

浙江普陀山岛森林凋落物动态与微气候的关联性

宋彦君^{1,2,3} 田文斌⁴ 刘翔宇^{1,2,3} 尹芳^{1,2,3} 程浚洋^{1,2,3} 朱丹妮^{1,2,3} Ali ARSHAD^{1,2,3} 阎恩荣^{1,2,3*}

¹华东师范大学生态与环境科学学院, 上海 200241; ²浙江普陀山森林生态系统定位观测研究站, 浙江舟山 316100; ³浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站, 浙江宁波 315114; ⁴普陀山园林管理中心, 浙江舟山 316100

摘要 森林凋落物动态是森林生态系统过程中的重要组成部分, 探索森林凋落物动态特征与微气候间的关系, 对深入了解生态系统变化过程运行机理具有重要意义。该研究以浙江普陀山岛典型森林类型枫香(*Liquidambar formosana*)林、天竺桂(*Cinnamomum japonicum*)+红楠(*Machilus thunbergii*)林、马尾松(*Pinus massoniana*)林、青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)林、台湾蚊母树(*Distylium gracile*)林为研究对象, 探究森林凋落量与微气候的关系。结果表明: 1) 森林年凋落量介于3.45–5.36 t·hm⁻²·a⁻¹, 年凋落量各组分比例表现出不同的组成特征, 森林类型与森林月凋落量无关。2) 森林月凋落量动态模式主要呈双峰型和三峰型, 凋落峰值和风速峰值趋势相一致, 主要集中在台风干扰较大的4、7、12月份。3) 冗余分析结果表明, 影响不同组分月凋落量的微气候因子不同: 月总凋落量、叶凋落量、果凋落量和碎屑凋落量的主要控制因素均为空气温度, 随空气温度的升高而增大; 枝凋落量的主要影响因素是森林上层风速, 同样起着显著的正向作用; 花凋落量与空气湿度之间呈负相关关系。森林年凋落量各组分所占比例存在差异, 森林月凋落量和森林类型无关, 主要与空气温度、空气湿度、森林上层风速等微气候因子有关。

关键词 普陀山岛; 凋落量; 凋落物动态; 冗余分析; 微气候

引用格式: 宋彦君, 田文斌, 刘翔宇, 尹芳, 程浚洋, 朱丹妮, Ali ARSHAD, 阎恩荣 (2016). 浙江普陀山岛森林凋落物动态与微气候的关联性. 植物生态学报, 40, 1154–1163. doi: 10.17521/cjpe.2016.0157

Associations between litterfall dynamics and micro-climate in forests of Putuoshan Island, Zhejiang, China

SONG Yan-Jun^{1,2,3}, TIAN Wen-Bin⁴, LIU Xiang-Yu^{1,2,3}, YIN Fang^{1,2,3}, CHENG Jun-Yang^{1,2,3}, ZHU Dan-Ni^{1,2,3} Ali ARSHAD^{1,2,3}, and YAN En-Rong^{1,2,3*}

¹School of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241, China; ²Putuo Forest Ecosystem Research and Observation Station, Zhoushan, Zhejiang 316100, China; ³Tiantong National Forest Ecosystem Observation and Research Station, Ningbo, Zhejiang 315114, China; and ⁴Center of Garden Management in Putuoshan, Zhoushan, Zhejiang 316100, China

Abstract

Aims Seasonal litterfall production plays an important role in the carbon and nutrient cycling in forest ecosystems. This study examines the effects of micro-environmental factors on seasonal litterfall dynamics in the forests of Putuoshan Island, Zhejiang Province of eastern China.

Methods The study covers five forest types, including *Liquidambar formosana* forest, *Cinnamomum japonicum* and *Machilus thunbergii* forest, *Pinus massoniana* forest, *Cyclobalanopsis glauca* forest, and *Distylium gracile* forest, in Putuoshan Island. We collected micro-meteorological data, and measured monthly litterfall in stands of the five forest types over one year. Redundancy analysis (RDA) was performed to determine the effects of micro-climatic factors on litterfall production.

Important findings The average annual litterfall production ranged from 3.45 to 5.36 t·hm⁻²·a⁻¹ across five types of forests, albeit no effect of forest types on the litterfall production. The partitioning of litterfall components differed among the five forest types. The seasonal litterfall production exhibited two contrasting patterns, i.e. double climax curve and triple peaks, and varied significantly among the five forest types. Moreover, the peak in the litterfall production mostly occurred in the windy months of the year, such as in April, July and December, which was consistent with the dynamics of wind speed. RDA results showed that components of litterfall production in different months were controlled by different micro-climatic factors. The total, leaves, fruits, and

收稿日期Received: 2016-05-05 接受日期Accepted: 2016-09-21

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: eryl@des.ecnu.edu.cn)

miscellaneous litterfall productions were directly and positively affected by air temperature. Twig litterfall production was positively affected by the overstory wind velocity. Flower litterfall production was negatively affected by air humidity. In summary, forest types had no effects on litterfall production. However, variations in litterfall productions were explained by air temperature, air humidity, and overstory wind velocity in the forests studied.

Key words Putuoshan Island; litterfall production; litterfall dynamics; redundancy analysis; micro-climate

Citation: Song YJ, Tian WB, Liu XY, Yin F, Cheng JY, Zhu DN, Arshad A, Yan ER (2016). Associations between litterfall dynamics and micro-climate in forests of Putuoshan Island, Zhejiang, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 1154–1163. doi: 10.17521/cjpe.2016.0157

森林凋落物在森林生态系统碳循环和养分循环过程中发挥着重要的作用(Xu *et al.*, 2004), 其变化不仅与物种生理生态特性、物种遗传特性、林龄、森林类型和森林发育节律等生物因子有关, 还与气温、降雨、台风、光照等非生物因子有关(郑征等, 2005; Thuille & Schulze, 2006; Olena & Nedret, 2007; Scherer-Lorenzen *et al.*, 2007; 宁晓波等, 2009)。因此, 研究这些因素如何控制森林凋落量对于理解森林生态系统过程具有重要意义。

森林凋落量是指单位时间、单位面积上林地所有凋落物的总量, 是研究物质循环以及养分归还过程中的重要基础数据(Running & Hunt, 1993; Friend *et al.*, 1997; Wang *et al.*, 2016)。以往的研究主要集中在凋落物动态、组成、与凋落物氮磷养分浓度相结合计算养分归还量等方面, 而对森林凋落量本身的控制因素研究较少(徐旺明等, 2013; 马文济等, 2014)。森林凋落量主要与凋落节律有关, 而气候因子是影响凋落节律的一个重要因子(郑征等, 2005; 张晴晴等, 2016)。一般而言, 森林凋落量随着温度、风速、湿度以及降雨的增大而增大(Liu *et al.*, 2004; 邹碧等, 2006)。近年来, 国内外开展了大量关于气候因子与凋落量关系的研究, 极大地提高了我们对森林生态系统应对环境变化响应过程的认识, 但这些研究仍存在一些不足之处。例如, 多数研究仅仅从单因子角度出发考虑气候对凋落物的影响, 并未充分反映出多因子条件对凋落物的影响机制(邹碧等, 2006; 张新平等, 2008)。大量研究往往集中于森林总凋落量, 而不同器官对气候的响应可能存在差异(Liu *et al.*, 2004; Sharma *et al.*, 2012)。此外, 森林凋落量对气候的响应存在明显的时空差异, 大量研究发现不同尺度的研究结果存在较大的异质性(Sharma *et al.*, 2012; Zhang *et al.*, 2014), 少数研究发现森林凋落量不受微气候因素的影响(Berg &

Meentemeyer, 2001; Hoque *et al.*, 2015)。因此, 全面系统地探讨、评估森林凋落物与气候之间的关系, 对进一步探索和完善森林生态系统与陆地环境之间的相互作用过程有着重要的理论和现实意义。

海岛作为一种特殊的生态系统, 兼具海陆双重特性, 同时表现出一定的特殊性和多变性(池源等, 2015)。与大陆生态系统相比, 海岛森林生态系统极易受到洋流、季风以及人为干扰因素的影响, 对生态环境变化具有更强的敏感性。海岛环境频繁的干扰事件, 如台风、干旱和虫害等, 不仅严重威胁着生态系统的服务功能, 同时也对森林生态的稳定性和多样性产生着重要影响(Brando *et al.*, 2008; Lovett *et al.*, 2010; Lin *et al.*, 2011)。作为指示森林生态系统物质循环和能量流动的重要指标, 森林凋落物在水源涵养、水土保持、养分供应以及生物固碳等方面发挥着重要的作用(Liski *et al.*, 2003)。已有研究表明, 不同区域森林凋落物对气候变化的响应存在差异, 这种差异可能是由于微气候所导致的(Wang *et al.*, 2016)。不同微气候条件下, 不同气候因子(如风速、温度和湿度)之间的相互作用存在显著差异, 直接或间接地调控着森林凋落物的时空分布格局。因此, 探讨海岛微气候对森林凋落物的影响规律, 对于评价森林生态系统对气候变化的响应特征以及科学管理和利用森林生态系统具有重要作用。

普陀山岛隶属于中国最大的群岛——舟山群岛, 具有典型的海岛森林群落。岛内森林资源丰富, 森林覆盖率高, 主要以常绿阔叶林、落叶阔叶林、常绿落叶阔叶混交林和针叶林为主, 该岛四周环海, 气候复杂多样, 雨量丰沛, 空气湿度大, 台风频发, 风速较大(赵慈良等, 2009)。森林类型和微气候可能是森林凋落量的重要影响因素。基于此, 本研究以岛上5种典型森林为对象, 以一年为时间尺度, 探讨海岛微气候和森林凋落物的相互作用关系, 揭示森

林凋落物对气候变化的响应规律, 尝试从区域生态系统尺度上探讨如下问题: (1)凋落物产量及其组分结构是怎样的? (2)凋落物月度动态特征如何? (3)有哪些微气候因素影响月度凋落量及其组分结构? (4)不同林型的凋落量及其微气候驱动因素是否相同? 对上述问题的回答, 有助于我们全面理解海岛地区森林凋落量特征及其与微气候之间的相互关系, 揭示由微气候引起的凋落量变化的驱动机制。

1 材料和方法

1.1 研究区概况和样地选择

研究地位于浙江省舟山市普陀山岛(29.97°–30.03° N, 122.38° E), 面积约12.5 km², 位于杭州湾南缘, 舟山群岛东部海域。该地区气候属于季风海洋性气候, 年平均气温16 °C, 冬暖夏凉; 最热月8月, 平均气温27 °C; 最冷月1月, 平均气温5.4 °C; 年降水量927–1 620 mm, 年平均相对湿度80%, 年无霜期251–303天。(钱逸凡等, 2012)

据资料记载和野外调查, 台湾蚊母树(*Distylium gracile*)群落、欒木(*Loropetalum chinensis*)群落、红山茶(*Camellia longicaudata*)群落等为普陀山岛特殊的森林类型。在中国和浙江植被划分中, 普陀山岛植被属“中亚热带常绿阔叶林北部亚地带”的浙闽山丘甜槠(*Castanopsis eyrei*)-木荷(*Shima superba*)林区中天台、括苍山山地丘陵、岛屿植被片^①。研究区域物种丰富, 但由于较早的人类活动干扰, 原始植被破坏较为严重, 仅一批典型的常绿阔叶林和古树名木由于得到寺庙的庇护而较好地保存下来(钱逸凡等, 2012)。考虑到人为干扰和植被退化的现状, 在样地选择时, 以成熟林为参照, 选取枫香(*Liquidambar formosana*)林、天竺桂(*Cinnamomum japonicum*)+红楠(*Machilus thunbergii*)林、马尾松(*Pinus massoniana*)林、青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)林和台湾蚊母树(*Distylium gracile*)林代表5种不同森林类型, 地理位置分别为半山庵、洛迦山、杨枝庵、天竺山庄和佛顶山寺庙附近。各群落类型特征详见表1。

1.2 凋落物收集

2015年2月至2016年1月, 对5种森林群落的凋落物进行收集, 每种森林随机设置3个20 m × 20 m

重复样地, 每个样地均匀放置5个凋落物筐。凋落物筐是由PVC管支撑、铁丝和尼龙纱网围成的1 m × 1 m的正方形网面构成, 网眼大小为0.2 mm, 纱网底部保持在距地面10 cm以上。每月定期收集筐中的凋落物, 于实验室内将凋落物进一步分为叶、枝、花、果、树皮及动植物残体等碎屑。同时, 将分类后的各组分置于70 °C烘箱烘干至恒质量后称质量并记录。

1.3 群落微气候监测

于2015年1月在5种森林类型中安装Decagon微型气象监测系统(EM50, Decagon, Pullman, USA), 该系统主要由风速风向传感器、VP-4空气温湿度和5-TE土壤温湿度传感器构成。基于群落高度设置了4个高度梯度记录微气候, 从第一层到第四层依次为: 2.5–3.0 m、5.5–7.5 m、7.5–12.0 m、12.0–16.5 m。其中, 空气温度仪安装在第一、三、四层, 空气湿度仪仅在第一和第三层安装。第一层的风速值代表森林下层的风速, 第四层的风速值代表森林上层的风速。数据记录间隔设定为30 min, 每月定期下载数据并对仪器进行维护。

1.4 数据处理及统计分析

每一森林类型的凋落量用3个样地的平均值表示。每块样地每月从5个收集框中收集的森林凋落量取平均值, 获得该样地月凋落量, 年凋落量为12个月内凋落物各组分之和。分析微气候时, 空气温度和空气湿度均为所记录数据的月平均值。本研究共收集12个月的凋落数据和气象数据, 即2015年2月份至翌年1月份的凋落量数据及环境数据。

另外, 采用冗余分析(RDA)方法检测森林月总凋落量及各组分凋落量与微气候因子(包括空气温度、空气湿度、土壤温度、土壤湿度、森林上层风速和森林下层风速6种变量)之间的关系。首先对森林凋落量进行去趋势对应分析(DCA), DCA结果得到各排序轴最大的梯度长度均小于3, 说明适合用线性响应模型进行冗余分析。在进行微气候变量的RDA分析之前, 需要考虑自变量(即微气候因子)之间的共线性问题, 去除方差膨胀系数大于10的微气候因子(Gross, 2003), 剩下空气温度、空气湿度、土壤湿度、森林上层风速、森林下层风速5种变量。RDA通过各组分凋落量和气候因子2个变量集的线性关系模型, 得到数值矩阵并对特征值进行分解, 能将表征森林凋落量的指标及微气候因子之间的关系反映在坐标轴上, RDA分析结果的显著性水平经过999次

① 王国明 (2013). 舟山海岛典型植被类型的群落结构特征. 见: 生态文明建设中的植物学: 现在与未来——中国植物学会第十五届会员代表大会暨八十周年学术年会论文集——第2分会场: 植物生态与环境保护. 北京.

的排列检验(Legendre *et al.*, 2011)。最后采用方差分解(VAR)得出气候因子对月凋落量各组分的方差解释量。方差分解和冗余分析在R 3.3.0软件的“vegan”(Oksanen *et al.*, 2007)程序包中完成。

2 结果和分析

2.1 不同森林年凋落量与组分特征

5种森林年凋落量介于3.45–5.36 t·hm⁻²·a⁻¹, 绝对值大小依次为: 台湾蚊母树林((5.36 ± 1.25) t·hm⁻²·a⁻¹) > 马尾松林((3.99 ± 0.50) t·hm⁻²·a⁻¹) > 青冈林((3.88 ± 0.31) t·hm⁻²·a⁻¹) > 天竺桂+红楠林((3.83 ± 0.66) t·hm⁻²·a⁻¹) > 枫香林((3.45 ± 0.42) t·hm⁻²·a⁻¹), 台湾蚊母树林年凋落量最大。但是, 结果表明森林类型对森林月总凋落量无显著影响($F = 0.05, p = 0.83$)。

凋落叶在凋落物中占最大比重, 其所占比例介于68.23% (枫香林)和82.85% (青冈林)之间; 凋落枝的比例最小值3.72%出现在马尾松林, 最大值比例出现在台湾蚊母树林, 为18.21%; 凋落花的比例较低, 大小介于1.08% (台湾蚊母树林)和4.95% (天竺桂+红楠林); 凋落果的比例变化较大, 大小介于

2.17% (青冈林)和14.05% (枫香林)之间; 碎屑在枫香林中比例最低, 为4.27%, 马尾松林最高, 为9.08% (表2)。

2.2 森林凋落量月动态特征

5种森林凋落量具有明显的月际变化规律(图1)。5种森林凋落物凋落高峰期均在7月份。其中, 枫香林、天竺桂+红楠林和青冈林为双峰型凋落模式, 马尾松林和台湾蚊母树林为三峰型凋落模式。枫香林和青冈林有7月份和4月份两个凋落高峰期, 最高峰均出现在4月份; 天竺桂+红楠林的凋落峰值出现在5月份和7月份, 而7月份为凋落的最高峰期; 马尾松林和台湾蚊母树林比青冈林和枫香林多了一个12月份的峰值, 最高峰出现在7月份。

各组分凋落高峰存在较小差异, 叶凋落峰值主要出现在4、5、7和12月份; 枝凋落最高峰主要为7月份; 花凋落高峰主要集中在4月份, 果和碎屑凋落高峰差异较大(图1)。

2.3 5种森林微气候的月动态特征

由图2可知, 空气温度和土壤温度在8月份达到峰值, 风速与森林凋落峰值大体一致, 主要集中在

表1 浙江普陀山岛5种森林类型的样地特征

Table 1 Characteristics of the five forest types in Putuoshan Island, Zhejiang, East China

森林类型 Forest type	年龄 Age (a)	海拔 Altitude (m)	坡度 Slope	坡向 Aspect	群落高度 Community height (m)	盖度 Coverage (%)	优势树种 Dominant tree species
枫香林 <i>Liquidambar formosana</i> forest	50	65	19°	东南 SE	13.5	70	枫香 <i>Liquidambar formosana</i> 麻栎 <i>Quercus acutissima</i> 樟树 <i>Cinnamomum camphora</i>
天竺桂+红楠林 <i>Cinnamomum japonicum</i> + <i>Machilus thunbergii</i> forest	80	70	15°	西 W	9.5	100	红楠 <i>Machilus thunbergii</i> 天竺桂 <i>Cinnamomum japonicum</i>
马尾松林 <i>Pinus massoniana</i> forest	40	50	14°	东北 NE	13.5	80	马尾松 <i>Pinus massoniana</i> 石栎 <i>Lithocarpus glabra</i> 青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>
青冈林 <i>Cyclobalanopsis glauca</i> forest	60	153	15°	东北 NE	8.5	90	青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i> 石栎 <i>Lithocarpus glaber</i>
台湾蚊母树林 <i>Distylium gracile</i> forest	160	241	8°	东北 NE	9.6	100	台湾蚊母树 <i>Distylium gracile</i> 铁冬青 <i>Ilex rotunda</i> 红楠 <i>Machilus thunbergii</i> 红山茶 <i>Camellia longicaudata</i>

NE, northeast; SE, southeast; W, west.

表2 浙江普陀山岛5种森林凋落物各组分年凋落量(t·hm⁻²·a⁻¹)及其占总凋落量的比例(括号中的数字为百分比, %)

Table 2 Characteristics of annual productions (t·hm⁻²·a⁻¹) of different litterfall components of the five forest types in Putuoshan Island, Zhejiang, East China (Data in parentheses are percentages)

群落类型 Community type	组分凋落量及占总凋落量百分比 Component production and percentage over the total				
	叶 Leaf	枝 Twig	花 Flower	果 Fruit	残体 Miscellaneous
枫香林 <i>Liquidambar formosana</i> forest	2.73 (68.23)	0.35 (8.62)	0.19 (4.83)	0.56 (14.05)	0.17 (4.27)
天竺桂+红楠林 <i>Cinnamomum japonicum</i> + <i>Machilus thunbergii</i> forest	2.96 (77.57)	0.28 (7.38)	0.19 (4.95)	0.18 (4.62)	0.21 (5.47)
马尾松林 <i>Pinus massoniana</i> forest	3.09 (78.50)	0.15 (3.72)	0.17 (4.21)	0.18 (4.49)	0.36 (9.08)
青冈林 <i>Cyclobalanopsis glauca</i> forest	3.22 (82.85)	0.21 (5.48)	0.08 (2.10)	0.08 (2.17)	0.29 (7.40)
台湾蚊母树林 <i>Distylium gracile</i> forest	3.81 (71.08)	0.98 (18.21)	0.06 (1.08)	0.15 (2.78)	0.37 (6.85)

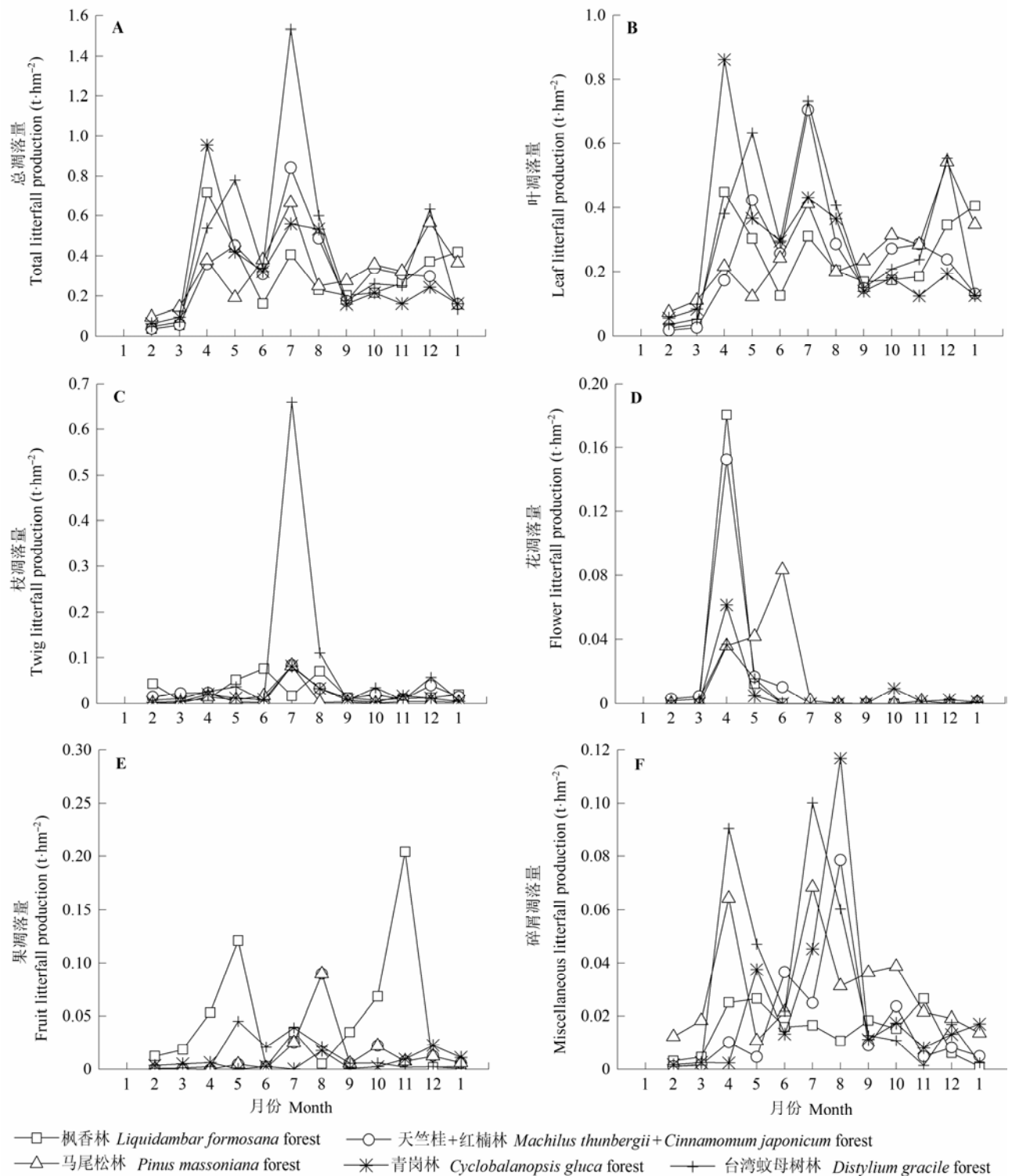


图1 浙江普陀山岛5种森林类型凋落物季节动态。

Fig. 1 Seasonal dynamics of litterfall production of the five forest types in Putuoshan Island, Zhejiang.

4、7和12月份。在天竺桂+红楠林中，森林上层风速、下层风速以及空气湿度均出现3个峰值，集中在4、7和12月份；土壤湿度有2个峰值，分别在3月份和7月份。在青冈林中，森林上层风速至少在7月份有一

个峰值，森林下层风速至少有2个峰值，即7月份和12月份；而湿度的月动态变化较小。在台湾蚊母树林中，仅森林上层风速出现3个峰值，即4、7以及12月份，其余指标变化不大。在马尾松林中，风速、湿

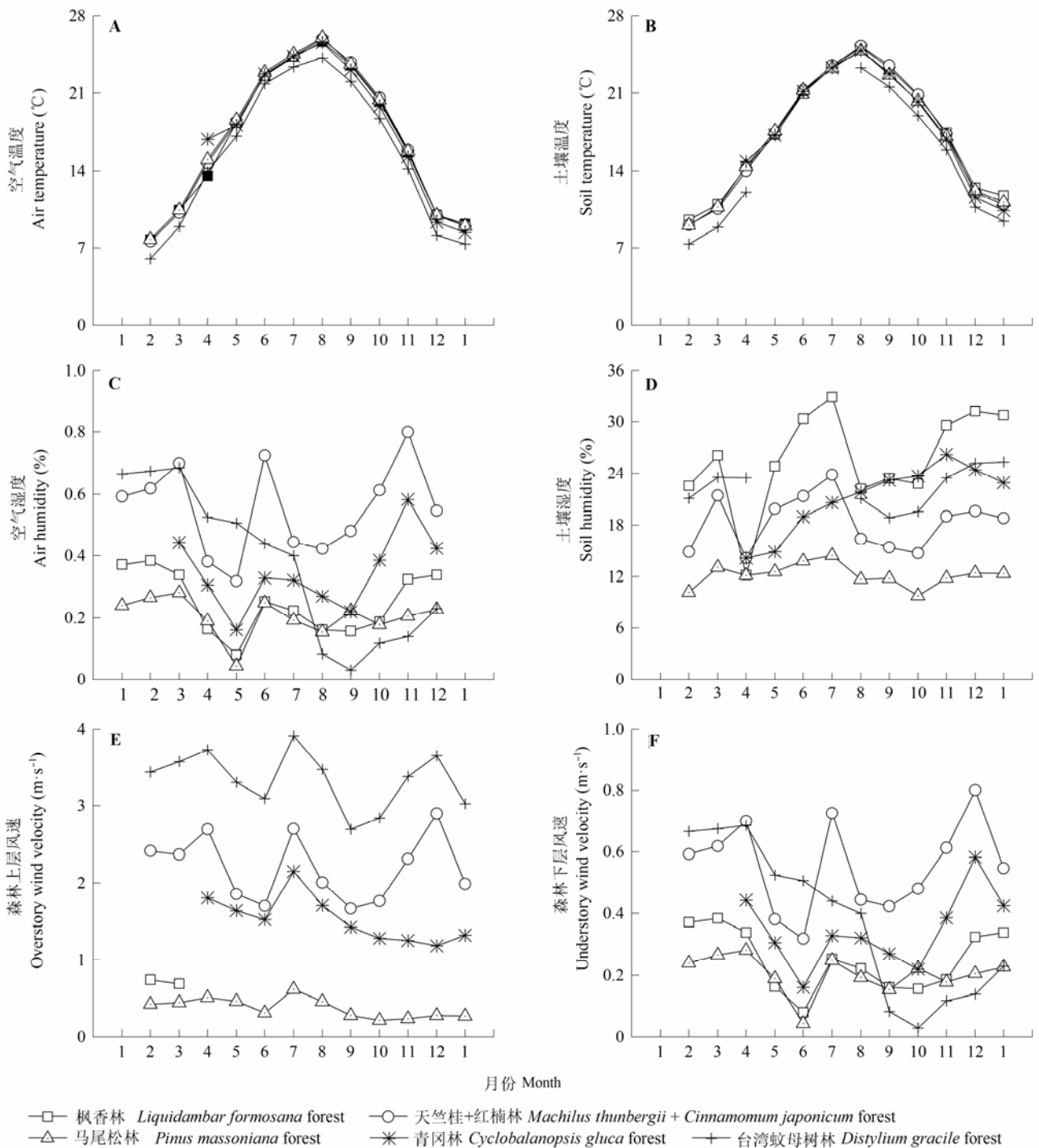


图2 浙江普陀山5种森林类型微气候月动态。

Fig. 2 Monthly dynamics of micro-climatic factors across the five forest types in Putuoshan Island, Zhejiang.

度变化不大。

2.4 森林凋落量月动态与微气候之间的关系

冗余分析结果表明: 森林凋落量与空气温度、空气湿度、森林上层风速有关($p < 0.01$, 图3), 凋落量变异的12%能被微气候因子所解释。影响各组凋落量的微气候因子存在差异, 枝凋落量仅受森林

上层风速的影响($F = 4.06$, $p = 0.04$, $R^2 = 0.05$), 叶凋落量主要受空气温度的影响($F = 5.56$, $p = 0.03$, $R^2 = 0.09$), 花凋落量主要受空气湿度的负向效应的影响($F = 7.79$, $p = 0.01$, $R^2 = 0.13$), 果凋落量主要受到空气温度的影响($F = 7.95$, $p < 0.01$, $R^2 = 0.13$), 碎屑凋落量主要受到空气温度的影响($F = 20.75$, $p < 0.001$,

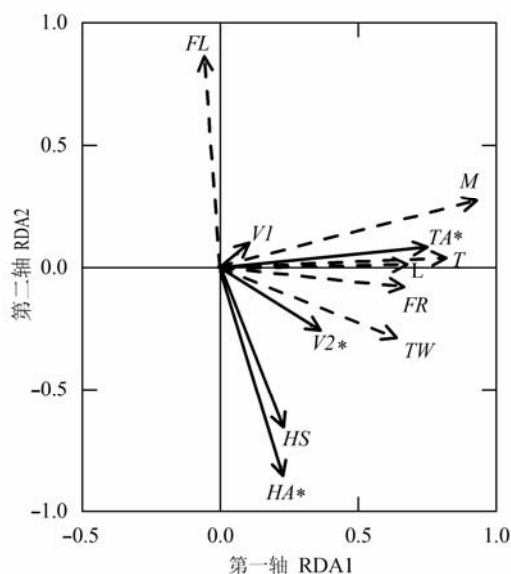


图3 浙江普陀山岛森林月总凋落量及各组分与微气候因子的冗余分析。实线向量为微气候因子，虚线向量为森林月总凋落量及各组分。*FL*, *FR*, *HA*, *HS*, *L*, *M*, *T*, *TA*, *TW*, *VI*, *V2*分别代表花、果、空气温度、空气湿度、土壤湿度、叶、碎屑、总凋落量、枝、森林下层风速和森林上层风速。*, $p < 0.05$ 。

Fig. 3 Redundancy analyses (RDAs) calculated from monthly litterfall production (dash line vectors) in Putuoshan Island of Zhejiang and the monthly air temperature, air humidity, overstory wind velocity (bold line vectors) over one year. *FL*, flower litterfall production; *FR*, fruit litterfall production; *HA*, air humidity; *HS*, soil humidity; *L*, leaf litterfall production; *M*, miscellaneous; *T*, total litterfall production; *TA*, air temperature; *TW*, twig litterfall production; *VI*, understory wind velocity; *V2*, overstory wind velocity. *, $p < 0.05$.

$R^2 = 0.33$), 总凋落量主要受到空气温度的影响($F = 9.31$, $p < 0.01$, $R^2 = 0.16$)。方差分解结果表明, 微气候因子解释了森林月凋落量各组分变异的14%, 而森林类型对森林各组分月凋落量无影响(对各组分月凋落量变异解释度为0)。

3 讨论

3.1 森林年凋落量及组分特征

森林凋落物是生态系统净初级生产力(*NPP*)的重要组成部分(Liu *et al.*, 2004), 探索普陀山岛森林凋落量有助于研究区域的碳资源评估。研究表明, 大区域尺度范围内, 不同区域的森林年凋落量存在差异。本研究地点是典型海岛区域, 其森林年凋落量为 $3.45\text{--}5.36\text{ t}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$, 在全球年凋落量范围之内($3\text{--}11\text{ t}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)(Zhang *et al.*, 2014); 与亚热带其他区域相比, 小于浙江天童常绿阔叶林($6.38\text{--}13.03\text{ t}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)(阎恩荣等, 2008), 大于广东南亚热带针叶林($2.70\text{ t}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)(翁轰等, 1993)。

森林年凋落量各组分构成比例存在差异, 叶凋落量为最大组成部分, 与全球范围内凋落量组成相一致(Zhang *et al.*, 2014)。通常叶凋落量和枝凋落量所占比例最大(徐旺明等, 2013), 但在普陀山岛, 枝凋落量的比例并非完全大于其余各组分。在枫香林中, 果凋落量>枝凋落量, 由于枫香群落主要以枫香为主, 而枫香果实较大, 其质量也相对较大, 此结果与物种的生物学特性相关。而徐旺明等(2013)对湖南省森林植物园的森林凋落物产量研究发现, 枫香林的枝凋落量大于果凋落量。因此, 凋落物各组分的相对比例可能与地理位置有关。在青冈林和台湾蚊母树林中, 凋落枝量均小于碎屑量, 因枝的凋落可能随机性较大(徐旺明等, 2013), 每月收集到的凋落枝很可能来源于枯枝(Gosz *et al.*, 1972), 在风和降雨等微气候影响下极易脱落。因此, 凋落枝的比例变化较大, 可能与微气候密切相关。

3.2 森林月凋落量及其各组分动态特征

枫香林、天竺桂+红楠林、青冈林的月凋落总量均表现出双峰型的特征, 其他两种为三峰型。森林凋落物季节动态模式可能是单峰型、双峰型、三峰型或不规则型等, 峰值主要与森林凋落节律及降雨、温度和风速等微气候因子有关(Zhang *et al.*, 2014)。普陀山岛森林月凋落量受风的影响较大, 四种林型的凋落峰值和风速峰值趋势基本一致, 主要集中在5月份、台风干扰较大的4月份以及“灿鸿”台风强烈干扰的7月份和12月份(图1, 图2), 台风极有可能加速了森林的凋落过程。此外, 台风一般在夏季发生, 并且凋落峰值也主要出现在夏季(Sharma *et al.*, 2012), 而本研究中, 7月份台风较大、温度较高、新陈代谢的速度较快、叶片更新速率较快, 故5种林分均在7月份出现的峰值可能与植物自身生理代谢特性有关(图2, 图3),

徐旺明等(2013)在枫香林凋落物研究中发现, 其凋落特征属于单峰型, 主要与凋落节律有关, 峰值出现在枫香落叶期的10月份; 而本研究发现枫香林在4月份出现第一个凋落高峰, 在7月份达到第二个凋落高峰。因此, 枫香林月凋落量受台风的影响可能要大于自身生理生态的影响。马尾松林3个凋落峰值大小依次为: 7月份>12月份>4月份, 其中12月份为马尾松落叶期, 温度较低, 为了减少养分和水分的消耗, 极易发生生理性凋落(原作强等, 2010), 使得凋落量较大。台湾蚊母树林的峰值从大到小依次为7

月份、5月份、12月份(图1), 12月份为凋落期, 5月份可能与物候有关, 由于大多数常绿阔叶林在春夏(3–5月)期间生长旺盛, 萌发新叶, 促使了衰老叶的脱落(郭婧等, 2015), 因此在5月份出现第1个峰值。

3.3 影响森林月凋落量的控制因子

有关森林月凋落量动态的研究已有较多, 并且月凋落动态大多与凋落节律有关, 主要集中发生在秋季和冬季(Sharma *et al.*, 2012; 徐旺明等, 2013; Zhang *et al.*, 2014); 但是, 在区域尺度上, 关于温度、湿度、风速等微气候对不同凋落物组分的影响还很少有报道。凋落物不同组分的凋落量受环境因子的影响而存在差异。

本研究表明, 研究区域森林月凋落量与森林类型无关, 而与微气候因子有关。森林月凋落总量和叶凋落量、果凋落量、碎屑凋落量受到空气温度的正向作用的影响(图3), 叶凋落量月动态与风速月动态变化趋势一致(图1, 图2), 但并未受风速的影响, 而与空气温度有关; 枝凋落量受森林上层风速的影响最大, 随风速的增加而增大, 并且与风速变化相一致(图1, 图2)。普陀山岛地区台风主要在夏季发生, 枝条的凋落与台风密切相关, 在海岛这种伴有台风影响的特殊生境下, 枝条因机械阻力而发生凋落, 尤其是树干上残留的枯死枝(Gosz *et al.*, 1972; Sharma *et al.*, 2012)。

温度越高, 叶片越容易脱落, 这可能与抽枝物候这一现象有关。抽枝物候是指植物在一年的生长过程中, 随着气候的季节性变化而发生规律性变化的现象, 伴随着新枝条发生和伸长的过程, 由于叶片着生在枝条上, 因此抽枝和展叶过程在时间和空间上是相互联系的(Dale, 1982; 夏洋洁等, 2013)。南方常绿阔叶林与北方森林相比较为特殊, 存在二次抽枝情况, 发生在夏末秋初, 并且第二次抽枝时展叶初期温度较高, 抽枝与物种所处的气候环境有关, 所以所有物种展叶速率较快(夏洋洁等, 2013), 叶片更新更快, 而植物叶片的损失发生在展叶初期(Coley & Barone, 1996), 抽枝过程伴随着叶片的大量凋落。此外, 植物处于高温环境下, 光合作用强, 处于生长旺季, 萌发新叶, 叶片更新快, 促使衰老的叶子脱落(郭婧等, 2015)。南方常绿阔叶林虽然生活于湿润环境下, 但是温度较高时, 叶片蒸腾作用较强, 丧失大量水分, 因此为了维持自身生理活动需要的水分, 就通过凋落叶片减少水分丧失, 发生

生理性脱落(Valentini *et al.*, 2008; Ndakara, 2011; Zhang *et al.*, 2014)。

影响不同区域范围内枝凋落的微气候因素存在差异。有关东北林区和湖南森林凋落物的研究发现, 枝的凋落主要与温度和降雨有关(张新平等, 2008; 徐旺明等, 2013); 而Sharma等(2012)对日本岛上亚热带地区的森林凋落量的研究表明, 枝凋落量与空气温度和风速正相关, 与湿度无关, 我们的研究结果(图4B)与此相一致, 可见湿度并不能控制枝的凋落过程。而总凋落量主要由叶构成(徐旺明等, 2013), 碎屑凋落量主要来源于残存的叶片, 因此影响总凋落量和碎屑组分凋落量的控制因子相一致, 均为空气温度。繁殖器官的凋落量主要与树种的繁殖特性和年降水量有关(张新平等, 2008)。本研究中, 繁殖器官花凋落量受到空气湿度负效应的影响(图4), 原因可能是研究区域的花可能对湿度的容忍性强, 较大的湿度促进了繁殖器官的发育, 满足了器官发育对水分的需求, 构建了稳定的器官; 而较低的湿度代表植物处于水分相对缺乏的生境中, 因此不能保证繁殖器官的正常发育, 而发生生理性凋落(Borchert, 1996)。

综上所述: 不同的森林类型对森林凋落量不存在影响, 森林月凋落量随空气温度的增高而增大。影响不同组分的月凋落量的微气候因子存在差异, 叶、果及碎屑凋落量主要受空气温度的影响, 并且随空气温度的增高而增大; 枝凋落量随着森林上层风速的增大而增大, 与温度无关; 花的凋落随空气湿度的增大而减小, 说明森林不同凋落物组分的资源分配受不同环境因子的影响(张新平等, 2008)。然而, 微气候只是有限地调节森林凋落过程, 凋落过程还受到物候和森林主要树种的生物学特性制约(温光远等, 1989; 邹碧等, 2006; 张新平等, 2008)。本文尚未考虑物种类型及深入研究主要树种的生物生理学凋落机制, 亟待进一步的实验探索。

基金项目 国家自然科学基金(31270475和31070383)。

致谢 感谢华东师范大学何东、许谔山、张晴晴、赵延涛、周刘丽、周贵尧等同学在野外收集数据和室内分析中给予的帮助。

参考文献

Berg B, Meentemeyer V (2001). Litter fall in some European

doi: 10.17521/cjpe.2016.0157

- coniferous forests as dependent on climate: A synthesis. *Canadian Journal of Forest Research*, 31, 292–301.
- Borchert R (1996). Phenology and flowering periodicity of neotropical dry forest species: Evidence from herbarium collections. *Journal of Tropical Ecology*, 12, 65–80.
- Brando PM, Nepstad DC, Davidson EA, Trumbore SE, Ray D, Camargo P (2008). Drought effects on litterfall, wood production and belowground carbon cycling in an Amazon forest: Results of a through fall reduction experiment. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 363, 1839–1848.
- Chi Y, Shi HH, Guo Z, Ding DW (2015). Connotation, features and causes of island ecological vulnerability. *Acta Oceanologica Sinica*, 37, 93–105. (in Chinese with English abstract) [池源, 石洪华, 郭振, 丁德文 (2015). 海岛生态脆弱性的内涵、特征及成因探析. 海洋学报, 37, 93–105.]
- Coley PD, Barone JA (1996). Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27, 305–335.
- Dale JE (1982). *The Growth of Leaves*. Edward Arnold Limited, London. 31–41.
- Friend A, Stevens A, Knox R, Cannell M (1997). A process-based, terrestrial biosphere model of ecosystem dynamics (Hybrid v3.0). *Ecological Modelling*, 95, 249–287.
- Gosz JR, Likens GE, Bormann FH (1972). Nutrient content of litterfall on the Hubbard Brook experimental forest, New Hampshire. *Ecology*, 1972, 769–784.
- Gross J (2003). Variance inflation factors. *R News*, 3, 13–15.
- Guo J, Yu LH, Fang X, Xiang WH, Deng XW, Lu X (2015). Litter production and turnover in four types of subtropical forests in China. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 4668–4677. (in Chinese with English abstract) [郭婧, 喻林华, 方晰, 项文化, 邓湘雯, 路翔 (2015). 中亚热带4种森林凋落物量、组成、动态及其周转期. 生态学报, 35, 4668–4677.]
- Hoque MM, Mustafa Kamal AH, Idris MH, Haruna Ahmed O, Rafiqul Hoque ATM, Masum Billah M (2015). Litterfall production in a tropical mangrove of Sarawak, Malaysia. *Zoology and Ecology*, 25, 157–165.
- Legendre P, Oksanen J, ter Braak CJF (2011). Testing the significance of canonical axes in redundancy analysis. *Methods in Ecology and Evolution*, 2, 269–277.
- Lin KC, Hamburg SP, Tang S, Hsia YJ, Lin TC (2011). Typhoon effects on litterfall in a subtropical forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 33, 2184–2192.
- Liski J, Nissinen A, Erhard M, Taskinen O (2003). Climatic effects on litter decomposition from arctic tundra to tropical rainforest. *Global Change Biology*, 9, 575–584.
- Liu CJ, Westman CJ, Berg B, Kutsch W, Wang GZ, Man RZ, Ilvesniemi H (2004). Variation in litterfall-climate relationships between coniferous and broadleaf forests in Eurasia. *Global Ecology and Biogeography*, 13, 105–114.
- Lovett GM, Christenson LM, Groffman PM, Jones CG, Hart JE, Mitchell MJ (2010). Insect defoliation and nitrogen cycling in forests. *Bioscience*, 52, 335–341.
- Ma WJ, Zhao YT, Zhang QQ, Arshad A, Shi QR, Yan ER (2014). C:N:P stoichiometry in forest floor litter of evergreen broad-leaved forests at different successional stages in Tiantong, Zhejiang, eastern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 833–842. (in Chinese with English abstract) [马文济, 赵延涛, 张晴晴, Ali Arshad, 史青茹, 阎恩荣 (2014). 浙江天童常绿阔叶林不同演替阶段地表凋落物的C:N:P化学计量特征. 植物生态学报, 38, 833–842.]
- Ndakara OE (2011). Litterfall and nutrient returns isolated stands of *Persea gratissima* (Avocado pear) in the rainforest zone of southern Nigeria. *Ethiopian Journal of Environmental Studies and Management*, 4, 42–50.
- Ning XB, Xiang WH, Wang GJ, Fang X, Yan WD, Deng XW (2009). Litterfall production and dynamic for twenty years of a successive replanting *Cunninghamia lanceolata* plantation at Huitong, Hunan. *Acta Ecologica Sinica*, 29, 5122–5129. (in Chinese with English abstract) [宁晓波, 项文化, 王光军, 方晰, 闫文德, 邓湘雯 (2009). 湖南会同连作杉木林凋落物量20年动态特征. 生态学报, 29, 5122–5129.]
- Oksanen J, Kindt R, Legendre P, O'Hara B, Stevens MHH, Oksanen MJ, Suggests MASS (2007). The vegan Package. *Community Ecology Package*, 10, 631–637.
- Olena P, Nedret B (2007). Impact of deciduous tree species on litterfall quality, decomposition rates and nutrient circulation in pine stands. *Forest Ecology and Management*, 253, 11–18.
- Qian YF, Yin LT, Hu JF, Zhang C, Yu SQ, Shen YL, Peng DQ (2012). Niche characteristics of main plant species in Putuo Mountain, Zhejiang Province of East China. *Chinese Journal of Ecology*, 31, 561–568. (in Chinese with English abstract) [钱逸凡, 伊力塔, 胡军飞, 张超, 余树全, 沈摇露, 彭东琴 (2012). 普陀山主要植物种生态位特征. 生态学杂志, 31, 561–568.]
- Running SW, Hunt ER Jr. (1993). Generalization of a forest ecosystem process model for other biomes, Biome-BGC, and an application for global-scale models. In: Ehleringer JR, Field C eds. *Scaling Physiological Processes: Leaf to Globe*. Academic Press, San Diego, USA.
- Scherer-Lorenzen M, Bonilla JL, Potvin C (2007). Tree species richness affects litter production and decomposition rates in a tropical biodiversity experiment. *Oikos*, 116, 2108–2124.
- Sharma S, Hoque ATMR, Analuddin K, Hagihara A (2012). Litterfall dynamics in an overcrowded mangrove *Kandelia obovata* (S., L.) Yong stand over five years. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 98, 31–41.

- Thuille A, Schulze ED (2006). Carbon dynamics in successional and afforested spruce stands in Thuringia and the Alps. *Global Change Biology*, 12, 325–342.
- Valentini CMA, Sanches L, de Paula SR, Vourlitis GL, Nogueira JD, Pinto OB, Lobo FD (2008). Soil respiration and aboveground litter dynamics of a tropical transitional forest in northwest Mato Grosso, Brazil. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 113, G00B10. doi: 10.1029/2007JG000619.
- Wang HC, Lin KC, Huang CY (2016). Temporal and spatial patterns of remotely sensed litterfall in tropical and subtropical forests of Taiwan. *Journal of Geophysical Research Biogeosciences*, 121, 509–522.
- Wen YG, Wei BE, Li JJ (1989). A study on the litter production and dynamics of subtropical forest. *Scientia Silvae Sinicae*, 25, 542–547. (in Chinese with English abstract) [温远光, 韦炳二, 黎洁娟 (1989). 亚热带森林凋落物产量及动态的研究. 林业科学, 25, 542–548.]
- Weng H, Li ZA, Tu MZ, Yao WH (1993). The production and nutrient contents of litter in forests of Dinghushan mountain. *Acta Phytoecologica Sinica*, 17, 299–304. (in Chinese with English abstract) [翁轰, 李志安, 屠梦照, 姚文华 (1993). 鼎湖山森林凋落物量及营养元素含量研究. 植物生态学报, 17, 299–304.]
- Xia YJ, Tang JQ, Zhang GF, Huang C, Meng FQ, Sun SC (2013). First and second sets of shoots in five evergreen woody species from Tiantong National Forest Park of Zhejiang, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 220–229. (in Chinese with English abstract) [夏洋洁, 唐坚强, 张光富, 黄超, 蒙凤群, 孙书存 (2013). 浙江天童国家森林公园5种常绿阔叶植物的一次和二次抽枝进程. 植物生态学报, 37, 220–229.]
- Xu WM, Yan WD, Li JB, Zhao J, Wang GJ (2013). Amount and dynamic characteristics of litterfall in four forest types in subtropical China. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 7570–7575. (in Chinese with English abstract) [徐旺明, 闫文德, 李洁冰, 赵晶, 王光军 (2013). 亚热带4种森林凋落物量及其动态特征. 生态学报, 33, 7570–7575.]
- Xu XN, Hirata E, Shibata H (2004). Effect of typhoon disturbance on fine litterfall and related nutrient input in a subtropical forest on Okinawa Island, Japan. *Basic and Applied Ecology*, 5, 271–282.
- Yan ER, Wang XH, Zhou W (2008). Characteristics of litterfall in relation to soil nutrients in mature and degraded evergreen broad-leaved forests of Tiantong, east China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 1–12. (in Chinese with English abstract) [阎恩荣, 王希华, 周武 (2008). 天童常绿阔叶林不同退化群落的凋落物特征及与土壤养分动态的关系. 植物生态学报, 32, 1–12.]
- Yuan ZQ, Li BH, Bai XJ, Lin F, Shi S, Ye J, Wang XG, Hao ZQ (2010). Composition and seasonal dynamics of litterfalls 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.]
- Zhang HC, Yuan WP, Dong WJ, Liu SG (2014). Seasonal patterns of litterfall in forest ecosystem worldwide. *Ecological Complexity*, 20, 240–247.
- Zhang QQ, Zhou LL, Zhao YT, Xu MS, Yan ER (2016). Litter dynamics of plants in a successional series of evergreen broad-leaved forests in Tiantong region, Zhejiang Province. *Chinese Journal of Ecology*, 35, 290–299. (in Chinese with English abstract) [张晴晴, 周刘丽, 赵延涛, 许洛山, 阎恩荣 (2016). 浙江天童常绿阔叶林演替系列植物叶片的凋落节律. 生态学杂志, 35, 290–299.]
- Zhang XP, Wang XP, Zhu B, Zong ZJ, Peng CH, Fang JY (2008). Litterfall production in relation to environmental factors in northeast China's forests. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 1031–1040. (in Chinese with English abstract) [张新平, 王襄平, 朱彪, 宗占江, 彭长辉, 方精云 (2008). 我国东北主要森林类型的凋落物产量及其影响因素. 植物生态学报, 32, 1031–1040.]
- Zhao CL, Ou DY, Hu JF, Zhou WP, Zhao Y (2009). Resource evaluation and protection countermeasure of ancient and famous trees in Putuo Mountain. *Journal of Zhejiang Ocean University (Natural Science)*, 28, 200–204. (in Chinese with English abstract) [赵慈良, 欧丹燕, 胡军飞, 周伟平, 赵颖 (2009). 普陀山古树名木资源评价与保护对策. 浙江海洋学院学报: 自然科学版, 28, 200–204.]
- Zheng Z, Li YR, Liu HM, Feng ZL, Gan JM, Kong WJ (2005). Litterfall of tropical rainforests at different altitudes, Xishuangbanna, Southwest China. *Acta Phytoecologica Sinica*, 29, 884–893. (in Chinese with English abstract) [郑征, 李佑荣, 刘宏茂, 冯志立, 甘建民, 孔维静 (2005). 西双版纳不同海拔热带雨林凋落量变化研究. 植物生态学报, 29, 884–893.]
- Zou B, Li ZA, Ding YZ, Tan WN (2006). Litterfall of common plantations in south subtropical China. *Acta Ecologica Sinica*, 26, 715–721. (in Chinese with English abstract) [邹碧, 李志安, 丁永祯, 谭万能 (2006). 南亚热带4种人工林凋落物动态特征. 生态学报, 26, 715–721.]

特邀编委: 代力民 责任编辑: 王 葳



植物生态学报官网



微信订阅号
期刊及学科
相关信息发布



微信服务号
稿件状态查询
全文检索浏览