

DOI: 10.5846/stxb201405211043

刘志理, 金光泽. 利用凋落物法和林木因子模拟小兴安岭阔叶红松林叶面积指数. 生态学报, 2015, 35(10): 3190-3198.

Liu Z L, Jin G Z. Using litter collection and tree data to model leaf area index in the mixed broadleaved-Korean pine forest in the Xiaoxing'an Mountains, China. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(10): 3190-3198.

# 利用凋落物法和林木因子模拟小兴安岭阔叶红松林叶面积指数

刘志理, 金光泽\*

东北林业大学生态研究中心, 哈尔滨 150040

**摘要:** 叶面积指数(LAI)是研究森林生态系统生理生态进程中关键的结构参数之一。目前, 凋落物法是在非破坏性条件下能直接测定森林生态系统 LAI 的最有效的方法, 然而将凋落叶按树种分类增加了该方法的实施难度。平均优势度模型、林分优势度模型和局域优势度模型基于凋落物法和林木因子(如胸高断面面积 basal area, BA; 坐标)能精确地预测落叶阔叶林的 LAI, 而这些模型是否适用于针阔混交林仍未进行验证。以小兴安岭阔叶红松林(*Pinus koraiensis*)为研究对象, 先利用凋落物法测定其 LAI, 依此为参考对 3 种模型预测 LAI 的有效性进行验证, 并以红松、冷杉(*Abies nephrolepis*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、五角槭(*Acer mono*)、枫桦(*Betula costata*)和裂叶榆(*Ulmus laciniata*)为例, 探讨了基于凋落物法测定的 LAI 与 BA 的相关关系。结果表明: 平均优势度模型不适用于预测针阔混交林的 LAI; 林分优势度模型预测效果较好, 精度达 86%; 局域优势度模型预测效果最优, 精度高于 90%。然而, 为准确测定阔叶红松林的 LAI, 应最少选择测定 8 个主要树种的比叶面积。基于凋落物法测定的 6 个树种的 LAI 与其 BA 均显著相关( $P < 0.01$ ), 最小  $R^2$  为 0.67。研究结果可为快速、准确地测定针阔混交林的 LAI 提供依据, 为非破坏性条件下建立树种的 LAI 与其 BA 的相关关系提供参考。

**关键词:** 小兴安岭; 针阔混交林; 叶面积指数; 凋落物法; 比叶面积

## Using litter collection and tree data to model leaf area index in the mixed broadleaved-Korean pine forest in the Xiaoxing'an Mountains, China

LIU Zhili, JIN Guangze\*

Center for Ecological Research, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

**Abstract:** Leaf area index (LAI), defined as half the total leaf area per unit ground surface area, and it is one of the most important parameters for modeling many forest ecosystem processes, e. g., canopy photosynthesis, evapotranspiration, respiration, and microclimates. Methods for directly measuring LAI mainly include destructive sampling, allometry, and litter collection. The LAI derived from these direct methods is close to the true LAI, which are often used to calibrate that LAI derived from optical methods. However, the former two methods are destructive, thus the litter collection method is the most useful direct method for estimating LAI in a forest stand. However, sorting leaf litter is time consuming because of substantial skill in identification, especially in a natural forest with high species diversity. Thus, the method for improving the efficiency of the litter collection method is needed urgently. The equal dominance model, stand dominance model and local dominance model could be used to accurately estimate the LAI based on the litter collection method and tree data (e. g., basal area BA; coordinate) have been verified by many previous studies in deciduous broadleaf forests. The equal dominance model assumes that leaf litter biomass of a litter trap can be partitioned equally to each species; The stand

**基金项目:** 国家自然科学基金(31270473); 中央高校基本科研业务费专项资金资助(2572014AA01)

**收稿日期:** 2014-05-21; **网络出版日期:** 2014-08-27

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: taxus@126.com

dominance model partitions leaf litter biomass to each species proportionally based on its relative dominance within a whole stand; The local dominance model partitions leaf litter biomass to species in proportion with their local relative dominance around each litter trap. However, few studies are reported to check whether these models are useful for estimating the LAI in a mixed needleleaf-broadleaf forest stand. In the present study, we estimated the LAI using the litter collection method in the mixed broadleaved-Korean pine forest, and these results as a reference are used to verify the effectiveness of these three models in predicting the LAI in the mixed needleleaf-broadleaf forest stand. In addition to, rely on *Pinus koraiensis*, *Abies nephrolepis*, *Tilia amurensis*, *Acer mono*, *Betula costata* and *Ulmus laciniata*, we explored the regression analysis between the LAI obtained by the litter collection method and basal area for each species. The results showed that the equal dominance model is not useful for predicting the LAI in a mixed needleleaf-broadleaf forest stand. The stand dominance model and local dominance model are useful for predicting the LAI, and the accuracies are over 86% and 90%, respectively. Furthermore, we found that at least 8 specific leaf areas (SLAs) of dominant species are to be obtained for accurate estimation of LAI in a mixed needleleaf-broadleaf forest stand. LAI correlated with BA significantly ( $P < 0.01$ ) for the six species, with the smallest  $R^2$  value of 0.67. These results lay a foundation for rapidly and accurately estimating the LAI in a mixed needleleaf-broadleaf forest stand in subsequent studies, and provide references for developing the regression analysis between the LAI and BA within non-destructive.

**Key Words:** Xiaoxing'an Mountains; mixed needleleaf-broadleaf forest; leaf area index (LAI); litter collection method; specific leaf area (SLA)

叶面积指数(LAI)指地表单位面积上总叶片表面积的一半<sup>[1]</sup>。叶片面积影响着植物的光合作用和蒸腾作用,因此,LAI是模拟植物冠层光合作用、蒸发散以及微气象最常用的因子之一<sup>[2-3]</sup>。直接法测定的LAI能够代表真实LAI,经常被用于校准光学仪器法间接测定值<sup>[4-6]</sup>。在直接法中,通过收集凋落物的方法来测定森林生态系统的LAI比破坏性取样法和异速生长方程法更易实施,且不具有破坏性<sup>[7-9]</sup>。然而,相对于光学仪器法,凋落物法仍费时费力<sup>[10]</sup>,因此,如何改进凋落物法使之更快捷、有效地测定森林生态系统的LAI具有重要意义。

凋落物法是指通过测定凋落物收集器中凋落物的干重,然后结合比叶面积(SLA)来测定LAI。目前,凋落物法不仅常用于测定落叶阔叶林的LAI<sup>[5,11-13]</sup>,在常绿针叶林中 also 得到广泛应用<sup>[14-17]</sup>。SLA是影响凋落物法测定LAI精度的决定因子<sup>[7,18-19]</sup>。不同的树种之间,尤其是针叶树种与阔叶树种之间的SLA存在较大差异<sup>[20]</sup>,因此,为准确测定整个林分的LAI,主要树种的SLA均需要测定,而不能用不同树种的平均SLA代替<sup>[21]</sup>。这就需把收集的凋落叶按树种分类,然而不同树种凋落叶的鉴别分类需要一定的专业技能,且耗费时间,尤其是物种丰富的原始林<sup>[7]</sup>。Nasahara等<sup>[10]</sup>建议利用各树种的胸高断面积(BA)占有所有树种总BA的比例代替凋落物收集器中各树种的叶凋落量占总叶量的比例来分配凋落叶。这种利用林木因子等信息来预测各树种的凋落叶的方法,极大地提高了凋落物法的有效性。林木的每木检尺主要指测定林分内树木的树种、胸径、树高、坐标等林木因子,这些因子不仅能提供树种组成、树种优势度,还能提供每棵树在林分内的空间信息。

Ishihara和Hiura<sup>[7]</sup>提出3种基于凋落物法和林分每木检尺数据的模型能够准确预测落叶阔叶林的LAI,为提高凋落物法测定落叶阔叶林LAI的效率奠定了基础。3种模型包括:1)平均优势度模型,即假设一个凋落物收集器内的总凋落物干重能平均分配给各树种;2)林分优势度模型,将凋落物按照各树种在整个样地内的相对优势度分配;3)局域优势度模型,将凋落物按照各树种在凋落物收集器一定距离范围内的相对优势度分配。研究结果表明3种模型预测的LAI均与实测LAI显著相关( $P < 0.001$ ),最小相关系数为0.988;局域优势模型预测的LAI与实测LAI具有最高的 $R^2$ 值(0.997),且比其他两个模型能更准确地预测LAI的空间变异。然而,这3种模型是否适用于常绿针叶和落叶阔叶混交的针阔混交林LAI的测定尚未得到

验证。尽管此 3 种模型不适用于未设置凋落物收集器的林分 LAI 测定,但相对于其他直接法仍具有明显的优势。

利用直接法测定森林生态系统的 LAI 通常先测定林分内各树种的 LAI,然后综合得到整个林分的 LAI。各树种的 LAI 与胸径,BA 或边材面积关系密切,破坏性取样法和异速生长方程法多是基于以上因子来预测 LAI。如:李轩然等<sup>[22]</sup>建立了胸径和叶子生物量的方程,再结合 SLA 测定了湿地松(*Pinus elliotii*)、马尾松(*Pinus massoniana*)和杉木(*Cunninghamia lanceolata*)的 LAI;Guiterman 等<sup>[17]</sup>通过叶面积与边材面积的异速生长方程测定美国白松(*Pinus strobus*)人工林的 LAI,并发现凋落物法测定的 LAI 与各树种的 BA 呈线性关系。Jonckheere 等<sup>[23]</sup>通过建立叶面积与胸径或 BA 的相关关系测定了欧洲赤松林(*Pinus sylvestris*)的 LAI。然而,在非破坏性条件下,国内对于如何建立 LAI 与 BA 相关关系的研究尚少。

本研究以东北东部山区的顶极植被-阔叶红松林(*Pinus koraiensis*)为研究对象。利用凋落物法测定该林型最大 LAI 时期的 LAI,以此为参考值验证平均优势度模型、林分优势度模型和局域优势度模型预测针阔混交林 LAI 的有效性;并以该区域的主要树种为研究对象,探讨凋落物法测定的 LAI 与其 BA 的相关关系。研究结果可为快捷、有效地测定针阔混交林的 LAI 提供参考,进一步为模拟该区域的生理生态过程提供科学依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区域概况

野外调查在黑龙江省凉水国家级自然保护区(47° 10' 50" N, 128° 53' 20" E)进行。保护区位于黑龙江省伊春市带岭区,地处小兴安岭南端达里带岭支脉的东坡,地形比较复杂,最高山脉海拔 707.3 m。该区属温带大陆性季风气候,年均气温 -0.3℃,年均最高气温 7.5℃,年均最低气温 -6.6℃;年均降水量 676 mm,降水集中在 7 月;年积雪期 130—150 d,年无霜期 100—120 d。该区域的顶极植被群落是以红松为建群种的阔叶红松林,常绿针叶树种包括红松、冷杉(*Abies nephrolepis*)和云杉(*Picea* spp.);落叶阔叶树种主要包括紫椴(*Tilia amurensis*)、五角槭(*Acer mono*)、枫桦(*Betula costata*)和裂叶榆(*Ulmus laciniata*)等(表 1)。

表 1 小兴安岭阔叶红松林物种组成及主要树种的比叶面积

Table 1 Species composition and specific leaf area (SLA) of the mixed broadleaved-Korean pine forest in the Xiaoxing'an Mountains, China

| 树种<br>Species                   | 密度 Density                            |                            |              | 胸高断面面积 Basal area                                 |                            |              | 比叶面积 SLA<br>Specific leaf area      |              |
|---------------------------------|---------------------------------------|----------------------------|--------------|---------------------------------------------------|----------------------------|--------------|-------------------------------------|--------------|
|                                 | 样地<br>Plot/<br>(No./hm <sup>2</sup> ) | 小样方<br>Subplot             |              | 样地<br>Plot/<br>(m <sup>2</sup> /hm <sup>2</sup> ) | 小样方<br>Subplot             |              | 均值<br>Mean/<br>(cm <sup>2</sup> /g) | 标准偏差<br>S.D. |
|                                 |                                       | 范围<br>Range<br>(20 m×20 m) | 标准偏差<br>S.D. |                                                   | 范围<br>Range<br>(20 m×20 m) | 标准偏差<br>S.D. |                                     |              |
| 红松 <i>Pinus koraiensis</i>      | 122 (4.0)                             | 0—14                       | 2.7          | 24.45 (56.8)                                      | 0—2.66                     | 0.57         | 83.79                               | 3.74         |
| 紫椴 <i>Tilia amurensis</i>       | 82 (2.7)                              | 0—21                       | 3.8          | 3.46 (8.1)                                        | 0—0.87                     | 0.17         | 243.59                              | 14.26        |
| 冷杉 <i>Abies nephrolepis</i>     | 111 (3.6)                             | 0—15                       | 3.1          | 3.42 (8.0)                                        | 0—0.50                     | 0.11         | 80.80                               | 5.43         |
| 五角槭 <i>Acer mono</i>            | 163 (5.3)                             | 0—15                       | 3.1          | 2.49 (5.8)                                        | 0—0.39                     | 0.08         | 305.04                              | 50.08        |
| 枫桦 <i>Betula costata</i>        | 49 (1.6)                              | 0—16                       | 3.1          | 2.02 (4.7)                                        | 0—0.98                     | 0.16         | 199.79                              | 11.55        |
| 裂叶榆 <i>Ulmus laciniata</i>      | 104 (3.4)                             | 0—25                       | 4.4          | 1.43 (3.3)                                        | 0—0.28                     | 0.08         | 261.40                              | 5.65         |
| 水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i> | 29 (0.9)                              | 0—7                        | 1.5          | 1.21 (2.8)                                        | 0—0.59                     | 0.11         | 338.36                              | 13.63        |
| 云杉 <i>Picea</i> spp.            | 20 (0.6)                              | 0—3                        | 0.9          | 1.18 (2.7)                                        | 0—0.28                     | 0.08         | 59.41                               | 9.70         |
| 大青杨 <i>Populus ussuriensis</i>  | 9 (0.3)                               | 0—4                        | 0.9          | 0.45 (1.0)                                        | 0—0.90                     | 0.11         | 198.73                              | 24.72        |
| 花楷槭 <i>Acer ukurunduense</i>    | 226 (7.3)                             | 0—41                       | 7.4          | 0.43 (1.0)                                        | 0—0.11                     | 0.02         | 350.67                              | 8.56         |
| 青楷槭 <i>Acer tegmentosum</i>     | 111 (3.6)                             | 0—27                       | 5.6          | 0.40 (0.9)                                        | 0—0.07                     | 0.02         | 263.26                              | 32.66        |
| 春榆 <i>Ulmus japonica</i>        | 33 (1.1)                              | 0—21                       | 3.7          | 0.36 (0.8)                                        | 0—0.53                     | 0.07         | 179.35                              | 18.05        |
| 毛榛子 <i>Corylus mandshurica</i>  | 1150 (37.3)                           | 1—178                      | 38.6         | 0.34 (0.8)                                        | 0—0.06                     | 0.01         | 374.89                              | 66.93        |
| 其他 Others                       | 873 (28.3)                            | 14—242                     | 41           | 1.36 (3.2)                                        | 0.01—0.16                  | 0.11         | —                                   | —            |
| 总计 Total                        | 3083                                  | 60—267                     | 42.6         | 43.02                                             | 0.56—3.38                  | 0.54         | —                                   | —            |

S.D.为标准偏差

研究样地位于凉水典型阔叶红松林 9 hm<sup>2</sup> 监测样地的中心区, 面积为 160 m × 160 m, 分为 64 个 20 m × 20 m 的小样方。2010 年 8 月份, 对于样地内胸径 ≥ 1 cm 的物种进行每木检尺, 主要测定胸径、树高、坐标等。在每个小样方的中心处, 设置一个凋落物收集器, 共计 64 个。凋落物收集器用直径为 8 mm 的铁丝和尼龙网围成(孔径 1 mm, 深 0.5—0.6 m), 网口为正方形, 面积为 0.5 m<sup>2</sup>, 凋落网底离地面 0.5 m 左右。

## 1.2 凋落物法测定叶面积指数

### 1.2.1 凋落物的收集

凋落物收集主要在 2010 年 9 月初至 2011 年 8 月初进行。其中, 2010 年 9 月至 12 月和 2011 年 5 月至 8 月初, 每月初收集 1 次; 而 2011 年 1 月至 4 月, 因样地内积雪过多, 收集难度大, 该段时间内不进行凋落物的收集, 即 2011 年 5 月初收集的凋落物是 2010 年 12 月至 2011 年 4 月期间内凋落的。收集的凋落物及时带回实验室, 将凋落叶按树种进行分类并测其湿重。随机选取一定数量的样品, 烘干至恒重后测其干重。再结合各树种的 SLA 得到各样点各树种各时期凋落叶产生的 LAI。

### 1.2.2 比叶面积的测定

SLA 指单位干重的叶面积<sup>[24]</sup>。研究表明同一树种的 SLA 存在季节性差异<sup>[18,25]</sup>。因此, 为减小 SLA 季节性差异对估测 LAI 产生的影响, 本研究分别在 8 月、9 月、10 月测定样地内主要树种的 SLA。本研究测定了红松、冷杉、云杉、紫椴、五角槭、枫桦、裂叶榆、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、大青杨(*Populus ussuriensis*)、花楷槭(*Acer ukurunduense*)、青楷槭(*Acer tegmentosum*)、春榆(*Ulmus japonica*)及毛榛子(*Corylus mandshurica*)共 3 种针叶树种和 10 种阔叶树种的 SLA。阔叶和针叶树种采用不同方法测定其 SLA。阔叶树种, 各树种从凋落物收集器内随机选取 50 个健康平整的样叶, 利用扫描仪测定样叶的叶面积, 不平整的样叶需浸在水中直至平整; 针叶树种, 各树种在凋落收集器内随机选取 400 个样针, 利用排水法测定其半表面积<sup>[26]</sup>, 操作细节参照了 Liu 等<sup>[27]</sup>的文献。将样叶烘干至恒重后, 分别称重(精确到 0.001 g)。根据 SLA 定义即可得到各树种 3 个时期的 SLA。对于未测定 SLA 的时期, 采用 3 次的均值。对于未测定 SLA 的阔叶树种, 其 SLA 采用 10 种阔叶树种的均值。

### 1.2.3 叶面积指数的测定

本研究关注 2010 年阔叶红松林最大 LAI 时期即 8 月初的 LAI。阔叶红松林内阔叶和针叶树种 8 月初的 LAI 根据不同时期的凋落物数据结合 SLA 计算。各阔叶树种 8 月初的 LAI 通过累加落叶季节(2010 年 9 月至 11 月)凋落叶产生的 LAI 得到。对于针叶树种, 利用以下公式可得到林冠内的总 LAI<sup>[28]</sup>:

$$\text{LAI}_{i\text{-total}} = \sum_{i=1}^n \text{LAI}_i \quad (1)$$

式中,  $\text{LAI}_{i\text{-total}}$  为针叶展出  $i$  年后林冠内存留针叶的总 LAI,  $\text{LAI}_i$  为林冠内针叶展出  $i$  年后存留的 LAI,  $i$  为针叶展出后存活的年数。研究区域的阔叶红松林为成熟林, 可假设每年新生针叶的总数量保持不变, 任何一年内观测的  $\text{LAI}_i$  都可代表该林分的平均状态。因此, 本研究以 1a 为周期(2010 年 9 月至 2011 年 8 月初), 先测定 1 年内凋落针叶产生的 LAI, 然后乘以针叶的平均叶寿命得到 2010 年 8 月初各针叶树种的 LAI。本研究通过实地采集样枝的方法获得红松、冷杉和云杉针叶的平均叶寿命分别为  $(3.08 \pm 0.25)$  (平均值 ± 标准偏差)a、 $(3.68 \pm 0.52)$  a、 $(3.91 \pm 0.27)$  a, 具体测定方法参照刘志理等<sup>[28]</sup>的文献。综合阔叶和针叶树种的 LAI 即可得到整个林分 8 月初的 LAI, 该方法得到的 LAI 为实测 LAI, 用于检验模型预测 LAI 的有效性。

## 1.3 模型预测叶面积指数

参照 Ishihara 和 Hiura<sup>[7]</sup> 和 Nasahara 等<sup>[10]</sup> 的研究结果, 本研究利用各树种的 BA 来评定各树种的优势度。

### 1.3.1 平均优势度模型

该模型假设凋落物收集器  $i$  内的总凋落叶干重 ( $\text{LF}_i$ , g/m<sup>2</sup>) 能够平均分配给 13 个树种, 即利用以下公式可得到凋落物收集器  $i$  内所有树种的总 LAI( $\text{LAI}_i$ )<sup>[7]</sup>:

$$\text{LAI}_i = \sum_{j=1}^{13} \left( \frac{\text{LF}_i}{13} \times \text{SLA}_j \right) = \text{LF}_i \times \left( \frac{\sum_{j=1}^{13} \text{SLA}_j}{13} \right) \quad (2)$$

式中,  $SLA_j$  为树种  $j$  的比叶面积。  $LF_i$  为凋落物收集器  $i$  内的总凋落叶干重(即各时期凋落叶总和), 其中阔叶树种为 2010 年 9 月至 2010 年 11 月内所有凋落叶, 而针叶树种一直存在凋落现象, 因此收集器  $i$  内针叶树种的总凋落叶是根据 2010 年 9 月至 2011 年 8 月内的总凋落针叶乘以其针叶平均叶寿命计算得到。

### 1.3.2 林分优势度模型

该模型根据各树种在整个样地内的相对优势度来预测凋落物收集器  $i$  对应的总 LAI ( $LAI_i$ )<sup>[7]</sup>:

$$LAI_i = \sum_{j=1}^{13} (LF_i \times D_j \times SLA_j) = LF_i \times \sum_{j=1}^{13} (D_j \times SLA_j) \quad (3)$$

式中,  $D_j$  为树种  $j$  在整个样地内的相对优势度, 即树种  $j$  的胸高断面积 ( $BA_j$ ,  $m^2$ ) 占整个样地内 13 个树种总 BA 的比例, 根据下式得到:

$$D_j = \frac{BA_j}{\sum_{j=1}^{13} BA_j} \quad (4)$$

### 1.3.3 局域优势度模型

该模型是根据各树种在距离凋落物收集器一定范围内的相对优势度来预测凋落物收集器  $i$  对应的总 LAI ( $LAI_i$ )<sup>[7]</sup>:

$$LAI_i = \sum_{j=1}^{13} (LF_i \times D_{ij} \times SLA_j) \quad (5)$$

式中,  $D_{ij}$  为树种  $j$  在距离凋落物收集器  $i$  10m 距离内的相对优势度, 根据下式计算得到:

$$D_{ij} = \frac{BA_{ij}}{\sum_{j=1}^{13} BA_{ij}} \quad (6)$$

Staelens 等<sup>[29]</sup>的研究结果表明凋落物收集器内的凋落叶总量与以收集器为中心一定半径范围内树木的总 BA 显著相关, 且半径在 1 m 到 10 m 内其相关性随半径增加而增加, 而半径继续增加其相关性无明显变化。Ishihara 和 Hiura<sup>[7]</sup>的研究进一步表明 10 m 为最佳距离。因此,  $\sum_{j=1}^{13} BA_{ij}$  为以凋落物收集器  $i$  为中心, 半径为 10 m 范围内 13 个树种的总 BA。

### 1.4 比叶面积有效性的验证

SLA 的测定是凋落物法测定 LAI 中的关键步骤, 同时加大了凋落物法的实施难度, 尤其是测定物种丰富的森林生态系统中各树种的 SLA 费时费力。因此, 本研究基于 12 个树种的 SLA, 检验测定 SLA 的树种数量对于 LAI 测量精度的影响, 根据下式计算凋落物收集器  $i$  的总 LAI ( $LAI_i$ )<sup>[7]</sup>:

$$LAI_i = \sum_{j=1}^n (LF_{ij} \times SLA_j) + \sum_{j=n+1}^{12} LF_{ij} \times \left( \frac{\sum_{j=1}^n SLA_j}{n} \right) \quad (7)$$

右式中第一部分为凋落物收集器  $i$  内  $n$  个树种 ( $j = 1, 2, 3, \dots, n$ ,  $n$  最大为 11) 的总 LAI, 第二部分为估计的剩余凋落叶产生的 LAI, 由剩余凋落叶干重除以  $n$  个已知树种的平均 SLA 得到。当  $n = 12$  时, 第二部分为 0, 公式(7)计算得到实测 LAI。根据树种的 BA 占样地内总 BA 的比例(即相对优势度)由高到低依次选择树种, 即  $j = 1$  时, 所选树种为相对优势度最高的红松, 依次类推(表 1)。本研究中大青杨未用于 SLA 有效性的测定, 因为其总 BA 主要是一棵大树的贡献(BA 占总 BA 的 79%), 这使之凋落叶的分布过于集中, 缺乏代表性。

为检验公式(7)估测 LAI 的准确性, 将之与实测 LAI 进行回归分析, 为方便比较, 截距设置为 0。检验参数为斜率和调整后的决定系数( $R^2$ )。

### 1.5 叶面积指数与胸高断面积的回归分析

以 64 个 20 m × 20 m 的小样方为单位, 以红松、冷杉、紫椴、五角槭、枫桦和裂叶榆为对象, 根据每木检尺数据计算小样方内各树种的 BA, 然后与凋落物收集器内对应凋落叶得到的 LAI 进行回归分析。

2 结果与分析

2.1 模型比较

3 种模型预测的 LAI 与实测 LAI 均显著相关( $P < 0.01$ ) (图 1)。局域优势度模型预测的 LAI 与实测 LAI 具有最大的  $R^2$  及最小的 RMSE, 分别为 0.97 和 0.42, 表明该模型比平均优势度模型和林分优势度模型能更准确地预测 LAI 及其空间变异。平均优势度模型和林分优势度模型预测的 LAI 与实测 LAI 具有相同的  $R^2$  值 (0.76), 但前者与实测 LAI 的 RMSE 略大于后者, 值分别为 1.10 和 1.09。实测 LAI, 平均优势度模型, 林分优势度模型及局域优势度模型预测的 LAI 分别为 6.88 (S.D. = 2.27)、12.44 (4.23)、7.86 (2.62) 及 7.41 (2.32) (表 2), 表明 3 种模型预测的 LAI 均高于实测 LAI。平均优势度模型预测 LAI 的效果最差, 预测值比实测值高估 81%; 林分优势度模型预测效果稍好, 比实测值高估 14%; 局域优势度模型预测效果最好, 与实测值的差异小于 10%, 表明在预测 LAI 时, 应考虑 LAI 的空间特性, 不同方法测定 LAI 均具有较大标准偏差 (表 2), 说明阔叶红松林的 LAI 存在明显的空间变异。

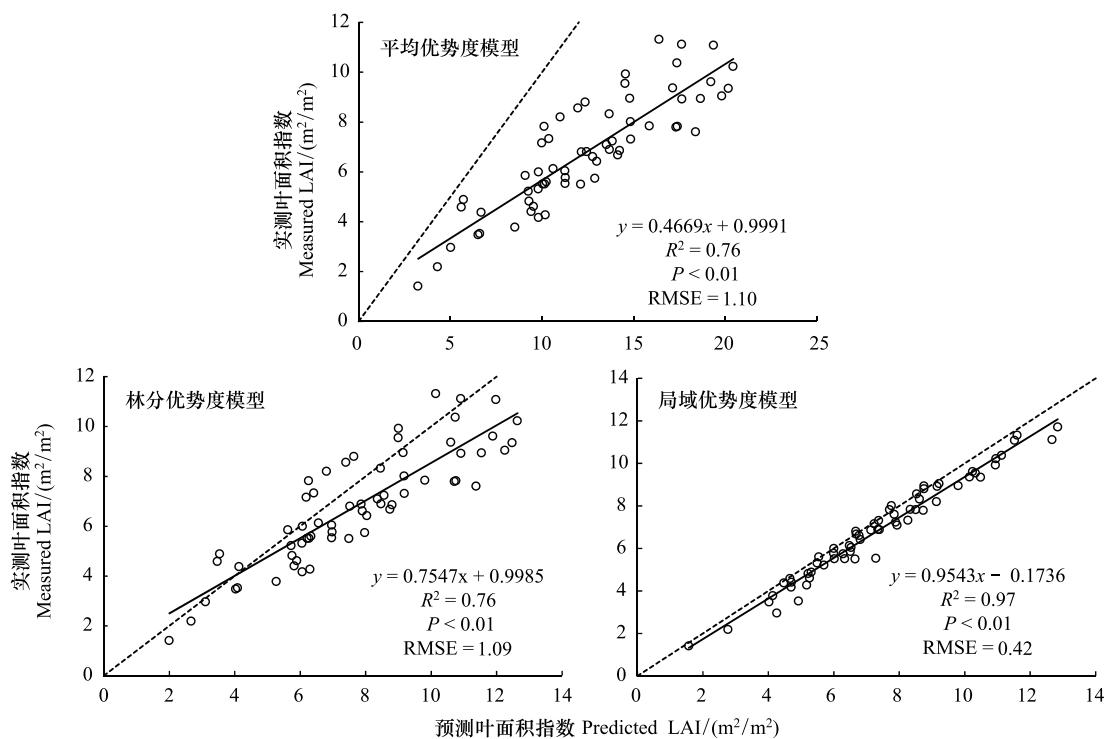


图 1 实测叶面积指数与 3 种模型预测的叶面积指数的回归分析 (虚线为 1:1 线)

Fig.1 Regression analysis between measured and predicted LAI (leaf area index) for three models ( $n = 64$ ). The dotted lines represent the 1:1 relationship

表 2 实测叶面积指数与模型预测叶面积指数的比较

| 数值<br>Values | 叶面积指数 LAI/(m <sup>2</sup> /m <sup>2</sup> ) |                                     |                                     |                                     | 差异 Difference/%                     |                                     |                                     |
|--------------|---------------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|
|              | 凋落物法<br>Litter collection<br>method         | 平均优势度模型<br>Equal dominance<br>model | 林分优势度模型<br>Stand dominance<br>model | 局域优势度模型<br>Local dominance<br>model | 平均优势度模型<br>Equal dominance<br>model | 林分优势度模型<br>Stand dominance<br>model | 局域优势度模型<br>Local dominance<br>model |
| 平均值 Mean     | 6.88                                        | 12.44                               | 7.86                                | 7.41                                | 81                                  | 14                                  | 9                                   |
| 标差 S.D.      | 2.27                                        | 4.23                                | 2.62                                | 2.32                                | 30                                  | 19                                  | 9                                   |

差异 (%) = (模型预测叶面积指数-实测叶面积指数)/实测叶面积指数×100%

2.2 比叶面积的有效性

总体来看, 随测定 SLA 树种数量的增加, 斜率、调整后的  $R^2$  与 1 的距离均越来越近 (2 个树种时除外)

(图2)。当选择1—7个树种的SLA计算LAI时,预测精度波动较大,而当选择 $\geq 8$ 个树种的SLA计算LAI时,斜率、调整后的 $R^2$ 分别大于0.970和0.986,其测量精度高于97%,表明最少选择8个树种的SLA才能准确地测定阔叶红松林的LAI。

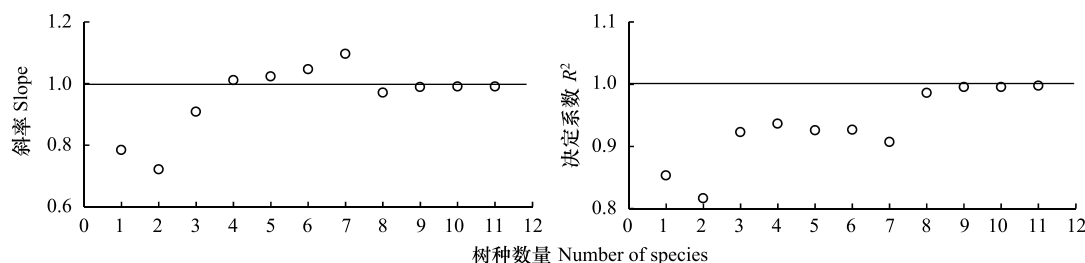


图2 实测叶面积指数与选择不同数量树种的比叶面积计算的叶面积指数间的斜率,调整后的决定系数( $R^2$ )

Fig.2 Slopes of the regression line between measured LAI and LAI calculated using SLA of  $n$  dominant species, adjusted coefficients of determination ( $R^2$ )

### 2.3 叶面积指数与胸高断面积的回归分析

图3表明利用凋落物法测定6个树种的LAI与其BA均显著相关( $P < 0.01$ )。在每个小样方内均有红松分布( $n = 64$ , 图3),主要源于红松是该区域的建群种(相对优势度为56.8%)。总体来看,LAI与BA的相关性在针叶树种和阔叶树种间存在明显差异,例如红松和冷杉,其LAI和BA回归方程的指数分别为0.7972和0.9539;相对而言,阔叶树种间LAI和BA回归方程的指数均小于针叶树种,如裂叶榆对应的指数最大为0.6814。裂叶榆的LAI与其BA具有最优相关性, $R^2 = 0.93$ ,而枫桦、紫椴、冷杉、红松和五角槭, $R^2$ 分别为0.89、0.81、0.81、0.78和0.67。

## 3 讨论

平均优势度模型、林分优势度模型及局域优势度模型预测落叶阔叶林LAI的准确性均大于91%<sup>[7]</sup>,高于预测针阔混交林(阔叶红松林)的LAI,主要源于针叶树种和阔叶树种间的SLA存在明显差异。本研究中不同树种SLA的变异系数大于Ishihara和Hiura<sup>[7]</sup>的研究结果,二者的值分别为46.4%和17.9%,此外,本研究中未考虑冠层中叶片的垂直结构对SLA产生的影响。平均优势度模型预测针阔混交林的LAI的效果最差,比实测值高估81%,表明平均优势度模型不适用于预测针阔混交林LAI。在具备主要树种的SLA及BA条件下,林分优势度模型能够用于针阔混交林LAI的预测,精度达86%。局域优势度模型预测针阔混交林LAI的效果最优,精度高于90%,表明该模型不仅适用于预测落叶阔叶林的LAI,在针阔混交林中也适用;然而该模型需要额外测定树木在林分中的空间信息(坐标)<sup>[7]</sup>。此外,为准确估测阔叶红松林LAI,应考虑测定树种的SLA,当测定树种数量过少时会出现低估或高估LAI的现象(图2),Ishihara和Hiura<sup>[7]</sup>也得到类似结论;但Kalácska等<sup>[21]</sup>发现基于一些树种的平均SLA预测LAI时总会出现高估现象,与树种数量无关,这些现象可能主要源于林分的物种组成及树种特性的差异。本研究表明,最少测定8个主要树种的SLA,其BA占12个物种总BA的95%,才能准确预测针阔混交林的LAI(精度高于97%)。林分优势度模型和局域优势度模型均不需要将凋落叶按树种进行分类,这大大提高了凋落物法的效率。

目前,异速生长方程法也是测定森林生态系统LAI常用的直接方法<sup>[30-31]</sup>,但相对于局域优势度模型法,需要耗费更多的人力财力,因为不仅同一地域不同树种间的异速生长方程存在差异,同一树种不同地域间的异速生长方程也可能存在差异<sup>[7,26,32]</sup>。然而局域优势度模型受凋落物收集器的限制,不适用于未设置收集器林分LAI的测定。相对而言,光学仪器法能方便、快捷地测定森林生态系统的LAI,但其存在明显低估现象,精度需要直接测定值进行校准已得到广泛报道<sup>[15,33-35]</sup>。因此,如何提高直接法的效率或如何提高模型预测的精度应给予更多关注。

本研究基于凋落物法,建立了小兴安岭6个主要树种的LAI与其BA的回归关系,该方法避免了破坏性

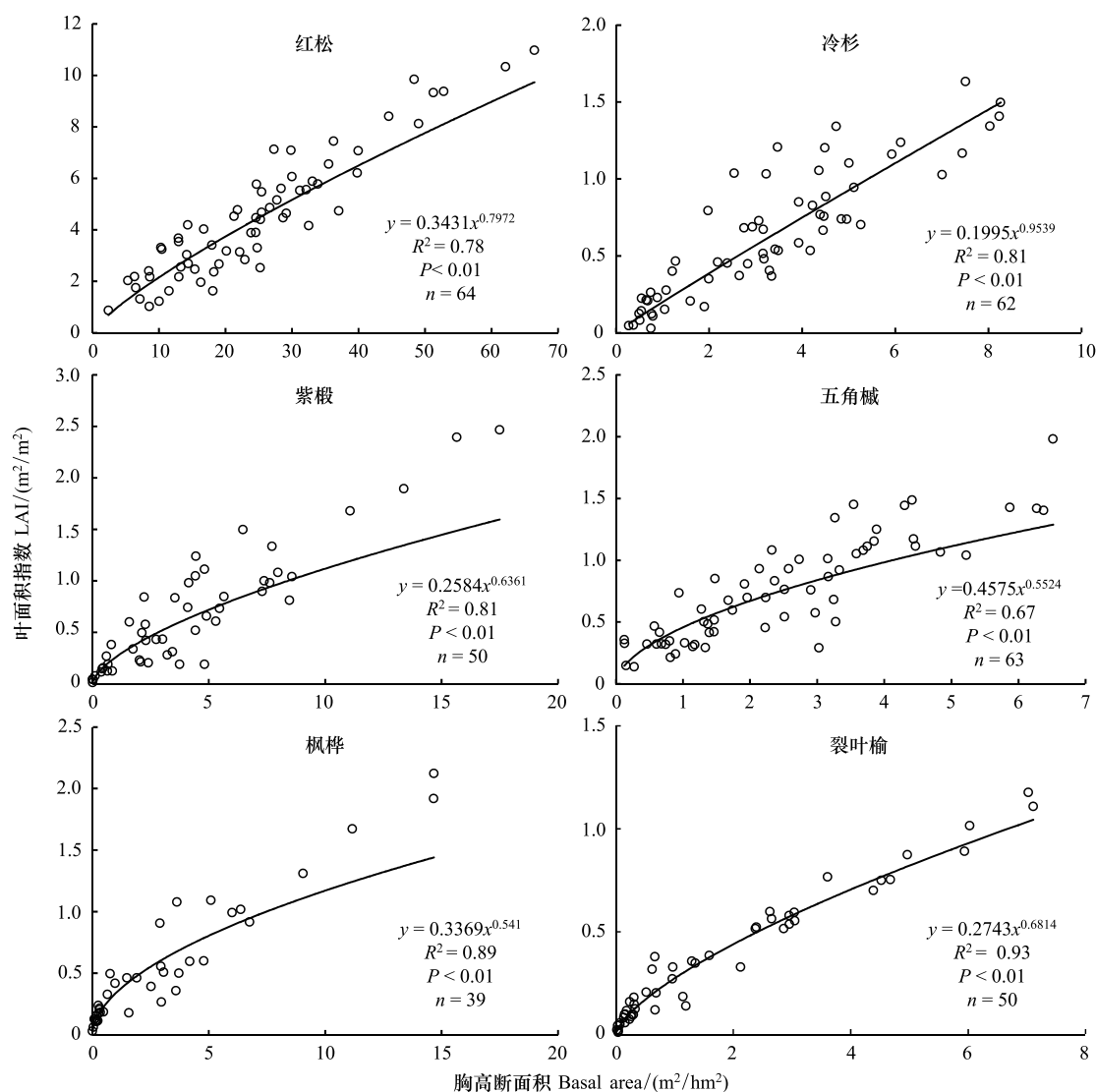


图3 小兴安岭6种主要树种的叶面积指数与其胸高断面积的回归分析

Fig.3 Regression analysis between LAI and basal area for six major species in the Xiaoxing'an Mountains, China

取样。研究表明,6个树种的LAI与BA均显著相关( $P < 0.01$ ),最小 $R^2$ 为0.67。其他学者也得到类似结论,如 Deblonde 等<sup>[36]</sup>通过采伐样树,拟合叶面积与胸高处边材面积的方程,直接估测了加拿大松树林的脂松(*Pinus resinosa*)和班克松(*Pinus banksiana*)的LAI,发现林分LAI与平均BA相关性很强( $R^2 = 0.98$ ); Neumann 等<sup>[12]</sup>通过凋落物法估测了加拿大安大略湖南部山杨(*Populus grandidentata*)-红枫(*Acer rubum*)混交落叶林的LAI,得到LAI与各树种的BA具有很强的相关性( $R^2 = 0.994$ )。这些研究结果表明根据BA能够有效地预测树种或林分的LAI,同时也为基于凋落物法建立LAI与BA的回归关系提供了理论支持。本研究中虽考虑了SLA的季节性差异,但未考虑其是否存在空间变异。而有研究表明利用凋落物法测定LAI时应考虑SLA的空间变异性,如 Bouriaud 等<sup>[19]</sup>的研究表明计算LAI时忽略SLA的空间变异能导致8%—24%的误差。因此,为提高凋落物法测定LAI的准确性,SLA的空间变异性在今后研究中应考虑。

#### 参考文献 (References):

- [1] Chen J M, Black T A. Defining leaf area index for non-flat leaves. *Plant, Cell & Environment*, 1992, 15(4): 421-429.
- [2] Asner G P, Scurlock J M O, A Hicke J. Global synthesis of leaf area index observations; implications for ecological and remote sensing studies. *Global Ecology and Biogeography*, 2003, 12(3): 191-205.

- [ 3 ] Saigusa N, Yamamoto S, Murayama S, Kondo H. Inter-annual variability of carbon budget components in an AsiaFlux forest site estimated by long-term flux measurements. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2005, 134(1/4): 4-16.
- [ 4 ] Chen J M, Rich P M, Gower S T, Norman J M, Plummer S. Leaf area index of boreal forests: theory, techniques, and measurements. *Journal of Geophysical Research*, 1997, 102(D24): 29429-29443.
- [ 5 ] Eriksson H, Eklundh L, Hall K, Lindroth A. Estimating LAI in deciduous forest stands. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2005, 129(1/2): 27-37.
- [ 6 ] Bréda N J J. Ground-based measurements of leaf area index: a review of methods, instruments and current controversies. *Journal of Experimental Botany*, 2003, 54(392): 2403-2417.
- [ 7 ] Ishihara M I, Hiura T. Modeling leaf area index from litter collection and tree data in a deciduous broadleaf forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2011, 151(7): 1016-1022.
- [ 8 ] Jonckheere I, Fleck S, Nackaerts K, Muys B, Coppin P, Weiss M, Baret F. Review of methods for in situ leaf area index determination: Part I. Theories, sensors and hemispherical photography. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2004, 121(1/2): 19-35.
- [ 9 ] Chianucci F, Cutini A. Estimation of canopy properties in deciduous forests with digital hemispherical and cover photography. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2013, 168: 130-139.
- [ 10 ] Nasahara K N, Muraoka H, Nagai S, Mikami H. Vertical integration of leaf area index in a Japanese deciduous broad-leaved forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2008, 148(6/7): 1136-1146.
- [ 11 ] Cutini A, Matteucci G, Mugnozza G. Estimation of leaf area index with the Li-Cor LAI 2000 in deciduous forests. *Forest Ecology and Management*, 1998, 105(1/3): 55-65.
- [ 12 ] Neumann H H, Den Hartog G, Shaw R H. Leaf area measurements based on hemispheric photographs and leaf-litter collection in a deciduous forest during autumn leaf-fall. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1989, 45(3/4): 325-345.
- [ 13 ] 郭志华, 向洪波, 刘世荣, 李春燕, 赵占轻. 落叶收集法测定叶面积指数的快速取样方法. *生态学报*, 2010, 30(5): 1200-1209.
- [ 14 ] 苏宏新, 白帆, 李广起. 3 类典型温带山地森林的叶面积指数的季节动态: 多种监测方法比较. *植物生态学报*, 2012, 36(3): 231-242.
- [ 15 ] 王宝琦, 刘志理, 戚玉娇, 金光泽. 利用不同方法测定红松人工林叶面积指数的季节动态. *生态学报*, 2014, 34(8): 1956-1964.
- [ 16 ] Sprintsin M, Cohen S, Maseyk K, Rotenberg E, Grünzweig J, Karnieli A, Berliner P, Yakir D. Long term and seasonal courses of leaf area index in a semi-arid forest plantation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2011, 151(5): 565-574.
- [ 17 ] Guiterman C H, Seymour R S, Weiskittel A R. Long-term thinning effects on the leaf area of *Pinus strobus* L. as estimated from litterfall and individual-tree allometric models. *Forest Science*, 2012, 58(1): 85-93.
- [ 18 ] Majasalmi T, Rautiainen M, Stenberg P, Lukeš P. An assessment of ground reference methods for estimating LAI of boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 2013, 292: 10-18.
- [ 19 ] Bouriaud O, Soudani K, Bréda N. Leaf area index from litter collection: impact of specific leaf area variability within a beech stand. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 2003, 29(3): 371-380.
- [ 20 ] Hoch G, Richter A, Körner C. Non-structural carbon compounds in temperate forest trees. *Plant, Cell & Environment*, 2003, 26(7): 1067-1081.
- [ 21 ] Kalácska M, Calvo-Alvarado J C, Sánchez-Azofeifa G A. Calibration and assessment of seasonal changes in leaf area index of a tropical dry forest in different stages of succession. *Tree Physiology*, 2005, 25(6): 733-744.
- [ 22 ] 李轩然, 刘琪璟, 蔡哲, 马泽清. 千烟洲针叶林的比叶面积及叶面积指数. *植物生态学报*, 2007, 31(1): 93-101.
- [ 23 ] Jonckheere I, Muys B, Coppin P. Allometry and evaluation of in situ optical LAI determination in Scots pine: a case study in Belgium. *Tree Physiology*, 2005, 25(6): 723-732.
- [ 24 ] Gower S T, Kucharik C J, Norman J M. Direct and indirect estimation of leaf area index,  $f_{APAR}$ , and net primary production of terrestrial ecosystems. *Remote Sensing of Environment*, 1999, 70(1): 29-51.
- [ 25 ] Nouvellon Y, Laclau J P, Epron D, Kinana A, Mabiala A, Roupsard O, Bonnefond J M, Le Maire G, Marsden C, Bontemps J D. Within-stand and seasonal variations of specific leaf area in a clonal *Eucalyptus* plantation in the Republic of Congo. *Forest Ecology and Management*, 2010, 259(9): 1796-1807.
- [ 26 ] Chen J M. Optically-based methods for measuring seasonal variation of leaf area index in boreal conifer stands. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1996, 80(2/4): 135-163.
- [ 27 ] Liu Z L, Jin G Z, Qi Y J. Estimate of leaf area index in an old-growth mixed broadleaved-korean pine forest in northeastern china. *PLoS One*, 2012, 7(3): e32155.
- [ 28 ] 刘志理, 金光泽, 周明. 利用直接法和间接法测定针阔混交林叶面积指数的季节动态. *植物生态学报*, 2014, 38(8): 843-856.
- [ 29 ] Jeroen S, Lieven N, Sebastiaan L. Predicting the spatial distribution of leaf litterfall in a mixed deciduous forest. *Forest Science*, 2004, 50(6): 836-847.
- [ 30 ] Gower S T, Norman J M. Rapid estimation of leaf area index in conifer and broad-leaf plantations. *Ecology*, 1991, 72(5): 1896-1900.
- [ 31 ] 马泽清, 刘琪璟, 曾慧卿, 李轩然, 陈永瑞, 林耀明, 张时煌, 杨风亭, 汪宏清. 南方人工林叶面积指数的摄影测量. *生态学报*, 2008, 28(5): 1971-1980.
- [ 32 ] Gower S T, Reich P B, Son Y. Canopy dynamics and aboveground production of five tree species with different leaf longevities. *Tree Physiology*, 1993, 12(4): 327-345.
- [ 33 ] 赵传燕, 沈卫华, 彭焕华. 祁连山区青海云杉林冠层叶面积指数的反演方法. *植物生态学报*, 2009, 33(5): 860-869.
- [ 34 ] Qi Y J, Jin G Z, Liu Z L. Optical and litter collection methods for measuring leaf area index in an old-growth temperate forest in northeastern China. *Journal of Forest Research*, 2013, 18(5): 430-439.
- [ 35 ] 刘志理, 金光泽. 小兴安岭白桦次生林叶面积指数的估测. *生态学报*, 2013, 33(8): 2505-2513.
- [ 36 ] Deblonde G, Penner M, Royer A. Measuring leaf area index with the LI-COR LAI-2000 in pine stands. *Ecology*, 1994, 75(5): 1507-1511.