

DOI: 10.20103/j.stxb.202407251753

蔡煜祺, 申彦科, 宋理桥, 梁莉, 章文龙, 杨泽秀, 宋希强, 冯雪萍. 海南南渡江迈湾次生林乔木层生物量动态特征及其对河道梯度的响应. 生态学报, 2025, 45(10): 4867-4877.

Cai Y Q, Shen Y K, Song L Q, Liang L, Zhang W L, Yang Z X, Song X Q, Feng X P. Characteristics of biomass dynamics in the arbor layer of secondary forest in Maiwan, Nandujiang, Hainan Island and its response to river gradient. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(10): 4867-4877.

海南南渡江迈湾次生林乔木层生物量动态特征及其对河道梯度的响应

蔡煜祺^{1,2,3}, 申彦科⁴, 宋理桥^{1,2,3}, 梁莉^{1,2,3}, 章文龙^{1,2,3}, 杨泽秀⁵, 宋希强^{1,2,3}, 冯雪萍^{1,2,3,*}

1 海南大学热带农林学院, 海口 570228

2 海南大学海南省热带特色花木资源生物学重点实验室, 海口 570228

3 海南大学热带特色林木花卉遗传与种质创新教育部重点实验室, 海口 570228

4 中水北方勘测设计研究有限责任公司, 天津 300222

5 海南珠峰林业生态研究所, 海口 570100

摘要: 为揭示热带低地雨林乔木层的生物量分布及变化规律, 以南渡江迈湾水利枢纽段热带次生林为研究对象, 采用生物量估测回归模型计算目标乔木层地上生长量及增量, 系统解析其在物种组成、径级、高度级及距河道距离梯度的空间分异规律。结果表明: (1) 黄桐属 (*Endospermum*) 和白颜树属 (*Gironniera*) 为乔木层地上生物量主要贡献类群, 其中黄桐属生物量占比 (18.17%) 及平均单株生物量储存量 (427.31 kg) 均居首位; (2) 乔木层生物量主要分布于中径级组 (13 cm ≤ DBH < 25 cm, 占比 41.63%) 和中层高度级组 (10 m ≤ H < 15 m, 占比 53.93%), 但特大径级组 (37 cm ≤ DBH) 与上层高度级组乔木 (20 m ≤ H) 的地上平均单株生物量增量最大; (3) 乔木层总生物量与平均单株生物量增量沿河道距离梯度呈单峰型格局, 峰值出现于距河道 650—950 m 范围内, 该区域植物群落的胸径和高度级分布范围最广, 同时表现出多种径级与高度级层乔木共存的丰富性。此外, 大径级 (25 cm ≤ DBH < 37 cm) 与高冠层 (20 m ≤ H) 乔木的占比随河道距离增加呈梯度上升趋势, 该格局可能受河岸带地下水波动影响; (4) 前半年 (3 月至同年 9 月) 的乔木平均单株生物量增长量普遍高于后半年 (9 月至次年 3 月) 的增长量。研究结果初步揭示热带低地雨林乔木层生物量在物种组成、径级组和高度级组的分布以及对距河道距离的响应变化, 为深入理解热带低地雨林固碳动态过程、生物多样性保护及生态恢复提供科学依据。

关键词: 热带低地雨林; 距河道距离; 径级; 高度级; 平均单株生物量

Characteristics of biomass dynamics in the arbor layer of secondary forest in Maiwan, Nandujiang, Hainan Island and its response to river gradient

CAI Yuqi^{1,2,3}, SHEN Yanke⁴, SONG Liqiao^{1,2,3}, LIANG Li^{1,2,3}, ZHANG Wenlong^{1,2,3}, YANG Zexiu⁵, SONG Xiqiang^{1,2,3}, FENG Xueping^{1,2,3,*}

1 College of Tropical Agriculture and Forestry, Hainan University, HaiKou 570228, China

2 Key Laboratory of Genetics and Germplasm Innovation of Tropical Forest Trees and Ornamental Plants, HaiKou 570228, China

3 Key Laboratory of Genetics and Germplasm Innovation of Tropical Special Forest Trees and Ornamental Plants, Ministry of Education, HaiKou 570228, China

4 China Water Resources Beifang Investigation, Design and Research Co. Ltd., TianJin 300222, China

基金项目: 海南省南渡江迈湾水利枢纽次生热带雨林人工抚育试验 (HD-KYH-2022322); 海南省自然科学基金青年基金项目 (322QN229)

收稿日期: 2024-07-25; **采用日期:** 2025-04-15

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: fxp@hainanu.edu.cn

5 Hainan Everest Landscape Architecture Technology Co., Ltd., Haikou 570100, China

Abstract: In order to reveal the biomass distribution and changing law of the tree layer of tropical lowland rainforest, it took the tropical secondary forest of the Maiwan Water Conservancy Hub section of the Nanduijiang River as the object of study, and used the biomass estimation regression model to calculate the aboveground growth and increment of the target tree layer, and systematically analyzed the spatial differentiation of the tree layer in terms of its species composition, diameter level, height level, and the gradient of the distance from the river channel. The results showed that: (1) *Endospermum* and *Gironniera* were the main contributors of aboveground biomass in the tree layer, with *Endospermum* ranking first in terms of biomass share (18.17%) and average biomass storage per plant (427.31 kg); (2) the biomass in the tree layer was mainly distributed in the intermediate diameter class group ($13\text{ cm} \leq \text{DBH} < 25\text{ cm}$, accounting for 41.63% of the total) and middle height class group ($10\text{ m} \leq H < 15\text{ m}$, accounting for 53.93%), but the average above-ground single-plant biomass increment of trees in the extra-large diameter class group ($37\text{ cm} \leq \text{DBH}$) and upper height class group ($20\text{ m} \leq H$) was the largest; (3) the total biomass of the tree layer layer and the average single-plant biomass increment showed a unimodal pattern along the gradient of the distance from the river, with the peaks appearing at 650—950 m from the river channel, the plant community in this area had the widest distribution of diameter at breast height and height class, and also showed the richness of coexistence of trees in multiple diameter and height classes. In addition, the proportion of large diameter class ($25\text{ cm} \leq \text{DBH} < 37\text{ cm}$) and high canopy layer ($20\text{ m} \leq H$) trees showed a gradient increasing trend with the increase of the distance from the river channel, and this pattern may be influenced by the fluctuation of groundwater in the riparian zone; (4) the average biomass growth of trees in the first half of the year (March to September of the same year) was generally higher than that of the second half of the year (September to March of the following year). The results of the study preliminarily revealed the distribution of biomass in the arbor layer of tropical lowland rainforests in terms of species composition, diameter class group and height class group, as well as the changes in response to the distance from the river, which will provide a scientific basis for an in-depth understanding of the dynamic process of carbon sequestration in tropical lowland rainforests, biodiversity conservation and ecological restoration.

Key Words: tropical lowland rainforest; the distance from the river; diameter class; height class; average biomass per plant

生物量作为森林生态系统中的重要功能组成部分,能够反映植物群落生产力水平及生态系统物质循环规律^[1]。森林生物量在时空格局上具有显著异质性^[2],其动态变化是衡量森林健康、固碳碳汇能力及其对环境和人类贡献的重要指标^[3],随森林林龄增长,树木自身的生物学特征也会影响个体生物量的积累及分配格局。森林地上生物量主要随生态环境内生物^[4-5]、非生物因素^[6-8]及人为干扰^[9]而变化,其通过干涉植物群落的生长过程来影响生态系统的生物量累积^[10-11]。在热带雨林生物量研究中,普遍认为森林群落结构特征是影响生物量差异的重要原因之一^[12],特别是植物群落的大小结构分布特征对群落生物量具有决定性作用^[5]。Dewalt 等^[12]对 4 种热带低地雨林群落的生物量研究发现,小型树木($1\text{ cm} \leq \text{DBH} < 10\text{ cm}$)和藤本分别贡献总生物量的 4%—5%,而胸径超过 70 cm 的大型树木承载着地上生物量的主体部分,表明大型树木的丰度与生物量积累密切相关。该现象在海南热带山地雨林中同样显著,热带低海拔山地雨林因更优越的水热条件和较少的人类干扰,更易大型树木发育,其乔木层地上生物量的分配比例高达 94.22%,且大型树木的生物量比例随恢复年限增加而显著上升^[13]。乔木层占林分生物量较大时,其与小型树木的竞争关系可能导致林下植被生物量显著受限,即下木层生物量受乔木层控制^[14]。进一步研究发现,在海南云雾林^[15]和原始林^[16]的生物量均呈现向大径级和高度级乔木聚集的分布特征。可见,乔木层在热带森林的地上生物量分配中占据了主导地位,在人工林或次生林乔木层生物量所占比例更大^[14]。

热带雨林林区内分布广泛的河流、水库、湖池等水域通过调节局部地区水热循环,深刻影响森林生态系统的小气候环境^[17]。研究表明,海南岛内的松涛水利枢纽、万宁水利枢纽、迈湾水利枢纽等大型水利枢纽,对海

南岛水系流域内河岸带植物群落覆盖、林下水土保持具有促进作用;对不同距河道距离的植物群落产生由近及远的波动影响^[18]。例如,陈怡超等^[19]发现海南杜鹃(*Rhododendron hainanense*)在河岸弯道凸岸中距离及下游区域呈主要聚集分布;而绿地与水域距离梯度则呈现显著的生态阈值效应,近水域区域因增湿降温效应,促进绿地植被生长^[20];也有学者发现随沿河岸距离增加,植物群落盖度呈先上升后下降的变化趋势^[21]。可见距水域/河道垂直距离通过改变水分可利用性、微气候条件及种间竞争关系,驱动植物群落的异质性分布。

南渡江迈湾水利枢纽段依托上游松涛水库的水系调度,形成以河流-森林为主导的复合生态系统,兼具农业灌溉、水利防洪及生态保护功能。该区域植被分布广泛,热带次生林植被覆盖度高,生物量储量丰富^[22]。但在调查过程中发现,热带低地雨林中高大乔木较少,一定程度受人类活动干扰,群落生物量大幅减少^[23],阐明热带低地雨林乔木层生物量异质性及其变化规律,并探究水域对植物群落生长量动态变化的调控作用,是揭示该生态系统生态功能稳定性的重要途径。本研究以迈湾水利枢纽周边的热带低地雨林为对象,基于黄全等^[24]生物量估算模型,探讨林区内地地上乔木生物量随物种、树木径级/高度级以及距河道距离的分布及变化规律,以了解迈湾水利枢纽周围森林群落的生态调节功能以及为热带河岸带生物多样性保护与生态恢复提供基础数据,同时为热带低地雨林森林固碳动态过程奠定理论基础。

1 研究区概况

迈湾水利枢纽位于南渡江中游河段(经度为 109.845°E—109.973°E,纬度为 19.404°N—19.425°N),海南省中部屯昌县和澄迈县交界处(图 1)。研究区属热带季风气候区,地处热带北部边缘,气候温和,降雨充沛,台风频繁,干、湿季差别显著。平均气温 23.5℃,平均相对湿度 85%,年平均降水量 2000—2400 mm。该地区属变质岩砖红壤,分布一定面积的热带次生林,水土流失严重,有部分土地裸露,区域内树种以黄桐(*Endospermum chinense*)、白颜树(*Gironniera subaequalis*)、鹅掌柴(*Heptapleurum heptaphyllum*)、水锦树(*Wendlandia uvariifolia*)等小乔木为主体。

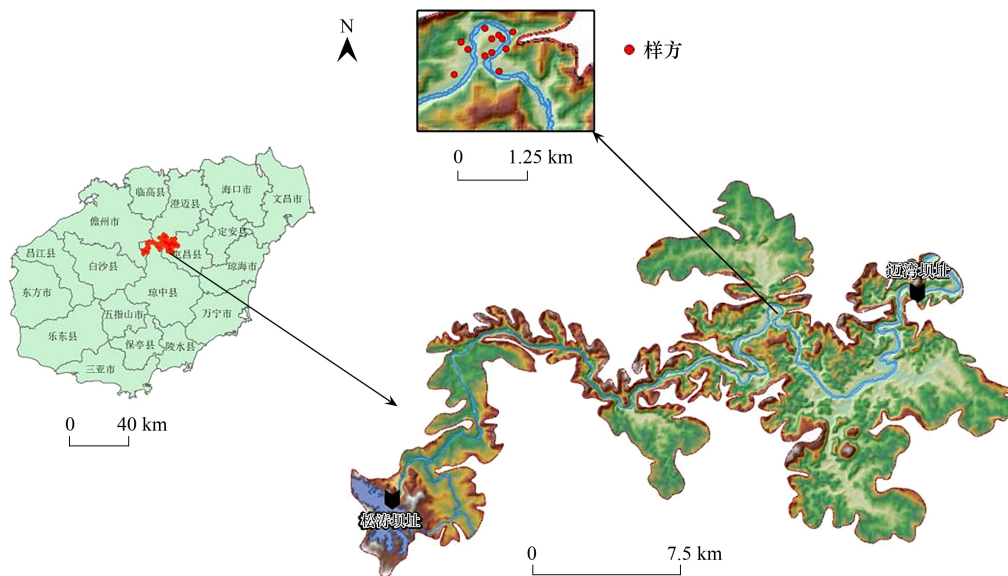


图 1 研究区域区位图

Fig.1 Location map of the research area

2 材料与方法

2.1 数据收集

本研究于 2023 年 3 月至 2024 年 3 月在南渡江流域迈湾水利枢纽毗邻区域(地理坐标:19.400°—19.426°E,

109.844°—109.974°N)展开。依据河岸梯度特征,系统布设 12 个 20 m×20 m 样方(表 1),样方间距大于等于 100 m。对样方内所有胸径大于等于 5 cm 的乔木进行胸径、树高和损伤情况进行调查。

根据《海南植物志》确定乔木物种名,并查询植物智官网(<https://www.iplant.cn/>)确认乔木科属(APG IV 被子植物分类系统),将无法于现场辨认记录的树种进行多角度拍摄留存照片,委托海南大学热带农林学院史佑海副教授完成照片影像复核鉴定。共记录乔木 634 株,隶属 36 科 66 属,本文将分两个时间段统计其间的乔木生物量变化,分别为前半年(2023 年 3 月—9 月)和后半年(2023 年 9 月—2024 年 3 月)。

表 1 研究区域 12 个样地基本概况

Table 1 Basic profiles of 12 plots in the study area

样地编号 Sample plot number	纬度(N) Latitude	经度(E) Longitude	海拔/m Elevation	地貌类型 Landform type	坡向 Slope direction	坡度 Slope	郁闭度/% Canopy density	主要植物群落 Main plant communities
1	19.39953326°	109.84580379°	156	丘陵	西北 295°	10°	90	A01(琼揽+银柴-乌毛蕨)
2	19.40413810°	109.84370538°	157	丘陵	西北 296°	11°	90	A02(水锦树+黄毛榕-乌毛蕨)
3	19.42297784°	109.85448054°	121	丘陵	东坡 95°	30°	75	A03(银柴+鹅掌柴-黑面神-飞机草)
4	19.42346597°	109.85142536°	249	山脊	东坡 90°	15°	70	A04(白颜树+降真香-水锦树)
5	19.42580281°	109.85849789°	153	山脊	西北 315°	25°	80	A05(倒吊笔+白颜树-热带鳞始蕨)
6	19.42546881°	109.86270752°	190	山脊	东北 65°	35°	60	A06(白颜树+黄毛榕-岭南山竹子)
7	19.42419312°	109.86241006°	207	丘陵	西北 295°	10°	90	A07(鹅掌柴+白颜树-海南虎皮楠-线柱兰)
8	19.42183908°	109.86719205°	170	丘陵	东坡 60°	30°	80	A08(白颜树+大罗伞-沙皮蕨)
9	19.42088873°	109.87319865°	202	山脊	东北 59°	30°	70	A09(白颜树+野漆树-刺轴桐-爱地草)
10	19.41772173°	109.97399474°	201	山脊	北坡 338°	15°	80	A10(白颜树+海南红豆-野漆树)
11	19.41556644°	109.86819179°	174	山脊	南坡 160°	30°	80	A11(白颜树+鹅掌柴-刺轴桐)
12	19.41914015°	109.87200590°	181	丘陵	西南 205°	10°	80	A12(白颜树+大萼木姜子-大罗伞-粉背菝葜)

2.2 数据分析

2.2.1 生物量模型

本研究采用黄全等^[24]提出的热带雨林地上乔木单株生物量估测回归模型,其研究区域位于海南省黎母山热带雨林,其地理区位和立地条件与本研究所处区域高度相似,经专家验证评估该模型具有较高的估测精度^[25],被广泛应用于热带地区生物量估测研究。

$$W=0.45691[(DBH)^2H]^{0.960662}$$

式中,W 为地上单株生物量(kg),DBH 为单木胸径(cm),H 为单木树高(m)。

2.2.2 乔木径级划分

依据《国家森林资源连续清查技术规定》的划分标准,将起测胸径(5 cm)以上的乔木划分为 4 个径级组,分别为小径组:5 cm≤DBH<13 cm;中径组:13 cm≤DBH<25 cm;大径组:25 cm≤DBH<37 cm;特大径组:37 cm≤DBH,在此基础上,对 12 个样方的热带低地雨林群落中各径级组乔木的总地上生物量及平均单株生物量进行统计分析。

2.2.3 乔木高度级划分

乔木高度级的划分参考刘万德等^[1]的分级方式,采用上限排外法将乔木划分为 5 个高度级组:分别为下层高度级组:0 m≤H<5 m;中下层高度级组:5 m≤H<10 m;中层高度级组:10 m≤H<15 m;中上层高度级组:15 m≤H<20 m;上层高度级组:25 m≤H,在此基础上,对 12 个样方的热带低地雨林群落中各高度级组乔木的总地上生物量及平均单株生物量进行统计分析。

2.2.4 距河道距离划分

样地距河道距离的分级参考张晓龙等^[21]的研究方法,根据样方与河道直线距离(D)将 12 个样地划分为 5 个样地组:即第一组: $0\text{ m} \leq D < 350\text{ m}$;第二组: $350\text{ m} \leq D < 650\text{ m}$;第三组: $650\text{ m} \leq D < 950\text{ m}$;第四组: $950\text{ m} \leq D < 1250\text{ m}$;第五组: $1250\text{ m} \leq D$,在此基础上,对各组样地中热带低地雨林群落乔木的总地上生物量及平均单株生物量进行统计分析。

3 结果与分析

3.1 乔木生物量分布规律

3.1.1 乔木生物量随种群差异的分布规律

乔木层总生物量主要集中于大戟科(*Euphorbiaceae*)、大麻科(*Cannabaceae*)、樟科(*Lauraceae*)、五加科(*Araliaceae*)及漆树科(*Anacardiaceae*),上述 5 科累积贡献率达 80.16%(表 2);属级单元中,黄桐属(*Endospermum*)、白颜树属(*Gironniera*)、鹅掌柴属(*Schefflera*)、榕属(*Ficus*)、红豆属(*Ormosia*)、漆树属(*Toxicodendron*)等 10 属合计占比 67.12%。科级单元内单株生物量储存量较为分散,平均单株生物量差异大,而属级单元内单株生物量差异小,植物生长较接近。其中整体生物量占比较大的有大戟科黄桐属和大麻科白颜树属,黄桐属同时占据总生物量占比(18.17%)和单株生物量均值(427.31 kg/株)的最高值,其代表种黄桐可确定为该区域生物量优势种;而大麻科白颜树属占据较大的总生物量占比(13.96%)的同时却仅具有极少的单株生物量均值(21.26 kg/株),普遍低于其他属的乔木。

表 2 样区内乔木层生物量排在前 10 位的生物量优势科和生物量优势属

Table 2 The top 10 dominant families and dominant genera in tree layer biomass in the sample area

科 Family	生物量 Biomass/ (t/hm ²)	生物量占比 Percentage of biomass/%	平均单株生物量 Average single plant biomass/ (kg/株)	属 Genus	生物量 Biomass/ (t/hm ²)	生物量占比 Percentage of biomass/%	平均单株生物量 Average single plant biomass/ (kg/株)
大戟科 <i>Euphorbiaceae</i>	26.57	18.69	335.65±410.91a	黄桐属 <i>Endospermum</i>	25.83	18.17	427.31±217.85f
大麻科 <i>Cannabaceae</i>	19.91	14.00	47.08±55.69b	白颜树属 <i>Gironniera</i>	19.85	13.96	21.26±14.85a
樟科 <i>Lauraceae</i>	13.24	9.31	171.74±153.76b	鹅掌柴属 <i>Heptapleurum</i>	12.13	8.53	112.58±74.21bc
五加科 <i>Araliaceae</i>	12.13	8.53	114.20±162.44b	榕属 <i>Ficus</i>	7.69	5.41	45.21±27.07ab
漆树科 <i>Anacardiaceae</i>	10.07	7.08	185.94±250.67b	红豆属 <i>Ormosia</i>	6.60	4.64	211.30±124.56de
芸香科 <i>Rutaceae</i>	9.02	6.35	120.33±212.68b	漆树属 <i>Toxicodendron</i>	6.48	4.56	151.42±87.28cd
桑科 <i>Moraceae</i>	7.69	5.41	75.30±104.43b	蜜茱萸属 <i>Melicope</i>	5.14	3.61	272.43±93.77e
豆科 <i>Fabaceae</i>	7.44	5.24	188.06±126.82b	柯属 <i>Lithocarpus</i>	4.18	2.94	269.36±166.42e
壳斗科 <i>Fagaceae</i>	4.18	2.94	401.46±328.67a	山油柑属 <i>Acronychia</i>	3.83	2.69	58.04±39.88ab
橄榄科 <i>Burseraceae</i>	3.72	2.61	445.95±127.46a	橄榄属 <i>Canarium</i>	3.72	2.61	445.95±127.46f
合计 Total	113.98	80.16		合计 Total	95.44	67.12	

a、b、c、d 等字母代表不同科间/属间存在差异显著,相同字母表示在科间/属间无显著差异($P < 0.05$)

3.1.2 乔木生物量随径级的分布规律

乔木层地上生物量在径级梯度上呈现显著的单峰分布格局(表 3),峰值出现在中径级组($13\text{ cm} \leq \text{DBH} < 25\text{ cm}$)区间内,其生物量贡献率达 41.63%;大径级组($25\text{ cm} \leq \text{DBH} < 37\text{ cm}$)以 34.68%的贡献率成为次优组分,二者累积贡献率达 76.31%。特大径级个体($37\text{ cm} \leq \text{DBH}$)单株生物量均值达 982.45 kg,表明乔木个体随径级增大而增强的生物量累积策略。中径级乔木的单株生物量平均值较低,但数量较多,其在总生物量中占据主导地位。

3.1.3 乔木生物量随高度级的分布规律

乔木层地上生物量在垂直空间上呈显著的单峰分布格局(表 4),峰值区位于中层高度级组($10\text{ m} \leq H < 15\text{ m}$),生物量密度达 33.82 t/hm²,占总生物量的 53.93%。上层高度级组($20\text{ m} \leq H$)单株生物量均值达 757.66 kg/株,

表明个体生物量积累能力与树高存在一定正相关关系。然而受群落结构特征和数量特征共同影响,约 87.45% 的地上生物量主要富集于中下层 ($5 \leq H < 10 \text{ m}$)、中层及中上层 ($15 \leq H < 20 \text{ m}$) 高度级组。该分布特征与热带低地雨林典型的群落垂直结构特征相符,其形成主要由于中层高度级乔木 ($10 \leq H < 15 \text{ m}$) 的集中分布。

表 3 不同径级乔木的地上生物量分布

Table 3 Aboveground biomass distribution of trees with different diameter classes

径级组 Diameter class	径级范围 Diameter range/cm	生物量 Biomass/ (t/hm^2)	占有生物量比例 Percentage of biomass/%	平均单株生物量 Average biomass per individual/($\text{kg}/\text{株}$)
小径级组 Small-diameter class	$5 \leq \text{DBH} < 13$	8.72	13.90	$15.56 \pm 10.33\text{a}$
中径级组 Medium-diameter class	$13 \leq \text{DBH} < 25$	26.11	41.63	$106.20 \pm 52.97\text{b}$
大径级组 Large-diameter class	$25 \leq \text{DBH} < 37$	21.75	34.68	$386.65 \pm 118.46\text{c}$
特大径级组 Extra-large diameter class	$37 \leq \text{DBH}$	6.14	9.79	$982.45 \pm 223.48\text{d}$

a、b、c、d 等字母代表不同径级组间存在差异显著,相同字母表示在不同径级组间无显著差异 ($P < 0.05$); DBH: 胸径 Diameter at breast height

表 4 不同高度级乔木的地上生物量分布

Table 4 Aboveground biomass distribution of trees with different height classes

高度级组 Height stratum	高度级 H Stratum range/m	生物量 Biomass/(t/hm^2)	占有生物量比例 Percentage of biomass/%	平均单株生物量 Average biomass per individual/($\text{kg}/\text{株}$)
下层高度级组 Lower height stratum	$0 \leq H < 5$	0.93	1.49	$7.60 \pm 4.87\text{a}$
中下层高度级组 Lower-middle height stratum	$5 \leq H < 10$	15.08	24.04	$27.84 \pm 25.22\text{a}$
中层高度级组 Middle height stratum	$10 \leq H < 15$	33.82	53.93	$182.41 \pm 105.79\text{b}$
中上层高度级组 Upper-middle height stratum	$15 \leq H < 20$	8.15	12.99	$651.73 \pm 298.21\text{c}$
上层高度级组 Upper height stratum	$20 \leq H$	4.74	7.55	$757.66 \pm 241.94\text{d}$

a、b、c、d 等字母代表不同高度级组间存在差异显著,相同字母表示在不同高度级组间无显著差异 ($P < 0.05$)

3.1.4 乔木生物量随距河道距离差异的分布规律

由表 5 可知,乔木层地上生物量空间分布与河道距离存在显著关联。第三样地组(距河道 $650 \text{ m} \leq D < 950 \text{ m}$) 具有最高的生物量累积,占比 47.09%,整体呈现典型的单峰型空间分布格局,生物量峰值出现在 $650\text{—}950 \text{ m}$ 区间,之后随河道距离增加呈梯度递减趋势。相较于总生物量,单株生物量均值则呈现相反趋势,最大河道距离 ($1250 \leq D$) 乔木平均单株生物量最高,达到 $102.78 \text{ kg}/\text{株}$,但组内个体差异较大,总生物量积累减小。

表 5 不同距河道距离样地中乔木的地上生物量分布

Table 5 Aboveground biomass distribution of trees in plots with different distance to river

样地组 Plot group	距河道距离 D The different distance to river/m	生物量 Biomass/ (t/hm^2)	占有生物量比例 Percentage of biomass/%	平均单株 生物量 Average biomass per individual/ ($\text{kg}/\text{株}$)	平均胸径 Average diameter at breast height/cm	平均树高 Average tree height/m
第一组 Group I	$0 \leq D < 350$	2.12	3.37	$19.16 \pm 17.83\text{a}$	$9.02 \pm 3.10\text{a}$	$5.29 \pm 1.66\text{a}$
第二组 Group II	$350 \leq D < 650$	5.85	9.33	$35.55 \pm 35.19\text{a}$	$9.75 \pm 5.37\text{a}$	$6.19 \pm 2.32\text{a}$
第三组 Group III	$650 \leq D < 950$	29.54	47.09	$87.51 \pm 107.64\text{a}$	$14.32 \pm 8.20\text{b}$	$8.83 \pm 3.46\text{b}$
第四组 Group IV	$950 \leq D < 1250$	15.85	25.27	$91.77 \pm 129.97\text{b}$	$14.59 \pm 7.87\text{b}$	$8.82 \pm 3.11\text{b}$
第五组 Group V	$1250 \leq D$	9.37	14.94	$102.78 \pm 122.26\text{b}$	$16.12 \pm 8.82\text{b}$	$9.69 \pm 3.54\text{b}$

a、b、c、d 等字母代表不同样地组间差异显著,相同字母表示在样地组间无显著差异 ($P < 0.05$)

由图 2,图 3 可知,径级与高度级组结构沿河道距离梯度呈规律性分异特征。径级分布方面,近岸样地组

($D < 650$ m) 以 $DBH < 25$ cm 的中小径级乔木为主。随河道距离增加, 中小径级乔木的占比逐渐下降, 而大径级 ($25 \leq DBH < 37$) 乔木占比升高至 14.6%, 并在 650—950 m 区间出现多径级乔木共存现象。垂直结构方面, 下层乔木 ($H < 5$ m) 占比随河道距离增加而减少, 而中层乔木 ($10 \text{ m} \leq H < 15$ m) 占比随距离梯度增加显著上升; 中下层乔木 ($5 \leq H < 10$ m) 始终占据 45% 以上的优势地位。各高度级层的乔木共存现象同样始现于 650—950 m 区间。上述格局表明, 近岸区域 ($D < 650$ m) 受水文扰动影响较大, 以速生中小乔木为主。随环境梯度变化, 650—950 m 区间形成结构复杂、生物量富集的稳定群落。

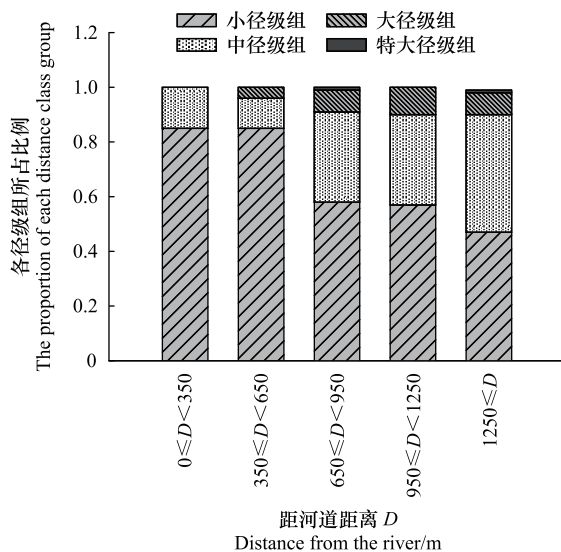


图 2 不同距河道距离样地组中各径级组所占比例

Fig.2 The proportion of each distance class group in the sample group with different distance to river

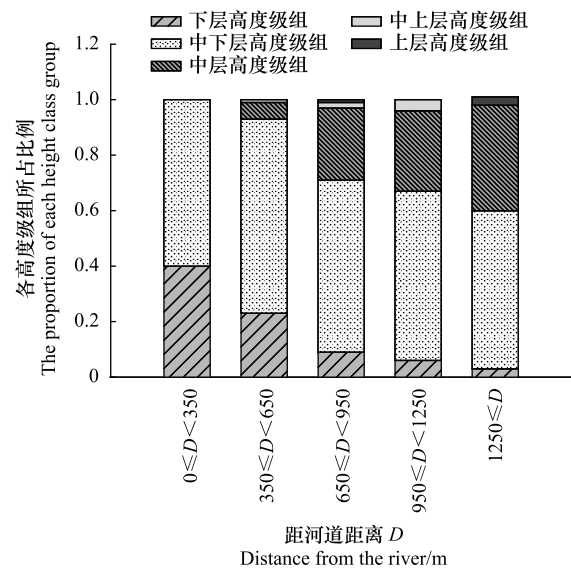


图 3 不同距河道距离样地组中各高度级组所占比例

Fig.3 The proportion of each height class group in the sample group with different distance to river

3.2 乔木生物量变化规律

3.2.1 基于物种差异的乔木生物量变化

黄桐属、柯属、红豆属、北油丹属 (*Alseodaphnopsis*) 及鹅掌柴属位列平均单株生物量增量前五 (图 4), 其中黄桐属以 60.39 kg/株的增量值显著高于其他属。时序动态分析表明后半年红豆属、北油丹属与鹅掌柴属的生物量增量居多, 而黄桐属与柯属则表现为前半年积累更多生物量, 表明不同属种在响应季节性环境因子时形成差异化的生长适应策略。

3.2.2 基于径级差异的乔木生物量变化

乔木径级梯度分析发现生物量增量随径级梯度上升而增加 (图 5), 其中特大径级组 ($37 \text{ cm} \leq DBH$) 以 76.87 kg/株的增量在整体增量中占主导地位, 其占比超过其他径级组总和。各径级组增量排序为: 小径级 ($DBH < 13 \text{ cm}$) 3.23 kg/株、中径级 ($13 \leq DBH < 25 \text{ cm}$) 12.53 kg/株、大径级 ($25 \leq DBH < 37 \text{ cm}$) 30.53 kg/株, 形成显著的梯度差异。季节动态分析显示, 后半年 (9 月—次年 3 月) 的生物量积累速率较前半年 (3—9 月) 具有明显提升, 且该增幅随径级增大呈扩大趋势。该结果表明, 特大径级乔木不仅具有较高的生物量积累潜能, 同时对季节变化呈现更强的生态适应性。

3.2.3 基于高度级组差异的乔木生物量变化

乔木生物量增量大小随高度级梯度呈递增趋势 (图 6)。其中上层高度级组 ($20 \text{ m} \leq H$) 的增量最高, 达 89.56 kg/株, 表明冠层上部是生物量积累的主要功能层。进一步分析发现, 生长季时段对增量动态具有调控作用。相较于前半年 (3—9 月), 后半年 (9 月—次年 3 月) 增量值呈现降低趋势, 与高度级梯度变化趋势一致, 表明乔木生物量积累过程对季节的响应具有明显的垂直异质性特征, 并且高冠层乔木在冠层生长结构优

化及生物量资源利用策略中具有重要作用。

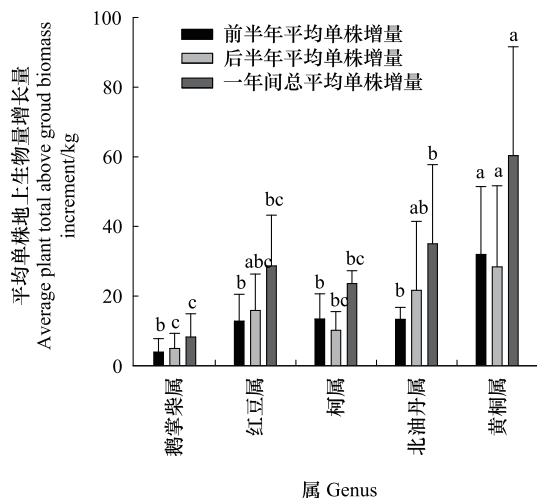


图4 不同属间乔木的平均单株生物量变化

Fig.4 Changes of average biomass per plant of trees in different genera

a, b, c, d 等字母代表不同属间存在差异显著, 相同字母表示在属间无显著差异 ($P < 0.05$)

3.2.4 基于距河道距离差异的样地乔木生物量变化

乔木平均单株生物量增量沿河距离梯度变化呈现单峰分布格局(图7)。第一样地组(距河道 0—350 m 区间)至第二样地组(距河道 350—650 m 区间)的增量增长速率最高, 在第三样地组(距河道 650—950 m 区间)出现生物量增量峰值达 9.38 kg/株。之后随河道距离增加呈现递减趋势。此外, 生长季对单株生物量增量亦具有显著影响, 前半年(3—9 月)单株平均增量普遍高于后半年(9 月—次年 3 月), 且该季节效应在沿河各距离样地间均表现出一致性。可见河道距离及季节变化均影响乔木生长, 距河道距离 650—950 m 区间是最优的生物量积累区域, 且前半年(3—9 月)是生物量积累最佳时期。

4 讨论

4.1 乔木层地上生物量分布规律

在乔木层属级分类单元的地上生物量分布特征方面, 黄桐属、白颜树属、鹅掌柴属等 10 个属的地上生物量合计占比 67.12%。其中大戟科黄桐属(18.17%)占比最高, 且大戟科黄桐属具有相对较高的平均单株生物量储存量(427.31 kg/株)。该结果与方发之等^[26]针对黄桐幼林生长特性的研究结果相符, 结果表明黄桐作为海南热带低地雨林及次生季雨林的优势建群种, 不仅具有广泛的种群分布特征, 其植株形态高大且干物质积累效率显著, 直接决定该物种在群落生物量构成中的主导地位。其次为白颜树属(总生物量占比达13.96%), 白颜树属乔木具有高种群密度的优势, 形成属间共生

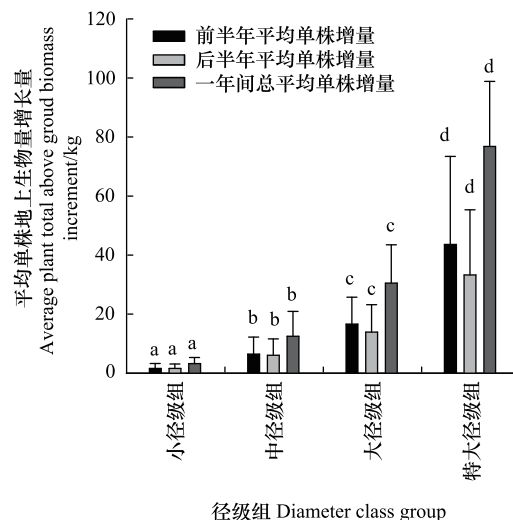


图5 不同径级组间乔木的平均单株生物量变化

Fig.5 Changes of average biomass per tree among different diameter classes group

a, b, c, d 等字母代表不同径级组间存在差异显著, 相同字母表示在径级组间无显著差异 ($P < 0.05$)

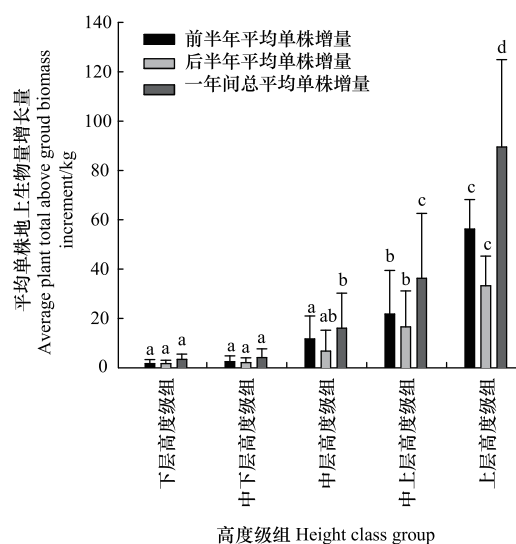


图6 不同高度级乔木的平均单株生物量变化

Fig.6 Changes of average biomass per plant of trees of different height classes

a, b, c, d 等字母代表不同高度级组间存在差异显著, 相同字母表示在高度级组间无显著差异 ($P < 0.05$)

物量积累现象,这与白颜树对热带湿润环境具有显著适应性,在腐殖质富集的热带雨林土壤中天然更新能力突出有关^[27-28],是热带低地雨林的功能优势种^[29]。可见在属间生物量差异中,在群落组成比例和生物量贡献率方面均占据主导地位的优势属以黄桐属、白颜树属为主。

4.2 乔木层地上生物量变化规律

乔木层地上生物量在径级和高度级维度均具有明显集聚特征。在径级分布方面,乔木层生物量主要富集于中径级组 ($13\text{ cm} \leq \text{DBH} < 25\text{ cm}$),所占比例为 41.63%;高度级分布方面,乔木层生物量集中分布于中层高度级组 ($10\text{ m} \leq H < 15\text{ m}$),所占比例为 53.93%;表明乔木层生物量主要集聚于中等个体。该结论与邵晓莉等^[15]针对海南岛热带云雾林的研究存在差异,邵晓莉等^[15]研究显示地上生物量主要储存在大径级和高大树体,而本研究揭示的分布格局则表现为中等乔木占优势,可能是中等树高和胸径的乔木数量最多,此特征与海南热带低地雨林典型群落结构相符^[30],且研究区域位于南渡江流域中端,存在有人工干扰的普遍情况,在实际调查过程中曾发现高大乔木曾被砍伐的痕迹。毛

铭江等^[31]对 1990—2020 年南渡江流域人为干扰动态进行归纳,发现在 2020 年之前南渡江流域中人为干扰强度逐渐增强且干扰幅度不断增大,但后期趋于稳定,逐渐达到平衡。相似的,黄耀等^[32]的海南长期定位研究表明,轻度持续干扰对木本植物丰富度的影响未达显著水平,尽管短期生物量可能下降,但林分通过资源再分配和萌蘖更新实现恢复。因此干扰事件对本研究的生物量计算和生态结论影响有限。

乔木层地上单株生物量增量方面呈现明显的属间差异,其中黄桐属以平均 60.39 kg/株的生物量累积量最大。在样地乔木层植物群落中,黄桐属、柯属及红豆属不仅具有较高的物种分布比例,同时表现出显著的地上单株生物量累积优势,表明其已形成对区域环境的高度适应性,其中以黄桐属黄桐为主要代表树种。相关研究表明黄桐作为先锋功能群代表种,主要分布于海南天然次生林生态系统,是森林演替早期阶段的特征物种^[33];柯属则在热带山地常绿阔叶林及云雾林群落中占据优势生态位^[34]。

在径级方面,特大径级组 ($37\text{ cm} \leq \text{DBH}$) 乔木平均单株生物量增量显著高于其他径级组,其平均单株生物量增量达 80.47 kg/株;在垂直结构特征方面,上层高度级乔木地上平均单株生物量增量达 70.71 kg/株,呈现显著的层级递增规律。研究结果表明乔木层地上平均单株生物量增长量与植株所处层级呈正相关,层级优势对生物量积累具有促进作用。该结果与毛培利等^[33]、刘林等^[35]、徐明策^[36]相关学者的研究结果相符,其机理可能涉及幼龄期快速生长累积效应或是优势立地条件促进高大乔木生长,高大乔木冠层上部易得到充足的光合有效辐射。而张雪等^[37]研究发现,指出当林分密度超过阈值使林下光照降低,使耐荫植物生长也受限制,从而使中下层植物生物量增速降低,张雪等^[37]认为中下层乔木易受到高冠层乔木的显著光照竞争抑制。本研究中特大径级组乔木和上层高度级组的乔木仍具有最多的地上单株生物量和单株生物量增量,可能与高冠层较高光合有效辐射有关,中下层植物群落地上单株生物量增量较低,可能是受到光照竞争抑制,受高冠层阻挡,光合有效辐射较低。

本研究表明,前半年(3月至同年9月)的乔木平均单株生物量增长量普遍高于后半年(9月至次年3月)的增量。与徐明策^[36]对亚热带常绿阔叶林演替群落研究结果相符,该研究指出林分地上部分生物量的季节

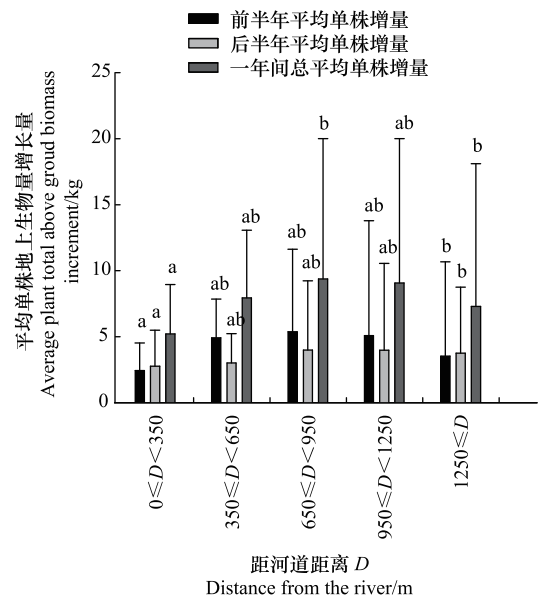


图7 不同距河道距离的样地中乔木的平均单株生物量变化

Fig.7 Changes of average tree biomass per plant in plots with different distance to river

a、b、c、d 等字母代表不同样地组间存在差异显著,相同字母表示在样地组间无显著差异 ($P < 0.05$)

动态表现为春季缓慢累积、夏季达峰值,继而自秋季起呈递减趋势,至晚冬早春时节降至年度最低值,其生物量增长也随之减速,该生物量积累的节律性特征表明,乔木在春夏季节的高效积累可能主要受光合有效辐射季节性变化的驱动。此外在调查样地内存在选择性采伐痕迹,此发现与吕浩荣等^[38]关于人为干扰对风水林群落影响的研究结论一致,适度干扰下,群落物种组成变化较小,生态系统恢复较为快速,中等程度的干扰频率能维持较高的物种多样性。

4.3 乔木层地上生物量与样地距河道距离的分布及变化规律

乔木地上生物量的分布及增量变化均沿河道垂直距离梯度呈单峰型分布,二者随距离增加呈现先增后减的变化趋势,峰值出现在中程距离区间(650—950 m)。该区域样地组不仅乔木层地上生物量与增量均达最大值,同时呈现多径级和多高度级乔木共存的群落结构特征,植物径级和高度级丰富度随河道距离增加呈上升趋势,该结果与河岸距离梯度对植物多样性影响的研究结论相符,例如张雪妮等^[39]对艾比湖荒漠区垂直河岸样带的研究表明,新疆阿克苏河流域距河 2.0—3.0 km 和 0.9—1.5 km 的样带植物 α 多样性指数整体高于距河 0.1—0.2 km 和 0.2—0.4 km 的样带,近河区域的植物多样性普遍低于其他区域。张晓龙等^[21]在胡杨群落的研究中也发现,乔木群落盖度和物种多样性指数并不呈连续线性变化趋势,而是在距河 650—800 m 之间达到峰值,该结果与本研究的分布特征结果一致。前人研究指出,在河道中程距离(约 650 m)形成的植物多样性峰值可能与地下水波动引起的土壤水分-盐分耦合效应密切相关^[40]。适度的地下水位能维持较高的土壤含水量和避免盐分过度富集,从而形成最优生态位^[21]。本研究中第二样地组(距河道距离 350—650 m)和第三样地组(距河道距离 650—950 m)区域可能既规避近岸区($D < 350$ m)的洪水扰动,在空气和土壤中又保持一定的含水量,从而形成乔木生长的适宜生境。

5 结论

属间差异分析表明,黄桐属和白颜树属在群落组成比例和地上生物量贡献率方面均占据主导地位,其中黄桐属乔木的单株地上生物量均值及年际增量均显著高于其他属种。中径级($13 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 25 \text{ cm}$)与中层高度($10 \text{ m} \leq H < 15 \text{ m}$)的乔木个体数量最多,构成林分生物量积累的主要贡献主体,形成以中等结构层级为核心的空间异质性分布格局。在河道梯度分布方面,乔木层地上生物量及其增量沿河道垂直梯度呈现典型的单峰分布特征,峰值出现在中等距离区间(650—950 m),该区域同时表现出多种径级与高度级层乔木共存的特征。此外,大径级($25 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 37 \text{ cm}$)与高冠层($20 \text{ m} \leq H$)乔木的占比随河道距离增加呈梯度上升趋势,该格局可能受河岸带地下水波动影响。本研究基于径级、高度级和距河道距离等乔木生物量特征探讨乔木生物量在植被群落生态恢复中的增长变化,为热带低地雨林优势种保护及南渡江流域植被的生态修复提供科学依据。

参考文献(References):

- [1] 刘万德,臧润国,丁易. 海南岛三种低海拔热带林的生物量变化规律. 自然资源学报, 2009, 24(7): 1212-1222.
- [2] Saatchi S S, Houghton R A, Dos Santos Alvalá R C, Soares J V, Yu Y. Distribution of aboveground live biomass in the Amazon basin. *Global Change Biology*, 2007, 13(4): 816-837.
- [3] 方精云. 我国森林植被的生物量和净生产量. 生态学报, 1996, 16(5): 497-508.
- [4] 林大雪,赵厚本,李兆佳,黄春华,许伟华. 广东南岭苦竹地上生物量分配特征与回归模型. 生态学杂志, 2024, 43(10): 3205-3210.
- [5] 张蕾,李令军,陈韵如,鹿海峰,刘保献,赵文慧,苏日娜. 北京森林群落物种多样性、生物量及关系分析. 中国环境科学, 2024, 44(9): 5180-5191.
- [6] 梁逸娴,王传宽,臧妙涵,上官虹玉,刘逸潇,全奎. 落叶松径向生长和生物量分配对气候变暖的响应. 植物生态学报, 2024, 48(4): 459-468.
- [7] 董玉洁,毛岭峰,张敏,鲁旭东,吴秀萍. 华东地区亚热带典型常绿阔叶林地上生物量与环境因子的关系. 南京林业大学学报(自然科学版), 2024, 48(1): 74-80.
- [8] 陈硕芃. 林分结构和施肥对小兴安岭红松人工林细根生物量和生产的影响[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2013.
- [9] Van Der Sande M T, Arets E J, Peña-Claros M, Hoosbeek M R, Cáceres-Siani Y, Van Der Hout P, Poorter L. Soil fertility and species traits, but not diversity, drive productivity and biomass stocks in a Guyanese tropical rainforest. *Functional Ecology*, 2018, 32(2): 461-474.

- [10] Fiala K, Tůma I, Holub P. Effect of nitrogen addition and drought on above-ground biomass of expanding tall grasses *Calamagrostis epigejos* and *Arrhenatherum elatius*. *Biologia*, 2011, 66(2): 275-281.
- [11] Cazzolla Gatti R, Castaldi S, Lindsell J A, Coomes D A, Marchetti M, Maesano M, Di Paola A, Paparella F, Valentini R. The impact of selective logging and clearcutting on forest structure, tree diversity and above-ground biomass of African tropical forests. *Ecological Research*, 2015, 30: 119-132.
- [12] Dewalt S J, Chave J. Structure and biomass of four lowland Neotropical forests. *Biotropica*, 2004, 36(1): 7-19.
- [13] Hao Q, Liu Q, Wang S, Zhong Q, Wang Y, Ruan C, Yan T, Du S, Huang Y. Biomass of forest communities at different altitude regions in Yinggeling montane tropical rainforest, Hainan Island. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2013, 21: 529-537.
- [14] 郑路, 蔡道雄, 卢立华, 明安刚, 于浩龙, 李忠国. 亚热带不同树种人工林生物量及其分配格局. *林业科学研究*, 2014, 27(4): 454-458.
- [15] 邵晓莉, 程毅康, 王茜茜, 王旭, 巫勇, 洪小江, 方燕山, 陆雍泉, 龙文兴. 海南岛热带云雾林地上生物量分布规律. *生态学杂志*, 2018, 37(9): 2566-2572.
- [16] 王璐颖, 周璋, 张涛, 林明献, 张春生, 李意德, 陈德祥. 树种组成和径级结构对热带次生林生物量恢复影响的研究. *植物科学学报*, 2022, 40(2): 169-176.
- [17] 刘效东, 周国逸, 陈修治, 张德强, 张倩媚. 亚热带森林演替过程中小气候的改变及对气候变化的响应. *生态学报*, 2014, 34(10): 2755-2764.
- [18] 王明阳, 王立成, 莫凌, 穆晓东, 马宇伟, 王赛, 陈晓璐, 刘川, 王丽, 陈力可, 符有利, 王瑞仙. 热带岛屿流域水生态评价理论与实践——以海南岛为例. *中国环境科学*, 2024, 44(6): 3334-3341.
- [19] 陈怡超, 赵莹, 宋希强, 任明迅. 海南杜鹃在河岸带弯道两侧的空间分布格局和年龄结构差异. *植物生态学报*, 2018, 42(8): 841-849.
- [20] 肖湘东, 丁敏, 董丽, 王怡倩, 王利芬. 公园特征及与水域距离对其夏季温湿效应影响研究——以苏州工业园区为例. *中国园林*, 2021, 37(9): 48-53.
- [21] 张晓龙, 周继华, 来利明, 郑元润. 黑河下游胡杨群落多样性沿河岸距离的变化特征. *生态环境学报*, 2021, 30(10): 1952-1960.
- [22] 丁扬, 姜百惠, 丁鑫, 杨帆, 孙涛. 热带水库消落区植物群落物种组成与结构特征——以海南松涛水库为例. *湖泊科学*, 2018, 30(6): 1745-1754.
- [23] Lin M, Ling Q, Pei H, Song Y, Qiu Z, Wang C, Liu T, Gong W. Remote sensing of tropical rainforest biomass changes in Hainan Island, China from 2003 to 2018. *Remote Sensing*, 2021, 13(9): 1696.
- [24] 黄全, 李意德, 赖巨章, 彭国金. 黎母山热带山地雨林生物量研究. *植物生态学与地植物学学报*, 1991, (3): 197-206.
- [25] 李意德. 海南岛热带山地雨林林分生物量估测方法比较分析. *生态学报*, 1993, 13(4): 313-320.
- [26] 方发之, 陈素灵, 薛扬. 立地与密度对黄桐中幼林生长量影响的研究. *热带林业*, 2008, 36(1): 25-29.
- [27] Liang S, Xu H, Lin J, Li Y, Ruan C, Lin M. Spatial distribution pattern of the dominant species *Gironniera subaequalis* in tropical montane rainforest of Jianfengling, Hainan Island, China. *Chin J Plant Ecol*, 2014, 38(12): 1273-1282.
- [28] Fan K, Xu Y, Liu P, Zhang R. Recovery of logged tropical montane rainforests as potential habitats for Hainan Gibbon. *Forests*, 2014, 12(6): 711.
- [29] 田地, 林权虹, 赵常提, 朱瑞德, 马素辉, 俞庆水, 吉成均, 沈海花. 氮添加对海南热带山地雨林固碳关键过程的影响——以优势植物厚壳桂和白颜树的光合为例. *北京林业大学学报*, 2022, 44(10): 93-101.
- [30] 朱华, 谭运洪. 中国热带雨林的群落特征、研究现状及问题. *植物生态学报*, 2023, 47(4): 447-468.
- [31] 毛铭江, 韦玲艳, 龚文峰, 刘铁冬, 吴庚鸿. 1990-2020 年南渡江流域景观格局变化特征及其对人为干扰动态响应机制. *农业工程*, 2024, 14(3): 109-121.
- [32] 黄耀, 梁彩群, 莫燕妮, 刘畅, 张翔, 郝杰威, 李东海, 戚春林, 张顺卫, 李婧涵, 杨小波. 长期干扰对海南热带雨林国家公园森林群落木本植物特征的影响. *国家公园(中英文)*, 2024, 2(4): 235-245.
- [33] 毛培利, 臧润国, 丁易, 李意德, 林明献. 海南岛热带山地雨林三种不同演替阶段典型植物苗期光合特性研究. *林业科学研究*, 2011, 24(5): 563-571.
- [34] 龙文兴. 海南岛热带云雾林群落结构及组配机制研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2011.
- [35] 刘林, 于博威, 王小平, 薛丽萍, 韩国忠. 黄土丘陵沟壑区人工刺槐林生长特征与生物量研究. *中国水土保持*, 2023, (11): 19-22.
- [36] 徐明策. 亚热带常绿阔叶林群落冠层结构及光合作用研究[D]. 上海: 华东师范大学, 2008.
- [37] 张雪, 刘兵兵, 王彦辉, 于澎涛, 段文标, 张军. 六盘山区辽东栎林分结构对各植物层生物量的影响. *林业科学研究*, 2023, 36(3): 71-79.
- [38] 吕浩荣, 刘颂颂, 叶永昌, 朱剑云, 莫罗坚, 陈红跃. 人为干扰对风水林群落树种组成及多样性的影响. *生态学杂志*, 2009, 28(4): 613-619.
- [39] 张雪妮, 吕光辉, 王庭权, 马玉, 阿布里孜·阿不都热合曼, 赵晓英, 郭振洁, 朱修逸. 荒漠区垂直河岸带植物多样性格局及其成因. *生态学报*, 2015, 35(18): 5966-5974.
- [40] Wang H, Yu L, Zhang Z, Liu W, Chen L, Cao G, Yue H, Zhou J, Yang Y, Tang Y, He J S. Molecular mechanisms of water table lowering and nitrogen deposition in affecting greenhouse gas emissions from a Tibetan alpine wetland. *Global Change Biology*, 2017, 23(2): 815-829.