

马尾松-阔叶树混交异龄林生物量与生产力分配格局

樊后保^{1,2}, 李燕燕^{1,2}, 苏兵强³, 林德喜⁴, 刘春华⁵, 蒋宗培⁵

(1. 南昌工程学院生态与环境科学研究所, 南昌 330029; 2. 福建农林大学林学院, 福州 350002; 3. 福建省国有林机构管理局, 福州 350003; 4. 福建农林大学资源与环境学院, 福州 350002; 5. 福建农林大学莘口教学林场, 三明 365002)

摘要: 在 25 年生的马尾松林下分别套种 1 年生火力楠、闽粤栲、苦槠、格氏栲、青栲和拉氏栲幼苗, 经过 16a 的培育后形成了郁闭的针阔混交异龄林。应用分层平均标准木收获法, 建立相对生长方程, 对上述 6 种混交林及马尾松纯林的生物量与生产力分配格局进行了研究。6 个混交林的林木总生物量分别为 216.41、260.06、221.92、221.65、246.13 t/hm² 及 201.04 t/hm², 而马尾松纯林的生物量为 204.37 t/hm²; 其中地上部分占 81.4% ~ 83.7%, 林分之间差异较小。在混交林中, 处于主林层的主林松生物量占林分总生物量的比例为 73.5% ~ 85.4%。在各林分生物量组成中, 干材生物量最大, 占总生物量的 56.4% ~ 64.8%, 其它组分所占的比例依次为根(16.3% ~ 18.6%) > 枝(9.0% ~ 16.9%) > 皮(4.9% ~ 7.3%) > 叶(1.1% ~ 4.3%)。生物量的空间结构在马尾松纯林和混交林之间存在明显差异, 混交林中 0 ~ 9 m 高度的生物量分配比例(67.1%)明显大于马尾松纯林(53.7%); 混交林中, 在 2 ~ 3 m 高度就出现了枝、叶的分布, 而马尾松纯林中则出现在 13 ~ 14 m。混交林中, 阔叶树根系的生物量主要集中于 0 ~ 40 cm 土层, 占根系总生物量的 74% ~ 99%, 60 cm 以下土层则根系分布很少, 而马尾松的根系则主要分布于土壤表层(0 ~ 20 cm)和 60 cm 以下土层, 分别占总生物量的 26% 和 49%。各混交林分的净初级生产力为 10.60 ~ 15.25 t/(hm²·a), 而马尾松纯林的生产力仅 7.34 t/(hm²·a)。林分净初级生产力(NPP)与光合器官/地上部分生物量比(X_1)、细根生物量/地下部分生物量比(X_2)存在显著的非线性关系: $NPP = 5.5745 + 1.1985 X_1 + 2.6479 X_2^2$ 。在所研究的林分中, 细根($d < 2\text{mm}$)生物量占林分总生物量的平均比例为 0.2%, 但细根生产力占林分净生产力的平均比达 2.9%。

关键词: 马尾松; 阔叶树; 混交林; 生物量; 净初级生产力

文章编号: 1000-0933(2006)08-2463-11 中图分类号: S718.55 文献标识码: A

Allocation pattern of biomass and productivity in the mixed uneven-aged stands of Masson's pine and hardwood species

FAN Hou-Bao^{1,2}, LI Yan-Yan^{1,2}, SU Bing-Qiang³, LIN De-Xi⁴, LIU Chun-Hua⁵, JIANG Zong-Kai⁵ (1. The Research Institute of Ecology and Environmental Sciences, Nanchang Institute of Technology, Nanchang 330029, China; 2. The College of Forestry, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; 3. Administration Bureau of National Forest Farms of Fujian Province, Fuzhou 350003, China; 4. College of Resources and Environment, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; 5. Xinkou Experimental Forest Farm, Fujian Agriculture and Forestry University, Sanming 365002, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(8): 2463 ~ 2473.

Abstract: One-year old seedlings of six hardwood species, *Michelia macclurei*, *Castanopsis fissa*, *Castanopsis sclerophylla*, *Castanopsis kawakamii*, *Cyclobalanopsis myrsinaefolia* and *Castanopsis lamontii*, were separately planted under the overstory of 25-year-old Masson's pine plantation, and developed into closed mixed stands after 16 years of management. By harvesting and measuring the average sample trees collected from the plots, a group of allometric growth equations were established to estimate the allocation patterns of biomass and net primary productivity in the above six mixed stands and also the pure Masson's pine plantation. The whole-tree biomasses were 216.41 t/hm², 260.06 t/hm², 221.92 t/hm², 221.65 t/hm², 246.13 t/hm² and

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30370259); 福建省自然科学基金重点资助项目(B0320001)

收稿日期: 2005-04-25; 修订日期: 2005-11-23

作者简介: 樊后保(1965~), 男, 江西修水人, 博士, 教授, 主要从事森林生态系统养分循环与生产力研究. E-mail: hbfan@nit.edu.cn

Foundation item: The project was supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30370259) and Key Project of Natural Science Foundation of Fujian Province (No. B0320001)

Received date: 2005-04-25; Accepted date: 2005-11-23

Biography: FAN Hou-Bao, Ph.D., Professor, mainly engaged in nutrient cycling and productivity of forest ecosystems. E-mail: hbfan@nit.edu.cn

201.04 t/hm², respectively, for the mixtures, and 201.04 t/hm² for the pure pine stand. The percent allocation to aboveground biomass was in the range of 81.4% to 83.7%, with little difference among the stand types. In the mixtures, the pine trees in the upper canopy accounted for 72.5%—85.4% of the total biomass, the lower hardwoods for 27.5%—14.6%. For all the stand types, allocation to stems was the greatest, making up 56.4%—64.8% of the sum, followed by roots (16.3%—18.6%), branches (9.0%—16.9%), barks (4.9%—7.3%), with foliage the least (1.1%—4.3%). For pine trees in the mixtures, average allocation percentages to stems, barks, branches, foliage, and roots were 63.9%, 6.5%, 10.8%, 1.0% and 17.9%, respectively, but for the hardwoods 42.0%, 4.6%, 27.6%, 12.2% and 13.6%, respectively. In the mixtures, the average dead-to-living branch ratio was 0.47, quite higher than the pure stand, suggesting the upward growth by hardwoods in the mixtures accelerated the natural pruning of the forests. The spatial pattern of the biomasses varied greatly between pure and mixed stands, with 67.1% of the total biomass being distributed in the height of 0—9 meters for the mixtures, and 53.7% for the pure. In addition, the first whorl of living branches and foliage were present at the height of 2—3 meters above the ground in the mixtures, but 13—14 meters in the pure pine stand. In the mixtures, roots of the hardwoods were mostly distributed at the soil depth of 0—40 cm, occupying 74%—99% of the total belowground biomass, but very sparse under 60 cm; pine roots were mainly concentrated at the depth of 0—20 cm and under 60 cm, making up 26% and 49% of the biomass, respectively. In the mixtures, more fine roots were distributed in the soils under 40 cm, but in the pure stand, more fine roots found in the surface soil (0—40 cm). The net primary productivity (*NPP*) was estimated to be between 10.60 and 15.25 t/(hm²·a) for the mixtures, and 7.34 t/(hm²·a) for the pure. The *NPP* for each component of the pine trees varied with the stand types, but decreased in the order: stem > foliage > branch > bark > root. For the hardwoods except *Castanopsis fissa*, foliage exhibited the greatest *NPP*, followed by stems, branches, and roots, barks the least. Significant nonlinear relations were found between *NPP* and two biomass proportion parameters: the photosynthetic organs/aboveground ratio (X_1) and fine roots/belowground ratio (X_2), developed into a predicatable formula: $NPP = 5.5745 + 1.1985 X_1 + 2.6479 X_2^2$. In all the studied stands, fine roots ($d < 2$ mm) averagely held about 0.2% of the total biomass, but 2.9% of the *NPP*.

Key words: *Pinus massoniana*; hardwood species; mixed stand; biomass; net primary productivity

生物量作为生态系统中积累的有机物总量,是整个生态系统运行的能量基础和营养物质来源。森林是地球上最大的陆地生态系统,其碳储量为 1146 Pg,约占全球陆地生态系统总碳储量的 57%^[1,2]。因此,估算森林生物量及碳储量,对于研究全球气候变化和碳平衡具有重要意义。来自北美和欧洲的科学研究表明,北半球中、高纬度森林具有重要的碳汇功能^[3-5]。自 20 世纪 70 年代中期以来,我国森林的碳储量也稳步上升,由人工造林而固定的碳达到 0.45 Pg,平均碳密度由 15.3 Mg/hm² 增加到 1998 年的 31.1 Mg/hm²^[6]。这说明,通过合理的森林经营可增加森林碳储量,有助于平衡由化石燃料燃烧所排放的 CO₂。因此,研究经营措施对人工林生物量和生产力的影响是全球变化研究的重要内容之一^[7-9]。

马尾松 (*Pinus massoniana* Lamb) 是我国特有的速生、丰产乡土树种,也是我国东部亚热带湿润地区分布最广、资源最丰富的针叶树种,在林业生产中一直占有重要地位^[10,11]。然而,由于长期采取单一树种的纯林经营模式,致使立地衰退与森林生产力下降。同时,大面积马尾松纯林易受松毛虫和森林火灾的侵袭,严重制约着林业的可持续发展^[12,13]。因此,营造混交林是解决这一问题的关键,而将现有的针叶纯林改造成混交林则显得更为迫切和实际,因为在纯林下套种阔叶树为修复这些脆弱生态系统提供了一条有效途径。我国已开展了大量有关马尾松混交林的生态学研究,然而,同时对多种混交模式进行定位对比研究则未见报道^[14-18]。福建农林大学莘口教学林场自 20 世纪 80 年代中期以来,开展了在马尾松林下套种阔叶树种的试验研究,目前已形成多种郁闭的针阔混交异龄林模式。自 2000 年开始,对其中 6 种混交试验林进行了为期 3a 的定位研究,并以马尾松纯林作为对照,以探讨在马尾松林下混交阔叶树对生态系统结构和功能的综合影响。课题组成员已对这些研究成果做了连续的报道^[19-21],本文主要分析林分的生物量及其空间结构,探讨净初级生产力的分配格局及其影响因素,为探讨亚热带地区马尾松人工林经营措施对森林生态系统碳储量的影响提供理论

依据。

1 试验区概况

1.1 地理位置和自然条件

试验地位于福建三明莘口教学林场沙阳工区,处武夷山东伸支脉,属低山丘陵地貌,海拔 190 ~ 210 m,土壤为粉砂岩发育的山地红壤。该区属中亚热带海洋性季风气候,年均气温 19.1℃,无霜期 300 d;年均降水量 1741 mm,年均蒸发量 1585 mm,年均相对湿度 81%。

1.2 试验林的建立

1984 年,在立地条件基本一致的南坡上(坡度 25° ~ 30°),选择最后一次间伐后密度约为 570 株/hm² 的 25 年生马尾松纯林作为实验对象,在林下分别套种 5 种不同的 1 年生阔叶树种幼苗。套种树种有火力楠(*Michelia macclurei*)、闽粤栲(*Castanopsis fissa*)、苦槠(*Castanopsis sclerophylla*)、格氏栲(*Castanopsis kawakamii*)、青栲(*Cyclobalanopsis myrsinaefolia*)和拉氏栲(*Castanopsis lamontii*),初始套种密度为 1200 ~ 1500 株/hm²。

2 研究方法

2.1 标准地设置

通过 16 a 的培育后,上述试验林已形成了郁闭的针阔混交异龄林。从 2000 年开始,在 6 种马阔混交林及对照的马尾松纯林内,选择立地条件基本一致的林分分别设立 3 块 20 m × 20 m 的固定样地,开展了为期 3a 的定位研究。为表达方便,马尾松与上述阔叶树混交所形成的林分在本文中分别简称为马-火(Pm-Mm)、马-闽(Pm-Cf)、马-苦(Pm-Cs)、马-格(Pm-Ck)、马-青(Pm-Cm)、马-拉(Pm-Cl),而马尾松纯林简称为马纯(Pm)。试验林的主要林分因子见文献^[21]。

2.2 生物量测定

根据每木检尺结果,采用分层平均标准木法测定林木生物量。每林分类型分树种选择 6 株标准木,将其从根颈处伐倒后以 1 m 为区分段作树干解析,并按 1 m 区分段分别树干、树皮、枝、叶现场称其鲜重,然后取样测定含水率,由此推算各部分的干重。地下部分的生物量测定则以干基为中心,取营养面积大小的圆作为其调查范围,按其深度划分为:0 ~ 20 cm、20 ~ 40 cm、40 ~ 60 cm、> 60 cm 4 层,分层挖出所有根系,按细根($d < 0.2$ cm)、中根($0.2 \text{ cm} \leq d \leq 2.0$ cm)、粗根($d > 2.0$ cm)及根桩称其鲜重,并对各部分取样测其干重。根据实测数据,建立相对生长方程来估算林分各组分的生物量。

3 结果与分析

3.1 生物量及其分配

林木生物量是衡量林地生产力和经营效果的重要指标,也是研究森林生态系统物质循环的基础。根据标准木胸径、树高和干重,建立了各组分的相对生长模型 $W = a(D^2 H)^b$,其相关系数 r 在 0.7462 ~ 0.9653 之间,经 F 检验表明,相关性均达到显著($p < 0.05$)和极显著水平($p < 0.01$),由此可推算各林分的生物量(表 1)。结果显示,马-火、马-闽、马-苦、马-格、马-青、马-拉等 6 个混交林分的总生物量分别为 216.41、260.06、221.92、221.65、246.13 t/hm² 及 201.04 t/hm²,而马尾松纯林的生物量为 204.37 t/hm²。除马-拉林分的生物量稍低于马尾松纯林外,其它 5 个混交林的总生物量均明显大于马尾松纯林。在混交林中,由于 41 年生的马尾松处于主林层,其生物量占林分总生物量的比例为 72.5% ~ 85.4%。

在各林分乔木层总生物量组成中,干材生物量最大,占总生物量的 56.4% ~ 64.8%,比例最大的是马尾松纯林。其它组分所占的比例依次为根(16.3% ~ 18.6%) > 枝(9.0% ~ 16.9%) > 皮(4.9% ~ 7.3%) > 叶(1.1% ~ 4.3%),其中马尾松纯林中叶和枝所占的比例最小(表 1)。

各林分地上部分生物量占总生物量的比例在 81.4% ~ 83.7% 之间,林分之间的差异很小。然而,在混交林分中,马尾松和阔叶树各组分的生物量分配存在显著的差异(图 1)。马尾松各组分生物量的百分比在混交林中相差较小,干、皮、枝、叶、根占该树种总生物量的百分比平均值依次为 63.9%、6.5%、10.8%、1.0% 和 17.9%;而阔叶树各组分所占的比例在混交林之间存在一定差异,其平均值分别为 42.0%、4.6%、27.6%、

12.2%及13.6%。尽管马尾松根系生物量所占的比例大于阔叶树,但混交林中阔叶树细根生物量占该树种总生物量的比例(0.4%)则明显大于马尾松(0.1%)。在所有7种林分中,细根生物量占总生物量的平均比例为0.2%。

表1 各林分林木地上和地下部分生物量(t/hm²)

Table 1 Aboveground and underground biomass of the trees in the seven forest stands

林分类型 Stand type	树种 Species	地上部分 Aboveground biomass					地下部分 Underground biomass				合计 Total
		干 Stem	皮 Bark	枝 Branch	叶 Leaf	小计 Subtotal	粗根 Coarse	中根 Mid-sized	细根 Fine	小计 Subtotal	
马-火 Pm-Mm	M	116.92	8.85	19.27	1.81	146.85	30.89	0.72	0.17	31.79	178.64
	H	16.86	1.77	7.28	5.92	31.83	4.99	0.79	0.16	5.94	37.77
	Σ	133.78	10.62	26.54	7.74	178.68	35.88	1.51	0.34	37.73	216.41
马-闽 Pm-Cf	M	119.19	13.56	20.34	1.91	154.99	32.61	0.76	0.18	33.55	188.55
	H	36.81	5.41	14.77	5.61	62.59	6.62	1.94	0.37	8.92	71.51
	Σ	155.99	18.96	35.10	7.52	217.59	39.22	2.70	0.55	42.47	260.06
马-苦 Pm-Cs	M	119.85	13.24	20.39	1.92	155.39	32.69	0.76	0.19	33.64	189.03
	H	14.29	1.22	9.34	4.32	29.17	3.11	0.50	0.11	3.72	32.89
	Σ	134.14	14.46	29.73	6.24	184.57	35.80	1.26	0.29	37.36	221.92
马-格 Pm-Ck	M	105.69	10.63	17.82	1.68	135.82	28.88	1.06	0.15	30.10	165.92
	H	19.23	1.88	19.72	7.89	48.72	5.45	1.38	0.18	7.01	55.74
	Σ	124.92	12.51	37.54	9.57	184.54	34.34	2.44	0.33	37.11	221.65
马-青 Pm-Cm	M	127.88	13.76	21.70	2.04	165.38	34.79	0.81	0.20	35.80	201.18
	H	20.10	1.91	11.40	5.46	38.88	4.98	1.06	0.04	6.08	44.96
	Σ	147.98	15.67	33.10	7.50	204.25	39.77	1.87	0.24	41.88	246.13
马-拉 Pm-Cl	M	109.93	10.94	18.52	1.74	141.13	29.69	0.69	0.17	30.55	171.69
	H	9.78	1.12	10.73	2.97	24.60	4.01	0.63	0.11	4.75	29.35
	Σ	119.71	12.06	29.25	4.71	165.73	33.70	1.33	0.28	35.30	201.04
马纯 Pm		132.37	13.38	18.37	2.20	166.33	36.11	1.66	0.28	38.05	204.37

* M代表马尾松,H代表阔叶树 M represents Masson's pine, and H means hardwood species,下同 the same below

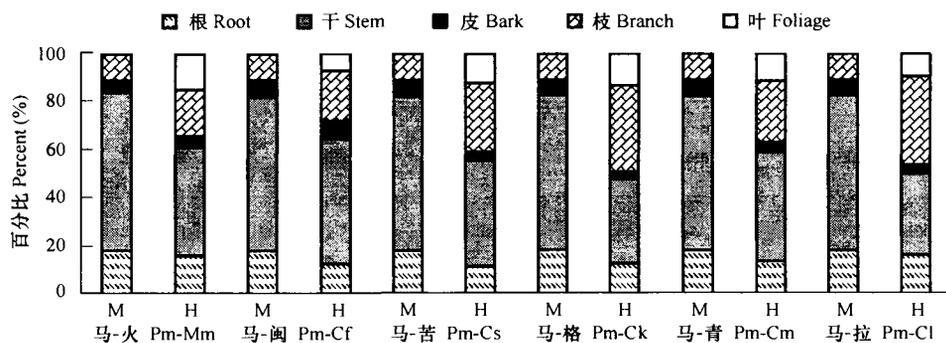


图1 混交林中马尾松和阔叶树各组分生物量的百分比

Fig. 1 Biomass allocation for Masson's pine and hardwood species in the mixed stands

枯枝与活枝生物量的比值,可以反映林木自然整枝的程度。活枝和枯枝的生物量在马尾松纯林与混交林之间存在明显差异(表2)。从表3可看出,6个混交林分中马尾松枯枝与活枝生物量的比值均为0.47,而在纯林中这一比值为0.19。说明混交林中,由于阔叶树的向上生长加速了马尾松的自然整枝强度。阔叶树枯枝/活枝比例在不同树种中存在明显差异,其中闽粤栲的比值最大(0.17),其次是拉氏栲(0.11)和格氏栲(0.09),火力楠和苦槠的比值相同(0.04),比值最小的是青栲(0.03)。而对于整个林分来说,枯枝/活枝生物量比在各混交林之间的变异较小(0.24~0.33),其中比值最大的是马-闽林分,最小的是马-格林分(表2)。

表 2 各林分林木活枝与枯枝生物量的比较 (t/hm²)

Table 2 Biomass of living and dead branches in the seven forest stands

枯枝与活枝生物量 Biomass of dead and living branch		林分类型 Stand type						
		马-火 Pm-Mm	马-阔 Pm-Cf	马-苦 Pm-Cs	马-格 Pm-Ck	马-青 Pm-Cm	马-拉 Pm-Cl	马纯 Pm
活枝生物量 Living branch	马尾松 Masson's pine	13.11	13.83	13.87	12.12	14.76	12.60	15.46
	阔叶树 Hardwood	6.97	12.60	9.00	18.11	11.05	9.68	
	全林分 Whole stand	20.07	26.44	22.87	30.23	25.82	22.28	15.46
枯枝生物量 Dead branch	马尾松 Masson's pine	6.16	6.50	6.52	5.70	6.94	5.92	2.91
	阔叶树 Hardwood	0.31	2.16	0.35	1.61	0.35	1.05	
	全林分 Whole stand	6.47	8.67	6.87	7.31	7.29	6.97	2.91
枯枝/活枝比 Dead-living ratio	马尾松 Masson's pine	0.47	0.47	0.47	0.47	0.47	0.47	0.19
	阔叶树 Hardwood	0.04	0.17	0.04	0.09	0.03	0.11	
	全林分 Whole stand	0.32	0.33	0.30	0.24	0.28	0.31	0.19

3.2 生物量的空间结构

生物量的空间结构是指植物各器官生物量在空间上的配置状况,它在很大程度上反映了植物对光能、水分和养分的利用效率。地上部分生物量的合理配置能够最大限度地增加植物对光能的利用效率,促进有机物的积累;而地下根系的分布状况则体现了植物对土壤水分和无机养分的吸收能力。因此,分析生物量的空间分布结构有利于了解森林的潜在生产力,揭示林分对自然资源的利用效率。

3.2.1 地上部分生物量的空间结构 由于马尾松和阔叶树的高度存在明显差异,因此首先将混交林中马尾松和阔叶树生物量的空间结构加以比较。由于林分类型太多,限于篇幅不能一一列出,下面以马-格混交林为例加以说明(图 2)。从图中可以看出,格氏栲枝(活枝)、叶的分布高度为 3~10 m,其它混交林中阔叶树枝、叶分布范围为 2~15 m,而马尾松枝、叶的分布高度普遍为 14~22 m。两者在空间上形成互补,因此,在马尾松林下套种阔叶树后改善了枝、叶在空间上的配置。

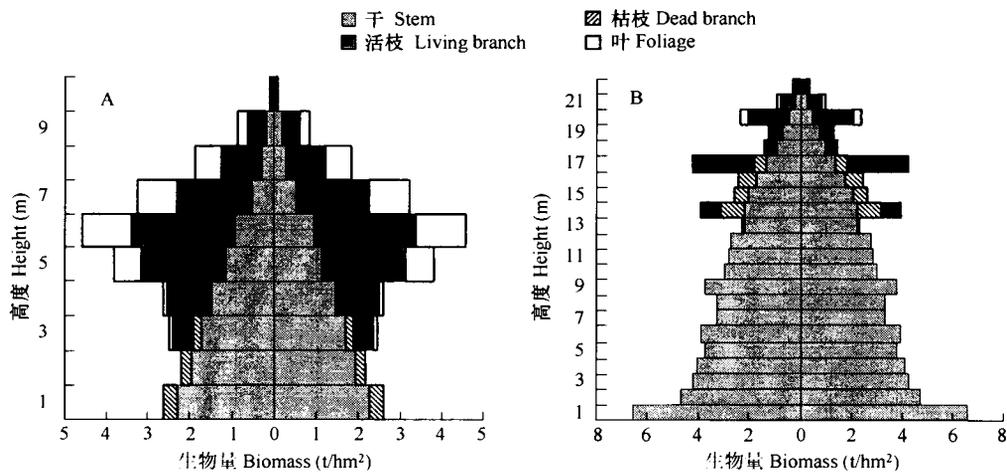


图 2 马-格林分中格氏栲和马尾松生物量的空间分布

Fig.2 Spatial distribution of biomass of the trees in the mixed *Pinus massoniana*-*Castanopsis kawakamii* stand

A: 格氏栲 *Castanopsis kawakamii*; B: 马尾松 *Pinus massoniana*

对整个林分来说,生物量的空间结构在纯林与混交林之间的差别也是很明显的。图 3 对马尾松纯林与马-格混交林的空间分布做一比较。从总生物量的分布来看,混交林中 0~9 m 高度的生物量分布比例(67.1%)明显大于马尾松纯林(53.7%),这部分的增加的生物量主要是由阔叶树提供的。混交林中,在 2~3 m 高度就出现了枝、叶的分布,而马尾松纯林中则出现在 13~14 m。因此,太阳辐射经马尾松上层吸收后,透过林冠的漫射光则主要由林下阔叶树所吸收,从而增加了林分的光能利用率。

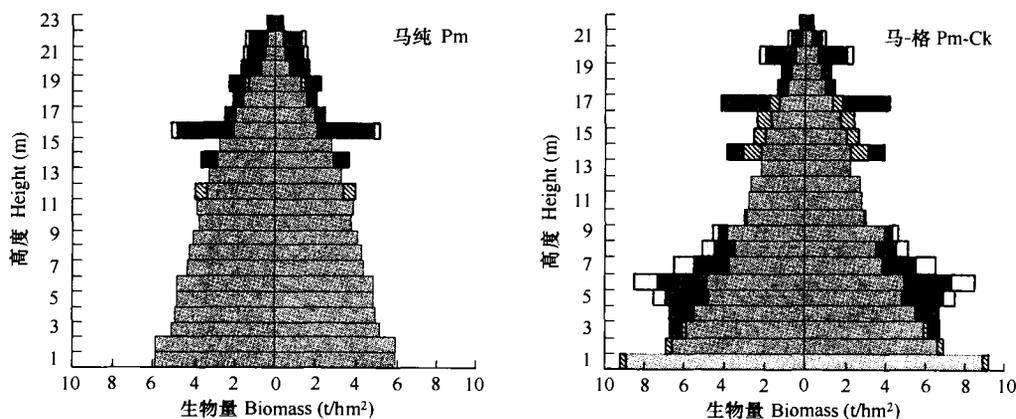


图3 马尾松纯林及马-阔混交林中林木生物量的空间结构

Fig.3 Spatial distribution of biomass of the trees in the pure *Pinus massoniana* stand and its mixed stand with *Castanopsis kawakamii*

3.2.2 根系生物量的空间结构 在所有混交林中,阔叶树根系的生物量主要集中于0~40 cm 土层,占根系总生物量的74%~99%,60 cm 以下土层则根系分布很少。然而,马尾松的根系则主要分布于土壤表层(0~20 cm)和60 cm 以下土层,分别占总生物量的26%和49%,中间土层(20~60 cm)则分布较少。同样,这里以马-格混交林为例绘制了其空间分布结构,从中可以看出上述趋势(图4)。在未套种阔叶树的马尾松纯林中,表层土壤的根系量明显小于混交林(图5)。

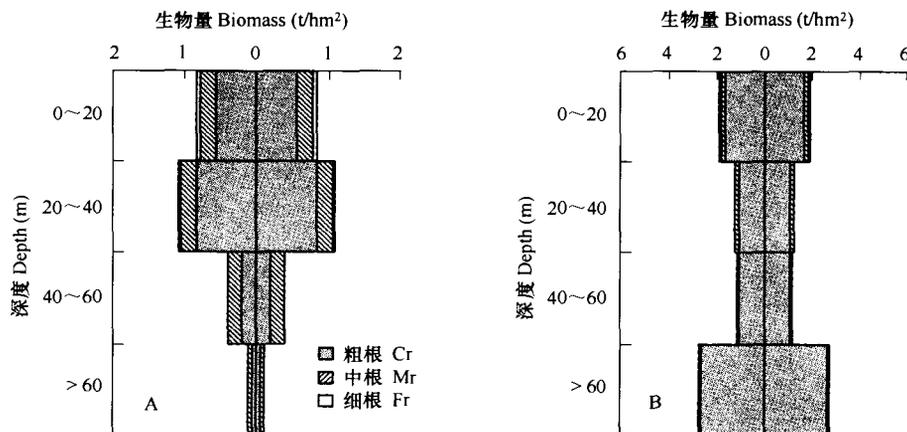


图4 马-格混交林中格氏栲和马尾松根系生物量的空间分布

Fig.4 Spatial distribution of root biomass of the trees in the mixed *Pinus massoniana*-*Castanopsis kawakamii* stand

A: 格氏栲 *Castanopsis kawakamii*; B: 马尾松 *Pinus massoniana*; Cr: Coarse root; Mr: Middle-sized root; Fr: Fine root

作为整个林分来说,纯林与混交林的根系分布存在明显区别(图5)。首先,混交林表层土壤(0~20 cm)的根系量明显大于纯林;而根系在深层土壤(>40 cm)的分布则成相反趋势。表层土壤往往有机质含量较高,养分丰富,因此纯林对表层土壤养分的吸收能力明显减弱。由此可以看出,在马尾松林下套种阔叶树后,阔叶树的根系主要集中在表层,而马尾松则深入到60 cm 以下,从而更充分地利用了土壤空间,有利于增加对养分的吸收效率,促进林木生长。此外,根系生物量的径级分布不一,混交林中细根和中根的比例大于纯林。

在纯林与混交林中,细根生物量的空间分布存在明显区别(图6)。在马尾松纯林中,深层土壤(40 cm 以下)细根的生物量明显大于混交林,而在表层土壤(0~40 cm)则是混交林大于纯林,这种分布结构有利于提高混交林对水分和养分的吸收。

3.3 林分生产力

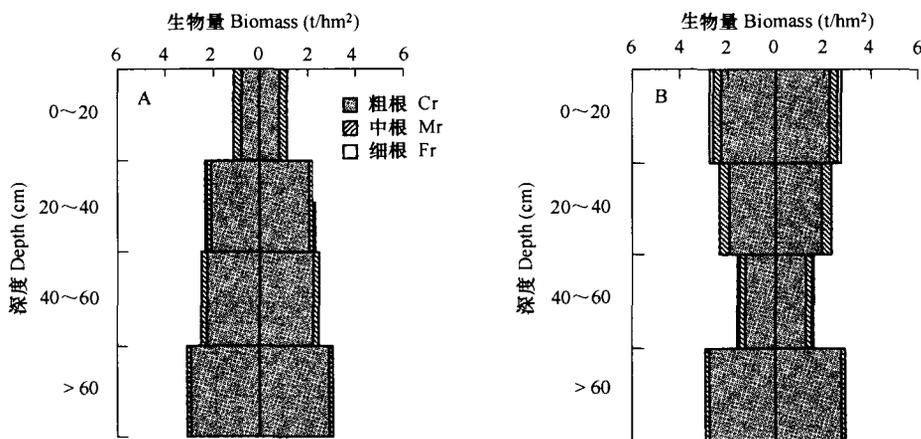


图 5 马尾松纯林及马-阔混交林中林木根系生物量的空间结构

Fig.5 Spatial distribution of root biomass of the trees in the pure *Pinus massoniana* stand and its mixed stand with *Castanopsis kawakamii*
A:纯林 pure stand; B:混交林 mixed stand

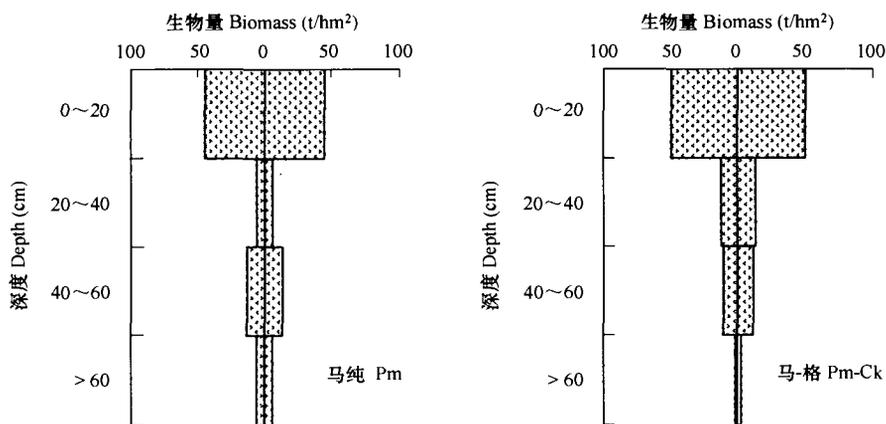


图 6 马尾松纯林及马-格混交林细根生物量空间分布

Fig.6 Spatial distribution of biomass of fine roots in pure Masson's pine stand and its mixed forest with *Castanopsis kawakamii*

3.3.1 生产力的计算 初级生产力是绿色植物固定能量的速率,以地表单位面积和单位时间内,光合作用所产生的有机物质或干有机物质来表示。总初级生产力是绿色植物在单位面积和单位时间内所固定的总能量,或生产的有机物质,是光合作用固定能量的总结果。将总初级生产力扣除植物呼吸作用消耗的能量即为净初级生产力。森林生态系统的总生产力中 50%~60%用于植物的呼吸,其中大部分(75%~88%)用于维持旧组织的呼吸,小部分用于新组织构建过程中的呼吸^[22]。然而,要测定森林某些组分的净生产力,在技术上还存在一定的困难。为了简便起见,在同龄纯林中,人们往往用它们的年均增长量来代替年净生产量^[23]。鉴于森林中的叶、枝和根的现存量并非总积累量,而是某个时期内的更新代谢量,那么利用林分的年龄来平均这些现存量势必会造成估计偏低。为了克服这种计算上的误差,在估计林分生产力时,使用活立木上宿存枝、叶生物量除以林分年龄,再加上枝、叶的年凋落量来计算。对于根系的生产力,粗根和中根的生产力可用生物量除以林分年龄来表示,而细根则用其生物量乘以年周转率来计算。研究表明,亚热带森林细根的平均年周转率为 109.0%^[24]。具体计算公式如下:

a. 树干生产力
$$\text{树干生产力} = \frac{\text{树干生物量}}{\text{林木年龄}}$$

$$b. \text{枝、叶生产力} \quad \text{枝、叶生产力} = \frac{\text{林木活枝叶} + \text{死枝叶生物量}}{\text{林木年龄}} + \text{枝、叶平均年凋落量}$$

式中, 枝、叶平均年凋落量 = $\frac{\text{当前年凋落量} \times (\text{林木年龄} - \text{自然整枝初始年龄})}{\text{林木年龄}}$, 而自然整枝初始年龄可

从解析木中的生物量取样分析数据中推算, 即用第一死枝(离地面最低)对应的高度来推算年龄(解析木分析中高度所对应的年龄)。当然, 用这种方法所计算的结果可能比实际值稍有偏低, 因为林分在自然整枝前也有凋落物发生, 不过其数量是非常有限的。

$$c. \text{树皮生产力} \quad \text{树皮生产力} = \frac{\text{树皮生物量}}{\text{林木年龄}} + \text{树皮当前年凋落量}$$

$$d. \text{根系生产力} \quad \text{粗根}(d > 2\text{mm}) = \frac{\text{粗根生物量}}{\text{林木年龄}}$$

$$\text{细根} = \text{细根生物量} \times 109.0\%$$

3.3.2 林分净初级生产力 由上述公式可计算得到各林分的生产力(表 3)。从表 3 可以看出, 各混交林分的净生产力为 10.60 ~ 15.25 t/(hm²·a), 而马尾松纯林的生产力仅 7.34 t/(hm²·a)。按生产力大小顺序排列, 各林分的顺序为: 马-闽 > 马-青 > 马-格 > 马-苦 > 马-火 > 马-拉 > 马纯。

表 3 各林分的净初级生产力(t/hm²·a)

Table 3 Net primary productivity of the various forest types

林分类型 Stand type	马尾松 Masson's pine						阔叶树 Hardwood species					总计 Total	
	叶 Leaf	枝 Branch	干 Stem	皮 Bark	根 Root	小计 Subtotal	叶 Leaf	枝 Branch	干 Stem	皮 Bark	根 Root		小计 Subtotal
马-火 Pm-Mm	1.21	1.08	2.85	0.77	0.95	6.86	2.37	0.57	1.05	0.11	0.53	4.63	11.50
马-闽 Pm-Cf	1.06	1.39	2.91	1.20	1.00	7.56	2.22	1.47	2.63	0.39	0.98	7.69	15.25
马-苦 Pm-Cs	1.87	0.66	2.92	1.09	1.00	7.54	2.17	0.69	0.84	0.07	0.32	4.10	11.64
马-格 Pm-Ck	0.94	1.40	2.58	0.96	0.89	6.77	2.61	1.50	1.20	0.12	0.61	6.04	12.81
马-青 Pm-Cm	1.52	1.28	3.12	1.02	1.07	8.00	2.48	0.96	1.26	0.12	0.42	5.24	13.24
马-拉 Pm-Cl	1.32	0.67	2.68	0.91	0.91	6.48	2.17	0.87	0.61	0.07	0.40	4.12	10.60
马纯 Pm	1.18	0.75	3.23	0.98	1.20	7.34							7.34

混交林中马尾松和阔叶树的生产力存在一定差异, 除马-闽林分中阔叶树的生产力稍大于马尾松外, 其它林分的生产力均表现为马尾松 > 阔叶树。将混交林与纯林中的马尾松生产力进行比较发现, 纯林中的马尾松生产力处于中等水平。

马尾松各组分净生产力水平的相对大小在不同林分中表现不一, 但各林分中马尾松树干的生产力均最高(表 3), 按各林分的平均值大小排列, 干 > 叶 > 枝 > 皮 > 根。除闽粤栲外, 混交林中阔叶树叶的生产力最高, 其次是干和枝(拉氏栲为根、干), 根的生产力较小, 皮的生产力最低。

将粗根和细根的生产力做一比较后发现, 尽管粗根($d > 2$ mm)的生物量是细根的 76 ~ 174 倍, 但粗根的生产力只是细根的 1.4 ~ 2.5 倍(图 7)。这是因为细根的周转速率较快, 因而具有较高的生产力。混交林中, 马尾松细根生产力占其总生产力的比例为 2.5%, 阔叶树细根比例为 3.2%。对于所有 7 个林分类型来说, 细根生产力占林分总生产力的平均比为 2.9%。

3.3.3 光合器官及细根比例与生产力的关系 将林分净生产力与林木光合器官和细根比例进行模拟后发现, 三者之间存在显著的相关关系。设林分净生产力为 NPP , 光合器官/地上部分生物量比为 X_1 , 细根生物量/地下部分生物量比为 X_2 , 经过模型筛选和显著性检验, 可建立生产力预测模型: $NPP = 5.5745 + 1.1985 X_1 + 2.6479 X_2$ ($r = 0.8227^{**}$, $F = 8.54$)。由此可以看出, 茂盛的枝叶和发达的细根是维持林分高生产力的重要因素。

4 小结与讨论

由相对生长方程推算, 6 个马尾松-阔叶树混交林的总生物量分别为 216.41、260.06、221.92、221.65、

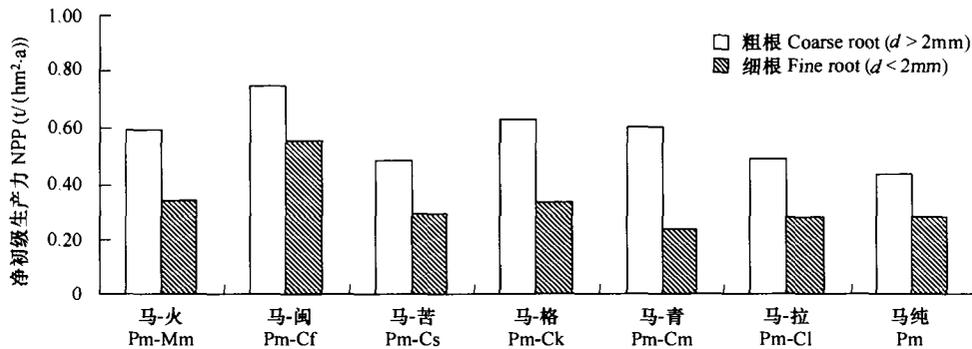


图7 各林分林木粗根和细根生产力的比较

Fig.7 Net primary productivity of coarse and fine roots in the seven stands

246.13 t/hm² 及 201.04 t/hm², 而马尾松纯林生物量为 204.37 t/hm², 这说明在马尾松林下套种阔叶树(拉氏栲除外)能明显增加林分生物量。在混交林中, 由于马尾松处于主林层, 其生物量占林分总生物量的比例为 73% ~ 85%。在各林分乔木层总生物量组成中, 干材生物量最大, 占总生物量的 56% ~ 65%, 其它组分所占的比例依次为根(16% ~ 19%) > 枝(9% ~ 17%) > 皮(5% ~ 7%) > 叶(1% ~ 4%)。从总生物量的空间分布来看, 混交林中 0 ~ 9 m 高度的生物量分布比例(67.1%)明显大于马尾松纯林(53.7%), 这部分的增加的生物量主要是由阔叶树提供。混交林中, 在 2 ~ 3 m 高度就出现了枝、叶的分布, 而马尾松纯林中则出现在 13 ~ 14 m。因此, 太阳辐射经马尾松上层吸收后, 透过的漫射光则主要由林下阔叶树所吸收, 从而增加了林分的光能利用率。在所有混交林中, 阔叶树根系的生物量主要集中于 0 ~ 40 cm 土层, 占根系总生物量的 74% ~ 99%, 60 cm 以下土层则根系分布很少。然而, 马尾松的根系则主要分布于土壤表层(0 ~ 20 cm)和 60 cm 以下土层, 分别占总生物量的 26% 和 49%, 中间土层(20 ~ 60 cm)则分布较少。在未套种阔叶树的马尾松纯林中, 表层土壤的根系量明显小于混交林。在纯林与混交林中, 林木细根生物量的空间分布存在明显区别。在马尾松纯林中, 深层土壤(40 cm 以下)细根的生物量明显大于混交林, 而在表层土壤(0 ~ 40 cm)则是混交林大于纯林。这种分布结构有利于提高混交林对水分和养分的吸收, 因为表层土壤的有机质含量和含水率往往比较高。

各混交林分的净生产力为 10.60 ~ 15.25 t/(hm²·a), 而马尾松纯林的生产力仅 7.34 t/(hm²·a)。按生产力大小顺序排列, 各林分的顺序为: 马-闽 > 马-青 > 马-格 > 马-苦 > 马-火 > 马-拉 > 马纯。混交林中马尾松和阔叶树的生产力存在一定差异, 除马-闽林分中阔叶树的生产力稍大于马尾松外, 其它林分的生产力均表现为马尾松 > 阔叶树。马尾松是我国南方主要的造林树种之一, 对于其生产力的研究一直备受关注。丁贵杰等^[24]对贵州省中部地区马尾松人工林生产力随年龄变化的规律进行了研究, 结果发现, 马尾松净生产力在 18 年生前随林龄增加而增加, 18 年生时达到 15.63 t/(hm²·a), 随后则呈现下降趋势, 30 年生时则降至 11.93 t/(hm²·a)。项文化等^[25]对广西武宣县丘陵地带马尾松人工林的研究也发现了类似的趋势, 23 年生的马尾松林分生产力为 8.1 t/(hm²·a), 38 年生时为 5.2 t/(hm²·a)。田大伦等^[26]进一步用 Richard 方程模拟了马尾松林分生物量的动态变化规律, 从生产力变化曲线可以看出, 生产力随年龄增加而逐渐增加, 到大约 20 年生时达到最高值, 随后则不断下降。孙长忠等^[27]对福建省马尾松人工林生产力现状与潜力进行了较为详细的研究, 结果发现: 对于马尾松速生丰产林, 其中龄林、近熟林及成过熟林的平均生产力分别为 6.16、6.00、5.36 t/(hm²·a); 而对于一般林分, 其对应数值分别为 3.84、4.35、3.55 t/(hm²·a)。本文所研究的对象为 41a 生的马尾松林, 尽管没有可比的历史资料, 但从上述研究结果可以推断, 本地区马尾松林显示了较高的林分生产力。

将粗根和细根的生产力做一比较后发现, 尽管粗根(> 2 mm)的生物量是细根的 76 ~ 174 倍, 但粗根的生产力只是细根的 1.4 ~ 2.5 倍。因此, 尽管细根的生物量较小, 但因为其周转速率快, 所以生产力比较高。将林分净生产力与林木光合器官和细根比例进行模拟后发现, 三者之间存在显著的相关关系。林分净生产力(NPP)与光合器官/地上部分生物量比(X_1)、细根生物量/地下部分生物量比(X_2)存在非线性关系: $NPP =$

5.5745 + 1.1985 X_1 + 2.6479 X_2^2 。大量研究表明,在森林生态系统中,通过细根周转进入土壤中的地下凋落物量往往大于地上凋落物量^[28-31]。因此,细根生长和周转对森林生态系统养分循环起着非常重要的作用。叶是光合作用的重要器官,是林分物质生产的基础,温远光通过对杉木林生产力与叶量的研究发现,林分的生产力与叶生物量之间存在着紧密的幂函数关系^[32]。这些研究充分说明,茂盛的枝叶和发达的细根是维持林分高生产力的重要因素。

References:

- [1] Dixon R K, Brown S, Houghton R A. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science*, 263: 185 ~ 190.
- [2] Falkowski P, Scholes R J, Boyle E, *et al.* The global carbon cycle: a test of our knowledge of earth as a system. *Science*, 2000, 290: 291 ~ 296.
- [3] Fan S, Gloor M, Mahlman J, *et al.* A large terrestrial carbon sink in North America implied by atmospheric and oceanic carbon dioxide data and models. *Science*, 1998, 282: 442 ~ 446.
- [4] Houghton R A, Hackler J L, Lawrence K T. The U.S. carbon budget: contributions from land-use change. *Science*, 1999, 285: 574 ~ 578.
- [5] Brown S L, Schroeder P E. Spatial patterns of aboveground production and mortality of woody biomass for eastern U.S. forests. *Ecological Applications*, 1999, 9(3): 968 ~ 980.
- [6] 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.
- [7] Harmon M E, Ferrell W K, Franklin F F. Effects on carbon storage of conversion of old growth forests to young forests. *Science*, 1990, 247: 699 ~ 702.
- [8] Johnson D W. The effects of forest management on soil carbon storage. *Water, Air and Soil Pollution*, 1992, 64: 83 ~ 120.
- [9] Brown S. Present and potential roles of forests in the global climate change debate. *Unasyla*, 1996, 47: 3 ~ 10.
- [10] Qin G F. Geographical origin and evolution of Masson pine. *Forest Research*, 2002, 15(4): 406 ~ 412.
- [11] Mo J M, Peng S L, Brown S, *et al.* Response of biomass production to human impacts in a pine forest in subtropical China. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(2): 193 ~ 200.
- [12] Sheng W T. Studies on soil degradation in plantations. Beijing: Science and Technology Press of China, 1992. 3 ~ 46.
- [13] Liu X P, Wang G H, Liu X H, *et al.* Influences of pine needles from different pine forests on the growth and development of the massonpine caterpillar, *Dendrolimus punctatus* Walker. *Acta Entomologica Sinica*, 2003, 46(6): 720 ~ 726.
- [14] Xu Y B, Tan S M, Cai W X. Reviews on multiple benefits and management models of mixed Masson's pine plantations. In: Wang H Z ed. Studies on mixed forests in South China. Beijing: China Forestry Press, 1993. 208 ~ 214.
- [15] Han J C, Li H K. The study of synthetical judgement in many sides on the mixed model of Masson pine mixed forest. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, 24(4): 498 ~ 501.
- [16] Mo J M, Peng S L, Fang Y T, *et al.* A preliminary study on the dynamics of bio-available nitrogen in soils of pine-broadleaf mixed forest in Dinghushan Biosphere Reserve. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21(3): 492 ~ 497.
- [17] Fang Y T, Mo J M, Huang Z L, *et al.* Carbon accumulation and distribution in *Pinus massoniana* and *Schima superba* mixed forest ecosystem in Dinghushan Biosphere Reserve. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2003, 11(1): 47 ~ 52.
- [18] Tian D L, Xiang W H, Yan W D. Comparison of biomass dynamic and nutrient cycling between *Pinus massoniana* plantation and *Pinus elliottii* plantation. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(10): 2207 ~ 2210.
- [19] Fan H B, Lin D X, Su B Q, *et al.* Forest litter ecology in *Pinus massoniana* stand and its mixed forests formed by inter-planting with hardwood tree species I. Litterfall and its seasonal dynamics. *Journal of Fujian College of Forestry*, 2002, 22(3): 209 ~ 212.
- [20] Lin D X, Fan H B, Su B Q, *et al.* Effect of interplantation of broad-leaved trees in *Pinus massoniana* forest on physical and chemical properties of the soil. *Acta Pedologica Sinica*, 2004, 41(4): 655 ~ 659.
- [21] Fan H B, Li Y Y, Sun X, *et al.* Litterfall production and nutrient fluxes in the pure Masson's pine plantation and its mixed forests with broad-leaved species. *Chin J Appl Environ Biol*, 2005, 11(5): 521 ~ 527.
- [22] Barnes B V, Zak D R, Denton S R, *et al.* Forest ecology (4th edition). New York: John Wiley & Sons, Inc., 1998. 792.
- [23] Tian D L, Kang W X, Wen S Z, *et al.* Ecosystems of Chinese fir forests. Beijing: Science Press, 2003. 49 ~ 102.
- [24] Ding G J, Wang P C. Study on change laws of biomass and productivity of Masson pine forest plantation II. biomass and productivity of stand at different ages. *Forest Research*, 2001, 15(1): 54 ~ 60.
- [25] Xiang W H, Tian D L. Nutrient cycling in *Pinus massoniana* stands of different age classes. *Acta Phytocologica Sinica*, 2002, 26(1): 89 ~ 95.
- [26] Tian D L, Xiang W H, Yan W D. Comparison of biomass dynamic and nutrient cycling between *Pinus massoniana* plantation and *Pinus elliottii* plantation. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(1): 2207 ~ 2210.

- [27] Sun C Z, Shen G F. Study on the present condition and the potentialities of the productivity of main tree species forest plantation of China I. Study on the forest plantation productivities of *Cunninghamia lanceolata* and *Pinus massoniana*. Forest Research, 2000, 13(6): 613 ~ 621.
- [28] Vogt K A, Grier C E, Meier M R, et al. Organic matter and nutrient dynamics in forest floors of young and mature *Abies amabilis* stands in western Washington, as affected by fine-root input. Ecol. Monogr., 1983, 53: 139 ~ 157.
- [29] Arthur M A, Fahey T J. Biomass and nutrients in an Engelmann spruce - subalpine fir forest in north central Colorado: pool, annual production and internal cycling. Can. J. For. Res., 1992, 22: 315 ~ 325.
- [30] Zhang X Q, Wu K H. Fine-root production and turnover for forest ecosystems. Scientia Silvae Sinicae, 2001, 37(3): 126 ~ 138.
- [31] Davidson E A, Savage K, Bolstad P, et al. Belowground carbon allocation in forests estimated from litterfall and IRGA-based soil respiration measurements. Agricultural and Forest Meteorology, 2002, 113: 39 ~ 51.
- [32] Wen Y G. Study on the relation between productivity and stand structure in Chinese fir plantation. Journal of Fujian College of Forestry, 1997, 17(3): 246 ~ 250.

参考文献:

- [10] 秦国峰. 马尾松地理起源及进化繁衍规律的探讨. 林业科学研究, 2002, 15(4): 406 ~ 412.
- [11] 莫江明, 彭少麟, Brown S. 鼎湖山马尾松林群落生物量生产对人为干扰的响应. 生态学报, 2004, 24(2): 193 ~ 200.
- [12] 盛伟彤. 人工林立地衰退研究. 北京: 中国科学技术出版社, 1992. 3 ~ 46.
- [13] 刘兴平, 王国红, 刘向辉, 等. 不同林相的松针对马尾松毛虫生长发育的影响. 昆虫学报, 2003, 46(6): 720 ~ 726.
- [14] 徐英宝, 谭绍满, 蔡文轩. 马尾松混交林的多种效益及其经营模式综述. 见: 王宏志主编. 中国南方混交林研究. 北京: 中国林业出版社, 1993. 208 ~ 214.
- [15] 韩锦春, 李宏开. 马尾松混交林混交模式的多层次综合评判. 植物生态学报, 2000, 24(4): 498 ~ 501.
- [16] 莫江明, 彭少麟, 方运霆, 等. 鼎湖山马尾松针阔叶混交林土壤有效氮动态的初步研究. 生态学报, 2001, 21(3): 492 ~ 497.
- [17] 方运霆, 莫江明, 黄忠良, 等. 鼎湖山马尾松、荷木混交林生态系统碳素积累和分配特征. 热带亚热带植物学报, 2003, 11(1): 47 ~ 52.
- [18] 田大伦, 项文化, 闫文德. 马尾松与湿地松人工林生物量动态及养分循环特征. 生态学报, 2004, 24(10): 2207 ~ 2210.
- [19] 樊后保, 林德喜, 苏兵强, 等. 林下套种阔叶树的马尾松林凋落物生态学研究 I. 凋落物量及其动态. 福建林学院学报, 2002, 22(3): 209 ~ 212.
- [20] 林德喜, 樊后保, 苏兵强, 等. 马尾松林下套种阔叶树土壤理化性质的研究. 土壤学报, 2004, 41(4): 655 ~ 659.
- [21] 樊后保, 李燕燕, 孙新, 等. 马尾松纯林及其与阔叶树混交林的凋落量与养分通量. 应用与环境生物学报, 2005, 11(5): 521 ~ 527.
- [22] 田大伦, 康文星, 文仕知, 等. 杉木林生态系统学. 北京: 科学出版社, 2003. 49 ~ 102.
- [24] 丁贵杰, 王鹏程. 马尾松人工林生物量及生产力变化规律研究 II. 不同林龄生物量及生产力. 林业科学研究, 2001, 15(1): 54 ~ 60.
- [25] 项文化, 田大伦. 不同年龄阶段马尾松人工林养分循环的研究. 植物生态学报, 2002, 26(1): 89 ~ 95.
- [26] 田大伦, 项文化, 闫文德. 马尾松与湿地松人工林生物量动态及养分循环特征. 生态学报, 2004, 24(1): 2207 ~ 2210.
- [27] 孙长忠, 沈国舫. 我国主要树种人工林生产力现状及潜力的调查研究 I. 杉木、马尾松人工林生产力研究. 林业科学研究, 2000, 13(6): 613 ~ 621.
- [30] 张小全, 吴可红. 森林细根生产和周转研究. 林业科学, 2001, 37(3): 126 ~ 138.
- [32] 温远光. 杉木林生产力与森林结构关系的研究. 福建林学院学报, 1997, 17(3): 246 ~ 250.