

511-518

29(527)(10)

中国云冷杉林生物生产力格局及其数学模型

李文华 罗天祥

(中国科学院自然资源综合考察委员会, 北京, 100101)

5791.180.2
5791.140.2

A **摘要** 基于全国1006块样地资料,从宏观上阐明了我国云冷杉林生物生产力的格局规律,建立了联系叶面积指数分布规律和地植物学知识的生物生产力水热相关模型与地理分布模型。在温度和降水分布空间上,云冷杉林净第一性生产力的格局呈现一种复合曲面的函数关系,即随着温度升高,林分生产力呈指数递增,其递增速率随降水量的增加而线性增大,在正常分布范围内,云冷杉林叶面积指数随温度变化呈递减函数关系,这可能是针叶的透光变态以及云冷杉林适应水分胁迫环境的一种机制。

关键词 生物生产力,空间格局,数学模型。

云杉,
冷杉,

PRODUCTIVITY PATTERNS AND MATHEMATICAL MODELS OF SPRUCE-FIR FORESTS IN CHINA

Li Wenhua Luo Tianxiang

(Commission for Integrated Survey of Natural Resources, Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100010, China)

Abstract Based on the plot data productivity distribution patterns of *Picea-abies* forest in China were clearly indicated. The mathematical models for the relationship between the productivity and hydro-warm factors/geographical factors were established, combined with the knowledges of leaf-area-index distribution and plant geography. In the hydro-warm distribution space, the productivity pattern is a compound curved surface that the forest productivity increases exponentially with temperature and the increase rate is linearly related to the precipitation. In the normal range of *Picea-abies* distribution, the leaf area index is negatively related to the annual mean temperature, which may be a light-adapted metamorphosis of needle leaf and a water-oppressed mechanism of the *Picea-abies* forest.

Key words: productivity, spatial pattern, mathematical model.

欧亚大陆的暗针叶林分布的最北界限大致在北纬67°左右,在北纬57~67°之间,暗针叶林是泰加地带的显域性植被,在此界线以南,水平地带的暗针叶林向山地垂直带逐渐过渡,且分布的海拔高度随纬度的减少而逐步提高。我国的云杉、冷杉林是北温带广泛分布的暗针叶林的一个组成部分,由云杉、冷杉为主要

* 国家“八五”攀登计划(KJ85-07-04)资助。

收稿日期:1996-06-14,修改稿收到日期:1996-10-30。

建群种的暗针叶林一般属山地垂直带的森林类型,广泛分布于我国东北山地、华北山地、秦巴山地、蒙新山地以及青藏高原东缘和南缘山地,在台湾的山地也有天然分布。云冷杉分布的海拔高度随纬度的降低而有规律地增高,大致纬度每南移 1° ,分布的高度约提高105m。在同一纬度上,自东向西云冷杉林分布的高度逐渐提高,东经 $70^{\circ}\sim 80^{\circ}$ 时达到最高点,继续向西又复下降,大致呈二次抛物线相关^[1,2]。李文华^[3]首次建立了暗针叶林分布的海拔高度与大地经纬度之间的曲面模型,成功地推算出西藏地区暗针叶林分布上限处的海拔高度以及我国和欧亚大陆北部一些地区暗针叶林分布的上界(或北界)。

云冷杉林需要温凉的气候和比较分明的四季,冬季有一定的雪覆被,生长季中具有充分的湿度。在我国,云冷杉林分布区的年均气温 $0\sim 8^{\circ}\text{C}$,最冷月平均温度 $-8\sim 0^{\circ}\text{C}$,最热月平均气温 $10\sim 16^{\circ}\text{C}$,年降水量 $600(300)\sim 1000\text{mm}$,年均相对湿度 $70\%\sim 80\%$ 。决定暗针叶林分布最重要的热量指标是最热月的温度,其分布上限处为 10°C ,下限处为 $15^{\circ}\text{C}(19^{\circ}\text{C})$ ^[2]。

我国众多学者先后对内蒙古沙地红皮云杉、天山雪岭云杉、长白山云冷杉林、贺兰山青海云杉、川西云杉林等进行了较为系统的生物生产力测定研究^[2~10],但就整个云冷杉林生物生产力宏观格局的分析研究尚无报道。暗针叶林是北半球分布很广的一种植被类型,在当前的全球变化研究中,进一步研究其生物生产力的宏观区域格局规律将具有深刻的科学意义,本文将在现有的生物量测定研究的基础上,根据已建立的生物量相对生长经验方程对大量的测树调查样地进行生物产量的推算,并利用树干解析本资料估算其净第一性生产力,据此对我国暗针叶林生物生产力的空间格局规律进行全面的分析研究并建立其数学模式,为今后的全球变化研究提供模型依据。

1 资料的收集与整理

图1为研究的流程方框图。森林测树调查样地资料分别来自:中国科学院青藏高原综合科学考察队林业组(154块),四川省林勘院(460块),云南省林勘院(59块),山西省林勘院(27块),林业部规划院在甘肃、新疆及东北林区的森林经理调查资料(130块)。云冷杉林乔木优势树种(包括落叶松、落叶阔叶树种等)的不同器官生物量相对生长方程及其材积生长率模型采用罗天祥*建立的数据库。根据不同树种/林分类型的相对生长方程以测树样地的林分平均树高和胸径计算乔木单株生物量(包括茎、枝、叶、根),乘上林分密度得各器官全林的乔木生物量。以材积生长率模型计算近期(5~10a)的材积生长率,乘上茎、枝、根的生物量得其年净生物产量,叶的年净产量以叶的宿存年龄除其生物量而得。各树种叶子的宿存年龄分别为:云冷杉5a,落叶松1a,松类2a,落叶阔叶树种1a。茎、枝、叶、根的生物量和生产力合计得乔木层的生物量和净第一性生产力。灌木层和草本层的生物量根据有关文献中的灌木层和草本层生物量与乔木层生物量的平均比例系数推算而得,其年净生物产量以其平均年龄除之而得。林分叶面积指数是以不同建群树种的比叶面积系数乘上叶的生物量而得。各样地水热气候因子的推算则分别以西藏、青海、四川和云南4省(区)的累年平均气温和降水资料建立其地理分布模型,据此以样地所在地的经度、纬度和海拔高度计算其年平均气温和年降水量。因篇幅所限,详见罗天祥的博士论文*。

2 结果与分析

2.1 云冷杉林生物量和生产力概述

根据林业部森林资源清查对云冷杉林的龄级和龄组划分标准,对全国1006块样地按龄组进行统计,结果见表1。乔木层平均生物量和生产力为 $86\sim 282\text{t}/\text{hm}^2$ 和 $10\sim 5\text{t}/\text{hm}^2\cdot\text{a}$;全林平均生物量和生产力为 $88\sim 288\text{t}/\text{hm}^2$ 和 $11\sim 7\text{t}/\text{hm}^2\cdot\text{a}$;叶面积指数 $8\sim 12$ 。随着年龄的增长,生物量递增,而生产力则递减;中龄林和近熟林的叶面积指数最大,达 $11\sim 12$ 。这一生产力水平比泰加云冷杉林($100\sim 330\text{t}/\text{hm}^2$ 和 $4.5\sim 8.5\text{t}/\text{hm}^2\cdot\text{a}$)高^[1],与美国田纳西州大烟山云冷杉林($340\text{t}/\text{hm}^2$ 和 $10\text{t}/\text{hm}^2\cdot\text{a}$)相当^[6]。

从表2进一步看出,随着年龄增长,茎生物量比例呈递增趋势,即从幼龄林的46%到过熟林的73%;枝、叶、根生物量比例则呈递减趋势,从幼龄林到过熟林,枝生物量比例为19%~6%,叶生物量比例为11%~

* 罗天祥,中国主要森林类型生物生产力格局及其数学模型(博士学位论文),1996。

3%,根生物量比例为23%~17%。

为了尽量减少林分因子(年龄、密度)和立地条件的影响,在分析中从全国1006块样地中剔除年龄小于20a及大于3000株/hm²及小于500株/hm²的幼龄林样地,并对同一林区不同立地样地进行平均,最后精选出168个林区的数据点(994块标准地),其年龄范围为46~350a;地理区域范围为:纬度26~53°,经度81~132°,海拔高度400~4200m;水热条件范围为:年均气温-4℃~14℃,年降水量370~2000mm。可见,数

表1 云杉、冷杉林不同年龄阶段生物量和生产力统计

Table 1 Biomass and productivity of *Picea-abies* forests in different age stages

统计项目 Statistics items	幼龄林 Young growth (<40a)	中龄林 Middle forest (41~80a)	近熟林 Near standing (81~100a)	成熟林 Standing timber (101~140a)	过熟林 Overmature forest (>141a)	平均 Mean
乔木生物量 ¹⁾	86.74	144.57	223.33	221.64	281.67	215.60
乔木生产力 ²⁾	9.97	9.05	7.28	6.39	5.29	6.93
全林生物量 ³⁾	88.63	147.74	228.23	226.50	287.84	220.33
全林生产力 ⁴⁾	10.56	10.03	8.81	7.90	7.21	8.40
叶面积指数 ⁵⁾	9.87	11.53	11.18	9.51	8.58	9.84
样地数 ⁶⁾	72	226	111	240	357	1006

1)Biomass of tree;2)Productivity of tree;3)Biomass of forest;4)Productivity of forest;5)LAI;6)Numbers of stemp

据点遍布我国云冷杉林分布区。乔木层生物量和生产力为68~570(1600)t/hm²和3~14t/hm²·a;全林生物量和生产力为70~1600t/hm²和6.8~17t/hm²·a。因此,不同地区云冷杉林的生物生产力差异较大,下面从地理空间格局和水热分布格局两方面详细分析我国云冷杉林的生物生产力的变化规律。

2.2 云冷杉林生物生产力地理空间格局

从图1中看出,168个数据点按大地经纬度位置明显地划分成5大林区,即纬度在26~30°之间的滇西北-藏东南-川西南横断山林区(44个数据点)、纬度在30~35°之间川西北-甘南山地林区(92个数据点)、纬度在38~40°之间的华北山地林区(8个数据点)、纬度在43~45°之间的

新疆山地林区(13个数据点)、纬度43°以北的东北山地林区(11个数据点)。在同一林区内,随着经度的增加,林分生物生产力呈递增趋势。云冷杉林乔木层和全林的平均生物生产力,在横断山林区为7.29t/hm²·a和9.56t/hm²·a,在川西北-甘南山地林区为6.29t/hm²·a和7.8t/hm²·a,华北山地林区为6.62t/hm²·a和7.32t/hm²·a,新疆山地林区为7.56t/hm²·a和9.59t/hm²·a,东北山地林区为7.23t/hm²·a和8.21t/hm²·a。从生产力平均水平看,横断山林区、新疆山地林区和东北山地林区相当,而川西北-甘南山地林区和华北山地林区相当,前3个林区比后2林区高约1~2t/hm²·a。

从图2中进一步看出,云冷杉林的生物生产力随叶面积指数的增加呈明显的递增趋势,而随纬度和海拔的增加呈递减趋势。据此,建立的云冷杉林生物生产力地理空间模型为:

表2 云杉、冷杉林乔木层不同器官的生物量分配比率

Table 2 Distribution rates among different organs in *Picea-abies* trees (%)

年龄(a) Age	茎 Stem	枝 Branch	叶 Leaf	根 Root	样地数 Stemp
<40	46.33	19.23	11.10	23.34	72
41~80	56.52	14.09	8.18	21.20	226
81~100	66.23	9.41	5.17	19.19	111
101~140	68.63	8.39	4.42	18.56	240
>141	73.03	6.37	3.39	17.20	357
平均 Mean	65.61	9.85	5.46	19.08	1006

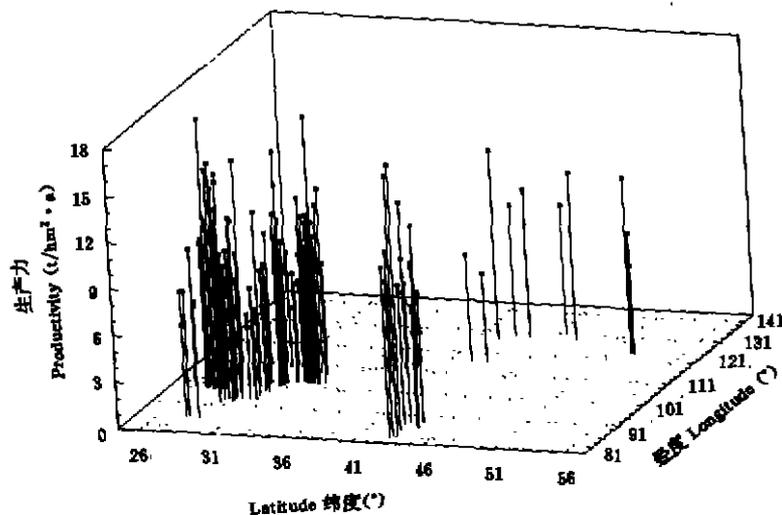


图1 云冷杉林生物生产力在经度和纬度空间上的散点图

Fig. 1 Scatter plot of *Picea-abies* productivity vs longitude & latitude

$$\text{乔木层: } NPP = 0.3019LAI + 3.7538\ln(LON) - 0.2752LAT - 0.00153ALT \quad (1)$$

$$r = 0.9736, F = 1383.21, n = 154, s = 1.115, t_1 = 16.23, t_2 = 11.15, t_3 = -8.63, t_4 = -7.48$$

$$\text{全林: } NPP = 0.4573LAI + 5.4357\ln(LON) - 0.4560LAT - 0.00201ALT \quad (2)$$

$$r = 0.9723, F = 1368.25, n = 160, s = 1.485, t_1 = 18.99, t_2 = 12.61, t_3 = -11.04, t_4 = -7.70$$

式中, NPP 净第一性生产力 ($t/hm^2 \cdot a$), LAI 叶面积指数, LON 经度, LAT 纬度, ALT 海拔 (m), 下同。

由此可见, 云冷杉林生物生产力具有经向、纬向和垂直向的变化, 并受到叶面积指数的影响, 这4个因子的综合效应决定云冷杉林的地理空间格局。模型的相关系数达0.97以上, 标准误差为 $1.1 \sim 1.5 t/hm^2 \cdot a$, 拟合效果令人满意。从 t 检验值可看出, 叶面积指数的影响最大, 其次为经度、纬度和海拔。

进一步分析模型中的叶面积指数分布规律, 叶面积指数 (LAI) 与年均温度 (T) 具有紧密的递减函数关系, 其函数关系可表示为:

$$LAI = e^{5.262 - 0.0897T} \quad r = -0.7068, F = 133.7907, n = 136 \quad (3)$$

叶的形态大小和数量(即叶的生物量)决定叶面积指数的高低。作者在研究长白山不同海拔地带云杉和冷杉针叶面积的差异性时发现, 单张叶面积和比叶面积系数(单位叶干重的针叶光合面积)随海拔增高而增大, 单张叶重量随海拔增高而减少(表3), 其中, 云杉和冷杉的比叶面积系数(多年生叶)在海拔1800m处分别为14.44和9.00, 在海拔1450m处分别为7.339和7.926, 高海拔处比低海拔处高100%和14%。根据江洪^[9]在研究不同地理分布区云杉(*Picea asperata*)种群性状变异中测定的24个林区数据点, 针叶长度和宽度的乘积(针叶投影面积)随温度的变化呈现紧密的指数递减函数关系($r=0.6734$)。另外, 从图3进一步看到, 云杉叶投影面积随纬度增加和海拔升高呈明显的递增趋势。赖世登的研究^{*}也发现有同样的现象。我国的云冷杉林属山地垂直带上的—种森林植被, 海拔的增高(降低)意味着温度的减少(升高)。因此, 叶面积指数与温度的递减函数关系具有深刻的形态学意义。随着海拔的升高, 年平均日照时数减少^[15]。叶子是直接接受阳光进行光合作用的器官, 对光有较强的适应性。所在生境的光强度不同, 叶子在形态结构上常

* 赖世登. 横断山区暗针叶林的垂直分布规律及其合理开发利用问题. 中国科学院自然资源综合考察委员会编《自然资源综合研究文集第五集——生物资源与生态》, 1987.

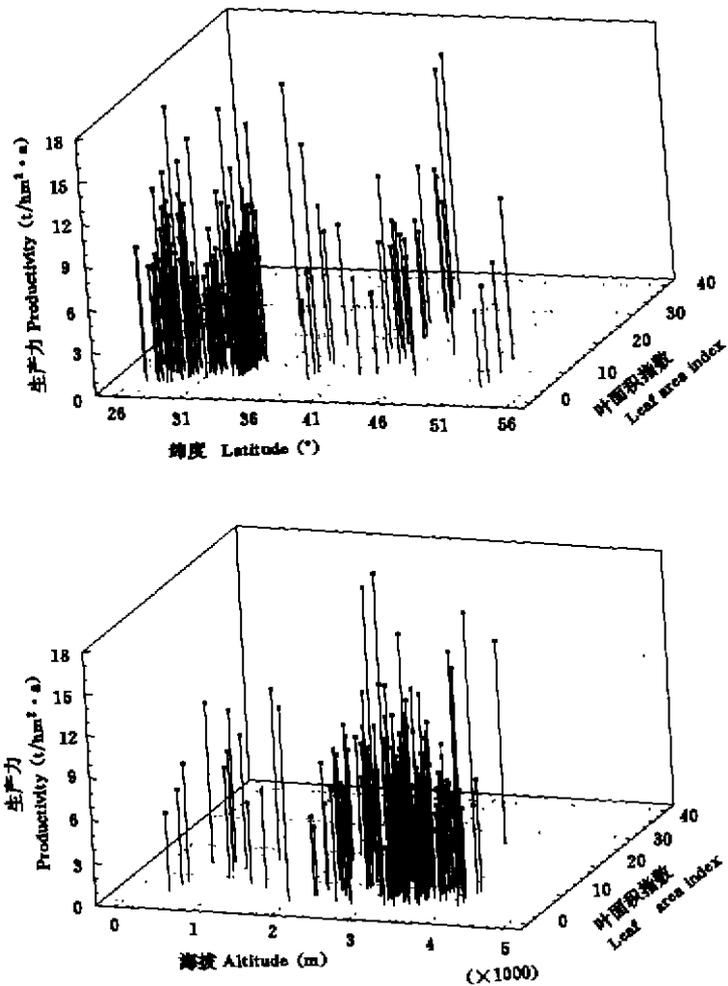


图2 云冷杉林生物生产力随纬度、海拔和叶面积指数变化的散点图

Fig. 2 Scatter plot of *Picea-abies* productivity vs latitude, altitude & leaf area index

产生适应光的变异,即叶子的适光变态,形成在形态结构上有明显区别的阴生叶(叶面积较大)和阳生叶(叶面积较小)。叶子在强光下趋向阳光结构,在弱光下趋向阴生结构。另外,云冷杉抗寒能力强,但对湿度的要求较敏感。李文华^[1]在西藏森林研究中指出,湿度条件对暗针叶林的分布起着重要的作用,并往往成为限制暗针叶林分布的主要因素。通常,暗针叶林分布要求较多的降水量,特别是在夏季要求有充足的降水保证。在降水不足的地区,即使土壤中有足够的水分,也无法补偿这方面的生态效果。在西藏,暗针叶林的分布往往与年降水量600mm的等值线相吻合,低于此数值时,暗针叶林往往被耐旱性较强的松林、高山栎林或其它类型的植被所替代;当最热月平均气温低于10℃或高于15℃(19℃)时,都可能使暗针叶林的生长受到抑制。此外,需要空气相对湿度达60%以上以及较多的冬季降雨量。在云冷杉分布的山地高原区,年降水量一般在600~1000mm,温度的升高常常伴随着海拔高度下降以及降水量、雪被覆盖和空气相对湿度的减少,而减少叶量可降低植物的水分蒸腾耗水,在一定程度上弥补水分的不足。因此,叶面积指数与温度的这种相关规律也很可能是云冷杉林适应水分胁迫环境的一种机制。值得指出,本研究所搜集的高山树线样地材料太少,因此有关在海拔树线处的云冷杉林生物生产力研究有待于加强。

表3 长白山不同海拔地带云杉和冷杉针叶面积的比较

Table 3 Comparison of leaf area for the *Picea-abies* in the different altitude of Changbai Mountain

树种 Trees	海拔 Altitude (m)	叶龄 Age of leaf (a)	单叶重量 Weight of a leaf (mg)	单叶面积 Area of a leaf (mm ²)	比叶面积 Area of kilgrame (m ² /kg)
云杉	1800	多年	2.40	34.637	14.440
云杉	1450	多年	4.50	31.201	7.339
		1年	3.63	33.024	8.607
冷杉	1800	多年	3.10	27.90	9.00
		1年	2.62	27.52	10.58
冷杉	1450	多年	3.50	27.742	7.926
		1年	2.68	27.482	10.243

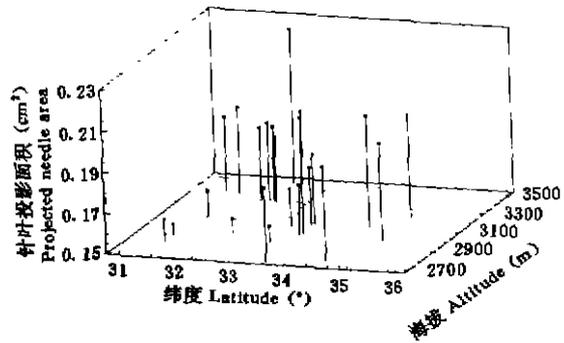


图3 云杉针叶投影面积随纬度和海拔变化的散点图
Fig. 3 Scatter plot of projected leaf area vs latitude & altitude for *Picea asperata*

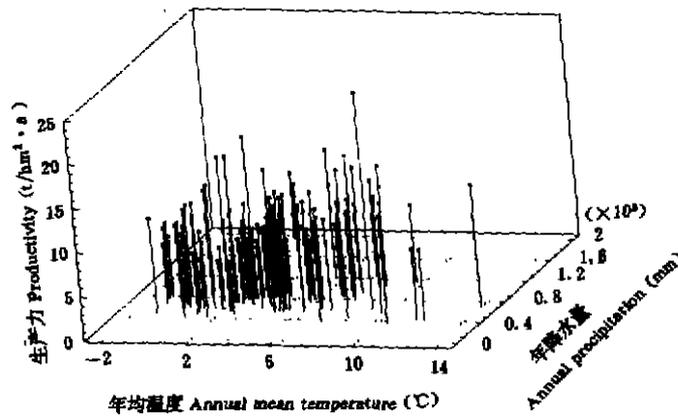


图4 云冷杉林生物生产力随温度和降水变化的散点图
Fig. 4 Scatter plot of *Picea-abies* productivity vs temperature & precipitation

由于年均气温与大地经纬和海拔具有紧密的线性相关,即:

$$T = 54.2348 - 0.7254LAT - 0.1336LON - 0.0043AIT \quad r = 0.9690, n = 957 \quad (4)$$

因此,(3)式可进一步写成: $LAI = e^{-3.3612 + 0.0651LAT + 0.01199LON + 0.0003859AIT}$ (5)

根据(1)、(2)和(5)式即可以某一地区的经度、纬度和海拔高度预测云冷杉林的气候生产力。

2.3 云冷杉林生物生产力水热相关模型

从图4可看出,云冷杉林生物生产力随着降水量(R,mm)的增加而递增,且当年均气温>2~3℃时,林分生物生产力随温度的增加呈明显地递增趋势。从图5中进一步看出,在同一叶面积指数范围内,林分生物生产力与年均气温和年降水量具有很好的线性正相关。

通过以上的散点图趋势分析,可建立云冷杉林生物生产力的水热相关模型为:

乔木层: $NPP = 3.2610 + 0.2751e^{2.5062 - 0.0897T} + 0.000332(T - 2.3)R$ (6)

$$r = 0.6252, F = 125.927, n = 154, s = 1.181, t_0 = 14.49, t_1 = 15.27, t_2 = 7.41$$

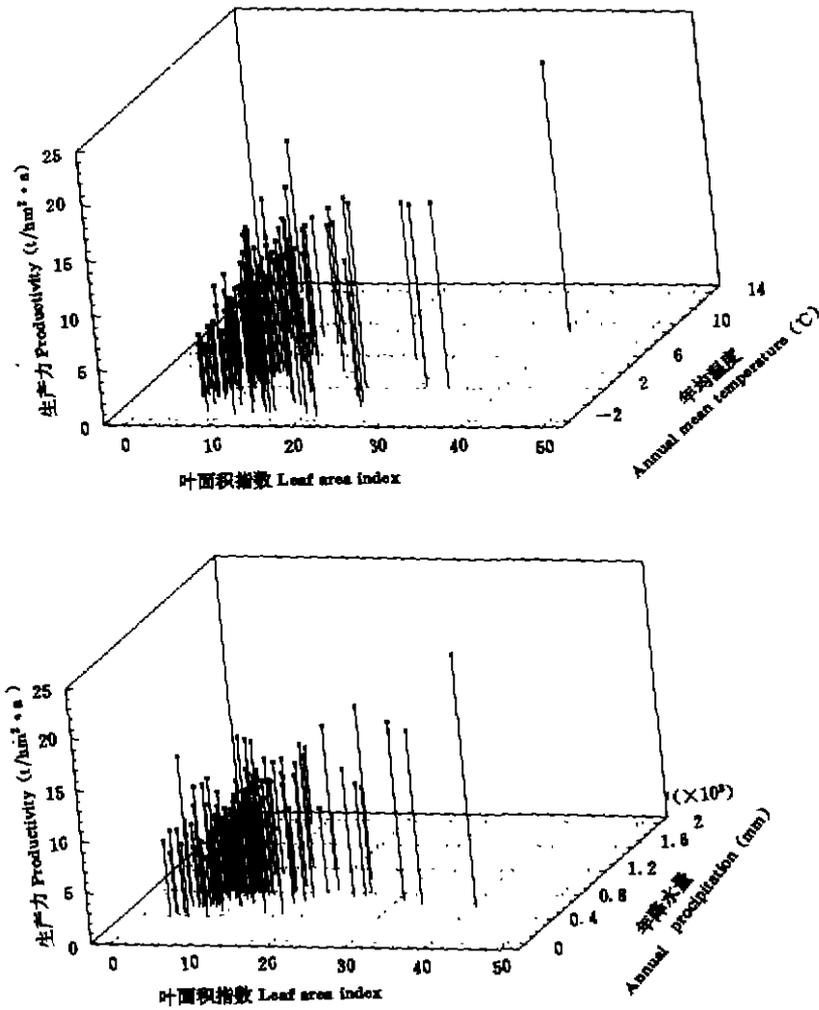


图5 云冷杉林生物生产力随温度、降水和叶面积指数变化的散点图

Fig. 5 Scatter plot of *Picea-abies* productivity vs temperature, precipitation & leaf area index

$$\text{全林: } NPP = 2.5851 + 0.4087e^{2.5062 - 0.0897T} + 0.3631T + 0.000346(T - 2.6)(R - 400) \quad (7)$$

$$r = 0.7068, F = 125.366, n = 160, s = 1.492, t_0 = 6.89, t_1 = 18.10, t_2 = 5.13, t_3 = 2.37$$

模式的复相关指数和 F 检验值均达到极显著水平, 并从其 t 检验值中看出, 叶面积指数和温度是影响云冷杉林生物生产力大小的主导因子, 将(3)式代入(6)、(7)式可得:

$$\text{乔木层: } NPP = 3.2610 + 0.2751e^{2.5062 - 0.0897T} + 0.000332(T - 2.3)R \quad (8)$$

$$\text{全林: } NPP = 2.5851 + 0.4087e^{2.502 - 0.0897T} + 0.3631T + 0.000346(T - 2.6)(R - 400) \quad (9)$$

(8)、(9)式即是以年均气温和年降水量预测的云冷杉林气候生产力模型, 其168个数据点的预测值与实测值线性回归的方差检验 F 值分别为14.4966和19.4462, 均达到极显著水平 ($P < 0.0001$)。从模型中可看出, 降水量的影响只有当 $> 400\text{mm}$ 且年均气温 $> 2.3 \sim 2.6^\circ\text{C}$ 时才会出现正效应, 这一结果与李文华^[1]提出的西藏暗针叶林分布与水热因子相关模型图的下限水热指标一致。提出的亚高山暗针叶林分布的水热

条件范围为:年均气温 $2\sim 7\text{C}$,年降水量 $500\sim 600\text{mm}$ 以上,温暖指数 $12\sim 48\text{C月}$,空气相对湿度 $60\%\sim 70\%$ 以上。由此可见,所建立的云冷杉林生物生产力水热相关模型综合了云冷杉林叶面积指数的分布规律和暗针叶林分布的地植物学知识,具有明显的生态学解释意义。图6是根据(8)、(9)模式绘制的光滑曲面图。从图6看出,云冷杉林随温度和降水的变化是一种复合曲面关系。当年均温度 $>3\text{C}$ 时,随着温度升高,林分生产力呈指数递增,其递增速率随降水量的增加而线性增大;而在同一温度下,林分生产力随降水量的增加而线性递增,其递增速率随温度的降低而指数递减。

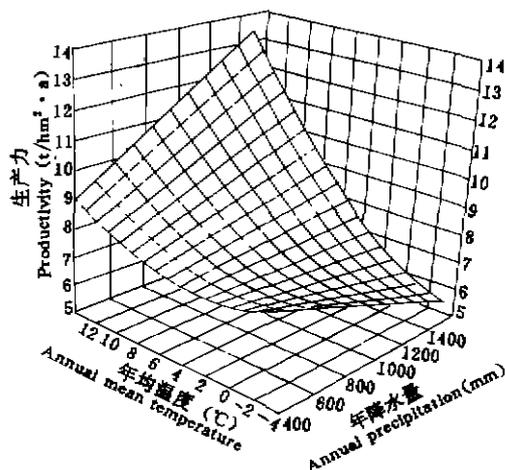


图6 云冷杉林生物生产力随温度和降水变化的模型图
Fig. 6 Curved surface of *Picea-abies* productivity vs temperature & precipitation

3 结论

3.1 从宏观上阐明了我国寒温性云冷杉林生物生产力的格局规律,建立了联系叶面积指数分布规律和地植物学知识的生物生产力水热相关模型与地理分布模型。在温度和降水分布空间上,云冷杉林净第一性生产力的格局呈现一种复合曲面的函数关系,即随着温度升高,林分生产力呈指数递增,其递增速率随降水量的增加而线性增大;而在同一温度下,林分生产力随降水量的增加而线性递增,其递增速率随温度的降低而指数递减。

3.2 探讨了云冷杉林叶面积指数在水热分布空间上的关系模式。在云冷杉林的正常分布范围内(不包括极端环境),其叶面积指数随年均温度的变化呈递减的指数函数关系,这一关系规律可能是针叶的适光变态以及云冷杉林适应水分胁迫环境的一种机制。这一现象有待于进一步的生理生态学研究证实。

参 考 文 献

- 李文华主编,西藏森林.北京:科学出版社,1985
- 李文华,周沛村.暗针叶林在欧亚大陆分布的基本规律及其数学模型的研究.自然环境,1979,(1):21~34
- 李文华.森林生物生产量的概念及其研究的基本途径.自然资源,1978,(1):71~92
- 李文华等.长白山主要生态系统生物产量的研究.见:中国科学院长白山森林生态系统定位站主编.森林生态系统研究第二卷,1981.34~50
- 陈炳浩等.沙地红皮云杉森林群落生物量和生产力的初步研究.林业科学,1980,(4):269~277
- 张瑛山等.雪岭云杉生物量测定的初步研究.新疆八一农学院学报,1980,(3):19~25
- 穆天民.贺兰山区青海云杉森林群落生物量的初步研究.内蒙古林学院学报,1981,(3):18~31
- 江 洪.紫果云杉天然中龄林分生物量和生产力的研究.植物生态学与地植物学学报,1986,10(2):146~152
- 江 洪著.云杉种群生态学.北京:中国林业出版社,1992.120~142
- 房昌琳等.青海云杉天然次生林生物量和生产力的初步研究.青海大学学报,1991,9(1):71~78
- 鄢武先等.云杉人工林生物量和生产力的研究.四川林业科技,1991,12(4):17~22
- 周世强等.四川红杉人工林分生物量和生产力的研究.植物生态学与地植物学学报,1991,15(1):9~16
- 刘兴聪.祁连山哈溪林场青海云杉林生物量的测定.甘肃林业科技,1992,(1):7~10
- 中国植被编辑委员会编著.中国植被.北京:科学出版社,1980
- 张家城,林之光著.中国气候.上海:上海科学技术出版社,1985
- Liet, Helmut and Whittaker, Robert H. *Primary Productivity of the Biosphere*. Springer-Verlag, New York Inc., 1975