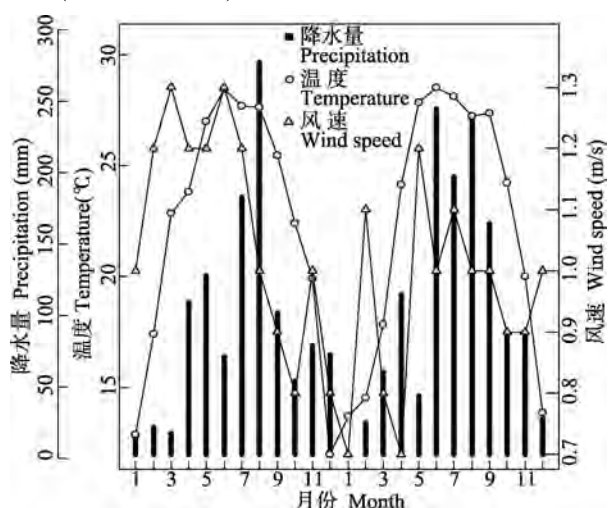


图 1 广西龙州县 2013–2014 年降水量、风速和温度的月变化
Fig. 1 Monthly variations of precipitation, wind speed and temperature between 2013 and 2014 in Longzhou County, Guangxi

收集器由白色 PVC 管收集框和灰黑色尼龙网组成。收集框大小为 0.71 m × 0.71 m, 面积约 0.50 m², 距离地面平均高度 0.80 m, 尼龙网孔径 1 mm, 收集器内部尼龙网深度约 0.33 m。

1.2.2 凋落物的收集、鉴定与分类

结合弄岗北热带喀斯特季节性雨林的气候特征, 于每年 6–11 月每周收集 1 次, 其他月份半个月 1 次。如遇连续降雨则适当推迟收集日期, 但最少保证每月 2 次。每次以凋落物收集器为单位, 依次按花、果实、枝干、叶片及其他杂物进行分类, 并对叶片和果实进行物种鉴定。在 80℃ 烘干至恒重并称重。

样地内自 2012 年 5 月开始收集凋落物, 目前已持续 4 年。本研究选取 2013 年 1 月第一次收集至 2014 年 12 月最后一次收集的数据。

1.3 数据分析

分别计算每个凋落物收集器所在 10 m × 10 m 样方的生物和非生物等生态因子。非生物因子主要为地形因子, 包括海拔、凹凸度、坡度、坡向、地形湿润度指数(topographic wetness index)和干旱度指数(altitude above channel), 其中, 坡向进行正弦和余弦转换。有关这 7 个地形因子的定义和计算方法可参考相关文献(郭屹立等, 2016; Guo et al, 2016)。生物因子包括凋落物收集器所在 10 m × 10 m 样方内所有胸径(DBH) ≥ 1 cm 植株的株数及胸高断面积之和、所有个体的平均胸径和最大胸径等 4 个, 合计 11 个生态因子。

为分析生态因子对凋落物总量的影响及相关性大小, 本研究以每个凋落物收集器年度内所收集的凋落物总量为因变量, 以该收集器所在样方的上述 11 个生态因子为自变量, 利用广义线性模型中标准化偏回归系数的大小来说明各自变量对因变量线性影响的大小。由于凋落物量即因变量具备正态性, 故使用 Gaussian 分布的广义线性模型(同线性模型)。依据赤池信息准则(Akaike Information Criterion, AIC)用向后剔除法逐步筛选变量的方法筛选影响程度最高的模型, AIC 值越小说明模型的拟合效果越好, 进而确定对凋落物总量影响明显的生态因子。

先对每一个变量(包括因变量)进行标准化, 再计算方程的偏回归系数, 可得到标准化偏回归系数, 常用 $\hat{\beta}_i^*$ 表示:

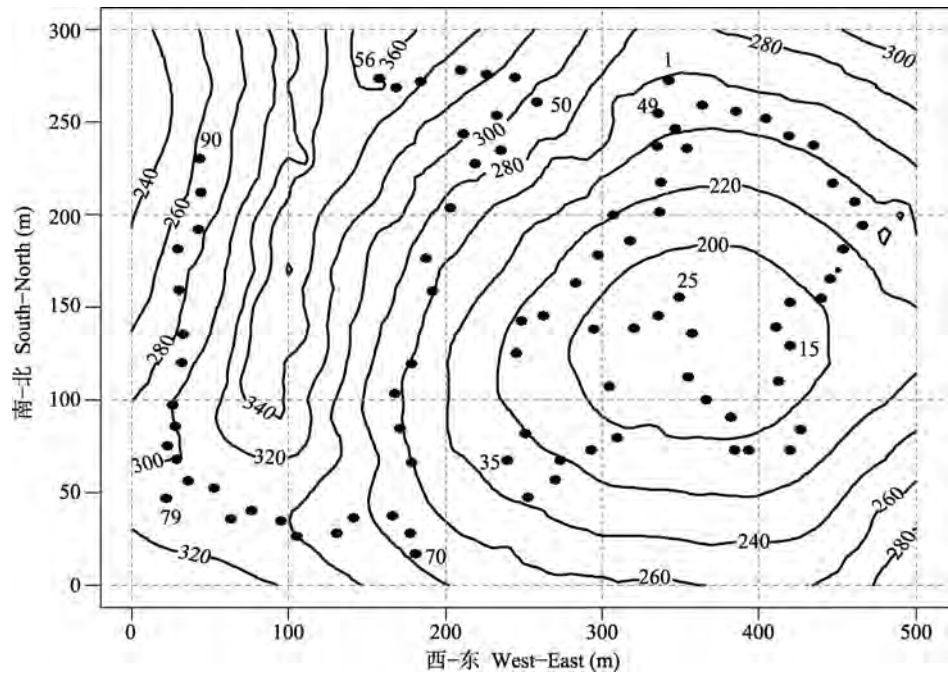


图 2 弄岗 15 ha 森林动态监测样地等高线图及 90 个凋落物收集器的编号和位置图
Fig. 2 The contour map and location of 90 litter fall traps of the 15 ha forest dynamics plot in Nonggang, Guangxi

$$\hat{\beta}_i^* = \hat{\beta}_i \frac{s_i}{s_y} \tag{1}$$

式中, $s_i (i = 1, 2, \cdots, p)$ 与 s_y 分别是各自变量和因变量的标准差, $\hat{\beta}_i$ 为偏回归系数(McCullagh & Nelder, 1989)。

使用 Wilcoxon 符号检验法检验 2013 年和 2014 年每个凋落物收集器收集的凋落物总量和不同组分的年际间差异。

广义线性模型拟合基于 R 软件中的 *glm* 函数等, 所有数据分析和绘图均在 R3.2.2 (R Core Team, 2015)中实现。

2 研究结果

2.1 凋落物总量及其组分构成

2013 年和 2014 年弄岗 15 ha 森林动态监测样地 90 个收集器共收集到凋落物 21,860.43 g 和 22,179.47 g, 年凋落量分别为 4,858.0 kg/ha 和 4,928.8 kg/ha。凋落物的不同组分中, 凋落叶所占的比例最大, 各年分别占年总凋落量的 89.23%和 94.48%, 而花、枝和杂物所占的比例很小。2013 年和 2014 年每个凋落物收集器的年凋落物总量差别并不显著(Wilcoxon 统计量 $V = 2,293, P = 0.1621$), 但 2013 年果的凋落量显著高于 2014 年($V = 732, P =$

0.0435), 这表明 2013 年的果实产量要明显高于 2014 年(表 1)。

对收集到的凋落叶进行物种鉴定, 并计算每个物种凋落叶占年总凋落量的比例。其中, 2013 年共鉴定出 79 种, 已鉴定物种的凋落叶占凋落物总量的 85.25%; 2014 年鉴定出 64 种, 已鉴定物种凋落叶占总量的 80.27%。2013 年和 2014 年凋落叶的优势物种组成差别并不明显, 均以闭花木(*Cleistanthus sumatranus*)、广西牡荊(*Vitex kwangsiensis*)、苹婆(*Sterculia monosperma*)、海南椴(*Diplodiscus trichosperma*)、蚬木(*Excentrodendron tonkinense*)等乔木物种为优势, 且相关优势种凋落物所占比例的顺序大致相当(表 2)。

表 1 2013 年和 2014 年凋落物组分构成比较
Table 1 Comparison of the components of the litter fall between 2013 and 2014

组分 Components	凋落量 Litter fall (kg/ha) (%)	
	2013	2014
花 Flower	64.6 (1.33)	34.8 (0.71)
果 Fruit	417.8 (8.60)	64.6 (1.31)
叶 Leaf	4,334.8 (89.23)	4,656.6 (94.48)
枝 Twig	17.8 (0.37)	63.4 (1.28)
杂物 Debris	23.0 (0.47)	109.4 (2.22)
合计 Total	4,858.0 (100.00)	4,928.8 (100.00)

2.2 凋落物总量及其组分的时间动态

2013 年和 2014 年凋落物总量的年际动态变化差异显著, 表现为 2013 年的 1–5 月凋落物总量显著低于 2014 年同期, 而 6–12 月则高于 2014 年同期。但总体表现出近“双峰型”, 即 3–4 月和 9–10 月相对较高, 而其他时间段则相对较低, 但 2013 年 6 月有明显的高峰异常值(图 3)。

由于凋落叶占据了凋落物总量的 85%以上, 因此凋落叶的时间动态和凋落物总量相似: 第一个高峰出现在 3–4 月, 第二个在 10 月前后。凋落果在 8–10 月有略微的高峰期, 其中 2013 年 8 月凋落果有一个明显的高峰值。凋落物中花、枝等所占比例很小, 因此这两种组分的年际动态并不明显(表 3)。

2.3 凋落物总量的空间分布

结果表明, 不同生态因子对凋落物总量的影响差异显著, 且不同年际间亦存在明显差别。2013 年, 样方内所有个体的胸高断面面积之和、平均胸径和所有植株株数与凋落物总量表现为显著正相关, 坡向的正弦值为显著负相关, 其他则不显著, 表现出微弱的或正或负的相关性($AIC = 1,008$); 2014 年, 尽

表 2 2013 年和 2014 年凋落物中凋落叶优势种组成特征
Table 2 The feature of dominant species composition of litter fall production of leaves between 2013 and 2014

物种 Species	凋落量 Litter fall (kg/ha) (%)	
	2013	2014
闭花木 <i>Cleistanthus sumatranus</i>	738.7 (15.21)	694.3 (14.09)
广西牡荊 <i>Vitex kwangsiensis</i>	471.6 (9.71)	542.5 (11.01)
苹婆 <i>Sterculia monosperma</i>	450.3 (9.27)	470.9 (9.55)
海南椴 <i>Diplodiscus trichosperma</i>	343.4 (7.07)	425.1 (8.62)
蚬木 <i>Excentrodendron tonkinense</i>	239.0 (4.92)	247.1 (5.01)
广西棋子豆 <i>Archidendron guangxiensis</i>	215.8 (4.44)	127.9 (2.60)
中国无忧花 <i>Saraca dives</i>	207.9 (4.28)	161.3 (3.27)
劲直刺桐 <i>Erythrina stricta</i>	180.0 (3.70)	106.6 (2.16)
鱼骨木 <i>Canthium dicoccum</i>	172.2 (3.54)	119.8 (2.43)
米扬噎 <i>Streblus tonkinensis</i>	112.4 (2.31)	113.5 (2.30)
羽叶白头树 <i>Garuga pinnata</i>	99.1 (2.04)	54.5 (1.11)
广西澄广花 <i>Orophea anceps</i>	92.8 (1.91)	94.8 (1.92)
金丝李 <i>Garcinia paucinervis</i>	80.4 (1.65)	69.1 (1.40)
南烛厚壳桂 <i>Cryptocarya lyoniifolia</i>	59.0 (1.21)	57.9 (1.17)
五瓣子楝树 <i>Decaspermum parviflorum</i>	55.6 (1.14)	–
黄梨木 <i>Boniodendron minus</i>	–	70.4 (1.43)
合计 Total	3,518.2 (72.40)	3,355.7 (68.07)

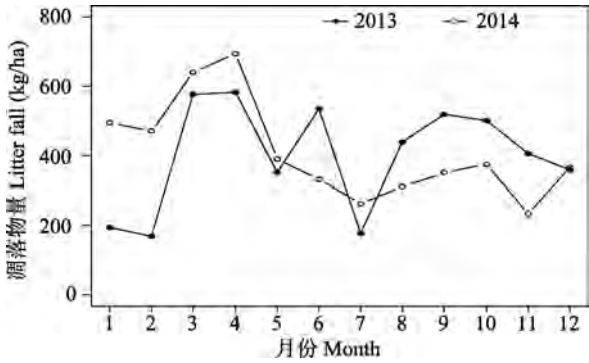


图 3 2013 年和 2014 年凋落物总量的时间动态
Fig. 3 Temporal dynamics of total litter fall production between 2013 and 2014

管海拔和凹凸度表现出较高的标准化偏回归系数, 但所有生态因子对凋落物总量分布格局形成的检验结果并不显著($AIC = 1,130$) (表 4)。

进一步使用向后剔除法逐步筛选变量的方法, 选取 AIC 值最小时的广义线性模型, 以筛选影响程度最高的模型, 确定对凋落物总量影响明显的生态因子。结果表明, 不同生态因子对凋落物总量分布格局的影响差异明显, 且影响不同年际间凋落物总量分布格局形成的因素亦存在明显差异。2013 年, 平均胸径和所有植株株数与凋落物总量表现为显著正相关, 其标准化偏相关系数较大, 其他环境变量虽亦表现出显著性或边际显著, 但其标准化偏相关系数较小, 对凋落物总量分布格局形成的影响并不明显($AIC = 1,000$); 2014 年, 平均胸径和坡向的余弦值与凋落物总量表现为显著正相关, 其他生态因子则未表现出相关性($AIC = 1,113.8$); 平均胸径和坡向的余弦值与 2013 年和 2014 年的平均凋落物总量表现为显著正相关, 其他生态因子则未表现出相关性, 且平均胸径表现为边际显著($AIC = 1,041.4$) (表 5)。

3 讨论

3.1 凋落物总量及其组分构成

喀斯特生态系统是以碳酸盐岩为物质基础, 在大气–水–岩石–生物交互作用下形成的具有特殊物质、能量、结构和功能的一种生态系统(Yuan, 1991), 其内广泛分布着峰林、峰丛、洼地、漏斗、槽谷、坡立谷等特殊地形, 形成了地表基岩出露面积较大、土层浅薄、土壤总量少、贮水能力低、周期性干旱或水淹, 以及富钙偏碱性的严酷生存环境(郭

表 3 2013 年和 2014 年凋落物各组分量的时间动态
Table 3 Temporal dynamics of different litter fall production between 2013 and 2014

月份 Month	果 Fruits		叶 Leaves		花 Flowers		枝 Twigs	
	2013	2014	2013	2014	2013	2014	2013	2014
1 月 January	0.7	0.4	193.9	494.8	0	0	0.1	0
2 月 February	4.5	2.1	165.7	444.8	0	0.1	21	12.4
3 月 March	7.1	3.8	565.6	632.8	3.8	1.5	1	1.6
4 月 April	1.5	4.6	565	637.5	16	16.3	20	17.5
5 月 May	11.6	0.5	338.3	344.5	1.9	14.1	5	8.5
6 月 June	47.9	1.3	487.7	281.6	0.4	2.4	3	4.3
7 月 July	71.4	7.5	106.5	239.5	0.1	0	9	11.1
8 月 August	151	12.5	288.3	289.4	0	0	3	5.3
9 月 September	84.4	9.6	435.1	341.7	0	0	0.5	0
10 月 October	32.1	12.7	469.9	362.9	0	0	0	0
11 月 November	4.5	7.4	402	224.2	0	0	0.9	2.6
12 月 December	1.1	2.1	357.5	362.8	0.2	0.4	0	0

表 4 2013 年和 2014 年凋落物总量与生态因子的广义线性回归模型检验
Table 4 Tests of generalized linear models for modeling total litter fall production and ecological factors between 2013 and 2014

	偏回归系数 Partial regression coefficient ($\hat{\beta}_i$)		标准差 SD		P		标准化偏回归系数 Stan- dardized coefficient ($\hat{\beta}_i^*$)	
	2013	2014	2013	2014	2013	2014	2013	2014
截距 Intercept	83.643	-78.420	142.151	280.363	0.558	0.780		
海拔 Elevation	-0.142	0.786	0.249	0.491	0.570	0.114	-0.093	0.292
坡度 Slope	0.615	0.640	0.989	1.951	0.536	0.744	0.111	0.066
凹凸度 Convexity	11.08	-3.739	12.525	24.702	0.379	0.880	0.124	-0.008
坡向正弦值 Sine of aspect	-24.012	-10.606	9.612	18.958	0.015	0.577	-0.262	-0.066
坡向余弦值 Cosine of aspect	18.492	40.214	10.708	21.120	0.088	0.061	0.174	0.215
地形湿润度指数 Topographic wetness index	-4.275	17.891	11.019	21.732	0.699	0.413	-0.080	0.190
干旱度指数 Altitude above channel	-3.683	1.946	5.165	10.187	0.478	0.849	-0.099	0.030
胸高断面积 Basal area	219.000	-99.223	179.596	354.213	0.026	0.780	0.363	-0.093
最大胸径 Maximum DBH	0.405	1.007	1.383	2.726	0.770	0.713	0.066	0.094
平均胸径 Mean DBH	31.149	25.945	12.939	15.520	0.018	0.816	0.497	0.254
个体数 Individuals	1.758	0.051	0.652	1.287	0.009	0.969	0.572	0.009

柯等, 2011; 曹坤芳等, 2014; 郭屹立等, 2015)。这种地质背景下的森林生态系统属于低生物量的森林生态系统, 但限制生物量积累的不是生物或气候条件, 而是立地条件的严酷性以及由此造成的树种增长速度缓慢, 导致森林生物量明显低于同等水热条件的非喀斯特环境, 同时可能会表现出物质循环和能量流动较快等特征。

凋落量受地带性气候、植物组分、林木的生理特性和森林结构以及森林经营活动等因素的影响 (Ranger et al, 2003; Polyakova & Billor, 2007; Tateno et al, 2007), 并与立地环境条件有关。弄岗北热带喀

斯特季节性雨林 2013 年和 2014 年凋落物总量分别为 4,858.0 kg/ha 和 4,928.8 kg/ha, 高于温带长白山阔叶红松林(3,918.4 kg/ha) (原作强等, 2010), 低于中亚热带古田山常绿阔叶林正常年份的 5,320.5 kg/ha (张磊等, 2011), 远低于亚热带鼎湖山常绿阔叶林(8,450–9,000 kg/ha) (官丽莉等, 2004; Li et al, 2005)、热带雨林或季雨林(8,100–14,300 kg/ha) (Kaspari et al, 2008), 略高于茂兰中亚热带喀斯特阔叶混交林(4,503 kg/ha, 俞国松等, 2011)。这反映了非地带性因素, 如喀斯特地质、地貌背景下形成的多岩石且土层浅薄等不利立地条件下形成的低生

表 5 2013 年和 2014 年凋落物总量与生态因子的最佳广义线性回归模型检验(*AIC* 值最小)
Table 5 Tests of best model of generalized linear models for modeling total litter fall production and ecological factors between 2013 and 2014 (with the lowest value of *AIC*)

		偏回归系数 Partial regres- sion coefficient ($\hat{\beta}_i$)	标准差 <i>SD</i>	<i>P</i>	标准化偏回归系数 Standardized coefficient ($\hat{\beta}_i^*$)
2013	截距 Intercept	27.516	49.672	0.081	
	坡度 Slope	0.909	0.585	0.024	0.164
	坡向余弦值 Cosine of aspect	15.011	10.036	0.039	0.141
	坡向正弦值 Sine of aspect	-27.444	8.764	0.002	-0.300
	胸高断面积 Basal area	-148.935	84.552	0.082	-0.045
	平均胸径 Mean DBH	27.965	9.822	0.006	0.446
	个体数 Individuals	1.511	0.437	0.001	0.491
2014	截距 Intercept	92.670	69.406	0.045	
	坡向余弦值 Cosine of aspect	43.303	18.941	0.025	0.432
	平均胸径 Mean DBH	26.615	8.272	0.026	0.458
平均值 Average	截距 Intercept	235.340	35.658	0.000	
	坡向余弦值 Cosine of aspect	32.684	12.614	0.011	0.268
	平均胸径 Mean DBH	1.865	7.446	0.053	0.215

物量森林生态系统, 其森林凋落物量较少。

弄岗北热带喀斯特季节性雨林凋落叶占凋落物总量的 85%以上, 明显高于其他非喀斯特森林生态系统, 亦高于茂兰喀斯特阔叶混交林(64.72%, 俞国松等, 2011)。在常绿阔叶林中, 凋落叶所占比例通常不超过 75% (Wang et al, 2008), 而在针叶落叶林和针阔混交林中其凋落叶的比例均远大于常绿林, 如长白山阔叶红松林约为 80% (原作强等, 2010)。相对于叶片而言, 果实和枝干可能需要耗费更多的资源, 花费更长的时间实现资源的循环利用。喀斯特森林生态系统通过提高凋落叶的比例以实现资源的快速循环和光合作用效率, 进而影响其对光的截取和碳获取能力。凋落叶的比例高体现了落叶在喀斯特季节性雨林物质归还中的关键地位, 体现了植物在喀斯特特殊地质背景下的构型塑造和对特定生境的适应性。但这一推断还需要进一步深入研究。凋落叶的高比例对应着果、花和枝的凋落量小, 可能意味着种子产量小、繁殖力低等。这也可能与种子的大小年有关, 如 2013 年凋落果的比例明显高于 2014 年。凋落枝的比例低可能与弄岗喀斯特季节性雨林单位面积个体数少有关, 也可能与喀斯特季节性雨林群落结构的稳定性有关。

3.2 凋落物总量及其组分的时间动态

尽管弄岗喀斯特季节性雨林凋落物总量存在年际变化, 但总体表现出春季(3–4 月)和秋季(8–10

月) 2 个凋落高峰。这与中亚热带的古田山常绿阔叶林(张磊等, 2011)和南亚热带鼎湖山常绿阔叶林(官丽莉等, 2004)类似, 而巴拿马热带雨林(Wieder & Wright, 1995)和巴西雨林(Schessl et al, 2008)则只有 1 个干季凋落高峰。同为喀斯特森林的茂兰中亚热带阔叶混交林也表现出 2 个凋落高峰, 但凋落期要比弄岗北热带季节性雨林推迟 1–2 个月(每年的 3–5 月和 10–12 月) (俞国松等, 2011)。温度是影响物候最重要的气象因子, 植物的落叶和展叶与温度紧密相关(Linkosalo et al, 2006)。地处北热带的弄岗喀斯特季节性雨林比处于中亚热带的茂兰阔叶混交林更早进入展叶准备期, 因此会表现出较早的常绿物种落叶期。生长季初期(春季)、生长期末期(秋末冬初)、干季和台风期是各类森林凋落量高峰形成的主要时期(张磊等, 2011)。弄岗喀斯特季节性雨林于 2013 年 6 月形成的凋落物高峰异常值可能与第 5 号台风“贝碧嘉”过境有关。

凋落叶是凋落物的最主要组成部分, 主导着凋落物总量的动态变化, 与凋落物总量趋势一致, 其动态变化也表现出 2 个高峰。凋落果在不同年际间表现出明显的差异。以 2013 年为例, 从 5 月开始出现凋落果, 到 8 月左右进入高峰。北热带喀斯特季节性雨林中全年都有植物开花, 但多数植物都集中在春夏开花(蒋裕良等, 2016), 秋冬结果, 所以凋落果在 5 月出现, 而 8–10 月出现的高峰主要是由落果

形成。本研究在凋落物组分分类时将果蒂、果实碎片、成熟和未成熟果实统一归为凋落果,因此 5 月出现的凋落果多为未成熟的生理落果。凋落花和凋落枝所占比例很小,因此年际和季节动态变化并不明显。

3.3 凋落物总量的空间分布

区域尺度内凋落物总量与地带性气候和森林类型有关,而局域尺度内凋落物总量与立地条件有关。北热带喀斯特季节性雨林地形复杂、物种多样性丰富,物种的分布格局与地形密切相关,存在显著的生境关联性(郭屹立等, 2015; Guo et al, 2016),而物种凋落物的空间分布主要取决于优势种的空间分布。喀斯特季节性雨林不同生态因子对凋落物总量的影响差异显著,且不同年际间亦存在明显差别。一般而言,森林凋落物总量随海拔的升高而减少(Reiners & Lang, 1987)。然而,弄岗喀斯特季节性雨林凋落量与海拔的关系并不明显,且不同年际间表现出不确定性。这可能一方面与弄岗样地内的峰丛与洼地相对海拔不高(180–370 m)有关,另一方面还可能与林分密度和平均胸径有关。弄岗样地中胸高断面积与海拔存在非线性关系(郭屹立等, 2016),因此海拔与凋落物量的相关性并不明显,二者可能表现出非线性关系。此外,峰顶和高坡位等高海拔地区因为广泛分布着盖度达 80%以上的芸香竹(*Bonia saxatilis*)而未布置凋落物收集器,且该区域因生境条件恶劣而形成山顶矮林,凋落物较少,这也可能是凋落量与海拔相关性并不明显的潜在原因之一。

坡度、坡向和凹凸度等地形因子通过对太阳辐射、水热条件、土壤养分等资源的空间再分配对植物的生长和分布产生重要影响(Punchi-Manage et al, 2013; 郭屹立等, 2016)。剔除不显著生态因子干扰后,坡向和凋落物收集器所在样方内所有个体的平均胸径与凋落物量存在显著相关性。如与坡向的余弦值负相关,表明南坡位凋落量最多,北坡较少。这可能与南坡接收光照较多、温湿度较北坡更为适宜,植物表现出较强的新陈代谢能力有关。除地形因子之外,生物因子中样方内的平均胸径与凋落量存在显著正相关,即样方内平均胸径越大则凋落量越大。平均胸径作为个体数、最大胸径、胸高断面积等指数的综合性指标,可以较好地代表凋落物收集器所在样方的生物因子。

凋落物的季节动态还与当地气候条件变化如冰雪灾害有密切关系(张磊等, 2011)。此外,台风也是引起森林凋落物出现剧烈波动的重要原因,如 2013 年 6 月第 5 号台风“贝碧嘉”过境引起凋落量明显增加。本研究只分析了喀斯特季节性雨林中凋落物组分特征及其空间分布与生态因子的相关性,并未以获得的同期精准气象数据来分析气象条件与森林凋落物的关联性,这可能是导致生态因子与凋落量的相关性不明显且存在年际差异的原因之一。森林凋落物分解速率及其化学元素的生态化学计量学是深入研究物质循环和能量流动的重要方法,也是揭示喀斯特季节性雨林独特地质、地貌背景下物化循环过程和机制特殊性的有效手段,是弄岗北热带喀斯特季节性雨林今后研究的重要方向之一。

致谢:衷心感谢龙州县气象局提供气象数据,弄岗国家级自然保护区管理局在野外工作期间提供帮助,龙州县弄岗村黄春和苏理生协助凋落物收集等。

参考文献

- Cao KF, Fu PL, Chen YJ, Jiang YJ, Zhu SD (2014) Implications of the ecophysiological adaptation of plants on tropical karst habitats for the ecological restoration of desertified rocky lands in southern China. *Scientia Sinica Vitae*, 44, 238–247. (in Chinese with English abstract) [曹坤芳, 付培立, 陈亚军, 姜艳娟, 朱师丹 (2014) 热带岩溶植物生理生态适应性对于南方石漠化土地生态重建的启示. *中国科学: 生命科学*, 44, 238–247.]
- Chen LZ (1993) Present Situation and Protection Countermeasures of Biodiversity in China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [陈灵芝 (1993) 中国的生物多样性现状及其保护对策. 科学出版社, 北京.]
- Condit R (1998) Tropical Forest Census Plots: Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and A Comparison with Other Plots. Springer, Berlin.
- Du YJ, Mi XC, Liu XJ, Chen L, Ma KP (2009) Seed dispersal phenology and dispersal syndromes in a subtropical broad-leaved forest of China. *Forest Ecology and Management*, 258, 1147–1152.
- Guan LL, Zhou GY, Zhang DQ, Liu XJ, Zhang QM (2004) Twenty years of litter fall dynamics in subtropical evergreen broad-leaved forests at the Dinghushan Forest Ecosystem Research Station. *Acta Phytocologica Sinica*, 28, 449–456. (in Chinese with English abstract) [官丽莉, 周国逸, 张德强, 刘菊秀, 张倩媚 (2004) 鼎湖山亚热带常绿阔叶林凋落物量 20 年动态研究. *植物生态学报*, 28, 449–456.]
- Guo K, Liu CC, Dong M (2011) Ecological adaptation of

- plants and control of rocky-desertification on karst region of Southwest China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 991–999. (in Chinese with English abstract) [郭柯, 刘长成, 董鸣 (2011) 我国西南喀斯特植物生态适应性与石漠化治理. *植物生态学报*, 35, 991–999.]
- Guo YL, Wang B, Mallik AU, Huang FZ, Xiang WS, Ding T, Wen SJ, Lu SH, Li DX, He YL, Li XK (2016) Topographic species-habitat associations of tree species in a heterogeneous tropical karst seasonal rain forest, China. *Journal of Plant Ecology*. doi:10.1093/jpe/rtw057.
- Guo YL, Wang B, Xiang WS, Ding T, Lu SH, Huang FZ, Wen SJ, Li DX, He YL, Li XK (2016) Responses of spatial pattern of woody plants' basal area to topographic factors in a tropical karst seasonal rainforest in Nonggang, Guangxi, southern China. *Biodiversity Science*, 24, 30–39. (in Chinese with English abstract) [郭屹立, 王斌, 向悟生, 丁涛, 陆树华, 黄甫昭, 文淑均, 李冬兴, 何运林, 李先琨 (2016) 喀斯特季节性雨林木本植物胸高断面面积分布格局及其对地形因子的响应. *生物多样性*, 24, 30–39.]
- Guo YL, Wang B, Xiang WS, Ding T, Lu SH, Huang YS, Huang FZ, Li DX, Li XK (2015) Spatial distribution of tree species in a tropical karst seasonal rainforest in Nonggang, Guangxi, southern China. *Biodiversity Science*, 23: 183–191. (in Chinese with English abstract) [郭屹立, 王斌, 向悟生, 丁涛, 陆树华, 黄俞淞, 黄甫昭, 李冬兴, 李先琨 (2015) 广西弄岗北热带喀斯特季节性雨林监测样地种群空间点格局分析. *生物多样性*, 23, 183–191.]
- Jiang YL, Bai KD, Guo YL, Wang B, Li DX, Li XK, Liu ZS (2016) Floral traits of woody plants and their habitat differentiations in a northern tropical karst forest. *Biodiversity Science*, 24, 148–156. (in Chinese with English abstract) [蒋裕良, 白坤栋, 郭屹立, 王斌, 李冬兴, 李先琨, 刘志尚 (2016) 北热带喀斯特森林木本植物花性状及其生境分异. *生物多样性*, 24, 148–156.]
- Kaspari M, Garcia MN, Harms KE, Santana M, Wright SJ, Yavitt JB (2008) Multiple nutrients limit litterfall and decomposition in a tropical forest. *Ecology Letters*, 11, 35–43.
- Li YN, Zhou XM, Zhang NL, Ma KP (2016) The research of mixed litter effects on litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 4977–4987. (in Chinese with English abstract) [李宜浓, 周晓梅, 张乃莉, 马克平 (2016) 陆地生态系统混合凋落物分解研究进展. *生态学报*, 36, 4977–4987.]
- Li ZA, Zou B, Xia HP, Ren H, Mo JM, Weng H (2005) Litterfall dynamics of an evergreen broad-leaf forest and a pine forest in the subtropical region of China. *Forest Science*, 51, 608–615.
- Linkosalo T, Häkkinen R, Hänninen H (2006) Models of the spring phenology of boreal and temperate trees: is there something missing? *Tree Physiology*, 26, 1165–1172.
- Liang CF, Liang JY, Liu LF, Mo XL (1988) A report on the floristic survey on the Nonggang Natural Reserve. *Guihaia*, 8 (Suppl. 1), 83–184. (in Chinese with English abstract) [梁畴芬, 梁健英, 刘兰芳, 莫新礼 (1988) 弄岗自然保护区植物区系考察报告. *广西植物*, 8(增刊1), 83–184.]
- Liu CJ, Ilvesniemi H, Björn B, Werner K, Yang YS, Ma XQ, Carl JW (2003) Aboveground litter fall in Eurasian forests. *Journal of Forestry Research*, 14, 27–34.
- Magnani F, Mencuccini M, Borghetti M, Berbigier P, Berninger F, Delzon S, Grelle A, Hari P, Jarvis PG, Kolari P, Kowalski AS, Lankreijer H, Law BE, Lindroth A, Loustau D, Manca G, Moncrieff JB, Rayment M, Tedeschi V, Valentini R, Grace J (2007) The human footprint in the carbon cycle of temperate and boreal forests. *Nature*, 447, 848–852.
- Maguire DA (1994) Branch mortality and potential litter fall from Douglas fir in stands of varying density. *Forest Ecology and Management*, 70, 41–53.
- Newbold T, Hudson LN, Hill SL, Contu S, Lysenko I, Senior RA, Börger L, Bennett DJ, Choimes A, Collen B, Day J, de Palma A, Díaz S, Echeverria-Londoño S, Edgar MJ, Feldman A, Garon M, Harrison ML, Alhusseini T, Ingram DJ, Itescu Y, Kattge J, Kemp V, Kirkpatrick L, Kleyer M, Correia DL, Martin CD, Meiri S, Novosolov M, Pan Y, Phillips HR, Purves DW, Robinson A, Simpson J, Tuck SL, Weiher E, White HJ, Ewers RM, Mace GM, Scharlemann JP, Purvis A (2015) Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, 520, 45–50.
- McCullagh P, Nelder JA (1989) *Generalized Linear Models*, 2nd edn. Chapman and Hall Ltd, New York.
- Parsons SA, Valdez-Ramirez V, Congdon RA, Williams SE (2014) Contrasting patterns of litterfall seasonality and seasonal changes in litter decomposability in a tropical rainforest region. *Biogeosciences*, 11, 5047–5056.
- Peng SL, Liu Q (2002) The dynamics of forest litter and its responses to global warming. *Acta Ecologica Sinica*, 22, 1534–1544. (in Chinese with English abstract) [彭少麟, 刘强 (2002) 森林凋落物动态及其对全球变暖的响应. *生态学报*, 22, 1534–1544.]
- Polyakova O, Billor N (2007) Impact of deciduous tree species on litterfall quality, decomposition rates and nutrient circulation in pine stands. *Forest Ecology and Management*, 253, 11–18.
- Punchi-Manage R, Getzin S, Wiegand T, Kanagaraj R, Gunatilleke CVS, Gunatilleke IAUN, Wiegand K, Huth A (2013) Effects of topography on structuring local species assemblages in a Sri Lankan mixed dipterocarp forest. *Journal of Ecology*, 101, 149–160.
- R Core Team (2015) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/> (accessed on 2015-12-01)
- Ranger J, Gerard F, Lindemann M, Gelhaye D, Gelhaye L (2003) Dynamics of litterfall in a chronosequence of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* Franco) stands in the Beaujolais Mounts (France). *Annual Forest Science*, 60, 475–488.
- Reiners WA, Lang GE (1987) Changes in litterfall along a

- gradient in altitude. *Journal of Ecology*, 5, 629–638.
- Schessl M, Silva WLD, Gottsberger G (2008) Effects of fragmentation on forest structure and litter dynamics in Atlantic rainforest in Pernambuco, Brazil. *Flora*, 203, 215–228.
- Schlesinger WH, Lichter J (2001) Limited carbon storage in soil and litter of experimental forest plots under increased atmospheric CO₂. *Nature*, 411, 466–469.
- Tang JW, Cao M, Zhang JH (2010) Litterfall production, decomposition and nutrient use efficiency varies with tropical forest types in Xishuangbanna, SW China: a 10-year study. *Plant Soil*, 335, 271–288.
- Tateno R, Tokuchib N, Yamanaka N, Du S, Otsuki K, Shimamura T, Xue ZD, Wang SQ, Hou QC (2007) Comparison of litterfall production and leaf litter decomposition between an exotic black locust plantation and an indigenous oak forest near Yan'an on the Loess Plateau, China. *Forest Ecology and Management*, 241, 84–90.
- Vasconcelos HL, Luizão FJ (2004) Litter production and litter nutrient concentrations in a fragmented Amazonian landscape. *Ecological Applications*, 14, 884–892.
- Vitousek PM (1984) Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. *Ecology*, 65, 285–298.
- Wang B, Huang YS, Li XK, Xiang WS, Ding T, Huang FZ, Lu SH, Han WH, Wen SJ, He LJ (2014) Species composition and spatial distribution of a 15 ha northern tropical karst seasonal rain forest dynamics study plot in Nonggang, Guangxi, southern China. *Biodiversity Science*, 22, 141–156. (in Chinese with English abstract) [王斌, 黄俞淞, 李先琨, 向悟生, 丁涛, 黄甫昭, 陆树华, 韩文衡, 文淑均, 何兰军 (2014) 弄岗北热带喀斯特季节性雨林15 ha 监测样地的树种组成与空间分布. 生物多样性, 22, 141–156.]
- Wang FY (1989) Review on the study of forest litterfall. *Advances in Ecology*, 6(2), 82–89. (in Chinese with English abstract) [王凤友 (1989) 森林凋落量研究综述. 生态学进展, 6(2), 82–89.]
- Wang QK, Wang SL, Huang Y (2008) Comparisons of litter-fall, litter decomposition and nutrient return in a monoculture *Cunninghamia lanceolata* and a mixed stand in southern China. *Forest Ecology and Management*, 255, 1210–1218.
- Wieder RK, Wright SJ (1995) Tropical forest litter dynamics and dry season irrigation on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology*, 76, 1971–1979.
- Xia SW, Chen J, Schaefer D, Detto M (2015) Scale-dependent soil macronutrient heterogeneity reveals effects of litterfall in a tropical rainforest. *Plant Soil*, 391, 51–61.
- Yu GS, Wang SJ, Rong L, Ran JC (2011) Litter dynamics of major successional communities in Maolan karst forest of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 1019–1028. (in Chinese with English abstract) [俞国松, 王世杰, 容丽, 冉景丞 (2011) 茂兰喀斯特森林主要演替群落的凋落物动态. 植物生态学报, 35, 1019–1028.]
- Yu YF, He TG, Peng WX, Song TQ, Zeng FP, Du H, Han C, Li SS (2015) Dynamics of nutrient elements in different types of forests in depressions between karst hills. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 7531–7542. [俞月凤, 何铁光, 彭晚霞, 宋同清, 曾馥平, 杜虎, 韩畅, 李莎莎 (2015) 喀斯特峰丛洼地不同类型森林养分循环特征. 生态学报, 35, 7531–7542.]
- Yuan DX (1991) *Karst of China*. Geological Publishing House, Beijing.
- Yuan ZQ, Li BH, Bai XJ, Lin F, Shi S, Ye J, Wang XG, Hao ZQ (2010) Composition and seasonal dynamics of litter fall in a broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest in Changbai Mountains, Northeast China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 21, 2171–2178. (in Chinese with English abstract) [原作强, 李步杭, 白雪娇, 蔺菲, 师帅, 叶吉, 王绪高, 郝占庆 (2010) 长白山阔叶红松林凋落物组成及其季节动态. 应用生态学报, 21, 2171–2178.]
- Zeng ZX, Liu XL, Song XJ, Wang KL, Zeng FP, Song TQ (2011) Litter fall mass and its decomposition in typical primary and secondary forests in karst region of Northwest Guangxi. *Chinese Journal of Ecology*, 30, 201–207. (in Chinese with English abstract) [曾昭霞, 刘孝利, 宋希娟, 王克林, 曾馥平, 宋同清 (2011) 桂西北喀斯特区原生林与次生林凋落物量及其降解. 生态学杂志, 30, 201–207.]
- Zhang H, Yuan W, Dong W, Liu S (2014) Seasonal patterns of litterfall in forest ecosystem worldwide. *Ecological Complexity*, 20, 240–247.
- Zhang L, Wang XH, Mi XC, Chen JH, Yu MJ (2011) Temporal dynamics of and effects of an ice storm on litter production in an evergreen broad-leaved forest in Gutianshan National Nature Reserve. *Biodiversity Science*, 19, 206–214. (in Chinese with English abstract) [张磊, 王晓荷, 米湘成, 陈建华, 于明坚 (2011) 古田山常绿阔叶林凋落量时间动态及冰雪灾害的影响. 生物多样性, 19, 206–214.]

(责任编辑: 郝占庆 责任编辑: 黄祥忠)