

普定喀斯特地区不同演替阶段植物群落凋落物动态*

熊红福^{1,2,3} 王世杰^{1,3**} 容丽^{1,3,4} 倪健^{1,3} 刘秀明^{1,3}

(¹ 中国科学院地球化学研究所环境地球化学国家重点实验室, 贵阳 550002; ² 中国科学院大学, 北京 100049; ³ 中国科学院普定喀斯特生态系统观测研究站, 贵州普定 562100; ⁴ 贵州师范大学地理与环境科学学院, 贵阳 550001)

摘要 凋落物是陆地生态系统碳收支和物质循环的重要组成部分。本研究于2011年3月—2012年2月对普定喀斯特区6个演替阶段(稀灌草丛、藤刺灌丛、灌木林、乔灌过渡林、次生乔木林以及原生乔木林)植物群落的凋落物生物量、组分(叶、枝、花果等)、月动态进行了定位观测。结果表明:6个演替阶段群落年均总凋落量分别为789.5、3821.8、4315.0、4158.8、4201.0和3950.4 kg·hm⁻²;随着群落正向演替的推进,植物群落凋落物量表现为先升高后缓慢下降最后趋于稳定。叶凋落量占总凋落量的59.0%~77.7%,枝凋落量占7.9%~24.0%,花果等凋落量占5.4%~24.0%。叶凋落量比例随群落正向演替递减,枝凋落量与群落演替阶段显著正相关。原生乔木林、灌木林和稀灌草丛群落凋落物的月变化规律为单峰型,其余3个演替群落凋落物的月变化规律均为双峰型;叶凋落物的月动态与总凋落物一致。

关键词 凋落物; 喀斯特; 植被; 普定

中图分类号 Q948.1 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2013)4-0802-05

Litterfall dynamics of plant communities at different succession stages in Karst area of Puding, Guizhou Province of Southwest China. XIONG Hong-fu^{1,2,3}, WANG Shi-jie^{1,3**}, RONG Li^{1,3,4}, NI Jian^{1,3}, LIU Xiu-ming^{1,3} (¹ State Key Laboratory of Environmental Geochemistry, Institute of Geochemistry, Chinese Academy of Sciences, Guiyang 550002, China; ² University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; ³ Puding Karst Ecosystem Research Station, Chinese Academy of Sciences, Puding 562100, Guizhou, China; ⁴ School of Geographic and Environmental Sciences, Guizhou Normal University, Guiyang 550001, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2013, 32(4): 802-806.

Abstract: Litterfall is an important component of carbon budget and material cycling in terrestrial ecosystems. In this paper, an observation was conducted on the monthly dynamics of the biomass of litterfalls and their components (leaf, branch, and flower and fruit) from the plant communities at six succession stages (sparse-shrub tussock, thorny shrub, shrub, shrub-tree transitional forest, secondary forest, and primary forest) in the Puding Karst area of central Guizhou Province from March 2011 to February 2012. At the six succession stages, the mean annual litterfall biomass was 789.5, 3821.8, 4315.0, 4158.8, 4201.0, and 3950.4 kg·hm⁻², respectively. With the forward succession of the communities, the litterfall biomass increased first, decreased gradually then, and tended to be stable lastly. The biomass of the litterfall components (leaf, branch, and flower and fruit) accounted for 59.0%–77.7%, 7.9%–24.0%, and 5.4%–24.0% of the total, respectively. With the forward succession, the biomass of leaf litterfall decreased while that of branch litterfall increased. The monthly variation pattern of the litterfall of sparse-shrub tussock, shrub, and primary forest was of unimodal type, while that of the other three succession communities was of bimodal. The leaf litterfall biomass showed a consistent monthly dynamic with the total litterfall.

Key words: litterfall; Karst; vegetation; Puding of Guizhou.

* 国家重大科学计划项目(2013CB956700)、国家自然科学基金创新群体项目(40721002)、中国科学院战略性先导科技专项(XDA05070400)、中国科学院“西部之光”人才项目和贵州省社会发展科技攻关计划项目(黔科合SY字[2012]3011号)资助。

** 通讯作者 E-mail: wangshijie@vip.skleg.cn

收稿日期: 2012-11-23 接受日期: 2013-01-14

凋落物是生态系统的重要组成部分,控制着陆地生态系统的物质循环、能量流动和信息传递,凋落物通过淋溶和分解归还给土壤的营养元素成为植物根部养分的来源之一,凋落物是森林生态系统碳库组成之一,凋落物(包括根凋落物)的分解约占全球年碳通量的70%,凋落物在生物地球化学循环中具有重要意义(Raich & Schlesinger, 1992; 刘强和彭少麟, 2010)。

国内外有关非喀斯特地区凋落物量的研究已有较多报道,Bray和Gorham(1964)、王凤友(1989)先后对世界范围大气候区内森林凋落物量、凋落物组成及其动态变化作了综述报道;近年来对中国西南喀斯特地区凋落物量也开展了一些研究,魏鲁明等(2009)、俞国松等(2011)先后对茂兰喀斯特森林凋落物量进行了研究。有研究表明,喀斯特地区森林凋落物量普遍低于同纬度的非喀斯特地区。但已有研究植被类型单一,植被演替序列不完整,不能完整反映喀斯特区不同演替群落的凋落物动态。近年来,全球气候变化以及碳循环问题日益受到重视,凋落物作为生态系统碳库的重要组成部分,其碳储量随群落演替(植被恢复)而变化。中国西南喀斯特地区,随着石漠化治理和生态恢复的推进,植物群落也随之演替变化。因此,急需阐明中国西南喀斯特地区群落演替(植被恢复)过程中凋落物动态及其碳储量动态。

本文通过对中国科学院普定喀斯特生态系统观测研究站监测研究区内6种具有代表性的不同演替

阶段植物群落进行为期12个月的凋落物量动态定位研究,探讨喀斯特地区不同演替阶段植物群落的凋落物生物量、组成特征、凋落月动态及其与群落演替的关系,为阐明喀斯特地区凋落物物质循环及估算喀斯特地区森林生态系统碳收支提供科学依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

中国科学院普定喀斯特生态系统观测研究站位于贵州省中部普定县境内,属于典型的喀斯特高原地貌区,全县喀斯特地貌占84.6%,石漠化严重。海拔1042~1846 m,属亚热带高原季风湿润气候,年均气温15.1℃,年均降水量1378 mm。岩石主要为三叠系灰岩及白云岩,土壤以石灰土和黄壤为主。森林覆盖率为23.2%,植被类型多样(姜运力等, 2006; 司彬等, 2008; 王明云等, 2010)。本研究的6个研究样地位于中国科学院普定喀斯特生态系统观测研究站后寨河流域监测研究区,研究区内存在着不同恢复演替阶段的植物群落,从灌草丛、灌木林、次生乔木林到原生乔木林,构成了具有代表性的完整演替序列,6个研究样地的基本概况见表1(刘长成等, 2009; 刘玉国等, 2011)。

1.2 研究方法

2011年2月底在研究区内选取表1中6种演替群落,每种演替群落设置3个30 m×30 m具有代表性的样地。在设置的每个样地内按照“梅花形”五点法布置5个凋落物收集器,收集器由孔径为

表1 研究样地基本概况

Table 1 General information of the sampling plots

群落类型	坡位	坡向	群落特征	主要物种
稀灌草丛	中部	南	群落层次不明显,以草本层为主,有零星矮小灌木和半灌木	黄背草(<i>Themeda japonica</i>)、大披针薹草(<i>Carex lanceolata</i>)、杭子梢(<i>Campylotropis macrocarpa</i>)、贵州花椒(<i>Zanthoxylum esquirolii</i>)、火棘(<i>Pyracantha fortuneana</i>)等
藤刺灌丛	中部	北	群落层次不明显,为极度退化后向灌木林演替的阶段,以小灌木和藤刺灌木为主	小果蔷薇(<i>Rosa cymosa</i>)、火棘、竹叶花椒(<i>Zanthoxylum armatum</i>)、对马耳蕨(<i>Polystichum tsus-simense</i>)、中国蕨(<i>Sinopteris grevilleoides</i>)等
灌木林	中部	北	群落层次不明显,有少量小乔木,主要以灌木为主	马桑(<i>Coriaria nepalensis</i>)、贵州花椒、小果蔷薇、火棘、构树(<i>Broussonetia papyrifera</i>)等
乔灌过渡林	中部	北	群落层次不明显,以小乔木为主,地表有灌木和藤刺植物	圆果化香(<i>Platycarya longipea</i>)、麻栎(<i>Quercus acutissima</i>)、朴树(<i>Celtis sinensis</i>)、刺楸(<i>Kalopanax septemlobus</i>)、薄叶鼠李(<i>Rhamnus leptophylla</i>)等
次生乔木林	中部	北	群落层次明显,乔木层、灌木层较发达,地表有少量藤刺灌木,常绿落叶阔叶混交林	圆果化香、滇鼠刺(<i>Itea yunnanensis</i>)、槲栎(<i>Quercus aliena</i>)、异叶鼠李(<i>Rhamnus heterophylla</i>)等
原生乔木林	中部	北	群落层次结构完整,乔木层、灌木层和草本层分化清晰,以乔木层为主,地表层有地衣苔藓,为研究区内近顶极群落的常绿阔叶林	香叶树(<i>Lindera communis</i>)、窄叶石栎(<i>Lithocarpus confinis</i>)、猴樟(<i>Cinnamomum bodinieri</i>)、安顺润楠(<i>Machilus cavaleriei</i>)、铁仔(<i>Myrsine semiserrata</i>)、川钓樟(<i>Lindera pulcherrima</i> var. <i>hemsleyana</i>)等

0.2 mm×0.2 mm 的尼龙网制成,接收面积 1.0 m×1.0 m(俞国松等,2011)。2011年3月—2012年2月,每月月底收集凋落物1次,共收集12个月。

将收集的凋落物分成叶、枝、花果等,并将各组分凋落物于80℃烘干至恒重后分别称重记录。各演替群落凋落物量取每个样地5个凋落物收集器的平均值。

1.3 数据处理

采用 SPSS 13.0 对数据进行相关分析、单因素(one-way ANOVA)方差分析和多重比较。

2 结果与分析

2.1 凋落物量

图1表明,喀斯特稀灌草丛、藤刺灌丛、灌木林、乔灌过渡林、次生乔木林和原生乔木林6种演替群落的年总凋落量分别为 789.5±289.2、3821.8±470.9、4315.0±1107.5、4158.8±428.0、4201.0±795.6 和(3950.4±756.7) kg·hm⁻²,方差分析表明,6种演替群落的年凋落量差异极显著($F=7.701, P<0.01$),LSD多重比较的结果是稀灌草丛的凋落量显著低于其他5种演替群落;而藤刺灌丛、灌木林、乔灌过渡林、次生乔木林和原生乔木林的凋落量之间无显著差异。

2.2 凋落物组成

由表2可见,喀斯特稀灌草丛、藤刺灌丛、灌木林、乔灌过渡林、次生乔木林和原生乔木林6种演替群落的年均叶凋落量占总凋落量的59.0%~77.7%,枝凋落量占7.9%~24.0%,花果等凋落量占5.4%~24.0%,原生乔木林叶凋落量比例最低而枝凋落量比例最高,灌木林枝凋落量比例最低而花果等凋落量比例最高。方差分析表明,6种演替群落叶凋落量、枝凋落量、花果等凋落量占总凋落量

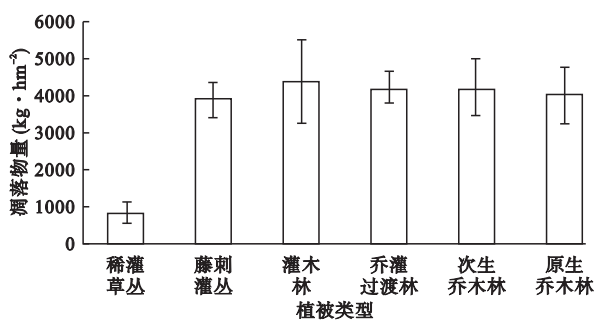


图1 6种不同演替群落的年凋落物量

Fig.1 Annual litterfall biomass in six successional communities

表2 6种不同演替群落的凋落物组成(kg·hm⁻²)

Table 2 Litterfall biomass of different components in six successional communities

群落类型	叶凋落量	枝凋落量	花果等凋落量
稀灌草丛	597.0±111.7	150.0±72.1	42.5±17.7
藤刺灌丛	2767.6±379.5	541.4±150.4	512.8±61.8
灌木林	2939.0±852.4	339.0±107.0	1037.0±444.9
乔灌过渡林	3229.8±356.2	522.6±144.1	406.4±78.7
次生乔木林	2787.2±693.6	706.8±217.0	707.0±170.7
原生乔木林	2329.4±569.2	949.6±270.8	671.4±203.4

的比例差异均显著($P<0.01$),原生乔木林叶凋落量比例显著低于其他5种演替群落($P<0.05$);原生乔木林枝凋落量比例显著高于除稀灌草丛外的其他4种演替群落($P<0.05$);原生乔木与次生乔木林花果等凋落量比例显著高于稀灌草丛与乔灌过渡林($P<0.05$)。相关分析表明,叶凋落量、枝凋落量、花果等凋落量与群落演替阶段的相关系数分别为:0.507($P=0.304$)、0.897($P=0.015$)、0.497($P=0.316$);叶凋落量、枝凋落量、花果等凋落量的比例与群落演替阶段的相关系数分别为-0.714($P=0.111$)、0.360($P=0.484$)、0.448($P=0.373$)。

2.3 凋落物月变化

喀斯特原生乔木林、次生乔木林、乔灌过渡林、灌木林、藤刺灌丛和稀灌草丛6种演替群落各分组的月变化见图2,总凋落量与叶凋落量的凋落节律基本一致。

喀斯特原生乔木林、灌木林、稀灌草丛总凋落量及叶凋落量呈单峰型,喀斯特原生乔木林总凋落量峰值出现在2011年4月,单月总凋落量占全年总凋落量的23.0%;灌木林总凋落量峰值出现在2012年1月,单月总凋落量占全年总凋落量的14.4%;稀灌草丛总凋落量峰值出现在2011年11月,单月总凋落量占全年总凋落量的41.1%。而次生乔木林、乔灌过渡林、藤刺灌丛总凋落量及叶凋落量呈双峰型,次生乔木林的2个总凋落量峰值期分别是2011年4月和2011年11月—2012年1月,峰值期月均单月总凋落量占全年总凋落量的17.1%;乔灌过渡林的2个总凋落量峰值期分别是2011年4月和11月,峰值期月均单月总凋落量占全年总凋落量的18.7%;藤刺灌丛的2个总凋落量峰值期分别是2011年4月和11月,峰值期月均单月总凋落量占全年总凋落量的15.5%。

除稀灌草丛枝凋落量的峰值出现在2011年12月(占全年枝凋落量的61.7%)外,喀斯特原生乔木

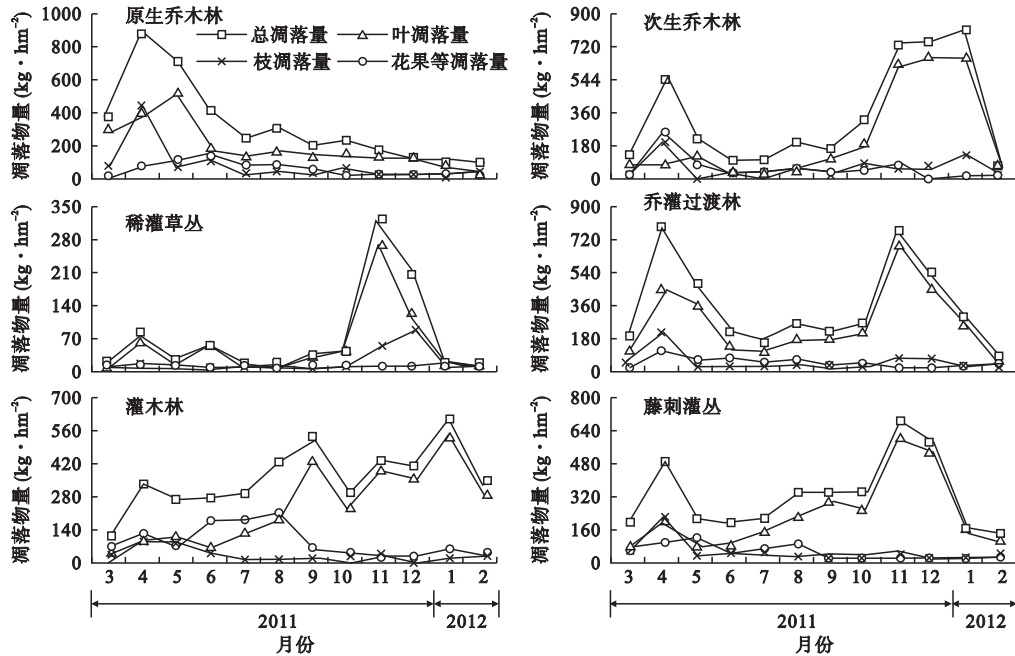


图2 6种不同演替群落凋落物的月动态

Fig.2 Monthly dynamics of litterfall in six successional communities

林、次生乔木林、乔灌过渡林、灌木林、藤刺灌丛的枝凋落量的峰值均出现在2011年4月,分别占全年枝凋落量的46.1%、31.3%、41.3%、28.5%和39.1%。6种演替群落的花果等凋落量主要集中在2011年4—9月。

3 讨论

从年总凋落量来看,随着群落正向演替的推进,群落凋落物年总凋落量呈先升高后缓降最后趋于稳定的变化趋势(图1)。一方面,喀斯特森林群落地上生物量随正向演替进行而显著增加(夏焕柏,2010),导致其凋落物的凋落来源增加;另一方面,随着群落正向演替的进行,群落的物种组成、林分密度、群落郁闭度也发生变化(刘玉国等,2011),从而导致其凋落物量变化。群落演替前期,凋落物量升高主要是由于群落林分密度、群落郁闭度增加所致;群落演替中期,凋落物量缓降则是由于群落物种组成演替变化(落叶树种成分减少而常绿树种成分增加)所致;群落演替后期,群落结构逐渐趋于稳定,其凋落物量也趋于稳定。6种演替群落年均总凋落量的变异系数高达38.4%,而喀斯特原生乔木林、次生乔木林、乔灌过渡林年均总凋落量的变异系数仅为3.3%。进一步表明,群落演替后期阶段,其凋落物量逐渐趋于稳定。6种演替群落各凋落物收集

器的年总凋落量变异系数高达10.3%~36.6%,这主要是由于喀斯特地区空间异质性高(王世杰等,2007;刘方等,2008)所致。

目前,对于中亚热带喀斯特地区天然林演替群落凋落物的已有研究中,喀斯特原生乔木林、次生乔木林和灌木林的年均总凋落量分别为1834.0~10490.0(曾昭霞等,2011;黄承标等,2012)、2470.0~6886.0(王庆玲,2009;曾昭霞等,2011)、2912.0~6794.0 kg · hm⁻²(朱双燕等,2009;俞国松等,2011)。本研究中喀斯特原生乔木林、次生乔木林、灌木林的年均总凋落量在上述研究报道范围内。

从年凋落物组成来看,叶凋落物占总凋落量的59.0%~77.7%,叶凋落物是群落凋落物的主要组成部分。随着群落正向演替的推进,群落叶凋落量、花果等凋落量总体上表现为先升后降,而枝凋落量则表现为递增趋势;群落叶凋落量比例有递减趋势,枝凋落量比例表现为先降后升(表2)。相关分析表明,枝凋落量与群落演替阶段显著正相关(相关系数0.897, $P < 0.05$)。因此,喀斯特地区是否可以用年均枝凋落量的大小来表征植物群落演替阶段的高低,还有待于进一步研究验证。

从凋落物月变化来看,6种演替群落的总凋落量节律主要受控于叶凋落规律,这主要由于各群落叶凋落量贡献了总凋落量的1/2以上,叶凋落物是

群落凋落的主体,其凋落动态直接决定了总凋落量动态。喀斯特原生乔木林、灌木林、稀灌草丛3种群落总凋落量及叶凋落量呈单峰型,而次生乔木林、乔灌过渡林、藤刺灌丛总凋落量及叶凋落量呈双峰型。这主要由于原生乔木林为常绿阔叶林,以常绿树种为主,因此一年中在生长季前期(2011年4月)因换叶出现一次凋落峰值。而稀灌草丛水土条件较差,稀疏灌丛均为落叶树种,因此一年中在旱季前(2011年11月)因落叶树种集中落叶而出现一次凋落峰值。次生乔木林、乔灌过渡林、藤刺灌丛的第一凋落峰值主要是由于常绿树种在生长季前集中换叶所致,第二凋落峰值则主要是因为落叶树种在旱季来临前的生理适应性落叶形成。

喀斯特特殊生境条件,一方面导致喀斯特地区凋落物量普遍低于同纬度非喀斯特地区(俞国松等2011),另一方面也导致喀斯特地区植被根系生物量较大(罗东辉等2010),而目前喀斯特地区凋落物的已有研究集中在地上部分凋落物,因此,亟待开展喀斯特地区地下部分凋落物(死亡根系残体)的研究(汪思龙和陈楚莹2010);同时,探讨全球气候变化对喀斯特地区凋落物动态的影响,完善喀斯特地区生态系统碳格局和碳循环过程,为估算喀斯特地区森林生态系统碳收支提供科学依据。

参考文献

- 黄承标,覃文更,冯昌林,等. 2012. 木论保护区喀斯特森林凋落物的产量及其养分归还量. *贵州农业科学*, **40**(2): 152-155.
- 姜运力,王进,丁访军,等. 2006. 贵州省普定县喀斯特石漠化地段的植物群落研究. *贵州林业科技*, **34**(1): 55-59.
- 刘方,王世杰,罗海波,等. 2008. 喀斯特森林生态系统的小生境及其土壤异质. *土壤学报*, **45**(6): 1056-1062.
- 刘强,彭少麟. 2010. *植物凋落物生态学*. 北京: 科学出版社.
- 刘长成,魏雅芬,刘玉国,等. 2009. 贵州普定喀斯特次生林乔灌层地上生物量. *植物生态学报*, **33**(4): 698-705.
- 刘玉国,刘长成,魏雅芬,等. 2011. 贵州省普定县不同植被演替阶段的物种组成与群落结构特征. *植物生态学报*, **35**(10): 1009-1018.
- 罗东辉,夏婧,袁婧薇,等. 2010. 我国西南山地喀斯特植被的根系生物量初探. *植物生态学报*, **34**(5): 611-618.
- 司彬,姚小华,任华东,2008. 黔中喀斯特植被自然演替过程中物种组成及多样性研究——以贵州省普定县为例. *林业科学研究*, **21**(5): 669-674.
- 汪思龙,陈楚莹. 2010. *森林残落物生态学*. 北京: 科学出版社.
- 王凤友. 1989. 森林凋落物量研究综述. *生态学进展*, **6**(2): 82-89.
- 王明云,陈波,容丽. 2010. 普定喀斯特石漠化地区森林植被恢复示范研究. *地球与环境*, **38**(2): 202-206.
- 王庆玲. 2009. 黔中地区几种喀斯特次生林凋落物生态功能研究(硕士学位论文). 贵阳: 贵州师范大学.
- 王世杰,卢红梅,周运超,等. 2007. 茂兰喀斯特原始森林土壤有机碳的空间变异性与代表性土样采集方法. *土壤学报*, **44**(3): 475-483.
- 魏鲁明,余登利,陈正仁. 2009. 茂兰喀斯特森林凋落物量的动态研究. *南京林业大学学报(自然科学版)*, **33**(3): 31-34.
- 夏焕柏. 2010. 茂兰喀斯特植被不同演替阶段的生物量和净初级生产力估算. *贵州林业科技*, **38**(2): 1-7, 49.
- 俞国松,王世杰,容丽,等. 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**(10): 1019-1028.
- 曾昭霞,刘孝利,宋希娟,等. 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**(2): 201-207.
- 朱双燕,王克林,曾馥平,等. 2009. 桂西北喀斯特次生林凋落物养分归还特征. *生态环境学报*, **18**(1): 274-279.
- Bray JR, Gorham E. 1964. Litter production in forests of the world. *Advances in Ecological Research*, **2**: 101-157.
- Raich JW, Schlesinger WH. 1992. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus*, **44B**: 81-99.

作者简介 熊红福,男,1985年生,博士研究生,研究方向为生态环境地球化学。E-mail: xionghongfu@126.com
责任编辑 魏中青