

DOI: 10.5846/stxb201502270392

刘帆, 王传宽, 王兴昌, 张建双, 张著, 王家骏. 帽儿山温带落叶阔叶林通量塔风浪区生物量空间格局. 生态学报, 2016, 36(20): - .

Liu F, Wang C K, Wang X C, Zhang J H, Zhang Z, Wang J J. Spatial patterns of biomass in the temperate broadleaved deciduous forest within the fetch of the Maoershan flux tower. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(20): - .

帽儿山温带落叶阔叶林通量塔风浪区生物量空间格局

刘帆¹, 王传宽¹, 王兴昌^{1,*}, 张建双², 张著¹, 王家骏¹

¹ 东北林业大学生态研究中心, 哈尔滨 150040

² 东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040

摘要:采用网格法在帽儿山温带落叶阔叶林通量塔风浪区(1500 m × 400 m)内设置直径为 20 m 的圆形样地 106 个, 运用地统计学方法和回归分析法研究了乔木生物量空间格局及其驱动因子。结果表明, 风浪区总生物量平均值为 153.63 Mg/hm², 变异系数为 37.89%; 根冠比平均 0.25(变化范围 0.18—0.36)。总生物量、地上生物量和地下生物量的空间自相关显著, 半方差模型的结构比分别为 0.50、0.61 和 0.50, 空间异质性尺度分别为 276 m、198 m 和 375 m。硬阔叶林与杂木林的生物量组分和根冠比差异均不显著, 但以胸高断面积(BA)为协变量, 生物量组分差异显著。硬阔叶林和杂木林生物量组分与 BA 均呈极显著的线性正相关关系, BA 可以解释总生物量和地上生物量空间变异的 85% 以上, 表明局域尺度上 BA 可作为森林乔木生物量的预测因子。两种林型的生物量与优势高呈对数线性关系, 但相关程度较低($R^2 < 0.41$)。杂木林的各生物量组分与坡度显著正相关, 但硬阔叶林的关系不显著。帽儿山落叶阔叶林乔木生物量受 BA、优势高、林型、坡度和坡向共同驱动而存在空间变异, 因此在整合通量塔与地面碳汇测量时需要考虑空间异质性。

关键词:胸高断面积; 森林生物量; 根冠比; 空间格局; 温带落叶林

Spatial patterns of biomass in the temperate broadleaved deciduous forest within the fetch of the Maoershan flux tower

LIU Fan¹, WANG Chuankuan¹, WANG Xingchang^{1,*}, ZHANG Jianshuang², ZHANG Zhu¹, WANG Jiajun¹

¹ Center for Ecological Research, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

² College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract: To cross-validate the accuracy of carbon flux estimates of the eddy covariance with that of the stand inventory method in temperate forests, we investigated the spatial variations in forest biomass and their driving factors within the fetch (1500 m × 400 m) of the Maoershan flux tower using a geostatistics approach and regression methods. One hundred and six circular plots with diameters of 20 m were established by a 100 m × 50 m grid using a total station. All of the trees with diameter at breast height (DBH) greater than 2 cm were measured in each plot. The biomass and its components were calculated based on the DBH data and the site-species-specific biomass equations developed previously. The ranges of the total, above-, and below-ground biomasses were 22.68—304.89, 17.99—245.96, and 4.69—69.25 Mg/hm², respectively, with corresponding means of 155.64, 124.17, and 31.47 Mg/hm². The root:shoot ratio (RSR) ranged between 0.18 and 0.36, with a mean of 0.25. For the total biomass, the contribution of specific species was ranked in the following order: *Ulmus japonica* (22.80%) > *Fraxinus mandshurica* (15.70%) > *Betula platyphylla* (15.52%) > *Betula costata* (7.23%) > *Juglans mandshurica* (6.21%) > *Acer mono* (6.20%), with the remaining 26.34% contributed by other species (each < 5%). The coefficients of variation for the total, above-, and below-ground biomasses were 37.89%, 37.75%, 41.27%,

基金项目:国家“十二五”科技支撑项目(2011BAD37B01);国家自然科学基金项目(41503071);教育部长江学者和创新团队发展计划(IRT1054)

收稿日期:2015-02-27; **网络出版日期:**2015-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xcwang_cer@nefu.edu.cn

respectively. The structural ratios of the semivariance functions for total, above- and below-ground biomasses were 0.50, 0.61, and 0.50, respectively, whereas the corresponding ranges were 276, 198, and 375 m. These data indicated a moderately significant spatial autocorrelation for the biomasses, whereas that for the RSR was weak. The geostatistical mean of the total biomass density within the fetch of the flux tower (153.63 Mg/hm^2) was close to the simple mean of the 106 plots, indicating the effective spatial representation of these plots. The biomass and RSR between the hardwood and mixed deciduous stands did not differ significantly ($P > 0.1$). However, when the basal area (BA) was used as the covariate, the difference in biomass between the two forests was highly significant ($P < 0.001$). The total and above-ground biomasses were more closely correlated with the BA ($R^2 > 85\%$) than with dominant tree height ($R^2 < 41\%$) for both forest types. The biomass and its components were positively correlated with the slope of the terrain for the mixed deciduous ($P < 0.001$), but was not the hardwood stand. Stepwise regressions for all data of the 106 plots indicated that BA and the dominant tree height were the first and second contributors to the variations in the total and above-ground biomasses, whereas BA and aspect were the most important in the below-ground biomass and RSR. In conclusion, the spatial patterns of biomass and its components were significant within the fetch of the Maershan flux tower, highlighting the importance of considering spatial variation in the estimation of carbon fluxes using the eddy covariance and biometric methods. The spatial variations were significantly associated with stand basal area, dominant tree height, slope, and aspect, indicating the predictability of the variations.

Key Words: basal area; forest biomass; root:shoot ratio; spatial pattern; temperate deciduous forest

森林是全球重要的碳库,在全球碳循环中扮演重要角色^[1-2]。温带森林是全球森林最重要的碳汇区域,占全球森林净碳汇的 65%^[3]。亚洲温带森林是世界三大温带森林分布区之一,主要分布在中国东北地区,因此非常有必要阐明中国东北温带森林的生物量和碳汇格局^[4]。

区域尺度森林生物量和净初级生产力(Net Primary Productivity, NPP)的估算和空间格局一直是生态学研究的热点和难点^[5-8]。近年来估算东北地区森林生物量或植被碳储量的研究较多^[9-11],这些研究与以往全国各省的研究结果相比存在一定差异。例如,李海奎等^[12]估计黑龙江省森林植被碳储量为 927 TgC,占全国的 12%,而郭兆迪等^[13]估计黑龙江省森林生物量碳(816 TgC)占全国的(6.9 PgC) 12.7%,明显高于焦燕和胡海清^[9]的估计值 601 TgC(1999—2003)。由此可见,区域尺度上森林生物量和碳储量的估算还存在较大的不确定性。除了方法差异可能带来的不确定性外,区域生物量的估计还受到空间异质性的制约。GIS 和空间统计的发展促进了空间异质性和空间插值的定量化研究^[14],实现了样地到区域的森林生物量尺度推绎。最近有研究采用地统计学方法研究了森林生物量的空间异质性^[6,7,15-18]。例如,刘双和阮宏华^[6]分析了广东省和广西省森林生物量和 NPP 的空间格局,Fu 等^[19]分析了浙江省森林生物量碳分布格局,Du 等^[20]分析了浙江安吉县毛竹(*Phyllostachys edulis*)生物量的空间异质性。刘晓梅等^[18]、贺鹏等^[21]和王维芳等^[22]分别分析了黑龙江丰林自然保护区、吉林汪清林业局金苍林场和黑龙江帽儿山实验林场的生物量空间格局。这些研究为精确估算区域和局域尺度的森林生物量和 NPP 格局提供了很好的借鉴。

森林碳通量的测定方法多种多样,每种方法都有其优劣,其中适合生态系统尺度的方法主要是测树学方法和涡动协方差(Eddy Covariance, EC)法^[23-24]。地面测树学方法观测森林生物量和碳汇常用于限定 EC 碳通量观测结果^[25-27]。然而涡动通量观测的净生态系统交换(Net Ecosystem Exchange, NEE)与地面固定样地植被生物量和生态系统生产力(Net Ecosystem Productivity, NEP)的对比研究尚存在空间尺度匹配问题,通量观测的风浪区(Fetch)或通量贡献区(Footprint)内小面积固定样地的代表性受到森林类型(树种组成)和生产力的空间异质性的影响^[26-27],难以直接与 EC 法比较。大样地测量固然更为可靠,但在通量塔风浪区(一般超过 40 hm^2)长期监测森林生物量及其变化存在很大的难度,因此需要一种空间代表性和工作量折中的方法。Réjou-Méchain 等^[28]利用全球多个森林大样地数据的研究表明,由于地形起伏等因素的影响,在局域尺度上估算生物量设置大量小面积样地估算森林生物量比少量大面积样地更合适。然而,目前鲜有研究设置代表通

量塔风浪区的大样地或地统计学设计样地探讨生物量和生产力的空间变异。本研究在帽儿山站风浪区 45 hm² 范围内按照网格法设置样地,研究风浪区内的树种组成和生物量分布格局,为精确估算局域尺度森林生物量提供依据,同时为 EC 技术和测树学方法估算森林碳汇的对比研究提供参考。

1 实验材料与方法

1.1 研究区域概况

研究地点设在黑龙江省东北林业大学帽儿山森林生态站,45°25'N,127°38'E。平均海拔 400 m,平均坡度 15°,主要土壤类型为暗棕壤。该地区属于长白山山系支脉,张广才岭西北部的余脉。气候属大陆性季风气候,夏季温暖湿润,冬季寒冷干燥,1989—2009 年平均年降水量 629 mm,年平均气温 3.1℃^[29]。该地区处于温带针阔叶混交林区,主要植被是阔叶红松林经过不同程度的干扰(采伐、经营、火烧和开垦等)后形成的东北东部山区典型天然次生林和人工林。本研究在帽儿山站通量塔风浪区内选取具有相同干扰历史的天然次生林,主要树种包括白桦(*Betula platyphylla*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、春榆(*Ulmus japonica*)、胡桃楸(*Juglans mandshurica*)、大青杨(*Populus ussuriensis*)、枫桦(*Betula costata*)、山杨(*Populus davidiana*)、五角槭(*Acer mono*)和紫椴(*Tilia amurensis*)等,还包括少量红松(*Pinus koraiensis*)和兴安落叶松(*Larix gmelinii*)。林下亚乔木和灌木层以暴马丁香(*Synga reticulata* var. *mandshurica*)为主,稠李(*Padus racemosa*)、茶条槭(*Acer ginnala*)、毛榛子(*Corylus mandshurica*)和卫矛(*Euonymus* spp.)较常见。草本层以木贼(*Equisetum hyemale*)占优势。

1.2 样地的设置与调查

当研究区域一定时,样地面积越小生物量变异越大^[28]。因此,权衡生物量估算精度和工作量,本研究在帽儿山站通量观测风浪区内用全站仪以 100 m × 50 m 定 106 个网格样点(图 1),以网格样点为中心设置直径为 20 m 的圆形样地。106 个样地总面积为 3.3 hm²,覆盖区域面积约 45 hm²。调查样地内胸径(DBH)大于 2 cm 的所有树木,记录每株树木的树种、DBH 和健康状况(活/濒死/死)。用测高器测量每个样地的优势高,森林罗盘测定每个样地的坡度和坡向。

1.3 生物量计算

本研究用特定树种的生物量异速生长方程计算每株样木的总生物量、地上生物量和地下生物量,再计算根冠比(地下生物量/地上生物量)^[30]。计算生物量时优先采用 Wang^[31]在帽儿山生态站建立的特定立地特定树种的生物量方程。对于超出异速生长方程 DBH 范围的大树,计算地上生物量时采用材积方程与木材密度结合的方法估计树干生物量校对方程误差,再利用生物量扩展因子(地上生物量/树干生物量)计算地上生物量,地下生物量利用根冠比估算。对于缺少特定立地特定树种方程的树种,在比较相同科属树种的方程和其他地区的相同树种方程之后,选择最合适的方程估算生物量,如大青杨地上生物量采用陈传国和朱俊凤^[32]的生物量方程,但该方程估算地下生物量出现明显偏差,因此由山杨的根冠比估算地下生物量。总生物量由地上

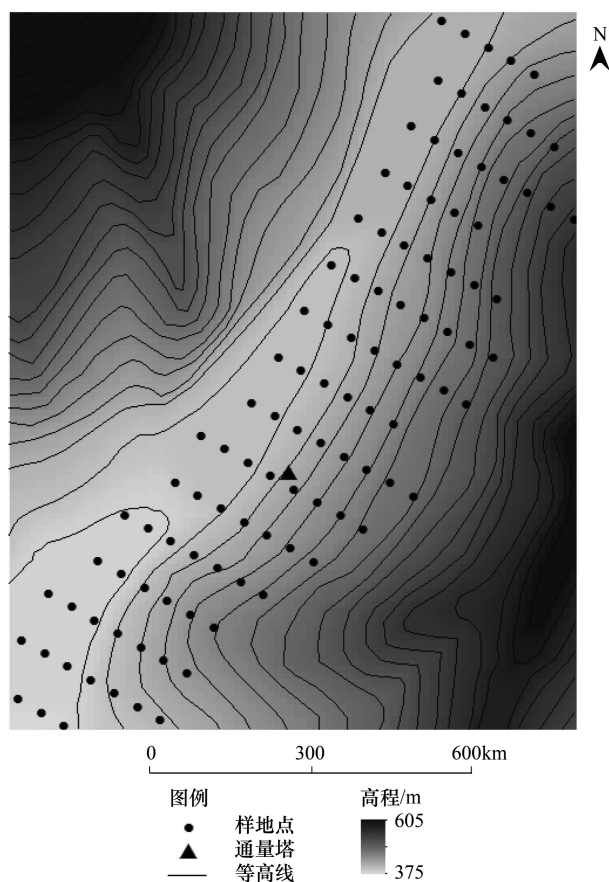


图 1 样地分布图

Fig.1 Spatial distribution of the plots

生物量和地下生物量相加得到。最后根据样地面积计算样地的生物量密度 (Mg/hm^2)。

1.4 数据分析

(1) 利用 GS+9.0 检验总生物量、地上生物量、地下生物量和根冠比数据是否符合正态分布,并拟合其半方差图,建立半方差函数的最优模型。(2) 利用 GS+9.0 得到的最优模型参数在 ArcGIS10.0 地统计模块中用普通克里格插值^[14]得到生物量空间分布图。根冠比半方差模型的 R^2 仅为 0.34, 不适合建立半方差模型,其空间分布图利用 ArcGIS10.0 做栅格计算(地下生物量/地上生物量)得到。(3) 胸高断面积 (BA) 是重要的区域化变量^[33], 本文计算 BA 的组成,依据邵均等^[34]划分林型的标准略作调整,将 106 个样地划分为 6 种林型。划分标准为:硬阔叶树 BA 占样地总 BA 的 70% 以上则为硬阔叶林;软硬阔叶树 BA 占 30%—40% 或以软阔叶树为主则为杂木林;针叶树 BA 占 30%—60%,其余均为阔叶树则为针阔混交林;杨、桦 BA 占 60% 以上则为杨桦林;兴安落叶松 BA 占 60% 以上则为兴安落叶松人工林;红松 BA 占 60% 以上则为红松人工林。106 个样地包括 44 个硬阔叶林样地、50 个杂木林样地、6 个针阔混交林样地、3 个杨桦林样地、2 个兴安落叶松人工林样地和 1 个红松人工林样地。其中 8 个样地受到老集材道的影响,包括 5 个硬阔叶林样地和 3 个杂木林样地。8 个样地(研究区域的东北方向)2009 年受到采伐干扰,包括 4 个硬阔叶林样地和 4 个杂木林样地。(4) 方差分析 (ANOVA) 比较不同林型(硬阔叶林和杂木林)的生物量和根冠比的差异显著性,为了保证林龄相近,剔除了受集材道影响样地和采伐干扰的样地。(5) 线性回归法逐一分析生物量和根冠比与 BA、优势高、坡度和坡向的关系,协方差分析检验方程之间的差异显著性。该部分数据也剔除了受集材道影响样地和采伐干扰样地。(6) 为了得到更普遍的生物量格局的影响因子,所有样地数据放在一起,并将 BA、优势高、坡度和坡向 4 个自变量标准化后做逐步回归,用回归系数的大小表明各变量对生物量参数的相对影响。

本研究的统计分析均由 SPSS19.0 完成,除样地点分布图和生物量及其组分的分布图用 ArcGIS10.0 绘制外,其余均由 Sigmaplot12.5 完成。

2 结果与分析

2.1 林分基本特征

帽儿山站通量观测风浪区天然次生林地统计学设计样地共调查 9390 株活立木 ($\text{DBH} \geq 2 \text{ cm}$), 包括 43 个树种。样地算数平均 DBH 为 10.85 cm (表 1), 各大乔木树种平均 DBH 以胡桃楸 (21.05 cm) 最大,五角槭 (5.72 cm) 最小 (表 2)。从个体数看,小乔木树种暴马丁香最多 (36.58%), 其次为五角槭 (13.76%)、春榆 (12.72%)、白桦 (4.56%)、红松 (4.08%)、茶条槭 (3.81%)、水曲柳 (3.59%)、毛榛子 (3.51%)、稠李 (1.94%) 和紫椴 (1.61%) (表 2)。平均林分密度为 2889 N hm^{-2} 。BA 平均为 $24.16 \text{ m}^2 \text{ hm}^{-2}$, 其中春榆贡献最高 (21.13%), 其次为白桦 (14.03%)、水曲柳 (12.02%)、五角槭 (6.14%)、暴马丁香 (6.04%)、大青杨 (5.89%)、胡桃楸 (5.74%)、枫桦 (4.37%)、红松 (4.07%) 和落叶松 (3.44%)。平均总生物量密度为 $155.64 \text{ Mg}/\text{hm}^2$, 春榆 (22.80%) 最高, 其次为水曲柳 (15.70%)、白桦 (15.52%)、枫桦 (7.23%)、胡桃楸 (6.21%)、五角槭 (6.20%)、大青杨 (4.50%)、落叶松 (3.50%)、暴马丁香 (3.25%) 和红松 (2.49%)。

表 1 帽儿山通量观测风浪区林分基本特征

Table 1 Basic characteristics of stand within the fetch of the Maershan flux tower

属性 Attribute	范围 Range	平均值 Mean	标准差 SD	变异系数 % CV
胸径 Diameter at breast height/cm	4.18—22.18	10.85	2.94	27.10
林分密度 Stand density / (N/hm^2)	828—9754	2889	1339	46.35
胸高断面积 Basal area / (m^2/hm^2)	4.84—46.36	24.16	8.34	34.52
林分优势高 Dominant height / m	10.00—31.80	22.62	3.89	17.20
生物量密度 Biomass density / (Mg/hm^2)	22.68—304.89	155.64	58.97	37.89

表 2 帽儿山通量观测风浪区主要树种基本特征

Table 2 Basic characteristics of the main species within the fetch of the Maoershan flux tower

树种 Species	株数/N Number of trees	胸径范围/cm Range of DBH	算数平均胸径/cm Mean DBH	标准差/cm SD	胸径峰度 Kurtosis of DBH	胸径偏度 Skewness of DBH
五角槭 Maple	1292	2.00—47.93	5.72	3.83	16.40	2.79
春榆 Japanese Elm	1194	2.00—55.35	10.18	8.53	4.55	1.98
白桦 White birch	428	2.00—46.55	16.64	7.07	1.63	0.66
红松 Korean pine	383	2.05—27.12	9.29	4.43	0.13	0.64
水曲柳 Manchurian ash	337	2.00—55.46	15.49	10.76	1.18	1.18
紫椴 Amur linden	151	2.50—34.28	11.65	6.24	1.02	1.02
胡桃楸 Manchurian walnut	110	2.10—53.49	21.05	8.83	1.06	0.31

2.2 生物量空间变异特征

总生物量、地上生物量、地下生物量和根冠比的空间变异系数(CV)分别为37.89%、37.75%、41.27%和14.05%。总生物量、地上生物量和地下生物量的半方差最优拟合模型均为指数模型。半方差模型的结构比(偏基台值/基台值)分别为0.50、0.61和0.50,具有中等程度的空间自相关性(表3)。总生物量、地上生物量和地下生物量的最优模型决定系数(R^2)分别为0.70、0.62和0.76,空间异质性尺度分别为276、198和375 m(表3)。而根冠比的半方差模型 R^2 仅为0.34(图2),因此不适合建立半方差模型。

表 3 总生物量、地上生物量和地下生物量的半方差函数模型

Table 3 Semivariance models of total biomass, above- and below-ground biomasses

组分 Components	最优模型 Optimal model	块金值 Nugget	基台值 Sill	变程 Range	结构比 C/(C ₀ +C)	决定系数 R^2	残差 Residual SS
总生物量 Total biomass	指数	1648	3307	276	0.50	0.70	3.87×10^5
地上生物量 Above-ground biomass	指数	790	2045	198	0.61	0.62	1.67×10^5
地下生物量 Below-ground biomass	指数	86	172	375	0.50	0.76	1.21×10^2
根冠比 Root:shoot ratio	指数	1.91×10^{-4}	1.33×10^{-4}	120	0.86	0.34	1.28×10^{-7}

2.3 生物量的空间格局及其驱动因子

2.3.1 空间格局

生物量及其组分和根冠比均存在明显的空间异质性(图3)。总生物量、地上生物量和地下生物量在通量贡献区中部下坡位和南部较高,通量塔西南部偏低,东北—西南方向(山谷走向)变异程度较大,而西北—东南方向(随坡位)变异程度较小。北部生物量的低值区是2009年择伐导致的,而总生物量的西南部小范围低值区是白桦林种源试验林区(林龄为15 a)及其隔离带。地统计学插值后的区域平均总生物量、地上生物量和地下生物量平均值分别为153.63、122.71和31.00 Mg/hm²。根冠比在东北—西南方向变异不大,但总体上随坡位升高而降低(图3),平均为0.25。

2.3.2 驱动因子分析

(1)不同林型的生物量与根冠比

剔除集材道干扰和采伐干扰样地后,硬阔叶林的总生物量、地上生物量和地下生物量的平均值分别为164.73、130.81和33.92 Mg/hm²,杂木林的总生物量、地上生物量和地下生物量分别为151.24、121.09和30.15 Mg/hm²。两种林型的根冠比分别为0.26和0.25。方差分析结果表明两种林型的总生物量($F=0.358, P=0.552$)、地上生物量($F=0.965, P=0.329$)、地下生物量($F=1.806, P=0.183$)和根冠比($F=1.685, P=0.198$)差异均不显著。但以BA为协变量的协方差分析表明,两林型总生物量($F=20.069, P<0.001$)、地上生物量($F=25.248, P<0.001$)和地下生物量($F=10.888, P=0.001$)差异极显著,而根冠比差异不显著($F=1.371, P=0.245$)。

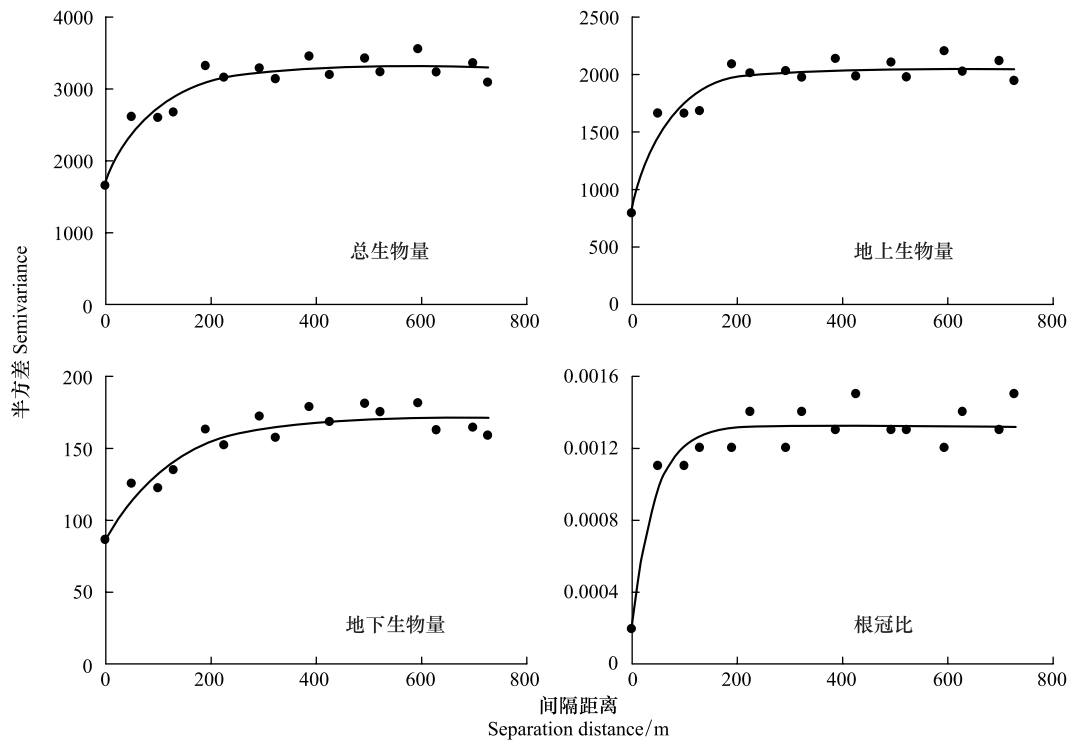


图2 (a) 总生物量、(b) 地上生物量、(c) 地下生物量和 (d) 根冠比的半方差函数

Fig.2 Semivariance functions of (a) total biomass, (b) above-ground biomass, (c) below-ground biomass, and (d) root:shoot ratio

(2) 生物量与胸高断面积的关系

剔除人为干扰(集材道和采伐)的影响,硬阔叶林和杂木林的总生物量、地上生物量和地下生物量与 BA 均呈显著的线性正相关关系(图 4)。协方差分析表明,两种林型的总生物量和地上生物量与 BA 回归直线的斜率与截距均存在显著差异($P < 0.05$),硬阔叶林的斜率大但截距小,说明随 BA 增加,硬阔叶林生物量增长较快,但当 BA 较低时,杂木林的生物量较大。BA 约为 $11 \text{ m}^2 \text{ hm}^{-2}$ 时硬阔叶林和杂木林的总生物量、地上生物量和地下生物量接近。二者的根冠比与 BA 相关均不显著($P > 0.05$)。

(3) 生物量与优势高的关系

两种林型的总生物量、地上生物量和地下生物量与林分优势高呈显著的对数线性关系($P < 0.05$),但相关程度较低(R^2 在 0.278—0.407 之间)(图 5)。与 BA 类似,根冠比与优势高相关也不显著($P > 0.05$)。

(4) 生物量与地形因子的关系

硬阔叶林生物量及其组分与坡度的线性和二次函数关系均不显著($P > 0.05$)(图 6),但根冠比与坡度显著负相关($R^2 = 0.172, P = 0.008$)(图 6)。与此截然不同的是,杂木林的总生物量($R^2 = 0.414, P < 0.001$)、地上生物量($R^2 = 0.405, P < 0.001$)和地下生物量($R^2 = 0.389, P < 0.001$)与坡度呈显著正相关关系,但根冠比与坡度的相关性不显著($P = 0.703$)(图 6)。两种林型的生物量与坡向相关性均不显著($P > 0.05$),但硬阔叶林的根冠比与坡向显著负相关($R^2 = 0.179, P = 0.007$),而杂木林则不显著($P = 0.147$)。

将 106 块样地的数据做逐步回归分析(表 4),发现 BA 是生物量最重要的影响因子;优势高对总生物量和地上生物量影响较小,对地下生物量没有显著影响;地下生物量还受到坡向显著影响,但影响程度小于 BA;BA 对根冠比的影响略大于坡向。

3 讨论

3.1 通量塔风浪区生物量的空间变异

帽儿山站通量贡献区平均总生物量密度为 154 Mg/hm^2 ,处于东北森林总生物量的变化范围 11—432 Mg/

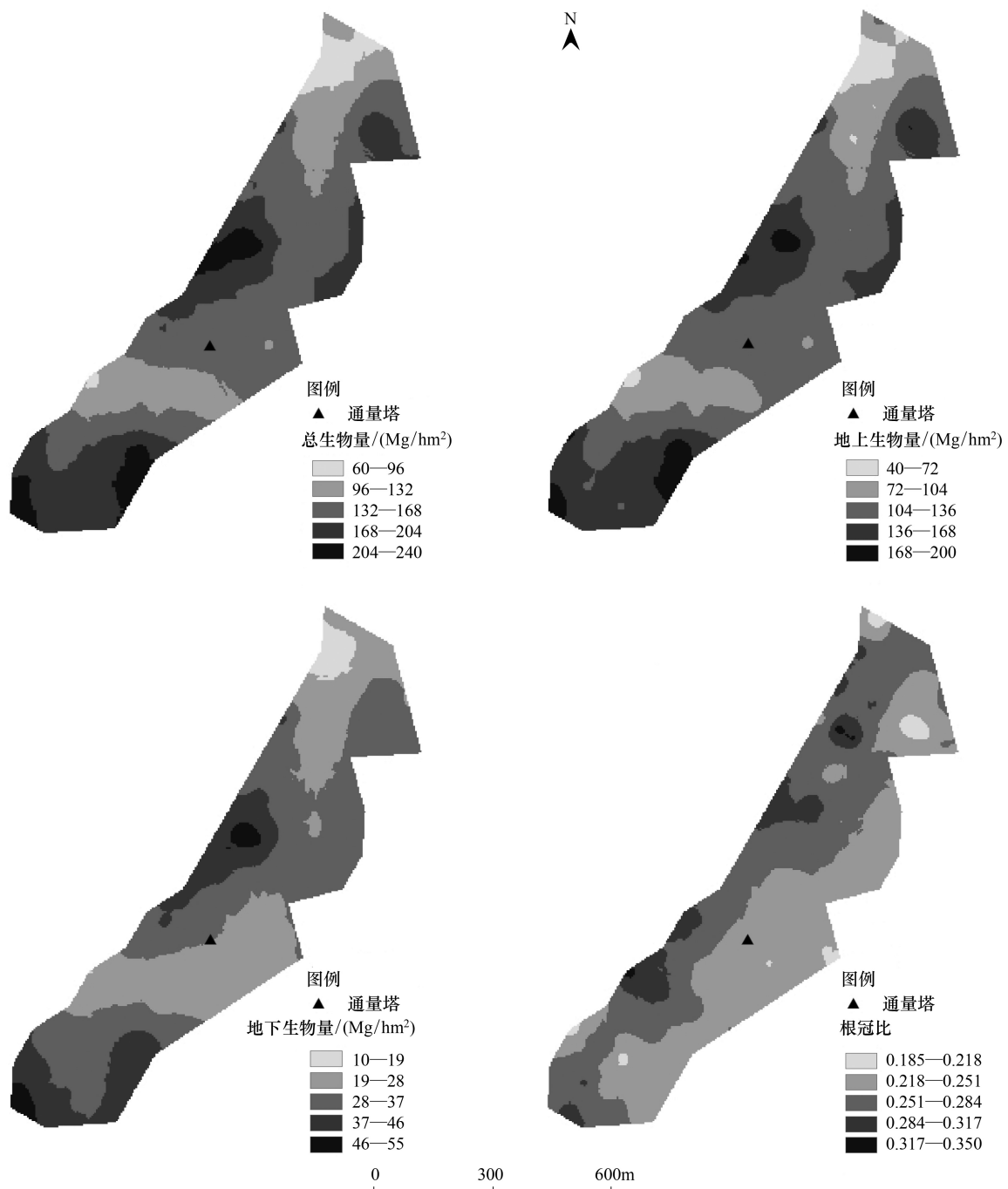


图3 (a) 总生物量、(b) 地上生物量、(c) 地下生物量和 (d) 根冠比的空间分布图

Fig.3 Spatial distribution of (a) total biomass, (b) above-ground biomass, (c) below-ground biomass, and (d) root:shoot ratio

hm^2 ^[4,35]之内。略高于整个帽儿山实验林场均值 ($129 \text{ Mg}/\text{hm}^2$)^[22],但低于帽儿山生态站4种典型天然次生林长期监测样地的乔木层平均生物量 ($213 \text{ Mg}/\text{hm}^2$)^[30]。根据王维芳等^[22]的研究结果,本文研究地点位于帽儿山实验林场生物量最高区。本研究总生物量空间 CV 为 38%,在 276 m 尺度以下空间异质性不能忽略。而在生物量组分中,地上生物量 CV 为 38%,空间变异临界尺度为 198 m,低于 Réjou-Méchain 等^[28]在全球尺度上 30 个大样地 $20 \text{ m} \times 20 \text{ m}$ 网格样方计算的平均数 ($> 50\%$) 和空间变异临界尺度 (400 m),但与长白山阔叶红松林 25 hm^2 大样地 $20 \text{ m} \times 20 \text{ m}$ 网格样方的地上生物量 CV (36%) 接近。根据 Réjou-Méchain 等^[28]的研究,地形起伏越大,空间自相关越强,变异越大,而且北方森林<温带森林<亚热带森林<热带森林。这些结果

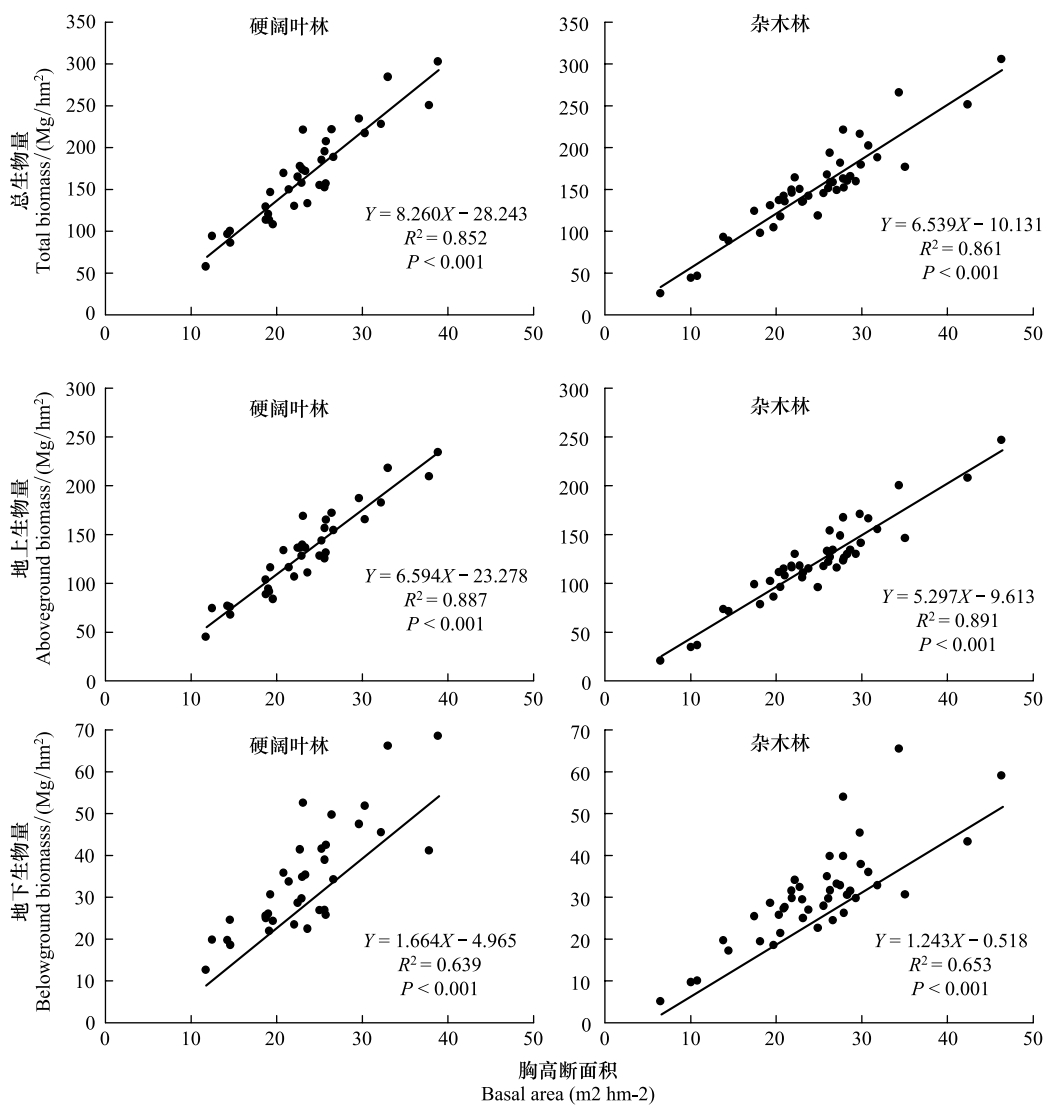


图4 硬阔叶林和杂木林的(a, b)总生物量、(c, d)地上生物量和(e, f)地下生物量(Y)与胸高断面积(X)的关系

Fig.4 Relationships between (a, b) total biomass, (c, d) above-ground biomass, or (e, f) below-ground biomass (Y) and basal area (X) for the hardwood and mixed stands

硬阔叶林和杂木林的样本数分别为 35 和 43

证实森林生物量在局域尺度存在不可忽视的空间变异^[28,36]。

表4 帽儿山通量观测风浪区生物量参数的标准化逐步回归系数

Table 4 Normalized coefficients of stepwise regression for biomass and its components within the fetch of the Maershan flux tower				
生物量参数 Biomass parameter	R^2	坡向 Slope direction	胸高断面积 Basal area	优势高 Dominant height
总生物量 Total biomass	0.806	—	0.834 **	0.121 *
地上生物量 Above-ground biomass	0.848	—	0.849 **	0.133 **
地下生物量 Below-ground biomass	0.593	-0.128 *	0.744 **	—
根冠比 Root:shoot ratio	0.145	-0.303 **	-0.319 **	—

表中符号—、* 和 ** 分别表示不显著($P > 0.05$)，显著($P < 0.05$) 和极显著($P < 0.01$)；所有回归模型均极显著($P < 0.001$)

局域尺度森林生物量估计的不确定性至少包括 3 个方面:样地空间代表性、生物量异速生长方程和预测变量(本文是 DBH)测量误差^[24]。本研究采用了特定立地特定树种的生物量方程,基本上将异速生长方程的

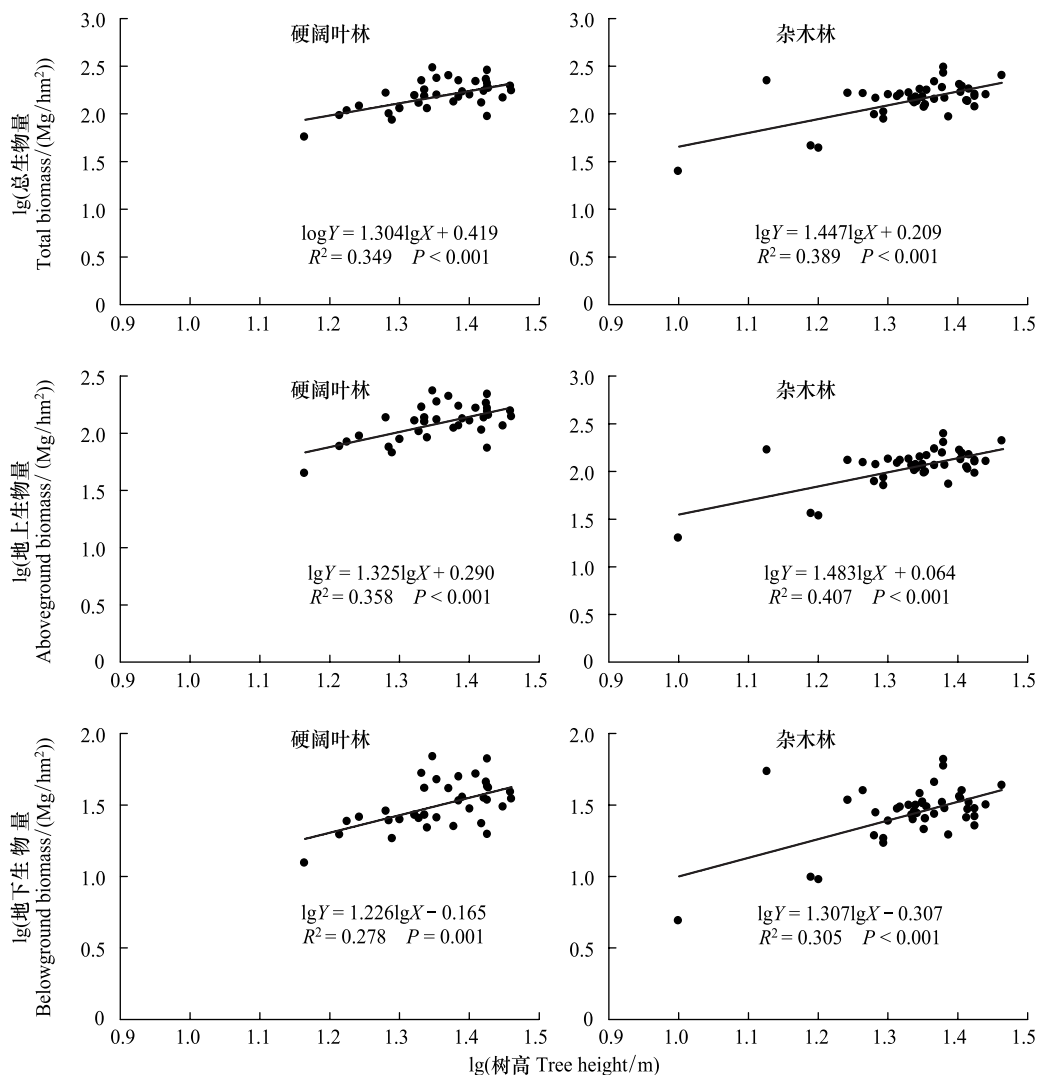


图5 双对数坐标下硬阔叶林和杂木林的(a, b)总生物量、(c, d)地上生物量和(e, f)地下生物量(Y)与优势高(X)的关系

Fig.5 Relationships between (a, b) total biomass, (c, d) above-ground biomass, or (e, f) below-ground biomass (Y) and dominant height for the hardwood and mixed stands at a log-log scale

硬阔叶林和杂木林的样本数分别为 35 和 43

误差降到最低^[31]。然而,对比不同地点(东北地区)的相同树种方程发现,不同方程之间差异非常大(数据未给出),因此在整合区域生物量方程时迫切需要考虑异速生长方程的误差^[24]。对于个别缺少特定立地生物量方程的树种(主要是小乔木),如蔷薇科稠李 *Prunus padus*、斑叶稠李 *Padus maackii*、山丁子 *Malus baccata* 和野梨 *Pyrus ussuriensis* 以及乌苏里鼠李 *Rhamnus ussuriensis* 等,这也是不确定性的来源之一。

从更大的空间尺度上看,帽儿山地区天然次生林生物量(129^[22]、213^[30]和本文 154 Mg/hm²)明显高于黑龙江省平均生物量密度(69 Mg/hm²)^[15],略高于温带次生林生物量密度(121 Mg/hm²)^[4]和我国温带落叶林平均生物量密度(95 Mg/hm²)^[37],但低于东北地区典型原始红松林的生物量(> 300 Mg/hm²)^[28,38-40]。由此可见,东北天然次生林生物量空间变异很大,在次生林与原始林的对比中典型样地的代表性可能不足,应该加强生物量和生产力的空间异质性研究,从而提高典型样地精细观测外推至区域尺度的可靠性。

3.2 帽儿山通量观测风浪区生物量空间格局及其启示

本文结果对局域尺度的典型样地设置和尺度上推具有一定指导意义。以往典型林型的长期监测样地通常设置于生长最好的地段,小样本或小面积取样难以代表整个林分。设置森林生物量样地时,既要考虑树种

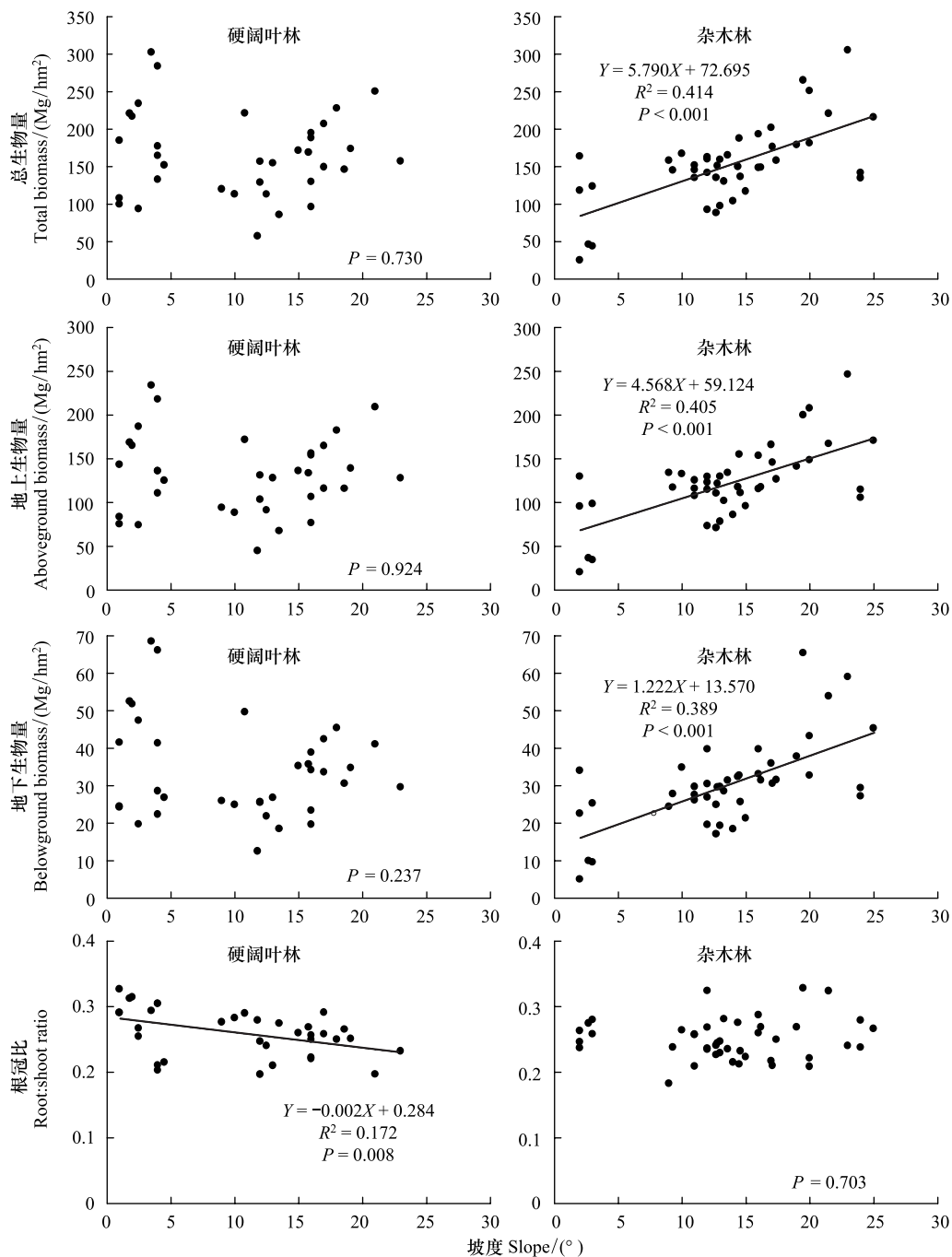


图6 硬阔叶林和杂木林的(a, b)总生物量、(c, d)地上生物量、(e, f)地下生物量和(g, h)根冠比(Y)与坡度(X)的关系

Fig.6 Relationships between (a, b) total biomass, (c, d) above-ground biomass, (e, f) below-ground biomass, or (g, h) root:shoot ratio (Y) and slope (X) for the hardwood and mixed stands

硬阔叶林和杂木林的样本数分别为 35 和 43

组成,也要考虑地形因子和生物量空间变异尺度。

首先,本文发现 BA 解释了总生物量和地上生物量变异的 85%以上(图 4),因此用林分 BA 模型也是推算局域和区域尺度上森林生物量可能的途径之一,其精度可与材积源法相媲美^[35]。佟健等^[41]同样发现黑龙江省软阔林乔木层碳密度与林分 BA 呈极显著的线性关系($R^2 = 0.865$),张全智和王传宽^[30]也发现天然次生林的乔木层碳密度与林分 BA 正相关。贺鹏等^[21]利用 BA 作为协变量,采用协同克里格法进行生物量空间插值,收到了很好的效果。这些结果进一步说明 BA 是重要的区域化变量^[33]。考虑到我国森林资源清查的起

测径级是 5 cm,我们剔除样地内所有 $DBH < 5$ cm 的树木重新计算了生物量与 BA 的关系。尽管 BA 平均减少了 7%,生物量与 BA 仍然存在紧密线性关系(R^2 范围为 0.849—0.904),这给局域乃至区域尺度上用 BA 来估算总生物量和地上生物量提供了可借鉴的思路。但本研究发现两种林型生物量与 BA 的回归方程差异显著,与先前的很多研究结果一致^[41-45],因此在林分尺度上研究森林生物量时必须考虑树种组成^[30]。这暗示线性模型回归系数可能与树种形态和环境因子有关,外推到研究区域以外时需慎重。此外,DBH 的概率密度分布可能会对方程有一定影响,这也是用 BA 预测生物量的局限性,今后需要进一步研究。

异速生长法在样地和林分尺度的生物量估算中仍为最方便有效的方法^[24]。本研究的总生物量、地上生物量和地下生物量均由 DBH 一元异速生长方程推算得到,而 BA 也是由 DBH 计算得到,一定程度上导致 BA 与生物量统计上不独立。大尺度森林生物量的主要估计方法(材积源法和遥感法)也是以异速生长法得到的生物量作为“实测”数据来验证和建立统计模型^[46-47],同样存在统计上的不独立性。从实践意义上讲,材积源法与利用林分 BA 推算生物量的优劣还取决于 BA 与材积和木材密度误差的相对大小。若不考虑 DBH 测量的不确定性,林分 BA 的计算不确定性只来源于树干胸高横断面与圆形的近似程度;材积也是根据每木检尺结果(DBH 或 DBH-H)计算得到的,明显大于 BA 的不确定性。因此采用 BA 预测生物量还可以避免材积计算和木材密度估计引起的额外不确定性。遗憾的是,我国以木材利用为导向的森林资源清查数据并没有涵盖林分 BA。此外,本文发现生物量与林分优势高相关程度(R^2 在 0.278—0.407 之间)明显低于 Wang 等^[48]研究的东北地区森林生物量与林分高的相关程度(0.73)。这表明用林分优势高估算森林生物量可能更适用于大尺度,在小尺度上应用误差较大。

其次,地形因素也影响森林生物量的空间分布。地形影响立地条件从而导致生物量的差异,不同地区生物量随地形的变化存在差异^[5,18,22,39,49-50]。帽儿山实验林场森林生物量与坡度(0° — 26°)呈显著的正相关关系^[22],但丰林保护区的森林生物量密度随坡度(0° — 25°)增加而降低^[18],而黑龙江长白山的森林生物量密度随坡度增加呈先升高后降低的趋势^[49]。本研究却发现坡度影响了杂木林生物量,但对硬阔叶林没有显著影响。进一步分析发现杂木林 BA 与坡度正相关,但硬阔叶林的 BA 与坡度不相关,因此坡度可能通过树木大小影响 BA 的变化,进而导致生物量的坡度格局。

再次,生物量变异尺度是设置森林生物量样地空间分布的重要参考。温带森林局域尺度上常规小面积样地(如 300 — 600 m^2)的变异尺度一般在 200 — 500 m 之间^[28],样地间距离也应该在此范围之内。这样可以更有效地代表研究区域的整体状况,避免在生物量低值区和高值区设置过密造成偏差至关重要(图 3)。本研究采用 100 m $\times$ 50 m 网格设置样地,明显小于生物量变异尺度,因此简单平均值(156 Mg/hm^2)与地统计学插值后的区域平均值(154 Mg/hm^2)高度一致。

此外,相对稳定的根冠比为地下生物量估计带来简便有效的方法。本研究的森林根冠比在 0.18—0.36 之间,其平均值(0.25)略低于中国落叶林根冠比(0.28)^[51]和东北森林根冠比(0.27)^[4],与长白山原始林根冠比的平均值(0.23)^[39]接近。硬阔叶林和杂木林根冠比差异不显著,因此当缺乏地下生物量方程时,在区域尺度上利用平均根冠比估计树种组成复杂的天然林地下生物量可能较为简便。本研究发现根冠比总体上随坡位的升高而降低,说明坡位变化导致树种组成乃至森林类型变化,进而导致地上—地下生物量分配不同。需要指出的是,尽管本文利用特定立地特定树种的生物量方程计算林木生物量^[31],但生物量方程本身并没有考虑地形因子的影响,因此本研究中的地形因素总是通过影响林分因子来影响根冠比。研究大尺度气候因子对根冠比的影响会面临更大的问题,因为很多样地的根冠比数据并不是用特定立地特定树种的生物量方程计算的。

最后,森林生物量的空间格局对风浪区内的 NEP 估计具有重要意义。EC 技术的 NEE 与测树学法的 NEP 对比是约束年度碳通量观测的有效途径之一^[52],同时还可以研究碳汇在森林生态系统内部的分配格局^[25]。Curtis 等^[26]通过对比 5 个观测站的碳通量与地面实测值,发现其中 4 个观测站碳通量观测值高于地面实测碳通量,而 MMSF (Morgan-Monroe State Forest)观测站通量塔 NEP 低于地面测量数据^[26,53]。由于森林

涡动协方差的通量贡献区一般在 1—2 km 范围以内^[54], 通量塔下的小范围样地难以代表整个通量贡献区的状况。Ilvesniemi 等^[55]发现在芬兰欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)人工林, 以通量塔为中心不同半径范围的年生物量增长量对结果存在影响。Tan 等^[56]利用 1 hm²和 Gielen 等^[27]用 2 hm²样地与 EC 通量观测对比, 仍然难以充分反映通量贡献区。本文 45 hm²研究区域内总生物量的空间变异系数高达 38%, 综合考虑精度和工作量, 大量机械分布的小面积样地的采样效率高于少量大面积样地^[28]。此外, 碳通量贡献区与风向有关^[54, 57], 帽儿山通量观测风浪区夜间多为东北风而白天以西南风为主^[58-59], 盛行风向(山谷走向)上的生物量格局均存在较大变异(图 3), 在对比 EC 法与测树学方法的碳汇时应该予以考虑。森林生物量是林木生长量和枯损量长期平衡的结果^[60], 年均生物量碳密度增长量(样地生物量碳密度除以林龄)基本可以体现 NEP。本研究绝大多数样地林龄和干扰历史相近, 生物量的空间格局间接体现生产力的空间格局, 因此估计森林碳汇(NPP、NEP 和净生态系统碳平衡)也应考虑空间异质性。

4 结论

帽儿山温带落叶阔叶林通量塔通量观测风浪区内 106 个样地(覆盖 3.3 hm², 总区域约 45 hm²)的乔木层总生物量、地上生物量和地下生物量分别在 276 m、198 m 和 375 m 尺度以下存在明显的空间变异, 其平均值分别为 154 Mg/hm²、123 Mg/hm²和 31 Mg/hm², 其变异系数分别为 38%、38%和 41%。生物量及其组分的这种空间变异主要受 BA 和优势高共同驱动, 其中前者起着决定作用, 而森林类型和地形因子起次要作用。为了提高涡度协方差技术与地面测树学方法测算森林碳汇的精度, 需要考虑生物量及其组分的空间异质性。

致谢:感谢帽儿山森林生态站提供的野外支持以及汤颖同学对本次野外实验调查的帮助。

参考文献(References):

- [1] Canadell J G, Raupach M R. Managing forests for climate change mitigation. *Science*, 2008, 320(5882): 1456-1457.
- [2] Fang J Y, Guo Z D, Hu H F, Kato T, Muraoka H, Son Y. Forest biomass carbon sinks in East Asia, with special reference to the relative contributions of forest expansion and forest growth. *Global Change Biology*, 2014, 20(6): 2019-2030.
- [3] Pan Y D, Birdsey R A, Fang J Y, Houghton R, Kauppi P E, Kurz W A, Phillips O L, Shvidenko A, Lewis S L, Canadell J G, Ciais P, Jackson R B, Pacala S W, McGuire A D, Piao S L, Rautiainen A, Sitch S, Hayes D. A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 2011, 333(6045): 988-993.
- [4] Wang X P, Fang J Y, Zhu B. Forest biomass and root-shoot allocation in northeast China. *Forest Ecology and Management*, 2008, 255(12): 4007-4020.
- [5] Sales M H, Souza C M Jr, Kyriakidis P C, Roberts D A, Vidal E. Improving spatial distribution estimation of forest biomass with geostatistics: A case study for Rondônia, Brazil. *Ecological Modelling*, 2007, 205(1/2): 221-230.
- [6] 刘双, 阮宏华. 基于地统计学的广东省和广西省森林生物量和 NPP 空间格局分析. *生态学杂志*, 2013, 32(9): 2502-2509.
- [7] Galeana-Pizaña J M, López-Caloca A, López-Quiroz P, Silván-Cárdenas J L, Couturier S. Modeling the spatial distribution of above-ground carbon in Mexican coniferous forests using remote sensing and a geostatistical approach. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 2014, 30: 179-189.
- [8] Zhang J, Huang S, Hogg E H, Lieffers V, Qin Y F, He H. Estimating spatial variation in Alberta forest biomass from a combination of forest inventory and remote sensing data. *Biogeosciences*, 2014, 11: 2793-2808.
- [9] 焦燕, 胡海清. 黑龙江省森林植被碳储量及其动态变化. *应用生态学报*, 2005, 16(12): 2248-2252.
- [10] 王新闯, 齐光, 于大炮, 周莉, 代力民. 吉林省森林生态系统的碳储量、碳密度及其分布. *应用生态学报*, 2011, 22(8): 2013-2020.
- [11] Yu D P, Wang X Y, Yin Y, Zhan J Y, Lewis B J, Tian J, Bao Y, Zhou W M, Zhou L, Dai L M. Estimates of forest biomass carbon storage in Liaoning province of Northeast China: a review and assessment. *PLoS One*, 2014, 9(2): e89572.
- [12] 李海奎, 雷渊才, 曾伟生. 基于森林清查资料的中国森林植被碳储量. *林业科学*, 2011, 47(7): 7-12.
- [13] 郭兆迪, 胡会峰, 李品, 李怒云, 方精云. 1977—2008 年中国森林生物量碳汇的时空变化. *中国科学: 生命科学*, 2013, 43(5): 421-431.
- [14] 王政权. 地统计学及在生态学中的应用. 北京: 科学出版社, 1999.

- [15] Liu C, Zhang L J, Li F R, Jin X J. Spatial modeling of the carbon stock of forest trees in Heilongjiang Province, China. *Journal of Forestry Research*, 2014, 25(2): 269-280.
- [16] Viana H, Aranha J, Lopes D, Cohen W B. Estimation of crown biomass of *Pinus pinaster* stands and shrubland above-ground biomass using forest inventory data, remotely sensed imagery and spatial prediction models. *Ecological Modelling*, 2012, 226: 22-35.
- [17] de Castilho C V, Magnusson W E, de Araújo R N O, Luizão R C C, Luizão F J, Lima A P, Higuchi N. Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian Forest: Effects of soil and topography. *Forest Ecology and Management*, 2006, 234(1/3): 85-96.
- [18] 刘晓梅, 布仁仓, 邓华卫, 胡远满, 刘志华, 吴志伟. 基于地统计学丰林自然保护区森林生物量估测及空间格局分析. *生态学报*, 2011, 31(16): 4783-4790.
- [19] Fu W J, Fu Z J, Ge H L, Ji B Y, Jiang P K, Li Y F, Wu J S, Zhao K L. Spatial variation of biomass carbon density in a subtropical region of southeastern China. *Forests*, 2015, 6(6): 1966-1981.
- [20] Du H Q, Zhou G M, Fan W Y, Ge H L, Xu X J, Shi Y J, Fan W L. Spatial heterogeneity and carbon contribution of aboveground biomass of moso bamboo by using geostatistical theory. *Plant Ecology*, 2010, 207(1): 131-139.
- [21] 贺鹏, 张会儒, 雷相东, 徐广, 高祥. 基于地统计学的森林地上生物量估计. *林业科学*, 2013, 49(5): 101-109.
- [22] 王维芳, 宋丽楠, 隋欣. 帽儿山林场森林生物量估测及时空动态格局分析. *东北林业大学学报*, 2010, 38(1): 47-49.
- [23] 赵德华, 李建龙, 齐家国, 范亚民. 陆地生态系统碳平衡主要研究方法评述. *生态学报*, 2006, 26(8): 2655-2662.
- [24] 王兴昌, 王传宽. 森林生态系统碳循环的基本概念和野外测定方法评述. *生态学报*, 2015, 35(13): 4241-4256.
- [25] Babst F, Bouriaud O, Papale D, Gielen B, Janssens I A, Nikinmaa E, Ibrom A, Wu J, Bernhofer C, Köstner B, Grünwald T, Seufert G, Ciais P, Frank D. Above-ground woody carbon sequestration measured from tree rings is coherent with net ecosystem productivity at five eddy-covariance sites. *New Phytologist*, 2014, 201(4): 1289-1303.
- [26] Curtis P S, Hanson P J, Bolstad P, Barford C, Randolph J C, Schmid H P, Wilson K B. Biometric and eddy-covariance based estimates of annual carbon storage in five eastern North American deciduous forests. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2002, 113(1/4): 3-19.
- [27] Gielen B, De Vos B, Campioli M, Neiryck J, Papale D, Verstraeten A, Ceulemans R, Janssens I A. Biometric and eddy covariance-based assessment of decadal carbon sequestration of a temperate Scots pine forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2013, 174-175: 135-143.
- [28] Réjou-Méchain M, Muller-Landau H C, Detto M, Thomas S C, Toan T L, Saatchi S S, Barreto-Silvia J S, Bourg N A, Bunyavejchewin S, Butt N, Brokelman W Y, Cao M, Cárdenas D, Chiang J M, Chuyong G B, Clay K, Condit R, Dattaraja H S, Davies S J, Duque A, Esufali S, Ewango C, Fernando R H S, Fletcher C D, Gunatilleke I A U N, Hao Z, Harms K E, Hart T B, Herault B, Howe R W, Hubbell S P, Johnson D J, Kenfack D, Larson A J, Lin L, Lin Y, Lutz J A, Makana J R, Malhi Y, Marthews T R, McEwan R W, McMahon S M, McShea W J, Muscarella R, Nathalang A, Noor N S M, Nytech C J, Oliveira A A, Phillips R P, Pongpattananurak N, Punchi-Manage R, Salim R, Schurman J, Sukumar R, Suresh H S, Suwanvecho U, Thomas D W, J Thompson, Uriarte M, Valencia R, Vicentini A, Wolf A T, Yap S, Yuan Z, Zartman C E, Zimmerman J K, Chave J. Local spatial structure of forest biomass and its consequences for remote sensing of carbon stocks. *Biogeosciences*, 2014, 11(23): 5711-5742.
- [29] 王静, 王兴昌, 王传宽. 基于不同浓度变量的温带落叶阔叶林 CO₂ 储存通量的误差分析. *应用生态学报*, 2013, 24(4): 975-982.
- [30] 张全智, 王传宽. 6 种温带森林碳密度与碳分配. *中国科学: 生命科学*, 2010, 40(7): 621-631.
- [31] Wang C K. Biomass allometric equations for 10 co-occurring tree species in Chinese temperate forests. *Forest Ecology and Management*, 2006, 222(1/3): 9-16.
- [32] 陈传国, 朱俊凤. 东北主要林木生物量手册. 北京: 中国林业出版社, 1989.
- [33] 王政权, 王庆成, 李哈滨. 红松老龄林主要树种的空间异质性特征与比较的定量研究. *植物生态学报*, 2000, 24(6): 718-723.
- [34] 邵均, 周正, 孙成璧. 黑龙江省次生林分类与经营技术问题的探讨. *林业科学*, 1964, 9(2): 134-150.
- [35] 魏亚伟, 周旺明, 于大炮, 周莉, 方向民, 赵伟, 包也, 孟莹莹, 代力民. 我国东北天然林保护工程区森林植被的碳储量. *生态学报*, 2014, 34(20): 5696-5705.
- [36] Chave J, Condit R, Lao S, Caspersen J P, Foster R B, Hubbell S P. Spatial and temporal variation of biomass in a tropical forest: results from a large census plot in Panama. *Journal of Ecology*, 2003, 91(2): 240-252.
- [37] 周玉荣, 于振良, 赵士洞. 我国主要森林生态系统碳贮量和碳平衡. *植物生态学报*, 2000, 24(5): 518-522.
- [38] 黎如. 小兴安岭原始阔叶红松林生物量及其空间分布格局[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2010.
- [39] Zhu B, Wang X P, Fang J Y, Piao S L, Shen H H, Zhao S Q, Peng C H. Altitudinal changes in carbon storage of temperate forests on Mt Changbai, Northeast China. *Journal of Plant Research*, 2010, 123(4): 439-452.
- [40] Zhou L, Dai L M, Wang S X, Huang X T, Wang X C, Qi L, Wang Q W, Li G W, Wei Y W, Shao G F. Changes in carbon density for three old-growth forests on Changbai Mountain, Northeast China: 1981-2010. *Annals of Forest Science*, 2011, 68(5): 953-958.
- [41] 佟健, 金光泽, 李凤日, 贾炜玮, 崔晓阳. 黑龙江省不同龄组软阔混交林碳密度及其分配. *生态学杂志*, 2014, 33(12): 3191-3202.

- [42] Chiba Y. Architectural analysis of relationship between biomass and basal area based on pipe model theory. *Ecological Modelling*, 1998, 108(1/3): 219-225.
- [43] Slik J W F, Aiba S I, Brearley F Q, Cannon C H, Forshed O, Kitayama K, Nagamasu H, Nilus R, Payne J, Paoli G, Poulsen A D, Raes N, Sheil D, Sidiyasa K, Suzuki E, van Valkenburg J L C H. Environmental correlates of tree biomass, basal area, wood specific gravity and stem density gradients in Borneo's tropical forests. *Global Ecology and Biogeography*, 2010, 19(1): 50-60.
- [44] Baraloto C, Rabaud S, Molto Q, Blanc L, Fortunel C, Hérault B, Dávila N, Mesones I, Rios M, Valderrama E, Fine P V A. Disentangling stand and environmental correlates of aboveground biomass in Amazonian forests. *Global Change Biology*, 2011, 17(8): 2677-2688.
- [45] Ni-Meister W, Lee S, Strahler A H, Woodcock C E, Schaaf C, Yao T, Ranson K J, Sun G Q, Blair J B. Assessing general relationships between aboveground biomass and vegetation structure parameters for improved carbon estimate from lidar remote sensing. *Journal of Geophysical Research*, 2010, 115(G2): G00E11.
- [46] 范文义, 张海玉, 于颖, 毛学刚, 杨金明. 三种森林生物量估测模型的比较分析. *植物生态学报*, 2011, 35(4): 402-410.
- [47] 罗云建. 中国森林生态系统生物量及其分配研究. 北京: 中国林业出版社, 2012.
- [48] Wang X P, Ouyang S, Sun O J, Fang J Y. Forest biomass patterns across northeast China are strongly shaped by forest height. *Forest Ecology and Management*, 2013, 293: 149-160.
- [49] 毛学刚, 范文义, 李明泽, 于颖, 杨金明. 黑龙江长白山森林生物量的时空变化分析. *植物生态学报*, 2011, 35(4): 371-379.
- [50] 王晓莉, 常禹, 陈宏伟, 胡远满, 焦琳琳, 冯玉婷, 吴文, 伍海峰. 黑龙江省大兴安岭森林生物量空间格局及其影响因素. *应用生态学报*, 2014, 25(4): 974-982.
- [51] Luo Y J, Wang X K, Zhang X Q, Booth T H, Lu F. Root: shoot ratios across China's forests: Forest type and climatic effects. *Forest Ecology and Management*, 2012, 269: 19-25.
- [52] Baldocchi D D. Assessing the eddy covariance technique for evaluating carbon dioxide exchange rates of ecosystems: past, present and future. *Global Change Biology*, 2003, 9(4): 479-492.
- [53] Ehman J L, Schmid H P, Grimmer C S B, Randolph J C, Hanson P J, Wayson C A, Cropley F D. An initial intercomparison of micrometeorological and ecological inventory estimates of carbon exchange in a mid-latitude deciduous forest. *Global Change Biology*, 2002, 8(6): 575-589.
- [54] 米娜, 于贵瑞, 温学发, 孙晓敏. 中国通量观测网络 (ChinaFLUX) 通量观测空间代表性初步研究. *中国科学: 地球科学*, 2006, 36(S1): 22-33.
- [55] Ilvesniemi H, Levula J, Ojansuu R, Kolari P, Kulmala L, Pumpanen J, Launiainen S, Vesala T, Nikinmaa E. Long-term measurements of the carbon balance of a boreal Scots pine dominated forest ecosystem. *Boreal Environment Research*, 2009, 14(4): 731-753.
- [56] Tan Z H, Zhang Y P, Yu G R, Sha L Q, Tang J W, Deng X B, Song Q H. Carbon balance of a primary tropical seasonal rain forest. *Journal of Geophysical Research*, 2010, 115(D4): D00H26.
- [57] 张慧, 申双和, 温学发, 孙晓敏, 米娜. 陆地生态系统碳通量贡献区评价综述. *生态学报*, 2012, 32(23): 7622-7633.
- [58] 焦振, 王传宽, 王兴昌. 温带落叶阔叶林冠层 CO₂ 浓度的时空变异. *植物生态学报*, 2011, 35(5): 512-522.
- [59] Wang X C, Wang C K, Li Q L. Wind regimes above and below a temperate deciduous forest canopy in complex terrain: interactions between slope and valley winds. *Atmosphere*, 2015, 6(1): 60-87.
- [60] Pan Y D, Birdsey R A, Phillips O L, Jackson R B. The structure, distribution, and biomass of the world's forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2013, 44: 593-622.