

# 鼎湖山地带性植被生物量、生产力和光能利用效率\*

彭少麟 张祝平

(中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

## 摘 要

本文应用“树木收获法”和“气体分析法”, 结合凋落物收集数据, 综合测定了鼎湖山厚壳桂群落中的各种群的生物量和第一性生产力, 以及群落的光能利用效率. 进一步综合分析表明, 该群落的叶面积指数为 17; 生物量为  $380 \text{ t} \cdot (\text{hm}^2)^{-1}$ ; 总生产力约为  $132 \text{ t} \cdot (\text{hm}^2)^{-1} \cdot \text{a}^{-1}$ , 光能利用效率为 14%; 净第一性生产力为  $23.2 \text{ t} \cdot (\text{hm}^2)^{-1} \cdot \text{a}^{-1}$ , 群落凋落量为  $9.2 \text{ t} \cdot (\text{hm}^2)^{-1} \cdot \text{a}^{-1}$ , 动物的采食量为  $0.6 \text{ t} \cdot (\text{hm}^2)^{-1} \cdot \text{a}^{-1}$ , 死树和倒树的量为  $3.9 \text{ t} \cdot (\text{hm}^2)^{-1} \cdot \text{a}^{-1}$ , 群落的生物量增量为  $9.5 \text{ t} \cdot (\text{hm}^2)^{-1} \cdot \text{a}^{-1}$ . 由于该群落是南亚热带地带性植被的代表类型, 因而本研究结果填补了本地带这方面研究的空白.

**关键词** 鼎湖山、地带性植被、生物量、第一性生产力、光能利用效率

## 1 引 言

鼎湖山自然保护区是联合国教科文组织人与生物圈定位研究站, 世界生物圈保护区网成员. 保护区内主要的自然植被 - 季风常绿阔叶林黄果厚壳桂 + 椎树 + 厚壳桂 + 荷木群落 (*Cryptocarya concinna* + *Castanopsis chinensis* + *Cryptocarya chinensis* + *Schima superba* Association) 具有 400 年林龄, 是地带性顶极群落类型. 我们 1984 年起对其中的优势种群的生物量和第一性生产力进行测定, 历时 8 年, 基本完成这项工作, 并已陆续报道了群落中各优势种群的生物量和第一性生产力<sup>[1-3]</sup>. 本文对各个种群的研究结果进行累加综合, 揭示了该群落的生物量、总生产力、第一性生产力、生物量增量和光能利用效率等.

在世界地带性植被生物量和生产力研究中, 南亚热带迄今仍为空白. 鉴于该群落是南亚热带典型的代表类型<sup>[4]</sup>, 因此本项研究填补了全球这方面的空白. 地球上本地带约三分之二地方覆盖着沙漠或半沙漠, 只有鼎湖山所处的华南地区、印度和中印半岛北部分布有森林, 本研究的群落类型是本地带森林演替的顶极类型<sup>[5, 6]</sup>. 研究结果无疑对全球的生产潜力研究和生态平衡研究具有重大的意义.

1993-04-07 收稿, 1993-06-28 收修改稿.

\* 国家自然科学基金、中国科学院台站经费、中国科学院青年科学基金资助项目.

## 2 群落的一般描述

鼎湖山自然保护区位于广东省中部,东经  $112^{\circ}30'39''$ — $112^{\circ}33'41''$ ,北纬  $23^{\circ}09'21''$ — $23^{\circ}11'30''$ ,属亚热带季风气候.年平均气温  $21^{\circ}\text{C}$ .年降雨量  $1927\text{mm}$ .干湿季较明显,以月降雨量  $<50\text{mm}$ ,  $>100\text{mm}$  为划分干、湿、半湿的标准,则 11, 12 和 1 月份干, 3—10 月为湿, 2 月半湿.基本气候条件见图 1.

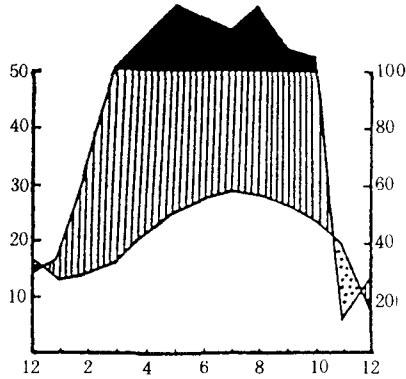


图 1 气候图解

$23^{\circ}10'N$ ,  $112^{\circ}35'E$ (树林园); 平均温度  $21.6^{\circ}\text{C}$   
( $36.1^{\circ}\text{C}$ ,  $-0.2^{\circ}\text{C}$ ); 降雨量  $1926.9\text{mm}$

保护区面积约有  $1200\text{hm}^2$ ,分布着多种森林类型.本文研究的季风常绿阔叶林黄果厚壳桂+椎树+厚壳桂+荷木群落,是典型的地带性植被代表类型<sup>[1]</sup>.该群落位于保护区的核心区,面积  $125\text{hm}^2$ .群落结构复杂,其垂直结构大致可分为 5 层,乔木 3 层,灌木 1 层,草本 1 层.此外还有多种藤本和附生等层间植物.组成种类以常绿树种占绝对优势.大部分属热带亚热带成分.为长期追踪观察群落动态,于 10 年前已选取具有代表性的林段建立永久样地.永久样地系设于三宝峰山腰,坡度约  $30^{\circ}$ ,坡向北  $34^{\circ}$  东,海拔  $300\text{m}$  左右,地形起伏较大,环境闭塞,母岩为沙页岩,土壤为赤红壤,土层较薄,一般厚度为  $30\text{cm}$ .本文取样研究系在永久样地周围.

## 3 研究程序与方法

亚热带地带性森林植被结构复杂,有高的物种多样性,空间结构无论地上地下均为多层次,这使植被的生物量和第一性生产力研究均具有极大的难度.但对具体的种群,采用合适的方法,有可能进行较准确的生物量和生产力的测定.为此,我们采取分解的方法,测定群落中各个常见种群生物量和第一性生产力,对少见种参照同层已测的植物估算,然后进行综合.研究的技术路线如图 2 所示.

### 3.1 种群生物量的测定

**3.1.1 样地调查** 调查 20 个  $10\text{m}\times 10\text{m}$  样地,记录样地中各种群在每层中的数量、每木高度和胸径.按以下公式计算各种群在每层中的标准木的胸径( $\bar{D}$ )和高度( $\bar{H}$ ):

$$\bar{H} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n h_i, \quad (1)$$

$$\bar{D} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n d_i. \quad (2)$$

式中,  $n$  为每层中种群总株数,  $d_i$  和  $h_i$  为该层中第  $i$  株植物的胸径和高度.

**3.1.2 参照各层的标准木收获样木** 按(1)和(2)式计算的结果挑选样木.每个种在每层的样木不少于 2 株.分别收获样木茎(树干)、枝条、根、叶,然后称重.选取一定量的茎圆盘、枝、根、叶的样品于实验室分析.于烘箱  $80^{\circ}\text{C}$  恒温至干重.据此计算植物的鲜、干重比.根据野外样木的收获数据计算植物各部分的生长关系式.一般林木的生长关系式和其对数式分别

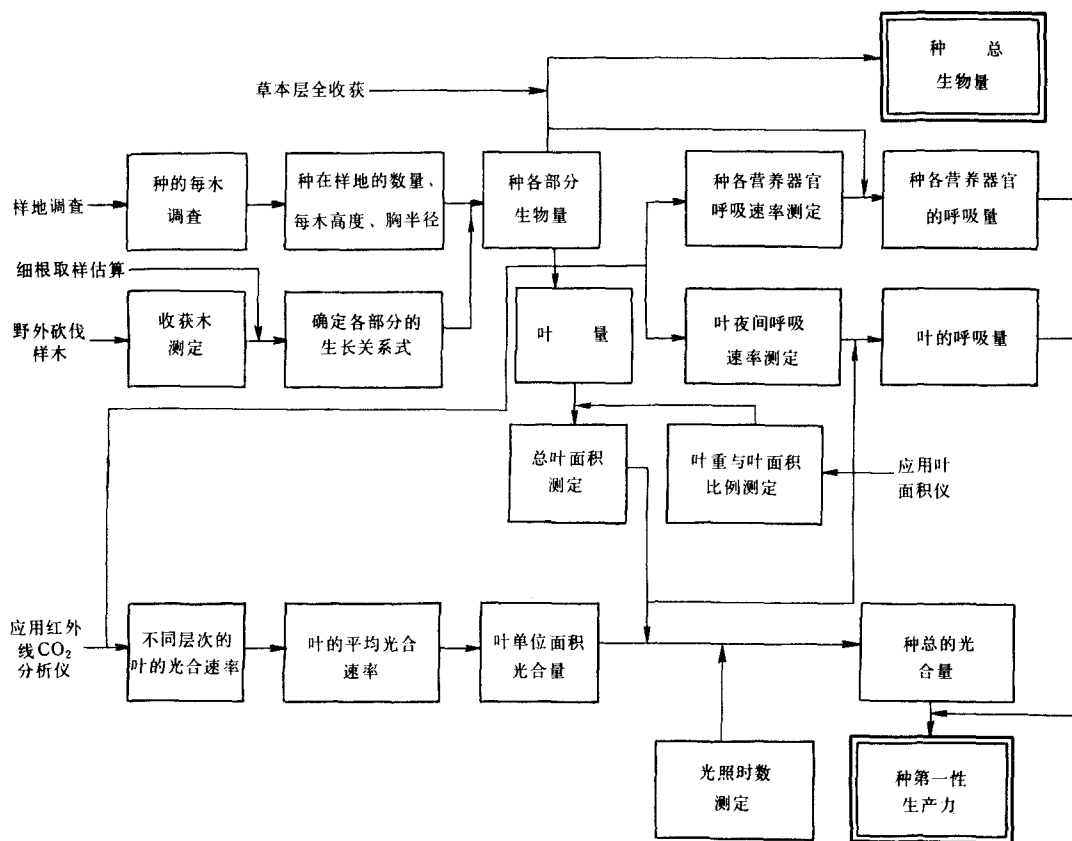


图 2 种生物量和第一性生产力测定的方法

为：

$$W = a(D^2H)^b, \tag{3}$$

$$\log W = \log a + b \log(D^2H). \tag{4}$$

式中， $W$  为各相应部分生物量， $D, H$  分别为胸高半径和树高。用 (4) 式作为回归方程，由实测数据求出各部分的生长关系式中的  $a, b$  系数。再由样地调查数据可求出种群各部分的生物量和总生物量。林下草本层 (第 5 层) 采用 5 个  $2\text{m} \times 2\text{m}$  样地每木收获。

### 3.2 种群生产力测定

**3.2.1 测定和计算方法** 用 QGD-07 型和 FQ 型红外线  $\text{CO}_2$  分析仪，自制的开路叶室和呼吸装置，分别在野外不离体地测出植物光合和呼吸时叶室或呼吸装置内外  $\text{CO}_2$  气体浓度差，依下公式进行计算。

$$F_n = \frac{\Delta C \cdot V}{A \cdot 10^3} \times \frac{44}{22.4} \times \frac{273}{273 + T} \times \frac{P}{760}, \tag{5}$$

$$R = \frac{\Delta C \cdot V}{gWD \cdot 10^3} \times \frac{44}{22.4} \times \frac{273}{273 + T} \times \frac{P}{760}. \tag{6}$$

式中， $\Delta C$  为叶室或呼吸装置内外气体  $\text{CO}_2$  浓度差 (ppm)； $V$  为叶室或呼吸装置内外气体流量

(L/h);  $A$  为面积 ( $\text{dm}^2$ );  $gWD$  为呼吸器官(指茎、根、枝,下同)的干重(g);  $F_n$  为净光合作用速率 ( $\text{mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ );  $R$  为呼吸作用速率 ( $\text{mg CO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ); 44 为摩尔  $\text{CO}_2$  重(g); 22.4 为标准状态下摩尔的容量(L);  $T$  是叶室内的温度;  $P$  是大气压(133.322Pa).

选用不离体的单叶进行野外光合作用测定. 选样首先考虑不同立木层,用不同高度的立木代表不同的年龄级. 再在同层中同时进行嫩叶和成熟叶测定. 为进一步保证测定结果,对不同层次的叶片均匀采 80—90 片,用半叶法(重量法)加以比较,结果相近<sup>[1-3]</sup>.

树茎呼吸作用的测定主要在茎处取 20 cm 长的一段进行,然后计算其体积. 枝条则以粗细枝分别测定. 根也分为粗细根进行测定,测定前先淘空样根周围的土,用自制的装置进行测定,然后计算体积. 由光合和呼吸作用速率及总叶面积和呼吸器官生物量,可求得种群年光合量和呼吸量以及净第一性生产力.

$$P_g = 0.67 \cdot F_n \cdot t \cdot S, \quad (7)$$

$$R_g = 0.67 \cdot R \cdot t \cdot S, \quad (8)$$

$$R_y = 0.67 \cdot R \cdot t \cdot W, \quad (9)$$

$$P_n = P_g - R_g - R_y. \quad (10)$$

式中,  $P_g$  为总光合量,  $R_g$  为叶子的呼吸量,  $R_y$  为其它器官的呼吸量,  $t$  为光合时间总光合量,  $S$  为总叶面积,  $W$  为呼吸器官干重, 0.67 为  $\text{gCO}_2$  和  $\text{g}$  干重的转换系数,  $P_n$  是净第一性生产力.

**3.2.2 野外测定时间** 测定光合作用日进程为每天 6, 8, 10, 12, 14, 16, 18 时, 测定叶片夜呼吸为每天 20, 22, 24 时; 呼吸器官的呼吸速率测定为每天 6, 8, 10, 12, 14, 16, 18, 20, 22, 24 时, 一年分 4 季 4 次测定, 每次重复 3—5 次, 取其平均值. 本文总结 8 年的测定结果, 每个数值至少 3 年以上的测定值的平均值.

**3.2.3 总叶面积的测定** 对两种群分别取叶样品, 测定叶重与叶面积的关系. 叶面积测定用美国哥拉公司制的 LI-3000 面积仪. 然后根据上述测定的叶总重量计算叶总面积.

### 3.3 群落生物量和生产力的测定

对群落中各种群的生物量和生产力的实测结果进行累加和综合. 统计 2000  $\text{m}^2$  样地的生物量 and 生产力, 换算为群落的生物量 and 生产力.

### 3.4 光能利用效率的测定

采取水平拉线移动法, 在群落样地的每一层拉一条 30m 长的铁线, 用量子传感器(LI-190sA Quantum Sensor)沿铁线水平移动 100s, 用积分量子辐射仪(LI-188B Integrating Quantum Radiometer Photometer)测定, 取其积分. 根据测得光合有效辐射(PAR)通量( $\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )的日进程(6, 8, 10, 12, 14, 16, 18 时)和分别晴、雨天重复测定的日平均值, 计算春、夏、秋、冬四季以及全年的光合有效辐射能量( $1\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1} = 217.4\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ ), 进而计算群落和各层植物对光合有效辐射能的利用效率:

$$\varepsilon_r = \frac{\text{群落各层植物的光合产量} \times 18.5(\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}) \times 100}{\text{群落各层植物吸收的光合有效辐射能}(\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1})}, \quad (11)$$

$$\varepsilon_r = \frac{P_g \times 18.5(\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1})}{I_{\text{abs}}(\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1})} \times 100. \quad (12)$$

式中 18.5 是克干物质的含能量;  $I_{\text{abs}}$  为被吸收的光合有效辐射能;  $\varepsilon_r$  为各层植物光合产量的效率系数(%);  $\varepsilon_p$  为群落总生产力的效率系数(%).

## 4 结果与分析

### 4.1 生物量与第一性生产力

群落的生物量和第一性生产力的测定结果记于表1。其中生物量的各组分比例为树干(含树皮)占50.3%,枝条14.4%,叶3%,花果1%,根31.3%。总生产力和第一性生产力按群落层次统计记于表2。

表1 厚壳桂群落主要种群和群落的生物量和第一性生产力<sup>a)</sup>

种 类	重要值	生物量	第一性生产力
椎栗 <i>Castanopsis chinensis</i>	10.50	30263	1160
荷木 <i>Schima superba</i>	3.43	14647	977
黄果厚壳桂 <i>Cryptocarya cocinna</i>	19.28	39053	2384
厚壳桂 <i>Cryptocarya chinensis</i>	14.37	24091	1193
云南银柴 <i>Aporosa yunnanensis</i>	3.30	12009	874
柏拉木 <i>Blastus cochinchinensis</i>	2.28	7874	480
白车 <i>Syzygium levinei</i>	0.95	5108	397
绒楠 <i>Machilus velutina</i>	1.13	5696	339
水石梓 <i>Sarcosperma laurinum</i>	0.98	6963	440
陈氏钓樟 <i>Lindera chunii</i>	4.20	16319	969
降真香 <i>Acronychia pedunculata</i>	1.50	9828	685
九节 <i>Psychotria rubra</i>	0.80	4775	268
薄叶梧桐 <i>Calophyllum membranaceum</i>	3.45	13655	626
黄枝木 <i>Xanthophyllum hainanense</i>	2.77	9157	742
金叶树 <i>Chrysophyllum lanceolatum</i>	0.56	3220	197
红车 <i>Syzygium reherianum</i>	5.57	19759	1410
红皮紫荆 <i>Craibiodendron kwangtungense</i>	1.98	9882	644
柄果木 <i>Mischocarpus oppsitifolius</i>	0.50	3909	361
凤凰桢楠 <i>Machilus phoenix</i>	3.57	16932	859
光叶红豆 <i>Ormosia glaberrima</i>	1.75	7883	416
柳叶空心花 <i>Maesa salicifolia</i>	0.80	5775	298
新木姜子 <i>Neolitsea pulchella</i>	0.98	6963	320
短花楠 <i>Machilus breviflora</i>	2.42	8381	599
轮叶木姜子 <i>Litsea verticillata</i>	2.10	7659	959
大果山龙眼 <i>Helicia reticulata</i>	1.65	6661	693
其它 46种	9.18	49586	3478
小计 71种	100.00	346048	21768
灌木层(除去小乔木)		21865	1065
草本层(除去乔木幼苗)		12748	480
总计		380661	23263

a) 生物量:  $\text{kg} \cdot (\text{hm}^2)^{-1}$ ; 第一性生产力:  $\text{kg} \cdot (\text{hm}^2)^{-1} \cdot \text{a}^{-1}$ 。

按 Lieth 和 whittaker(1971, 1972, 1973, 1975) 所描述的几种世界森林生产力的模型, 鼎湖山厚壳桂群落均属世界森林中最高生产力的类型 ( $20-30 \text{t} \cdot (\text{hm}^2)^{-1} \cdot \text{a}^{-1}$ )<sup>[7]</sup>。但比较泰国热带雨林地上部分的总生产  $124 \text{t} \cdot (\text{hm}^2)^{-1} \cdot \text{a}^{-1}$  (Walter 1979) 低<sup>[8]</sup>; 比印度尼西亚山地雨林的净第一性生产力  $24.3 \text{t} \cdot (\text{hm}^2)^{-1} \cdot \text{a}^{-1}$  (Wanner 1967) 和象牙海岸、加纳的热带雨林的  $24.6$  和  $24.3 \text{t} \cdot (\text{hm}^2)^{-1} \cdot \text{a}^{-1}$  (Bernhard-Reversat 1972, Nye 1961) 也略低<sup>[9]</sup>。然而却比 Cannell (1982) 列的亚热带森林

表 2 群落对光合有效辐射的利用效率<sup>a)</sup>

层次	叶面积指数	生物量	第一性生产力	$P_g$ 固定的能量	森林吸收的 PAR	各层植物的吸收率	各层植物的利用率	森林对 PAR 的利用率
树层 I	6.37	207460	13144	134295	1356406	78.28	9.90	8.06
II	3.04	78797	4815	50539	193339	11.16	26.14	3.04
III	2.67	47964	2931	28123	65221	3.76	43.12	1.69
灌木层 IV	2.22	28930	1535	13659	28752	1.66	47.51	0.82
草本层 V	2.70	17510	838	11224	21663	1.25	51.81	0.67
总计	17.00	380661	23263	237840	1665381	96.11		14.28

a) 光合有效辐射能 (PAR) 为: 1732764.

生产力数据高<sup>[9]</sup>, 也比陈启常 (1988) 对亚热带青冈常绿阔叶林的研究结果 18.8 为高<sup>1)</sup>. 这表明全球植被生产力分布是具有一定连续性的.

#### 4.2 光能利用效率

群落的光能利用效率测定结果记于表 2<sup>[10]</sup>. 年辐射的季节性变化从高至低依次是: 夏季, 占全年 29.1%; 秋季, 27.4%; 冬季, 22.4%; 春季, 21.1%. 光能利用效率的垂直格局从第一层下至第五层分别为 (%): 8.06, 3.04, 1.69, 0.82, 0.67. 总计为 14.28%, 比 Lieth(1972) 和 Geiger(1965) 对热带雨林的研究所研究 (约 4.5%) 要高得多<sup>[7]</sup>, 叶面积指数 17 也比他们研究的热带雨林该指数 16 为高.

#### 4.3 群落的生物量增量

表 1 中该群落的净第一性生产力 ( $P_n$ ) 为  $23.3t \cdot (hm^2)^{-1} \cdot a^{-1}$ . 根据屠梦照等 (1993) 对该群落凋落物量的研究, 8 年平均凋落量 ( $L'$ ) 为  $9.2t \cdot (hm^2)^{-1} \cdot a^{-1}$ , 其组分为叶占 52.7%, 枝条 21.1%, 花果杂 26.2%<sup>[11]</sup>. 对该群落十年来死、倒树调查, 平均量 ( $D$ ) 为  $3.9t \cdot (hm^2)^{-1} \cdot a^{-1}$ . 通过取叶样计测昆虫和动物的采食量 ( $H$ ), 约为  $0.6t \cdot (hm^2)^{-1} \cdot a^{-1}$ , 则生物量的增量为  $\Delta B = P_n - L - D - H = 9.5t \cdot (hm^2)^{-1} \cdot a^{-1}$ . 生物量的增量略低于同纬度黑石顶林龄较小的南亚热带常绿阔中林 (约  $10t \cdot (hm^2)^{-1} \cdot a^{-1}$ , 陈章和)<sup>2)</sup>. 在森林演替过程中, 生物量的增量会趋于减少<sup>3)</sup>, 表明本研究的群落是更成熟的森林类型, 是本地带的气候顶极群落.

### 参 考 文 献

- [1] 彭少麟、张祝平, 植物生态学与地植物学学报, 1990, 14(1): 23—32.
- [2] 彭少麟、张祝平, 应用生态学报, 1992, 3(3): 202—206.
- [3] Peng, S., Zhang, Z., *Vegetation-Structure, Function and Dynamics*, Science Press, Beijing, New York, 1992, 9—16.
- [4] 中国植被编委会, 中国植被, 科学出版社, 北京, 1980.
- [5] 王铸豪等, 热带亚热带森林生态系统研究, 1983, 第一集, 科学出版社, 北京, 17—141.
- [6] 张宏达等, 中山大学学报(自然科学版), 1956, (3): 1—34.
- [7] Lieth, H., Whittaker, R. H., *Primary Productivity of Biosphere*. 2nd ed, Springer-Verlag, New York, 1975.
- [8] Walter, H., *Vegetation of the Earth*, Springer-Verlag, New York, 1979.
- [9] Cannll, M. G. R., *World Forest Biomass and Productivity Data*, Academic Press, London, 1982.
- [10] 张祝平, 植物生态学与地植物学学报, 1990, 14(2): 139—150.
- [11] 屠梦照等, 土壤学报, 1993, 30(1): 34—42.

1) 陈启常, 亚热带青冈常绿阔叶林生态系统生物生产力研究, 东北林业大学博士论文, 1988.

2) 陈章和, 黑石顶保护区南亚热带常绿阔叶林生物量与生产力研究, 中山大学博士论文, 1991.

3) 彭少麟, 森林动态学的理论与实践, 中山大学博士学位论文, 1989.