

10 a 生连香树人工群落生物量研究^{*}

潘开文 刘照光

(中国科学院成都生物研究所 成都 610041)

摘要 对10年(a)生连香树人工群落生物量的分布与模型及凋落物进行了研究,主要结果为:①建立了连香树各器官与地(胸)径或树高的回归模型68个.②群落总生物量($W/t\text{ hm}^{-2}$)为126.326,其中,地上和地下部分生物量($W/t\text{ hm}^{-2}$)分别为76.068和47.810,凋落物 W 为2.448.③群落、根系和吸收根的生产力($P/t\text{ hm}^{-2}\text{ a}^{-1}$)分别是12.388~15.248、4.781和0.611.④群落光能和有效光能利用率分别为0.75%和1.88%.⑤97.48%的根集中于0~20 cm土层,69.93%的根分布于距干基40 cm的水平范围;92.07%的叶分布于3~6 m的垂直范围,83.80%的叶分布于距干基1 m的水平范围;84.05%的干枝分布于距干基0.5 m的水平范围.⑥10~12月凋落量占全年的81.26%.⑦凋落物对元素生物循环的影响大小顺序为 $P > N > K > \text{Ca} > \text{Mg} > \text{Fe} > \text{Al} > \text{Mn}$.⑧提出了生物循环功能系数、凋落物分解率和保存率的算法及含义.

关键词 连香树;生物量;模型;凋落物;生物循环功能系数;年均分解率和保存率

中图法分类号 Q948.5 : Q949.746.408

BIOMASS FROM ARTIFICIAL COMMUNITY OF 10 a *CERCIDIPHYLLUM JAPONICUM*

PAN Kaiwen & LIU Zhaoguang

(Chengdu Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041)

Abstract The biomass distribution and model, as well as litter of artificial community of 10 a *C. japonicum* were studied. The results indicated: ①68 correlation models with the biomass from different organs on the basal diameter or breast height diameter were established. ②The total biomass of the community($W/t\text{ hm}^{-2}$) was 126.326, and the aboveground, underground and litter biomass($W/t\text{ hm}^{-2}$) was 76.068, 47.810 and 2.448, respectively. ③The productivities($P/t\text{ hm}^{-2}\text{ a}^{-1}$) of the community, roots and absorbent roots were 12.388~15.248, 4.781 and 0.611, respectively. ④The utilization rates of the total light energy and the available light energy were 0.75% and 1.88%. ⑤97.48% of root biomass was distributed in the soil 0~20 cm deep, 69.93% of that in the area 40 cm horizontally away from stem; 92.07% of leaf biomass on the plant part 3~6 m high from ground, 83.80% of that in the area 1 m horizontally away from stem; 84.05% of the stem and branch biomasses in the area 0.5 m horizontally away from stem. ⑥The litter between Nov. and Dec. accounted for 81.26% of the total annual litter. ⑦The effect order of litter on element biological cycle was $P > N > K > \text{Ca} > \text{Mg} > \text{Fe} > \text{Al} > \text{Mn}$. ⑧The concepts and count measures of the functional coefficient of biological cycle, annual decomposition rate and annual retention rate were established.

Keywords *Cercidiphyllum japonicum*; biomass; model; litter; functional coefficient of biological cycle; annual decomposition rate; annual retention rate

研究连香树(*Cercidiphyllum japonicum*)人工群落的生态学具有重要的科学和现实意义.首先,连香树是国家二级珍稀濒危保护植物^[1],过去对连香树的研究报道仅限于其系统演化^[2,3,24~28],除有关分类学文献对其有

收稿日期:1998-04-23 接受日期:1998-06-22

^{*} 中国科学院“九五”重大基金项目(No:KZ 951-B1-110)、中国科学院成都地奥科学基金和中国科学院成都生物研究所茂县生态站资助

生物生态学描述性报道外,少见连香树的生态学研究报道.其次,连香树是速生优良的用材和观赏树种,又是重要的中药材和香料工业植物.虽然其已被世界各国作为庭院绿化树种广泛引种栽培^[2a],但少见用于大面积造林.第三,连香树为山地常绿、落叶阔叶混交林和针阔混交林中的成分,这些区域的森林被破坏后,传统的更新树种主要有油松(*Pinus tabulaeformis*)、华山松(*Pinus armandii*)等温性树种,海拔稍高的地区为云杉(*Picea* spp.)等暗针叶树种;由于这些幼苗幼树生长慢,而次生阳性灌丛植被极易自然恢复且生长快,迅速占领迹地,常使传统树种更新困难.因此,探讨将连香树作为该区域的造林树种恢复退化森林的可能性和有效性,对区域的持续发展和林业造林资源树种都有理论和实践意义.本文报道连香树人工幼林群落生物量、群落模型和凋落物等研究结果.

1 材料和方法

1.1 试验区概况

试验区地处青藏高原东南边缘的中国科学院茂县生态站,位于 $\lambda(E)103^{\circ}54'04'' \sim 103^{\circ}56'52''$ 和 $\varphi(N)31^{\circ}37'20'' \sim 31^{\circ}44'53''$ 之间;地貌为青藏高原东南边缘深切切割,海拔 1554.9 ~ 4200 m,气候复杂多样,植被、土壤垂直带谱明显.成土母岩为志留系千枚岩、泥盆系灰岩、千枚岩夹薄层石英岩和寒武系变质岩等.

试验点在海拔 2100 m ~ 2300 m 之间,土壤为棕壤.年降水量 900 ~ 1100 mm.自然次生植被主要为辽东栎(*Quercus liaotungensis*)、虎榛(*Ostriopsis* spp.)、小果蔷薇(*Rosa cymosa*)等落叶灌丛,人工种植的林木主要有油松、华山松、落叶松(*Larix spp.*)、云杉和连香树等.

1.2 研究方法

在环境条件基本一致的 10 a 生(含苗期)连香树人工群落中,随机每木检尺 60 株,统计其平均胸径(D/cm)、树高(h/m).采取标准木法,选取 3 株标准木进行树干解析.同时,采用收获法,地上部分按水平 0.5 cm、垂直 1.0 m 为长度单位,地下部分按水平 0.40 m、垂直 0.10 m 为长度单位分层分器官收获;地下部分用土壤筛和游标卡尺分径级称重,然后分器官分层取少量样品烘干折算其干重.以上部分用于分析连香树生长过程和群落生产结构.另分别选择 2 株最大和最小株,并随机取样 8 株,采用收获法分器官分层测其生物量.连同 3 株标准木共计 15 株建立各器官生物量模型.选择 3 株平均木,定时观测其物候期,并评价整个群落的物候期.

在上述连香树群落中,随机布设 10 个 1 m × 1 m 的木框架尼龙纱漏斗式收集器,逐月收集凋落叶,以烘干重累计^[17].并按比例取逐月收集的样品供室内化学分析.在叶凋落完后,清理地上残存的凋落叶,称重并分枝叶取混合样烘干称重以折算其干重.随机布设 4 个土壤剖面,取少量土壤供室内化学分析^[18].

2 结果与分析

2.1 生物量模型

利用以下公式对生物量进行拟合:①基径(胸径)曲线式: $W = aD^b$,②基径(胸径)树高式: $W = a(D^2h)^b$;式中: W 为林木生物量, $h(m)$ 为株高, $D(cm)$ 为基径或胸径, a 、 b 为常数.拟合结果列入表 1.本文的样本数 15 个,查相关系数检验表知 $R_{(15)}^{0.001} = 0.7246^{[6]}$.由于表 1 中的相关系数都大于 0.95,故显著性检验表明各拟合的相关关系均极显著,因此可以认为这些公式对于连香树人工群落早期生物量的估测均有实用价值.一旦获取了连香树幼林群落的密度和标准木地径(D_b/cm)或胸径(D/cm)和树高(h/m),即可通过表 1 的经验公式估测连香树幼林群落任一部分的生物量.该公式的适用范围是: D_b 5.67 ~ 11.51 cm, D 3.56 ~ 6.76 cm, h 3.90 ~ 7.00 cm.

2.2 群落生物量组成及生产力

2.2.1 群落生物量组成 表 3 显示,10 a 生连香树群落总生物量($W_t/t\text{ hm}^{-2}$)为 126.326.其中地上和地下部分生物量($W/t\text{ hm}^{-2}$)分别为 76.068 和 47.810,分别占 W_t 的 60.22% 和 37.85%,地上部分和地下部分 W 的比例为 1.59:1.在地上部分中,去皮干的 W 最大,占 W_t 的 33.20%,占地上部分 W 的 55.14%;其次分别为去皮枝(12.11%) > 叶(7.62%) > 皮(7.24%).在地下部分中,粗根 W 最大,为 26.028,占 W_t 的 20.60%;其次,依

次为根桩(7.80%)>吸收根(4.83%)>中粗根(2.45%)>细根(2.16%)。在吸收根中,2~5 mm、1~2 mm、0.5~1 mm 和<0.5 mm 的各级根系 W 分别占 W_t 的 1.59%、1.29%、1.05% 和 0.90%,百分比虽随吸收根根级减小而减少,但变幅不大。群落中凋落物 W 较少,为 2.448,仅占 W_t 的 1.94%;凋落物 W 中以凋落叶 W 占绝对优势,为凋落物总量的 98.16%,而凋落枝 W 仅占 1.84%。

表 1 连香树群落生物量模型*
Table 1 The regression model of biomass of *C. japonicum* comm.

公式 Equations	项目 Items	a	a'	b	b'	r	r'
$W = aD^b$	W_1	19.0773	220.1920	1.9530	1.1583	0.9827	0.9712
	W_2	5.1366	178.3771	2.7731	1.6001	0.9763	0.9641
	W_3	17.1346	300.3655	2.5405	1.7017	0.9991	0.9963
	W_4	54.7512	1057.6450	2.5009	1.5881	0.9952	0.9898
	W_5	3.2642	74.0840	2.6046	1.6289	0.9926	0.9812
	W_6	15.0759	261.6218	2.5183	1.6764	0.9880	0.9828
	W_7	3.3378	67.0944	2.7051	1.6675	0.9750	0.9947
	W_8	40.0849	719.8911	2.4365	1.5455	0.9955	0.9924
	W_9	15.0113	335.7947	2.6253	1.6661	0.9934	0.9830
	W_{10}	23.4742	487.8461	2.5915	1.6674	0.9965	0.9947
	W_{11}	3.7693	165.1080	2.9838	1.7423	0.9867	0.9808
	W_{12}	0.6288	23.7694	2.7004	1.4479	0.9750	0.9793
	W_{13}	0.4042	18.9784	2.9556	1.6595	0.9854	0.9813
	W_{14}	0.3327	16.4990	2.9155	1.5721	0.9784	0.9784
	W_{15}	0.2546	11.8047	2.8690	1.5506	0.9763	0.9741
	W_{16}	0.1870	9.1486	2.9182	1.5839	0.9814	0.9840
	W_{17}	0.1990	7.3221	2.8234	1.6302	0.9879	0.9849
$W = a(D^2h)^b$	W_1	17.0760	142.4482	0.7233	0.4677	0.9800	0.9662
	W_2	4.3889	97.9276	1.0271	0.6456	0.9736	0.9584
	W_3	14.6381	156.1270	0.9436	0.6906	0.9992	0.9963
	W_4	47.3324	579.0357	0.9270	0.6425	0.9933	0.9867
	W_5	2.8217	40.0810	0.9643	0.6581	0.9895	0.9768
	W_6	4.9707	138.4091	1.0901	0.6776	0.9830	0.9794
	W_7	2.7617	35.5194	0.9617	0.6755	0.9957	0.9928
	W_8	34.6629	399.7580	0.9038	0.6257	0.9943	0.9901
	W_9	12.9511	179.0506	0.9721	0.6733	0.9904	0.9783
	W_{10}	20.0754	258.2698	0.9617	0.6754	0.9957	0.9927
	W_{11}	3.1774	85.5003	1.1054	0.7042	0.9842	0.9768
	W_{12}	0.5345	13.6934	1.0020	0.5863	0.9741	0.9771
	W_{13}	0.3411	10.0553	1.0951	0.6721	0.9830	0.9781
	W_{14}	0.2830	9.1483	1.0791	0.6344	0.9750	0.9728
	W_{15}	0.2169	6.5987	1.0620	0.6257	0.9733	0.9685
	W_{16}	0.1584	5.0299	1.0809	0.6402	0.9787	0.9799
	W_{17}	0.1683	3.9329	1.0471	0.6603	0.9865	0.9829

* a, b, r 和 a', b', r' 分别为由地径和胸径拟合的系数; $W_1、W_2、W_3、W_4、W_5、W_6、W_7、W_8、W_9$ 和 W_{10} 分别是叶、枝、去皮干、总体、根桩、根、皮、地上、地下和去皮干枝的干重生物量(g 株⁻¹), $W_{11}、W_{12}、W_{13}、W_{14}、W_{15}、W_{16}$ 和 W_{17} 分别代表 > 20 mm, 11~20 mm, 5~10 mm, 2~5 mm, 1~2 mm, 0.5~1 mm 和 < 0.5 mm 的根的干重生物量(g 株⁻¹). 地径 5.67~11.51 cm, 胸径 3.56~6.76 cm, 树高 3.90~7.00 m.

* a, b, r and a', b', r' are the coefficients to regress with the basal diameter and the breast height diameter, respectively. $W_1, W_2, W_3, W_4, W_5, W_6, W_7, W_8, W_9$ and W_{10} stand for the dry weight biomass of leaves, branches, stems without barks, total wood, roots collar, roots, barks, aboveground, underground, stems and branches without barks (g individual⁻¹), $W_{11}, W_{12}, W_{13}, W_{14}, W_{15}, W_{16}$ and W_{17} for the dry weight biomass of roots with different diameters, i.e., > 20 mm, 11~20 mm, 5~10 mm, 2~5 mm, 1~2 mm, 0.5~1 mm and < 0.5 mm (g individual⁻¹). The basal diameter, the breast height diameter and the height are 5.67~11.51 cm, 3.56~6.76 cm, 3.90~7.00 m, respectively.

表 2 10 a 生连香树群落生物量
Table 2 Biomass of the 10 a *C. japonicum* comm.

项目 Item	生物量 Biomass(W/t hm ⁻²)	%	
地上部分 Aboveground			
叶 Leaves	9.625	12.65	7.62
去皮枝 Branches without barks	15.354	20.18	12.15
去皮干 Stems without barks	41.945	55.14	33.20
皮 Barks	9.144	12.02	7.24
合计 Total	76.068	99.99	(60.22)
地下部分 Underground			
根桩 Root collar	9.855	20.61	7.80
粗根 Big roots with diameter > 20 mm	26.028	54.44	20.60
中粗根 Roots with diameter of 10 ~ 20 mm	3.096	6.48	2.45
细根 Roots with diameter of 5 ~ 10 mm	2.723	5.70	2.16
吸收根 Absorbent roots; < 5 mm			
直径 2 ~ 5mm 的根 Roots with diameter of 2 ~ 5 mm	2.012	4.21	1.59
直径 1 ~ 2mm 的根 Roots with diameter of 1 ~ 2 mm	1.629	3.41	1.29
直径 0.5 ~ 1mm 的根 Roots with diameter of 0.5 ~ 1 mm	1.328	2.78	1.05
直径 < 0.5 mm 的根 Roots with diameter; < 0.5 mm	1.139	2.38	0.90
合计 Total	47.810	100.01	(37.85)
凋落物 Litter			
叶 Leaves	2.403	98.16	1.90
枝 Branches	0.045	1.84	0.04
合计 Total	2.448	100.00	(1.94)
Σ	126.326	100.00	

2.2.2 群落生产力 10 a 生连香树人工群落的生物量为 126.326 t hm⁻²,其中,现存生物量为 123.878 t hm⁻²(表 3).如果把现存量平均地分配至群落生长的每一年中,则该群落年净生产力($P/t\text{ hm}^{-2}\text{ a}^{-1}$)为 12.388.由于落叶树种现存叶量每年都完全凋落,次年又长新叶,因而用现存一年的叶量分配至每一年中估算群落叶的生产力不合理,进而对估算群落 P 带来较大误差.于是采用树干解析资料和早期人工定位观测资料估算出 10 a 间连香树群落叶生长总量为 38.222 t hm⁻².因此,在现存生物量中,将 10 a 生连香树群落现存生物量中叶生物量去掉后,再加上群落 10 a 间叶生长总量,结果为 152.475 t hm⁻².由此估测其 P 为 15.248.在实际操作过程中,虽然用此方法估算的结果仍有误差,但仍较可靠地反映了该群落 P 为 12.388 ~ 15.248.

2.2.3 群落根系生产力 由于地下部分和吸收根(< 5 mm)的现存生物量分别为 47.810 t hm⁻²和 6.108 t hm⁻²(表 2),将其均分于每一年得其根系和吸收根的 P 分别为 4.781 和 0.611.需要说明的是,因吸收根每年的死亡有变化,所以,吸收根 P 的计算不能简单地以现存生物量除以年龄.文中的算法仅为简单的估测.

2.2.4 群落光能利用率 一定面积上植物同化太阳能形成的有机化学能量占该地区太阳总辐射量的百分比为该植物的光能利用率;占生理有效辐射的比率称有效光能利用率.该区域多年平均年太阳总辐射量为 $35.494 \times 10^4\text{ J cm}^{-2}$ ($35.493 \times 10^9\text{ kJ hm}^{-2}$)^①,按国际上通用的光合成方程式,即每 kg 植物(干重)贮存的太阳能为 $1.747\text{ J}(1.747 \times 10^7\text{ J t}^{-1})$ ^②,据此和连香树群落的生产力可知该群落贮存的太阳能为: $1.747 \times 10^7\text{ J t}^{-1} \times 15.248\text{ t hm}^{-2}\text{ a}^{-1} = 2.664 \times 10^8\text{ J hm}^{-2}\text{ a}^{-1}$.因此,其年太阳光能利用率为 0.75%;以生理有效辐射占总辐射的 40%计^[22],则其年有效光能利用率为 1.88%.

2.3 群落生物量生产结构

2.3.1 群落生物量垂直生产结构 图 1 显示,在光合系统生物量中,离地面 4 ~ 5 m,3 ~ 4 m 和 5 ~ 6 m 处的

① 刘照光,陈庆恒等.1991:岷江上游半干旱区水源涵养林水土保持林营造技术与小流域综合治理的研究(报告),中国科学院成都生物研究所.
② 陈传国等.1980:红松人工林生物生产力的研究,中国科学院林业土壤研究所.脚注文献编号为连续,相同的文献只列一次.

生物量分别占了整个光合系统生物量的 35.56%、31.70%和 24.81%，即群落光合系统的生物量主要集中于离地 3~6 m 处，其占了整个光合系统的 92.07%，是该群落同化作用的主层次。由于 > 3 m 以上，尤其是 4~5 m 处枝叶遮盖，林下相对光照强度迅速下降，使得 < 3 m 下光合系统的生物量陡减，仅占总光合系统生物量的 5.52%，而小于 1 m 以下的空间无光合系统生物量。就光合系统生物量垂直分布总体趋势而言，呈“中间大两头小”的态势，这与其树冠几何结构有关。群落干枝主要集中于 4 m 高度以下，这一范围内的生物量占干枝生物量的 83.48%，而离地 4~7 m 高度范围内，干枝生物量仅占其总生物量的 16.52%。从总的趋势看，干枝生物量随垂直高度的增加而逐渐减小，并呈“中间大两头小”的趋势（图 1）。这个变化规律和光合系统的生产结构相适应。同化作用主要集中于离地 3~6 m 范围内，这一范围内叶生物量大，因而需要有大量的侧枝支撑和输送养分及水分；由于这一范围内叶的变化呈“中间大两头小”的态势，因而各相邻单位高度的枝干生物量随高度的变化也呈“中间大两头小”的趋势。

总根的分布则主要集中于距地表 20 cm 的土壤范围内，这一层次的根占了根总生物量的 97.48%，仅地表 10 cm 土壤范围内的根就占了总的 45.69%；在距地表 20~30 cm 和 30~40 cm 的土壤中，根生物量分别仅占了 2.31%和 0.21%，而在 40 cm 以下的土壤中基本无根系分布。吸收根和总根的分布相似，在离地表 10 cm 和 10~20 cm 范围内的土壤中，吸收根分别占总吸收根的 49.01%和 43.75%；而距地表 20~30、30~40 cm 范围内的土壤中的吸收根仅分别占 6.21%和 1.00%。无论是吸收根抑或总根系都总体上显示出随土层加深而减少的趋势，然而在单位垂直深度范围内，根的分布极大值位于距地表 10~20 cm 范围内，而吸收根的分布极大值则位于距地表 0~10 cm 范围内，表明呈网状的吸收根嗜肥和嗜水性。

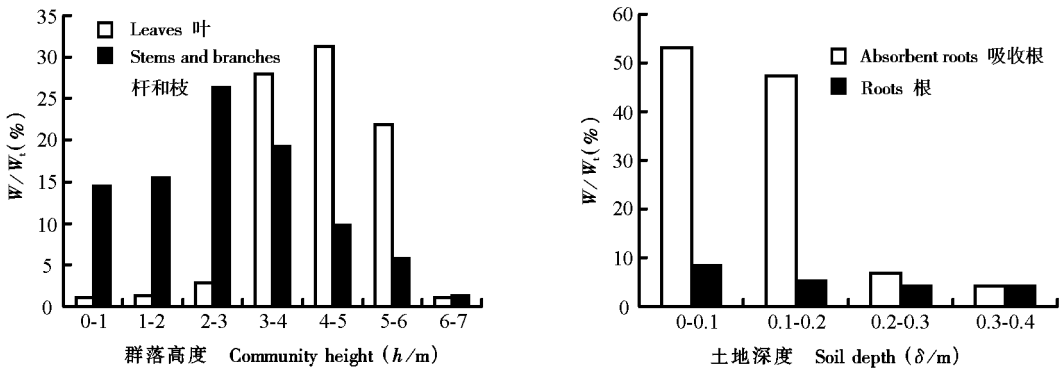


图 1 10 a 生连香树群落垂直生产结构

Fig.1 The vertical production structure of the 10 a *C. japonicum* comm.

2.3.2 群落生物量水平生产结构 连香树群落平均个体生物量水平生产结构图表明，平均个体光合系统的生物量水平分布呈现“中间大两头小”的态势。其主要集中在距于基半径 0.5~1.0 m 处，占光合系统生物量的 58.99%；其次为在以树基为中心、半径为 0.5 m 范围内，占 24.81%；二者合计占光合系统总生物量的 83.80%，居同化作用的主导地位。而在以树基为中心、半径大于 1.0 m 的范围内，光合系统生物量仅占 16.20%；尤其在半径大于 1.5 m 范围内光合系统生物量锐减，仅占 1.20%（图 2）。干枝生物量分布则明显不同于群落光合系统的生物量分布，其分布趋势为距干基越远，生物量越少。以树基为中心 0.5 m 范围内，其占了 84.05%，且主要来源于树干；枝主要集中于离干基 0.5~1.0 m 范围内，占 12.75%；而在距干基半径 1.0~1.5 m 和 1.5~2.0 m 范围内，枝生物量迅速减少，分别占 3.00%和 0.20%，显然枝生物量的水平分布特征与光合系统生物量的分布相适应（图 2）。

根的水平分布表现为距于基越远，生物量越小。距干基半径 0.40 m 范围内的根生物量占了绝对优势，为根总生物量的 69.93%，其中一部分来源于根桩。半径为 0.40~0.80 m 和 0.80~1.20 m 范围内的根生物量分别占总根量的 18.09%和 11.03%；而在 1.20~1.60 和 1.60~2.00 m 的半径范围内，其分别仅占 0.82%和 0.13%（图 2）。吸收根的水平分布类似于根。在以干基为中心，半径为 0~0.40 m、0.40~0.80 m 和 0.80~1.20 m 范围内的吸收根分别占其总生物量的 37.07%、31.11%和 27.36%，因此在以干基为中心、半径为 1.20 m 范围内，

吸收根占了绝对数量,为总吸收根的 95.54%;而在半径为 1.20~1.60 m 和 1.60m~2.00 m 范围内,其迅速减少,仅分别占了 3.12%和 1.34%。土壤养分是根系营养的主要来源,而植物根系也总是向着养分充足的空间伸展分布^[9]。吸收根的分布与地上叶的分布特征趋同,如在以干基为半径的 1.20 m 的范围内,吸收根占其总的 95.54%;而在此范围内,叶生物量至少占了整个光合系统生物量的 83.80%。根和吸收根与叶的分布格局有利于充分利用通过凋落物及淋溶等归还途径归还的养分。同时,由于凋落物的蓄水功能,也给吸收根提供了充足的水分(图 2)。

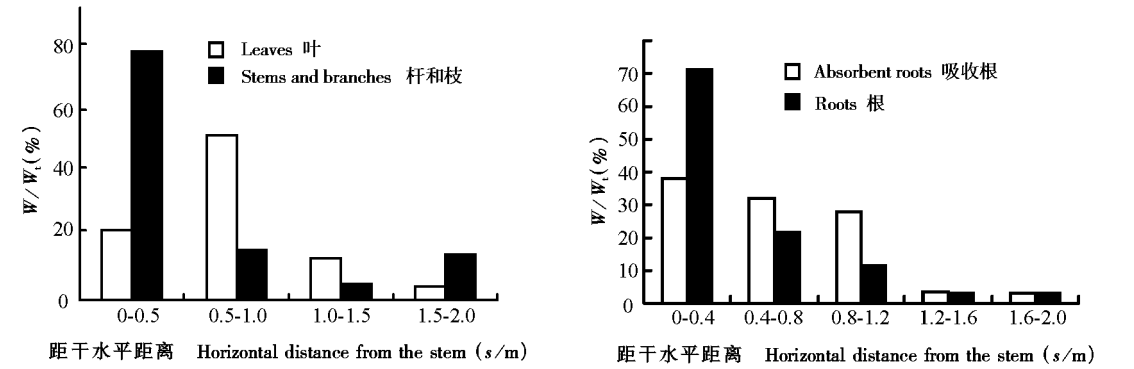


图2 10 a 生连香树平均个体水平生产结构

Fig.2 The horizontal production structure of each individual in 10 a *C. japonicum* community

2.4 凋落物

2.4.1 凋落规律 两年的物候观测表明,该区域的连香树一般在4月初开始发芽;4月中旬为发芽盛期,4月下旬展叶可达10%~20%。4月的平均温为8.5℃,≥10℃积温为90.2℃,该月基本无凋落物(表3)。5月上旬展叶可达30%~40%,5月中旬全部芽展叶完成,5月下旬产生的叶量可达总叶量的60%~70%。5月的平均温和≥10℃积温分别为12.9℃和375.0℃,该月的凋落叶量极少,为0.005 t hm⁻²,仅占0.05%,凋落的叶也主要是由外因如风吹枝叶或动物等对叶的机械性损伤造成。6月份叶生长达旺盛期,凋落物仅占1.10%。7、8、9月份凋落物量分别占2.32%、4.18%和11.09%,这部分凋落叶产生的原因包括机械性损伤、老叶生理成熟

表3 连香树群落凋落叶量及气象因子月动态

Table 3 Monthly dynamics of *C. japonicum* comm. litter and climatic factors

月份 Months	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	Total
凋落量 Litter (t hm ⁻² a ⁻¹)					0.005	0.101	0.212	0.382	1.014	5.639	1.790	0.0403	9.146
%					0.01	1.10	2.32	4.18	11.09	61.66	19.57	0.03	100.00
月均降水 mm	21.6	30.2	47.1	131.2	133.3	144.4	232.6	101.3	98.9	55.9	26.3	5.0	1027.8
Monthly mean precipitation	2.10	2.94	4.58	12.77	12.97	14.05	22.63	9.86	9.62	5.44	2.56	0.49	100.00
≥10℃积温(℃)			18.6	90.2	375.0	478.7	563.5	538.5	399.0	171.7			2635.2
Accumulated temperature≥10℃			0.71	3.42	14.23	18.17	21.38	20.43	15.14	6.52			100.00
%													
月均温度(℃)	-1.5	-0.8	4.6	8.5	12.9	16.0	18.2	17.4	14.0	9.8		5.2	1.7
Average temperature													

以及树冠下方因光照不足饥饿而死的树叶。10月是叶年凋落的高峰期,凋落量占61.66%;本月中,旬间的凋落变化明显,一般上旬凋落相对较少,中旬凋落较多,下旬最多。凋落的最主要原因是霜冻,有时仅一次霜冻即产生大量的落叶,该月的平均温和积温分别为9.8℃和171.7℃。11月凋落叶量为1 a中的次峰期,占19.57%,该月积温为0,月均温度为5.2℃,连香树基本停止生长,开始步入休眠期,叶因霜冻继续凋落。12月份,月均温1.7℃,>10℃的积温为0,树梢上残存的零星叶片在该月中凋落完毕(表3)。

2.4.2 凋落物对养分循环的功能 连香树年均凋落物量与其元素平均含量的积为其年均凋落物贮量(kg hm⁻²),表现为 Ca(215.02)>N(87.80)>Al(34.75)>K(28.81)>Mg(18.47)>Fe(6.68)>P(5.67)>Mn(0.82)。年凋落物量中贮存 N、P、K、Ca、Mg、Fe、Mn、Al 等 8 种元素共计 398.02 kg hm⁻²(表 4)。然而,凋落物中贮存的某

种元素越多,并不表明其对土壤中的该元素生物循环的影响越大;同理,土壤库存中某元素越多,也并不表明该元素对生物循环的影响越大.因此还应充分考虑到土壤库存中能被植物直接吸收利用的有效元素贮量.年均土壤中的有效元素贮量(kg hm^{-2})表现为 $\text{Al}(11958.14) > \text{Ca}(7170.87) > \text{Mn}(1052.44) > \text{Mg}(991.96) > \text{N}(722.30) > \text{Fe}(574.31) > \text{K}(257.50) > \text{P}(6.66)$,8 种元素共贮存了 $22734.18 \text{ kg hm}^{-2}$ (表 4).为了较为准确地描述凋落物对元素生物循环的影响大小,提出生物循环功能系数(Functional coefficient of biological cycle: FCBC),即年凋落物元素贮存量与年土壤库存该有效元素的百分数.用公式表述为: $\text{FCBC} = (\text{Elements of annual litter})/(\text{Available annual elements of soil}) \times 100\%$.该式的生态学含义为:某元素的生物循环功能系数越大,则凋落物对该元素的生物循环功能影响越大,反之则相反.据此,计算出连香树群落凋落物的 8 种元素的生物循环功能系数(表 4)表明:凋落物对 P 的生物循环影响最大,其次,分别为 $\text{N}(12.16\%) > \text{K}(11.19\%) > \text{Ca}(3.00\%) > \text{Mg}(1.86\%) > \text{Fe}(1.16\%) > \text{Al}(0.29\%) > \text{Mn}(0.08\%)$.根据功能循环系数可划分四个等级:最大为 P,功能循环系数为 85.14%;其次为 N 和 K,系数为 11.19~12.16%;再次为 Ca、Mg、Fe,为 1.16~3.00%;对 Mn 和 Al 生物循环的影响最小,系数为 0.08~0.29%(表 4).

表 4 连香树群落年均凋落物元素贮量与土壤(0~40 cm)年有效元素贮量的关系($\text{kg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$)

Table 4 The relationship between annual elements of litter and available elements of soil (0~40 cm deep) in *C. japonicum* comm. ($\text{kg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$)

元素 Elements	N	P	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Al	Total
年均凋落物元素(1)*	87.80	5.67	28.81	215.02	18.47	6.68	0.82	34.75	398.02
年均土壤有效元素(2)*	722.30	6.66	257.50	7170.87	991.96	574.31	1052.44	11958.14	22734.18
(1)/(2)(% **)	12.16	85.14	11.19	3.00	1.86	1.16	0.08	0.29	1.75

* (1)Elements of annual litter; (2)Annual available elements of soil;
* * FCBC: 生物循环功能系数 Functional coefficient of biological cycle: FCBC.

3 讨论

3.1 生物量模型

基径(胸径)曲线式和基径(胸径)树高式在林木生物量测定中的实用性已被大量的研究报道所证实^[20,21,31,32],本文再次证实了其有效性;一般而言,用胸径建立模型对幼林、尤其对人工林是合适的,而对自然林或成年林则不如胸径树高式更适用.文中两式的相关系数表明,基径(胸径)曲线式的有效性总体上优于基径(胸径)树高式,但差别不大(表 1),符合上述以往研究的结论.用基径建立模型的相关系数总体上优于用胸径建立模型的相关系数(表 1),这可能与连香树的萌生性有关,但差别较小;由于测胸径更为容易,所以用胸径建立模型更方便.

3.2 群落生产力

严格地说,群落生产力间的比较应在同一地带的相似林分中进行.但为了了解连香树群落与其它地区森林生产力($P/t \text{ hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$)的大体差异,有必要列出一些学者对各种森林 P 的估测值:Whittaker 估算地球上森林的 P 是 $12 \sim 15^{[19]}$;Rodin 估算亚热带半干旱、湿润地区植物的 P 是 $13.8 \sim 25.5^{[22]}$;木村允估算日本大隅半岛常绿阔叶林 P 为 $20.6^{[21]}$;何敦煌等估算厦门 5 a 生苏门腊金合欢(*Acacia glauca*)群落的 P 为 $16.2^{[14]}$;高智慧等估算的湖北平原 18 a 生水杉林 P 为 $17.51^{[16]}$;冯宗炜等估算的湖南会同 20 a 生马尾松 P 为 $5.03^{[8]}$;汪企明等估算江苏 22 a 生湿地松林 P 为 $8.95^{[15]}$.本文中,连香树人工群落 P 为 $12.388 \sim 15.248$,基本接近上述估测值,并比部分针叶林群落生产力高.

连香树群落根系和吸收根的 P 分别为 4.781 和 0.611.高智慧等估算的湖北平原 18 a 生水杉林根系 P 为 $3.55^{[16]}$;冯宗炜等估算的湖南会同 20 a 生马尾松和杉木林根系 P 分别 0.850 和 $1.170^{[8]}$;汪企明等估算江苏 22 a 生湿地松根系 P 为 $3.10^{[15]}$;廖兰玉等估算的鼎湖山亚热带常绿阔叶林根系 P 为 $3.470^{[7]}$;石培礼等估测的 18 a 生桉柏混交林和柏木纯林的吸收根净生产力分别为 0.107 和 $0.204^{[5]}$.可见,连香树根系和吸收根发

达,生产力高.所以是优良的水土保持和土壤改良树种.

如前所述,不同地带有不同的气候条件,群落净生产力也有差异,上述比较仅能帮助我们了解连香树人工群落生产力与其它地区各群落类型的净生产力差异范围和轮廓,不能准确提供该种群是否充分利用了栽培区域的水热资源.为此,计算该区域的植物气候生产力,即某一地区植物群体、土壤、气候处于最佳状态下所能达到的最大植物第一性生产量^[13].采用由 H.Lieth 提出的 Miami 模型: $TSP_t = 3000 / (1 + e^{1.315 - 0.119t})$, $TSP_N = 3000 \times (1 - e^{-0.000664N})$ 和 Thornthwaite Memorial 模型: $TSP_V = 3000 \times (1 - e^{-0.0009695(V-20)})$ 计算植物气候生产力^[13,29,30].上述各式中, TSP_t 、 TSP_N 和 TSP_V 分别为以温度(℃)、降水量(mm)和实际蒸发散量(mm)计算得到的植物气候生产力($g\ m^{-2}\ a^{-1}$); N , t , V 分别为年均降水量(mm)、年均气温(℃)、年均实际蒸发散量(mm). V 可由以下式确定: $V = 1.05N / [1 + (1.05N/L)^2]^{1/2}$ 或当 $N > 0.316L$ 时, $L = 300 + 25t + 0.05t^2$, 否则 $N = V$, 式中 t 、 N 的含义同上.鉴于该区域植物生长期在 4~10 月,而以全年的均值计算则误差较大,故仅以多年生长期的平均降水和均温进行计算.根据脚文献(1),统计多年的 4~10 月平均降水 897.6 mm,均温 12.29℃代入上述公式计算得 $TSP_t = 16.104\ t\ hm^{-2}\ a^{-1}$ 、 $TSP_N = 13.470\ t\ hm^{-2}\ a^{-1}$ 、 $TSP_V = 11.423\ t\ hm^{-2}\ a^{-1}$.虽然用 Miami 和 Thornthwaite & Memorial 模型估测的植物气候生产力有差异,但无疑说明了连香树人工群落的净生产力接近于植物气候生产力.因而在该区域发展连香树能充分发掘和利用该区域的自然气候资源.

3.3 群落光能利用率

连香树群落年光能利用率和有效光能利用率分别为 0.75% 和 1.88%;何敦煌等估测的厦门 5 a 生苏门答腊金合欢人工群落的光能利用率和有效光能利用率分别为 0.56% 和 1.40%^[14],可见,连香树群落光能和有效光能利用率较高,这和其高生产力相吻合.

3.4 群落生产结构

群落生物量生产结构图能明确表示出构成群落的植物各部分生物量的比例、空间分布和摄取资源状态的变化等,因而能反映群落的生产状况和物种生物生态学特性.

在群落垂直生产结构图中(图 1),若以单位高度而言,干枝生物量垂直分布并不呈典型的“基部宽上部窄”的稳定性分布,这与如苏门答腊金合欢(*Acacia glauca*)等多种群落的干枝生物量稳定性垂直分布不同^[14].主要反映在单位垂直高度 0~1 m 和 1~2 m 的干枝生物量小于 2~3 m 处的干枝生物量.2 m 以下的干枝生物量主要来源于干,而 2 m 以上的干枝生物量主要来源于侧枝.这种分布特征显示出连香树群落侧枝发达,萌生能力强(图 1).

图 1 和 2 的根系分布表明:连香树是浅根型树种,其吸收的养分水分以及细根死亡所归还的养分主要集中于距地表 20 cm 范围内,这种垂直分布和吸收范围远低于其它浅根型树种如柏木、桉木等主要分布于 0~40 cm 的范围^[12].然而,连香树根和吸收根的这种分布特性和其生长特性异常吻合.连香树为落叶树种,因而每年凋落大量凋落物,凋落物分解后的养分主要集中于地表,由于凋落物的持水和覆盖作用,因而水分也主要集中于表土层.连香树群落生物生产力高,每年急需大量的养分和水分,故其根系也主要集中于水肥条件最好的表土层.可见,连香树群落根系生物量的生产结构分布既是连香树长期适应“吸收-归还”的进化结果,又有利于促进群落“吸收-归还”的良性循环,进而实现群落的持续发展.

Lemke 在研究苹果等果树根系时,将根系分为水平根型(flat root)、垂直根(taproot)和散生根型(heart root)^[10],向师庆在研究了北京地区主要造林树种根系后,又补充了复合根型^[11].图 1 和 2 表明,连香树属浅根性水平型根系,即其主根不发达,侧根极发达,且偏向于水平伸展,在发达的侧根上,密生网状的细根和吸收根.

3.5 连香树群落凋落动态

连香树群落月凋落物动态模式呈单峰(表 3),它明显有别于常绿森林月凋落物量呈动态双峰或不规则模式^[4].连香树群落 9~12 月凋落物量共为 8.446 $t\ hm^{-2}$,占全年凋落量的 92.35%,而 10~12 月凋落量占全年的 81.26%,此后已进入低温干冷阶段,不利于微生物的活动,使得凋落物养分分解、淋溶和损失较少.翌年 4 月后,连香树开始生长,且水、热同步;6~8 月相对高温多雨(表 3),微生物分解活动旺盛,加之该叶片为纸质,

易于分解,将上一年的凋落物快速分解,而此时正是连香树群落生长旺季和吸收养分最多的时期.可见,连香树群落集中于秋冬落叶,有利于保存养分,也有利于促进群落翌年的生长和吸收,从而形成其与环境协调的持续生物循环过程.

3.6 连香树群落凋落物分解率、保存率和生物循环功能系数

生态系统的本质是物质循环,核心是能量流动,而分解率直接描述了参与物质循环的多少和效率;所以,相对而言,保存率的生态学意义不及分解率的重要.然而,保存率与分解率在数量上是矛盾的统一体,且其反映了地表积累凋落物的多少,进而反映了生境状况,间接地指示了物质循环和能量流动的效率,故其仍有不可忽视的生态学意义.

Rodin 等用林地土壤多年的凋落物残存总量和当年凋落物量的比值表示凋落物分解率并指示该群落生物循环强度^[22].据此定义,利用表 2 中的凋落物及表 3 中的凋落物数据,得其凋落物分解率为 0.2677.显然,这个结果与现实不符,究其原因主要是其被用于研究常绿群落类型(我国一些学者也曾用此定义研究常绿群落类型^[14]),而不适用于落叶群落类型.常绿森林类型和常绿落叶混交类型的群落凋落物量受海拔、季节、纬度、施肥、树龄、密度以及气候等多种因素影响^[4],因而很难较准确地估算其凋落物的分解率;但对于落叶纯林群落而言,其凋落物主要由叶组成,且叶的凋落亦主要受生长季节(即气候因子)所控制,因而这有利于估算落叶群落凋落物的分解率和保存率.不妨将年均分解率(Mean yearly decomposition rate: M. Y. D. R.)定义为年均凋落量(Litter)减去凋落物年均保存量(Retention)后与年均凋落物量的百分数;而凋落物年均保存率(Mean yearly retention rate: M. Y. R. R.)则指群落凋落物年均保存量与年均凋落量的百分数;保存率与分解率之和为 100%.这种算法易于理解,可适用于任何植物群落,并能很好地解释森林群落的发育和地表凋落物累积过程.根据以上定义,利用树干解析和生物量测定资料初步估测连香树群落凋落物分解率和保存率分别为 91.72% 和 8.28%,这是该群落高生产力的物质基础.

归还系数指元素归还量与吸收量的比值,生物循环功能系数指年凋落物元素贮存量与年土壤库存该有效元素的百分数,可见,生物循环功能系数的含义不同于归还系数的含义.生物循环功能系数(表 4)表明:凋落物对 P 的生物循环影响最大,对 Mn、Al 生物循环的影响最小.其原因有几种可能:①土壤缺 P 富 Mn、Al,这已从表 4 中得到证实;②连香树从土壤中选择吸收 P 多,而 Mn、Al 少;③连香树在吸收入体内的元素中,对 P 的利用低,对 Mn、Al 的利用高;④P 在连香树体内易转移并再利用,而 Mn 和 Al 则相反.对于后三种原因尚需进一步研究确定.

3.7 连香树群落的推广与应用

尽管连香树已被世界各国(含中国)广泛引种栽培^[23],但主要用于庭院绿化,文中的研究为连香树成为林业造林资源树种提供了理论依据,同时,也为难以恢复森林的中山区的造林树种的选择提供了实践范例和理论基础.本文结果表明,连香树是浅根速生树种.根据其速生性和多用途性,可营造为超短轮伐期工业用材林(如造纸、药业、化工等);也可作为中山区的先锋造林树种,迅速稳定森林立地环境,而后逐步改建为针叶林或针阔混交林.连香树的浅根性表明其对土壤的水肥条件要求高,宜在土壤条件较好的气候适生区发展.当然,尚有许多问题值得进一步研究,如连香树群落丰产培育技术、资源开发和利用等.

3.8 本文存在的主要问题

存在的主要问题是研究对象的年龄太小(因在我国仅近几年才在少数区域营建连香树森林,无其成熟林,故仅 10 a 生连香树人工林可供选择),所以,文中的一些结论只能反映连香树人工幼林的一些特性,尚不足以认识典型的连香树森林的主要特性,这无疑在一定程度上降低了本文的学术价值.然而,基于连香树重要的科研和资源价值,即使研究其早期的一些特性,对认识连香树森林发育过程中早期的生态学特性,进而对探索其生态学全貌等也都有其科学意义;更重要的是,通过研究其早期的特性,对尽早地探讨其作为资源树种的可能性和合理性有重要的实践意义.

鸣谢 承蒙中国科学院沈阳应用生态研究所王战研究员审阅了研究结果并提出宝贵意见,谨致谢忱.

参考文献

- 1 宋朝枢,徐荣章,张清华编.中国珍稀濒危保护植物.北京:中国林业出版社,1989
- 2 Wang D(王东), Gao SZ(高淑贞). A study on the relationships of Cercidiphyllaceae I. Leaf architecture and vasculature changes of petiole. *Acta bot Boreali-occidentalia Sinica*(西北植物学报). 1990,10(1):37~41
- 3 Wang D(王东), Gao SZ(高淑贞). Study on the relationships of Cercidiphyllaceae II. Anatomy and morphology study on secondary xylem. *Acta Bot Boreali-occidentalia Sinica*(西北植物学报). 1991,11(4):287~290
- 4 Wang FY(王凤友). Review on the study of forest litter fall. *Adv Ecol*(生态学进展). 1989,6(2):82~89
- 5 Shi PL(石培礼), Zhong ZC(钟章成), Li XG(李旭光). A study on root system of alder and cypress mixed plantation. *Acta Ecol Sinica*(生态学报). 1996,16(6):623~631
- 6 余宁旺主编.应用数学.北京:农业出版社,1979
- 7 Liao LY(廖兰玉), Ding MM(丁明懋), Zhang ZP(张祝平), Yi WM(蚁伟民), Guo GZ(郭贵仲), Huang ZL(黄忠良). Root biomass and its nitrogen dynamic of some communities in Ding Hu Shan. *Acta Phytoecol Geobot Sinica*(植物生态学与地植物学学报). 1993,17(1):56~60
- 8 Feng ZW(冯宗炜), Chen CY(陈楚莹), Zhang JW(张家武), Wang KP(王开平), Zhao JL(赵吉录). Biological productivity of two forest communities in HuiTong county of Hunan province. *Acta Phytoecol Geobot Sinica*(植物生态学与地植物学学报). 1982,6(4):257~267
- 9 Dian JP(单建平), Tao DL(陶大立). Overseas researches on tree fine root. *Chin J Ecol*(生态学杂志). 1992,11(4):46~49
- 10 W. 伯姆.根系研究法.北京:科学出版社,1985
- 11 Xing SQ(向师庆). Study on the root system of main tree species in Beijing region. *Journal of Beijing Fores Univ*(北京林学院学报). 1981,2:19~23
- 12 Deng TX(邓廷秀), Liu GF(刘国凡). A preliminary study on alder and cypress mixed forest. *Acta Phytoecol Geobot Sinica*(植物生态学与地植物学学报). 1987,11(1):59~66
- 13 袁嘉祖,张汉雄.黄土高原地区森林植被建设的优化模型.北京:科学出版社,1991
- 14 He DH(何敦煌), Lin P(林鹏). Studies on biomass and litter fall of *Acacia glauca* community in Xiamen. *Acta Phytoecol Geobot Sinica*(植物生态学与地植物学学报). 1991,15(1):1~7
- 15 Wang QM(汪企明), Shi YG(石有光). A preliminary study on the biomass and production of slash pine plantation in Jiangsu province. *Acta Phytoecol Geobot Sinica*(植物生态学与地植物学学报). 1990, 14(1):1~12
- 16 Gao ZH(高智慧), Jiang GH(蒋国洪), Xing AJ(邢爱金). A study on the biomass of *Metasequoia glyptostroboides* plantation in Zhebei plain. *Acta Phytoecol Geobot Sinica*(植物生态学与地植物学学报). 1992,16(1):64~71
- 17 Wen ZM(温肇穆), Liang HW(梁宏温), Li Y(黎跃). Studies on the biocycling of nutrient elements of tree layer of *Cunninghamia lanceolata* mature plantations. *Acta Phytoecol Geobot Sinica*(植物生态学与地植物学学报). 1991,15(1):36~45
- 18 刘光崧主编.土壤理化分析与剖面描述.重庆:科学技术文献出版社重庆分社,1996
- 19 Whittaker RH. 著;姚壁君译.群落和生态系统.北京:科学出版社,1977
- 20 Madgwick HAI. 著;李文华等译.植物生态学译丛(第一集).北京:科学出版社,1974
- 21 木村允著;姜恕等译.陆地植物群落的生物量测定法.北京:科学出版社,1981
- 22 Rodin LK. 著;何妙光译.世界主要生态系统生产力.植物生态学译丛(第四集).北京:科学出版社,1982
- 23 Bob Gibbons. *Trees of Britian and Europe*. London:Chancer press,1995
- 24 Davis GL. Systematic embryology of angiosperms. New York:Jorn wiley & Sons,1996
- 25 Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy angiosperms. New York:Hafner Publishing Co. , 1966
- 26 Swamy BGL, Bailey IW. The morphology and relationships of Cercidiphyllum. *J Arnold Arb*. 1949,30:187~210
- 27 Ratter JA, Milne C. Chromosome in primitive angiosperms.Notes *RBG. Edinb*. 1976, I :32
- 28 Metcalfe CG, Chalk L. *Anatomy of the Dicotyledons* (Oxford).1957, 1: 30~31
- 29 Lieth H. Modeling the primary productivity of the world natural resources. Paris:UNSCO,1972
- 30 Lieth H, Box E. Evapotranspiration and Primary Productivity. *Hersus Thornthwaite Memorial* (Elmer. NT). 1974,Vol. 2
- 31 Attiwill PM. A method for estimating crown weight in Eucalyptus, and some implications of relationships between crown weight and stem diameter. *Ecology*. 1976,47:759~804
- 32 Attiwill PM ; Ovington JD. Determination of forest biomass. *For Sci*. 1968,14:13~15