

DOI:10.11913/PSJ.2095-0837.2019.50593

石佳竹, 许涵, 林明献, 李意德. 海南尖峰岭热带山地雨林凋落物产量及其动态[J]. 植物科学学报, 2019, 37(5): 593-601

Shi JZ, Xu H, Lin MX, Li YD. Dynamics of litterfall production in the tropical mountain rainforest of Jianfengling, Hainan Island, China[J].

Plant Science Journal, 2019, 37(5): 593-601

# 海南尖峰岭热带山地雨林凋落物产量及其动态

石佳竹<sup>1</sup>, 许涵<sup>1\*</sup>, 林明献<sup>2</sup>, 李意德<sup>1</sup>

(1. 中国林业科学研究院热带林业研究所, 广州 510520; 2. 中国林业科学研究院

热带林业研究所试验站, 海南乐东 572542)

**摘要:** 热带山地雨林是海南尖峰岭地区面积最大的植被类型, 是陆地生态系统重要的组成部分, 研究海南尖峰岭热带山地雨林凋落物产量的长期动态变化规律及其影响因素, 有助于了解未来气候环境变化背景下热带森林的响应规律。本研究采用尼龙网收集框法于2013–2017年对尖峰岭60 hm<sup>2</sup>大样地内132个样方的凋落物产量进行为期5年的连续定位观测, 测定枝、叶、杂物(含花、果和枝叶碎片)的组分产量, 探讨其与气候因子的相关关系。研究结果显示: 尖峰岭热带山地雨林年凋落物总产量为617.5~1084.7 g/m<sup>2</sup>, 年均768.6 g/m<sup>2</sup>, 各组分凋落物平均产量由大到小为: 叶 > 枝 > 杂物, 其值分别为507.9、163.4、97.3 g/m<sup>2</sup>, 凋落叶产量占66.1%, 为优势组分; 凋落物总产量的季节变化为不规则型, 出现3次峰值, 各组分凋落物产量季节变化呈双峰型, 峰值月存在差异; 春季、秋季和冬季以叶凋落为主, 夏季以枝凋落为主; 凋落物总产量及各组分产量受不同气象因子的影响, 凋落枝产量与各气象因子均无显著相关, 凋落叶产量与月极小气温和平均气温显著相关, 凋落杂物产量与日最高气温显著相关, 凋落物总产量与平均气温显著相关。研究结果表明海南热带森林凋落物产量一年间呈现3次峰值, 其动态变化是受多种气象因素特别是受极端气候因子的影响, 这对于了解未来气候环境变化背景下热带森林的响应规律具有重要参考价值。

**关键词:** 植被类型; 陆地生态系统; 季节变化; 气象因子

**中图分类号:** Q948; S718.5

**文献标识码:** A

**文章编号:** 2095-0837(2019)05-0593-09

## Dynamics of litterfall production in the tropical mountain rainforest of Jianfengling, Hainan Island, China

Shi Jia-Zhu<sup>1</sup>, Xu Han<sup>1\*</sup>, Lin Ming-Xian<sup>2</sup>, Li Yi-De<sup>1</sup>

(1. Research Institute of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Guangzhou 510520, China; 2. Experimental Station of Research Institute of Tropical Forestry Chinese Academy of Forestry, Ledong, Hainan 572542, China)

**Abstract:** Tropical mountain rainforest is the dominant vegetation type in Jianfengling, Hainan Island, and is an important part of the terrestrial forest ecosystem. Analysis of the long-term dynamics and influencing factors of litterfall production in Jianfengling could improve our understanding of how tropical forests respond to future climate and environmental changes. Based on a 60 hm<sup>2</sup> plot in the tropical mountain rainforest of Jianfengling, we continuously monitored litterfall production using 132 nylon mesh sampling traps from 2013 to 2017. All litterfall products were classified into leaves, branches, and debris to determine the seasonal dynamics and correlation between production and meteorological factors. Results showed that

收稿日期: 2019-02-25, 退修日期: 2019-04-10。

基金项目: 中国林业科学研究院中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金(CAFYBB2017ZE001); 国家自然科学基金项目(31670628); 尖峰岭国家级森林生态站运行费(2017)。

This work was supported by grants from the National Non-profit Institute Research Grant of CAF (CAFYBB2017ZE001), National Natural Science Foundation of China (31670628), and National Forest Ecological Station Operation Fee of Jianfengling (2017)。

作者简介: 石佳竹(1994–), 女, 硕士研究生, 研究方向为生物多样性(E-mail: rlshijz@163.com)。

\* 通讯作者(Author for correspondence): 许涵(1981–), 男, 研究员, 研究方向为生物多样性、群落生态学和植物分类学(E-mail: ywfj@163.com)。

annual litter production ranged from 617.5 to 1084.7 g/m<sup>2</sup>, with an average production of 768.6 g/m<sup>2</sup> per year. Average production of the litterfall products ranked leaves > branches > debris, with 507.9 g/m<sup>2</sup>, 163.4 g/m<sup>2</sup>, and 97.3 g/m<sup>2</sup> per year, respectively. Leaf litterfall was the dominant component, contributing 66.1% to total litterfall. The seasonal variation pattern of total production was irregular and showed three peaks, whereas litterfall production for each component showed two peaks, although the peak months differed. Total and component litterfall production were influenced by different meteorological factors. Branch litterfall had no significant relationship with any meteorological factor, whereas leaf litterfall was correlated with monthly minimum temperature and average temperature, debris litterfall was correlated with daily maximum temperature, and total litterfall was correlated with average temperature. Therefore, we identified three seasonal peaks in total litter production and determined that the dynamic changes in forest litterfall were influenced by various meteorological factors, especially extreme climate factors.

**Key words:** Vegetation type; Terrestrial ecosystem; Seasonal variation; Meteorological factors

森林凋落物是森林植物在其生长发育过程中新陈代谢的产物,在森林生态系统养分循环中发挥着重要的作用<sup>[1]</sup>。凋落物是森林生态系统的一种重要结构和功能单元,是土壤肥力长期维持的基础和林地有机质的主要贮藏场所,能够促进物质循环和能量流动,具有不可替代的生态功能<sup>[2-4]</sup>。森林植物吸收的养分中,大部分矿质元素以及绝大部分氮和磷均来源于凋落物的分解以及养分的再循环过程<sup>[5]</sup>。森林凋落物产量是指森林生态系统中单位时间和单位面积上的凋落物总量<sup>[6-8]</sup>,凋落物产量是研究凋落物的重要组成部分,是森林状况的主要指标<sup>[9]</sup>。研究各组分凋落物产量,对于了解森林生态系统物质循环和能量流动很有必要。

对凋落物产量与养分循环的研究是目前凋落物产量研究的热点之一。例如,前人通过研究凋落物与土壤养分的空间格局来揭示凋落物沉积与土壤养分空间异质性的关系<sup>[10]</sup>;通过研究凋落物产量的季节动态与养分输入关联来揭示森林养分输入模式的驱动因子<sup>[11]</sup>;研究不同森林类型的凋落物和细根产量来确定地上和地下产量之间的关系<sup>[12]</sup>。国内对森林凋落物产量及其影响因子的研究已有很多报道,如对不同森林类型<sup>[13, 14]</sup>及不同气候带<sup>[15]</sup>凋落物产量的影响因子研究。凋落物产量存在明显的林分、地域和季节差异。在林分差异方面,由于森林类型、结构等条件的不同,森林凋落物的组成和数量也有很大差异,表现出不同的林分特征<sup>[16]</sup>,如郭婧等<sup>[17]</sup>对中亚热带凋落物的研究发现,随着林分树种多样性增加,优势树种的凋落物产量对其

林分凋落物产量的贡献减小。不同地域凋落物产量之间存在明显差异,凋落物产量的总体趋势为:亚热带森林>暖温带森林>温带森林>寒温带森林<sup>[15]</sup>,这种差异主要是由不同气候带的水热差异所引起。从季节变化上看,凋落物产量主要有单峰型、双峰型、不规则型 3 种形态<sup>[7, 18]</sup>。近年来,在全球环境变化的背景下,气候变暖、环境污染和生境破碎化对凋落物的影响成为凋落物研究的热点,森林凋落物的产量和季节变化格局是否会随着全球变暖、高温干旱的频繁发生而发生变化?因此,探讨气候因子对凋落物产量的影响非常必要,而且这对于掌握凋落物的动态变化和森林物质与能量的循环也非常重要,但目前对同一森林类型开展多样点连续多年的定位监测研究还少有报道。

尖峰岭热带山地雨林是我国保存较完整的大型热带原始森林之一<sup>[19]</sup>,其林区内 60 hm<sup>2</sup> 森林动态监测样地是美国史密森热带研究所(Smithsonian Tropical Research Institute)热带森林研究中心(Center for Tropical Forest Science, CTFS)森林动态监测大样地中已经建立的单个面积最大、单次监测植株数量最多的样地<sup>[20]</sup>,该样地对于了解尖峰岭热带山地雨林生物多样性、物种组成及空间分布格局以及气候环境变化对热带山地雨林的长期影响具有重要意义。前人对该区域森林凋落物与土壤呼吸、土壤水文以及凋落物持水特性等方面已开展了多年研究,但以尖峰岭热带山地雨林 60 hm<sup>2</sup> 动态监测样地为平台进行长期凋落物的定点观测方面的研究还很少。本研究采用收集框法,对尖峰岭热带山地雨

林 60 hm<sup>2</sup> 大样地内 132 个样方的凋落物产量进行长达 5 年的定位观测,分析尖峰岭热带山地雨林凋落物产量的特征及其与气候因子之间的相互关系,以期揭示气候引起凋落物产量变化的驱动机制,丰富该区域生态系统森林碳贮量及养分循环等方面的基础数据,为深入了解凋落物产量在全球变暖背景下的变化规律及其对植物群落的影响提供科学依据。

## 1 研究方法

### 1.1 研究地概况

尖峰岭地处海南岛西南部(18°20′~18°57′N、108°41′~109°12′E),东、南均与乐东黎族自治县相邻,北与东方市接壤,总面积约 640 km<sup>2</sup>,林区内的热带山地雨林是我国保存较完整的大型热带原始森林之一<sup>[19]</sup>。尖峰岭处于低纬度热带岛屿季风气候区,具有明显的干湿季节,年均温 24.5℃,最冷月平均气温 19.4℃,最热月平均气温 27.3℃,年均降雨量 2449.0 mm<sup>[21, 22]</sup>。该地区地带性植被类型为热带常绿季雨林,以龙脑香科(Dipterocarpaceae)植物青梅(*Vatica mangachapoi* Blanco)占优势,而热带山地雨林是该区分布面积最大、发育最完善的植被类型<sup>[19, 22-24]</sup>。尖峰岭地区植物区系以热带成分占优势,共有 136 属,占总属数的 88.3%<sup>[20]</sup>,但尖峰岭热带山地雨林并不是典型的热带雨林,而属于由热带雨林向亚热带、暖温带雨林过渡的类型<sup>[25]</sup>。

### 1.2 样地设置及调查

尖峰岭大样地按照美国史密森热带森林研究中心的调查技术规范<sup>[26]</sup>设置。整个样地共 60 hm<sup>2</sup> (1000 m × 600 m),包含 1500 个样方(20 m × 20 m),用全站仪测定每个样方的坐标位置并用水泥桩固定。

在尖峰岭大样地内,兼顾主要树种、结构、密度、坡向和坡位等,按照随机加局部控制的原则<sup>[27]</sup>,共布设 132 个样点(图 1),每个样点放置一个面积为 0.5 m<sup>2</sup> (70.7 cm × 70.7 cm)的尼龙网收集框,收集框距离地面的高度为 1 m。于 2013 年 3 月-2017 年 10 月,每月月末收集 1 次凋落物。收集的凋落物分别装袋,做好标记,带回实验室,按枝、叶和杂物(含枝叶以外的其他所有花果和未能分离的枝叶细小碎片)进行分类,置于烘箱 65℃ 烘干 48 h 以上至恒重,然后称重。

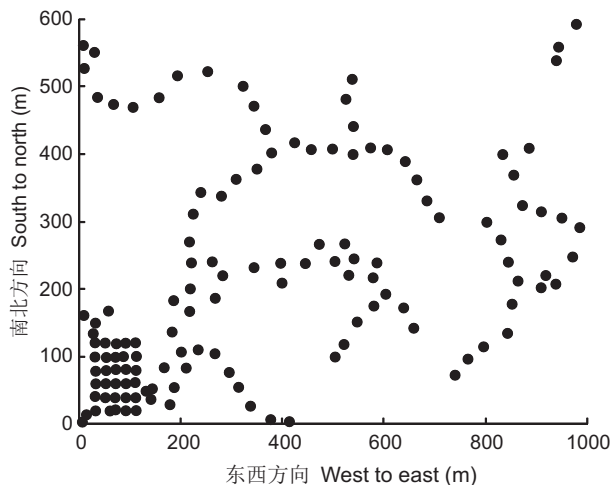


图 1 132 个凋落物框的位置

Fig. 1 Location of 132 litterfall traps

气象数据(平均降水量、1 h 降水量极大值、日最高气温、日最低气温、月极大气温、月极小气温、平均气温)由距离大样地约 4 km 的尖峰岭林区天池自动气象站(即森林气候自动观测仪)收集,提取有效数据。本研究采用 2013 年 3 月-2017 年 10 月共 53 个月的数据进行研究。

尖峰岭近 5 年平均气温在 15℃ 以上,6 月平均气温最高,12 月平均气温最低,8 月降水量最大,2 月降水量最小(图 2)。

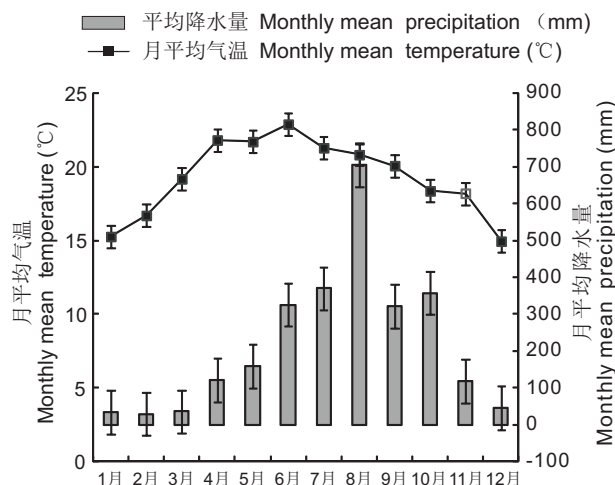


图 2 尖峰岭 2013-2017 年月平均气温和月平均降水量

Fig. 2 Monthly mean temperature and precipitation in Jianfengling from 2013-2017

### 1.3 数据统计与分析

采用 Excel 2007 进行数据统计分析,比较不同组分凋落物产量的差异。采用 R 3.0.2 软件对凋落物产量与各气象因子间的相关性及显著性进行分析,用多元逐步回归分析法评价 7 种气象因子对各

组分凋落物产量影响的显著程度，在多元回归模型中最终仅保留  $P < 0.05$  的气象因子。

2 结果与分析

2.1 尖峰岭热带山地雨林凋落物产量及组成

2013–2017 年尖峰岭热带山地雨林凋落物年总产量分别为 1084.7、617.5、633、882.6、719.9 g/m<sup>2</sup> (表 1)。2013 年 11 月由于受台风“飞燕”袭击，降雨强度大、风速快，产生了大量非生理性枯枝落叶，台风发生当月的凋落物产量占全年总量的 34.3%，因此 2013 年凋落物的年总产量明显高于其他年份。5 年凋落物平均产量为 768.6 g/m<sup>2</sup>。

尖峰岭热带山地雨林凋落物以枝、叶为主，凋落物年总产量直接受枝、叶凋落物产量的影响，其中凋落叶为凋落物的优势组分，占凋落物总产量的 66.1%，在各组分中所占比重最大；其次是凋落枝，占 21.3%；杂物所占比例最小，为 12.6%。5 年间，各组分凋落物产量所占比重也出现轻微差别，2014 年和 2015 年凋落杂物产量所占比重大于

凋落枝产量(表 1)。

2.2 尖峰岭热带山地雨林凋落物的季节动态

凋落物产量的季节变化呈不规则趋势，凋落物总产量 3 次峰值分别出现在 4 月、7 月和 11 月，峰值依次为 527.2、375.3、48.1 g/m<sup>2</sup> (图 3)。各组分凋落物产量每年出现 2 次峰值，凋落叶及凋落杂物 2 次峰值的时间相同，分别为 4 月和 11 月；凋落枝的 2 次峰值时间分别为 8 月和 11 月。凋落物总产量和凋落枝产量最高峰值均为 11 月，分别占其全年产量的 15.3%和 33.8%。另外，11 月出现最高峰后，凋落物总产量在 12 月出现低谷。凋落叶和凋落杂物产量最高峰值为 4 月，分别占其全年产量的 17.6%和 14.7%。

各个季节凋落物各组分含量不尽相同，春季表现为叶 > 杂物 > 枝，其值分别为 201.3、34.7、8.8 g/m<sup>2</sup>；夏季表现为枝 > 叶 > 杂物，其值分别为 123.3、65.2、27 g/m<sup>2</sup>；秋季表现为叶 > 枝 > 杂物，其值分别为 112.4、84.2、23.4 g/m<sup>2</sup>；冬季表现为叶 > 杂物 > 枝，其值分别为 70.9、12.2、5.2 g/m<sup>2</sup> (表 2)。尖峰岭热带山地雨林春季、秋季

表 1 尖峰岭热带山地雨林凋落物产量及组成  
Table 1 Production and components of litterfall in tropical mountain rainforest of Jianfengling

凋落物组分 Litterfall composition	2013a		2014a		2015a		2016a		2017a		平均 Mean	
	产量 Prod. (g/m <sup>2</sup> )	比例 Pct. (%)	产量 Prod. (g/m <sup>2</sup> )	比例 Pct. (%)	产量 Prod. (g/m <sup>2</sup> )	比例 Pct. (%)	产量 Prod. (g/m <sup>2</sup> )	比例 Pct. (%)	产量 Prod. (g/m <sup>2</sup> )	比例 Pct. (%)	产量 Prod. (g/m <sup>2</sup> )	比例 Pct. (%)
枝 Branches	337.7 ± 65	31.1	66.9 ± 9.6	10.8	60.3 ± 5.6	9.5	258.3 ± 34.4	29.3	107.3 ± 15.3	14.9	163.4 ± 16.4	21.3
叶 Leaves	656.3 ± 38.8	60.5	463.1 ± 17.7	75	477.1 ± 25.6	75.4	504.8 ± 25.9	57.2	508.9 ± 121.6	70.7	507.9 ± 19.5	66.1
杂物 Debris	90.7 ± 6.4	8.4	87.5 ± 4.9	14.2	95.6 ± 3.8	15.1	119.5 ± 5.70	13.5	103.7 ± 4.0	14.4	97.3 ± 3.2	12.6
总重 Total Production	1084.7 ± 102.7	100	617.5 ± 26.1	100	633.0 ± 31.7	100	882.6 ± 52.8	100	719.9 ± 33.3	100	768.6 ± 28.5	100

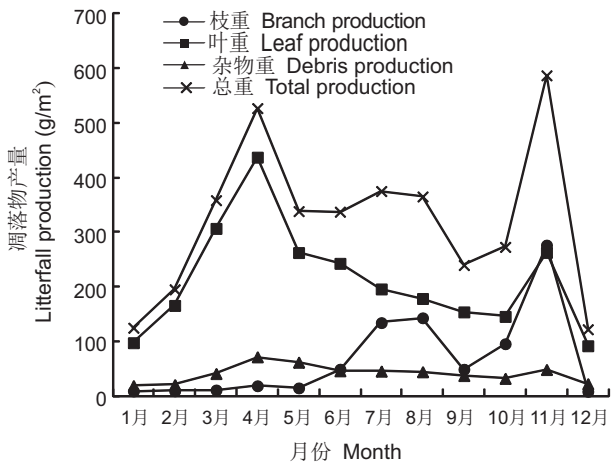


图 3 凋落物产量月动态  
Fig. 3 Monthly dynamics of litterfall production

和冬季以叶凋落为主，夏季以枝凋落为主。

2.3 尖峰岭凋落物产量与气象因子的相关性分析

凋落物产量的季节动态与气象因素紧密相关，各组分凋落物产量受多种气象因子的共同影响。将各组分凋落物产量与气象因子进行多元回归分析，结果显示(表 3)，7 个气象因子中有 3 个气象因子(日最高气温、月极小气温、平均气温)和各组分凋落物产量显著关联，而其他 4 个气象因子未包含在最终的凋落物产量和气象因子的回归模型中，其中凋落枝产量与各气象因子均无显著相关，凋落叶产量与月极小气温和平均气温显著相关，凋落杂物产量与日最高气温显著相关，凋落物总产量与平均气温显著相关(表 3)。



表 2 各组分凋落物产量季节变化  
Table 2 Seasonal dynamics of litterfall production

凋落物组分 Litterfall composition	产量 Production (g/m <sup>2</sup> )			
	春季(3 – 5月) Spring	夏季(6 – 8月) Summer	秋季(9 – 11月) Autumn	冬季(12 – 2月) Winter
枝 Branches	8.8 ± 0.8	65.2 ± 10.4	84.2 ± 24	5.2 ± 0.1
叶 Leaves	201.3 ± 18.2	123.3 ± 6.6	112.4 ± 13.1	70.9 ± 8.2
杂物 Debris	34.7 ± 3.1	27 ± 6.6	23.4 ± 1.7	12.2 ± 0.4
总重 Total production	244.8 ± 20.8	215.5 ± 8.9	220 ± 38.4	88.3 ± 8.3

表 3 凋落物各组分与气候因子的多元回归参数  
Table 3 Multiple regression coefficients for litterfall production against meteorological factors

气象因子 Meteorological factors	叶重 Leaf production		杂重 Debris production		总重 Total production	
	估计值 ± 标准误 Est. value ± SE	t 值 t-value	估计值 ± 标准误 Est. value ± SE	t 值 t-value	估计值 ± 标准误 Est. value ± SE	t 值 t-value
截距 Intercept	199.0 ± 52.1	–3.8	–16.7 ± 5.3	–3.2	–60.6 ± 53.5	–1.1
日最高气温 Daily maximum temperature	–	–	1.0 ± 0.2	4.7	–	–
月极小气温 Monthly minimum temperature	–8.9 ± 2.7	–3.3	–	–	–	–
平均气温 Average temperature	18.4 ± 4.3	4.3	–	–	6.5 ± 2.8	2.4

注：表中只列出在  $P < 0.05$  水平上显著的变量，不显著的变量和截距没有列出。  
Note: Only significant variables at  $P < 0.05$  level are listed; non-significant variables and intercepts are not listed.

3 讨论

3.1 尖峰岭热带山地雨林年凋落物产量及组成

森林凋落物是森林生态系统生物量的重要组成部分，反映了森林生态系统的功能，其凋落物产量受地带性、气候条件、植被类型、森林结构以及林木生理特征等一系列因素的影响<sup>[28]</sup>。本研究中央峰岭热带山地雨林凋落物总产量平均值为 768.6 g/m<sup>2</sup>，这与郭婧等<sup>[17]</sup>、王梦君等<sup>[29]</sup>分别对中亚热带 4 种森林(南酸枣落叶阔叶林 794.6 g/m<sup>2</sup>和不同恢复阶段的西南季风常绿阔叶林(813.3 ~ 879.8 g/m<sup>2</sup>)凋落物产量的研究结果相似，而与范春楠等<sup>[30]</sup>、陈元等<sup>[31]</sup>分别对磨盘山天然次生林(304 g/m<sup>2</sup>)及黔西北喀斯特山区原生林(532 g/m<sup>2</sup>)凋落物产量的研究有较大差异，说明不同地域间凋落物产量的差异显著，这可能是由于不同地域间水热差异所引起的，磨盘山和黔西北喀斯特山区年平均温度和年均降水量显著低于尖峰岭地区，低温和低降水量导致植物器官生长缓慢，凋落物产量也较小。

凋落物主要由叶、枝和杂物(花、果以及枝叶的碎片)组成，由于各器官生长发育规律及生长周期不同，导致各组分凋落物产量在不同时期也存在

差异。本研究中由于 2013 年受台风“飞燕”的影响，尖峰岭热带山地雨林中一些高大、枝繁叶茂的乔木在风吹雨打的作用下，产生了较多的枯枝落叶，故 2013 年凋落物产量明显高于其他年份。强台风能够显著增加凋落物产量，且年凋落物产量与台风的频度和强度呈显著正相关<sup>[32]</sup>，受台风“飞燕”影响，尖峰岭地区台风发生当月的凋落枝产量占全年总量的 34.3%，这说明台风干扰对凋落枝产量的影响要远高于凋落叶，这与王樟华等<sup>[33]</sup>的研究结果一致，即不同组分对台风干扰的敏感程度不一致，凋落枝产量受台风影响最为显著；尖峰岭热带山地雨林 2013 – 2017 年 5 年凋落物各组分平均产量由大到小依次为：叶 > 枝 > 杂物，其值分别为 507.9、163.4、97.3 g/m<sup>2</sup>，叶凋落物占 66.1%，为优势组分。研究表明，森林凋落物年产量各组分构成比例存在差异，凋落叶是尖峰岭热带山地雨林植物群落凋落物的主要成分，这与全球范围内凋落物产量组成相一致<sup>[34]</sup>。总体来看，凋落叶不论是在不同林分内还是在不同地域间，其产量所占比例最高，远远大于其他组分。

3.2 尖峰岭热带山地雨林凋落物的凋落节律

凋落物产量受多种因素的影响，如温度、水分、树种组成、二氧化碳浓度和植物的营养状况

等<sup>[35, 36]</sup>, 森林凋落物各组分产量主要有单峰型、双峰型和多峰型 3 种季节动态变化模式<sup>[7, 18]</sup>。有研究表明, 凋落物的季节性变化并不依赖于一年的降水量或土壤类型<sup>[37]</sup>。

本研究中凋落叶产量占凋落物总产量的 66.1%, 所占比例最高, 表明凋落叶是尖峰岭热带山地雨林凋落物的优势组分。凋落叶、凋落杂物与凋落物总产量的峰值月基本一致, 季节性变化比较明显, 这是由于叶片、杂物的凋落受植物自身器官的生理特性及季节性变化的影响。凋落物产量的季节变化呈不规则型, 这与杉木人工林不同年龄序列的凋落物数量动态的变化模式一致<sup>[38]</sup>, 但与福建九龙江凋落物组成及季节动态出现的双峰型不同<sup>[39]</sup>, 这可能是由于不同的年份气候以及林分组成存在差异造成的。除 2013 年 11 月受台风“飞燕”影响导致研究区域 11 月各组分凋落物产量急剧增加外, 其他年份凋落物月动态基本一致, 每年在 3–4 月和 6–8 月出现 2 次高峰期, 在尖峰岭地区这 2 个时期分别受干旱和台风雨的影响。处于干旱环境下的植物, 由于水分相对缺乏, 植物器官不能正常发育, 因而发生生理性凋落<sup>[40]</sup>。就尖峰岭热带山地雨林而言, 春季、秋季和冬季以叶凋落为主, 夏季以枝凋落为主, 这是由于尖峰岭地区夏季台风频发, 枝条的凋落与台风密切相关, 枝条在外力作用下发生非正常凋落, 在林地产生大量的断枝和倒木, 其中树枝、树干的比例显著增大<sup>[41–43]</sup>。

### 3.3 尖峰岭热带山地雨林凋落物与气象因子的关系

凋落物产量是森林生态系统生产力的体现, 受制于生物与非生物因素的综合作用<sup>[44]</sup>。森林植物各器官凋落的时间和产量, 主要取决于林分所处的气候条件以及组成树种的生物学特性<sup>[45]</sup>。本研究发现, 凋落物产量的主要影响因子是气温, 包括日最高气温、月极小气温和平均气温。然而, 不同凋落物组分受气温的影响程度也不同。叶、枝、杂物(花、果和枝叶的碎片)作为植物器官, 他们的凋落受树木本身的生物学特性影响。因此, 叶、枝和杂物的年凋落产量必然与气温密切相关。

森林凋落物产量大小及其动态变化受多种因素影响, 是多因素共同作用的结果<sup>[25]</sup>。温度是气象要素的重要组成部分, 它直接反映了当地的物候特征。大量研究表明, 平均气温、最高气温、最低气温对森林凋落物产量的影响显著<sup>[46]</sup>。结合凋落物

各组分产量与气象因子的多元回归分析发现, 凋落物总产量及各组分产量受不同气象因子的影响, 凋落物总产量及各组分产量与降水量均无显著相关, 说明在降水较多的热带岛屿季风气候区, 充足的水分已经能够满足植物体各部分器官的需求, 气温成为凋落物产量的主要限制因子, 这与 Liu 等<sup>[47]</sup>的研究结果一致, 即: 在相对湿润的环境下, 凋落物不受水分的限制, 而温度是干旱缺水环境的主要影响因子。除枝凋落物外, 其他组分均受气温尤其是极端气温(日最高气温和月极小气温)的影响, 说明极端气温因子的影响是凋落物形成的重要原因。尖峰岭地区杂物的凋落受日最高气温的影响, 这可能是因为尖峰岭地处热带山地雨林, 雨热同季的气候变化有利于花果及其他林木残体碎屑脱落, 温度越高越容易脱落, Williams-Linera 等<sup>[48]</sup>也认为, 一些热带树种的凋落量与最高气温显著相关。而极端最低气温(月极小气温)与凋落叶产量显著相关, 在极端低温环境下, 植物叶片正常的新陈代谢及生长受到限制, 因而发生非正常凋落产生大量新鲜凋落物<sup>[37]</sup>。

## 4 结论

尖峰岭热带山地雨林植被凋落以枝、叶为主, 凋落物年总产量直接受枝、叶凋落物产量的影响, 其中凋落叶为凋落物的优势组分, 凋落物产量一年间呈现 3 次峰值, 春季、秋季和冬季以叶凋落为主, 夏季以枝凋落为主, 其森林生态系统凋落物产量动态变化主要受极端气温的影响, 此外, 台风干扰对尖峰岭地区凋落物产量也有很大影响。尖峰岭热带山地雨林凋落物产量容易受到外界其他因素的干扰, 如极端天气干扰, 后期可开展相关研究了解凋落物对极端天气的响应机制。

## 参考文献:

- [1] 郭剑芬, 杨玉盛, 陈光水, 林鹏, 谢锦升. 森林凋落物分解研究进展[J]. 林业科学, 2006, 42(4): 93–100.  
Guo JF, Yang YS, Chen GS, Lin P, Xie JS. A review on litter decomposition in forest ecosystem[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2006, 42(4): 93–100.
- [2] Lindsay EA, French K. Litterfall and nitrogen cycling following invasion by *Chrysanthemoides monilifera* ssp. *rotundata* in coastal Australia[J]. *J Appl Ecol*, 2010, 42(3): 556–566.
- [3] Dorrepaal E. Are plant growth-form-based classifications

- useful in predicting northern ecosystem carbon cycling feedbacks to climate change? [J]. *J Ecol*, 2007, 95(6): 1167–1180.
- [4] Didham RK. Altered leaf-litter decomposition rates in tropical forest fragments[J]. *Oecologia*, 1998, 116(3): 397–406.
- [5] Chapin FS, Matson PA, Mooney HA. Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology[M]. Berlin: Springer, 2011.
- [6] Running SW, Raymond Hunt. 8-Generalization of a forest ecosystem process model for other biomes, BIOME-BGC, and an application for global-scale models [J]. *Physiol Ecol*, 1993: 141–158.
- [7] Friend AD, Stevens AK, Knox RG, Cannell MGR. A process-based, terrestrial biosphere model of ecosystem dynamics (Hybrid v3. 0)[J]. *Ecol Model*, 1997, 95(2–3): 249–287.
- [8] Wang HC, Lin KC, Huang CY. Temporal and spatial patterns of remotely sensed litterfall in tropical and subtropical forests of Taiwan[J]. *J Geophys Res-Biogeophys*, 2016, 121(2): 509–522.
- [9] 刘璐, 赵常明, 徐文婷, 申国珍, 谢宗强. 神农架常绿落叶阔叶混交林凋落物动态及影响因素[J]. 植物生态学报, 2018(6): 619–628.
- Liu L, Zhao CM, Xu WT, Shen GZ, Xie ZQ. Litter dynamics of evergreen deciduous broad-leaved mixed forests and its influential factors in Shennongjia, China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2018(6): 619–628.
- [10] Uriarte M, Turner BL, Thompson J, Zimmerman JK. Linking spatial patterns of leaf litterfall and soil nutrients in a tropical forest: a neighborhood approach[J]. *Ecol Appl*, 2016, 25(7): 2022–2034.
- [11] Paudel E, Dossa GGO, Xu JC, Harrison RD. Litterfall and nutrient return along a disturbance gradient in a tropical montane forest[J]. *Forest Ecol Manag*, 2015, 353: 97–106.
- [12] An JY, Park BB, Chun JH, Osawa A. Litterfall production and fine root dynamics in cool-temperate forests[J]. *PLoS One*, 2017, 12(6): 1–16.
- [13] 万春红, 陶楚, 杨小波, 黄瑾, 冯丹丹, 杨琦, 等. 海南岛不同森林类型凋落物产量及其影响因素[J]. 热带生物学报, 2014, 5(2): 153–161.
- Wan CH, Tao C, Yang XB, Huang J, Feng DD, Yang Q, et al. Litter production of different types of forests in Hainan and its impact factors[J]. *Journal of Tropical Biology*, 2014, 5(2): 153–161.
- [14] 魏强, 凌雷, 王多锋, 柴春山, 陶继新, 张广忠, 等. 甘肃兴隆山主要森林类型凋落物累积量及其影响因子[J]. 林业科学研究, 2015, 28(6): 818–825.
- Wei Q, Lin L, Wang DF, Chai CS, Tao JX, Zhang GZ, et al. Litter accumulation and its impact factor of three main forest communities in Xinglong Mountain, Gansu Province [J]. *Forest Research*, 2015, 28(6): 818–825.
- [15] 王健健, 王永吉, 来利明, 赵学春, 王飞, 申国珍, 等. 我国中东部不同气候带成熟林凋落物生产和分解及其与环境因子的关系[J]. 生态学报, 2013, 33(15): 4818–4825.
- Wang JJ, Wang YJ, Lai LM, Zhao XC, Wang F, Shen GZ, et al. Litter production and decomposition of different forest ecosystems and their relations to environmental factors in different climatic zones of mid and eastern China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(15): 4818–4825.
- [16] 吴毅, 刘文耀, 沈有信, 崔建武, 李玉辉, 刘伦辉. 滇石林地质公园喀斯特山地天然林和人工林凋落物与死地被物的动态特征[J]. 山地学报, 2007, 25(3): 317–325.
- Wu Y, Liu WY, Shen YX, Cui JW, Li YH, Liu LH. Dynamics of litterfall and litter on forest floor of natural forest and plantations in stone forest world geological park[J]. *Journal of Mountain Science*, 2007, 25(3): 317–325.
- [17] 郭婧, 喻林华, 方晰, 项文化, 邓湘雯, 路翔. 中亚热带4种森林凋落物量、组成、动态及其周任期[J]. 生态学报, 2015, 35(14): 4668–4677.
- Guo J, Yu LH, Fang X, Xiang WH, Deng XW, Lu X. Litter production and turnover in four types of subtropical forests in China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(14): 4668–4677.
- [18] 刘颖, 韩士杰, 林鹿. 长白山四种森林类型凋落物动态特征[J]. 生态学杂志, 2009, 28(1): 7–11.
- Liu Y, Han SJ, Lin L. Dynamic characteristics of litterfalls in four forest types of Cangbai Mountains, China[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2009, 28(1): 7–11.
- [19] 李意德, 许涵, 骆士寿, 陈德祥, 林明猷. 中国生态系统定位观测与研究数据集: 森林生态系统卷: 海南尖峰岭站(生物物种数据集)[M]. 北京: 中国农业出版社, 2012: 10–35.
- [20] 许涵, 李意德, 林明猷, 吴建辉, 骆士寿, 周璋, 等. 海南尖峰岭热带山地雨林 60 ha 动态监测样地群落结构特征[J]. 生物多样性, 2015, 23(2): 192–201.
- Xu H, Li YD, Lin MX, Wu JH, Luo TS, Zhou Z, et al. Community characteristics of a 60 ha dynamics plot in the tropical montane rain forest in Jianfengling, Hainan Island [J]. *Biodiversity Science*, 2015, 23(2): 192–201.
- [21] 李意德. 海南岛尖峰岭热带山地雨林的群落结构特征[J]. 热带亚热带植物学报, 1997, 5(1): 18–26.
- Li YD. Community characteristics of tropical mountain rain forest in Jianfengling, Hainan Island[J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 1997, 5(1): 18–26.
- [22] 蒋有绪, 卢俊培. 中国海南岛尖峰岭热带林生态系统[M]. 北京: 科学出版社, 1991.
- [23] 曾庆波, 李意德, 陈步峰, 吴仲民, 周光益. 热带森林生态系统研究与管理[M]. 北京: 中国林业出版社, 1997.
- [24] 李意德, 陈步峰, 周光益. 中国海南岛热带森林及其生物多样性保护研究[M]. 北京: 中国林业出版社, 2002: 47–62.

- [25] 方精云, 李意德, 朱彪, 刘国华, 周光益. 海南岛尖峰岭山地雨林的群落结构、物种多样性以及在世界雨林中的地位[J]. 生物多样性, 2004, 12(1): 29–43.  
Fang JY, Li YD, Zhu B, Liu GH, Zhou GY. Community structures and species richness in the montane rain forest of Jianfengling, Hainan Island, China [J]. *Biodiversity Science*, 2004, 12(1): 29–43.
- [26] Condit R. Tropical Forest Census Plots: Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and a Comparison with Other Plots[M]. Berlin: Springer, 1998.
- [27] 吴仲民, 卢俊培, 杜志鹤. 海南岛尖峰岭热带山地雨林及其更新群落的凋落物量与贮量[J]. 植物生态学报, 1994, 18(4): 306–313.  
Wu ZM, Lu JP, Du ZH. Litter production and storage in the natural and regenerated tropical forests at Jianfengling, Hainan Island [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 1994, 18(4): 306–313.
- [28] 俞国松, 王世杰, 容丽, 冉景丞. 茂兰喀斯特森林主要演替群落的凋落物动态[J]. 植物生态学报, 2011, 35(10): 1019–1028.  
Yu GS, Wang SJ, Rong L, Ran JC. Litter dynamics of major successional communities in Maolan karst forest of China [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2011, 35(10): 1019–1028.
- [29] 王梦君, 刘万德, 徐崇华. 中国西南季风常绿阔叶林不同恢复阶段凋落物动态分析[J]. 西北植物学报, 2014, 34(2): 372–378.  
Wang MJ, Liu WD, Xu CH. Litter dynamic changes of community of monsoon broad-leaved evergreen forest in different restoration stages in southwest China [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2014, 34(2): 372–378.
- [30] 范春楠, 郭忠玲, 郑金萍, 李兵, 杨保国, 岳龙, 等. 磨盘山天然次生林凋落物数量及动态[J]. 生态学报, 2014, 34(3): 633–641.  
Fan CN, Guo ZL, Zheng JP, Li B, Yang BG, Yue L, et al. The amount and dynamics of litterfall in the natural secondary forest in Mopan Mountain [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34(3): 633–641.
- [31] 陈元, 冯图, 喻元良, 卯忠华, 廖仁军. 黔西北喀斯特山区三种植物群落凋落物动态研究[J]. 贵州工程应用技术学院学报, 2017, 35(3): 73–78.  
Chen Y, Feng T, Yu YL, Mao ZH, Liao RJ. The litter dynamics of three plant communities in karst forest of western Guizhou Province [J]. *Journal of Guizhou University of Engineering Science*, 2017, 35(3): 73–78.
- [32] Lin KC, Hamburg SP, Tang SL, Hsia YJ, Lin TC. Typhoon effects on litterfall in a subtropical forest [J]. *Can J Forest Res*, 2003, 33(11): 2184–2192.
- [33] 王樟华, 王希华, 沈国春. 台风干扰对天童常绿阔叶林凋落物量的影响[J]. 华东师范大学学报(自然科学版), 2014(1): 79–89.  
Wang ZH, Wang XH, Shen GC. Effects of typhoon disturbance on the litter production in an evergreen broad-leaved forest in Tiantong, Zhejiang [J]. *Journal of East China Normal University (Natural Science)*, 2014(1): 79–89.
- [34] Zhang HC, Yuan WP, Dong WJ, Liu SG. Seasonal patterns of litterfall in forest ecosystem worldwide [J]. *Ecol Complex*, 2014, 20: 240–247.
- [35] 彭少麟, 刘强. 森林凋落物动态及其对全球变暖的响应[J]. 生态学报, 2002, 22(9): 1534–1544.  
Peng SL, Liu Q. The dynamics of forest litter and its responses to global warming [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(9): 1534–1544.
- [36] 杨玉盛, 郭剑芬, 林鹏, 何宗明, 谢锦升, 陈光水. 格氏栲天然林与人工林枯枝落叶层碳库及养分库[J]. 生态学报, 2004, 24(2): 359–367.  
Yang YS, Guo JF, Lin P, He ZM, Xie JS, Chen GS. Carbon and nutrient pools of forest floor in native forest and monoculture plantations in subtropical China [J]. *Acta Ecologica Sinica* 2004, 24(2): 359–367.
- [37] Chave J, Navarrete D, Almeida S, Álvarez E, Aragão LEOC, Bonal D, et al. Regional and temporal patterns of litterfall in tropical South America [J]. *Biogeosciences*, 2010, 7(4): 43–55.
- [38] 鄯士垒, 何宗明, 黄志群, 林思祖, 刘卓明, 郑璐嘉. 不同年龄序列杉木人工林凋落物数量、组成及动态变化[J]. 江西农业大学学报, 2015, 37(4): 638–644.  
Gao SL, He ZM, Huang ZQ, Lin SZ, Liu ZM, Zheng LJ. Amount, composition and seasonal dynamics of litterfall in different ages of *Cunninghamia lanceolata* plantations [J]. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis* 2015, 37(4): 638–644.
- [39] 王秀丽, 周亮, 许诗琳, 吴婷婷, 刘毅伟, 陈浩, 等. 福建九龙江口不同林龄拉关木人工林凋落物组成及季节动态[J]. 应用海洋学报, 2017, 36(4): 519–527.  
Wang XL, Zhou L, Xu SL, Wu TT, Liu YW, Chen H, et al. Composition and seasonal dynamics of litterfall in different ages of *Laguncularia racemosa* plantations in Jiulong river estuary, Fujian Province [J]. *Journal of Applied Oceanography*, 2017, 36(4): 519–527.
- [40] Borchert R. Phenology and flowering periodicity of neotropical dry forest species; evidence from herbarium collections [J]. *J Trop Ecol*, 1996, 12(1): 65–80.
- [41] Gosz JR, Likens GE, Bormann FH. Nutrient content of litter fall on the Hubbard Brook experimental forest, New Hampshire [J]. *Ecology*, 1972, 53(5): 770–784.
- [42] Sharma S, Hoque ATMR, Analuddin K, Hagihara A. Litterfall dynamics in an overcrowded mangrove *Kandelia*



*obovata* (S., L.) Yong stand over five years [J]. *Estuar Coast Shelf S*, 2012, 98: 31–41.

[43] 吴仲民, 李意德, 周光益, 陈步峰. “非正常凋落物”及其生态学意义[J]. 林业科学, 2008, 44(11): 28–31.

Wu ZM, Li YD, Zhou GY, Chen BF. Abnormal litterfall and its ecological significance [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2008, 44(11): 28–31.

[44] 赵亚洲, 汪西平, 张玉鸽. 天童常绿阔叶林凋落物量与气象因子的关系[J]. 北京农学院学报, 2017, 32(1): 73–77.

Zhao YZ, Wang XP, Zhang YG. Relationship between litterfall production and meteorological factors in evergreen broad-leaved forest in tiantong national forest park [J]. *Journal of Beijing University of Agriculture*, 2017, 32(1): 73–77.

[45] 徐旺明, 闫文德, 李洁冰, 赵晶, 王光军. 亚热带 4 种森林凋落物量及其动态特征[J]. 生态学报, 2013, 33(23): 7570–7575.

Xu WM, Yan WD, Li JB, Zhao J, Wang GJ. Amount and dynamic characteristics of litterfall in four forest types in subtropical China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(23): 7570–7575.

[46] 凌华, 陈光水, 陈志勤. 中国森林凋落量的影响因素[J]. 亚热带资源与环境学报, 2009, 4(4): 66–71.

Ling H, Chen GS, Chen ZQ. Controlling factors of litterfall in China’s forests [J]. *Journal of Subtropical Resources and Environment*, 2009, 4(4): 66–71.

[47] Liu CJ, Carl JW, Björn B, Werner K, Gary ZW, Man RZ, et al. Variation in litterfall-climate relationships between coniferous and broadleaf forests in Eurasia [J]. *Global Ecology*, 2004, 13(2): 105–114.

[48] Williams-Linera G, Tolome J, Forest LM. Litterfall, temperature and tropical dominant trees, and climate in a Mexican lower montane forest [J]. *Biotropica*, 1996, 28(4): 649–656.

(责任编辑: 张 平)