



中国东部木荷-米槠林的生物量和地上净初级生产力

杨同辉^{①②}, 宋坤^①, 达良俊^{①*}, 李修鹏^③, 吴健平^①

① 华东师范大学资源与环境科学学院, 上海 200062;

② 宁波市农业科学研究院, 宁波 315040;

③ 宁波市林特科技推广中心, 宁波 315012

* 联系人, E-mail: ljda@des.ecnu.edu.cn

收稿日期: 2010-04-24; 接受日期: 2010-05-03

国家自然科学基金(批准号: 30130060)、国家重点基础研究发展计划(批准号: G2000046801)和国家自然科学基金国际(地区)合作交流(A3)项目资助

摘要 运用样方重叠和树干解析法测定了浙江天童木荷-米槠群落生物量及生产力。结果表明, 群落总生物量为 $(225.3 \pm 30.1) \text{ t/hm}^2$, 其中地上部分占 72.0%, 地下部分占 28.0%, 87.2%分配于乔木层; 萌枝生物量较小, 其中 95.0%以上分布于灌木层。群落地上部分生产力为 $(386.8 \pm 98.9) \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, 其中 96.0%以上分配于乔木层, 树干对生产力的贡献最大, 叶的贡献率最小。中国亚热带常绿阔叶林群落生物量与林龄差异较大, 本研究的 52 年生木荷-米槠群落生物量低于中国亚热带常绿阔叶林生物量的平均水平, 也低于世界其他常绿阔叶林生物量水平, 而且其生产力低于模型估算结果, 表明该群落没有干扰的影响下, 群落生物量和生产力发展潜力较大。

关键词

常绿阔叶林
群落生物量
净初级生产力
分配格局
木荷-米槠群落

森林生物量和生产力是森林生态系统结构和功能的基础。对于森林生态系统生物量和生产力的大规模研究, 是从 20 世纪 60 年代中期国际生物学计划 (IBP) 中关于不同类型森林生物量和生产力的调查和研究开始的^[1-11]; 20 世纪 80 年代后期, 随着对全球碳循环研究的重视, 研究人员利用以前的样地生物量和面积统计资料, 估算由于土地利用变化引起的区域向大气中释放的碳量^[12-15]。20 世纪 90 年代后期, 为了科学地评价森林生态系统在全球大气中碳源和碳汇的作用, 开始研究森林生态系统的潜在生物量和人类、自然干扰引起森林生态系统生物量和生产力的

的动态变化过程^[16-20]。21 世纪以来, 随着人们对森林生态系统在全球变化中的作用的重视, 开始了生态系统净生产量 (NEP) 的估算^[21-24], 这不但包括森林中植物物质的生物量和生产力, 而且包括了土壤中的有机物质和有机物积累量; 同时随着全球气候变化对森林生态系统影响研究的不断深入, 对区域及全球生产力的估算也成为研究热点^[25-30]。

亚热带常绿阔叶林是亚热带大陆东岸季风气候区的典型植被类型^[31], 在中国的分布较为广泛, 东部是常绿阔叶林分布的主要地区。浙江天童的常绿阔叶林是浙江东部丘陵地区地带性植被类型的一块难

英文版见: Yang T H, Song K, Da L J, et al. The biomass and aboveground net primary productivity of *Schima superba*-*Castanopsis carlesii* forests in east China. *Sci China Life Sci*, 2010, 53: 811-821, doi: 10.1007/s11427-010-4021-5

得的代表性地段^[32], 也是中国东部植被的典型类型之一, 其生物量和生产力的测定对于阐明该地区森林系统碳储量具有重要的基础意义. 运用样方重叠和树干解析法测定了以木荷(*Schima superba*)、米楮(*Castanopsis carlesii*)为优势种的群落生物量和地上生产力. 同时, 将该地区群落生物量与中国东部常绿阔叶林其他群落生物量进行比较, 以阐明该地区常绿阔叶林生产力水平及其发展潜力.

1 研究区概况

天童国家森林公园位于浙江省宁波市鄞州区东南部, 距宁波市 28 km, 29°48'N, 121°47'E, 面积 349 hm². 该地森林植被保存良好, 是浙江省东部丘陵地区地带性植被类型的代表性地段. 气候为温暖潮湿的亚热带季风气候. 年平均气温为 16.2℃, 最热月为 7 月, 平均温度为 28.1℃; 最冷月为 1 月, 平均气温为 4.2℃; 大于 10℃ 的年积温为 5166.2℃, Kira^[33] 的温暖指数是 135℃·月, 寒冷指数是 -0.8℃·月. 年降水量为 1374.7 mm, 多集中在夏季. 年平均相对湿度为 82%, 变率不大. 年蒸发量为 1320.1 mm, 小于降水量. 森林公园内土壤主要为山地黄红壤, 成土母质主要是中生代的沉积岩及部分酸性火成岩和花岗岩残积风化物^[32].

2 研究方法

2.1 样地概况

于天童放羊山东南坡(SE25°)海拔高度 260 m 处设置了 5 个 20 m×20 m 的独立样方, 样地坡度 25°~30°, 对其中 4 个样地进行了砍伐处理^[34], 选择其中 3 个样方对其生物量进行了测定. 群落可分为 3 层, 乔木层($H>8$ m)、灌木层($1.5\text{ m}<H<8$ m)、草本层($H<1.5$ m). 群落优势种为木荷、米楮, 伴有石栎(*Lithocarpus glaber*)、栲树(*C. fargesii*)、细叶青冈(*Cyclobalanopsis myrsinaefolia*), 林下灌木主要为山茶科、山矾科、樟科植物, 草本层主要由蕨类植物构成, 如狗脊(*Woodwardia japonica*)、红盖鳞毛蕨(*Dryopteris erythrosora*)、里白(*Hicriopteris glauca*)等为主.

2.2 生物量测定

生物量测定采用样格重叠法(图 1), 由下至上分

层次先后测定, 并分开测定实生和萌生个体生物量. 实验处理于 2003 年 10~11 月完成.

(1) 枯枝落叶层和草本层生物量测定. 在各样方内随机选取 1 个 5 m×5 m 样格(图 1), 收集样格内的枯枝落叶并分别称量; 木本植物分别收集茎和叶速测鲜重; 草本和藤本全株称重.

(2) 灌木层生物量测定. 在各样方的 10 m×10 m 样格(图 1)内, 分种测定叶、枝、干鲜重.

(3) 乔木层生物量测定. 采用标准木法, 即通过建立标准木胸径(DBH)与各器官生物量的关系(附表 1), 推算乔木层生物量. 在各样方的乔木层和灌木层中按径阶选择主要树种标准木 41 株(附表 1), 伐倒后分种测定每株标准木叶、枝、干鲜重; 其他树种则全部分器官进行鲜重测定.

(4) 根系生物量测定. 通过标准木胸径(DBH)与根系生物量的关系(附表 2), 推算乔、灌木树种根系生物量. 由于采伐样方需要进行恢复实验, 因此在其边缘的同类型群落内, 按径阶选择了 8 株主要乔木和灌木树种(附表 2), 全部挖取每株根系并称重; 同时, 随机选择 3 个 2 m×2 m 样格, 挖取所有草本层植物根系称重.

所有鲜重样品均取其总质量的 5%(总质量不足 500 g 则全取)左右, 带回实验室, 于 80℃ 恒温干燥箱中烘干至衡重后速测干重.

2.3 年轮测定

所有乔木树种个体于基部截取年轮盘, 打磨光滑后, 用 WinDENDROTm2003a 年轮分析仪测定年轮和年轮宽度^[35], 其中乔木个体取 4 个方向判读, 灌木个体取 2 个方向判读, 各方向年轮宽度的平均值为当年年轮宽度, 精度达 0.001 mm.

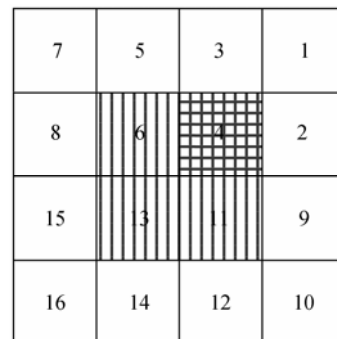


图 1 样方设置

每个样方由按顺序编号的 16 个 5 m×5 m 的样格组成

2.4 地上净初级生产力测定

(1) 乔木层生产力测定. 由于林木基径与各器官生物量之间存在明显的相关性^[31], 从而通过建立两者之间的相关关系(附表 1), 根据基径年轮宽度推算林木个体近 5 年生物量增量, 可以估算其年生产力.

(2) 灌木层生产力测定. 灌木层中光照是决定生产力的主要因子, 处于同一垂直空间水平上的树种生产力相近. 因而, 将灌木层分 4 个高度级(1.5 m < H ≤ 2.0 m, 2.1 m < H ≤ 4.0 m, 4.1 m < H ≤ 6.0 m, 6.1 m < H ≤ 8.0 m)进行生产力估算. 灌木层树种由乔木层树种幼树(包括 1.5 m ≤ H 萌枝)和灌木树种组成, 乔木幼树生物量增量测定和乔木层树种测定方法相同, 即根据乔木幼树标准木基径和器官生物量的相关关系推算; 对于灌木树种个体, 则在每个高度级内根据乔木幼树平均器官生物量增量平均值推算其近 5 年平均生产力, 从而推算出灌木层近 5 年平均生产力.

3 结果与分析

3.1 群落生物量

群落总生物量为(225.3±30.1) t/hm²(表 1), 其中地上部分生物量为(162.3±19.9) t/hm², 占群落总生物量的 72.0%, 其中活生物量为(157.4±17.7) t/hm², 地下部分生物量为(63.0±12.3) t/hm², 占群落总生物量的 28.0%, 群落地上、地下生物量分配比为 2.58. 而群落地上部分生物量 90.8%集中于乔木层, 达(147.3±14.3) t/hm², 灌木层和凋落物(枯立木、枯枝落叶)层生物量较小, 分别占地上部分生物量的 5.5%和 3.0%, 草本层和藤本植物生物量占地上部分生物量的比例均小于 0.5%.

从整个群落植物器官生物量来看, 器官生物量

表 2 群落器官生物量分配(平均值±SD)^{a)}

层次	地上部分/t·hm ⁻²			地下部分/t·hm ⁻²	总计/t·hm ⁻²
	叶	枝	干		
乔木层	5.0±1.2	43.3±5.9	98.9±20.5	49.1±16.8	196.4±18.2 ^a
比例(%)	2.5	22.0	50.4	25.0	
灌木层	0.9±0.6	1.8±1.1	6.1±3.9	6.8±2.1 ^b	15.7±7.5
比例(%)	5.9	11.7	39.2	43.2	
草本层	0.1±0.1		0.4±0.2	7.2±5.9	7.9±5.9 ^c
比例(%)	1.6		4.7	91.3	

a) a: 包括果实生物量; b: 包括藤本植物根系生物量; c: 包括草本植物生物量

大小顺序为干>根>枝>叶. 其中乔木层植物的树干生物量占层生物量的比例为 50.0%以上(表 2), 枝的生物量(22.0%)小于根的生物量(25.0%); 灌木层植物根系的生物量最大(43.2%), 大于干的生物量(39.2%); 从乔木层到草本层植物干、枝的生物量分配比例逐渐减少, 而根系生物量分配比例在逐渐增加.

群落萌枝的总生物量为(2.1±1.5) t/hm²(表 3), 占群落总生物量的 0.3%, 其中 95.0%以上分布于灌木层, 而草本层中萌枝生物量仅占群落总生物量的 0.1%. 在灌木层中优势种米槠萌枝生物量最大, 占层萌枝生物量的 58.4%; 其次是杨梅(*Myrica rubra*)、木荷、细叶青冈及山矾(*Symplocos sumuntia*), 其萌枝生物量占层萌枝生物量的 18.5%, 5.0%, 3.8%和 4.7%, 其余各种萌枝生物量均小于 1.0%. 草本层中萌枝生物量大部分由米槠构成, 其萌枝生物量占层萌枝生物量的 88.0%, 其次是栲树, 为 7.5%.

3.2 群落地上净初级生产力

群落乔木层和灌木层地上部分生产力为(386.8±98.9) g·m⁻²·a⁻¹(表 4), 其中 96.0%以上集中于乔木层, 达(373.0±104.8) g·m⁻²·a⁻¹, 树干对生产力的贡献最大(64.9%), 叶的贡献率最低(6.6%).

表 1 群落各层生物量分配(平均值±SD)^{a)}

层次	生物量/t·hm ⁻²	比例(%)
乔木层	147.3±14.3	65.4(90.8)
灌木层	8.9±5.6	4.0(5.5)
草本层	0.7±0.2	0.3(0.4)
凋落物	4.9±1.8	2.2(3.0)
藤本	0.5±0.7	0.2(0.3)
地上部合计	162.3±19.9	72.0
地下部分	63.0±12.3	28.0
总计	225.3±30.1	100

a) 括号内数字示群落地上各层生物量分配比例

表 3 群落地上各层萌枝生物量分配($\bar{x} \pm \text{SD}$)

层次	生物量/t·hm ⁻²			总计
	叶	枝	干	
灌木层	0.1±0.1	0.4±0.3	1.5±1.1	2.0±1.4
(%)	6.9	20.0	73.13	100
草本层	0.027±0.016	0.068±0.048		0.095±0.064
(%)	28.2	71.8		100

表 4 群落各层地上部分净初级生产力($\bar{x} \pm \text{SD}$)^{a)}

层次	净初级生产力/g·m ⁻² ·a ⁻¹			总计
	叶	枝	干	
乔木层	24.5±15.0	98.4±31.1	242.1±63.5	373.0±104.8 ^a
(%)	6.6	26.4	64.9	100 ^b
灌木层	3.1±2.1	2.5±2.0	8.2±5.7	13.8±9.8
(%)	21.8	20.0	58.2	100

a) a, b: 包括每年果实产量

4 讨论

4.1 中国常绿阔叶林群落生物量

根据常绿阔叶林分区^[36,37],统计了已经报道的中国常绿阔叶天然林群落生物量的研究结果(表 5)。可见,在所涉及的 19 个常绿阔叶林群落类型中,东部为 8 个,西部为 11 个,主要涉及栲类、青冈类、木荷类、石栎类等群落类型。其中活生物量最大的是鼎湖山的格木(*Erythrophloeum fordii*)林,为 568.2 t/hm²;最小的是 12 年生短刺栲(*Castanopsis echidnocarpa*)林,仅 87.8 t/hm²。东部典型常绿阔叶林平均生物量为 251.6 t/hm²,平均林龄在 40 年左右;季节常绿阔叶林和西部典型常绿阔叶林平均群落生物量分别为 331.7 和 335.8 t/hm²,多数为成熟林。本研究的 52 年生木荷-米楮林群落生物量虽然高于约 35 年青冈(*Cylobalanopsis glauca*)林、栲树林、木荷林及 42 年短刺栲林等生物量,但却明显低于约 35 年生的红栲(*Castanopsis hystrix*)林和福建青冈(*Cylobalanopsis chungii*)林生物量,表明除林龄差异外,群落优势种类和生态习性、区域气候、立地条件等因素都是影响群落生物量差异的重要因素。

4.2 中国常绿阔叶林总生物量估算

目前研究森林生态系统生物量和生产力的方法主要有两种,一种是利用现有实测资料进行推算,另一种是利用气候数据、遥感手段等结合广义生态模型进行估算。

为了更好地从群落角度理解中国常绿阔叶林总体生物量水平,根据现有实测数据,具体结合中国植被图^[56],采用“平均生物量法”对中国常绿阔叶林生物量进行估算。即根据中国常绿阔叶林分区方案^[57],将中国常绿阔叶林群系(包括台湾岛)划分为不同的“集群”(非分类单位,群系的集合,比群系组大),每个集群基本上均有实测样点数据,根据每个集群实测样点生物量平均值与集群植被分布面积,便可核算出每个集群总的生物量,从而推算出整个常绿阔叶林总生物量(表 6)。

(1) 东部典型常绿阔叶林划分为 3 个集群:青冈-石栎集群、栲-木荷集群和樟-楠集群。青冈-石栎集群包括林木层的优势种是青冈属、石栎属的种类,进行过生物量系统测定的有青冈林^[45]、青冈-硬叶樟林^[50]、福建青冈林^[51]等;栲-木荷集群林木层的优势种是栲属、木荷属的种类,进行过生物量系统测定的有木荷林^[46]、甜槠(*Castanopsis eyrei*)林^[47]、木荷-米楮林、栲树林^[48]、红栲-青冈-刨花楠(*Machilus pauhoi*)林^[49]等;樟-楠集群林木层的优势种是樟属、润楠属和楠属及含笑属的种类,目前只进行了楠木(*Phoebe bournei*)人工林^[58-60]的生物量测定。

(2) 西部典型常绿阔叶林划分为 2 个集群:栲-青冈集群和木荷-石栎集群。前者组成乔木层的优势种为栲类和滇青冈(*Cylobalanopsis glaucooides*)等,标志种为滇青冈、黄毛青冈(*C. delavayii*)、元江栲(*Castanopsis arthacantha*)、高山栲(*C. delavayii*)等,已有生物量测定数据的有元江栲林^[54]、黄毛青冈林^[55];后者乔木层的优势种为石栎属、木莲属种类及滇木荷(*Schima noronhae*)等,已有木果石栎(*Lithocarpus variolosus*)林^[52,53]等生物量测定数据。

(3) 季节常绿阔叶林为 1 个集群,包括大陆东部季节常绿阔叶林、大陆西部季节常绿阔叶林及台湾季节常绿阔叶林,进行过生物量系统测定的有鼎湖山黄果厚壳桂(*Cryptocarya concinna*)林^[38,39]和厚壳桂(*C. chinensis*)林^[40]、黑石顶粘木(*Ixonanthes chinensis*)林^[42]和云南短刺栲林^[43]。

(4) 秋茄-桉树-木麻黄集群,包括大陆东南部沿海和西部的秋茄(*Kandelia candel*)林、木麻黄(*Casuarina equisetifolia*)林和桉树林,其中木麻黄林和桉树林为多人工林,计入常绿阔叶林分布面积,目前进行过生物量系统测定的天然林仅有秋茄林^[61],木麻黄^[62]和桉树^[63]人工林生物量测定较多。

按照上述集群划分, 估算中国常绿阔叶林总生物量为 4.05 Pg(表 6, 假定含碳量 50%, 换算为 2.02 Pg C), 该结果仅为赵敏^[64]利用 CENTURY 模型模拟的常绿阔叶林生物总产量(4.50 Pg C)的 1/2, 罗天祥^[65](2.54 Pg C)、方精云^[66](1.39 Pg C)、周玉荣等人^[67]

(1.33 Pg C)利用全国森林调查数据估算结果的 0.8~1.6 倍, 是王效科等人^[68]利用 1994 年以前生物量样地报道数据估算结果(0.20 Pg C)的 10 倍多. 从目前研究来看, 由于方法差异而致所得结果不同; 而且现有群落调查数据时间跨度较大, 常绿阔叶林生物量

表 5 中国常绿阔叶林生物量及分配

分区	群落名*	地点	地理位置	林龄/年	生物量/ t·hm ⁻²	乔木层	灌木层	草本层	藤本植物	凋落物	活生物量总计/ t·hm ⁻²	资料来源
季节常绿阔叶林	黄果厚壳桂林	鼎湖山	23°08'N 112°35'E	400	数量 %	346.1 90.9	21.7 5.7	12.7 3.3			380.7	[38]
	黄果厚壳桂林	鼎湖山	23°08'N 112°35'E	400	数量 %	203.6 97.7	1.7 0.8	0.1 0.0	3.0 1.4		208.4	[39]
	锥栗-厚壳桂林	鼎湖山	23°08'N 112°35'E	400	数量 %	286.1 96.7	8.9 3.0	0.3 0.1	0.3 0.1		295.6	[40]
	格木林	鼎湖山	23°08'N 112°35'E	400	数量 %	566.5 99.6	1.4 0.2	0.2 0.2	0.1 0.0		568.17	[41]
	粘木林	黑石顶	23°27'N 111°19'E	100	数量 %	353.5 98.8	3.8 1.1	0.6 0.2			358	[42]
	短刺栲林	云南普洱	23°12'N 100°51'E	12	数量 %	80.4 91.5	6.6 7.5	0.2 0.3	0.6 0.7		87.8	[43]
				42	数量 %	159.0 97.8	2.4 1.5	0.8 0.5	0.4 0.2		162.6	
				34	数量 %	385.5 94.2	17.2 4.2	2.1 0.5		4.6 1.1	404.8	
				38	数量 %	507.9 96.8	8.5 1.6	2.7 0.5		5.6 1.1	519	
	红栲林	华安	24°55'N 117°33'E									[44]
	青冈林	建德	29°24'N 119°31'E	30~35	数量 %	107.5 96.6	3.2 2.8	0.2 0.2	0.5 0.4		111.2	[45]
	木荷林	杭州	30°15'N 120°10'E	35	数量 %	107.5 80.2	12.8 9.5	6.4 4.8		7.5 5.6	126.6	[46]
	木荷-米楮林	天童	29°48'N 121°47'E	52	数量 %	196.4 87.2	15.7 7.0	7.9 3.1	0.5 0.2	4.9 2.2	220.4	本研究
	甜楮林	武夷山	27°42'N 117°41'E	51	数量 %	404.5 99.3	2.4 0.6	0.4 0.1			407.3	[47]
	栲树林	恭城	24°37'N 110°38'E	30	数量 %	192.0 94.8	2.4 1.2	1.5 0.7		6.7 3.3	195.9	[48]
	红栲-青冈-刨花楠林	会同	26°40'N 109°26'E	70	数量 %	426.8 94.6	17.8 3.9		1.8 0.4	4.7 1.0	446.3	[49]
东部典型常绿阔叶林	青冈-硬叶樟林	茂兰	25°09'N 107°52'E	中龄	数量 %	111.5 89.9	3.0 2.4	0.3 0.2	2.8 2.3	6.5 5.2	117.5	[50]
	福建青冈林	闽清	26°15'N 118°40'E	35	数量 %	355.3 90.0	30.2 7.7	2.1 0.5		7.4 1.9	387.6	[51]
	木果石栎林	哀牢山	24°10'N 101°25'E	近成熟	数量 %	491.2 98.3	7.4 1.5	1.1 0.2			499.7	[52]
	木果石栎林	哀牢山	24°10'N 101°25'E	成熟	数量 %	494.7 97.3	7.4 1.5	1.2 0.2		5.4 1.1	503.2	[53]
				过熟	数量 %	243.3 83.0	38.4 13.1	3.5 1.2		7.9 2.7	285.1	
					数量 %	260.2 96.5	0.5 0.2	0.1 0.0		8.9 3.3	260.8	
	元江栲林	嵩明	25°24'N 102°45'E	中龄	数量 %	125.3 92.2	5.1 3.7	0.2 0.2		5.3 3.9	130.6	[54]
	黄毛青冈林	富民	25°19'N 103°33'E	20	数量 %							[55]

表 6 中国常绿阔叶林分区及其生物量估算

集群分布		面积/ $\times 10^6$ hm	平均群落生物量/ $t \cdot hm^{-2}$	总生物量/Pg
东部	栲-木荷	27.7	336.3	0.93
	青冈-石栎	33.7	210.1	0.71
	樟-楠	0.5	179.9	0.01
西部	木荷-石栎	11.8	433.8	0.51
	栲-青冈	18.7	202.8	0.38
	季节常绿阔叶林	50.6	294.5	1.49
秋茄-木麻黄-桉树		1.1	125.6	0.01
总计				4.05

估算方面仍存在不确定性，从而为数据的可比性带来困难。此外，以往研究很少考虑类型间的差异，多以平均生物量法进行总生物量估算，导致结果出现差异。总的来说，常绿阔叶林类型多样，加之立地条件异质性高，导致不同群落类型生物量差异较大。因而增加常绿阔叶林生物量估算的精度，需要弄清每一类型常绿阔叶林的生物量，而目前所展开的研究十分有限。

4.3 全球常绿阔叶林群落生物量

常绿阔叶林主要分布于东亚的中国、日本、朝鲜半岛，北美的佛罗里达半岛和加利福尼亚，南美的智利，非洲的那利群岛，大洋洲的澳大利亚、新西兰及北大西洋的马德拉群岛和加纳利群岛等地^[69]。近几十年来，日本、美国、新西兰、澳大利亚、智利等都对常绿阔叶林开展了生物量研究，表 7 汇集了全球典型常绿阔叶群落的生物量测定结果，其中部分群落只测定了地上部分生物量。在测定方法上，中国与世界其他地区略有不同，中国常绿阔叶林群落生物量

测定多采用直接收获法(灌木层草本层)和相对生长法(乔木层)，而国外多采用相对生长法(所有林木树种)，其中新西兰假山毛榉林(*Nothofagus truncata*)在测定群落生物量时采用了统一的林木树种各器官生物量与 DBH 的回归模型。就地上部分生物量而言，达到成熟林阶段的新西兰假山毛榉林生物量最大($442.2 t/hm^2$)，其次是澳大利亚的桉树林($435.5 t/hm^2$)，而本研究的木荷-米槠林生物量最小。以整个群落生物量而言，位于新西兰新南威尔士的假山毛榉林生物量最大，达到了 $585.4 t/hm^2$ ；其次是日本水俣长尾栲林(*Castanopsis cuspidata*)，为 $378.6 t/hm^2$ ；美国南卡罗莱纳州的月桂叶栎(*Quercus laurifolia*)林生物量最小($217.6 t/hm^2$)。总的来看，相对成熟的林分都具有较高的生物量，而且较为接近，中国区域成熟林生物量在 $295.0\sim 568.0 t/hm^2$ 之间，国外的在 $242.0\sim 585.0 t/hm^2$ 之间。

4.4 群落生产力

由于缺少对中国东部常绿阔叶林生产力的实测

表 7 全球常绿阔叶林生物量及分配

群落名	地点	地理位置	林龄/年	生物量/ $t \cdot hm^{-2}$			资料来源
				地上部分	地下部分	总计	
木荷-米槠林	中国天童	29°48'N 121°47'E	52	162.3	63.0	225.3	本研究
月桂叶栎林	美国南卡罗莱纳州	33°N 82°W	60	207.0	10.6	217.6	[70]
长尾栲林	日本水俣	32°10'N 130°28'E	65	330.3	48.3	378.6	[71]
假山毛榉林	新西兰 尼尔森	41°31'S 172°45'E	成熟林	442.2	143.2	585.4	[72]
月桂林	加纳利岛	28°19'N 16°34'W	成熟林	242.5			[73]
假山毛榉林	智利岛	42°30'S 74°W	成熟林	381.0			[74]
桉树林	澳大利亚 新南威尔士	37°S 149°30'E	成熟林	435.5			[75]

研究, 该地区的生产力以往多为模型估算值. 本研究中群落地上净第一生产力为 $386.8 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, 而国内已有研究表明, 常绿阔叶林群落地下净第一生产力约占群落总净第一生产力的 $8.6\% \sim 24.3\%$ ^[39,42,43,45-47,54,55]. 据此估算, 本研究群落总净第一生产力为 $423.2 \sim 511.0 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ (假定含碳量 50%, 换算为 $211.6 \sim 255.5 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$), 最接近于倪健^[76]利用筑后(Chikugo)模型估算的中国亚热带常绿阔叶林北部亚地带的 NPP 最小值($590.0 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, 假定含碳量 50%, 换算为 $295 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$), 而与柯金虎等人^[77]利用 CASA 模型估算的中国长江流域常绿阔叶林年 NPP 的平均值($365.0 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)及与朴世龙等人^[78]利用 CASA 模型估算的常绿阔叶林年 NPP 平均值($525.0 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)差距较

大. 周广胜等人^[79]基于综合模型估算的亚热带常绿阔叶林北部亚地带的 NPP 最小值是此群落 NPP 的 4 倍多.

总体上, 估算的亚热带常绿阔叶林的年 NPP 均高于本研究的 NPP 水平. 本研究中的木荷-米楮群落处于东部常绿阔叶林的中北部亚地带, 而且优势种米楮已达到其分布北界, 其 NPP 可能低于整个东部常绿阔叶林的 NPP 平均值. 此外, 多数 NPP 估算模型主要基于光、热和水等环境因素进行推算, 其估算的 NPP 是区域潜在的 NPP 或是理想状态下植被所能达到的最大 NPP, 而现实群落可能受到人为或自然干扰的影响, 尤其本研究地区人类活动频繁, 季节性台风影响比较明显, 难以达到最大值.

致谢 感谢北京大学方精云教授和宋永昌教授在论文写作过程中给予的宝贵意见.

参考文献

- Ogawa H, Yoda K, Ogino K, et al. Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand: II. Plant biomass. *Nat Life Southeast Asia* (Kyoto), 1965, 1: 49—80
- Ovinghton J D, Heitkamp D, Lawrence D B. Plant biomass and productivity of prairie, savanna, oak woods and maize field ecosystems in central Minnesota. *Ecology*, 1963, 44: 52—63
- Whittaker R H. Forest dimension and production in the Great Smoky Mountains. *Ecology*, 1966, 47: 103—121
- Duvigneaud P. Productivity of forest ecosystems, *Proc. Brussels Symp. UNESCO. Ecol Conserv*, 1969, 4: 1—684
- Satoo T. A synthesis of studies by the harvest method: primary production relations in temperate deciduous forest of Japan. In: *analysis of temperate forest ecosystem. Ecology Study*. New York: Springer-Verlag, 1970. 1: 55—72
- Anderson F. Ecological studies in a Scandinavian woodland and meadow area, Southern Sweden. 2. Plant biomass, primary production and turnover of organic matter. *Botany Notiser*, 1970, 123: 8—51
- Leith H, Whittaker(eds.) R H. *Primary productivity of biosphere*. Berlin: Springer-Verlag, 1975
- Maclean D A, Wein R W. Biomass of jack pine and mixed hardwood stands in southern New Brunswick. *Can J of Forest Res*, 1976, 6: 441—447
- Jordan C F. Amazon rain forest. *Am Sci*, 1982, 70: 394—401
- Cannell M G R. *World forest biomass and primary production data*. London: Academic Press, 1982
- Olson J S, Watts J K, Allison L J. Major world ecosystems ranked by carbon in live vegetation: a database. NDP-017, TN, Oak Ridge National Laboratory, 1985
- Houghton R A, Hobbie J E, Mellilo J M, et al. Changes in the carbon content of terrestrial biota and soils between 1860 and 1980: a net release of CO_2 to the atmosphere. *Ecol Monogr*, 1983, 53: 235—262
- Houghton R A, Boone R D, Mellilo J M, et al. Net flux of carbon dioxide from tropic forests in 1980. *Nature*, 1985, 316: 617—620
- Houghton R A, Boone R D, Fruci J R, et al. The flux of carbon from terrestrial ecosystems to the atmosphere in 1980, due to changes in land use: geographic distribution of the globe flux. *Tellus*, 1985, 39B: 122—139
- Grubler A. Enhancing carbon sink. *Energy*, 1993, 18: 499—522
- Iverson L R, Brown S, Grainger A, et al. Carbon sequestration in tropic Asia: an assessment of technically suitable forest land using geographical information systems analysis. *Clim Res*, 1993, 3: 23—38
- Iverson L R, Brown S, Prasad A, et al. Use of GIS for estimating potential and actual forest biomass for continental south and southeast

- Asia, In: effect of land use change on atmospheric CO₂ concentrations: south and southeast Asia as a case study. Dale V H, ed. New York: Springer-Verlag, 1994. 67—116
- 18 Dixon R K, Brown S, Houghton R A, et al. Carbon pool and flux of global forest ecosystem. *Science*, 1994, 263: 185—190
 - 19 Houghton R A. Temporal patterns of land-use change and carbon storage in China and tropical Asia. *Sci China C: Life Sci*, 2002, 45: 10—17
 - 20 Rodel D L. Forest carbon budgets in Southeast Asia following harvesting and land cover change. *Sci China C: Life Sci*, 2002, 45: 55—64
 - 21 Fang J Y, Chen A P, Peng C H, et al. Changes in forest biomass carbon storage in China between 1949 and 1998. *Science*, 2001, 292: 2320—2322
 - 22 Clark D A, Brown S, Kicklighter D W, et al. Net primary production in tropical forests: an evaluation and synthesis of existing field data. *Ecol Appl*, 2001, 11: 371—384
 - 23 Ni J. Net primary productivity in forests of China: scaling-up of national inventory data and comparison with model predictions. *Forest Ecol Manage*, 2003, 176: 485—495
 - 24 Zhao M, Zhou G S. Estimation of biomass and net primary productivity of major planted forests in China based on forest inventory data. *Forest Ecol Manage*, 2005, 207: 295—313
 - 25 Potter C S, Randerson J T, Field C B, et al. Terrestrial ecosystem production: a process model base on global satellite and surface data. *Global Biogeochem Cy*, 1993, 7: 811—841
 - 26 Ruimy A, Saugier B. Methodology for the estimation of terrestrial net primary production from remotely sensed data. *Journal of Geoph Res*, 1994, 99: 5263—5283
 - 27 Ichii K, Matsui Y, Yamaguchi Y, et al. Comparison of global net primary production trends obtained from satellite-based normalized difference vegetation index and carbon cycle model. *Global Biogeochem Cy*, 2001, 15: 351—363
 - 28 朴世龙, 方精云, 郭庆华. 1982-1999 年中国植被净第一性生产力及其时空变化. *北京大学学报(自然科学版)*, 2001, 37: 563—569
 - 29 朱文泉, 潘耀忠, 张锦水. 中国陆地植被净初级生产力遥感估算. *植物生态学报*, 2007, 31: 413—424
 - 30 郭浩, 王兵, 马向前, 等. 中国油松林生态服务功能评估. *中国科学 C 辑: 生命科学*, 2008, 38: 565—572
 - 31 冯宗伟, 王效科, 吴刚. 中国森林生态系统的生物量和生产力. 北京: 科学出版社, 1999
 - 32 宋永昌, 王祥荣. 浙江天童国家森林公园的植被和区系. 上海: 上海科学技术文献出版社, 1995
 - 33 Kira T. A new classification of climate in Eastern Asian as the basis for agricultural geography. Kyoto: Horticultural Institute, 1945
 - 34 达良俊, 宋坤. 浙江天童受损常绿阔叶林实验生态学研究(I): 生态恢复实验与长期定位. *华东师范大学学报(自然科学版)*, 2008, 4: 1—11
 - 35 宋坤, 杨徐峰, 康敏明, 等. 浙江天童受损常绿阔叶林实验生态学研究(II): 主要常绿树种的生长格局. *华东师范大学学报(自然科学版)*, 2008, 4: 12—24
 - 36 宋永昌. 中国东部森林植被带划分之我见. *植物学报*, 1999, 41: 541—552
 - 37 Fang J Y, Song Y C, Liu H Y, et al. Vegetation-climate relationship and its application in division of vegetation zone in China. *Acta Bot Sinica*, 2002, 44: 1105—1122
 - 38 彭少麟, 张祝平. 鼎湖山地带性植被生物量、生产力和光能利用效率. *中国科学 B 辑*, 1994, 24: 497—502
 - 39 张祝平, 丁明懋. 鼎湖山亚热带季风常绿阔叶林的生物量和光能利用效率. *生态学报*, 1996, 15: 525—534
 - 40 温达志, 魏平, 孔国辉, 等. 鼎湖山锥栗+黄果厚壳桂+荷木群落生物量及其特征. *生态学报*, 1997, 17: 497—504
 - 41 蚁伟民, 张祝平, 丁明懋, 等. 鼎湖山格木群落的生物量和光能利用效率. *生态学报*, 2000, 20: 397—403
 - 42 陈章和, 王伯荪, 张宏达. 亚热带常绿阔叶林的生产力. 广州: 广东高等教育出版社, 1996
 - 43 党承林, 吴兆录. 季风常绿阔叶林短刺栲群落的生物量研究. *云南大学学报(自然科学版)*, 1992, 14: 95—107
 - 44 黄全能. 红锥天然林生长规律与生物量的调查研究. *福建林业科技*, 1998, 25: 20—23
 - 45 陈启瑞. 青冈林生产力研究. 杭州: 杭州大学出版社, 1993
 - 46 余益武, 施德法, 蒋秋怡, 等. 杭州木荷次生林生物量的研究. *浙江林学院学报*, 1993, 10: 157—161
 - 47 林益明, 林鹏, 李振基, 等. 武夷山甜槠群落的生物量和生产力. *厦门大学学报(自然科学版)*, 1996, 35: 269—275
 - 48 卢琦. 栲树林生物生产力模型. *广西农学院学报*, 1990, 9: 55—64
 - 49 邓仕坚, 廖利平, 汪思龙, 等. 湖南会同红栲-青冈-刨花楠群落生物生产力的研究. *应用生态学报*, 2000, 11: 651—654
 - 50 杨汉奎, 程仕泽. 贵州茂兰喀斯特森林群落生物量研究. *生态学报*, 1991, 11: 307—312
 - 51 黄典忠. 闽江下游福建青冈次生林群落的生物量特征. *防护林科技*, 2006, 70: 16—18
 - 52 邱学忠, 谢寿昌, 荆桂芳. 云南哀牢山徐家坝地区木果石栎林生物量的初步研究. *云南植物研究*, 1984, 6: 85—92
 - 53 谢寿昌, 刘文耀, 李寿昌, 等. 云南哀牢山中山湿性常绿阔叶林生物量的初步研究. *植物生态学报*, 1996, 20: 167—176

- 54 党承林, 吴兆录. 元江栲群落的生物量研究. 云南大学学报(自然科学版), 1994, 16: 195—199
- 55 党承林, 吴兆录. 黄毛青冈群落的生物量研究. 云南大学学报(自然科学版), 1994, 16: 205—209
- 56 中国科学院中国植被图编辑委员会. 1: 1000000 中国植被图集. 北京: 科学出版社, 2001
- 57 宋永昌. 中国常绿阔叶林分类试行方案. 植物生态学报, 2004, 28: 435—448
- 58 廖涵宗, 张春能, 陈德叶. 人工楠木林的生物量. 福建林学院学报, 1988, 8: 252—257
- 59 彭龙福. 35 年生楠木人工林生物量及生产力的研究. 福建林学院学报, 2003, 23: 128—131
- 60 马明东, 江洪, 刘跃进. 楠木人工林生态系统生物量、碳含量、碳贮量及其分布. 林业科学, 2008, 44: 34—39
- 61 林鹏, 卢昌义, 林光辉, 等. 九龙江口红树林研究 I. 秋茄群落的生物量和生产力. 厦门大学学报(自然科学版), 1985, 24: 508—514
- 62 叶功富, 吴锡麟, 张清海, 等. 沿海防护林生态系统不同群落生物量和能量的研究. 林业科学, 2003, 31: 8—14
- 63 张琼, 洪伟, 吴承祯, 等. 不同桉树人工林生物量与生产力的比较分析. 福建林学院学报, 2006, 26: 218—223
- 64 赵敏. 中国主要森林生态系统碳储量和碳收支评估. 北京: 中国科学院植物研究所, 2004
- 65 罗天祥. 中国主要森林类型生物生产力格局及其数学模型. 北京: 中国科学院国家计划委员会-自然资源考察委员会, 1996
- 66 方精云. 中国森林生产力及其对全球气候变化的响应. 植物生态学报, 2000, 24: 513—517
- 67 周玉荣, 于振良, 赵士洞. 中国主要森林生态系统碳贮量和碳平衡. 植物生态学报, 2000, 24: 518—522
- 68 王效科, 冯宗炜, 欧阳志云. 中国森林生态系统的植物碳储量和碳密度研究. 应用生态学报, 2001, 12: 13—16
- 69 宋永昌, 陈小勇, 王希华. 中国常绿阔叶林研究的回顾与展望. 华东师范大学学报(自然科学版), 2005, 1: 1—8
- 70 Laura A B G, Aust W M, Randall K K, et al. Biomass and carbon pools of disturbed riparian forests. Forest Ecol Manage, 2003, 180: 493—508
- 71 Kira T, Ono Y, Hosokawa T. Biological production in a warm-temperate evergreen oak forest of Japan-JIBP synthesis volume 18. Tokyo: University of Tokyo Press, 1978
- 72 Hart B P S, Clinton P W, Allen, et al. Biomass and macro-nutrients(above-and below-ground)in a New Zealand beech(*Nothofagus*)forest ecosystem: implications for carbon storage and sustainable forest management. Forest Ecol Manage, 2003, 174: 281—294
- 73 Jesús R A, José R A, Angel F. Allometric relationships of different tree species and stand above ground biomass in the Gomera laurel forest(Canary Island). Flora, 2005, 200: 264—274
- 74 Martin R C, Juan J A, Juan C A, et al. Coarse woody debris biomass in successional and primary temperate forests in Chiloé Island, Chile. Forest Ecol Manage, 2002, 164: 265—275
- 75 John T, Marcia J L. Effects of forest harvesting nutrient removals on soil nutrient reserves. Oecologia, 1986, 70: 140—148
- 76 倪健. 中国亚热带常绿阔叶林净第一性生产力的估算. 生态学杂志, 1996, 15: 1—8
- 77 柯金虎, 朴世龙, 方精云. 长江流域植被净第一生产力及其时空格局研究. 植物生态学报, 2003, 27: 764—770
- 78 朴世龙, 方精云, 郭庆华. 利用 CASA 模型估算中国植被净第一生产力. 植物生态学报, 2001, 25: 603—608
- 79 周广胜, 郑元润, 陈四清, 等. 自然植被净第一性生产力模型及其应用. 林业科学, 1998, 34: 2—11

附表 1 地上生物量和生产力测定标准木参数及其回归方程^{a)}

编号	树种	高度/m	DBH/cm	基径/cm	器官生物量/kg			回归方程*
					叶	枝	干	
1	米槠 (<i>Castanopsis carlesii</i>)	4.3	2.7	4.4	0.1	0.8	1.1	$W_L = 0.0453D^{1.716}$ $W_B = 0.037D^{2.4599}$ $W_S = 0.1565D^{2.2772}$ $W_L = 0.0079Dr^{2.1658}$ $W_B = 0.0033Dr^{3.0943}$ $W_S = 0.0179Dr^{2.8362}$
2		2.0	2.8	4.3	0.2	0.5	1.4	
3		5.5	5.0	6.6	0.7	1.4	4.0	
4		5.0	4.3	7.3	0.5	1.4	2.6	
5		5.0	4.5	—	0.7	1.2	3.7	
6		16.0	23.5	21.6	5.9	21.9	169.1	
7		18.0	24.0	22.7	9.8	85.3	156.7	
8		17.0	26.5	26.1	11.1	117.6	196.6	
9		16.0	28.5	43.9	15.3	317.1	428.5	
10		18.0	28.5	28.5	10.9	79.4	207.7	
11		18.0	8.0	24.3	11.5	83.8	256.3	
12	栲树 (<i>Castanopsis fargesii</i>)	2.7	2.8	3.6	0.2	0.3	1.0	$W_L = 4.1741LnD - 3.3449$ $W_B = 52.7863LnD - 43.6809$ $W_S = 0.1392D^{2.1917}$ $W_L = 0.0616e^{0.1166Dr}$ $W_B = 0.0905e^{0.1643Dr}$ $W_S = 0.4181e^{0.1479Dr}$
13		3.3	1.8	12.2	0.1	0.2	0.5	
14		4.5	2.3	3.7	0.2	0.4	1.2	
15		2.5	2.5	3.0	0.1	0.1	1.1	
16		18.0	36.0	43.4	11.8	147.5	365.8	
17	石栎 (<i>Lithocarpus glaber</i>)	4.2	1.3	1.6	0.1	0.2	0.3	$W_L = 0.047e^{0.2393D}$ $W_B = 0.0716e^{0.3165D}$ $W_S = 0.1583D^{2.2171}$ $W_L = 0.0114Dr^{2.1107}$ $W_B = 0.0114Dr^{2.7743}$ $W_S = 0.0576Dr^{2.5539}$
18		2.4	1.2	2.6	0.1	0.2	0.3	
19		5.0	3.6	3.4	0.3	0.4	1.2	
20		16.0	18.5	20.6	1.1	15.7	101.6	
21		17.0	19.5	15.5	5.5	24.6	101.5	
22		17.0	24.0	25.2	15.5	126.2	218.6	
23		17.0	24.0	24.8	18.4	168.3	212.0	
24		16.0	17.0	18.2	5.7	32.8	92.2	
25	细叶青冈 (<i>Cyclobalanopsis myrsinaefolia</i>)	2.8	2.2	3.3	0.1	0.1	0.8	$W_L = 0.1019e^{0.1387D}$ $W_B = 0.0358D^{2.4556}$ $W_S = 0.3152D^{2.016}$ $W_L = 0.0045Dr^{2.2879}$ $W_B = 0.0024Dr^{3.262}$ $W_S = 0.0315Dr^{2.717}$
26		3.5	1.8	4.7	0.2	0.2	0.9	
27		4.2	2.0	3.4	0.1	0.31	1.3	
28		11.0	21.5	17.6	3.6	37.35	99.6	
29		8.5	4.5	9.2	0.2	1.28	21.5	
30		20.0	45.0	43.7	40.7	681.96	699.3	
31	木荷 (<i>Schima superba</i>)	4.3	3.5	4.3	0.3	0.82	1.9	$W_L = 0.1820e^{0.1672D}$ $W_B = 0.0483D^{2.261}$ $W_S = 0.0916D^{2.3612}$ $W_L = 0.0183Dr^{1.9429}$ $W_B = 0.0282Dr^{2.4126}$ $W_S = 0.0443Dr^{2.5772}$
32		14.0	17.5	15.5	3.9	37.9	56.4	
33		15.0	21.0	22.5	6.2	36.4	136.0	
34		17.0	25.0	26.1	10.3	86.8	189.3	
35		17.0	25.5	24.1	13.0	79.2	199.3	
36		18.0	23.0	26.5	8.9	46.4	166.8	
37	拟赤杨(<i>Alniphyllum axilliaris</i>)	11.0	11.5	12.2	0.4	3.3	31.7	$W_L = 0.3223D - 2.5441$
38	枫香(<i>Liquidambar formosana</i>)	14.0	15.0	—	0.7	4.8	48.4	$W_B = 0.5505D - 0.6728$
39	檫木(<i>Sassafras tzumu</i>)	8.5	8.0	11.2	1.5	3.6	13.5	$W_S = 0.2371D^{1.962}$
40	苦槠(<i>Castanopsis sclerophylla</i>)	10.0	15.5	17.8	3.1	13.5	47.3	$W_L = 0.296Dr - 2.4199$
41	茅栗(<i>Castanea seguinii</i>)	18.0	40.0	44.2	10.7	20.9	332.2	$W_B = 12.973LnD - 27.237$ $W_S = 0.1128Dr^{2.1103}$

a) * WL: 叶生物量; WB: 枝生物量; WS: 干生物量; Dr: 基径

附表 2 地下生物量测定标准木参数及回归方程^{a)}

编号	树种	高度/m	DBH/cm	根/kg	回归方程*
1	红楠(<i>Machilus thunbergii</i>)	5.8	3.6	0.8	$W_R = 0.0481D^{2.1506}$
2	木荷(<i>Schima superba</i>)	7.3	8.6	3.3	
3	山矾(<i>Symplocos sumuntia</i>)	4.6	4.6	1.1	
4	隔药枰(<i>Eurya muricata</i>)	3.2	1.7	0.3	
5	连蕊茶(<i>Camellia fraterna</i>)	6.1	2.9	0.6	
6	米槠(<i>Castanopsis carlesii</i>)	2.6	1.5	0.1	
7	栲树(<i>Castanopsis fargesii</i>)	11.5	19.5	24.0	
8	栲树(<i>Castanopsis fargesii</i>)	17.3	28	91.4	

a) * WR: 根生物量