

41-60

19619(8)

第17卷第1期

生态学报

Vol. 17, No. 1

1997年1月

ACTA ECOLOGICA SINICA

Jan., 1997

哀牢山中山湿性常绿阔叶林主要 树种的物候研究

谢寿昌 盛才余 李寿昌

(中国科学院昆明生态研究所, 昆明, 650223)

5718.542

A

摘要 以哀牢山中山湿性常绿阔叶林的14个主要树种为材料,研究了树种物候的主要特征,编制了物候谱,考察了树种物候期与温度、光照等环境因子的关系。采用主成分分析方法,揭示出各物候期平均温度和 $\geq 5^{\circ}\text{C}$ 积温与树木的物候表现最为密切。对于树木开花期的诱导,光照和温度具有同等重要的作用;但在萌动-展叶期中,降雨量和光照则起主导作用。

森林生态学

关键词 哀牢山, 主要树种, 物候, 环境因子, 主成分分析

常绿阔叶林

A PHENOLOGICAL STUDY ON MAIN TREE SPECIES OF MONTANE HUMID EVERGREEN BROAD-LEAVED FOREST IN AILAO MOUNTAINS

Xie Shouchang Sheng Caiyu Li Shouchang

(Kunming Institute of Ecology, Chinese Academy of Sciences, Kunming, 650223, China)

Abstract This paper deals with the phenology of fourteen main tree species in montane humid evergreen broad-leaved forest in Ailao Mountains. The main phenological characters of these trees were observed, the phenological spectrum was described and the relationship between the phenological rhythms of the tree species and the environmental factors of light, temperature ect. was investigated. Through the principal component analysis (PCA), it has been discovered that the main meteorological factors, which are most closely related to the phenological performance of these trees, are the mean temperature and $\geq 5^{\circ}\text{C}$ accumulated temperature of different phenological period. The light duration and temperature play an equally important role in the induction of flowering, and in the leafing period, the precipitation and light play a leading role.

Key words: Ailao Mountains, main trees, phenology, environmental factors, the principal component analysis.

- 国家自然科学基金资助项目(项目号, 9390011), 邱学忠同志参加前期布点工作, 谨此致谢。
收稿日期, 1995-01-20, 修改稿收到日期, 1996-03-27。

在云南高原几条大山脉(如哀牢山、无量山、镇康大雪山、高黎贡山等)的云雾线所在地带都分布有面积不等的各类中山湿性常绿阔叶林,这类森林在国外的植被文献中被称为“温带雨林”^[1,2],是目前云南境内常绿阔叶林中保存面积最大的一个类型。哀牢山北段徐家坝地区大面积连片的木果石栎林是其中的典型代表,面积约 29.22 km²,占全区总面积的 78%。中国科学院昆明生态研究所在该地建立了森林生态系统定位研究站,从 1981 年开始进行本底调查,以后相继开展了植物、动物、气候、土壤、及土壤微生物等多学科的研究。多年来的连续观测和调查,积累了可贵的科研资料。本文拟以徐家坝地区中山湿性常绿阔叶林的主要树种为对象,研究树木的物候特征,编制物候谱。并运用多元统计的方法,从生态学的角度考察树种的物候表现与光、温等环境因子间的关系。现将 1988~1992 年的物候观测结果分析整理,为深入进行森林生态系统研究提供基础资料。

1 自然概况和调查方法

1.1 自然概况

哀牢山北段的中山湿性常绿阔叶林是以木果石栎(*Lithocarpus xylocarpus*)、景东石栎(*L. chitungensis*)、腾冲栲(*Castanopsis Watti*)为主组成的复层异龄混交林,分布在北纬 24°31'~24°35',东经 101°01'~101°03',海拔 2400~2600 m 的范围内。地貌属哀牢山系北段保存完整的丘状夷平面,连绵山峦高差在 200 m 范围内,坡度多为缓坡。土壤为黄棕壤,pH 值 4.1~4.9,腐殖质层平均 4 cm 左右,土层深厚,有机质含量依土层深度(1~270 cm)由 13.66% 逐步下降到 0.9%^[3]。气候终年温凉湿润,据 1982~1993 年的观测资料,年平均气温 10.7℃,低温极值 -8.4℃,高温极值 24.1℃。全年日照时数 1268.6 h,年辐射总量 4323 MJ/m²,年降雨量 1841 mm,年均风速 2.4 m/s。有明显的干湿季之分,雨季(6~10 月)的降水量占全年的 72%。早霜出现在 9 月末 10 月初,晚霜一般延至翌年的 4 月初,无霜日 180~200d (表 1)。

表 1 哀牢山徐家坝地区主要气象要素(1982~1993)

Table 1 The main meteorological factors in Xujiaaba region. Ailao Mountains

项目	Items	月份 Months												全年平均	全年合计
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12		
		Jan.	Feb.	Mar.	Apr.	May	Jun	Jul.	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.	Dec.	Average	Total
气温(℃)	Air temperature	4.5	6.2	9.1	11.9	14.0	15.2	14.9	14.9	13.3	10.8	7.4	5.1	10.7	
地表温度(℃)	Temperature on ground surface	7.0	9.0	12.2	13.5	17.5	18.1	17.3	17.8	15.8	13.8	10.3	7.6	13.3	
≥5℃ 积温	≥5℃ Accumulated Temperature	72.4	138.0	283.3	352.6	421.8	454.8	462.4	462.7	399.8	336.7	209.4	124.6		3718.8
≥10℃ 积温	≥10℃ Accumulated Temperature	0	18.3	159.1	302.8	417.0	452.7	462.4	462.7	383.0	245.9	40.3	0		2944.2
降雨量(mm)	Rainfall	13.3	28.9	22.1	61.0	108.4	328.5	441.3	233.7	258.0	224.6	98.1	23.1		1841
相对湿度(%)	Relative humidity	76	63	60	71	83	94	96	92	93	92	88	84		83

1.2 物候研究方法

选择生长正常而无病虫害的健壮植株,编号进行定期观察。分别记录植物的叶芽膨大、幼叶展开、老叶变色、落叶、及花、果等主要器官的变化程度和数量情况。对物候变化较快的生长季节,如植物的萌动发芽期、展叶期和开花期,是每隔一天观察一次,而结实期、果熟期、叶变色期和落叶期等则为每月逢 3、11、19、26 日进行观测,若遇特殊天气如骤冷、霜雪、暴雨等则适当增加观察次数,每次观察均按固定表格填写。为避免系统误差,实行固定人员观测,并以目测和望远镜及其他专用工具相结合的方法进行。观测样木选在林内的气象站附近,以便考察物候与气象因子的关系。由于树种较多,树种只选择存在度在 II 级以上的乔木及部分有代表性的灌木种类进行观测^[4],每种定株观察 5~8 株。为便于分析植物的换叶和落叶特点,在样地内设置 13 个 1 m×1 m 的收集容器,每月收集凋落物于 85℃烘箱中 24 h 烘干称重。采用主成分分析方法对主要物候期与气象因子的关系进行分析,以找出影响物候期的主要因子。观察的主要树种共有 14 个,分别是:木果石栎 (*Lithocarpus xylocarpus*)、景东石栎 (*L. chintungensis*)、腾冲栲 (*Castanopsis wattii*)、绿叶润楠 (*Machilus viridis*)、红花木莲 (*Manglietia insignis*)、滇木荷 (*Schima noronhae*)、舟柄茶 (*Hartia sinensis*)、树茵芋 (*Skimmia arborescens*)、黄丹木姜子 (*Litsea elongata*)、大花八角 (*Illicium macranthum*)、七裂槭 (*Acer heptolobum*)、瓦山安息香 (*Styrax perkinsiae*)、滇山杨 (*Populus bonatii*)、山青木 (*Meliosma kirkii*)。其中最后 4 种为落叶树种。

2 结果与统计分析

2.1 树种物候图谱的编绘

根据多年对哀牢山中山湿性常绿阔叶林主要树种的物候观察,以 5 年来观测数据的平均值绘制了其中最常见 14 个树种的物候谱(图 1)。通过这种直观的图形,可以了解种内的物候期关系,比较种间的物候现象,描绘生长规律。

2.2 树木物候与生态环境的关系

树木的物候期除了受其本身内在的生物发育节律控制外,还与生态环境有着十分密切的联系。表 2 列出了 14 个树种主要物候期分别与 $\geq 5^{\circ}\text{C}$ 的积温、平均气温、总累积日照时数、平均日累积日照时数等光、温因子的关系。

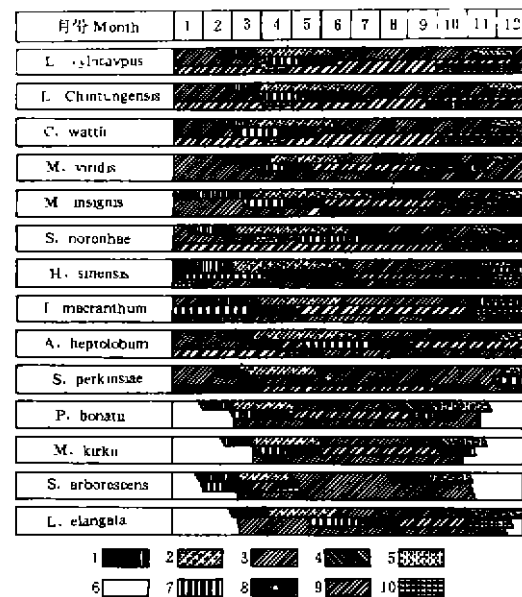


图 1 14 个主要树种的物候图谱

Fig. 1 The phenological spectrum of the fourteen main tree species

1. 萌动期 Resurrection; 2. 展叶期 Leaf expansion;
3. 生长期 Growing; 4. 叶变色期 Leaf colour changing;
5. 落叶期 Leaf shedding; 6. 无叶期 Leafless;
7. 孕蕾期 Budding; 8. 开花期 Blooming;
9. 结实期 Fruit bearing; 10. 落果期 Fruit falling.

表 2 14 个树种主要物候期与光、温等环境因子的关系
Table 2 The relationship between main phenological periods of the fourteen tree species and environmental factors of light, temperature etc.

物候期	Species	光、温因子															
		萌芽期				展叶期				开花期				果熟期			
		X ₁	X ₂	X ₃	X ₄	X ₁	X ₂	X ₃	X ₄	X ₁	X ₂	X ₃	X ₄	X ₁	X ₂	X ₃	X ₄
木果石栎 (<i>Lithocarpus xylocarpus</i>)	251.1	8.2	129.2	4.0	1092.1	13.0	343.1	4.1	882.5	13.0	281.4	4.1	1354.3	11.3	243.9	3.0	243.9
景东石栎 (<i>L. chuntungensis</i>)	224.7	8.6	144.5	5.6	1133.8	13.3	340.4	4.0	1008.8	13.2	315.5	4.1	1099.9	11.6	140.1	3.0	140.1
腾冲栲 (<i>Castanopsis rostrata</i>)	219.2	8.1	162.8	5.8	1148.1	12.9	382.6	4.3	940.2	11.7	410.5	5.1	1349.1	11.5	220.2	2.9	220.2
绿叶润楠 (<i>Machilus viridis</i>)	298.0	9.0	204.2	6.0	1099.6	13.2	317.9	3.8	636.6	12.2	242.2	4.7	1241.7	13.4	232.6	1.9	232.6
红花木莲 (<i>Manglietia insignis</i>)	324.5	5.8	430.5	5.8	1773.2	13.4	429.3	3.3	991.8	12.1	406.4	5.0	911.2	12.5	242.5	1.9	242.5
滇木荷 (<i>Schinus nurenhiae</i>)	178.7	5.8	261.8	6.7	1512.5	12.4	493.9	4.0	1984.2	14.8	238.2	1.8	882.5	10.3	225.0	3.5	225.0
舟树茶 (<i>Hartia sinensis</i>)	209.0	5.3	348.5	5.9	1588.0	12.5	493.9	3.9	1890.4	9.1	1032.5	4.5	966.0	12.1	259.2	2.0	259.2
树茵芋 (<i>Stemmia arborescens</i>)	352.9	7.4	327.3	6.2	1075.1	13.3	304.3	3.8	1117.9	7.2	889.1	5.0	854.7	10.6	663.98	3.2	663.98
黄丹木姜子 (<i>Lisaea elongata</i>)	169.7	7.8	139.2	6.0	1647.0	12.9	482.6	3.8	1613.9	14.9	184.4	1.7	774.4	9.1	276.3	4.3	276.3
大花八角 (<i>Illicium macranthum</i>)	156.6	7.4	150.2	6.5	991.8	12.1	389.8	4.8	400.8	5.4	539.3	5.4	1030.4	13.1	184.4	2.7	184.4
七裂槭 (<i>Acea heptalobum</i>)	138.0	6.3	191.1	6.8	685.9	10.4	333.9	5.1	582.2	10.4	300.0	5.4	1521.1	14.1	162.1	1.5	162.1
瓦山安息香 (<i>Styrax perkinsiae</i>)	184.6	8.2	127.2	5.5	896.4	12.5	351.3	4.9	848.2	12.5	317.5	4.7	928.0	11.9	159.0	2.0	159.0
滇山杨 (<i>Populus honatii</i>)	191.4	5.9	259.2	6.5	610.3	10.9	296.5	5.3	252.4	6.7	268.2	6.2	539.8	11.5	237.9	5.1	237.9
山青木 (<i>Meliosma kirilii</i>)	349.1	9.7	215.4	6.0	1009.4	13.3	269.6	3.6	1382.5	15.0	157.1	1.7	563.8	7.9	234.3	3.3	234.3

X₁: ≥5°C 积温; X₂: 平均气温; X₃: 总累积日照时数; X₄: 平均日累积日照时数。

X₁: ≥5°C accumulated temperature; X₂: Mean air temperature; X₃: Total accumulated sunshine (in hour); X₄: Mean accumulated daily sunshine (in hour).

2.3 树木主要物候期的主成分分析

本文采用主成分分析(PCA)方法,对 14 个树种在萌动期、展叶期和开花期的光照、温度等气象因子进行了多变量分析,把多个指标化为少数几个指标,意在寻找影响各物候期的主要环境因子,并研究种间的物候关系。PCA 的计算是在微机上进行。萌动期、展叶期、开花期的主成分分析结果分别列于表 3~表 5。

3 讨论与结语

3.1 主要树种的物候学特征

根据图 1 和表 2, 14 个树种的物候及其与环境因子有如下特点。

3.1.1 萌动期 各树种开始萌动的时间参差不齐,但多数种类的萌动期集中在 2 月下旬至 3 月中旬。个别树种萌动较早,如红花木莲和舟柄茶在 1 月初即开始萌动,其次是滇木荷和滇山杨,在 1 月下旬;而萌动最迟的是山青木,于 3 月上旬幼芽开始膨大,萌动期持续到 4 月上旬。各树种在萌动期对环境条件的要求也是各有不同。对于萌动早而且萌动期长的树种,其要求的平均气温低,但 $\geq 5^{\circ}\text{C}$ 积温和总累积日照数则较高,如红花木莲、舟柄茶、树茵芋等;萌动迟的树种,要求的平均气温较高, $\geq 5^{\circ}\text{C}$ 积温和总累积日照数也较高,如山青木、绿叶润楠等。

表 3 萌动期环境因子对前 4 个主分量的负荷量

Table 3 The loading of environmental factors to the first four principal components in resurrection

因子 Factors	主分量 Principal component				λ^2
	Y_1	Y_2	Y_3	Y_4	
平均降雨量 (mm) Mean precipitation	-0.5911	0.7183	0.0599	-0.3626	1.0000
$\geq 5^{\circ}\text{C}$ 积温 ($^{\circ}\text{C}$) $\geq 5^{\circ}\text{C}$ accumulated temperature	0.1201	0.9753	0.0367	0.1321	0.9845
最高旬均温 ($^{\circ}\text{C}$) The highest mean temp. in a decade of days	0.7522	0.6434	-0.0194	0.0397	0.9818
最低旬均温 ($^{\circ}\text{C}$) The lowest mean temp. in a decade of days	0.8967	-0.1369	-0.4174	-0.0404	0.9986
平均气温 ($^{\circ}\text{C}$) Mean air temp. during resurrection	0.9645	0.2417	0.0964	0.0193	0.9984
平均地表温 ($^{\circ}\text{C}$) Mean temp. on ground surface	0.9710	0.1598	0.1425	0.0917	0.9970
累积日照时数 (h) Accumulated sunshine	-0.7833	0.5643	-0.1531	0.1959	0.9938
特征根 (λ_i) Eigen value	4.2202	2.3022	0.2321	0.1993	6.9538
信息百分比 (%) Information percent	60.29	32.89	3.32	2.85	
累积信息百分比 (%) Information summation percent	60.29	93.18	96.50	99.35	

表 4 展叶期环境因子对前 4 个主分量的负荷量

Table 4 The loading of environmental factors to the first four principal components in resurrection in leaf expansion

因子 Factors	主分量 Principal component				A ²
	Y ₁	Y ₂	Y ₃	Y ₄	
展叶始期至末期天数(d) The duration of leaf expansion	-0.0442	0.7532	0.6016	-0.2531	0.9953
展叶始期旬均温(°C) Mean temp. for a decade of days in beginning of leaf expansion	0.4004	0.7961	-0.3254	0.3034	0.9921
展叶期≥5°C积温(°C) ≥5°C accumulated temperature	0.7394	0.5140	0.4278	-0.0915	0.9943
展叶期平均气温(°C) Mean air temp.	0.6353	-0.6142	-0.4068	0.1437	0.9682
展叶期平均地表温(°C) Mean temp. on ground surface	0.8366	0.3928	0.3728	-0.0381	0.9947
展叶期累积日照时数(h) Accumulated sunshine	0.9155	-0.3532	-0.1559	-0.0680	0.9918
展叶期降雨量 Precipitation	0.9173	-0.3051	-0.1340	-0.1259	0.9681
特征根(λ _i) Eigen value	3.4931	2.2147	0.9975	0.1990	6.9043
信息百分比(%) Information percent	49.90	31.64	14.25	2.84	
累积信息百分比(%) Information summation percent	49.90	81.54	95.79	98.63	

3.1.2 展叶期 各树种展叶起始和结束的日期先后不一,多数种类的展叶开始期在3月下旬,4~5月为展叶盛期,至6月下旬多数种完成展叶期。展叶起始较早的树种有滇木荷、舟柄茶、七裂槭、滇山杨等,约在3月1~6日;较迟的是绿叶润楠、山青木等,约在4月2~6日。展叶期对≥5°C积温、总累积日照数等环境条件要求较高的树种有红花木莲、黄丹木姜子、舟柄茶、滇木荷等,都是林中的主要伴生树种,它们展叶持续的时间较长;要求较低的是滇山杨、七裂槭、瓦山安息香等,属林中落叶树种,它们在较短时间内就能完成展叶。森林的主要建群树种如木果石栎、景东石栎、腾冲栲等对上述环境因子的要求属于中等。

3.1.3 开花期 树种间花期的起始时间(即孕蕾期)有明显差异,自现花蕾到开花末期所持续的时间也不同。舟柄茶、大花八角、树茵芋3个树种为第1年冬季(11~12月)出现花蕾,至第2年春季开花;其它11个树种都是当年现蕾,当年开花。花期较为接近的树种是:木果石栎、景东石栎、腾冲栲、绿叶润楠、红花木莲、瓦山安息香等,其盛花期在4~5月;各树种中开花最早的当属大花八角(1月1日),其次为滇山杨(2月26日)、树茵芋(3月21日)、七裂槭(3月26日)等树种,最迟的则是滇木荷、山青木、黄丹木姜子(7月11~26日)。花期对于环境因子的要求差异甚大。开花早的树种(大花八角)对平均气温和≥5°C积温的要求特别低,但要求达到一定程度的日照时数;开花迟的种类(滇木荷、黄丹木姜子)对温度的要求较高但对光照的要求一般;至于孕蕾期特别长而隔年开花的树种(舟柄茶、树茵芋)则是对均温要求低而对≥5°C积温和总累积日照数要求都高。

表 5. 开花期环境因子对前 4 个主分量的负荷量

Table 5 The loading of environmental factors to the first four principal components in blooming

因子 Factors	主分量 Principal component				h ²
	Y ₁	Y ₂	Y ₃	Y ₄	
开花始期至 1 月 1 日天数 Duration from 1 st Jan. to the date of bloom beginning	0.9566	-0.2488	0.0127	-0.1346	0.9953
孕蕾~开花始期≥5℃ 积温(℃) ≥5℃ accumulated temp. from pregnant to bloom beginning	0.8987	0.2605	0.0744	-0.3314	0.9909
开花盛期≥5℃ 积温(℃) ≥5℃ accumulated temperature during full blooming	0.6964	0.6602	-0.1433	0.0646	0.9456
开花期平均气温(℃) Mean air temp. during blooming	0.9116	-0.0565	0.3008	0.2320	0.9785
开花期地表均温(℃) Mean temp. on ground surface	0.8950	-0.1118	0.2760	0.2911	0.9744
孕蕾~开花始期累积日照时数(h) Accumulated sunshine from pregnant to bloom beginning	-0.0212	0.8674	0.4188	0.0264	0.9289
开花期累积日照时数(h) Accumulated sunshine	-0.6764	0.6089	-0.1583	-0.0105	0.8535
开花期平均日累积日照时数(h) Mean accumulated daily sunshine	-0.9420	-0.0193	0.1858	0.2477	0.9837
孕蕾~开花盛期降雨量 Precipitation from pregnant to blooming	0.5773	0.1868	-0.7337	0.2361	0.9622
特征根(λ ₁) Eigen value	5.5182	1.7398	0.9661	0.3885	8.6126
信息百分比(%) Information percent	61.31	19.33	10.74	4.32	
累积信息百分比(%) Information summation percent	61.31	80.64	91.38	95.70	

3.1.4 果熟期 各树种的果熟期表现与开花既有联系,又有区别。即开花早的,开始结果也早,如大花八角、滇山杨(3月21日);开花迟的,开始结果也迟,如滇木荷(9月21日)。从开始结果到果熟脱落表现出 3 种类型,第 1 种类型为当年结果,当年成熟脱落,如绿叶润楠、红花木莲、大花八角、七裂槭、瓦山安息香、滇山杨、山青木;第 2 种类型为当年结果,翌年成熟脱落,如木果石栎、景东石栎、腾冲栲、滇木荷、黄丹木姜子;第 3 种类型为当年结果,大部分果实当年成熟脱落,部分残存果实至翌年才脱落,如舟柄茶、树茵芋。前两种类型各树种的果实成熟期在 9~11 月,但滇山杨和黄丹木姜子例外,它们的果实成熟脱落期在 4~5 月。果实期的光、温因子在树种间的差异亦大。

3.1.5 叶变色期 常绿乔木树种没有明显的季相变化,但随着冬季的到来,叶子或多或少会有变色。所观察的七裂槭、瓦山安息香、滇山杨、山青木等落叶树种有十分明显的季相。4 个树种进入叶变色期有早有迟,较早的是七裂槭和滇山杨(8月5日前后),最迟的是山青木(10月1日)。

3.1.6 落叶期 常绿树种的落叶习惯上称为换叶,因为森林终年保持常绿,没有明显的季相变化,老叶各新叶同存于树上,老叶的脱落一年四季都在进行,但有两个较为明显的换叶高峰期,即春季的 3 月下旬至 5 月上旬和冬季的 11~12 月。落叶树种的落叶期集中在

9~11月,在11月底至翌年3月期间为无叶期,树木处于休眠状态。表6的统计结果表明,整个森林群落的落叶期一年出现两次高峰,第1次高峰在春季(3月下旬~5月上旬),落叶量占全年的34.08%,主要是常绿树种换叶所致。这一时期正处于旱季末期,是常绿树种在经历了一个相对低温和较干燥的冬季之后而进入展新叶的时期;第2次落叶高峰在秋季(9~11月),为雨季中后期,温度下降,出现霜冻,落叶量占全年的33.32%,其中有相当一部分是落叶树种所致。落叶期的这一规律与我国东部鼎湖山的季风常绿阔叶林极其相似^[5]。

表6 群落叶凋落量逐月分配情况

Table 6 The monthly variation of litter production

年份 Year	每月落叶量 Monthly litterfall(g)												全年 合计 Total
	1 Jan.	2 Feb.	3 Mar.	4 Apr.	5 May	6 Jun.	7 Jul.	8 Aug.	9 Sep.	10 Oct.	11 Nov.	12 Dec.	
1991	765	369	770	1073	803	805	1079	510	445	870	755	515	8759
1992	328	570	1125	2360	1340	550	390	450	960	1785	1925	380	12163
1993	635	550	745	1320	875	510	505	500	925	1320	1190	545	9620
平均 Average(g)	576	496	880	1584	1006	622	658	487	777	1325	1290	480	10181
折合 Obversion (kg/hm ² ·a)	443	382	677	1219	774	479	506	375	598	1019	992	369	7832

3.2 影响树种物候的主要气象因子

采用主成分分析方法,在诸多气象因子中,找出影响树种物候的主要因子。现将几个物候期的主成分分析结果进行讨论。

3.2.1 萌动期 从表3可以看出,第1主分量中,以平均温度(包括气温和地表温度)的因子负荷量最高(0.9710和0.9645),在第2主分量中,以 $\geq 5^{\circ}\text{C}$ 积温的因子负荷量最高(0.9753),第1和第2主分量的累积信息百分比达93.18%,信息量很高。这表明在树木萌动的物候诱导中,平均温度最重要,而在萌芽开始膨大至芽开放的过程中, $\geq 5^{\circ}\text{C}$ 积温具有重要的作用。萌动早的,均温要求低,萌动迟的,均温要求高;萌动期短的, $\geq 5^{\circ}\text{C}$ 积温要求少,萌动期长的则相反。这与物候潜和观测值十分吻合。由此可以推论,平均温度(包括气温和地表温度)是诱导树木萌动的主要气象因子,而 $\geq 5^{\circ}\text{C}$ 积温是完成萌动期达至展叶的主要气象因子。与之相比,我国北方树种诱导萌动的主要因子除均温外,总累积日照对数也是一个非常重要的因子^[6]。表3还反映出降水量对于萌动来说属负向效应,萌动早的对雨量要求并不高,萌动迟的则需要稍多的雨量才能保证其萌发新梢。

3.2.2 展叶期 表4的结果反映出,第1主分量中,因子负荷量最高的是展叶期的降雨量和累积日照时数(0.9172和0.9155),第2主分量中,因子负荷量最高的是展叶始期旬均温(0.7961),二者累积信息百分比为81.54,信息量很高。这与表1,图1所示是一致的。哀牢山属西南季风气候区,有明显的干湿季之分,且干季与低温同期,每年2~4月上旬正好是旱季末期,也就是处在最干旱的时段,在温度逐渐升高打破各树种休眠后,树木要进入新的一年生长期,雨量和光照就成为促进展叶的最重要因子。

3.2.3 开花期 从表5可看出,第1主分量中,平均日累积日照时数(-0.9420)和气温(包括花期均温,孕蕾~开花期积温及地表温度)的因子负荷量为高,开花始期距1月1日

的天数(0.9566)增多意味着平均温度的上升和积温及累积日照数的增加。在第2主分量中,以孕蕾~开花始期累积日照数(0.8674)的因子负荷量最高,累积信息百分比为80.64%,也是很高的。第1、第2主分量一起表征了温度和光照。从因子的效应来看,温度为正,光照为负,即开花早的均温要求低,但孕蕾期需要的总累积日照数多;开花晚的,均温要求较高,总累积日照数要求也多。这一结果进一步从数学的角度证明“花期的气候条件中,光照和温度是最重要的因子”^[7,8]。因为光照和温度随季节的昼夜进程而发生变化最大,最有规律性。它们的周期变化能影响植物的成花过程^[9],因此在长期适应的前提下,这些条件就成为植物发育必需的基础。

综上所述,从物候谱(图1)和物候期与环境条件的关系(表2)来看,大多数树种在各物候期的表现,尤其是在萌动期、展叶期以及所有常绿树种在换叶高峰期的表现都具有相对同步性,这除了反映哀牢山徐家坝地区生境条件对树木物候的影响外,同时揭示了14个树种对该地区环境条件长期适应所形成的一种内在生物节律的趋同反应,即由于进化的原因,由于早春和仲秋气候条件变化的自然选择,使属于这一森林生态系统的树种在这些物候阶段的表现有相似的特征。

另外,在开花期和果熟期,某些树种存在着显著的差异。对于落叶树种来说,它们明显的季相变化和落叶休眠的物候特征与常绿树种相区别。这是由于各树种受其内在遗传因子支配的生物节律与环境中的光、温等气象条件相协调的结果,这些结果充分表现了树种间千差万别的生物学和生态学特性。

对于环境中各气候因子对物候期的作用,分析中看到,温度(包括平均气温、平均地表温度和 $\geq 5^{\circ}\text{C}$ 积温等)对各物候期的影响最大,关系最密切。对植物开花期的影响,光照和温度起着同等重要的作用,都是开花期的主导因子,但在萌动期和展叶期,雨量和光照则占主导地位。产生这一结果的原因,认为这与植物所处的特殊生境条件有关。哀牢山徐家坝地区虽终年湿润多雨雾,但也有干湿季的变化,干季仍有云雾影响日照,降低了该地区总的日照水平。据资料显示^[10,11],地处山顶的徐家坝(海拔2450 m)全年总日照时数为1268.6h,仅为山麓景东坝(海拔1162 m,年日照2106.8 h)的60.2%,其中雨季降至45%。日照的年分布特点是干季多(1~5月),雨季少(6~10月),相对高的雨量和日照水平对植物开始新的一年的生长极为有利。太阳总辐射具有相似的年变化特征,3~5月最丰,占全年总量的32%。日照的最丰期也是植物的开花期。事实说明,“生物并不是自然环境的奴隶,它们能使自己适应环境,并且改变自然环境条件,以减少温度、光照、水分和其他理化性生存条件的限制作用^[12]”。

3.3 小结

3.3.1 哀牢山徐家坝地区中山湿性常绿阔叶林14个主要树种的物候谱表明,树种在萌动期和展叶期以及常绿树种在换叶高峰期具有相对一致性,某些树种在开花期和果熟期存在较大差异以及落叶树种明显的季相变化和休眠等物候特征与常绿树种相区别。这说明物候既是生物内在遗传规律的表现,也包含物种在生境压力下的趋同适应。

3.3.2 光、温、湿等气象因子定性和定量(PCA)的分析表明,平均气温和 $\geq 5^{\circ}\text{C}$ 积温是诱导物候表现的主要气象因子。在树木开花期的诱导过程中,光照和温度具有同等重要的作用,但在萌动~展叶过程中,降雨量和光照则起着主导作用。

3.3.3 本文结果对于哀牢山常绿阔叶林生态系统的经营、演替的研究,病虫害和冻害的

防治,具有重要的应用价值。

参 考 文 献

- 1 Richards P W. 张宏达,何绍颐,王铸豪等译. 热带雨林. 北京: 科学出版社, 1959. 388~421
- 2 Schimper A F W. (English translation by William R & Fisher B A, 1960). *Plant geography upon a physiological basis*. Oxford, England, The Clarendon Press. 1903. 471~492
- 3 邓纯章, 薛敬意, 赵恒康等. 哀牢山北段西坡的土壤垂直分布. 云南哀牢山森林生态系统研究. 昆明: 云南科技出版社, 1983. 50~62
- 4 钱洪强. 哀牢山徐家坝地区常绿阔叶林结构分析. 云南哀牢山森林生态系统研究, 昆明: 云南科技出版社, 1983. 118~150
- 5 屠梦照. 鼎湖山亚热带常绿阔叶林凋落物量. 热带亚热带森林生态系统研究, 1984, (2): 18~23
- 6 祝宁, 江洪, 金永岩. 中国东北天然次生林主要树种的物候研究. 植物生态学与地植物学学报, 1990, 14(4): 336~349
- 7 竺可桢, 宛敏渭. 物候学. 北京: 科学出版社, 1983. 89~103
- 8 Etherington J R. 曲仲湘, 陈昌笃, 吴玉树等译. 环境和植物生态学. 北京: 科学出版社, 1989. 158~162
- 9 潘瑞炽, 董愚得编. 植物生理学(下册), 第2版. 北京: 高等教育出版社, 1983. 315
- 10 马有鑫, 张克映, 张一平. 哀牢山北段光资源特征初步分析. 山地研究, 1992, 10(3): 161~166
- 11 张克映. 哀牢山北段山地气候特征. 云南哀牢山森林生态系统研究. 昆明: 云南科技出版社, 1983. 20~29
- 12 Odum E P. 孙儒泳, 钱国桢, 林浩然等译. 生态学基础. 北京: 人民教育出版社, 1981. 106