

森林林下植被生物量收获的样方选择和模型

杨 昆 ,管东生*
(中山大学环境科学与工程学院 ,广州 510275)

摘要 :在控制误差内寻求样方的最小面积和最少样方数量是植被生态学野外研究的重要问题。在综合考虑取样的边界效应和时间、劳力消耗的基础上 ,研究了在控制误差内测定森林林下植被生物量时应选择的最佳样方大小和数量 ,并找出最佳的自变量拟合了估算林下植被生物量的预测方程。结果表明 ,利用 Wiegert 的方法测定研究区林下植被生物量取样方案 ,得出 0.25m² 的小样方为最佳取样面积。但小样方受边界效应的影响很大 ,会产生过高的生物量估计。通过分析了边界效应的影响和生物量相对平均值的变化 ,得出 2m×1m 是本研究的最佳样方面积 ,而 10 个 2m×1m 的样方能将标准误差控制在生物量平均值的 10% 以内。灌木生物量回归方程所选取的 3 个自变量 D^2H 、 CH 和 PH 中 , CH 与灌木生物量的相关性和以 CH 为自变量的线性回归方程的拟合度较其他 2 个变量好。而以 PH 为自变量的灌木生物量预测方程在实际操作中能提高研究的简便性和效率。以 PH 为自变量的林下草本层单位面积生物量的预测方程分别为 $W_u = 11.65 + 4.25 (PH)$ 和 $W_d = 24.23 + 6.85 (PH)$ 。

关键词 :林下植被 ;生物量估算 ;样方大小 ;样方数量
文章编号 :1000-0933 (2007)02-0705-10 中图分类号 :Q948.1 文献标识码 :A

Selection of gaining quadrat for harvesting the undergrowth vegetation and its biomass estimation modeling in forest

YANG Kun ,GUAN Dong-Sheng*
School of Environmental Science and Engineering ,Sun Yat-sen University ,Guangzhou 510275 ,China
Acta Ecologica Sinica 2007 27 (2) 0705 ~ 0714.

Abstract : It is an important academic issue in field vegetation ecology that selecting the optimum size and number of sample as controlled by a standard error of mean. In this paper ,based on time and labor consumed and edge effect considered ,the selection of optimum size and number of the sampled quadrats in estimating forest undergrowth biomass was studied under the standard error of mean needed to control. An optimum independent variable was chosen to simulate prediction equation of estimating biomass of forest undergrowth vegetation. The results indicated that 0.25 m² was the optimum size for sampling the undergrowth vegetation biomass in this site by using Wiegert's method. However ,the 0.25 m² quadrat was too small and may induce a large edge effect to make an overestimate of undergrowth biomass. Furthermore ,it is difficult to harvest the undergrowth vegetation by using the small simple size since lots of shrubs were too large to be encircled in it. Considering the impacts of edge effect and variation of the biomass relative mean value ,we suggested the optimum size of 2 m×1 m for

基金项目 :国家自然科学基金资助项目 (49571064) ;国家“985 工程”GIS 与遥感的地学应用科技创新平台资助项目 (105203200400006) ;广东省自然科学基金资助项目 (021740)

收稿日期 2006-03-15 ;修订日期 2006-12-19

作者简介 :杨昆 (1979 ~) ,男 ,土家族 ,贵州人 ,博士生 ,主要从事区域环境和生态学研究。E-mail :ykluck@sina.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail :eesgds@zsu.edu.cn

Foundation item : The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 49571064) ,985 Project of GIS and Remote Sensing for Geosciences from Ministry of Education of China (No. 105203200400006) ,and Natural Science Foundation of Guangdong Province (No. 021740)

Received date 2006-03-15 ;**Accepted date** 2006-12-19

Biography : YANG Kun ,Ph. D. candidate ,mainly engaged in regional environment and ecology. E-mail :ykluck@sina.com

undergrowth biomass sampling and 10 quadrats with the same size may control the standard error within 10% of the biomass average value. Of the three selected combination variables (D^2H , PH , and CH) for establishing biomass estimation models, CH is the most suitable for undergrowth shrub biomass estimation than the others. However, a linear regression equation combined with the independent variable PH can enhance the efficiency and convenience of investigation. The optimum estimation equation with the independent variable PH for undergrowth herbage layer biomass in unit area were $W_u = 11.65 + 4.25 (PH)$ for aboveground biomass and $W_d = 24.23 + 6.85 (PH)$ for the below ground biomass.

Key Words : undergrowth vegetation ;biomass estimation ;quadrat size ;quadrat number

森林林下植被是森林生态系统的一个组成部分,其在森林生态系统营养元素的积累和循环、维持森林的生物多样性以及森林的演替、发展等方面具有十分重要的生理生态作用^[1~7]。林下植被发育较好的森林中,其森林凋落物、土壤以及整个森林植被 N、P 等营养元素积累量较没有林下植被的森林高。并且林下植被的凋落物能周期性调节 N、P 等营养元素在土壤和森林生态系统中的循环,对于处在演替中期的森林具有十分重要的作用^[1,7~10]。另一方面,林下植被的分布特征和生长状况能改变林内微环境条件(土壤湿度、质地和有机质含量等),特别会影响林分幼苗(树)的存活率和生长发育,从而对森林林分未来的结构和组成以及受干扰后森林的演替有不容忽视的重要作用^[6,11~13]。

目前,国内对林下植被的相关研究较少,研究内容相对较窄,主要集中在杉木人工林中^[14~17]。而进一步深入研究林下植被在森林生态系统中的作用和功能,首先面对的最基本和最实际的问题之一就是如何确定较好的群落生物量取样方法和技术。研究植物群落生物量的方法主要有 3 种:(1)直接收获法;(2)采用标准样地或样地全收获法;(3)采用数学模拟法建立生物量与植物形态参数的相关方程推算^[18~21]。但是,在运用收获法研究群落生物量的初始阶段,如何根据所要达到的精度要求和所投入的时间、人力和物力来确定最佳的样方面积、形状和数量是成功完成整个研究计划的前提,也一直是植被生态学野外研究十分关注的问题。由于大部分被研究的植被类型种类多样,结构复杂导致产生较高的变异性,因此要获得理想的估算精度并不容易。一般来说,研究所采用的样方大小、形状和数量在一定程度上影响估算结果的变化幅度。若估算结果的变化幅度越小,就说明研究所采用的取样方案越好。国外一些学者对草地和灌木群落进行了许多这方面的研究,但我国对这类植物群落取样技术的研究不多,特别对森林下木层植被生物量取样技术的研究就更少。

在珠江三角洲地区,处于中幼林阶段的森林占整个区域森林的 80% 左右,林下植被发育较好,其生物量能占该龄级森林总生物量的 14% ~ 33% 左右。处于该发育阶段的森林其林下植被所发挥的生态作用不容忽视。因此在这一地区开展森林林下植被生物量取样技术的研究具有一定的代表性,并能为具有相似环境条件的林下植被生物量及其相关研究以及灌木、草地生物量及其相关研究提供一定的理论支持和参考依据。样方大小和样方数量的多少是由所要求的误差控制的,在控制误差内寻求样方的最小面积和最少样方数是本研究的预期目标。此外,本研究利用林下植被易测因子建立了相关生物量的预测模型,提高了下层群落生物量估算的可操作性。

1 研究区域自然概况

本研究样地位于广州市白云区荔枝村附近。研究区地带性植被属亚热带次生常绿阔叶林,林下植被发育较好,森林伴生的林下灌木主要有九节(*Psychotria rubra*)、五角杜茎山(*Maesa japonica*)、桃金娘(*Rhodomyrtus tomentosa*)、五指毛桃(*Ficus simplicissima* Lour.)、梅叶冬青(*Ilex asprella*)、三叉虎(*Evodia lepta* (Spreng.) Merr.)等,灌木层盖度 45%,草本层主要有芒箕(*Dicranopteris linearis*)、乌毛蕨(*Blechnum orientale*)、淡竹叶(*Lophatherum gracile* Brongn.)、球米草(*Oplismenus undulatifolius*)、五节芒(*Miscanthus floridulus* (Labill.) Warb.)和鸭嘴草(*Ischaemum aristatum* Linn.)等,草本层盖度 25%。研究样地位于亚热带海洋性季风气候区,温暖多雨,土壤类型为赤红壤。

2 研究方法

2.1 林下植被最佳样方的确定方法

2.1.1 样方大小

确定林下植被生物量研究的样方大小时,采用一组的套状样方如图 1 所示。在研究区随机选择并收获 10 个套状样方,将样方内的植物分为地上部分收割至地面,然后分别称其鲜重,最后将各组分带回实验室。根据各种面积的生物量平均值的变化,以生物量平均值相对稳定的最小样方面积作为最佳的样方面积。

2.1.2 样方数目

在确定了生物量研究的最佳样方大小和形状后,根据实验所要达到的预期目标和需要控制的误差范围来确定所需的样方数目。根据国内外对灌木草地的研究表明,标准误差应该小于生物量平均值的 10% [22 23]。

2.2 林下植被生物量建模方法

2.2.1 回归模型中自变量的选择

在影响灌木生物量的诸多因素中,基径 (D)和高度 (H)是两个很重要的因素,因此往往用 D^2H 作为自变量来构造生物量预测模型。但是,这种模型在林下灌木生物量估算的实际运用中并不方便。因此,本研究选择 D^2H 、盖度 (P)、高度 (H)、盖度乘高度 (PH)、冠幅乘以高度 (CH)、地上部分生物量 (W_U)、地下部分生物量 (W_D) 6 个因素间的相关系数矩阵,探讨影响生物量的最重要因素。草本层生物量预测模型,则选择盖度乘高度 (PH)作为自变量。

2.2.2 生物量预测模型的建立

根据已经选出的自变量,应用 $y = a + bx$ 、 $y = a + b\lg x$ 、 $y = ae^{bx}$ 、 $y = ax^b$ 、 $y = 1/(a + bx)$ 、 $y = x/(a + bx)$ 、 $y = k/(1 + ae^{-bx})$ 7 种生物量研究中常用的回归模型,建立预测林下灌木、草本层生物量的回归模型,通过比较线性方程相关指数 (R^2)和 F 检验的值,选出生物量的预测回归模型。

2.3 干重的测定

将带回实验室的各组样品,置于 105℃ 的烘箱中进行 30min 的杀青处理,然后将烘箱温度调至 80℃ 烘干至恒重,计算含水率,换算成干重。

3 结果与分析

3.1 林下灌木、草本层收获样方的选择

3.1.1 样方大小的选择

Wiegert 在研究美国密执安弃耕地植被生物量时提出了确定最佳样方大小的方法和套状样方 [24]。根据 Wiegert 的方法,对研究区林下灌木草本层收获样方进行分析,需要确定如下参数:①每平方米平均生物量;②每平方米平均生物量的方差 (s^2);③由最小面积样方的方差除以其他样方的方差得到相对方差 (V_r);④相对消耗 (C_r),由下式计算 $C_r = (C_f + tC_v)/(C_f + C_v)$ 其中, C_f 是来往样方之间和称重等消耗的时间; C_v 是收获和处理最小样方样品所消耗的时间; γ 是计算样方面积相对最小样方面积的倍数; $C_f + tC_v$ 是样方的总消耗。最后用 V_rC_r 与对应的样方面积作图,得出 V_rC_r 最低值的样方面积为最佳样方大小即为对一定时间消耗来说产生最小的置信区间的面积。结果表明, 0.25 m^2 的样方相对消耗最小,但最小的样方估出的平均生物量最大。当样方大小从 0.25 m^2 一直扩大到 4.0 m^2 时,其相对平均生物量不断降低。当样方面积超过 1 m^2 达到 2 m^2 时,这种变化趋势变得逐渐平缓(表 1,图 3)。根据 Wiegert 的方法, 0.25 m^2 的样方是最佳的取样面积(图 2)。但是,根据图 3 生物量相对平均值的变化并综合考虑本研究林下灌木草本层群落生物量取样所产生的边界效应

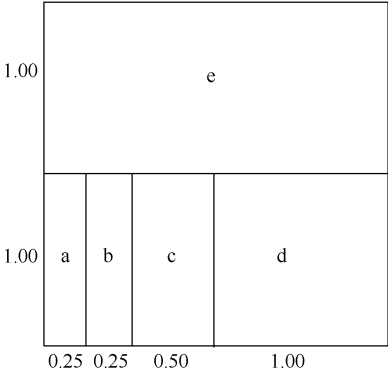


图 1 收获林下植被的套状样方 (m)

Fig. 1 Diagram of the arrangement of the quadrats used for sampling undergrowth biomass

的影响,本研究选择 2m²的样方来估算本区森林林下灌木草本层生物量是比较合适的。

3.1.2 样方数目的选择

在确定本研究采用 2m²的样方面积进行收获取样后,所需的样方数量就主要决定于研究所要达到的精度。一般来说,建议标准误差小于生物量平均值的 10% 作为生态系统研究可接受的精度^[22-23]。在本研究中,通过收获了 10 个 4m²的样方,其标准误差约相当于生物量平均值的 7.5% 左右。而收获其中 10 个 2m²的样方得到标准误差相当于生物量平均值的 9.4% 左右。因此,10 个这样的样方就能把标准误差控制在生物量平均值 10% 以内。

表 1 不同大小样方的平均生物量及其方差 (S²) 和相对方差 (V_r)

Table 1 Mean biomass and its variance (S ²) and relative variance (V _r) for quadrats with different sizes						
样方大小 Quadrat size (m ²)	生物量平均值 Mean biomass (g·m ⁻²)	方差 Variance (S ²)	相对方差 Relative variance (V _r)	固定消耗 Fixed cost (C _f)	可变消耗 Cost per sample (C _v ·t)	相对消耗 Relative cost (C _r)
0.25	2215	905715	1.00	10	30	1.00
0.50	2106	951382	1.05	10	60	1.75
1.00	1865	480490	0.53	10	120	3.25
2.00	1656	233491	0.26	10	240	6.25
4.00	1592	149565	0.17	10	480	12.25

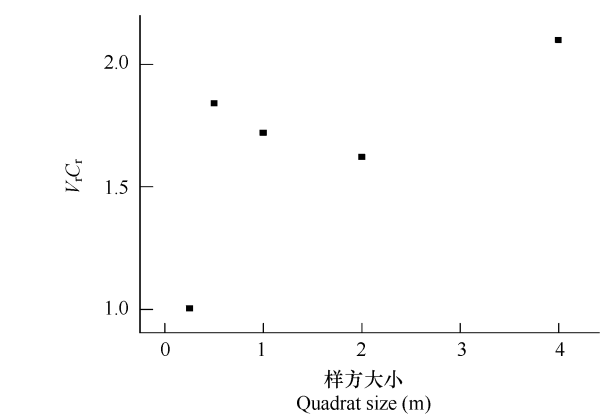


图 2 样方大小与相对方差和相对消耗乘积之间的关系

Fig. 2 The relationship between quadrat size and VrCr

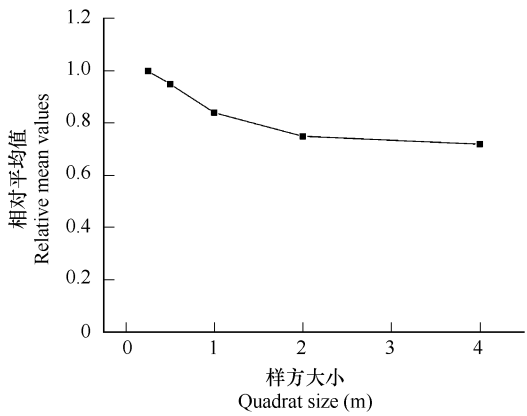


图 3 样方面积与生物量相对平均值

Fig. 3 Relative mean values of biomass against quadrat size

3.2 林下植被生物量的建模

3.2.1 林下灌木生物量回归模型自变量的选择

通过对研究区森林林下灌木的地上部分生物量、地下部分生物量与其基径 (D)、高度 (H)、盖度 (P)、冠幅直径 (C)等易测因子之间的相关分析,从表 2 可知,林下灌木建模的各个变量与生物量之间都有比较明显

表 2 主要林下灌木 7 个变量间的相关系数矩阵

Table 2 The correlation coefficient matrix among seven independent variables for main brush of undergrowths						
自变量* Independent variables	基径平方×高度 D^2H	冠幅直径×高度 CH	盖度 P	盖度×高度 PH	地上生物量 W_U	地下生物量 W_D
基径平方×高度 D^2H	1	0.852	0.650	0.812	0.888	0.821
冠幅直径×高度 CH	0.852	1	0.682	0.830	0.920	0.905
盖度 P	0.650	0.682	1	0.952	0.675	0.646
盖度×高度 PH	0.812	0.830	0.952	1	0.825	0.784
地上生物量 W_U	0.888	0.920	0.675	0.825	1	0.890
地下生物量 W_D	0.821	0.905	0.646	0.784	0.890	1

* 基径平方×高度 (D^2H) Square of stem base diameter (D^2) multiplied by stem height (H); 冠幅直径×高度 (CH) Crown diameter multiplied by stem height; 盖度 (P) Cover; 盖度×高度 (PH) Coverage multiplied by stem height; 地上生物量 (W_U) Aboveground biomass; 地下生物量 (W_D) Below ground biomass

的相关关系。其中 CH 与地上部分生物量、地下部分生物量的相关性最好, D^2H 、 PH 与其生物量的相关性次之, 而单一的盖度因子 P 与林下灌木生物量的相关性最差。由此可知, 采用回归模拟的方法估算形态变化复杂的植物体生物量时, 选取多个易测因子作为回归自变量比采用单一因子较好。因此, 分别选用与林下灌木生物量相关性较好的 CH 、 D^2H 、 PH 三个变量作为回归模型的自变量。

3.2.2 林下灌木层生物量的建模

为了提高林下灌木生物量回归方程的精度, 本研究根据不同的基茎级和冠幅级, 采用 CH 、 D^2H 、 PH 这 3 个自变量分别与 2.2.2 中提到的 7 个常用的生物量回归方程进行拟合, 得知线性回归方程最为精确, 并且线性方程具有简单和直观性的优点。据此, 利用线性回归方程建立了 3 种不同自变量的林下灌木地上部分生物量和地下部分生物量回归模型 (如表 3)。从表 3 中的 R 和 F 值可知, 以 CH 为自变量的拟合模型吻合性最高, 以 PH 为自变量的拟合模型吻合程度最差。为了检验不同自变量的生物量估算模型在实际运用中的精度, 本文在该研究区内重新取样, 将重新测量获得的林下灌木的 D^2H 、 CH 、 PH 值分别代入表 3 中的回归模型, 便可以得到其生物量的预测值。然后再利用收获法得到其生物量的实测值, 通过比较生物量的实测值和预测值, 发现以 CH 为自变量的拟合模型不论在预测地上部分生物量还是地下部分生物量, 其相对误差 (RE) 都最小, 分别为 3.53% 和 6.25% (表 4)。

表 3 不同自变量的林下灌木生物量回归模型
Table 3 The regression model of biomass for main brush of undergrowth with different independent variables

项目 Items	方程 Equation	相关系数 Correlation coefficient	F 检验 F-Test	样本数 Sample content	范围 Range
单株生物量	$W_U = 20.36 + 162.21 (D^2H)$	0.938	91.26	30	$D < 2$
Individual biomass (g)	$W_D = 33.25 + 35.62 (D^2H)$	0.921	80.62	30	$2 < D < 4.5$
	$W_U = 38.78 + 256.61 (D^2H)$	0.931	81.12	30	
	$W_D = 69.72 + 64.25 (D^2H)$	0.912	41.26	30	
单株生物量	$W_U = 19.68 + 465.33 (CH)$	0.955	51.20	30	$C < 0.8$
Individual biomass (g)	$W_D = 23.68 + 155.92 (CH)$	0.940	54.45	30	$0.8 < C < 1.8$
	$W_U = 132.56 + 1025.14 (CH)$	0.968	77.84	30	
	$W_D = 51.23 + 362.33 (CH)$	0.928	68.70	30	
单位面积生物量	$W_U = -35.67 + 1333.32 (PH)$	0.925	75.62	30	$P > 10$
Biomass per unit area (g)	$W_D = 50.60 + 702.89 (PH)$	0.902	64.58	30	

$F_{0.05}(1, 29) = 4.18$, $F_{0.01}(1, 29) = 7.60$ 。 D : cm; C : m; P : %; W_U 、 W_D : $g \cdot m^{-2}$; 基径 (D): stem base diameter; 冠幅直径 (C): Crown diameter; 高度 (H): Stem height; 盖度 (P): Coverage; 地上生物量 (W_U): Aboveground biomass; 地下生物量 (W_D): Below ground biomass

表 4 不同变量的林下灌木生物量回归模型预测值与实测值的相对误差

Table 4 Relative error between the estimated value of the regression model of undergrowth with different independent variable and the measured value

生物量 Biomass	D^2H 为自变量 Independent variable (D^2H)	CH 为自变量 Independent variable (CH)	PH 为自变量 Independent variable (PH)
	相对误差 (%) Relative error	相对误差 (%) Relative error	相对误差 (%) Relative error
地上生物量 Aboveground biomass	7.01	3.53	12.12
地下生物量 Below ground biomass	8.62	6.25	13.05

基径 (D): stem base diameter; 冠幅直径 (C): Crown diameter; 高度 (H): Stem height; 盖度 (P): Coverage

3.2.3 林下草本层生物量的建模

本研究根据一些学者对灌木草地的研究^[16 25 26], 结合实际情况选取了草本层的盖度 (P)和高度 (H)的乘

积 (PH)作为回归模型的自变量,代入 2.2.2 中 7 个常用的生物量回归方程拟合,最后得出线性回归方程的拟合度最好,从而建立了研究区林下草本层的地上部分生物量和地下部分生物量回归方程(如表 5)。运用该方程能快速简便地估算出研究区林下草本层的生物量。

表 5 林下草本层生物量回归模型

Table 5 The regression model of biomass for grass of undergrowth				
项目 Items	方程 Equation	相关系数 Correlation coefficient	F 检验 F -Test	样本数 Sample content
单位面积生物量	$W_U = 11.65 + 4.25 (PH)$	0.958	78.36	30
Biomass of per unit area (g)	$W_D = 24.23 + 6.85 (PH)$	0.925	60.65	30

$F_{0.05}(1, 29) = 4.18$ $F_{0.01}(1, 29) = 7.60$; H :cm ; P :% ; $P > 10$; W_U, W_D :g · m⁻² ; 高度 (H) :Stem height ; 盖度 (P) :Coverage ; 地上生物量 (W_U) :Aboveground biomass 地下生物量 (W_D) :Below ground biomass

4 讨论与结论

4.1 讨论

4.1.1 最佳取样方法的选择

植被取样是收集植被数据,进行植被群落分析的基础。较为合适的取样方法和取样过程取决于植被调查的目的,调查采用的取样方法、样方面积、样方数目在很大程度上影响最终的分析结果^[27, 28]。而最小取样面积的确定,在一定程度上取决于进一步分析的目的、具体指标及所允许的误差范围^[28]。

从森林林下植被生物量的收获技术和取样方法来说,目前相关的研究报道较少,但对条件相似的热带灌木草地的研究则较多。其中,Deshmukh 等^[29]和 Singh 等^[30]分别运用了 0.25m × 0.25m 和 0.3m × 0.3m 的样方研究了非洲和印度的草地生物量,管东生^[23]也运用了 1m × 1m 的样方研究了香港的草地生物量和生产量。一般来说,在测定多物种群落生物量时,所需要的样方大小和数目都要大于单一物种的群落。本研究根据 Wiegert 的方法得出 0.25m²的样方为最佳的取样面积,其结果与管东生^[23]利用该方法对香港草地生物量的研究、Long 等^[31]对热带草地取样面积的研究一致。但是,从生物量平均值变化看(图 3),由于小样方的周长与面积之比相对较大,其产生的边界效应对小样方的影响也较大,从而产生对单位面积生物量的过高估计,增加了估算误差。在研究区森林林下灌木草本层,植物个体较大,许多草本、灌木的生长状态以丛生为主,太小的样方难以操作,同时也增加判断哪些植物个体和植物哪些部分应该包括或排除在样方之外的难度,而该误差的产生与边界比例的增大成正相关关系。因此,综合考虑边界效应的作用,0.25m²的小样方用于本研究林下灌木草本层群落生物量的调查是不合理的。由表 1 和图 3 可知,当收获样方由 1m²增大到 2m²时,两者估算出的生物量还有一定变化,但是样方增加到 2m²时,这种变化趋势已经很小。由此可知,选择 2m × 1m 的样方来估算本区森林林下灌木草本层生物量是比较合适的。

从植被生物量收获的样方形状来说,长方形样方能有效地缩小分布不均的植物群落其生物量估计的变异性。长方形样方与正方形样方相比,长方形可增加样方框到更多的植物斑块,从而加大了样方内的变异性,有效减少了样方间的变异性。Wight^[32]、Risser^[33]和 Brummer 等^[34]的相关研究都表明,若收获样方的形状能影响到变异估计,那么通常长方形样方更加有效。但 Van Dyne 等^[35]对蒙塔那疏丛牧草现存量的研究表明,采用圆形样方取样比采用长方形样方取样的变异性低。实际上,收获样方的形状和大小与所调查的植被斑块大致相似的时候,才最为有效。

从植被生物量收获的样方数目来看,要求达到一定研究精度的样方数目主要取决于预期要控制的误差范围^[34~36]。在样方的形状和大小确定之后,研究中所采用的样方数目越多,得到的估算结果就越精确^[24, 35~38]。若取样的总面积相同,采用小的样方面积和多的样方数目比采用大的样方面积和少的样方数目能得到更小的标准误差。但是采用小样方却会增大边界效应带来的误差,因此,在实际调查中,由于植被类型的差异,反映其特征的最小样方面积也会不同,需要根据研究对象的实际情况,包括研究对象的形态、分布特征和密度等因素,并综合考虑取样的可操作性、边界效应的影响程度以及预期达到的精度等要求最终确定所用样方的

面积和数目。一般情况下, Milner 等^[22]建议标准误差小于生物量平均值的 10% 作为生态系统研究可接受的精度。Long 等^[31]研究表明 20 个 $0.25 \times 1\text{m}^2$ 的样方对热带草地生物量收获可得到小于生物量平均值 10% 的标准误差。本研究也通过 10 个 2m^2 的样方把标准误差控制在生物量平均值的 10% 以内。

最小取样面积的确定是影响野外调查过程所消耗人力物力及植被分析结果的一个重要因素^[28]。目前, 根据植被调查的目的差异, 决定最小取样面积的方法不同。研究植被群落的多样性、结构和格局、种间联结性等特征与研究植被群落生物量所采用的最小取样面积的方法存在差异。前者主要通过种-面积曲线法、重要值-面积曲线法以及多样性指数等来确定最佳的抽样面积^[28-39-43]。大多数的该类研究都是根据样方中平均出现的物种数占统计物种数的 55% ~ 80% 为标准来确定最小取样面积^[39-43]。而后者主要是根据取样的标准误差控制在生物量平均值的 10% 以内、生物量平均值的变化趋势、取样消耗和效率以及边界效应的影响等综合考虑取样的最佳面积。

4.1.2 林下植被生物量的建模

植物群落生物量大量研究表明, 回归分析是比较理想且又比较简单适用的模型^[44-52]。目前利用数量化理论建立易测因子的估算模型, 大多数集中在对森林乔木层生物量的研究, 其生物量的预测模型一般选取 D^2H 作自变量^[45-48]。它是把植株作为锥体和柱体考虑, 得到了比较好的回归拟合度。但是, 根据林下灌木的生长特点和形态特征, 选取 D^2H 作为回归的自变量并不是最佳选择。因为林下灌木在高度生长上受到很大程度的抑制, 被迫横向发展, 以增加光合作用的面积, 外观上就表现为冠幅的增大。因此, 林下灌木的冠幅在决定其植株形态和生物量大小的重要性方面远远大于乔木。本研究证明, CH 与林下灌木生物量的相关性比 D^2H 要好, 并且 CH 为自变量的预测回归方程的拟合度比 D^2H 为自变量时要好。国内外相关灌木生物量建模的研究也表明^[25-44-49-53], 采用 CH 为自变量的生物量预测回归方程的拟合性比较好。在预测方程的实际运用阶段, 以 D^2H 为自变量的回归方程产生的误差值较大, 主要是由于灌木地面分枝很多, 逐一地测量基径会导致测量误差的增加, 最终影响到预测生物量的精度。

自变量 CH 、 D^2H 与林下灌木生物量的相关性和以 CH 、 D^2H 为自变量拟合的生物量预测方程的拟合度较自变量 PH 要好。但是, 以自变量 PH 拟合的生物量预测方程在实际运用中具有较好的简便性和实用性。由该自变量拟合的方程一般都能达到研究的要求, 而且能够大幅度地提高研究效率, 达到事半功倍的效果。

林下植被生物量的主体是林下灌木, 但是林下草本层的生物量在森林发育的幼年林阶段, 其生物量也是不容忽视的。目前, 对草地生物量的研究大多数采用收获法, 这种调查方法不仅要花费相当大的时间和劳力, 而且存在暂时性破坏草地的缺点。为了提高研究的效率和简便性, 非破坏性预测法得到运用。盐见正卫等^[54]通过调查建立了草地生物量的空间分布模型成功预测放牧草地的生物量。而本研究也通过野外调查经验利用林下草本的易测因子组合 (PH) 建立了预测草本层的生物量模型。以 PH 为自变量的林下灌木草本的预测模型, 在实际运用过程中, 要求实验者对预估测植被层的平均盖度和平均高度有较准确的判别能力, 否则将会降低该预测模型的实用性。

4.2 结论

综合考虑边界效应和时间消耗等因素, 本研究结果表明 $2\text{m} \times 1\text{m}$ 的样方为研究区林下植被最佳取样面积。选择小于该面积的样方由于边界效应会产生过高的生物量估计。而只要 10 个这样的样方就能把标准误差控制在生物量平均值的 10% 以内。经过对林下灌木建模的 D^2H 、 CH 、 PH 这 3 个自变量相关性的研究表明, CH 因子和生物量的相关性最好。说明在灌木生物量建模中, 冠幅直径是一个重要的变量, 选取 CH 为自变量模拟的回归方程比选取自变量 D^2H 、 PH 要好。而选取 PH 为自变量的生物量回归方程, 能够提高调查的效率和简易程度。林下草本层的生物量虽然不是构成林下植被生物量的主体, 但是通过对林下植被分层次建立预测模型, 有利于提高研究森林不同发育阶段林下植被生物量估算的精度和效率, 特别是对于处在林下植被丰富的中幼龄林阶段。

References :

- [1] Chastain Jr R A , Currie W S , Townsend P A. Carbon sequestration and nutrient cycling implications of the evergreen understory layer in Appalachian forests. *Forest Ecology and Management* ,2006 ,231 :63 —77.
- [2] Fabião A , Martins M C , Cerverira C , *et al.* Influence of soil and organic residue management on biomass and biodiversity of understory vegetation in a *Eucalyptus globules* Labill. Plantation. *Forest Ecology and Management* ,2002 ,171 :87 —100.
- [3] Huffman D W , Moore M M. Responses of *Fendler ceanothus* to overstory thinning ,prescribed fire ,and drought in an *Arizona ponderosa* pine forest. *Forest Ecology and Management* ,2004 ,198 :105 —115.
- [4] Olsson M O , Falkengren-Grerup U. Partitioning of nitrate uptake between trees and understory in oak forests. *Forest Ecology and Management* ,2003 ,179 :311 —320.
- [5] Kume A , Satomura T , Tsuboi N , *et al.* Effects of understory vegetation on the ecophysiological characteristics of an overstory pine , *Pinus densiflora*. *Forest Ecology and Management* ,2003 ,176 :195 —203.
- [6] Taylor A H , Huang J Y , Zhou S Q. Canopy tree development and undergrowth bamboo dynamics in old-growth *Abies-Betula* forests in southwestern China :A 12-year study. *Forest Ecology and Management* ,2004 ,200 :347 —360.
- [7] Taylor A H , Jang S W , Zhao L J , *et al.* Regeneration patterns and tree species coexistence in old-growth *Abies-Picea* forests in southwestern China. *Forest Ecology and Management* ,2006 ,223 :303 —317.
- [8] Takahashi K. Regeneration and coexistence of two subalpine conifer species in relation to dwarf bamboo in the forest understory. *Journal of Vegetation Science* ,1997 ,8 :529 —536.
- [9] Small C J , McCarthy B C. Relationship of understory diversity to soil nitrogen ,topographic variation ,and stand age in an eastern oak forest ,USA. *Forest Ecology and Management* ,2005 ,217 :229 —243.
- [10] Van Dobben H F , Ter Braak C J F , Dirkse G M. Undergrowth as biomonitor for deposition of nitrogen and acidity in pine forest. *Forest Ecology and Management* ,1999 ,114 :83 —95.
- [11] George L O , Bazzaz , F. The fern understory as an ecological filter :emergence and establishment of canopy- tree seedlings. *Ecology* ,1999 ,80 :833 —845.
- [12] George L O , Bazzaz F. The fern understory as an ecological filter :growth and survival of canopy tree seedlings. *Ecology* ,1999 ,80 :846 ~856.
- [13] Oakley B B , North M P , Franklin J F. Facilitative and competitive effects of a N-fixing shrub on white fir saplings. *Forest Ecology and Management* ,2006 ,233 :100 ~107.
- [14] Sheng W T , Yang C D. Research on effect of amelioration soil properties by undergrowth vegetation of China fir. *Acta Ecologica Sinica* ,1997 ,17 (4) :377 ~385.
- [15] Xiong Y Q , Sheng W T , Zeng M S. A study on the development and biomass of undergrowth vegetation in Chinese fir plantation with different thinning intensities. *Forest Research* ,1995 ,8 (4) :408 ~412.
- [16] Lin K M , Hong W , Yu X T , *et al.* The dynamic characteristics and forecasting models of biomass of undergrowth plant in Chinese fir plantation. *Scientia Slivae Sinicae* ,2001 ,37 (1) :99 ~105.
- [17] Yao M H , Sheng W T , Xiong Y Q. The effects of undergrowth on productivity of Chinese fir plantation. *Scientia Slivae Sinicae* ,1991 ,27 (6) :644 ~647.
- [18] Chen L Z , Ren J K , Bao X C. Studies on the sociological characteristic and biomass of pine plantation on XiShan in Beijing. *Acta Phytocologica Sinica* ,1984 ,8 (3) :173 —181
- [19] Mariessii A , Betule E , Toshihico H. Growth patterns of tree height and stem diameter in populations of *Abies veitchi*. *Journal of Ecology* ,1991 ,79 :1085 —1095.
- [20] Sun S C , Qian N. Path analysis of morphological parameters of convolvulus tragacuthoiedes population and individual biomass modeling of subshrubs. *Chinese Journal of Applied Ecology* ,1999 ,10 (2) :155 —158.
- [21] Li T G , Qin F C , Jia S Y , *et al.* Study on biomass estimation models of xerophyte shrub. *Journal of Inner Mongolia Forestry College* ,1998 ,20 (2) :25 —31.
- [22] Milner C , Hughes R E. Methods for measurement of primary production of grassland. IBP Handbook No 6. Oxford : Blackwell Scientific Publications ,1968. 70.
- [23] Guan D S , Peart M R. The selection of an optimum size and number of quadrat for sampling the biomass in the grassland and fernland of Hong Kong. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni* ,1996 ,35 (2) :118 —123.
- [24] Wiegert R G. The selection of an optimum quadrat size for sampling the standing crop of grasses and forbs. *Ecology* ,1962 ,43 :125 —159.

- [25] Mitchell J E , Baring P N S. Comparison of linear and nonlinear overstory-understory models for *Ponderosa* pine. *Forest Ecology and Management* , 1991 , 42 : 195 — 204.
- [26] Mao K , Pu C L , Ren B W. A preliminary report on the dynamic of the herbage communities in a young planted woodland in the hilly area of central Si Chuan. *Acta Phytocologica Sinica* , 1995 , 19 (4) 384 — 388.
- [27] Kenkel N C , Juhasz-Nagy P , Podani J. On sampling procedures in population and community ecology , *Vegetatio* , 1989 , 83 : 195 ~ 207.
- [28] Yu S X , Zong G W , Chen Z Y , *et al.* Comparison of ecological entropy with random and systematic sampling. *Acta Phytocologica Sinica* , 1998 , 22 (5) : 473 — 480.
- [29] Deshmukh I K. Primary production of grassland in Nairobi National Park , Kenya. *Journal of Applied Ecology* , 1986 , 23 : 115 — 123.
- [30] Singh J S , Yadava P S. Seasonal variation in composition , plant biomass , and net primary productivity of a tropical grassland at Kurukshetra , India. *Ecological Monographs* , 1974 , 44 : 351 — 376.
- [31] Long S P , Jones M B , Roberts M J , *et al.* Primary productivity of grass ecosystem of the tropics and sub-tropics. London : Chapman & Hall , 1992.
- [32] Wight J R. The sampling unit and its effect on saltbush yield estimates. *Journal of Range Management* , 1967 , 20 : 323 — 325
- [33] Risser P G. Methods for inventory and monitoring of vegetation , litter , and soil surface condition. In : *Developing strategies for rangeland management*. Boulder , Colo. , : Westview Press , 1984.
- [34] Brummer J E , Nichols J T , Engel R K , *et al.* Efficiency of different quadrat sizes and shapes for sampling standing crop. *Journal of Range Management* , 1994 , 47 : 84 — 89.
- [35] Van Dyne G M , Vogel W G , Fisser H G. Influence of small plot size and shape on range herbage production estimates. *Ecology* , 1963 , 44 : 746 — 759.
- [36] Papanastasis V P. Optimum size and shape of quadrat for sampling herbage weight in grassland of northern Greece. *Journal of Range Management* , 1977 , 30 : 446 — 448.
- [37] Zhu L Y , Yang Z X , Dang B , *et al.* Effect of area and number of sample plot on the accuracy of biomass for *salix psammophila*. *Journal of Desert Research* , 1992 , 12 (4) 60 — 63
- [38] Lin K M , Hong W , Yu X T. The study on biomass of undergrowth plant and its sampling technology in mature Chinese fir plantation. *Journal of Fujian College of Forestry* , 2001 , 21 (1) 28 — 31.
- [39] Liu C R , Ma K P , Yu S L , *et al.* Plant community diversity in Donglingshan Mountain , Beijing , China . VIII. The determination of critical sampling areas for several types of plant communities. *Acta Ecologica Sinica* , 1998 , 18 (1) : 15 ~ 23.
- [40] Zhao Z H , Zu Y G , Yang F J , *et al.* Study on the sampling technique of interspecific association of ligneous plant in *Quercus Liaotungensis* forest in Dongling Mountain. *Acta Phytocologica Sinica* , 2003 , 27 (3) : 396 — 403.
- [41] Yang C , Bao R. Optimum sampling area for the studies of distribution pattern in *Aneurolepidium Chinensis Steppe* community. *Acta Ecologica Sinica* , 1986 , 6 (4) : 324 ~ 329.
- [42] Xiao Y. Effects of quadrat size and number on precision estimating litter amount of secondary forest. *Acta Ecologica Sinica* , 1989 , 9 (1) : 59 ~ 65.
- [43] Huai H Y , Pei S J. Methodology of sampling in quantitative ethnobotany. *Chinese Wild Plant Resources* , 2003 , 22 (6) : 12 — 15.
- [44] Wang L , Zhang H , Ha S , *et al.* A study on the estimating method of shrub upper biomass based on the crown diameter and plant height. *Journal of Beijing Normal University (Natural Science)* , 2004 , 40 (5) 700 — 704.
- [45] Jiang F Q , Lu F Y. The model of estimating above-ground biomass of *Caragana Microphylla* brush. *Acta Ecologica Sinica* , 1982 , 2 (2) : 103 — 110.
- [46] Liu S , Liu X Y. The estimating model of upper plant weight on *Reaumuria soongorica* semishrub. *Arid Zone Research* , 1996 , 13 (1) 36 — 41
- [47] He J S , Wang Q B , Hu D. Studies on the biomass of typical shrubland and their regeneration capacity after cutting. *Acta Phytocologica Sinica* , 1997 , 21 (6) 512 — 520.
- [48] Chen X L , Ma Q Y , Kang F F , *et al.* Studies on the Biomass and Productivity of Typical Shrubs in Taiyue Mountain , Shanxi Province. *Forest Research* , 2002 , 15 (3) 304 — 309.
- [49] Zhang F , Shanguan T L , Li S Z. Improvement on the modeling method of biomass of brush. *Chinese Journal of Ecology* , 1993 , 12 (6) 67 — 69.
- [50] Zhu Z C , Jia D L. Preliminary study on the biomass of *Artemisia gmelinii* community in the loess plateau at North ShanXi Province. *Acta Ecologica Sinica* , 1993 , 13 (3) 243 — 251.
- [51] Jia B Q , Cai T J , Gao Z H , *et al.* Biomass forecast models of *Nitraria tangutorum* shrub in sand dune. *Journal of Arid Land Resources Environment* , 2002 , 16 (1) 96 — 99.
- [52] Zhen Z Y , Liu Q J , Zhang J P , *et al.* A study on the pertinence of measure factors and organic biomass of shrub. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis* , 2005 , 27 (5) 694 — 699.
- [53] Zverer N E , Seidova R D. Underground mass of shrub and subshrub plants of the Karakum. *Problems of Desert Evelopment* , 1990 , (1) : 49

— 54.

[54] Shiyomi M , Yasuda T , Chen J. Methods of grazing grassland vegetation survey. *Acta Agrestia Sinica* ,2005 ,13 (2) :149 — 158.

参考文献：

[14] 盛炜彤 杨承栋. 关于杉木林林下植被对改良土壤性质效用的研究. *生态学报* ,1997 ,17 (4) 377 ~ 385.

[15] 熊有强 盛炜彤 曾满生. 不同间伐强度杉木林林下植被发育及生物量研究. *林业科学研究* ,1995 ,8 (4) 408 ~ 412.

[16] 林开敏 洪伟 俞新妥. 杉木人工林林下植物生物量的动态特征和预测模型. *林业科学* 2001 ,37 (1) 99 ~ 105.

[17] 姚茂和 盛炜彤 熊有强. 林下植被对杉木林地力影响的研究. *林业科学* ,1991 ,27 (6) 644 ~ 647.

[18] 陈灵芝 任继凯 鲍显诚,等. 北京西山 (卧佛寺附近)人工油松林群落特征及生物量的研究. *植物生态学报* ,1984 8 (3) :173 ~ 181

[20] 孙书存 钱能斌. 刺旋花种群形态参数的通径分析与亚灌木个体生物量建模. *应用生态学报* ,1999 ,10 (2) :155 ~ 158.

[21] 李钢铁 秦富仓 贾守义,等. 旱生灌木生物量预测模型的研究. *内蒙古林学院学报 (自然科学版)* ,1998 20 (2) 25 ~ 31.

[23] 管东生 ,Peart M R. 香港草地和芒箕群落生物量收获的最佳样方选择. *中山大学学报 (自然科学版)* ,1996 ,35 (2) :118 ~ 123.

[26] 毛凯 蒲朝龙 任佰文. 川中丘陵人工幼林草本层动态研究初报. *植物生态学报* ,1995 ,19 (4) 384 ~ 388.

[28] 余世孝 宗国威 陈兆莹,等. 随机与系统取样的生态学信息量比较. *植物生态学报* ,1998 ,22 (5) :473 ~ 480.

[38] 林开敏 洪伟 俞新妥. 杉木成熟林林下植被生物量及其取样技术研究. *福建林学院学报* 2001 ,21 (1) 28 ~ 31.

[39] 刘灿然 马克平 于顺利,等. 北京东灵山地区植物群落多样性研究 VIII. 几种类型植物群落临界抽样面积的确定. *生态学报* ,1998 ,18 (1) :15 ~ 23.

[40] 赵则海 祖元刚 杨逢建,等. 东灵山辽东栎林木本植物种间联结取样技术的研究. *植物生态学报* 2003 ,27 (3) :396 ~ 403.

[41] 杨持 宝荣. 羊草草原种群分布格局的最适取样面积. *生态学报* ,1986 ,6 (4) :324 ~ 329.

[42] 肖瑜. 样方面积和数量对测定次生林凋落物精度的影响. *生态学报* ,1989 ,9 (1) :59 ~ 65.

[43] 淮虎银 裴盛基. 民族植物学定量研究中的取样方法. *中国野生植物资源* 2003 ,22 (6) :12 ~ 15.

[44] 王蕾 张宏 哈斯,等. 基于冠幅直径和植株高度的灌木地上生物量估测方法研究. *北京师范大学学报* 2004 40 (5) :700 ~ 704.

[45] 姜凤岐 卢凤勇. 小叶锦鸡儿灌丛生物量的预测模型. *生态学报* ,1982 , (2) :103 ~ 110.

[46] 刘速 刘晓云. 琵琶柴地上植物量的估测模型. *干旱区研究* ,1996 ,13 (1) 36 ~ 41

[47] 贺金生 王其兵 胡东. 长江三峡地区典型灌丛的生物量及其再生能力. *植物生态学报* ,1997 21 (6) 512 ~ 520.

[48] 陈遐林 马钦彦 康峰峰,等. 山西太岳山典型灌木林生物量及生产力研究. *林业科学研究* 2002 ,15 (3) 304 ~ 309.

[49] 张峰 上官铁梁 李素珍. 关于灌木生物量建模方法的改进. *生态学杂志* ,1993 ,12 (6) 67 ~ 69.

[50] 朱志诚 贾东林. 陕北黄土高原铁秆蒿群落生物量初步研究. *生态学报* ,1993 ,13 (3) 243 ~ 251.

[51] 贾宝全 蔡体久 高志海,等. 白刺灌丛沙包生物量的预测模型. *干旱区资源与环境* 2002 ,16 (1) 96 ~ 99.

[52] 曾珍英 刘琪璟 张建萍,等. 灌木各测树因子相关性以及器官生物量相关性的研究. *江西农业大学学报* 2005 ,27 (5) 694 ~ 699.

[54] 盐见正卫 安田泰辅 陈俊. 关于放牧草地植被的调查方法. *草地学报* 2005 ,13 (2) :149 ~ 158.