

西双版纳原始热带季节雨林净初级生产力^{*}

郑 征 刘伦辉 冯志立 刘宏茂 曹 敏

(中国科学院西双版纳热带植物园昆明分部森林生态研究室 昆明 650223)

提 要 研究了西双版纳原始热带季节雨林生物量增量、凋落量、叶虫食量和净初级生产量。该雨林年平均净初级生产量为 $25.764 \text{ t/hm}^2 \cdot \text{a}$ 其中各层次的净初级生产量分别为: 乔木层 $23.972 \text{ t/hm}^2 \cdot \text{a}$ (占总净初级生产量的 93.04 %)、灌木层 $0.749 \text{ t/hm}^2 \cdot \text{a}$ (占 2.91 %)、木质藤本层 $0.431 \text{ t/hm}^2 \cdot \text{a}$ (占 1.67 %)、草本层 $0.612 \text{ t/hm}^2 \cdot \text{a}$ (占 2.38 %)。乔木层净初级生产量分配为: 凋落量 $11.566 \text{ t/hm}^2 \cdot \text{a}$ 、叶虫食量 $0.694 \text{ t/hm}^2 \cdot \text{a}$ 和生物量增量 $11.712 \text{ t/hm}^2 \cdot \text{a}$ 。

关键词 热带雨林 生产力 净初级生产 生物量

分类号 《中图法》S 718.55 **文献标识码** A

森林植物群落净初级生产力是森林生态系统物质循环和能量流动的基础,是研究森林生态系统结构和功能的关键。应用经典的解析木方法研究植物群落生产力,在亚热带植物群落生产力研究中被广泛应用^[1~3]。热带雨林因所处的地理位置和气候条件,植被全年生长,依赖年来推算群落生产量非常困难,目前有关热带雨林生产力的研究报道仍很有限^[4]。本研究通过对西双版纳热带季节雨林定位样地连续 4 a 的生物量增量(ΔB)、凋落量和倒木量(L)及动物采食量(G)的观测,按照生产力方程 $P_n = \Delta B + L + G$ ^[5,6],计算出其净初级生产量(P_n),为深入研究热带北缘雨林生态系统结构和功能提供参考。

1 样地自然环境及群落特征概况

根据水热条件、海拔、植物组成等差异,云南的热带雨林分为湿润雨林、季节雨林和山地雨林三个亚型。西双版纳海拔<900m 的地区,分布有大量的热带季节雨林,海拔 700 m~1500 m 的地区分布有热带山地雨林。本文以西双版纳最具地带性的热带季节雨林作为研究对象。

样地位于西双版纳勐腊县勐仑自然保护区,面积为 $2\,500 \text{ m}^2$,地理位置 $21^\circ 58' \text{N}$, $101^\circ 12' \text{E}$,海拔 650 m。气候属北热带季风气候,多年年平均降雨量 1 557 mm,全年干湿季分明,多年平均雨季(5~10 月)降雨 1 293 mm,占年降雨的 83 %;干季(11 月至次年 4 月)降雨 264 mm,占年降雨的 17 %。相对湿度 86 %。年平均气温 21.5°C ,最热月(5 月)均温 25.3°C ,最冷月(1 月)均温 15.5°C 。土壤为砖红壤,样地坡度 33° 。

群落分为乔木层、灌木层、草本层和藤本层。样地中乔木层胸径 $\geq 5 \text{ cm}$ 的植株有 199 株,树种 60 种,分为 3 个亚层。乔木 I 层树高 $> 40 \text{ m}$,此层的特点是树干及树冠突出,互不联接,盖度约为 30 %,主要树种有番龙眼(*Pometia tomentosa*)、碧绿米仔兰(*Aglaia parviridia*)、王氏银钩花(*Mitrephora wangi*-*i*)、香籽含笑(*Michelia hedyosperma*)、五桠果叶木姜子(*Litsea dilleniaefolia*)、皮孔葱臭木(*Dysoxylum lenticellatum*)、毛麻楝(*Chukrasia tabularia*)等。乔木 II 层树高 20 m~40 m,主要树种有云南玉蕊(*Bar-*

^{*}中国科学院生物与技术研究特别支持项目 1997 年、中德生态学合作研究计划(CERP)、中国科学院九·五重点项目(KZ952—S1—101)和中国科学院生态系统研究网络项目。

收稿日期: 1998—10—21; 改回日期: 1998—12—22

ringtonia macrostachya)、狭叶红光树(*Knema cinerea*)、王氏银钩花、假广子(*Knema erratica*)、网脉肉托果(*Semecarpus reticulata*)、光叶天料木(*Homalium laoticum*)、大叶白颜树(*Gironniera subaequalis*)，此层是主要树冠层，树冠相互连接，分布较均匀，盖度最高，约为 80 %。乔木 III 层高度 3 m ~ 20 m，盖度约为 50 %，主要树种有云南肉豆蔻(*Myristica yunnanensis*)、轮叶戟(*Lasiococca comberi*)、染木(*Saprosma ternatum*)、木奶果(*Baccaurea ramiflora*)，以及 I 层和 II 层树种的小树。灌木层高 < 3m，盖度约为 10 %，主要为乔木树种的幼树，种类有细腺萼木(*Mycetia gracilis*)、滇南九节木(*Psychotria henryi*)等。草本层高度 < 2m，盖度 < 10 %，主要有冬叶(*Phrynium caudatum*)、狭叶实蕨(*Bolbites angustipinnata*)、大苞鸭跖草(*Commelina paludosa*)等。藤本层有木质藤本 7 种，12 株，主要分布于乔木 II 层和 III 层，最大高度 38m，最大胸径 13.8cm，主要有扁担藤(*Tetrastigma planicaulum*)、云南风车子(*Combretum yunnanensis*)、刺果藤(*Byttneria grandifolia*)等。草质藤本有方茎马钱(*Strychnos wallichiana*)等。

2 研究方法

2.1 生物量测定

2.1.1 乔木层

对 0.25 hm² 定位样地中胸径 ≥ 5 cm 的 199 株乔木进行每木检测，按 15 % 比例确定出取样植株数为 30 株，以 10 cm 为一径级，再按各径级植株数量的 15 %，确定各径级伐取的样木数，用收获法测定每株样木生物量。分径级(5 cm < D ≤ 20 cm 和 20 cm < D ≤ 150 cm)，建立样木胸径平方(D²)与生物量的幂回归模型，根据样地乔木每木调查结果，样地中全部乔木个体的生物量均由回归模型算出，加总得出样地乔木层的总生物量^[1~8]。每年进行 1 次每木调查。

2.1.2 灌木层和草本层

在林下设置 5 m × 5 m 的样方 15 个，用收获法测定各样方灌木和草本的生物量，再推算出定位样地灌木和草本生物量。灌木层包括乔木幼树苗、草本层包括草质藤本。

2.1.3 木质藤本层

伐取不同径级的木质藤本共 12 根，称重并测藤径，取样烘干计算藤本干重。建立藤本胸径与藤本生物量间的回归模型，利用定位样地藤本调查数据，计算木质藤本生物量。

2.2 凋落量测定

在样地林下随机放置面积 0.5 m × 0.5 m 凋落物收集框，每半月取样 1 次，分叶、枝、花、果、杂物烘干称重，计算样地凋落量。

2.3 枯倒木

每年调查 1 次样地枯倒木，测量倒木胸径，用生物量回归模型计算每年枯倒木量。

2.4 叶虫食量

每年 6 月和 9 月，采集不同树种的叶片，测叶面积和虫食面积，计算叶虫食比例，根据叶凋落量和叶虫食比例推算每年叶虫食量^[9]。

2.5 生产量计算

2.5.1 乔木层

按照生产力方程: $P_n = \Delta B + L + G$ ，由连续 4 a 生物量增量(ΔB)、凋落量和倒木量(L)、叶虫食量(G)的观测数据年平均值，计算雨林乔木层净初级生产量(P_n)^[5,6,10]。

2.5.2 灌木层(包括乔木幼树苗)和草本层(包括草质藤本)

分别由其生物量除年龄得出。草本多为 1 年生，在此记为 1 a。在方法 2.1.2 测量灌木生物量时，同时测定各株灌木年轮，分别确定其年龄，计算灌木生物量的年平均增量，并作为灌木年生产量，灌木凋落量和动物采食量在此忽略不计。

2.5.3 木质藤本层

每年对样地内木质藤本进行每木调查,利用木质藤本胸径观测数据和生物量模型,计算木质藤本生物量及其年增量,以木质藤本生物量年增量作为其年生产量。木质藤本凋落量和叶虫食量已记入样地乔木层凋落量和叶虫食量中,不能单独计算。

2.5.4 雨林净初级生产量

为乔木层、灌木层、木质藤本层、草本层年平均生产量之和。

3 结果与分析

3.1 乔木层生物量年增量

乔木层生物量年增量为 $11.712\text{ t/hm}^2\cdot\text{a}$ 其在各器官的分配顺序为:树干 $8.239\text{ t/hm}^2\cdot\text{a}$ 、根 $2.611\text{ t/hm}^2\cdot\text{a}$ 、枝 $0.778\text{ t/hm}^2\cdot\text{a}$ 、叶 $0.084\text{ t/hm}^2\cdot\text{a}$ (表 1)。生物量增量以树干为最高,占乔木层的 70.35%;根次之,占 22.30%,枝占 6.64%;叶最低,仅占 0.72%。反映出热带雨林乔木层生物量积累以干和根为主。乔木层总生物量的年增长率为 1.71%,各器官的生物量年增长率分别为:干 1.73%、根 1.77%、枝 1.46%、叶 1.59%,干和根生物量的年增长率稍高于枝和叶。

乔木层不同径级生物量增量差异较大(见表 1),最高在 60 cm~70 cm 径级,年增量高达 $2.386\text{ t/hm}^2\cdot\text{a}$ 、占乔木层生物量增量的 20.37%,30 cm~40 cm、130 cm~140 cm 和 150 cm~160 cm 等径级生物量增量也较高,分别为 $1.090\text{ t/hm}^2\cdot\text{a}$ (占 9.31%)、 $1.200\text{ t/hm}^2\cdot\text{a}$ (占 10.24%)和 $1.254\text{ t/hm}^2\cdot\text{a}$ (占 10.70%)。10 cm~20 cm 径级的年增量最低,仅为 $0.634\text{ t/hm}^2\cdot\text{a}$ (占 5.41%),生物量增长在径级上有向 60 cm~70 cm 径级集中的特点。各径级的干和根生物量增量变化与总生物量变化一致,枝和叶生物量增量除 60 cm~70 cm 径级外,随径级增加而减小,由于 60 cm~70 cm 径级为生物量增长高峰,造成该径级枝、叶增量也较高(表 1)。

表 1 西双版纳原始热带季节雨林乔木层不同径级生物量年增量
Table 1 The biomass accumulation for various DBH classes of the tree layer in the primary tropical seasonal rain forest in Xishuangbanna

径级(cm)	生物量年增量($\text{t/hm}^2\cdot\text{a}$)					占总增量的%
	干	枝	叶	根	总	
5~10	0.621	0.150	0.035	0.150	0.956	8.16
10~20	0.425	0.102	0.012	0.094	0.634	5.41
20~30	0.559	0.090	0.008	0.149	0.806	6.88
30~40	0.772	0.090	0.007	0.222	1.090	9.31
40~50	0.568	0.054	0.004	0.170	0.796	6.80
50~60	0.659	0.053	0.004	0.205	0.921	7.86
60~70	1.709	0.115	0.008	0.555	2.386	20.37
70~80	0.679	0.040	0.003	0.227	0.949	8.10
90~100	0.515	0.026	0.002	0.179	0.720	6.15
130~140	0.850	0.030	0.002	0.319	1.200	10.24
150~160	0.884	0.027	0.001	0.341	1.254	10.70
合计	8.239	0.778	0.084	2.611	11.712	100.00

从该雨林的结构划分看,乔木I层($>40\text{ m}$)、II层($20\text{ m}\sim40\text{ m}$)和III层($3\text{ m}\sim20\text{ m}$)生物量增量分别为 $5.967\text{ t/hm}^2\cdot\text{a}$ 、 $4.365\text{ t/hm}^2\cdot\text{a}$ 和 $1.379\text{ t/hm}^2\cdot\text{a}$ 、占乔木层生物量增量的 50.95%、37.27%、和 11.78%,生物量增量主要集中在乔木I层和II层(表 2)。各亚层的植株数则相反,乔木I、II、III亚层的植株数分别占乔木层的 6.03%、24.62%和 69.35%(表 2)。乔木I层盖度虽仅为 30%,但位于林冠顶层,光照充足,光合作用可以同化较多的碳,因此生物量的增量也最高。乔木II层为雨林的主要林冠

层,其盖度约为 80 %,较乔木I 层的高,但该层的光照受到乔木I 层的遮挡,影响了光合作用,因而生物量的增量较乔木 I 层的低。乔木 III层盖度约 50 %,高于乔木I 层的盖度,但由于光照受到乔木I 层和 II 层的影响,生物量增量最低。

表 2 西双版纳原始热带季节雨林乔木层各亚层的生物量增量
Table 2 The biomass accumulation for different sub-layers of tree layer
in the primary tropical seasonal rain forest in Xishuangbanna

亚层	生物量增量(t/hm ² ·a)					占乔木层 增量的%	占乔木层 植株数的%
	干	枝	叶	根	总		
I	4.249	0.228	0.014	1.477	5.967	50.95	6.03
II	3.085	0.332	0.027	0.921	4.365	37.27	24.62
III	0.905	0.218	0.043	0.213	1.379	11.78	69.35

3.2 乔木层净初级生产量

表 3 结果显示,乔木层净初级生产量为 23.972 t/hm²·a,其中以凋落物方式损失掉的叶、花、果、枝共为11.566 t/hm²·a,被食叶昆虫取食的为 0.694 t/hm²·a,以活生物量保留下来形成生物量增量的为 712 t/hm²·a。乔木层净初级生产量的器官分配以干的比例最高,占乔木层净初级生产量的 34.37 %,其下依次分别为叶(占 29.57 %),枝(占 16.64 %),根(占 10.89 %),果(占 7.71 %),花(占 0.83 %)。

表 3 西双版纳原始热带季节雨林乔木层净初级生产量
Table 3 The net primary production of the tree layer in the primary
tropical seasonal rain forest in Xishuangbanna

类 别	干	枝	叶	根	花	果	总量
生物量增量(t/hm ² ·a)	8.239	0.778	0.084	2.611			11.712
凋落量(t/hm ² ·a)		3.21	6.31		0.198	1.848	11.566
叶虫食量(t/hm ² ·a)			0.694				0.694
净初级生产量(t/hm ² ·a))	8.239	3.988	7.088	2.611	0.198	1.848	23.972

3.3 雨林净初级生产量

从表 4 可看出,雨林净初级生产量总共为 25.764 t/hm²·a,在各层次中,乔木层净初级生产量最高,占总生产量的 93.04 %,其下依次是灌木层(占 2.91 %),草本层(占 2.38 %),木质藤本层占(1.67 %)。灌木和草本生长于雨林下层,光照低,生长极为缓慢,因而其净初级生产量也低。木质藤本高度上可达乔木 II 层,由于其数量相对较少,故其净初级生产量也低。

表 4 西双版纳原始热带季节雨林净初级生产量
Table 4 The net primary production of the primary tropical seasonal rain forest in Xishuangbanna

分 类	乔木层	灌木层	木质藤本层	草本层	总 合
净初级生产量(t/hm ² ·a)	23.972	0.749	0.431	0.612	25.764
占雨林净初级生产量(%)	93.04	2.91	1.67	2.38	100.00

4 讨 论

西双版纳原始热带季节雨林定位样地净初级生产研究表明,该雨林的年产量为

25 764 t/hm²·a, 全球热带雨林净初级生产量范围为 10 t/hm²·a~35 t/hm²·a^[4], 西双版纳热带季节雨林净初级生产量位于该范围, 较全球热带雨林净初级生产量的平均值 20 t/hm²·a 高 28.82%; 生物量增量为 11.712 t/hm²·a, 高于泰国热带雨林生物量增量(3.13 t/hm²·a)^[10]; 凋落量年平均为 11.566 t/hm²·a, 与世界热带雨林凋落量(6 t/hm²·a~12 t/hm²·a)相比, 也属较高水平^[9]。可以看出, 西双版纳原始热带季节雨林虽地处热带北缘, 但具有全球热带雨林同样高的净初级生产力。

参 考 文 献

1 冯宗炜, 陈楚莹, 张家武等. 湖南省会同县两个森林群落的生物生产力. 植物生态学与地植物学学报, 1982, 6(4): 257~267

2 肖瑜. 巴山松天然林生物量和生产力的研究. 植物生态学与地植物学学报, 1992, 16(3): 227~232

3 党承林, 吴兆录. 季风常绿阔叶林短刺栲群落的净第一性生产量研究. 云南大学学报, 1992, 14(2): 108~117

4 Kira T. Primary production of forests. In Cooper J P (ed.). International Biological Program 3, Photosynthesis and Productivity in Different Environments. London: Cambridge University Press, 1975. 5~40

5 查普曼, S. B. (阳含熙等译). 植物生态学的方法. 北京: 科学出版社, 1980. 113

6 拉夏埃尔, W. (李博等译). 植物生理生态学. 北京: 科学出版社, 1981. 90~118

7 陈章和, 张宏达, 王伯荪等. 广东黑石顶常绿阔叶林生物量及其分配的研究. 植物生态学与地植物学学报, 1993, 17(4): 289~298

8 温达志, 魏平, 孔国辉等. 鼎湖山锥栗+黄果厚壳桂+荷木群落生物量及其特征. 生态学报, 1997, 17(5): 497~504

9 郑征, 刘伦辉, 和爱军等. 西双版纳湿性季节雨林凋落物和叶虫食量研究. 植物学报, 1990, 32(7): 551~557

10 Kira T., et al., Primary production by a tropical rain forest of Thailand, Bot. Mag., 1964, 77: 425~429

第一作者简介 郑征, 男, 38 岁, 副研究员, 主要从事森林生态学和植物生理生态学研究。通讯地址: 昆明学府路 50 号, 中科院昆明生态研究所, 电话: 0871-5112637。

THE NET PRIMARY PRODUCTION OF THE
TROPICAL SEASONAL RAIN FOREST
IN XISHUANGBANNA

ZHENG Zheng LIU Lun hui FENG Zhi li LIU Hong mao CAO Min
(Kunming Institute of Forest Ecology, XTBG, CAS, Kunming, Yunnan, 650223)

Abstract The tropical rainforest area has high temperature and rich rainfall, so that among the forest ecosystems of the world, the rainforest is the most complex ecosystem with the highest productivity. Xishuangbanna(21°09'~22°33'N, 99°58'~101°50'E), southwestern China, borders on Laos and Burma, located in the north edge of tropical zones. In comparison with typical tropical rainforest zones, Xishuangbanna is cooler and has lower rainfall and there is a well-defined alternation of rainy and dry season. On the research site (21°58'N, 101°12'E) in Menglun, Xishuangbanna, the annual rainfall was 1550mm, the 83% of the rainfall occurred

in the rainy season (from May to October), and 17% of it in dry season (from November to April), but from November to February of the dry season, it was much foggy, so the air was with high humidity. The annual mean temperature was 21.5°C , and the monthly temperature ranged from 15.5°C in June to 25.3°C in May. The representative vegetation is the tropical seasonal rainforest. In the research site, the rainforest was 48m high and the density of $\text{DBH} \geq 5\text{ cm}$ trees was $949/\text{hm}^2$. It is important for understanding tropical rainforest productivity and its variation in the world to research the productivity in this area.

In this paper, the forest net productivity model of $P_n = B + L + G$ were used to study net primary production (P_n) by measuring consecutively biomass accumulation (B), litterfall (L) and leaf herbivory (G) in the fixed research site in the primary tropical seasonal rainforest in Menglun, Xishuangbanna. The result showed that the annual P_n of the rainforest was $25.764\text{ t}/\text{hm}^2\cdot\text{a}$, and the P_n of different layers in the rainforest were $23.972\text{ t}/\text{hm}^2\cdot\text{a}$ (account for 93.04% of the rainforest P_n) for tree layer, $0.749\text{ t}/\text{hm}^2\cdot\text{a}$ (2.91%) for shrub layer, $0.431\text{ t}/\text{hm}^2\cdot\text{a}$ (1.67%) for liana; and $0.612\text{ t}/\text{hm}^2\cdot\text{a}$ (2.38%) for herb layer. The tree layer, which reached upper levels, had the highest P_n . The liana layer, which reached the upper too, had lower P_n due to a few individuals. The shrub and herb that grew in very low light understorey had very low P_n . The organ allocation of the P_n of tree layer were $8.239\text{ t}/\text{hm}^2\cdot\text{a}$ for stems; $7.088\text{ t}/\text{hm}^2\cdot\text{a}$ for leaves; $3.988\text{ t}/\text{hm}^2\cdot\text{a}$ for branches; $2.611\text{ t}/\text{hm}^2\cdot\text{a}$ for roots; $1.848\text{ t}/\text{hm}^2\cdot\text{a}$ for fruits; $0.198\text{ t}/\text{hm}^2\cdot\text{a}$ for flowers. Among the P_n of the tree layer, the loss by litterfall and insect leaf herbivory was $11.566\text{ t}/\text{hm}^2\cdot\text{a}$ and $0.694\text{ t}/\text{hm}^2\cdot\text{a}$ respectively, the remaining in the forest as biomass accumulation was $11.712\text{ t}/\text{hm}^2\cdot\text{a}$. It was concluded that in Xishuangbanna, the north edge of tropics, the primary tropical seasonal rainforest has the P_n as high as that of typical tropical rainforest.

Key words tropical rainforest, productivity, net primary production, biomass