



**The Study and Demonstration of the Management of
Secondary Forests in Tropical Regions for the Purpose
of Enhancing Economic and Ecological Benefits
(Phase 2)**

PD 294/04 Rev.4 (F)

Project Technical Report

By Zeng Linghai



August 2011

**Guangdong Academy of Forestry
Guangzhou, P. R. China**



**The Study and Demonstration of the Management of
Secondary Forests in Tropical Regions for the Purpose
of Enhancing Economic and Ecological Benefits
(Phase 2)**

PD 294/04 Rev.4 (F)

Project Technical Report

By Zeng Linghai

August 2011

**Guangdong Academy of Forestry
Guangzhou P. R. China**

Project Technical and Scientific Staff:

Project Management Team

Project Coordinator/Leader: Mr. Zeng Linghai

Key Staff: Mr. He Boxiang, GAF

Mr. Lian Huiming, GAF

Ms. Cai Yanling, GAF

Dr. Yin zuoyun, GAF

Mr. He Liping, GAF

Dr. Zhang Qian, GAF

National Consultants

Ecologist/Biodiversity Consultant: Mr. Chen Beiguang, CAF

Forest Management: Mr. Zhong Weihua, South China Agricultural University

Project number: PD 294/04 Rev.4 (F)

Host Government: P. R. China

Executing Agency: Guangdong Academy of Forestry. Address: No. 223,
Guangshan 1st Road, Tianhe, Guangzhou, P.R. China
510520.

Phone: 86-20-87033126;

Fax: 86-20-87031245.

E-mail: zlinghai@263.net; zhangq7610@163.com

Starting date: August 1, 2009

Duration of the Project: 24 months

Project costs (UD\$):180,373

The place and date the report was issued: Guangzhou, P. R. China;

August 19, 2011

Table of Contents

Summary	1
1 Introduction	2
2 Applied methodologies	3
3 Presentation of the data	5
4 Analysis and interpretation of the data and results	11
5 Conclusions	12
6 Recommendations	13
7 Implications for practice	14
Annex 1 Technical Reports Associated with This Project.....	15
Annex 2 Presentation Document.....	77

Summary

This project is the second phase of project PD 294/04 Rev.4 (F), which was derived from the pre-project (PPD30/01 Rev.1 (F)). The successful completion of the pre-project (PPD30/01 Rev.1 (F)) and the first phase project (PD 294/04 Rev.4 (F)) had established two demonstration districts in southeast Guangdong and Hainan Province, China, for the purpose of improving the low-quality secondary forests. To further promote this project, the executive agency devoted considerable efforts to this project during the past 24 months and achieved precious experiences. 1) Suitable environment were created for the growth of re-introduced trees/plants by taking three-time tending and twice fertilizing in the SDMSTF areas; 2) Normal growth and development of re-introduced trees/plants were observed during twice field investigation of the fixed sample plots. Seventy nine out of 82 species of plants (96.34%) survived in the STFs. The trees had significant differences in height, diameter at breast height and individual volume. Forty one species of plants/trees displayed high adaptability to environment in STFs, implying their high potential for STF management. Seven non-timber plants have entered fruiting age and can produce economic outputs ranging from 183.8 US \$/ha to 495 US US \$/ha. The improvement activities dramatically increased the biodiversity, forest coverage, and biomass of forests; 3) The DDs were well conserved from any disasters by giving priority to forest fire precaution, disease and pest control for forest safety; 4) Two training sessions were hosted for more than 100 trainees. The trainees got apparent improvement in technology, knowledge and awareness on the STFs management. 5) A book "Management of Secondary Tropical Forest" was published, which enhanced the dissemination of knowledge, experiences and technology of STF management.

Additionally the EA added several activities to strengthen influences of our project on the public. 1) The EA took advantage of TV program, Internet, Scientific Journal, Consultation Activities, and High-level symposium to disseminate this project; 2) The EA successfully applied the community-based model to a new reforestation project "Dongjiang River Basin Reforestation Project" in collaboration with Hong Kong-based Heroes2 Company.

The smooth completion of our project was attributable to right strategy. Our project highly emphasized the improvement of economic outputs other than ecological benefits since the poverty was the key problem of local residents. The community-based management model played an important role in motivating the participation of local residents. Our management model might act as model for STF improvement and has the potential to be replicated in other areas.

1 Introduction

China has about 5.44 million ha of secondary tropical forests (STFs), accounting for 48.3% of forestland and 50.6% of forests in the tropical region. The STFs are mainly distributed in 124 counties or cities in Guangdong, Hainan, Guangxi, Yunnan provinces, and some parts of Fujian and Tibet. However, due to heavy population and low income, farmers almost completely rely on wood for living, which leads to the gradual reduction of natural tropical forests and tree species, increase in forest pests and disease, and frequent occurrence of drought and flood disasters.

Due to the economic pressure on local residents in less-developed regions, there is little management performed on STF to improve its quality; on the contrary, STF are constantly being damaged, resulting in a decrease in species diversity and woodland degradation. Even in relatively well-developed regions, where forests are better protected, necessary managements are also needed, the economic and ecological benefits of STF have been at a very low level. Many studies have reported that it may take as long as 100 years or longer for such STF to return to a stable community naturally. While the time for recovery could be dramatically shortened by half if sufficient management measures are taken.

It is of great significance and also of urgency to carry out a program to enhance economic and ecological benefits, and to help people, especially in the countryside, to improve their living standard. Therefore, a STF management project was funded by ITTO in Xinhui, Guangdong and Tongzha, Hainan using an experienced model: community-based management model.

In view of the serious problems of STFs, such as low forest productivity, losing of biodiversity, fragile ecosystem, poor stand quality, land degradation, and land-use change, the 30th ITTC convention approved the pre-project proposal entitled "The SDMSTF in Tropical Regions for the Purpose of Enhancing Economic and Ecological Benefits" (PPD 30/01 Rev.1 (F)) submitted by Guangdong Academy of Forestry (GAF) in 2001.

The project PD 294/04 Rev.4 (F) was the continuation of the pre-project "The Study and Demonstration of the Management of SF in Tropical Regions for the Purpose of Enhancing Economic and Ecological Benefits" (PPD 30/01 Rev.1 (F)). It aims to improve the TSFs in south China by using better management measures. The specific objectives were: a) to establish demonstration districts in two provinces for the study and demonstration of management of TSFs (Phase 1) and b) to train forestry staff and villagers in TSF rehabilitation techniques and to publish and disseminate the project results (Phase 2).

To date, task in phase 1, the establishment of demonstration districts had been finished in July, 2009. This secondary phase project of PD 294/04 Rev.4 (F) hopes: a) to continue the management of first phase demonstration area for better outcomes; b) to train forestry staff and villagers with TSF rehabilitation techniques; c) to disseminate our improvement model by publishing project-related information, and by applying our model to practical reforestation projects.

2 Applied methodologies

2.1 The establishment of demonstration districts

The establishment of demonstration districts was finished in phase 1. The method adopted was described in our previous Project Technical Report (2008), in which the background information, field preparation, tree selection, seedling cultivation, planting technique, and tending were described in detail. To be particularly mentioned was our community-based management model that was used for establishment and subsequent management of DDs.

2.2 Tending and Fertilizing

We organized and conducted three-time tending and twice fertilizing for the plants in the demonstration areas. The first two tending and fertilizing were conducted in August 2009 and July 2010, and the last tending was finished in July 2011. With regard to tending, we completely removed overrunning weeds, crab grasses, brambles and thistles that closely surrounded the introduced plants. As for the fertilization, we dug holes around the bases of the introduced trees and fertilized them by adding 0.5 kg compound fertilizer into each hole.

2.3 Fire prevention, diseases and pest control

The executing agency and local forest units held coordination meeting and organized a special working group that are specifically responsible for the followings: 1) Broadly disseminating the forest fire prevention, disease and pest control to increase the awareness of the local residents; 2) Intensively deploying various related works for the special working group to improve their responsibility and work efficiency; 3) Giving prominence to key areas on forest fire prevention, disease and pest control, and strictly controlling the disaster origin; 4) Strengthening duty and effectively channeling information flow within/among departments of this project

2.4 Investigation of the fixed sample plots

To disclose the potential benefits and outputs of STF improvement, we conducted two-time investigation of three fixed sample plots since their plantation in October 2009, and August 2011 respectively. The first investigation was focused on the

biomass and growth traits of introduced trees, and the second was targeted to all plants for evaluation of forest quality. These three fixed stand sample plots were rectangle with a size of 50 m × 66.67 m, in each of which 30 sub-plots with a size of 5 m × 11.11 m were included.

As for growth status, an investigation was conducted to detect the survival rate of re-introduced trees/plants, the height (HT) and diameter at breast height (DBH). HT and DBH were further used to calculate the individual volume. Statistic analyses were conducted to evaluate the growth status of introduced trees.

Meanwhile an investigation was also conducted to reveal the plants that have entered fruiting age. The fruits and seeds were measured to evaluate the economic outputs.

With regard to forest quality, eight indicators were observed, including the number of plants ($HT \geq 5$ m), number of plants ($5 > HT \geq 2.5$ m), number of plants ($HT \leq 2.5$ m), total volume (m^3/ha), basal area/biomass (m^2/ha), number of plants per hector, number of plant species per hector, and forest coverage. These data were statistically analyzed to evaluate the forest quality by comparing improved forests and control forests. The control forests were those that have not subject to improvement.

2.5 Holding of two training sessions for 100 trainees

To improve the quality of training sessions, the EA held a seminar and invited experts to give suggestion on textbook writing, session contents, session design, and implementation. Finally two indoor training sessions were held. The first training session was held for 54 trainees in Guangzhou on July 21, 2010. Four experts were invited to give presentations in the following fields: overview of tropical forests and secondary tropical forests in the world, sustainable management of secondary tropical forests worldwide, the experiences achieved from the implementation of project PD 294/04 Rev.4 (F), and progresses on forest genetics and tree breeding. The second training session was held in Nanning, the Capital of Southwest Guangxi Zhuang Autonomous Region on October 11-15, 2010. This training session was also called the Advanced Research and Study Class. Seven experts were invited to give presentations to 80 trainees from 16 provinces. In addition to indoor training sessions, the EA also invited experts to join in two-time consultation activities for extending science and technology to countryside. The first consultation activity took place in Renhua and the second in Guangning. During these activities, the experts gave face-to-face training to local residents on SFT management.

2.6 Book publication

Similarly, a symposium was held prior to book compiling. Four experts were invited to give suggestions on all related issues. A working group was organized for the collection of information and documents. The documents included books, scientific papers, news, and PPT reports etc. The sources were book stores, libraries, scientific journals, on-line database, magazines, newspapers, seminars, and symposium. These documents were written in English or Chinese. One professor was invited to be the first author who was in charge of the writing activity. To further improve the quality of this book, the book draft was subject to several rounds of professional proofing and revision by both editors and experts before its publication.

2.7 Project dissemination

To promote the influence of this project on the public, the EA took advantage of TV shows, Internet, scientific journals, consultation activities and academic symposium to disseminate our project. Furthermore, the EA also made use of our community-based management model to other new project.

3 Presentation of the data

3.1 Tending and fertilizing of the introduced plants

As a result of three-time tending and twice fertilizing conducted on the re-introduced plants in the demonstration areas, the overrunning weeds, crab grasses, brambles and thistles that closely surrounded the introduced plants were removed. It was found that the majority of introduced plants independently have open spatial spaces for growth and displayed good growth status (Figures 3-7, and 42-59 in Appendix 3). They were neither covered by the crab grasses or vine plants, nor restrained by the surrounding brambles and thistles. This strongly suggested that the tending and fertilization are highly beneficial to the growth and development of introduced plants in the STFs.

3.2 Fire prevention, diseases and pest control

Fortunately, the forests in Gudou Forest Farm are well protected from fire, diseases and pests, and no disaster has occurred. Obviously, this is closely associated with /dependent on the considerable efforts we devoted into this issue.

3.3 Observation of fixed sample plots

3.3.1 Evaluation of plant growth

Within the three standard fixed sample plots, 82 species of plants/tree were re-introduced during the establishment procedure. The investigation conducted in 2007 and 2009 identified 79 species of plants/trees, representing 96.34% of the total.

Their overall survival rate was more than 80%. The ANOVA analysis showed that different plants/trees displayed significant variations in height (Table 1; $P < 0.0001$), diameter at breast height ($P < 0.0001$) and individual volume ($P < 0.0001$). Additionally plant height in year 2007 differed significantly from that in year 2009 ($P < 0.0001$).

Table 1 Variance analysis of plant height observed in 2007 and 2009

Source	DF	Anova SS	Mean Square	F value	Pr > P
Species	78	435.26	5.58	8.51	<0.0001
Year	1	59.36	59.36	90.49	<0.0001
Species × Year	77	236.86	3.076	4.69	<0.0001

Of these 79 species of plants/trees, 41 had an average individual volume > 0.0004 cubic meter (Table 2). Forty species of trees displayed double or more increase in height during 2-year growth from year 2007 to 2009. The best tree species was *Castanopsis fissa* Rehd. et Wils. Its HT, DBH and individual volume in year 2009 were 4.46 m, 3.62 cm and 0.003575 m³, respectively. Its height was increased by 200.44% within 2 years.

Table 2 General growth status of introduced plants in three fixed standard sample plots

No.	Species	Scientific name	HT07 (m)	HT09 (m)	Height increased by percent	DBH09 (cm)	VOL09 (m ³)	Survival rate (%)
1	黎蒴	<i>Castanopsis fissa</i>	1.49	4.46	200.44	3.62	0.003574	85.6
2	石栗	<i>Aleurites moluccana</i>	1.63	3.32	104.10	3.74	0.003074	90.3
3	米老排	<i>Mytilaria laosensis</i>	1.31	3.56	171.89	3.59	0.003055	79.6
4	海南蒲桃	<i>Syzygium hainanthera</i>	1.11	2.86	157.73	2.77	0.002944	78.2
5	中华杜英	<i>Elaeocarpus chinensis</i>	1.64	3.51	114.08	2.85	0.002297	88.5
6	银桦	<i>Grebillia robusta</i>	1.66	3.57	115.23	3.04	0.002189	77.3
7	红锥	<i>Castanopsis hystrix</i>	0.75	2.76	266.32	2.88	0.002094	82.5
8	莫氏榄仁	<i>Terminalia muelleri</i>	1.30	3.05	134.89	2.93	0.001971	90.4
9	大叶山楝	<i>Terminalia catappa</i>	0.99	3.29	233.52	2.53	0.001706	95.2
10	盆架子	<i>Alstonia rostrata</i>	1.54	2.58	67.20	2.49	0.001639	86.2
11	菜豆树	<i>Radermachera hainanensis</i>	0.95	3.62	282.66	2.59	0.001615	84.8
12	火焰木	<i>Spathodea campanulata</i>	1.89	3.34	76.50	2.70	0.001540	78.5
13	山杜英	<i>Elaeocarpus sylvestris</i>	1.31	3.31	151.69	2.68	0.001511	79.6
14	尖叶杜英	<i>Elaeocarpus apiculatus</i>	1.20	2.72	127.56	2.38	0.001393	88.3
15	芒果	<i>Mangifera indica</i>	1.61	3.04	89.03	2.50	0.001298	82.5
16	钝叶娑罗双	<i>Shorea obtusa</i>	1.09	2.59	137.23	2.19	0.001199	72.5
17	麻楝	<i>Chukrasia tabularis</i>	1.32	2.71	104.69	2.12	0.001118	79.6
18	香樟	<i>Cinnamomum camphora</i>	0.85	2.94	245.19	2.33	0.001111	84.1
19	海红豆	<i>Adenanthera pavonia</i>	1.30	2.35	80.88	2.39	0.001110	85.8

No.	Species	Scientific name	HT07 (m)	HT09 (m)	Height increased by percent	DBH09 (cm)	VOL09 (m ³)	Survival rate (%)
20	吊瓜树	<i>Kigelia africana</i>	1.24	2.28	84.80	2.53	0.001103	78.6
21	香坡垒	<i>Hopoa odorata</i>	1.37	2.80	104.59	2.28	0.000974	75.9
22	降香黄檀	<i>Dalbergia odorifera</i>	1.47	3.09	109.83	1.98	0.000858	92.2
23	灰木莲	<i>Magnoliaceae glanca</i>	1.12	2.76	146.37	1.83	0.000749	91.0
24	肖葡萄	<i>Acmena acuminatissima</i>	0.84	2.62	210.28	1.98	0.000740	84.6
25	猫尾木	<i>Dolichandrone cauda-felina</i>	1.17	2.34	100.37	1.87	0.000715	85.7
26	扁桃	<i>Prunus persica</i>	1.29	2.14	66.41	1.89	0.000699	76.6
27	海芒果	<i>Cerbera manghas</i>	1.18	1.33	12.99	2.30	0.000693	78.8
28	土沉香	<i>Aquilaria sinensis</i>	1.00	1.60	60.00	2.10	0.000613	82.3
29	杨梅	<i>Myrica rubra</i>	0.83	2.60	212.12	1.70	0.000600	80.9
30	蝴蝶果	<i>Euphorbiaceae</i>	0.85	2.45	187.86	1.74	0.000599	80.6
31	人面子	<i>Dracontomelon duperreanum</i>	0.86	2.63	204.14	1.86	0.000594	84.8
32	红桂木	<i>Artocarpus nitidus</i>	1.38	2.16	57.12	1.68	0.000569	78.9
33	小叶榄仁	<i>Terminalia mantaly</i>	0.94	1.79	91.03	1.77	0.000564	74.9
34	秋枫	<i>Bischofia javanica</i>	0.99	1.76	78.14	1.79	0.000562	80.5
35	火力楠	<i>Michelia macchurei</i>	0.75	1.66	122.99	1.39	0.000504	78.9
36	观光木	<i>Tsoongiodendron odorum Cnun</i>	0.78	1.39	78.64	1.50	0.000500	84.5
37	马尾松	<i>Pinus massoniana</i>	0.60	2.07	245.68	1.77	0.000475	78.8
38	峨眉含笑	<i>Michelia wilsonii</i>	1.05	2.44	132.80	1.54	0.000466	90.1
39	红花荷	<i>Rhodoleia championii Hook. f.</i>	1.36	2.56	88.24	1.52	0.000436	83.5
40	菩提榕	<i>Ficus religiosa</i>	0.85	2.14	151.36	1.52	0.000424	87.7
41	毛丹	<i>Nephelium lappaceum</i>	1.00	2.10	109.22	1.54	0.000405	86.7
42	大叶榄仁	<i>Terminalia catappa</i>	0.90	1.35	50.00	1.90	0.000366	91.4
43	细叶榄仁	<i>Terminalia amtay</i>	0.86	2.30	169.01	1.60	0.000344	78.9
44	桃花心	<i>Swietenia macrophylla King</i>	0.72	1.83	154.63	1.32	0.000331	80.7
45	深山含笑	<i>Michelia maudiae</i>	0.97	2.01	106.76	1.43	0.000321	78.8
46	大花五桠果	<i>Alstonia scholaris</i>	1.13	1.59	40.96	1.48	0.000319	86.7
47	水石榕	<i>Elaeocarpus hainanensis</i>	0.91	1.81	100.05	1.47	0.000317	69.9
48	阴香	<i>Cinnamomum burmannii</i>	1.32	2.05	56.11	1.33	0.000301	70.8
49	五味子	<i>Schisandra chinensis</i>	1.35	2.04	51.18	1.37	0.000272	79.8
50	小叶杜英	<i>Elaeocarpus decipiens</i>	0.68	1.53	125.08	1.27	0.000268	90.1
51	大叶紫薇	<i>Lagerstroemia speciosa</i>	0.94	1.51	60.48	1.26	0.000250	79.0
52	青皮	<i>Schoepfia chinensis</i>	1.06	1.87	76.10	1.20	0.000231	84.7
53	塞楝	<i>Khaya senegalensis</i>	0.95	1.80	90.48	1.40	0.000211	88.8
54	鱼木	<i>Crateva formosensis</i>	0.71	1.43	101.36	1.10	0.000173	79.1
55	玉蕊	<i>Barringtonia racemosa</i>	0.97	1.43	47.08	1.03	0.000150	90.5
56	厚皮香	<i>Ternstroemia gymnanthera</i>	0.57	1.78	211.74	0.94	0.000139	94.9
57	树菠萝	<i>Artocarpus heterophyllus Lam.</i>	1.20	2.10	75.00	1.00	0.000134	94.7
58	无忧花	<i>Saraca chinensis</i>	1.25	1.39	11.53	0.89	0.000124	78.7
59	毛黄肉楠	<i>Actinodaphne pilosa</i>	0.66	1.51	128.30	0.93	0.000122	84.8
60	乐昌含笑	<i>Michelia chapensis Dan dy</i>	0.84	1.47	75.65	0.73	0.000119	76.8
61	竹柏	<i>Podocarpus nagi</i>	0.51	1.00	96.08	1.03	0.000114	84.7
62	蕊木	<i>Kopsia lancibracteolata</i>	0.74	1.32	77.49	0.85	0.000114	89.3
63	白玉兰	<i>Magnolia denu</i>	0.33	0.93	181.82	1.00	0.000108	79.5

No.	Species	Scientific name	HT07 (m)	HT09 (m)	Height increased by percent	DBH09 (cm)	VOL09 (m ³)	Survival rate (%)
64	糖胶树	<i>Alstonia scholaris</i>	1.35	1.70	26.19	1.00	0.000108	78.2
65	山竹子	<i>Garcinia oligantha</i>	1.32	1.32	0	0.93	0.000106	71.2
66	坡垒	<i>Hopea hainanensi</i>	0.80	1.31	63.19	0.75	0.000070	87.0
67	铁刀木	<i>Cassia siamea</i>	0.45	1.47	225.93	0.70	0.000067	76.9
68	伊朗芷硬 胶	<i>Mimusops elengi L.</i>	0.86	1.20	39.81	0.40	0.000022	80.2
69	白藤	<i>Calamus tetradactylus</i>	0.32	0.44	38.62	—	—	95.5
70	垂枝暗罗	<i>Polyalthia longifolia</i>	0.41	0.48	16.56	—	—	90.5
71	多花山竹 子	<i>Garcinia multiflora Champ</i>	0.40	1.20	200.00	—	—	76.9
72	凤凰木	<i>Delonix regia</i>	0.80	0.90	12.50	—	—	84.3
73	福木	<i>Garcinia subelliptica</i>	0.49	0.59	20.41	—	—	75.8
74	荷花玉兰	<i>magnolia grandiflora</i>	0.37	0.74	98.16	—	—	74.6
75	苦竹	<i>Pleioblastus amarus</i>	1.22	1.43	17.87	—	—	77.6
76	米果木	<i>Acrocarpus fraxinifolius</i>	0.57	0.57	0	—	—	80.5
77	木菠萝	<i>Artocarpus heterophyllus</i>	1.30	2.00	53.85	—	—	87.2
78	银叶板根	<i>Heritiera littoralis Dryand</i>	0.46	1.10	137.98	—	—	79.9
79	油茶	<i>Camellia oleifera Abel</i>	0.26	0.64	146.15	—	—	88.2

Notes: HT07, height in year 2007; HT09, height in year 2009; Height increased by percent, height increase from year 2007 to 2009; DBH09, DBH in year 2009; VOL09, volume in year 2009.

3.3.2 Evaluation of economic output of non-timber plants

Within the demonstration districts, a total of 20 species of non-timber plants/trees were re-introduced. The investigation in year 2011 identified 7 species of plants/trees that has come into fruiting age. The evaluation of economic outputs was listed in the following table 3.

Table 3 Evaluation of economic output of non-timber plants in demonstration district

No.	Chinese name	Species name	Numbers of plants (plants/ha)	Individual Productivity (kg/plant)	Total productivity (kg/ha)	Price (US \$/kg)	Economic output (US \$/ha)	Utility
1	鸡血藤	<i>Millettia dielsiana</i>	15	15	225	2.2	495.0	Rattan for medicine production
2	春砂仁	<i>Acidosasa villosum</i>	450	0.1	45	6.5	292.5	Fruit for medicine production
3	山苍子	<i>Litsea cubeba</i>	150	5	750	0.46	345.0	Fruit for medicine production
4	黄藤	<i>Daemonorops margaritae</i>	15	5	75	2.45	183.8	Rattan for medicine production
5	树菠萝	<i>Artocarpus heterophyllus</i>	30	10	300	1.45	435.0	Fruiting tree
6	扶芳藤	<i>Euonymus fortunei</i>	150	0.5	75	2.64	198.0	Rattan for medicine production
7	山乌柏	<i>Sapium discolor</i>	30	15	450	0.85	382.5	Seeds for oil manufacture

3.3.3 Evaluation of ecological benefits of improved forests

To disclose the effects of project implementation on the ecological benefits, three samples plots were investigated. During the investigation, the forests were considered as a whole and all plants/trees were measured. The data are listed below in Table 4.

Table 4 Comparison of ecological benefits of improved and control forests

Sample plot	No. of plants (HT ≥ 5 m)	No. of plants (5 > HT ≥ 2.5 m)	No. of plants (HT ≤ 2.5 m)	Total volume (m ³ /ha)	Basal area/Bio mass (m ² /ha)	No. of plants per hector	No. of plant species per hector	Forest coverage (%)
1 Improved	171	331	160	37.13	11.09	9990	71	63.5
1 Control	46	194	279	19.02	6.68	7815	49	40.0
2 Improved	148	333	90	36.24	11.62	8565	74	65.9
2 Control	81	264	470	18.26	6.49	8265	55	45.2
3 Improved	112	334	280	51.45	16.25	7136	60	59.8
3 Control	69	232	287	23.64	11.93	5862	48	42.3

Note: HT, height.

3.4 Two training sessions were hosted for more than 100 trainees

Four experts were invited to a seminar and they gave many constructive suggestions on various issues related to training sessions, including the textbook compiling, session style, training contents, presentation experts, and future development.

One textbook were compiled specifically for the training sessions. The contents of the textbook included:

- Part I Overview of tropical forests and secondary tropical forests;
- Part II Sustainable management of secondary tropical forests;
- Part III Brief introduction of project PD 294/04 Rev.4 (F).
- Part IV Latest progresses in forest genetics and tree breeding

The first training session was hosted in Guangzhou city On July 21 2010 and a total of 54 trainees participated in this session. Four experts were invited to give presentations. The project coordinator Prof. Zeng linghai presented an overview of tropical forests and secondary tropical forests in the world, Prof. Yin Zuoyun delivered a speech on sustainable management of secondary tropical forests worldwide, Prof. He Boxiang introduced the experiences achieved from the implementation of project PD 294/04 Rev.4 (F), and Prof. Bailian Li gave a presentation on progresses on forest genetics and tree breeding (Figure 9-11).

The second training session was hosted in Nanning, the Capital of Southwest Guangxi Zhuang Autonomous Region in October 11-15, 2010. More than 80 trainees from 16 provinces joined in this symposium. The topic of this symposium is

“Sustainable Management Technology of Secondary Forests”. Our project coordinator, Prof. Zeng Linghai, was invited to this symposium and gave a lecture on the topic of Sustainable Management of Secondary Forests in south China (Figure 21-24 in Appendix 3). In addition, 6 other experts were also invited to give lectures on the topic “Sustainable Management Technology of Secondary Forests”.

3.5 Book publication

A symposium was hosted for book compiling on May 15, 2010 and four experts were invited to give suggestions. Prof. Yin Zuoyun (from GAF), Prof. Zeng Linghai from GAF, Prof. Zhong Weihua (from South China Agriculture University) and Prof. Huang Shaowei (from SCAU) gave constructive suggestions on the followings: book content, organization, information collection, and knowledge on secondary tropical forests etc. After 12-month of working, the authors collected huge documents including 12 books, 212 scientific papers, 19 news, and 11 PPT reports were collected from a variety of sources, such as book stores, libraries, scientific journals, on-line database, magazines, newspapers, seminars, and symposium. These documents were written in English or Chinese. Based on these documents, the first author Prof. Yin Zuoyun spent 7 months for draft writing and completed the book “Management Technology of Secondary Tropical Forests” in January 2011. Now this book has been published.

3.6 Project dissemination

Dissemination via TV program. On October 2010, the project leader and working staff were interviewed by reporters from local Xinhui TV Station during the field investigation. The TV staff produced TV news reporting the project objectives, working content, implementation approaches, progress, upcoming outputs and outcomes (Fig. 1, 2). It had been made into a special program, and broadcasted at the Jiangmen TV Station and Xinhui Station as News at the daily golden moments, leading to the dramatically improved influences of our project on the public.

Dissemination via internet website. The project executing agency has built an internet website (<http://www.tree-breeding-gaf.com>) to comprehensively introduce the information related to this project, particularly the project origin and the progresses. This website has been browsed by a large number of users due to its popularity, which plays a very important role in promoting the project implementation, project dissemination and its impacts on the public.

Dissemination via scientific journal. The project executing agency funded a publication of project progress materials on the cover page of a scientific journal: Guangdong Forestry Science and Technology, Volume 25, issue 5, 2009 (Fig. 8).

Joining in consultation activities. The project coordinator Prof. Zeng Linghai

and Prof. He Boxiang were invited to participate in two-time consultation activities for extending science and technology to countryside. These activities were hosted by Guangdong Forestry Administrative Bureau, which aimed to help the local residents improve their productivity of forestland. The first activity was held in Renhua in July, 2010 and second was hosted in Guangning in May 2011. Thousands of local residents joined in this consultation activity and took close communication with the experts in the STF management, seeding cultivation, economic benefit evaluation, non-timber product market etc.

Joining in high-level symposium. Project coordinator Prof. Zeng Linghai joined in the Ninth South Symposium of Forest Management Theory and Practice on December 12 to 14, 2010. He had an intensive communication with peers and experts on the following topics: low carbon economy, transformation of economic development, national policy of forestry industry, construction of an ecological Guangdong province, and development prosperity of forestry industry. (Figure 25-31 in Appendix 3).

Application of our community-based model to new project. By using our community-based management model, we carried out a reforestation project in the Dongjiang River Basin (Dongjiang River Reforestation Project) through our collaboration with Heroes2, a Hong Kong-based company. In May 2010, we completed its first tree planting at a site in Zijin County, Heyuan City, Guangdong Province, with funding from Heroes2. The Lashi Village site, which in the basin of the Dongjiang River (East River) covers an initial 160 hectares, is now home to 6,000 newly-planted seedlings of 59 different species with space for about another 100,000 tree within the site. The project goal is to create a sustainable forest that improves the environment, increases biodiversity and generates income for local communities. "This project was initiated with corporative partner support and we're now positioned to launch the Heroes2 Buy One/Plant One scheme, harnessing consumer purchasing power for reforestation in the Dongjiang River Basin (Figures 17-19 in Appendix 3).

4 Analysis and interpretation of the data and results

i) The overall survival rate of the introduced trees/plants was >80%, and 79 out of 82 (96.34%) species of plants/trees survived in the DDs, indicating that the majority of introduced trees/plants were adaptive to environment in DDs. This result might be closely associated with our operation strategy adopted for project implementation. Nevertheless, the genetic nature is the most important factor. Therefore, the species selection is critical for improvement program of STFs.

ii) Anova analyses showed that there were significant differences in height, DBH and individual volume among different species. Comparatively, the individual volume is considered the most suitable indicator for evaluation of plant growth since it combines both the height growth and DBH growth. Generally, the variations among species come from the genetic differences. Therefore, these results further provided useful information for species selection. In this study, 41 species of trees/plants had an individual volume $>0.003575 \text{ m}^3$ in year 2009. These trees displayed high biomass growth and considered highly adaptive to environment in DDs. They will be preferred trees in future improvement program.

iii) A total of 40 species of trees/plants displayed double or more increase in height during 2-year growth from year 2007 to 2009, indicating that these trees grew rapidly in the DDs. The analysis of this indicator aimed to screen out those plants that were very short at planting time but grew rapidly later. Obviously these trees should be fully taken into account for future improvement program.

iv) Seven species of non-timber plants have entered fruiting age and can produce an economic output ranging from 183.3 US \$/ha to 495 US\$/ha. Based on this output, the local residents have the opportunity to improve their living standard and obtain fund for post-project management to ensure the sustainability of DDs.

v) The project implementation dramatically increased the number of large trees, biomass, total basal area, plant diversity, number of plant species and forest coverage ($P < 0.001$; Table 4). While the control forests have much more short plants than do improved forests. These results strongly suggested that our project has significantly improved the forest quality.

5 Conclusions

- i) By using the community-based management model, this project successfully motivated the participation of local residents in this project;
- ii) By re-introducing plants/trees, we successfully increased the biodiversity, biomass and quality of the forests;
- iii) By re-introducing non-timber plants, this project dramatically increased the economic outputs of the forests for local residents;
- iv) By establishing demonstration areas, we successfully conserved the forests in DDs and avoided gradual forest degradation and deforestation;
- v) By compiling textbook and holding training sessions, we trained more than 100 trainees for local community and improved their knowledge, technology, experiences, and awareness on STF management.
- vi) By selecting stronger seedlings with a height of $>50 \text{ cm}$ for plantation, this project

- achieved high survival rate;
- vii) By taking the principle of Right Tree at Right Place, we made many introduced trees grow well in the STFs and identified 40 species of trees that displayed high adaptability to environment in SFTs;
 - viii) By inviting experts to give presentation, we successfully attracted more than 100 trainees to participate in the training sessions and improved their knowledge, technology, and awareness on STFs managements;
 - ix) By inviting experts to be responsible for information collection and book compiling, we successfully compiled a high-quality book;
 - x) By taking advantage of TV shows, Internet, Scientific Journal, Consultation Activities, High-level Symposium, we successfully disseminated our project, particularly our scientific principle and method, and dramatically broadened the influences of our project on the public;
 - xi) By applying our community-based model to new Afforestation project and by establishing cooperation with a Hong Kong company (Heroes 2), we made our scientific principle and methodology closer to the public and further improved our influences.

6 Recommendations

6.1 Recommendations for appropriate interpretation and utilization

- i) The project identification should be based on a systemic investigation of local situation, including their forest quality, economic resources, local residents' desires, transportation, environment, climate, and location etc. At the same time, the EA must figure out the key problems and causes.
- ii) The planning and design of a STF improvement program should have the potential to solve the problem that the local areas are facing.
- iii) The project identification and design should fully take into account the beneficiaries and have the potential to win their support and participation in this project.
- iv) The community-base management model is an idea model for STF management.
- v) Non-timber plants/tree are high productive in economic outputs. The STF management should be fully considered.
- vi) Right tree at right place is a principle of tree re-introduction for STF management.
- vii) Coordination and cooperation among beneficiary parts are very important for the project implementation.
- Viii) The project design should fully take into account the economic output since it is the key factor that affects the project sustainability after its completion.
- ix) The project design should adopt the activities that have the potential to promote the awareness of local residents on STF management, such as training sessions,

project dissemination and book publication etc.

- x) It is very important to establish a monitoring system for the project fund that could quickly detect problems occurred and help the working group take positive measures as soon as possible. The monitoring activities should be conducted by the third party since it will be objective in judging. In this study, the EA established an independent fund account, and the project management office renewed progress charts at an interval of 10 days. This approach successfully ensured the project go on schedule.
- xi) Project documentation. To make the project files clear, the EA set up a documentary folder containing all files related to this project. These files make it very easy to check the project progress and details at any time.

6.2 Specific recommendation for future work

- i) Community-based management is a good development path to accelerate SFM. It can let more residents have an opportunity to participate in, and share the benefits;
- ii) Native species is most important in species selection of degraded forest reintroducing for environment safety and succession normally in the future;
- iii) Economic benefit is more important considered by private sectors in SFM. Non-timber product species introduce into degraded forest is a most important way to solve the problem of SF protection;
- iv) It is very important to popularize that the planning and design of a SFM should be in accordance with local situation, economic condition, and methods that are practical and operational easily;
- v) It is also important to Project development in the future that government be involved in the Project implementation, they can provide widely support, such as financial, management and policies making;
- vi) Stakeholders generally lack understanding of SF and management experience. It is a key to accelerate SFM by better managed TSF in China, the training program need to be carried out immediately.

7 Implications for practice

- i) As a result of project implementation, the STFs in demonstration districts are conserved against gradual forest degradation and deforestations.
- ii) The recovery activities, such as re-introducing plants/trees, tending and fertilizing, will lead to conservation of ecosystem of the DDs, and increased forest services and values associated with forest ecosystem, such as biomass, watershed, climate change mitigation, CO₂ emission, and biodiversity etc.

- iii) The re-introduction of non-timber trees and high-value hardwood tree will ensure local residents with stable economic benefits, thereby reducing their relying on harvesting of timber for living. This will in turn facilitate the conservation of forests in this area.
- iv) The training sessions and dissemination activities, such as textbook compiling, book publication, TV shows, internet website, journal publication, consultation activities, and high-level symposium absolutely have the potential to improve the knowledge and awareness of trainees and the public.

Annex 1 Technical Reports Associated with This Project

- 1) Li Z Q, Zhang W Q, Yin Z Y et al. Diurnal changes of water potential of the four tree species and its relationships with environmental factors in the upper and middle reaches of dongjiang river.
- 2) Zhang W Q, Li Z Q, Zhou P et al. Water-holding characteristics of typical forests types litter in the upper and middle reaches of dongjiang watershed.
- 3) 张卫强, 曾令海, 王明怀等. 东江中下游主要造林树种光合生理特征.
- 4) 殷祚云, 任海, 彭少麟等. 华南退化草坡自然恢复物种多度分布的动态与模拟.
- 5) Chen W G, Zhang W Q, Li Z Q. Comparison of photosynthetic and physiological characteristics in six broad-leaved tree species.

华南退化草坡自然恢复中物种多度分布的动态与模拟

殷祚云, 任海, 彭少麟, 郭勤峰, 曾令海, 贺骁

(广东省林业科学研究院)

摘要: 华南地区退化草坡自然恢复过程中物种多度格局的动态及其模拟, 尚缺乏较为系统的研究。文章探讨是否不同演替阶段群落适合不同的种多度模型, 是否存在一个最佳模型以揭示演替过程中群落结构的某些内在数量特征; 还要推导多个模型的尺度转换形式。为此, 在地处南亚热带的鹤山退化草坡选取处于不同演替阶段的 2 个典型群落样地, 分木本层和草本层调查每个维管植物的多度; 且选择 7 个具有不同函数形式和广泛代表性的种多度模型, 均在倍程 (即 \log_2) 尺度下拟合数据, 运用卡方检验和调整决定系数评估各个模型的适合性。结果表明: (1) 7 个模型的适合性顺序为: 对数柯西 > 对数双曲正割 > 对数正态 > 对数级数 > 生态位优先占领 > 断棒 > 重叠生态位, 其中对数柯西适合全部数据, 重叠生态位则全部不适合; (2) 各模型适合与否和演替阶段无关; (3) 左截断对数柯西模型预测的种多度分布显示, 随着群落演替, 上层 (木本层) 罕见种比例减少、常见种比例增多, 下层 (草本层) 则相反, 这与实际相符。对数柯西分布具有普适性, 能最好地反映退化草坡自然恢复中种多度分布的格局与动态。

关键词: 退化草坡; 自然恢复; 物种多度分布; 模型; 动态

Abstract: Comprehensive studies on dynamics and modeling of species abundance patterns during the natural restoration of the degraded hilly grassland in South China are relatively rare. Here we explore whether communities in different successional stages follow different species abundance models and whether there is a best model that can reveal some of the intrinsic quantitative characteristics of community structure in succession. We also attempt to derive the scale transformation of several models of species abundances. We use the abundance data of each vascular plant from both wood and herb layers within two typical communities of different successional stages in the degraded hilly grassland of lower subtropical Heshan, Guangdong, China. Seven widely representative species abundance models

with obviously different function forms are synchronously selected to fit each dataset on octave (i.e., log2) scale, and the goodness-of-fits are evaluated using both chi-squared tests and the adjusted coefficients of determination. The results show that: (1) the order in goodness-of-fit is: logCauchy > log-sech > lognormal > logseries > niche pre-emption > broken stick > overlapping niche, and the logCauchy follow all the datasets while the overlapping niche fits none; (2) the fit of each model to observation is not directly related to successional stage; and (3) in both the left-truncated species abundance distributions fitted by the logCauchy and field observation, for the proportion of number of species, the rare species decreased but the common ones increased in the upper layer (i.e., wood layer) with succession while the reverse is true in the lower layer (i.e., herb layer). Therefore, we conclude that the logCauchy distribution has the widest applicability, and can best mirror the patterns and dynamics of species abundances during the natural restoration of the degraded hilly grassland.

Key words: degraded hilly grassland; natural restoration; species abundance distribution; model; dynamics

过去半个多世纪以来已建立了许多适用于不同类型的群落或多物种集合的物种多度关系模型，主要有对数级数 (logseries, 以下简称 LSer)、对数正态分布 (lognormal, LN) 等统计模型以及几何序列 (geometric series, GS) 或生态位优先占领 (niche pre-emption)、断棒 (broken stick, BS) 或分割线段、重叠生态位 (overlapping niche, ON) 等生态位模型。此外，还有负二项分布，虽已广泛用于描述种群空间格局，但在物种多度格局研究中用得较少。经验模型常常用于模拟物种多度的频数分布或简称种多度分布 (species abundance distribution)，理论模型则往往用来描述物种按多度从大到小或从小到大的排列分布即秩 (rank) 多度分布。这些模型各有其特点，很多人进行了研究和评述。

近来种多度格局及其相关的理论得到长足发展，迄今其模型已多达 20 种以上，甚至还有增加的趋势。Dewdney 由多物种逻辑系统 (multispecies logistical system) 导出了种多度的 logistic-J 分布，即广义截断双曲线分

布; Harte 等提出了一个基于物种在一定面积中多度分布自相似性的种多度模型; Hubbell 发展了解释生物多样性和生物地理学的统一中性理论 (unified neutral theory), 据此提出零和多项式 (zero-sum multinomial) 分布。最近, Johnson 和 Omland 建议用模型选择途径替代传统的零假设检验方法。为了更好地模拟森林群落种多度分布, 殷祚云等提出了一个适合于不同群落类型和不同种多度分布形式、组成模型具有一些相似特性的序列分布集合 (sequential distribution set), 包括对数柯西 (logCauchy, LC)、对数双曲正割 (log-sech, LS) 分布和常用的 LN 分布模型, 找出了一个拟合数据的最佳模型 LC, 从而揭示了森林群落结构的某些本质特征。

关于种多度分布与群落演替的关系, Whittaker、Bazzaz 在考察废弃农田向橡树林的演替过程后, 发现多度格局从早期大致呈几何序列到后期趋向于 LN 分布的转变。然而, 南亚热带森林群落演替或退化草坡自然恢复过程是否如此, 或是否存在其它机制, 仍是一个新颖而有趣的主题。此外, 多个不同的种多度模型在同一尺度 (如以 2 为底的对数尺度) 的比较研究亦鲜见报导。

南方退化草坡自然恢复过程中物种多度分布是变化的, 原有的多度格局影响未来群落的动态, 因而草坡种多度研究具有重大的实践和理论意义。本研究基于已往的研究成果, 采取常用的时空互代方法, 以南方退化草坡自然恢复进程中两个典型植物群落 (草坡、灌丛) 为研究对象, 旨在模拟植物群落的种多度格局及其动态。还试图找出具有普适性的模型, 用以比较研究群落演替过程中群落结构的内在数量特征。这些研究将不仅丰富群落生态学和恢复生态学等学科的理论, 而且将有利于发现本地区退化草坡植被恢复的最佳途径, 藉此为人工促进退化草坡向更高阶段演替的生态恢复实践提供理论依据。

1 研究方法

1.1 样地概况

广东中部的鹤山市地处低山丘陵区, 属南亚热带季风常绿阔叶林气候, 温暖多雨, 年平均气温 21.7 °C, 最冷月 1 月平均气温 12.6 °C, 最热月 7 月平均气温 29.2 °C; 年平均降雨量 1 801.1 mm, 但分布不均, 4—9 月为雨季, 干湿季明显; 地带性土壤为赤红壤, 表土有机质含量为 0.56%—1.64%。该地区历史上为森林地带, 顶极群落是南亚热带季风常绿阔叶林。但因不断扩大的人类活动影

响, 森林严重退化, 现状植被除部分地方为人工马尾松 *Pinus massoniana* Lamb. 疏林外, 绝大部分为草坡。自 1983 年开始, 中国科学院华南植物园鹤山森林生态系统国家野外站 (以下简称鹤山站, 东经 $112^{\circ} 54'$, 北纬 $22^{\circ} 41'$, 在广州市以南 80 km) 开展了退化草坡的植被恢复试验, 建成了草坡对照、几种人工林和复合农林生态系统等研究样地。

本研究在鹤山设立 2 个样地, 代表本地带典型森林退化形成的丘陵草坡生态系统类型。植物 (本文指维管植物) 群落调查于 2003 年 3 月完成。其中一个样地为位于鹤山市龙门岭的荒草坡 (编号 HL), 另一个为鹤山站封围 20 年后现已形成灌丛的对照草坡永久样地 (编号 HZ), 两个样地相距仅约 2 km。据定位观察, 前一个群落须经 10 a 以上才能演替为后一个群落。

1.2 取样方法

为便于比较, 两样地均采用相同的取样大小即 $20\text{ m} \times 20\text{ m}$, 均用相邻格子样方法将样地分为 16 个 $5\text{ m} \times 5\text{ m}$ 样方。因鹤山草坡和灌丛群落结构简单, 取样 400 m^2 已足够, 而且只分木本层和草本层两层调查。

1.2.1 木本层调查

逐个登记全部 16 个 $5\text{ m} \times 5\text{ m}$ 样方内高度 $H \geq 50\text{ cm}$ 的乔木和灌木, 也包括 $H \geq 50\text{ cm}$ 的草本植物。再将 16 个 $5\text{ m} \times 5\text{ m}$ 样方内记录的所有植物个体进行分类汇总, 得到总计 400 m^2 取样面积内木本层的种多度数据。

1.2.2 草本层调查

在每个 $5\text{ m} \times 5\text{ m}$ 样方内随机选一个 $1\text{ m} \times 1\text{ m}$ 的更小样方, 记录 $H < 50\text{ cm}$ 的所有植物, 包括乔木和灌木幼苗。然后将 16 个 $1\text{ m} \times 1\text{ m}$ 小样方内记录的所有植物个体进行分类汇总, 得到总计 16 m^2 取样面积内草本层的种多度数据。

1.3 数据分析

用生态位优先占领 (GS)、断棒 (BS)、重叠生态位 (ON)、对数级数 (LSer)、对数正态 (LN)、对数柯西 (LC) 和对数双曲正割 (LS) 等 7 个种多度模型同时拟合数据, 以模型选择途径寻找最佳模型。从下文中可知, 在同为对数尺度时, 它们具有明显不同的函数形式, 具有广泛代表性, 应可从中找到最佳模型, 以揭示草坡自然恢复过程中群落结构及其动态的内在规律。

1.3.1 多度分组

为便于比较, 本研究将秩多度分布形式的 GS、BS 和 ON 模型转换成种多度

分布形式，并将全部模型都转换为以 2 为底的对数尺度形式，即在 \log_2 尺度拟合倍程分组的种多度数据。

1.3.2 模型集合

(1) 生态位优先占领 (GS)

该模型假设，若第一位优势种优先占领可得的生态位空间的 k 份，则下一位物种占领余下空间的同样份额，依此类推，直到剩下的空间不能维持一个物种的生存为止。几何序列秩多度分布等价于种多度分布是截断双曲线分布的假设，即由 r 个个体代表的种数为

$$S(r) = \frac{C}{r} \quad (1)$$

式中， $r \in [r_{\min}, r_{\max}]$ ， r_{\min} 和 r_{\max} 分别表示群落中的最小多度和最大多度； C 为常数（下同）。在对数尺度（这里指 Preston 倍程即 \log_2 尺度，下同），上式转换为

$$S(R) = S_m \quad (2)$$

式中， S_m 为常数（下同）。显然，这是统计学上的均匀分布。

(2) 断棒 (BS)

BS 模型假定一个群落中 S 个种的多度彼此依赖；该群落总生态位（或资源总量）是单位长度为 1 的一条直线（或棒），被随机分成 S 个线段，代表生态位被 S 个种所占有，这些种的多度被看作正比于其所在线段的长度。线性尺度下 BS 模型的种多度分布形式表示为

$$S(r) = Ce^{-\alpha r} \quad (3)$$

式中， $r \in [0, \infty)$ 。相应地，据此可导出倍程尺度下种多度分布形式的 BS 模型，

$$S(R) = S_m \exp(-2^R \alpha + R \ln 2) \quad (4)$$

式中， $R \in (-\infty, \infty)$ ； α 与 C 、 S_m 一样为常数（下同）。

(3) 重叠生态位 (ON)

ON 模型假设，各个物种的多度是彼此独立的，每个多度被看作正比于随机放置在这条线上的两点间线段的长度。因各个物种之间有重叠，故名重叠生态位模型；相对地，BS 模型则称为非重叠生态位模型。在这种假设下，线段长度符

合线性分布,

$$f(r) = 2 - 2r \quad (5)$$

这里 r 为相对多度, $r \in [0, 1]$ 。由此可给出在倍程尺度下种多度分布形式的 ON 模型, 表示为

$$S(R) = S_m \left(1 - \frac{2^R}{N_{(R)}} \right) 2^R \quad (6)$$

式中, $R \in (-\infty, R_{\max}]$, R_{\max} 为观察的最大倍程; $N_{(R)}$ 是转换为倍程尺度后计算的总个体数, 即 $N_{(R)} = \sum 2^R S_{\text{obs}}(R)$, 其中 $S_{\text{obs}}(R)$ 为第 R 个倍程的观察种数。

(4) 对数级数 (LSer)

Fisher 等在研究鳞翅目昆虫的种多度分布时应用了这一离散型分布。Plotkin 和 Muller-Landau 给出了连续型 LSer 分布密度

$$f(r) = \frac{\alpha^r}{r\Gamma(0, -\ln\alpha)} \quad (7)$$

此时, $r \in [1, \infty)$ 。据此可推导出倍程尺度下连续型 LSer 的种多度分布模型, 即

$$S(R) = S_m \alpha^{2^R} \quad (8)$$

式中, $R \in [0, \infty)$ 。

(5) 对数正态 (LN)

$$S(R) = S_m \exp[-\alpha^2 (R - R_m)^2] \quad (9)$$

式中, $R \in (-\infty, \infty)$; R_m 为众数倍程 (modal octave), 即分布曲线沿着横轴的位置; S_m 表示在众数倍程的种数, 或曲线的高度; α 则是一个描述分布伸展程度 (amount of spread) 的常数。

(6) 对数柯西 (LC)

$$S(R) = \frac{S_m}{1 + \alpha^2 (R - R_m)^2} \quad (10)$$

(7) 对数双曲正割 (LS)

$$S(R) = S_m \operatorname{sech}[\alpha(R - R_m)] \quad (11)$$

式 (10)、(11) 中变量和参数的意义与 LN 类似。

1.3.3 模型拟合

为增强可比性, 本研究确保在前面提及的同样取样标准和多度分组方法下获得用于分析的种多度数据, 所用 7 个模型均转换为对数尺度下的分布形式, 并采用相同的模型拟合、检验与分析方法。模型适合性采用卡方检验, 显著性水平均设为 0.05, 且为提高检验效率, 将计算卡方统计量时确定是否合并的理论绝对频数阈值设为 1; 还辅之以回归方程的调整决定系数进行拟合度比较。

2 结果与分析

2.1 种多度分布及其模型拟合结果

观察的种多度分布犹如左端截断的峰形或近似倒 J 形, 表明群落中有许多稀有种和少数富有种。总体上模型对数据的适合度从高到低的顺序为: $LC > LS > LN > LSer > GS > BS > ON$ (表 1, 图 1)。

表 1 七个模型拟合鹤山两个群落木本层和草本层种多度数据的适合性比较

Table 1 Comparison of the goodness of fit of seven models to the species abundance data from the wood and herb layers in two communities in Heshan, Guangdong, China

样地	群落	层次	GS	BS	ON	LSer	LN	LC	LS
HL	草坡	木本层	0.000	0.555	-0.741	0.659	0.714*	0.752*	0.730*
HL	草坡	草本层	0.000*	0.523	-1.790	0.319*	0.464	0.608*	0.530*
HZ	灌丛	木本层	0.000*	0.297	-1.631	0.725*	0.766*	0.765*	0.774*
HZ	灌丛	草本层	0.000	0.794*	-0.623	0.610	0.775*	0.800*	0.776

HL - 鹤山龙门岭荒草坡样地; HZ - 鹤山站内草坡永久样地; GS - 生态位优先占领模型; BS - 断棒模型; ON - 重叠生态位模型; LSer - 对数级数分布; LN - 对数正态分布; LC - 对数柯西分布; LS - 对数双曲正割分布。表中数值为调整决定系数 R_{ad}^2 , 其中 GS 模型因无自变量, 故均为 0 值; *表示拟合的分布模型在 $P < 0.05$ 水平通过卡方适合性检验 (余同)。

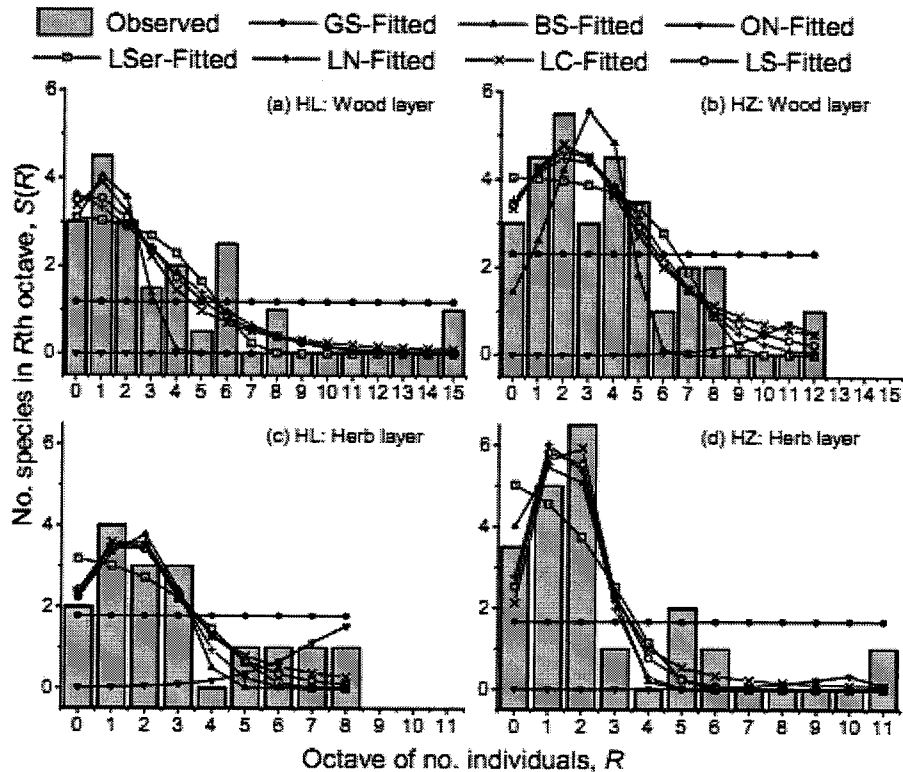


图 1 广东鹤山两个群落木本层和草本层中
观察与拟合的种 - 多度分布

Fig. 1 Observed and fitted species abundance distributions in the wood and herb layers of two communities in Heshan, Guangdong, China

(Observed - 观察的种数, fitted - 所拟合模型预测的种数)

在对 4 组种多度数据的拟合中, 以卡方适合性检验显著水平 $\alpha = 0.05$ 为临界标准进行评判, LC 适合全部数据, LN 和 LS 分别仅有 1 种情形不适合, LSer 和 GS 均有一半适合, BS 仅适合 1 组数据, 而 ON 则全部不适合 (表 1)。如以调整决定系数 $Rad^2 \geq 0.50$ 为标准来评估, 则 LC 仍然是全部适合, 且其 Rad^2 值除在灌丛群落木本层比 LN 和 LS 稍小外, 其余情况均是 LC 最大; LS 亦适合所有数据, 但其 Rad^2 值一般都小于 LC 的; LN 和 LSer 均仅在草坡群落草本层不适合, 且 Rad^2 值一般都以前者为大、两者均比 LS 小; BS 亦仅有 1 种情形不适合, 即灌丛群落的木本层; GS 因无自变量而不能由 Rad^2 来判断; 而 ON 模型因其 Rad^2 全为负值而当然一律不适合全部数据 (表 1)。

此外, 未发现各个模型适合与否与群落演替阶段的高低有关, 也未发现与群落层次的高低有必然的联系 (表 1, 图 1)。如 GS 和 BS 适合数据的情形中, 既

有结构简单的群落或层次，也有复杂的群落或层次；而 LC、LS 和 LN 基本上适合所有的数据，无论是简单的还是复杂的群落或层次。

2.2 预测的左截断种多度分布

前面谈到，在 7 个模型中 LC 最为适合全部观察的种多度分布，因此我们绘制由左截断 LC 模型预测的种多度概率分布曲线（图 2-3），表明不同倍程多度下期望的相对种数比例，试图借此阐明不同群落各层次总体的结构特征。两个群落下层的曲线比上层的要高些，这说明群落的下层拥有相对较多的罕见种和相对较少的常见种，上层则相反。尽管如此，两个群落仍有不同的表现形式：木本层与草本层之间的差异以灌丛群落较为明显，而草坡群落两层之间的差异则较小。

比较鹤山草坡与灌丛群落之间在同一层次基于左截断 LC 模型的种多度概率分布曲线（图 3）可知，群落上层的概率曲线差异较下层的小，且上、下层的曲线高低趋势正好相反，即上层以草坡群落的为高、灌丛群落的为低，下层则刚好反过来。这就是说，相对简单的草坡群落比之相对复杂的灌丛群落，在群落的上层有较高比例的稀有种、较低比例的富有种，在下层则有更高比例的富有种、更低比例的稀有种。

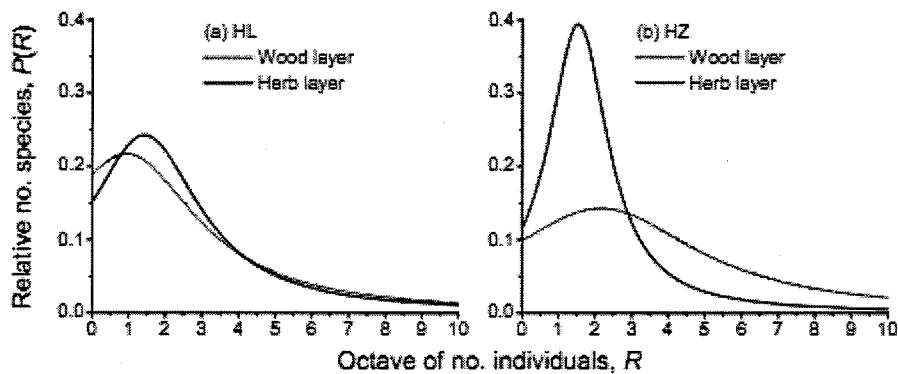


图 2 倍程尺度下左截断对数柯西模型预测的种 - 多度分布：
广东鹤山同一群落不同层次之比较

Fig. 2 Species-abundance distributions predicted by the left-truncated logCauchy model on octave scale: Data were from different layers within the same of respective communities in Heshan, Guangdong, China

($P(R)$ - 第 R 个倍程的相对种数比例；每条分布曲线下的面积均设为 1。下同)

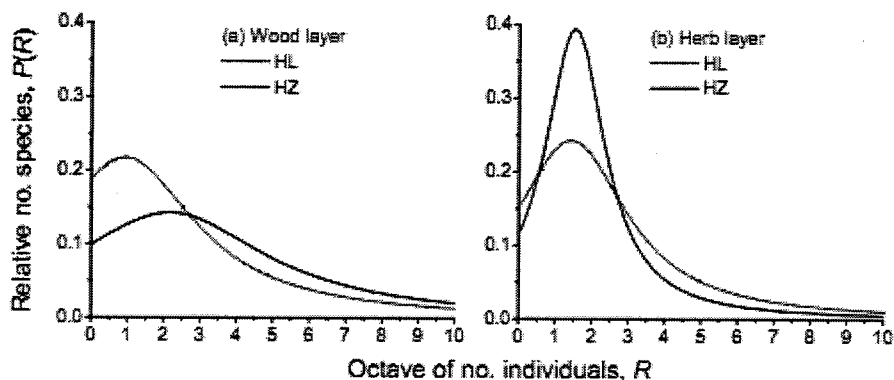


图3 倍程尺度下左截断对数柯西模型预测的种-多度分布：
广东鹤山不同群落同一层次之比较

Fig. 3 Species-abundance distributions predicted by the left-truncated logCauchy model on octave scale. Different communities but the same of respective layers were compared in Heshan, Guangdong, China

3 讨论

3.1 种多度分布模型集合及其拟合

在由 LC、LS 和 LN 组成的种多度序列分布集合的基础上，加入 GS、BS、ON 和 LSer 等 4 个常用模型，组合成一个更大的模型集合，运用模型选择途径拟合数据。这个更大的模型集合涵盖了理论模型和经验模型，且这些组成模型具有明显不同的函数形式，因此具有更广泛的代表性和更强大的模拟能力。当然，这个模型集合仍可扩展。提出这样的模型集合是基于以下考虑：单一的模型不能完全解释复杂多变的生态现象及其内在机制，不同模型可能适合于不同场合，而期望找到一个“统一”或“万能”的模型是很难的。

对于理论模型，在某种场合下的确能解释一些生态现象，从而为一些生态学家所推崇，但由于这些模型在推导过程中往往提出这样或那样的假设，通常简化生态过程，因而难以达成对复杂生态现象的诠释。如 BS 模型，它假设 S 个种随机地分割一维生境空间即一条棒，因而这些种占有不相重叠的生境，也就是说，每个种的个体数与其生境大小成比例。但如果这些种所分割的是多维生境空间，则这样的类比是不合理的，因为没有唯一的方式将高于一维的空间随机地划为不相重叠的部分，故而随机分割一维空间的假设不能外推至高维空间。

而一些统计模型，比如 LN、LC 和 LS，则没有太多假设，采用类似于黑箱或灰箱的方法模拟观察数据，却常常能获得较好的拟合效果。当然，这些经验模型的缺陷被认为是往往不涉及生态现象的内在机制，但也有人提出了产生 LN 型

分布的生态学机制。不论产生 LN 分布的机制如何，重要的是它能预测种多度分布（从而预测 S^* ），并能提供其它关于群落组织（如种 - 面积关系和群落演替）的有用信息。由于 LC 和 LS 模型在描述种多度分布时与 LN 具有许多共性，因此上述产生 LN 分布的几种可能机制也应同样适用于解释 LC 和 LS 分布，而且后两者在模拟森林群落种多度分布中提供了比 LN 更好的拟合。

既然不同模型各有优劣，我们既不能随意摒弃一个模型，也不能随意夸大一个模型，这样，选择一个适合的竞争性模型集合同时拟合数据，从中寻找一个或一组最适合的模型用来描述或解释某一生态现象及其机制，就显得很有必要了。另外，为了便于比较不同模型对数据的适合度，在拟合过程中统一使用对数尺度下的分布模型形式。这样，须将那些秩多度分布模型（如 BS）转换为种多度分布形式，还应将那些通常表示为线性尺度形式的模型（如 LSer）转换为倍程尺度形式。其中，GS、BS、ON 和 LSer 模型的对数尺度种多度分布表达式为本研究首先导出。相应地，还须将多度数据从线性尺度转换为对数尺度；同样为增强可比性，应确保群落取样面积和调查方法一致。

3.2 种多度分布及其动态

在测量生物群落中物种总数时会产生一个困难的问题：物种计数取决于样本大小，因为经典的种 - 面积关系表明，物种总数随着取样面积的增加而增加。足够的取样通常能克服这个困难，但操作上不总是如此。为了解决这个问题，生态学家采用了两种不同对策：第一是运用各种统计分布拟合关于物种的相对多度数据；第二是度量群落的异质性，即物种多样性指数。前一种方法正是本文所采用的。换句话说，拟合种多度数据的统计分布模型（更准确地说是其中某个或某些参数）与度量群落异质性的物种多样性不依赖于样本大小，可反映群落总体的特征。

鹤山两个群落各层次中观察的种多度分布在倍程尺度犹如左端截断的钟形分布，或在线性尺度呈现倒 J 形分布，即表明有较多的稀有种和少数的富有种。各模型对数据的适合度顺序为：LC > LS > LN > LSer > GS > BS > ON，前三者的次序与最近殷祚云等在南亚热带 5 个森林群落种多度分布的研究结果一致。各个种多度模型是否适合数据与群落演替阶段无明显相关，这与 Whittaker、Bazzaz 发现的废弃农田恢复演替中分布形式发生改变的结论不一致；也未发现与群落层次有必然的联系。唯其如此，我们不能从拟合模型的类别上探讨种多度分布变化

与群落演替的联系，但由于 LC 适合全部 4 组数据，因而仍能采用这一普适性模型从量上进行比较研究。

两群落各层次通过 LC 预测的左端截断种多度概率分布曲线的比较表明，随着退化草坡的恢复演替，即从草坡到灌丛，群落上层（木本层）和下层（草本层）的稀有种与富有种相对比例的差异经历由小变大的转变（图 2）；上层罕见种比例减少而常见种比例增多，下层则相反（图 3）。较高比例的稀有种和较低比例的富有种，表明个体数在群落组成物种间的分布更不均匀，即显示出更陡的秩多度分布曲线，导致较低的物种多样性（包括基于信息论的 Shannon-Wiener 指数、基于概率论的 Simpson 指数及其相应的均匀度指数）；反之，则产生较高的物种多样性。这种预测与两个群落两个层次观察的种多度分布、秩多度曲线和物种多样性一致。秩多度分布、物种多样性和种多度分布是从不同侧面表明群落的异质性，秩多度分布是物种多样性的直观反映，种多度分布描述群落常见性和罕见性分布。三者一致的相关关系也从另外一个侧面表明，LC 模型对种多度数据具有最好的适合度，故而能从量上描述退化草坡恢复过程中群落总体的一些结构特征及其动态。

同期研究表明，鹤山草坡恢复到灌丛的过程中，群落内土壤水分、全氮和有机质含量均大大增加，物种多样性也得以提高。以上分析则进一步表明，随着恢复演替进程，整个群落物种多样性的提高，归因于群落上层的稀有种所占比例降低、富有种所占比例提高，而且还抵消了下层因相反趋势而造成的物种多样性的降低。至于华南退化草坡自然恢复过程中种多度分布与土壤水分、养分等环境因子及其动态的相互关系尚待深入研究。

4 结论

采用时空互代方法，选用南方退化草坡自然恢复中的两个典型演替阶段群落（草坡、灌丛）作为研究样地，分木本层和草本层考察了植物种的多度格局及其动态；并且选择 7 个具有不同函数形式和广泛代表性的种多度分布模型，都转换为对数形式拟合数据。比较研究表明：（1）所用 7 个模型拟合度顺序为：对数柯西分布 > 对数双曲正割分布 > 对数正态分布 > 对数级数分布 > 生态位优先占领模型 > 断棒模型 > 重叠生态位模型，其中对数柯西分布适合全部 4 组数据，重叠生态位模型则不适合全部数据；（2）各个模型是否适合数据与群落所处的演替阶段无关；（3）由左截断对数柯西模型预测的种多度分布可知，随着群落演替，

上层(木本层)罕见种比例减少、常见种比例增多,下层(草本层)则相反。因此,在7个模型中,以对数柯西分布具有普适性,它能最好地反映退化草坡自然恢复中种多度的分布格局与动态。唯其如此,运用对数柯西分布模型,探讨退化草坡自然恢复或森林群落演替过程中种多度格局与环境因子的互动关系,将是一个值得深入研究且很有趣的课题。

参考文献

[1] FISHER R A, CORBET A S, WILLIAMS C B. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample from an animal population[J]. *Journal of Animal Ecology*, 1943, 12: 42-58.

[2] PRESTON F W. The commonness and rarity of species[J]. *Ecology*, 1948, 29: 254-283.

[3] WHITTAKER R H. Dominance and diversity in land plant communities[J]. *Science*, 1965, 147: 250-260.

[4] WHITTAKER R H. *Community and Ecosystem*[M]. New York: Macmillan, 1970.

[5] WHITTAKER R H. Evolution and measurement of species diversity[J]. *Taxon*, 1972, 21: 213-351.

[6] WHITTAKER R H. *Community and Ecosystem*[M]. 2nd ed. New York: Macmillan, 1975.

[7] MacARTHUR R H. On the relative abundance of bird species[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 1957, 43: 293-295.

[8] MACARTHUR R H. On the relative abundance of species[J]. *American Naturalist*, 1960, 94: 25-36.

[9] YIN Z, GUO Q, REN H, et al. Seasonal changes in spatial patterns of two annual plants in the Chihuahuan Desert, USA[J]. *Plant Ecology*, 2005, 178(2): 189-199.

[10] 殷祚云. 植物群落中物种的多度与分布格局模拟[D]. 广州: 中国科学院华南植物园, 2005: 1-97.

Yin Zuoyun. Modeling on species abundance and distribution patterns

in plant communities[D]. Guangzhou: South China Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences, 2005: 1-97.

[11] MAY R M. Patterns of species abundance and diversity[C]// Cody M L, Diamond J M. Ecology and Evolution of Communities. Cambridge, MA: The Belknap Press of Harvard University Press, 1975: 81-120.

[12] PIELOU E C. Ecological Diversity[M]. New York: Wiley-Interscience, 1975.

[13] PIELOU E C. Mathematical Ecology[M]. 2nd ed. New York: Wiley-Interscience, 1985.

[14] LUDWIG J A, REYNOLDS J F. Statistical Ecology[M]. New York: John Wiley and Sons, 1988.

[15] MAGURRAN A E. Ecological Diversity and Its Measurement[M]. New Jersey: Princeton University Press, 1988.

[16] WILSON J B. Methods for fitting dominance/diversity curves[J]. Journal of Vegetation Science, 1991, 2: 35-46.

[17] BASSET Y, NOVOTNY V, MILLER S, et al. Assessing the impact of forest disturbance on tropical invertebrates: some comments[J]. Journal of Applied Ecology, 1998, 35(3): 461-466.

[18] 殷祚云, 廖文波. 南亚热带森林群落种-多度的对数正态分布模型研究[J]. 广西植物, 1999, 19(3): 221-224.

Yin Zuoyun, Liao Wenbo. Studies on lognormal distribution patterns of species abundance of south subtropical forest community, China[J]. Guihaia, 1999, 19(3): 221-224.

[19] ZHANG J. Species abundance patterns in some broad-leaved deciduous forests in New York, USA[J]. Acta Phytocologica Sinica, 1999, 23(6): 481-489.

[20] HE F, LEGENDRE P. Species diversity patterns derived from species-area models[J]. Ecology, 2002, 83(5): 1185-1198.

[21] PLOTKIN J B, MULLER-LANDAU H C. Sampling the species composition of a landscape[J]. Ecology, 2002, 83(12): 3344-3356.

[22] MCGILL B J. A test of the unified neutral theory of biodiversity[J]. *Nature*, 2003, 422: 881-885.

[23] MCGILL B J. Strong and weak tests of macroecological theory[J]. *Oikos*, 2003, 102(3): 679-685.

[24] 彭少麟, 殷祚云, 任海, et al. 多物种集合的种-多度关系模型研究进展[J]. *生态学报*, 2003, 23(8): 1590-1605.

Peng Shaolin, Yin Zuoyun, Ren Hai, et al. Advances in research on the species-abundance relationship models in multi-species collection[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(8): 1590-1605.

[25] 张金屯. 数量生态学[J]. 北京: 科学出版社, 2004.

Zhang Jintun. *Quantitative Ecology*[M]. Beijing: Science Press, 2004.

[26] YIN Z, PENG S, REN H, et al. LogCauchy, log-sech and lognormal distributions of species abundances in forest communities[J]. *Ecological Modelling*, 2005, 184(2-4): 329-340.

[27] YIN Z, REN H, ZHANG Q, et al. Species abundance in a forest community in South China: a case of Poisson lognormal distribution[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2005, 47(7): 801-810.

[28] DEWDNEY A K. A dynamical model of abundance in natural communities[J]. *Coenoses*, 1997, 12(2-3): 67-76.

[29] DEWDNEY A K. A general theory of the sampling process with applications to the "veil line" [J]. *Theoretical Population Biology*, 1998, 54: 294-302.

[30] DEWDNEY A K. A dynamical model of communities and a new species-abundance distribution[J]. *Biological Bulletin*, 2000, 198: 152-165.

[31] DEWDNEY A K. The stochastic community and the logistic-J distribution[J]. *Acta Oecologica*, 2003, 24: 221-229.

[32] HARTE J, KINZIG A, GREEN J. Self-similarity in the distribution and abundance of species[J]. *Science*, 1999, 284: 334-336.

[33] HUBBELL S P. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and

Biogeography[M]. Princeton, NJ: Princeton University Press, 2001.

[34] JOHNSON J B, OMLAND K S. Model selection in ecology and evolution[J]. Trends in Ecology and Evolution, 2004, 19(2): 101-108.

[35] BAZZAZ F A. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois[J]. Ecology, 1975, 56: 485-488.

[36] 林永标, 任海, 彭少麟. 广东鹤山草坡的群落结构[J]. 生态科学, 2000, 19(3): 23-26.

Lin Yongbiao, Ren Hai, Peng Shaolin. The community Structure of degraded grassland in Heshan City, Guangdong[J]. Ecologic Science, 2000, 19(3): 23-26.

[37] REN H, PENG S L, YU Z Y. Species diversity of seven man-made broad-leaved mixed forests in South China[J]. Journal of Tropical Forest Science, 2002, 14(1): 16-25.

[38] 班嘉蔚, 殷祚云, 张倩媚, 等. 鹤山退化草坡从草本优势向灌木优势转变过程中的群落特征变化[J]. 热带地理, 2008, 28(2): 129-133.

Ban Jiawei, Yin Zuoyun, Zhang Qianmei, et al. The changes of ecological characteristics of degraded hilly grassland during the transformation from herb dominance to shrub dominance in Heshan, Guangdong[J]. Tropical Geography, 2008, 28(2): 129-133.

[39] 刘惠, 赵平, 林永标, 等. 华南丘陵区农林复合生态系统早稻田 CH₄ 和 N₂O 排放通量的时间变异[J]. 生态环境, 2006, 15(1): 58-64.

Liu Hui, Zhao Ping, Lin Yongbiao, et al. Fluxes of CH₄ and N₂O from paddy field of agroforestry ecosystem in hilly area of South China in the first crop season[J]. Ecology and Environment, 2006, 15(1): 58-64.

[40] KEMPTON R A, TAYLOR L R. Log-series and log-normal parameters as diversity discriminants for the Lepidoptera[J]. Journal of Animal Ecology, 1974, 43: 381-399.

[41] PRESTON F W. Noncanonical distributions of commonness and rarity[J]. Ecology, 1980, 61: 88-97.

[42] VOLKOV I, BANAVAR J R, HUBBELL S P, et al. Neutral theory and

relative species abundance in ecology[J]. *Nature*, 2003, 424: 1035–1037.

[43] PIELOU E C, ARNASON A N. Correction to one of MacArthur' s species–abundance formulas[J]. *Science*, 1966, 151: 592.

[44] KREBS C J. *Ecology: the Experimental Analysis of Distribution and Abundance*[M]. 2nd ed. New York: Harper and Row Publishers, 1978.

[45] TALLIS G M. Goodness of Fit[M]. New York: Wiley, *Encyclopedia of Statistical Sciences*(Vol. 3), 1985: 451–461.

[46] DESOUHANT E, DEBOUZIE D, MENU F. Oviposition pattern of phytophagous insects: on the importance of host population heterogeneity[J]. *Oecologia*, 1998, 114: 382–388.

[47] PRESTON F W. The canonical distribution of commonness and rarity[J]. *Ecology*, 1962, 43: 185–215, 410–432.

[48] SUGIHARA G. Minimal community structure: an explanation of species abundance patterns[J]. *American Naturalist*, 1980, 116: 770–787.

[49] ENGEN S, LANDE R. Population dynamic models generating the lognormal species abundance distribution[J]. *Mathematical Biosciences*, 1996, 132: 169–183.

[50] AOKI I. Diversity and rank–abundance relationship concerning biotic compartments[J]. *Ecological Modelling*, 1995, 82(1): 21–26.

[51] MOLLES M C. *Ecology: Concepts and Applications*[M]. New York: McGraw–Hill, 1999.

[52] JACKSON C R, CHURCHILL P F, RODEN E E. Successional changes in bacterial assemblage structure during epilithic biofilm development[J]. *Ecology*, 2001, 82(2): 555–566.

[53] KREBS C J. *Ecology: the Experimental Analysis of Distribution and Abundance*[M]. 5th ed. San Francisco, CA: Benjamin Cummings, 2001.

[54] ARRHENIUS O. Species and area[J]. *Journal of Ecology*, 1921, 9: 95–99.

[55] HOPKINS B. The species area relations of plant communities[J]. *Journal of Ecology*, 1955, 43: 409–426.

[56] KILBURN P D. Analysis of the species area relation[J]. Ecology, 1966, 47: 831-843.

[57] MACARTHUR R H, WILSON E O. The Theory of Island Biogeography [M]. Princeton: Princeton University Press, 1967.

[58] CONNOR E F, MCCOY E D. The statistics and biology of the species-area relationship[J]. American Naturalist, 1979, 113: 791-833.

[59] WILLIAMSON M. Relationship of species number to area, distance and other variables[C]// Myers A A, Giller P S. Analytical Biogeography Chap 4. London: Chapman and Hall, 1988.

[60] KEELEY J E, FOTHERINGHAM C J. Species area relationships in Mediterranean-climate plant communities[J]. Journal of Biogeography, 2003, 30(11): 1629-1657.

东江中上游主要森林类型枯落物的持水特性

张卫强 李召青 周平 曾令海 王明怀 陈光胜 黎艳明 周毅 郭乐东

(广东省林业科学研究院 龙川县林业科学研究所)

摘要: 为了定量评价森林枯落物的水文功能,通过浸水法和野外观测,调查了东江中上游主要森林植被类型枯落物的蓄积量,分析了枯落物的持水能力与过程。结果表明,枯落物蓄积量介于4.76~12.13 t/hm²,表现为针阔混交林>杉木林>阔叶林>马尾松林>杂灌林;不同森林类型的枯落物最大持水量为4.89~18.17 t/hm²,最大拦蓄量为3.34~14.39 t/hm²,有效拦蓄量为2.60~11.66 t/hm²,均表现为杉木林>针阔混交林>阔叶林>杂灌林>马尾松林。枯落物浸水实验表明,枯落物持水率与浸水时间存在对数曲线关系,而枯落物吸水速率与浸泡时间呈反函数关系;不同森林类型枯落物持水率和吸水速率随时间的动态变化规律基本相似。随浸水历时的延长,枯落物持水率呈增加趋势,在浸泡10~12 h后,持水率增幅趋于缓;不同森林类型枯落物吸水速率在前2h内变化最快,之后逐渐变缓,24 h时吸水基本停止。

关键词: 枯落物; 持水特性; 东江中上游

Water-holding Characteristics of Typical Forests Types in the Upper and Middle Reaches of Dongjiang Watershed

Zhang Weiqian, Li Zhaoqing, Zhou Ping, Zeng Linghai, Wang Minghuai

(Guangdong Academy of Forestry, Guangzhou 510520)

Abstract: Hydrological functions of main forest litters were assessed by measuring and analyzing the litter amount, the water holding capacity, and the processes with methods of field survey and soaking extraction experiment in the upper and middle reaches of Dongjiang watershed. The

result showed the litter amount ranged from 4.76t/hm² to 12.13t/hm², with a decrease order of conifer-broadleaf mixed forest, followed by Cunninghamia lanceolata forest, broadleaf mixed forest, Pinus massoniana forest, and brushwood respectively. The maximum water-holding volume of different forests litters ranged from 4.89t/hm² to 18.17t/hm² with the highest value in the Cunninghamia lanceolata forest, followed by conifer-broadleaf mixed forest, broadleaf mixed forest, brushwood, and Pinus massoniana forest. The mixed interception amount and the effective interception amount showed similar trends with values from 3.34t/hm² to 14.39t/hm², and 2.60t/hm² to 11.66t/hm² respectively. We found that the water-holding rate increased logarithmically with soaking time, while the water-absorption rate showed an inverse function with soaking time. The dynamic changes of the water-holding rate and the water-absorption rate were generally similar of different forests litters. The water-holding rates of litters increased with prolong of soaking time, and leveled off after 10 hours to 12 hours. The water-absorption rates decreased sharply during the first 2 hours, then decreased gradually, and fell to zero after 24 hours.

Key words: litter; water-holding characteristics; upper and middle reaches of Dongjiang watershed

森林枯落物层处于森林植被与土壤层之间，是林地与大气间水汽交换的重要界面，依靠其强大的表面积和疏松多孔的性质，具有明显的截持降雨、调节地表径流、减少土壤流失及改善土壤理化性质功能，成为森林生态系统调节水分分配的第2作用层[1-4]。目前，森林枯落物研究内容主要在枯落物对林地土壤理化性质影响[5]、枯落物分解[6]、枯落物储蓄量与持水量[7-16]等

方面, 研究区域主要集中在黄河流域和长江流域, 目前, 有关东江中上游枯落物蓄积量与枯落物水文功能的研究甚少, 笔者依托广东东江源森林生态定位研究站, 研究东江中上游阔叶林、针阔混交林、杉木林、马尾松林和杂灌林 5 种不同森林植被类型枯落物层的水文功能及作用机理, 用于定量评价东江中上游森林枯落物涵养水源功能, 并为东江流域森林生态水文效应评价和水资源管理提供借鉴。

1 研究地概况

研究地位于东江中上游龙川县西塘, 地理位置为北纬 $24^{\circ} 06' 41''$, 东经 $115^{\circ} 14' 11''$, 海拔160m, 属于亚热带季风气候区, 光照充足, 雨量充沛, 年均日照时数1704 h, 年均气温 21.0°C , 年均降水量1718.7mm, 土壤属红壤, 容重为 1.20 g/cm^3 。试验区主要树种有: 杉木、马尾松、木荷、阴香、火力楠、山乌柏、藜蒴、甜锥、枫香、香樟、灰木莲、麻楝、青岗、红锥、南酸枣、深山含笑、印度紫檀、假萍婆、山杜英、海南蒲桃等; 主要灌木有: 盐肤木、桃金娘、野牡丹、拔莫、杨桐、梅叶冬青、五指毛桃、葫芦茶、栀子花等。

表 1 样地基本特征

植被类型	面积/ m^2	海拔/ m	坡位	坡向	坡度/ $(^{\circ})$	郁闭度	林龄
阔叶林	50×50	170	上	东南	20	0.80	25
针阔混交林	50×50	165	上	西南	25	0.85	30
杉木林	50×50	160	下	西北	20	0.70	25
马尾松林	50×50	165	中	西南	28	0.55	20
杂灌林	20×20	165	中	西南	30	—	20

2 研究方法

(1) 枯落物蓄积量: 在试验区选择了阔叶林、针阔混交林、杉木林、马尾松林和杂灌林 5 种林分类型, 分别设置 5 个样地, 各样地基本特征见表 1。在各样地内随机设置 5 个 $1.0\text{m} \times 1.0\text{m}$ 的小样方, 在样方内, 按未分解和半分解层分别收集样品, 立即称鲜重, 然后在 85°C 下烘干后称重, 测定其干重, 以推算单位面积的枯落物蓄积量。

(2) 枯落物持水能力与过程: 采用室内浸泡法测定枯落物持水特性。将烘干后枯落物样品称取 50 g, 原状放入细网尼龙袋中, 浸没于清水中, 在分别浸泡 0.25,

0.5, 1, 1.5, 2, 4, 6, 8, 10, 24 h后称重, 每次取出后静置5min左右, 直至枯落物不滴水为止, 迅速称枯落物的湿重并进行记录, 由此计算枯落物在不同浸水时间的持水率、吸水速率和持水量, 每个植被类型重复3次。

(3) 枯落物拦蓄能力: 枯落物层的最大拦蓄量按照枯落物层的蓄积量及其最大持水率及雨前实测平均自然持水率可推算出最大拦蓄量[7], 而最大持水量及最大拦蓄量, 只能反映枯落物层的持水能力大小, 不能反映对实际降水的拦蓄情况。据研究, 当降雨量达到20~30mm以后, 不论哪种植被类型枯落物层及其含水量高低, 实际持水率约为最大持水率的85%左右, 所以取调整系数0.85来估算枯落物层的有效拦蓄量[14-16]。 $R_m = (G_{24} - G_d) / G_d \times 100\%$, $R_0 = (G_0 - G_d) / G_d \times 100\%$, $W_m = (R_m - R_0) M$, $W = (0.85 R_m - R_0) M$ 式中: R_m ——枯落物最大持水率(%); G_0 , G_d , G_{24} ——分别为枯落物自然状态下质量、枯落物风干质量和浸水24h后质量; W_m ——最大拦蓄量(t/hm^2); W ——有效拦蓄量(t/hm^2); R_0 ——平均雨前自然含水率(%); M ——枯落物蓄积量(t/hm^2)。

表2 主要森林植被类型枯落物蓄积量

植被类型	枯落物蓄积量/ $(t \cdot hm^{-2})$			组成比例/%	
	未分解	半分解	总量	未分解	半分解
阔叶林	2.10	6.61	8.71	24.11	75.89
针阔混交林	3.51	8.62	12.13	28.94	71.06
杉木林	4.60	7.41	12.01	38.30	61.70
马尾松林	2.82	1.96	4.78	59.00	41.00
杂灌林	2.65	2.11	4.76	55.67	44.33

3 结果与分析

3.1 枯落物蓄积量

对东江中上游主要森林植被类型枯落物蓄积量的调查表明(表2), 枯落物蓄积量: 针阔混交林($12.13 t/hm^2$) > 杉木林($12.01 t/hm^2$) > 阔叶林($8.71 t/hm^2$) > 马尾松林($4.78 t/hm^2$) > 杂灌林($4.76 t/hm^2$), 这主要是由于针阔混交林中阔叶枯落物生产量大, 加之针叶林枯落物分解较慢, 故其现储

量较大，阔叶林下枯落物年生产量大，但由于较易分解而积累量较少，马尾松林和杂灌林树种组成单一，枯落物成分单一，枯落物生产量低。不同林分枯落物未分解层和半分解层蓄积量所占比例有所不同，阔叶林未分解层蓄积量占其总蓄积量的百分比最小为 24.11%，马尾松所占比例最大为 59.00%，而针阔混交林、杉木林和杂灌林所占比例介于它们两者之间；阔叶林、针阔混交林和杉木林半分解枯落物蓄积量大于其未分解枯落物蓄积量，一定程度增加了阔叶林、针阔混交林和杉木林地土壤有机质的含量，而马尾松和杂灌林未分解枯落物蓄积量高于其半分解枯落物蓄积量。

3.2 枯落物持水能力

从表 3 可以看出，主要森林植被类型枯落物的持水能力，分别表示为最大持水量、最大持水率，其大小与林分类型、组成、枯落物分解状况和蓄积量等有关。枯落物最大持水量：杉木林 (18.17 t/hm²) > 针阔混交林 (16.84 t/hm²) > 阔叶林 (13.67 t/hm²) > 杂灌林 (6.32 t/hm²) > 马尾松林 (4.89 t/hm²)；阔叶林、针阔混交林和杉木林半分解枯落物最大持水量远大于未分解枯落物最大持水量，为未分解层最大持水量 2 ~ 3 倍，而马尾松林和杂灌林未分解枯落物最大持水量稍大于半分解枯落物最大持水量。按枯落物蓄积量的加权平均的不同植被类型枯落物最大持水率为 102.30%~156.93%，平均为 136.43%；未分解枯落物最大持水率为阔叶林 (146.21%) > 杉木林 (127.61%) > 杂灌林 (121.89%) > 针阔混交林 (113.39%) > 马尾松林 (93.97%)，半分解枯落物最大持水率为杉木林 (166.99%) > 阔叶林 (160.34%) > 针阔混交林 (149.19%) > 杂灌林 (146.45%) > 马尾松林 (114.29%)，马尾松林枯落物持水能力最小，这主要是由于马尾松枯落物含有丰富的松脂且表面光滑，浸水时表面易形成拮抗水层，不利于吸持水分，因此枯落物持水能力最小。

表 3 主要森林植被类型枯落物持水能力

植被类型	枯落物最大持水量/(t·hm ⁻²)			枯落物最大持水率/%		
	未分解	半分解	总和	未分解	半分解	重量加权平均
阔叶林	3.07	10.60	13.67	146.21	160.34	156.93
针阔混交林	3.98	12.86	16.84	113.39	149.19	138.83
杉木林	5.87	12.30	18.17	127.61	165.99	151.29
马尾松林	2.65	2.24	4.89	93.97	114.29	102.30
杂灌林	3.23	3.09	6.32	121.89	146.45	132.78

表 4 主要森林植被类型枯落物最大拦蓄量和有效拦蓄量

植被类型	自然含	最大持	最大拦蓄量/有效拦蓄量/	
	水率/%	水率/%	(t·hm ⁻²)	(t·hm ⁻²)
阔叶林	30.92	156.93	10.98	8.93
针阔混交林	45.84	138.83	11.28	8.75
杉木林	31.47	151.29	14.39	11.66
马尾松林	32.52	102.30	3.34	2.60
杂灌林	31.42	132.78	4.82	3.88

为估算枯落物层的可能拦蓄量,本研究计算了枯落物层最大拦蓄量和有效拦蓄量(表4),最大拦蓄量反映的是扣除枯落物层本身含水量占据的持水容量以外的枯落物层持水能力大小,代表最大可能的降雨截留量[7]。研究表明,主要森林植被类型枯落物最大拦蓄量介于3.34~14.39t/hm²之间,平均为8.96t/hm²,从不同林分类型来看,枯落物最大拦蓄量与最大持水量变化趋势一致,表现为杉木林枯落物最大拦蓄量最高,为14.39t/hm²,其次为针阔混交林,最小为马尾松林,仅为3.34t/hm²;最大拦蓄量仍不能反映枯落物层对实际降水的拦蓄情况,因此需要计算枯落物的有效拦蓄量,结果表明(表4),各森林枯落物层的有效拦蓄量为2.60~11.66t/hm²之间,平均为7.16t/hm²。其中,杉木林枯落物有效拦蓄量最高,为11.66t/hm²,而针阔混交林和阔叶林枯落物有效拦蓄量相差不大,马尾松林枯落物有效拦蓄量最小,为2.60t/hm²。

表 5 主要森林植被类型枯落物持水率与浸泡时间的关系式

典型林分	枯落物层	关系式	R^2
阔叶林	未分解层	$Q=0.1451\ln(t)+1.0465$	0.9812
	半分解层	$Q=0.1089\ln(t)+1.2720$	0.9294
针阔混交林	未分解层	$Q=0.1225\ln(t)+0.7562$	0.9934
	半分解层	$Q=0.1278\ln(t)+1.1123$	0.9676
杉木林	未分解层	$Q=0.1396\ln(t)+0.8109$	0.9855
	半分解层	$Q=0.1417\ln(t)+1.2494$	0.9811
马尾松林	未分解层	$Q=0.0997\ln(t)+0.6312$	0.9873
	半分解层	$Q=0.0784\ln(t)+0.8772$	0.9547
杂灌林	未分解层	$Q=0.1020\ln(t)+0.9323$	0.9658
	半分解层	$Q=0.0864\ln(t)+1.2317$	0.8871

3. 3 枯落物持水过程分析

3. 3. 1 枯落物持水率 持水率表征了枯落物的潜在持水能力 [9]。浸水开始时, 枯落物持水率迅速增加, 随浸水时间延长, 持水率趋于稳定。阔叶林、针阔林、杉木林、马尾松林和灌木林枯落物在各时段半分解层平均持水率分别是未分解层的 1.16, 1.41, 1.47, 1.31, 1.28 倍; 在 2 h 以内, 阔叶林、针阔林、杉木林、马尾松林和杂灌林未分解层枯落物和半分解层枯落物持水率分别达到其最大持水率的 79.04% 和 87.67%, 75.98% 和 84.23%, 72.18% 和 85.35%, 73.40% 和 82.53%, 83.82% 和 90.69%, 半分解层枯落物持水率所占最大持水率的比例明显高于未分解枯落物持水率所占比例。对不同林分林下枯落物持水率与浸水时段之间的关系进行回归分析 (表 5), 发现持水率与浸水时段存在以下关系: $Q = a \ln(t) + b$, 其中 Q 为枯落物持水率, t 为浸水时段, a , b 为方程系数。对图 1 不同林分枯落物持水过程分析, 可以看出, 在 0 ~ 2 h 内, 不同林分枯落物持水率迅速增大, 但随着枯落物浸水时间的延长, 各枯落物持水率的增幅逐渐降低; 在持水 10 ~ 12 h 后, 增加浸泡时间, 其持水率增加幅度很小, 此时虽然枯枝落叶的吸水尽管没有达到动态平衡状态, 但因枯枝落叶中的空隙已被静水占据, 枯枝落叶的吸水仍然进行, 但速率显著减小, 从数量上看, 吸水量和吸水率的增量都较小^[12]。

3. 3. 2 枯落物吸水速率 枯落物未分解层与半分解层吸水速率平均值为枯

落物吸水速率 [9]。对图 2 进行分析可知, 不同林分类型枯落物吸水速率随时间变化趋势是一致的, 半分解枯落物吸水速率大于未分解枯落物吸水速率, 在浸水开始到浸水 2 h, 枯落物吸水速率迅速降低, 之后缓慢下降, 枯落物在浸水 1 0 ~ 1 2 h 时基本持水饱和, 吸水速率趋向于零; 在浸水 1 5 m i n 时, 枯落物的吸水速率表现为阔叶林 (3. 79 g/g·h) > 杂灌林 (3. 54 g/g·h) > 杉木林 (3. 3 0 g/g·h) > 针阔混交林 (2. 90 g/g·h) > 马尾松林 (2. 52 g/g·h), 在浸水 8 ~ 1 0 h 后, 枯落物吸水速率基本上维持在 0. 09~0. 18 g / g · h, 吸水基本饱和。各类型的枯落物未分解层、半分解层吸水速率与浸泡时间存在着明显反函数关系 (表 6), 拟合关系为: $V = b_0 + b_1 t^{-1}$ 。式中: V 为枯落物吸水速率, t 为浸泡时间, b_0 和 b_1 为方程系数。分析拟合后, 得到林下枯落物吸水速率 V 与浸泡时间 t 之间的关系式。

表 6 枯落物吸水速率与浸泡时间关系式

典型林分	枯落物层	关系式	相关系数 R^2
阔叶林	未分解层	$V = 0.996 t^{-1} + 0.068$	0.998
	半分解层	$V = 1.114 t^{-1} + 0.031$	0.999
针阔混交林	未分解层	$V = 0.678 t^{-1} + 0.050$	0.999
	半分解层	$V = 1.028 t^{-1} + 0.062$	0.999
杉木林	未分解层	$V = 0.746 t^{-1} + 0.045$	0.997
	半分解层	$V = 1.177 t^{-1} + 0.057$	0.999
马尾松林	未分解层	$V = 0.586 t^{-1} + 0.032$	0.999
	半分解层	$V = 0.878 t^{-1} + 0.013$	0.995
杂灌林	未分解层	$V = 0.880 t^{-1} + 0.041$	0.999
	半分解层	$V = 1.205 t^{-1} + 0.034$	0.999

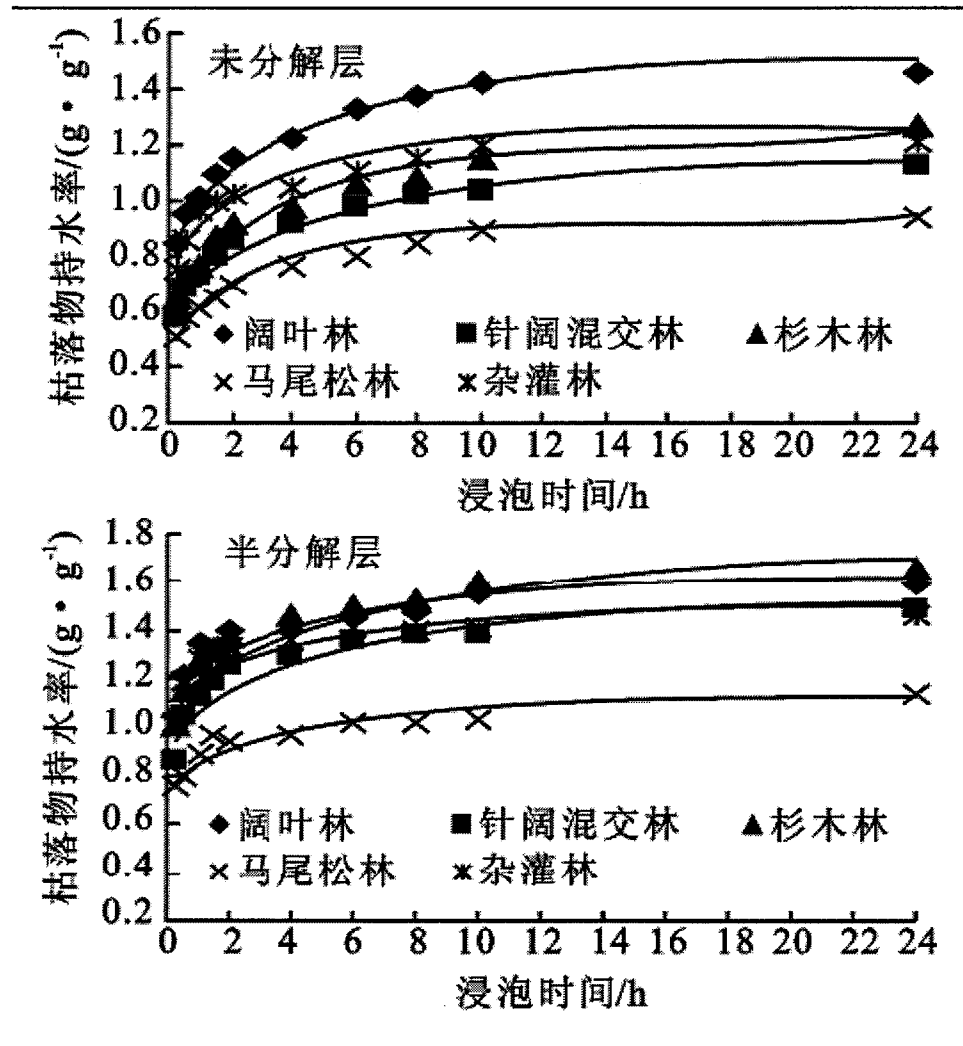


图1 枯落物持水过程

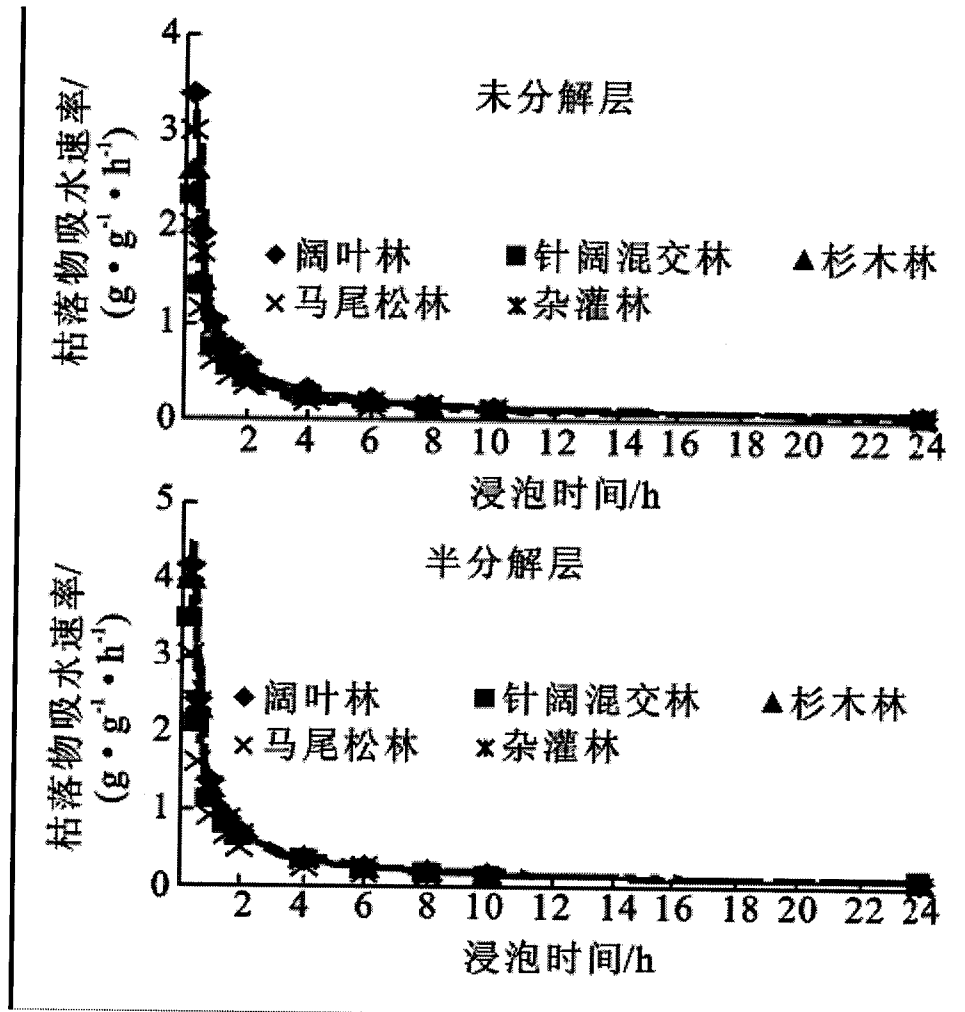


图2 枯落物吸水速率与浸泡时间的关系

4 结论与讨论

(1) 东江中上游主要森林类型枯落物蓄积量介于 $4.76 \sim 12.13 \text{ t} / \text{hm}^2$ ，具有针阔混交林 > 杉木林 > 阔叶林 > 马尾松林 > 杂灌林的规律，与其他类似研究相比，东江中上游主要森林植被类型枯落物蓄积量小于暖温带 [7-9] 和中亚热带 [11-13] 主要森林植被枯落物蓄积量，这主要是由于东江中上游水热环境明显高于暖温带和中亚热带，加速了枯落物的分解，同时与东江中上游主要森林植被类型林龄较小有关；从枯落物组成来看，阔叶林、针阔林和杉木林半分解层蓄积量高于未分解层，而马尾松林和杂灌林反之。

(2) 东江中上游主要森林类型枯落物最大持水量介于 $4.89 \sim 18.17 \text{ t} / \text{hm}^2$ ，平均为 $11.98 \text{ t} / \text{hm}^2$ ，最大拦蓄量介于 $3.34 \sim 14.39 \text{ t} / \text{hm}^2$

2 之间, 平均为 $8.96 \text{ t} / \text{h m}^2$, 有效拦蓄量为 $2.60 \sim 11.66 \text{ t} / \text{h m}^2$ 之间, 平均为 $7.16 \text{ t} / \text{h m}^2$, 主要森林植被类型枯落物最大持水量、最大拦蓄量和有效拦蓄量变化趋势一致, 表现为杉木林 > 针阔混交林 > 阔叶林 > 杂灌林 > 马尾松林, 这主要由于马尾松枯落物蓄积量小, 加之马尾松枯落物含有较多的油脂, 不容易分解, 其吸水率和有效吸水量往往没有阔叶树种的枯落物大。

(3) 在 $0 \sim 2 \text{ h}$ 内, 主要森林植被类型枯落物持水率迅速增大, 随着枯落物浸水时间的延长, 各枯落物持水率的增幅逐渐降低; 在持水 $10 \sim 12 \text{ h}$, 持水率达到饱和, 主要森林植被类型枯落物最大持水率介于 $102.30\% \sim 156.93\%$, 平均为 136.43% , 表现为阔叶林 > 杉木林 > 针阔混交林 > 杂灌林 > 马尾松林; 通过分析枯落物的持水过程发现, 枯落物未分解层与半分解层持水率与时间存在对数曲线关系: $Q = a \ln(t) + b$, 而枯落物吸水速率与浸泡时间的关系为: $V = b_0 + b_1 t^{-1}$, 均达到显著相关水平 ($P < 0.001$), 证明这 2 个方程可以用来模拟林分枯落物持水量、枯落物持水率和枯落物吸水速率的实际变化, 可以方便地预测林分枯落物不同浸泡时间后的持水量、持水率和吸水速率的变化 [17]。

(4) 本文对东江中上游主要森林类型枯落物蓄积量、持水能力、持水过程进行了分析与研究, 而在枯落物截留降水、抑制土壤蒸发、阻滞径流等方面有待于开展研究, 完善枯落物水文生态功能研究体系。

参考文献:

- [1] 薛建辉, 郝奇林, 何常清, 等. 岷江上游两种亚高山林分枯落物层水文特征研究 [J]. 水土保持学报, 2009, 23(3): 168-172.
- [2] 赵玉涛, 余新晓, 张志强, 等. 长江上游亚高山峨眉冷杉林地被物层界面水分传输规律研究 [J]. 水土保持学报, 2002, 16(3): 118-121.
- [3] 吴钦孝, 刘向东. 山杨次生林枯枝落叶蓄积量及其水文作用 [J]. 水土保持学报, 1992, 6(1): 71-76.
- [4] 杨吉华, 张永涛, 李红云, 等. 不同林分枯落物的持水性能及对表层土壤理化性状的影响 [J]. 水土保持学报, 2003, 17(2): 141-144.

- [5] 龚伟, 胡庭兴, 王景燕, 等. 川南天然常绿阔叶林人工更新后枯落物对土壤的影响 [J]. 林业科学, 2007, 43(7): 112-119.
- [6] 刘增文, 高文俊, 潘开文, 等. 枯落物分解研究方法和模型讨论 [J]. 生态学报, 2006, 26(6): 1193-2000.
- [7] 时忠杰, 王彦辉, 徐丽宏, 等. 六盘山主要森林类型枯落物的水文功能 [J]. 北京林业大学学报, 2009, 31(1): 91-99.
- [8] 莫菲, 于澎涛, 王彦辉, 等. 六盘山华北落叶松林和红桦林枯落物持水特征及其截持降雨过程 [J]. 生态学报, 2009, 29(6): 2868-2876.
- [9] 赵艳云, 程积民, 万惠娥, 等. 六盘山不同森林群落地被物的持水特性 [J]. 林业科学, 2009, 45(4): 145-150.
- [10] 丁绍兰, 杨乔媚, 赵串串, 等. 黄土丘陵区不同林分类型枯落物层及其林下土壤持水能力研究 [J]. 水土保持学报, 2009, 23(5): 104-108.
- [11] 常雅军, 曹靖, 马建伟, 等. 秦岭西部山地针叶林凋落物持水特性 [J]. 应用生态学报, 2008, 19(11): 2346-2351.
- [12] 王云琦, 王玉杰, 张洪江, 等. 重庆缙云山几种典型植被枯落物水文特性研究 [J]. 水土保持学报, 2004, 18(3): 41-44.
- [13] 王波, 张洪江, 徐丽君, 等. 四面山不同人工林枯落物储量及其持水特性研究 [J]. 水土保持学报, 2008, 22(4): 90-94.
- [14] 高人, 周广柱. 辽宁东部山区几种主要森林植被类型枯落物层持水性能研究 [J]. 沈阳农业大学学报, 2002, 33(2): 115-118.
- [15] 曹成有, 朱丽晖, 韩春声, 等. 辽宁东部山区森林枯落物层的水文作用 [J]. 沈阳农业大学学报, 1997, 28(1): 44-48.
- [16] 雷瑞德. 秦岭火地塘林区华山松林水源涵养功能的研究 [J]. 西北林学院学报, 1984, 1(1): 19-33.
- [17] 薛立, 何跃君, 屈明, 等. 华南典型人工林凋落物的持水特性 [J]. 植物生态学报, 2005, 29(3): 415-421.

东江中上游 4 树种水势日变化特征及其与环境因子的关系

李召青, 张卫强, 殷祚云, 曾令海, 周平, 王明怀

(广东省林业科学研究院, 广州 510520)

摘要:在东江中上游, 以 6 a 生树种木荷、红锥、火力楠和藜蒴为材料, 采用 PSYPRO 露点水势仪对 4 树种在旱季与雨季的土水势、根水势、茎水势和叶水势日变化过程进行了测定, 探讨了 4 树种在自然生境下的水势梯度变异及叶水势与气象因子的关系。结果表明, 叶水势日变化均呈“单峰”型曲线, 日均值表现为木荷 > 火力楠 > 红锥 > 藜蒴, 旱季叶水势明显低于雨季; 叶水势与大气温度 (T_a) 和光合有效辐射 (P_{AR}) 呈极显著负相关 ($P < 0.01$), 而与空气相对湿度 (R_H) 和大气水势 (Φ_a) 呈极显著正相关 ($P < 0.01$), 气象因子对东江流域主要造林树种叶水势直接作用由大到小结果如下: 火力楠和藜蒴 ($T_a > R_H > \Phi_a > P_{AR}$), 红锥 ($R_H > \Phi_a > T_a > P_{AR}$), 木荷 ($T_a > \Phi_a > R_H > P_{AR}$)。

关键词: 水势梯度; 环境因子; 东江中上游

Diurnal Changes of Water Potential of the Four Tree Species and Its Relationships with Environmental Factors in the Upper and Middle Reaches of Dongjiang Ricer

LI Zhao-qing, ZHANG Wei-qiang, YIN Zuo-yun, ZENG Ling-hai, ZHOU Ping,
WANG Ming-huai

(Guangdong Academy of Forestry, Guang zhou 510520, China)

Abstract: By using PSYPRO water potential apparatus, six-year-old *Schima superba*, *Castanopsis hystrix*, *Michelia macclurei*, and *Castanopsis sfissa*, in the upper and middle reaches of Dongjiang River were selected as experimental materials to measure diurnal changes of soil water potential, root water potential, stem water potential, and leaf water potential of four tree species in rainy and dry season, and study on the variations of water potential gradient, and analyze the relationship between leaf water potential and meteorological factors of four tree species in natural habitats. The results

showed that the daily water potentials of leaves of four tree species presented single-peak curve. The means of daily water potential of *Schima superba* was the highest, followed by *Michelia macclurei*, *Castanopsis hystrix*, and *Castanopsis sfissa* respectively. The leaf water potential of four tree species was significantly lower in dry season than that in rainy season ($P < 0.05$). Leaf water potential showed significantly negative correlations with air temperature (T_a) and Photosynthetic Active Radiation (P_{AR}), and significantly positive correlations trend with relative air humidity (R_H) and air water potential (Φ_a), respectively ($P < 0.01$). In addition, the meteorological factors which had a directly effect on the leaf water potential of the four species in Dongjiang watershed showing the following order: $T_a > R_H > \Phi_a > P_{AR}$ for *Michelia macclurei* and *Castanopsis sfissa*, $R_H > \Phi_a > T_a > P_{AR}$ for *Castanopsis hystrix*, and $T_a > \Phi_a > R_H > P_{AR}$ for *Schima superba*.

Key words: water potential gradient; environmental factors; the upper and middle reaches of Dongjiang river;

水势是植物水分状态的基本度量单位，也是目前最常用的水分生理指标^[1]，在植物水势中，叶水势是反映植物体内水分亏缺最灵敏的生理指标，并因环境因素的变化而变化，是植物水分状况的表征，反映了植物各种生理活动受环境水分条件的制约程度^[2]，尽管叶水势是水分状况的最佳度量，但是水分在植物体内的运输取决于各组织水势的高低^[2]。目前，植物水势研究主要集中在北方干旱胁迫下植物水势特征^[1-9]和植物叶水势与环境因素^[10-16]等方面。有关南方季节性干旱的东江流域植物水势特征研究甚少，笔者依托广东东江源森林生态定位研究站，通过分析主要造林树种土水势、根水势、茎水势、叶水势及大气水势变化特征及其与环境因子的关系，为研究树种吸收水分受到土壤-植物-大气连续体系 (SPAC) 中的水势梯度的影响过程和调节机理提供科学依据，对东江中上游水源林建设具有指导意义。

1 研究区概况

研究地位于东江中上游龙川县西塘 (E115° 14' 11" , N24° 06' 41") ,

海拔 160m, 属于亚热带季风气候区, 光照充足, 雨量充沛, 年均日照时数 1704 h, 年均气温 21.0℃, 年均降水量 1718.7mm, 研究区土壤属红壤, 土壤容重为 1.20g/cm³。试验区原为人工马尾松、杉木、尾叶桉的残林, 2003 年通过人为炼山和砍伐, 在火烧和砍伐迹地上种植阔叶树种进行人工植被恢复, 主要造林树种有: 木荷 (*Schima superba*)、阴香 (*Cinnamomun burmannii*)、火力楠 (*Micheliamacclurei*)、山乌桕 (*Sapium discolor*)、黎蒴 (*Castanopsis sfissa*)、甜锥 (*castanopsis eyrei*)、枫香 (*Liquidambar formosana*)、香樟 (*Cinnamomum camphora*)、灰木莲 (*Manglietia glanca*)、麻楝 (*Chukrasiatabularia*)、青冈 (*Cyclobalanopsis glauca*)、红锥 (*Castanopsis hystrix*)、南酸枣 (*Choerospondias axiliaris*)、深山含笑 (*Michelia maudiae*)、印度紫檀 (*Pterocarpus indicus*)、假萍婆 (*Sterculia lanceolata*)、山杜英 (*Elaeocarpus sylvestris*)、海南蒲桃 (*Syzygium cumini*) 等。林分改造后林下植被有: 盐肤木 (*Rhus chinensis*)、桃金娘 (*Rhodomyrtus tomentosa*)、野牡丹 (*Melastoma candidum*)、拔葵 (*Smilaxchina*)、杨桐 (*Cycycra Japonica*)、梅叶冬青 (*Ilexasprella*)、五指毛桃 (*Ficus simplicissima*)、葫芦茶 (*Tadehagi triquetrum*)、梔子花 (*Gardenia jasminoides*)、芒萁 (*Dicranopteris Dichotoma*) 等。

2 研究方法

2.1 试验材料

在 6 年生树种红锥、火力楠、黎蒴和荷木为主的混交林内, 郁闭度为 0.65, 密度为 1650 株/hm², 设定 20m×20m 样方进行调查, 每树种调查 3 个样方, 调查样方内树木株高、冠幅、胸径等基本生长状况, 见表 1。

表 1 试验树种生长状况

树种名称	树龄/a	树高/m	胸径/cm	冠幅/m×m
红锥	6	5.0	4.0	1.8×2.0
火力楠	6	6.0	4.6	2.0×2.5
黎蒴	6	4.6	6.0	4.5×4.8
荷木	6	5.4	6.0	3.0×3.5

2.2 研究方法

2.2.1 水势

在 2009 年 8 月 20 日 - 2009 年 8 月 28 日 (雨季) 和 2009 年 10 月 23 日 - 2009 年 10 月 31 日 (旱季), 典型晴朗天气, 采用美国产的 PSYPRO 露点水势仪, 从 6:00 - 18:00, 每隔 2 h 测定一次。叶水势测定: 选择树冠上、冠中和冠下部向阳面发育良好的枝条上部的叶片, 用打孔器取叶, 放入露点水势仪 C - 52 样品室, 每 5min 记录一次数据, 取平均值作为该时刻的叶水势; 茎水势测定: 选择树冠中部生长发育正常且太阳直射部位的小枝, 立即装入密封塑料袋中, 随后, 在枝条中部剪裁长度约 3mm 的小枝, 置于 C - 52 样品室中, 每 10min 记录一次数据, 取平均值作为该时刻的茎水势; 根水势测定: 在 20cm 和 50cm 浅层土壤和深层土壤处, 选择生长正常的细根, 剪裁长度约 3mm, 置于 C - 52 样品室中, 每 10min 记录一次数据, 取平均值作为该时刻的根水势; 土水势测定: 在离选择木基干 1m 处取土, 取土深度分别为 20cm 和 50cm, 置于 C - 52 样品室中, 每 15min 记录一次数据, 取平均值作为该时刻的土水势。

2.2.2 大气水势 大气水势采用如下公式^[17]:

$$\phi_a = 4.6248 \times 10^5 T \ln R_H$$

式中: ϕ_a ——大气水势; T ——空气绝对温度; R_H ——空气相对湿度。

2.2.3 气象因子 大气温度 (T_a)、相对湿度 (R_H) 和光合有效辐射 (P_{AR}) 等气象因子采用小气象站 (HOB0) 进行观测。

2.2.4 土壤水分 在距离选择木基干 1m 处取土, 取土深度为 100cm, 每 20cm 为一层, 采用烘干法测定。

2.3 数据处理

数据统计分析利用 Excel 2003 和 SPSS 16.0, 采用单因素方差分析, 分析同一树种不同水势差异的显著性。

3 结果与分析

3.1 气象因子分析

8月, 雨季, T_a 的日变化呈典型的“单峰”曲线, T_a 变化范围为 $33.7\sim 40.0^\circ\text{C}$, 8:00左右最低, 此后, 由于光辐射强度的迅速增加而上升较快, 到 14:00左右达到最高温度, 之后随着光辐射强度的减弱, T_a 缓慢下降; RH 的变化趋势与 T_a 相反, 在 8:00左右 RH 最高为 90.7%, 此后, 随着 T_a 的升高而迅速下降, 到 14:00左右降到最低值 46.3%, 之后随着 T_a 的下降又有所回升, 至 18:00, RH 上升到 64.8%; PAR 在 8:00-18:00期间的变化范围为 $108.0\sim 1435.9\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, 从早晨 8:00开始测定时, PAR 为 $536.8\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, 其后随着时间的推移, P_{AR} 逐渐增加, 至 12:00 左右达到其峰值 $1435.9\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, 之后逐渐下降, 至 18:00 降为最低值, 为 $108.0\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 。

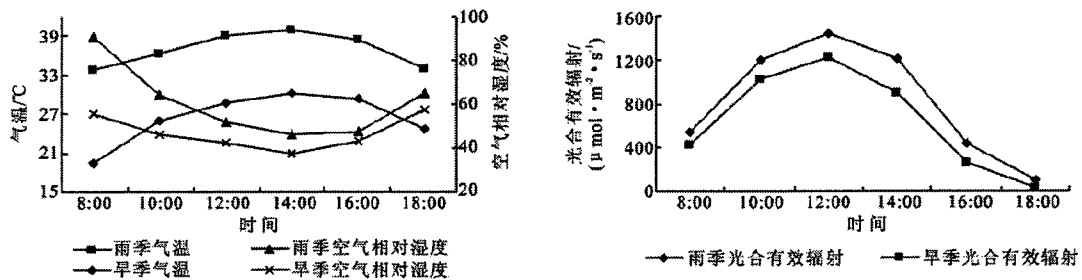


图 1 气象因子日变化

10月, 旱季, 日出后 P_{AR} 逐渐增大, 在 12:00 时达到最大值, 之后又逐渐减小, 日变化幅度为 $34.0\sim 1222.4\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$; R_h 在早晨最高, 之后随着 P_{AR} 的增强和 T_a 的升高而逐渐下降, 在 14:00 时降至最低, 之后由于 P_{AR} 和 T_a 的下降, R_h 又逐渐升高; T_a 变化范围为 $19.4\sim 30.1^\circ\text{C}$, 8:00 左右最低, 此后, 由于 P_{AR} 的迅速增加而快速上升, 到 14:00 左右达到最高, 之后随着 P_{AR} 的减弱, T_a 缓慢下降。

3.2 主要造林树种叶水势日变化

在雨季, 4 种树种土壤重量含水量为 $27.03\%\sim 29.85\%$, 基本保持同一水平。从图 2-3 可以看出, 4 种树种叶水势日变化均具有一个明显的峰值, 呈单峰状分布, 峰值大多数情况出现在下午 14:00 左右, 自上午 6:00 起, 各树种叶水势呈现下降趋势, 这主要是由于随着光照强度和温度的上升, 大气湿度下降, 叶片表面蒸汽压差变大, 叶片蒸腾失水加剧, 而所形成的根压促使根系吸收的水分来不及补充所致, 在 12:00-14:00, 各树种叶片蒸腾量进一步增大, 植物体根系吸水能力持续增强, 但叶片水分收支进一步失衡, 致使叶水势在 14:00 左右达到

最低值，且不同树种叶片水分收支失衡的程度不一，表明不同树种的耐旱能力及耐旱机理存在差异；叶水势日均值表现为木荷(-1.53MPa) > 火力楠(-1.55MPa) > 红锥(-1.61MPa) > 藜蒴(-1.65MPa)，方差分析的研究结果表明，在雨季，4种树种叶水势没有显著差异($P > 0.05$)。

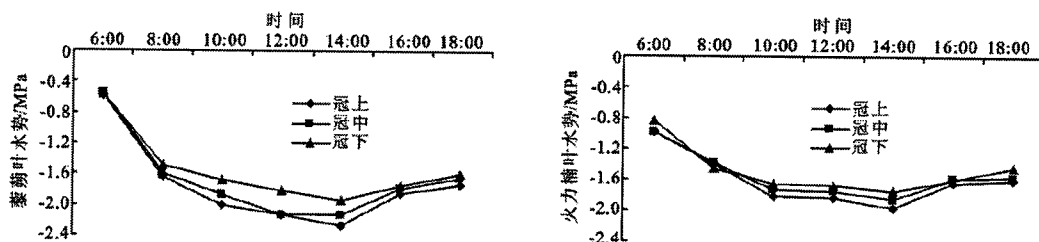


图2 雨季藜蒴与火力楠叶水势日变化

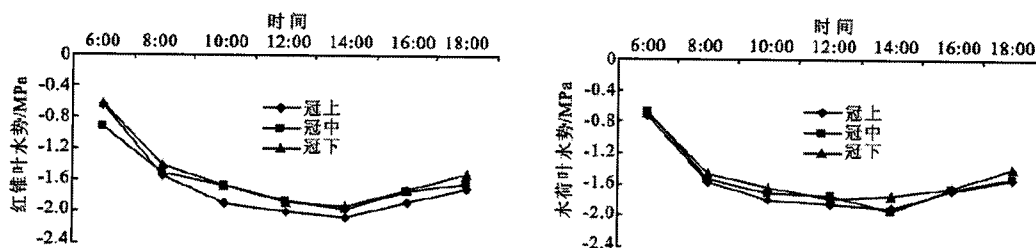


图3 雨季红锥与木荷叶水势日变化

3.3 主要造林树种水势日变化

在旱季，4种树种土壤重量含水量为19.57%~22.54%，基本保持同一水平。从图4和图5可以看出，4种树种土水势 > 根水势 > 枝水势 > 叶水势，主要由于水分从根输送到枝再到叶而导致植物叶片的水势均低于枝的水势，枝水势低于根水势。只有在土壤中水分含量能够满足植物需要的情况下，植物的根系才能将其从土壤中吸收来的水分源源不断地运输给枝，再由枝将水分输送到叶片以弥补叶片的蒸腾耗水，在这样的水势梯度下，植物各器官的水势大小应该表现为根水势 > 枝水势 > 叶水势^[1]，说明在旱季土壤水分含量能够满足林木生长需求。从图4-5可以看出，土水势日变化表现为自早晨6:00开始逐渐降低，下午16:00达到最小值，在傍晚18:00略有升高，日变化不明显。根水势、枝水势和叶水势一般表现出早、晚高，中午低的日变化趋势。其中，根水势自早晨6:00开始降低，下降幅度大于土水势，下午16:00时，藜蒴、火力楠和木荷达到最小值，而红锥在下午14:00时达到最小值，傍晚18:00略有升高；6:00左右枝水势和叶水势是白天的最高值，随着光照强度和气温的增加，枝水势急剧下降，在14:00左右

达到最低点, 之后一致保持低值, 在 16:00 之后开始逐步回升, 这主要是由于从早晨开始, 随着光照强度的增加, 气温升高, 树种生理活动力如叶片蒸腾作用和光合能力逐渐加强, 在土壤水分并不充足的情况下, 一方面生理耗水增加造成植物含水量下降, 另一方面植株生理需水量却在上升, 导致枝水势和叶水势的降低^[18]。与雨季相比, 旱季主要造林树种叶水势有明显降低, 叶水势表现为火力楠 > 木荷 > 红锥 > 藜蒭。

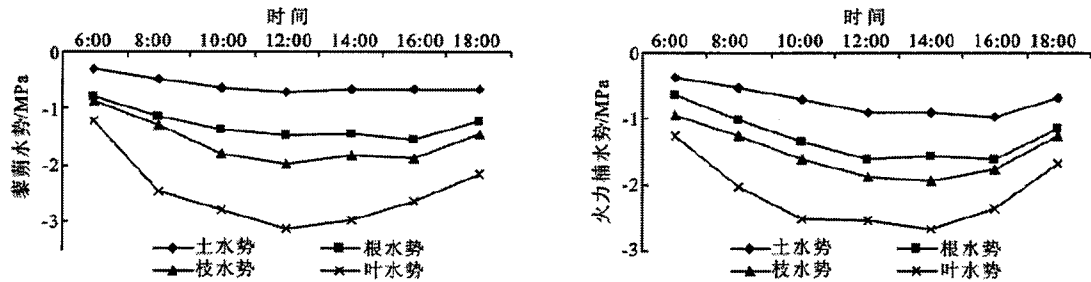


图 4 旱季藜蒭与火力楠水势日变化

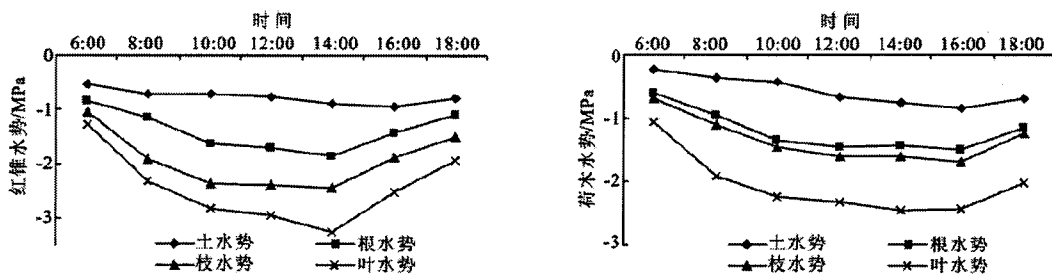


图 5 旱季红锥与木荷水势日变化

通过方差分析可知 (表 2), 藜蒭和木荷叶水势与枝水势、根水势、土水势差异显著 ($P < 0.05$), 枝水势与根水势差异不显著 ($P > 0.05$), 而根水势、枝水势与土水势差异显著 ($P < 0.05$); 火力楠和红锥土水势、根水势、枝水势和叶水势之间差异显著 ($P < 0.05$)。

表 2 主要造林树种水势日均值

观测指标	藜蒭	火力楠	红锥	木荷
土壤水势	$-0.56 \pm 0.14d$	$-0.76 \pm 0.07d$	$-0.78 \pm 0.03d$	$-0.58 \pm 0.04d$
根系水势	$-1.29 \pm 0.05bc$	$-1.27 \pm 0.08c$	$-1.40 \pm 0.04c$	$-1.21 \pm 0.04bc$
枝条水势	$-1.59 \pm 0.11bc$	$-1.53 \pm 0.02b$	$-1.95 \pm 0.07b$	$-1.33 \pm 0.02bc$
叶片水势	$-2.49 \pm 0.05a$	$-2.16 \pm 0.08a$	$-2.45 \pm 0.13a$	$-2.07 \pm 0.13a$

注: 同列数据间标有不同字母者在 0.05 水平上差异显著。

3.4 主要造林树种叶水势与气象因子关系

在植物各部位的水势中, 叶水势代表植物水分运动的能量水平, 是组织水分

状况的直接表现,反映植物在生长季节各种生理活动受环境水分条件的制约程度^[13]。气象因子是影响植物叶水势日变化规律的重要因素。植物叶水势在一天的变化中呈先减小后增大的总体趋势,这种变化规律与大气的温度、湿度、光照强度及大气水势的节律性日变化密切相关。在雨季,以叶水势为因变量,大气温度、太阳辐射、大气相对湿度和大气水势为自变量,进行回归分析,见表3。

表3 主要造林树种叶水势与气象因子回归关系

树种名称	回归方程	相关系数	自由度	F	显著水平
火力楠	$\Phi_s = -5.621 - 0.057T_a + 0.070R_H - 0.00013P_{AR} - 0.027\Phi_a$	0.882	56	45.313	0.000
藜蒴	$\Phi_s = -7.152 - 0.081T_a + 0.104R_H - 0.00015P_{AR} - 0.032\Phi_a$	0.855	56	35.337	0.000
红锥	$\Phi_s = -8.040 - 0.057T_a + 0.104R_H - 0.0002P_{AR} - 0.033\Phi_a$	0.821	56	26.946	0.000
木荷	$\Phi_s = -1.018 - 0.057T_a - 0.004R_H + 0.0002P_{AR} + 0.001\Phi_a$	0.893	56	51.079	0.000

表4 主要造林树种叶水势与气象因子之间相关系数

树种名称	气温	相对湿度	光合有效辐射	大气水势
	T_a	RH	PAR	Φ_a
火力楠	-0.822**	0.719**	-0.608**	0.706**
藜蒴	-0.806**	0.769**	-0.618**	0.763**
红锥	-0.699**	0.737**	-0.619**	0.722**
木荷	-0.857**	0.807**	-0.628**	0.810**

** 在 0.01 水平上差异显著。

从表3-4可以看出,大气温度、空气相对湿度、光合有效辐射和大气水势是影响该地区主要造林树种叶水势的气象因子,且具有高度相关性,可用气象因子对主要造林树种的叶水势日变化进行预估^[11]。叶水势与大气温度和光合有效辐射呈极显著负相关($P < 0.01$),而与空气相对湿度和大气水势呈极显著正相关($P < 0.01$),气象因子对东江流域主要造林树种叶水势直接作用由大到小结果如下:火力楠和藜蒴($T_a > R_H > \Phi_a > P_{AR}$)、红锥($R_H > \Phi_a > T_a > P_{AR}$)和木荷($T_a > \Phi_a > R_H > P_{AR}$),说明火力楠、藜蒴和木荷叶水势最易受大气温度的影响,而红锥叶水势最易受空气相对湿度的影响。

4 结论

(1) 在雨季,4种树种叶水势日变化均具有一个明显的峰值,呈单峰状分

布; 叶水势日均值表现为木荷 (-1.53 MPa) $>$ 火力楠 (-1.55 MPa) $>$ 红锥 (-1.61 MPa) $>$ 藜蒴 (-1.65 MPa); 4 种树种叶水势日均值无显著差异 ($P > 0.05$)。

(2) 在旱季, 4 种树种土水势、根水势、枝水势和叶水势表现出早、晚高, 中午低的日变化趋势, 水势日均值表现为土水势 $>$ 根水势 $>$ 枝水势 $>$ 叶水势。方差分析表明, 藜蒴和木荷叶水势与枝水势、根水势、土水势差异显著 ($P < 0.05$), 枝水势与根水势差异不显著 ($P > 0.05$), 而根水势、枝水势与土水势差异显著 ($P < 0.05$); 火力楠和红锥土水势、根水势、枝水势、叶水势间差异显著 ($P < 0.05$)。

(3) 植物叶水势与大气温度、太阳辐射、大气相对湿度及大气水势具有显著的相关关系, 叶水势与大气温度和光合有效辐射呈极显著负相关 ($P < 0.01$), 而与空气相对湿度和大气水势呈极显著正相关 ($P < 0.01$); 气象因子对主要造林树种叶水势直接作用由大到小为: 火力楠和藜蒴 ($T_a > R_H > \Phi_a > P_{AR}$), 红锥 ($R_H > \Phi_a > T_a > P_{AR}$), 木荷 ($T_a > \Phi_a > R_H > P_{AR}$)。

参考文献:

- [1] 庄丽, 陈亚宁, 李卫红, 等. 渗透胁迫条件下植物茎叶水势的变化: 以塔里木河下游胡杨为例 [J]. 中国沙漠, 2006, 26 (6): 1003 - 1008.
- [2] 付爱红, 陈亚宁, 李卫红, 等. 干旱、盐胁迫下的植物水势研究与进展 [J]. 中国沙漠, 2005, 25 (5): 744 - 749.
- [3] 曾凡江, 张希明, 李向义, 等. 塔克拉玛干沙漠南缘柽柳和胡杨水势季节变化研究 [J]. 应用生态学报, 2005, 16 (8): 1389 - 1392.
- [4] 付爱红, 陈亚宁, 李卫红. 新疆塔里木河下游柽柳茎水势变化与影响因子研究 [J]. 干旱区地理, 2007, 30 (1): 108 - 114.
- [5] 付爱红, 陈亚宁, 陈亚鹏. 塔里木河下游干旱胁迫下多枝柽柳茎水势的变化 [J]. 生态学杂志, 2008, 27 (4): 532 - 538.
- [6] 段爱国, 张建国, 张俊佩, 等. 金沙江干热河谷主要植被恢复树种叶水势的时空变化规律 [J]. 林业科学研究, 2007, 20 (2): 151 - 159.
- [7] 王海珍, 韩路, 李志军, 等. 塔里木河上游胡杨与灰杨光合水分生理特性 [J]. 生态学报, 2009, 29 (11): 5843 - 5850.
- [8] 徐炳成, 山仑, 李凤民. 半干旱黄土丘陵区五种植物的生理生态特征比较 [J].

应用生态学报, 2007, 18 (5): 991 - 996.

- [9] 彭羽, 薛达元, 刘美珍, 等. 浑善达克沙地不同光合途径植物叶片气体交换和水势特征 [J]. 西北植物学报, 2009, 29 (10): 2000 - 2006.
- [10] 张鸣, 张仁陟, 蔡立群. 不同耕作措施下春小麦和豌豆叶水势变化及其与环境因子的关系 [J]. 应用生态学报, 2008, 19 (7): 1467 - 1474.
- [11] 姚素梅, 康跃虎, 刘海军. 喷灌条件下冬小麦灌浆期叶水势日变化及其影响因子研究 [J]. 干旱地区农业研究, 2009, 27 (4): 1 - 6.

东江中上游主要造林树种光合生理特征

张卫强 曾令海 王明怀 殷祚云 周平 李召青 陈光胜

(广东省林业科学研究院广东广州 510520; 龙川县林业科学研究所广东龙川 517300)

摘要: 在东江中上游, 以 6 年生造林树种木荷 *Schima superba*、红锥 *Castanopsis hystrix*、火力楠 *Michelemacclurei*、和藜蒻 *Castanopsis sfissa* 为材料, 利用 Li-6400 光合作用测定系统, 对东江中上游水源林主要造林树种木荷、红锥、火力楠和藜蒻叶片光合日变化和光响应进行了测定, 探讨了 4 种树种在当地自然生境下的光合生理特征。结果表明: 木荷和藜蒻净光合速率 (P_n) 日变化呈“单峰”曲线, 火力楠和红锥净光合速率 (P_n) 日变化呈“双峰”曲线, 4 种树种净光合速率 (P_n) 最大值均出现在 10:00 左右, 分别为 8.73、6.00、6.68、7.91 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$; 4 种树种净光合速率 (P_n) 日均值表现为木荷>火力楠>红锥>藜蒻, 蒸腾速率 (T_r) 日均值表现为红锥>木荷>火力楠>藜蒻, 水分利用效率 (WUE) 日均值表现为木荷>藜蒻>火力楠>红锥, 木荷具有高光合、高水分利用效率的生理特性, 对环境适应能力强。4 种树种光响应曲线均符合非直角双曲线模型 ($R^2>0.98$) 和指数模型 ($R^2>0.98$), 采用非直角双曲线模型拟合的 4 种树种最大净光合速率 (P'_{max})、暗呼吸速率 (R_d) 和表观量子效率 (α) 基本高于指数模型相应拟合值, 且接近实测值, 但 2 种模型拟合的光饱和点低于实际观测值。在中幼龄阶段, 木荷、红锥、火力楠和藜蒻表现出较高的光饱和点 (I_{sp})、较低的光补偿点 (I_{cp}) 和较低表观量子效率, 具有较强的耐阴喜光特性, 对光照强度表现出一定的适应性和可塑性, 对弱光与强光的利用能力较高。这些研究结果为东江流域水源林造林设计、树种筛选和抚育提供理论参考。

关键词: 光合生理特征; 主要造林树种; 东江中上游

The photosynthetic physiological characteristics of main tree species in the upper and middle reaches of Dongjiang watershed

ZHANG Weiqiang, ZENG Lingai, WANG Minghuai, YIN Zuoyun,
ZHOU Ping, LI Zhaoqing, CHEN Guangsheng
(Guangdong Academy of Forestry, Guangzhou 510520)

Abstract: The upper and middle reaches of Dongjiang watershed is the important water source protected area of Pearl River Delta and HongKong. Situation of water resources not only impact the economic development and people's life in Pearl River Delta, but also in HongKong. Guangdong Province has started water conservation forest construction project in the upper and middle reaches of Dongjiang watershed so as to construct an important ecological security system of water source protected area that are expected to protect water sources and purify water quality. While the problems of

afforestation design, tree species selection, cultivation and management appeared in water conservation project by field investigation. By using Li-6400 portable photosynthesis system produced by LI-COR company, six-year-old major broad-leaved tree species for afforestation, *Schima superba*, *Castanopsis hystrix*, *Miche1ia macc1urei*, and physiological parameter characteristics, such as photosynthesis, transpiration, and water use efficiency, as well as the diurnal changes of photosynthetic and response to light intensity of the four tree species in natural habitats. The results showed that the diurnal change of net photosynthetic rate (Pn) of *Schima superba* and *Castanopsis fissa* displayed a two-peak pattern, while *Miche1ia macc1urei* and *Castanopsis hystrix* displayed a one-peak pattern, and values of Pn of all the four tree Pn occurred at 10:00, with 8.73, 6.00, 6.68, 7.91 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ respectively. The daily average value of Pn of *Schima superba* was highest, followed by *Miche1ia macc1urei*, *Castanopsis hystrix*, and *Castanopsis fissa* respectively, as for the order of magnitude, the transpiration rate (Tr) in a descending order of *Castanopsis hystrix*, *Schima superba*, *Miche1ia macc1urei*, *Castanopsis fissa*, and the water use efficiency (WUE) in a descending rank of *Schima superba*, *Castanopsis fissa*, *Miche1ia macc1urei*, and *Castanopsis hystrix*. *Schima superba* thus had higher photosynthetic ability, water use efficiency, and high adaptability to the environment. The photosynthesis-light response curves of the four species could be well simulated by the non-rectangular hyperbolic models (R²0.98). For each of the four species, the predicted values of maximum net photosynthetic rate (Pmax), dark respiration (Rd) and apparent quantum yield (a) by the non-rectangular hyperbolic model were greater than those by the exponential curve respectively, the moreover were closer to the corresponding observations, while the predicted light saturation point (LSP) by each of the two models was far lower than the observed. The young and middle-aged the four trees were photophilic and shade-tolerant with high light saturation point, low light compensation point (Lcp) and low a, and thus had high adaptability to high light and high ability to use low light and high light. These physiological studies may be helpful to planting design, tree species selection, tending of water source forest.

Key words: photosynthetic physiological characteristics; main plantation tree species; the upper and middle reaches of Dongjiang watershed

东江是广东省重要的四大水系之一，肩负着河源、惠州、东莞、广州、深圳以及香港近 4000 万人的生产、生活、生态用水。东江流域水资源状况的好坏，不仅对流域内经济发展和人民生活、生活有重大影响，而且还直接影响香港地区，因此东江流域水源涵养林在保护水土资源，改善东江水质方面，有着重要的生态效益和经济效益^[1]。广东财政安排专项资金用于东江中上游水源林建设，逐步建

立东江中上游重要水源地生态屏障;调查发现,东江水源林建设中存在造林设计、树种选择与抚育管理等方面的问题^[2]。光合作用是植物生长发育的基础,也是植物生产力高低的决定因素,对环境条件变化很敏感^[3],进行植物光合生理特征研究是揭示不同植物对其生存环境生态适应性机制的有效途径^[4]。目前,对木荷 *Schima superba*、红锥 *Castanopsis hystrix*、火力楠 *Micheliamacclurei* 和藜蒴 *Castanopsis sfissa* 的研究主要集中在生物多样性^[5-6]、群落结构特征^[7-8]、涵养水源^[9-10]、土壤理化性质与土壤呼吸^[11-12]等方面开展了广泛的研究,但对光合生理生态特征研究较少^[13-17]。本研究通过比较东江流域主要造林树种木荷、红锥、火力楠和藜蒴在自然生境下的光合、蒸腾及水分利用效率等生理参数的日过程和光响应过程及生态适应性差异,探讨不同树种光合生理特性及对环境条件的适应性,为东江流域水源林造林设计、树种筛选和抚育管理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究地概况

研究地位于东江中上游龙川县西塘(N24° 06' 41"、E 115° 14' 11"),平均海拔 160m,属于亚热带季风气候区,光照充足,雨量充沛,年均日照时数 1740h,年均气温 21.0℃,年均降水量 1718.7 mm,研究区土壤属红壤,土壤容重为 1.20g·cm⁻³。试验区原为人工马尾松 *Pinus massoniana*、杉木 *Cunninghamia lanceolata*、尾叶桉 *Eucalyptus urophylla* 的残林,2003年在火烧和砍伐迹地上种植阔叶树种混交林,以促进地带性植被的恢复,主要造林树种有:木荷、红锥、火力楠、藜蒴、阴香 *Cinnamomun burmannii*、山乌柏 *Sapium discolor*、甜锥 (*castanopsis eyrei*)、枫香 (*liquidambar formosana*)、香樟 (*Cinnamomum camphora*)、灰木莲 (*Manglietia glanca*)、麻楝 (*Chukrasiatubularia*)、青冈 (*Cyclobalanopsis glauca*)、红锥 (*Castanopsis hystrix*)、南酸枣 (*Choerospondias axiliaris*)、深山含笑 (*Michelia maudiae*)、印度紫檀 (*Pterocarpus indicus*)、假萍婆 (*Sterculia lanceolata*)、山杜英 (*Elaeocarpus sylvestris*)、海南蒲桃 (*Syzygium cumini*) 等。

1.2 试验材料

表1 试验树种生长状况

Table 1 General situation of tree species in the experiment

树种名称	树高/m	胸径/cm	冠幅/m
木荷 <i>Schima superba</i>	5.4	6.0	3.0×3.5
红锥 <i>Castanopsis hystrix</i>	5.0	4.0	1.8×2.0
火力楠 <i>Michelia macclurei</i>	6.0	4.6	2.0×2.5
藜蒭 <i>Castanopsis fissa</i>	4.6	6.0	4.5×4.8

在6年生的林分内,选择木荷、藜蒭、红锥和火力楠为试验材料,设定20 m × 20 m 样方进行调查,每树种调查3个样方,调查样方内树高、胸径、冠幅等树种的基本生长状况,取3样方平均值,结果见表1。林分郁闭度0.70,造林密度为1 500株/h²。

1.3 研究方法

1.3.1 测定方法

2009年8月,典型晴朗天气,利用美国11-COR公司1i-6400光合作用测定系统,对东江中上游主要造林树种木荷、红锥、火力楠和藜蒭叶片光合生理参数日变化和光响应进行了测定;选取植物枝条中上端向阳充分展开的叶片中部进行活体测定,同种植物各取3株,每株测定3片叶,连续观测3 d。光合生理参数日变化测定时间自8:00-18:00,每隔2 h测1次,为保证不同树种种类之间观测数据的可比性,在具体测定时采用不同植株、不同叶片重复之间的交替测定法^[18]引。光响应测定选择在晴朗天气下的9:00-11:00进行,利用6400-2B1ED红蓝光源将光合有效辐射控制在0~2 000 μmol·m⁻²·s⁻¹范围内,共设13个梯度,依次为2 000、1 800、1 500、1 200、1 000、800、600、400、200、100、50、20、0 μmol·m⁻²·s⁻¹;实际环境参数为大气CO₂摩尔分数为(360 ± 10) μmol·m⁻²·s⁻¹,光合有效辐射为(1190 ± 200) μmol·m⁻²·s⁻¹,大气温度为(36 ± 1) °C,叶片温度为(37 ± 0.8) °C,空气相对湿度(51 ± 5)%,土壤含水量为(27 ± 1.5)%之间。测定参数有:净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)、胞间CO₂摩尔分数(C_i)、大气CO₂摩尔分数(C_a)、大气温度(T_a)、叶片温度(T_l)、空气相对湿度(R_h)等,叶片瞬间水分利用效率(W_{UE})为叶片净光合速率(P_n)与蒸腾速率(T_r)的比值,即: W_{UE} = P_n / T_r。

1.3.2 数据分析

依据实验数据绘制光合作用的光响应曲线(P_n-P_{AR}),分别采用非直角双曲线模

型^[20],进行拟合,可求得最大净光合速率(P'_{\max})、表观量子效率(a)、暗呼吸速率(R_d)等参数。

(1) 非直角双曲线模型

非直角双曲线表达式为:

$$P_n = \frac{aP_{AR} + P_{\max} - \sqrt{(aP_{AR} + P_{\max})^2 - 4\theta aP_{AR}P_{\max}}}{2\theta} - R_d \quad (1)$$

$$P'_{\max} = P_{\max} - R_d \quad (2)$$

式中, P_n 为净光合速率, P_{AR} 为光合有效辐射, a 为表观量子效率, P_{\max} 为最大总光合速率, P'_{\max} 为最大净光合速率, R_d 为暗呼吸速率, θ 为光合曲线弯曲程度;光补偿点和光饱和点采用 Photosyn Assistant 软件拟合求得。

(2) 指数模型

$$P_n = P'_{\max} \times (1 - C_0 e^{(-aP_{AR}/P'_{\max})}) \quad (3)$$

$$P_n = P_{\max} \times (1 - C_0 e^{(-aP_{AR}/P_{\max})}) - R_d \quad (4)$$

式中, C_0 为度量弱光下净光合速率趋近于零的指标。光补偿点 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和光饱和点 $1_{sp}\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 采用以下公式计算^[21-22]:

$$\begin{aligned} L_{CP} &= P'_{\max} \ln(C_0)/a \\ L_{SP} &= P'_{\max} \ln(100C_0)/a \end{aligned} \quad (5)$$

式中 1_{cp} 为光补偿点, 1_{sp} 为光饱和点。

1.3.3 气象因子测定

气象因子采用 HOB0 自动小气象仪来完成,观测指标包括空气温度(T_a)、空气相对湿度(R_H)、太阳辐射强度(Q_a)、光合有效辐射(P_{AR})等。

1.3.4 土壤含水量测定

土壤含水量采用烘干法测定。

1.3.5 数据处理

采用 Photosyn Assistant 软件和 SPSS16.0 软件进行分析,采用 one-way ANOVA 法进行方差分析。

2 结果与分析

2.1 光合日过程

2.1.1 气象因子分析

在典型晴朗天气,乃变化范围在 $33.7\sim 40.0^\circ\text{C}$ 之间,8:00 左右最低,此后,随着 P_{AR} 的增加而上升,在 14:00 左右达到最高温度,之后随着 P_{AR} 的减弱, T_a 缓

慢下降; R_n 的变化趋势与 T_a 相反, 在 8:00 左右 R_n 最高为 90.7%, 此后, 随着 T_a 的升高而迅速下降, 到 14:00 左右降到最低值 46.3%, 之后随着 T_a 的下降又有所回升, 至 18:00, R_n 上升到 64.8%, P_{AR} 在 8:00~18:00 期间的变化范围在 $108.0\text{--}1435.9\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间, 从早晨 8:00 测定时, P_{AR} 为 $536.8\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 之后 P_{AR} 逐渐增加, 在 12:00 左右达到最高值 $1435.9\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 后逐渐下降, 至 18:00 降为最低值, 为 $108.0\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

2.1.2 光合生理参数日变化

从图 1 可知, 木荷和藜蒻 P_n 日变化呈“单峰”曲线, P_n 最大值出现在 10:00 左右, 分别为 8.73 和 $6.00\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$; 火力楠和红锥 P_n 日变化呈“双峰”曲线, P_n 在 10:00 左右出现最大峰值, 分别为 6.68 和 $7.91\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 然后持续下降, 在 12:00 左右出现低谷值, 而后缓慢回升, 在 14:00 前后出现第 2 个高峰, 至 18:00 前后 P_n 达到最低值。木荷、火力楠和藜蒻 T_r 变化呈“单峰”曲线,

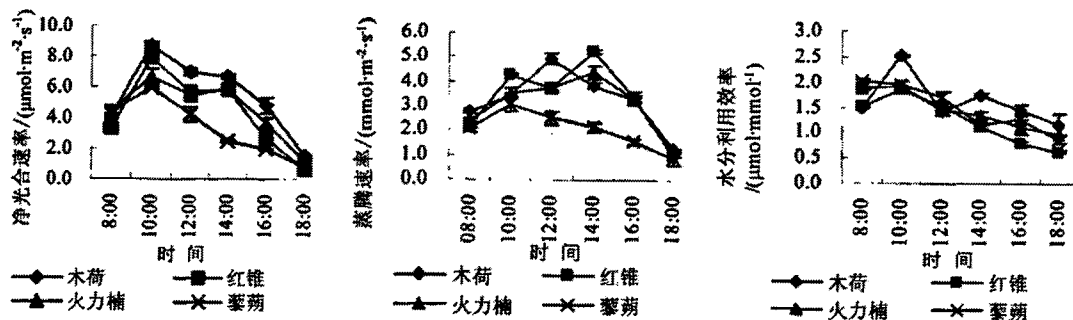


图1 4种树种净光合速率、蒸腾速率和水分利用效率的日过程

而红锥 T_r 日变化呈“双峰”曲线; W_{UE} 日变化表现为上午 W_{UE} 日变化表现为上午时段 W_{UE} 平均值明显高于下午时段, W_{UE} 最高值出现在 8:00~10:00 间, 其中, 藜蒻 W_{UE} 最高值出现在 8:00 前后, 为 $2.04\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 而木荷、红锥和火力楠 W_{UE} 最高值出现在 10:00 左右, 分别为 2.52 、 1.84 和 $1.90\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。从表 2 可以看出, 4 种树种 P_n 日均值表现为木荷>火力楠>红锥>藜蒻, T_r 日均值表现为红锥>木荷>火力楠>藜蒻, 而 W_{UE} 日均值表现为木荷>藜蒻>火力楠>红锥, 表明木荷光合能力和水分利用效率均高于红锥、火力楠和藜蒻, 表现出高光合、高效用水的生理特性。方差分析表明, 木荷 P_n 日均值与其它 3 树种存在显著差异 ($P<0.05$), 火力楠与红锥 P_n 间差异不显著 ($P>0.05$); 木荷 T_r 日均值与其它 3 树种存在显著差异 ($P<0.05$), 而红锥、火力楠和藜蒻 T_r 日均值间不存在显著差异 ($P>0.05$); 木

荷、藜蒴 W_{UE} 与红锥存在显著差异 ($P < 0.05$), 而木荷、红锥和火力楠 W_{UE} 差异不显著 ($P > 0.05$); 木荷 G_8 日均值与与其它 3 树种存在显著差异 ($P < 0.05$), 而红锥与火力楠 G_8 日均值不存在显著差异 ($P > 0.05$)。

表 2 4 种树种光合参数

树种名称	净光合速率/ $(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	蒸腾速率/ $(\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	水分利用效率/ $(\mu\text{mol}\cdot\text{mmol}^{-1})$	气孔导度/ $(\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$
木荷	5.47 ± 0.19 c	3.28 ± 0.15 b	1.67 ± 0.05 b	0.293 ± 0.007 c
红锥	4.33 ± 0.03 b	3.31 ± 0.13 a	1.31 ± 0.05 a	0.262 ± 0.009 b
火力楠	4.54 ± 0.12 b	3.09 ± 0.13 a	1.47 ± 0.03 ab	0.256 ± 0.007 b
藜蒴	3.30 ± 0.07 a	2.84 ± 0.12 a	1.62 ± 0.07 b	0.240 ± 0.001 a

注: 同列相同参数项的不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$)

2.1.3 净光合速率与气象因子关系

运用多元线性回归方法, 分析了东江流域主要造林树种净光合速率 (P_n) 与气温 (T_a)、叶温 (T_l)、空气相对湿度 (R_H)、光合有效辐射 (P_{AR}) 和空气中 CO_2 摩尔分数 (C_a) 5 个气象因子之间的相关关系 (表 3)。从表 3 可以看出, 木荷、红锥、火力楠和藜蒴 P_n 与以 P_{AR} 相关系数最高, 呈极显著正相关 ($P < 0.01$), 是影响 P_n 的主导因子。4 种树种 R_H 呈负相关, 其中, 红锥 P_n 与 R_H 呈极显著负相关 ($P < 0.01$), 而火力楠、木荷和藜蒴 P_n 与 R_H 负相关不显著 ($P > 0.05$), 4 树种 P_n 与 T_a 、 T_l 、 C_a 呈正相关, 其中, 木荷和藜蒴 C_a 对 P_n 影响仅次于 P_{AR} , 呈极显著正相关 ($P < 0.01$), 而红锥 T_l 对 P_n 影响仅次于 P_{AR} , 呈极显著正相关 ($P < 0.01$)。

2.2 光合-光响应

利用 2 种模型对光响应实测数据进行拟合, 均得到较好的拟合效果, 决定系数 (R^2) 均在 0.98 以上; 采用非直角双曲线模型拟合的主要造林树种最大净光合速率 (P_{max})、表观量子效率 (α) 和暗呼吸速率 (V_d) 基本上高于指数模型拟合值 (表 4)。

表 3 4 种树种净光合速率与环境因子之间的相关系数

树种名称	气温/ $^{\circ}\text{C}$	叶片温度/ $^{\circ}\text{C}$	空气 CO_2 摩尔分数/ $(\mu\text{mol}\cdot\text{mmol}^{-1})$	相对湿度/%	光合有效辐射/ $(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$
木荷	0.085	0.210	0.610**	-0.059	0.789**
红锥	0.324**	0.411**	0.111	-0.403**	0.816**
火力楠	0.177	0.257*	0.235*	-0.156	0.657**
藜蒴	0.033	0.105	0.329**	-0.107	0.725**

注: **在 0.01 水平上差异极显著, *在 0.05 水平上差异显著

从表 4 可知, 采用 2 种模型拟合木荷 P_{max} 与红锥、火力楠、藜蒴间有显著差异 ($P < 0.05$), 而红锥、火力楠和藜蒴 P_{max} 间差异不显著 ($P > 0.05$), P_{max} 依次为木荷 $>$ 火力楠 $>$ 红锥和藜蒴; 4 种树种 α 差异不显著 ($P > 0.05$), 红锥最高, 藜蒴最低, 说明在低光强下红锥光合能力要高于木荷、火力楠和藜蒴; 藜蒴 V_d 最大, 红锥 V_d 最

低, 藜蒴对光合产物消耗大, 红锥以较低 R_d 可减少呼吸作用对光合产物的消耗, 有利于干物质的积累。4 种树种 1_{CP} ($7\text{--}23 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$),

表 4 4 树种光响应曲线特征参数

模型	树种名称	最大净光合速率 $/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	表现量子效率 $/(\mu\text{mol}\cdot\mu\text{mol}^{-1})$	暗呼吸速率 $/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	光饱和点/LSP $/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	光补偿点/LCP $/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$
非直角双曲线模型	木荷	15.69±1.21 b	0.061±0.005 a	0.65±0.02 a	1191±109 b	10.7±1.3 a
	红锥	9.15±1.02 a	0.066±0.011 a	0.51±0.11 a	892±139 ab	8.0±2.3 a
	火力楠	10.26±0.41 a	0.055±0.001 a	0.66±0.18 a	681±17 a	13.3±3.5 ab
	藜蒴	8.92±1.19 a	0.055±0.001 a	0.98±0.09 a	597±133 a	18.7±1.3 b
指数模型	木荷	14.34±1.39 b	0.050±0.005 a	0.30±0.04ab	1322±14 b	9.0±1.7 a
	红锥	7.79±0.92 a	0.059±0.002 a	0.13±0.03a	929±101 ab	7.0±1.9 a
	火力楠	9.33±0.24 a	0.056±0.006 a	0.45±0.06ab	788±74 a	11.5±2.5 ab
	藜蒴	7.80±1.05 a	0.049±0.003 a	0.72±0.06c	763±137 a	22.7±1.2 b

注: 同列相同参数项的不同字母表示差异显著 ($P<0.05$)

其中, 藜蒴 1_{CP} 与木荷、红锥间有显著差异 ($P<0.05$), 与火力楠差异不显著 ($P>0.05$), 而木荷、红锥和火力楠 1_{CP} 间差异不显著 ($P>0.05$), 1_{CP} 依次为藜蒴>火力楠>木荷>红锥; 而木荷光饱和点 1_{CP} 与火力楠、藜蒴间有显著差异 ($P>0.05$), 与红锥不存在显著差异 ($P>0.05$), 红锥、火力楠和藜蒴 1_{CP} 之间不存在显著差异 ($P>0.05$), 1_{CP} 依次为木荷>红锥>火力楠>藜蒴。

从图 2 可以看出, P_{AR} 在 $0\sim 200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 范围内, 木荷、红锥、火力楠和藜蒴 P_n 随 P_{AR} 的增强而呈直线上升趋势, 即低光强下 P_n 对 P_{AR} 响应敏感, 当 P_{AR} 继续增强时, P_n 并未表现出减弱的趋势, 在 P_{AR} 为 $1\ 200$ 、 $1\ 200$ 、 $1\ 500$ 和 $1\ 000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右达到最大, 分别为 (14.52 ± 1.36) 、 (7.91 ± 0.99) 、 (9.76 ± 0.32) 和 $(8.06 \pm 1.11) \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。 P_{AR} 在 $0\text{--}1\ 800 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, 木荷、红锥、火力楠和藜蒴 T_r 随着 P_{AR} 的增加呈直线上升, P_{AR} 达到 $1\ 800 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右时, T_r 接近极限值, 分别为 (4.95 ± 0.53) 、 (2.97 ± 0.83) 、 (2.79 ± 0.36) 和 $(3.22 \pm 0.83) \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。木荷、红锥、火力楠和藜蒴 W_{UE} 随 P_{AR} 的增强而呈明显的抛物

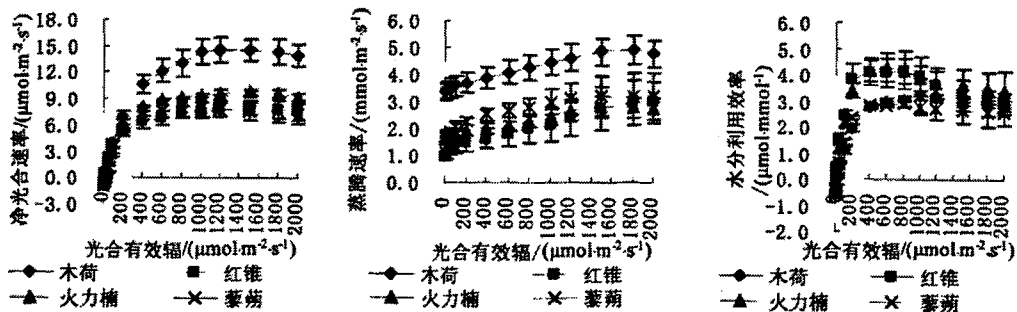


图 2 4 种树种净光合速率、蒸腾速率和水分利用效率的光响应曲线

线状变化趋势，这主要是由于低光强区域随着光强的增大 P_n 增加的速度大于 T_r 增加速度，而到达树种的光饱和点以后， P_n 变化缓慢，而 T_r 随光强增大变化较快，造成 W_{UE} 呈抛物线状变化， W_{UE} 在起始阶段都随 P_{AR} 强度的增加逐渐增大，当 P_{AR} 达到 600 — 1 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时， W_{UE} 达到最大值，分别为 (3.21 \pm 0.67)、(4.16 \pm 0.74)、(4.27 \pm 0.52) 和 (2.88 \pm 0.13) $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，然后随 P_{AR} 的继续增强而逐渐下降，即增强光强则不利于叶片水分利用效率的提高。

3 结论与讨论

1) 植物的光合日动态变化反映了植物光合作用随着环境变化而发生的变化，是植物对特定环境条件的适应结果，木荷和藜蒴 P_n 日变化呈“单峰”曲线，而火力楠和红锥 P_n 日变化呈“双峰”曲线，4 种树种 P_n 最大值均出现在 10:00 左右，分别为 8.73、6.00、6.68 和 7.91 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ；Kristina 认为高 P_n 和高 W_{UE} 常常被作为植物生存和广泛分布能力强弱的表征，黄娟等认为光合速率能显示植物的光合能力，即在相同条件下，高光合速率的植物有更强的光合能力和对环境的适应能力，而水分利用效率显示植物有效利用水分的能力，即在相同条件下，水分利用效率高的植物的抗旱能力型，研究表明，4 种树种 P_n 日均值表现为木荷 > 火力楠 > 红锥 > 藜蒴， T_r 日均值表现为红锥 > 木荷 > 火力楠 > 藜蒴， W_{UE} 日均值表现为木荷 > 藜蒴 > 火力楠 > 红锥，木荷光合能力和水分利用效率均高于红锥、火力楠和藜蒴，表现出高光合、高效用水的生理特性，对环境适应能力强。

2) 植物的光响应曲线是光合作用随着光照强度改变的系列反应曲线，这种曲线的测定对于判定植物的光合能力非常有用，通过曲线可以计算并判断植物的最大(净)光合速率、表观量子效率、暗呼吸速率、光饱和点及光补偿点等，但不同模型选择的参数有所不同，采用 2 种模型拟合参数之间存在明显差异，由非直角双曲线模型拟合的木荷、红锥、火力楠和藜蒴最大净光合速率、暗呼吸速率和表观量子效率基本上高于指数模型拟合值，且接近实测值；但 2 种模型拟合的光饱和点和点低于实际观测值，与非直角双曲线模型相比，指数模型拟合光饱和点更接近实际值。植物最大净光合速率 P_{max} 是表征植物光合能力的重要指标， P_{max} 依次为木荷 > 火力楠 > 红锥和藜蒴，木荷表现出较高的潜在光合能力。4 种树种 α 值介于 0.05 ~ 0.07 $\mu\text{mol}\cdot\mu\text{mol}^{-1}$ 之间，这与桂林岩溶区石山植物红背山麻杆、九龙藤、青檀和圆叶乌桕 α 值 0.05 ~ 0.08 $\mu\text{mol}\cdot\mu\text{mol}^{-1}$ 比较接近。光补偿点和表观量子效率是体现植物在弱光条件下光合作用能力的两项重要指标，一般来说，植物的

光补偿点越低, 表观量子效率越大, 耐阴性越强; 阳生性植物比阴生植物具有较高的光饱和点和光补偿点, 但也有一些植物的光补偿点较低而光饱和点相对较高, 则这类植物既具有较强的耐阴性又能适应阳光较充足的环境; 通过 2 种模型拟合的木荷、红锥、火力楠和藜蒴表观量子效率、光饱和点、光补偿点可以看出, 中幼龄树种木荷、红锥、火力楠和藜蒴表现出较高的光饱和点、较低的光补偿点及较低表观量子效率, 具有较强的耐阴喜光特性, 对光照强度表现出一定的适应性和可塑性, 对弱光与强光的利用能力都较高, 因此具有较宽的光照生态幅。

参考文献

- [1] 陈红跃, 刘钱, 康敏明等. 东江水源林不同混交组合林地枯落物和土壤持水能力研究[J]. 生态环境, 2006, 15(4): 796—801.
- [2] 黄华蓉, 张亮, 钟斌. 东江水源林现状与建设方向探讨阴. 广东林业科技, 2009, 25(4): 79-83.
- [3] 刘志龙, 方建民, 虞木奎等. 三种林—茶复合林分中环境因子和茶的光合特征参数的日变化规律[J]. 植物资源与环境学报, 2009, 18(2): 62-67.
- [4] 许大全. 光合作用效率[M]. 上海: 上海科学出版社, 2002: 9—53; 108—113.
- [5] 卢炜丽, 张洪江, 王伟等. 重庆四面山 5 种不同配置模式人工林生物多样性研究[J]. 西北植物学报, 2009, 29(1): 0160-0166.
- [6] 张浩, 庄雪影, 黄永芳等. 华南乡上树种在松杉林下生长及林下植物多样性研究[J]. 林业科学研究, 2008, 21(2): 139-144.
- [7] 黄志伟, 余树全, 胡庭兴等. 不同木荷防火林带建设模式群落学特征比较[J]. 林业科学, 2008, 44(1): 101—106.
- [8] 宋青, 彭志, 王金虎等. 苏州光福自然保护区木荷林群落学特征初探. 南京林业大学学报, 2008, 32(2): 23-28.
- [9] 薛立, 李燕, 屈明等. 火力楠、荷木和藜蒴林的土壤特性及涵养水源的研究[J]. 应用生态学报, 2005, 16(9): 1623-1627.
- [10] 孙艳红, 张洪江, 杜士才等. 四面山不同林地类型土壤特性及其水源涵养功能[J]. 水土保持学报, 2009, 23(5): 109-117.
- [11] 李志勇, 陈建军, 王彦辉等. 重庆酸雨区人工木荷林对土壤化学性质的影

- 响[J]. 植物生态学报. 2008, 32(3): 632-638.
- [12] 王光军, 田大伦, 朱凡等. 枫香 (*liquidam bar formosana*) 和樟树 (*Cinnamomum camphora*) 人工林土壤呼吸及其影响因子的比较[J]. 生态学报, 2008, 28(9): 4107-4114.
- [13] 黄儒珠, 李机密, 郑怀舟等. 福建长汀重建植被马尾松与术荷光合特性比较[J]. 生态学报, 2009, 29(11): 6120-6130.
- [14] 赵平, 孙谷畴, 曾小平. 适度高温下亚热带阔叶树种叶片的光合速率和吸收光能的分配[J]. 植物生态学报, 2008, 32(2): 413-423.
- [15] 蔡锡安, 彭少麟, 赵平等. 三种乡土树种在二种林分改造模式下的生理生态比较[J]. 生态学杂志, 2005, 24(3): 243-250.
- [16] 孙谷畴, 赵平, 曾小平等. 适度高温下高氮和低光对演替树种光合和能量转换的复合影响[J]. 北京林业大学学报, 2009, 31(2): 58-67.
- [17] 孙谷畴, 赵平, 曾小平. 两种木兰科植物叶片光合作用的光驯化[J]. 生态学报, 2004, 24(6): 1111-1117.
- [18] 夏江宝, 田家怡, 张光灿等. 黄河三角洲贝壳堤岛 3 种灌木光合生理特征研究[J]. 西北植物学报, 2009, 29(7): 1452-1459
- [19] HERRICK J D, THOMAS R B. Effects of CO₂ enrichment on the photosynthetic light response of sun and shade leaves of canopy sweet-gum trees (*liquidambar styraciflua*) in a forest ecosystem [j]. *Tree physiology*, 1999, 19: 779-786.
- [20] KUPPERS M, SCHUIJZE E D. An empirical model of net photosynthesis and leaf conductance for the diurnal of CO₂ and H₂O exchange [j]. *Aust J Plant Physiol*, 1985, 12: 513-526
- [21] 王满莲, 韦霄, 蒋运生等. 野生与栽培黄花蒿净光合速率对光强和 CO₂ 浓度的响应[J]. 热带亚热带植物学报, 2007, 15(1): 45-49.
- [22] 宋清海, 张一平, 郑征, 等. 热带季节雨林冠层树种绒毛番龙眼的光合生理生态特性[J]. 应用生态学报, 2006, 17(6): 961-96.
- [23] KRISTINA A, SCHIERENBECK G, JOHN D M. Seasonal and diurnal patterns of photosynthetic gas exchange for *Lonicera serrrenurens* and *L. japonica* (Caprifoliaceae) [J]. *AMER J B*, 1993, 80: 1292-1299.

- [24] 黄娟, 吴彤, 孔国辉等. 油页岩废渣地 12 种木本植物光合作用的季节变化 [J]. 植物生态学报, 2006, (30): 666-674.
- [25] 钱莲文, 张新时, 杨智杰等. 几种光合作用光响应典型模型的比较研究 [J]. 武汉植物学研究 2009, 27(2): 197-203.
- [26] BASSMAN J' ZWIER J C. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoids* and *Populus trichocarpa* xp. *Deltoidsclone* [J] *Tree Physiol*, 1991, 8: 145-159.
- [27] 张中峰, 黄玉清, 莫凌等. 岩溶植物光合-光响应曲线的两种拟合模型比较 [J]. 武汉植物学研究' 2009, 27(3): 340-344.
- [28] 曾小平, 赵平, 蔡锡安等. 25 种南亚热带植物耐阴性的初步研究 [J]. 北京林业大学学报, 2006, 28(4): 88-95.

木荷等 6 种阔叶树种光合生理特性比较

陈伟光 张卫强 李召青 曾令海 周平 周毅 陈光胜

(广东省林业科学研究院, 广州, 510520)

摘要: 在东江中上游, 对6年生木荷、红锥、火力楠、藜蒴、灰木莲和枫香的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、水分利用效率(WUE)等生理生态指标开展观测研究, 结果表明: 8月, 6种树种均表现较强的生活力。保持了较高的净光合速率与蒸腾速率; 10月, 6树种均通过降低光合、蒸腾和提高水分利用效率来适应逆境。8月平均 P_n 和 T_r 要比10月均值分别高71.86%和129.22%, 10月WUE却要比8月均值高25.78%。6树种 P_n 、WUE的平均值高低排序, 均表现为木荷>红锥、藜蒴和火力楠>枫香和灰木莲, 说明木荷有较强的环境适应能力和抗旱能力, 其次为红锥、火力楠和藜蒴, 而灰木莲和枫香较低。

关键词: 净光合速率 水分利用效率 阔叶树种 东江中上游

Comparison of Photosynthetic and Physiological Characteristics in Six Broad-leaved Tree Species

Chen Weiguan Zhang Weiqian Li Zhaoqin Zeng Linghai Zhou Pin Zhou Yi Chen Guangshen

(Guangdong Academy of Forestry, Guangzhou, 510520)

Abstract: The photosynthesis rate(P_n), transpiration rate(T_r), and water use efficiency(WUE)of six-years-old *Schima superba*, *Castanopsis hysrix*, *Michelia macclurei*, *Castanopsis fissa*, *Manglietia glauca* and *Liquidambar formosana* were measured by Li-6400 portable photosynthesis system manufactured by LI-COR company in the upper and middle reaches of Dongjiang watershed. The results showed that all six tree species performed well and maintained higher P_n and T_r under better hydrothermal conditions, when hydrothermal conditions were becoming worse, six tree species were able to adapt by reducing transpiration and increasing water use efficiency. There were large seasonal differences for these parameters, with higher net photosynthesis rate, and transpiration rate higher in August than in October (71.86% and 129.22%, respectively), while WUE higher in October than in August(25.78%). According to the value of mean net photosynthetic rates, mean water rise efficiency, in both August and October, the order of the six tree species was *Schima superba* > *Castanopsis hysrix*, *Castanopsis*

fissa, *Michelia macclurei* > *Liquidambar formosana* and *Manglietia glauca*. *Schima superba* has higher adaptive capacity to dry environment, followed by *Castanopsis hystrix*, *Michelia macclurei* and *Castanopsis fissa*, and *Liquidambar formosana* and *Manglietia glauca* has lowest adaptivity.

Key words: photosynthesis rate , transpiration rate , water use efficiency, broad-leaved tree species , the upper and middle reaches of Dongjiang watershed

光合作用是植物生长发育的基础, 决定植物生产力的大小, 对环境条件变化很敏感^[1], 进行植物光合生理特征研究是揭示不同植物对其生存环境生态适应性机制的有效途径^[2]。目前, 对木荷 (*Schima superba*)、红锥 (*Castanopsis hystrix*)、火力楠 (*Michelia macclurei*)、黎蒴 (*Castanopsis fissa*)、灰木莲 (*Magnoliaceae glauca*) 和枫香 (*Liquidambar formosana*) 的研究主要集中在生物多样性^[3-4]、生物量和生产力^[5-6]、群落结构特征^[7-8]、涵养水源^[9-11]、土壤理化性质与土壤呼吸^[12-13]等方面, 但对木荷等阔叶树种进行光合生理特征比较研究较少^[14-18]。本研究通过比较南亚热带主要造林树种木荷、红锥、火力楠、黎蒴、枫香和灰木莲在自然生境下的光合、蒸腾及水分利用效率等生理参数的日过程及生态适应性差异, 探讨主要树种光合生理特性及对环境条件的适应性, 为南亚热带生态公益林建设提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究地概况

研究地位于河源市龙川县, 地理位置为24°06'41"N、115°14'11"E, 海拔160 m, 属于亚热带季风气候区, 光照充足, 雨量充沛, 年均日照时数1,704 h, 年均气温21°C, 年均降水量1,718.7 mm, 研究区土壤属红壤, 土壤容重为1.20 g·cm⁻³。

1.2 试验材料

本研究以2004年马尾松、杉木等残次林改造种植的木荷、黎蒴、红锥、火力楠、枫香和灰木莲6个树种为研究对象, 树种生长状况及观测时段内土壤含水量见表1。

表1 试验树种生长及土壤含水量状况

树种	平均树高(m)	平均胸径(cm)	平均冠幅(m)	8月土壤含水量(%)	10月土壤含水量(%)
红锥	5.0	4.0	1.8×2.0	27.34	20.95
火力楠	6.0	4.6	2.0×2.5	28.65	19.57
黎蒴	4.6	6.0	4.5×4.8	29.01	22.54
荷木	5.4	6.0	3.0×3.5	27.45	21.23
枫香	5.2	4.5	2.5×3.0	29.85	20.46
灰木莲	3.5	5.5	2.0×2.0	27.03	21.04

1.3 研究方法

于2009年8月20~28日和2009年10月23~31日(均为典型晴朗天气), 利用美国LI-COR公司生产的Li-6400光合作用测定系统, 对木荷、黎蒴、火力楠、红锥、枫香和灰木莲光合作

用日过程进行测定。每个树种选择3株有代表性的植株，选择待测植株树冠中上部外围健康向阳叶片，测定时间8:00—18:00，每隔2 h测1次，每株测定3个叶片，每个树种连续测定3 d。为保证不同树种之间观测数据的可比性，在具体测定时采用不同植株、不同叶片重复之间的交替测定法^[19]。测定指标包括：净光合速率、气孔导度、蒸腾速率、胞间CO₂浓度、光合有效辐射、大气CO₂浓度、大气温度、叶片温度、空气相对湿度(RH)等，其他重要参数因子叶片水分利用效率(WUE)由以下公式计算。

$$\text{叶片WUE} = \frac{P_n}{T_r} \frac{P_n}{T_r}$$

式中：WUE：叶片瞬时水分利用效率；P_n：净光合速率；T_r：蒸腾速率。

1.4 数据处理

数据处理采用SPSS 16.0软件完成，进行方差分析。

2 结果与分析

2.1 环境因子日变化

环境因子日变化见图1，结果表明，8月晴天瓦的日变化呈典型的“单峰”曲线，为33.7~40°C，14:00时达到最高温度；RH的变化趋势与之相反，在8:00时最高为90.7%，到14:00左右降到最低值46.3%，至18:00，RH上升到64.8%；PAR日变化亦呈典型单峰曲线，为108.0~1435.9 μmol·m⁻²·s⁻¹。10月晴天T、RH、PAR日变规律与8月相同，PAR日变化为19.4~30.1，RH日变化为37.5%~57.6%，PAR日变化为34.0~1,222.4 μmol·m⁻²·s⁻¹。

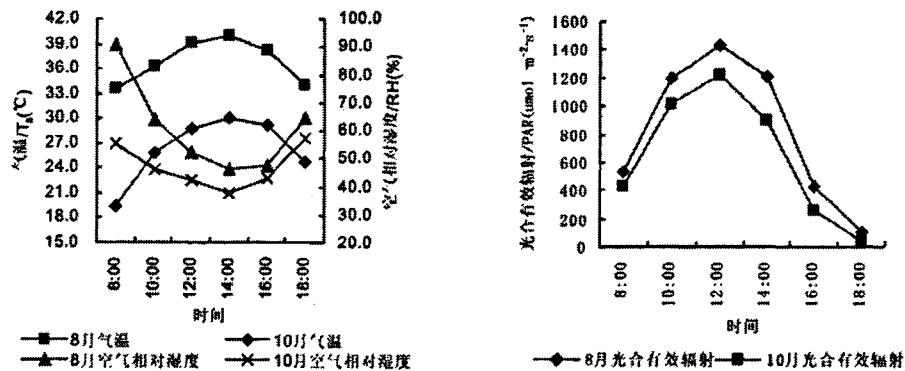


图1 环境因子日变化过程

2.2 净光合速率日变化

净光合速率日变化见图2，结果表明，8月，枫香、灰木莲、木荷和藜蒺P_n日变化呈典型“单峰”曲线，枫香在12:00前后P_n达到最大值，为4.39 μmol·m⁻²·s⁻¹，而灰木莲、木荷和藜蒺P_n最大值出现在10:00左右，分别为3.65、8.73和6.00 μmol·m⁻²·s⁻¹；火力楠和红锥P_n日变化呈典型“双峰”曲线，P_n在10:00左右达到最大，分别为6.68和7.91 μmol·m⁻²·s⁻¹，然后持续下降，在12:00左右出现低谷值，

分别为 5.49 和 $5.71 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。而后缓慢回升,在14:00前后出现第2个高峰,分别为 5.89 , $5.88 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。6种树种日平均 P_n 为木荷>火力楠>红锥>藜蒴>灰木莲>枫香,方差分析结果表明,木荷与其它5树种日平均 P_n 差异显著($P < 0.05$) (表2)。

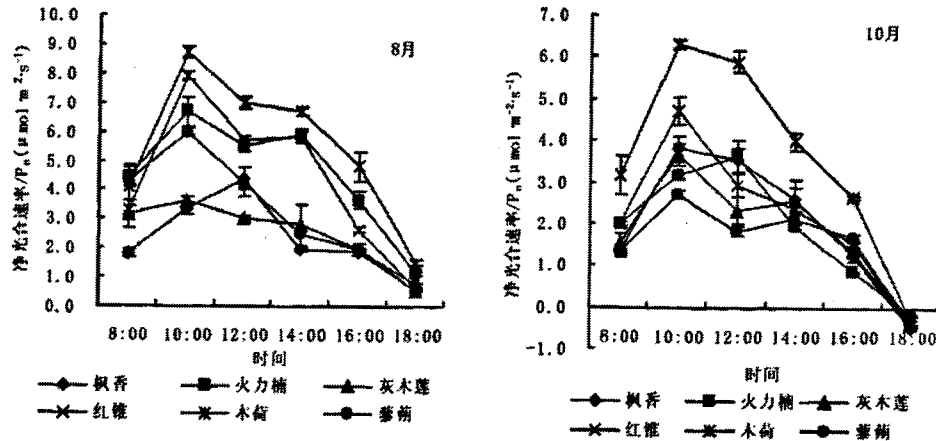


图2 净光合速率日变化过程

10月,枫香、火力楠、红锥和木荷 P_n 日变化呈典型“单峰”曲线,其中,枫香、红锥和木荷 P_n 最大值出现在10:00左右,分别为 3.80 , 4.70 和 $6.30 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,而火力楠 P_n 最大值出现在12:00前后,其值为 $3.63 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;灰木莲和藜蒴 P_n 日变化呈典型“双峰”曲线,灰木莲和藜蒴在10:00前后 P_n 达到最大值,其值分别为 3.67 和 $2.69 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,然后持续下降,在12:00左右出现低谷值,为 2.32 和 $1.83 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,然后缓慢上升,在14:00前后出现第2次峰值,分别为 2.54 和 $2.15 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;6种树种日平均 P_n 为木荷>红锥>枫香>火力楠>灰木莲>藜蒴,方差分析表明,木荷与其它5树种日平均 P_n 差异显著($P < 0.05$)。

表2 主要造林树种气体交换日变化均值

树种	月份	光合特征参数			
		净光合速率 P_n ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	蒸腾速率 T_r ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	水分利用效率 WUE ($\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$)	气孔导度 G_s ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
枫香	8月	2.32 ± 0.11 a	2.47 ± 0.03 ab	0.94 ± 0.04 a	0.207 ± 0.005 b
火力楠		4.54 ± 0.12 c	3.09 ± 0.13 c	1.47 ± 0.03 bc	0.256 ± 0.007 c
灰木莲		2.51 ± 0.04 a	2.83 ± 0.07 b	0.89 ± 0.03 a	0.172 ± 0.005 a
红锥		4.33 ± 0.03 c	3.31 ± 0.13 c	1.31 ± 0.05 b	0.262 ± 0.009 c
木荷		5.47 ± 0.19 d	3.28 ± 0.15 c	1.67 ± 0.05 c	0.293 ± 0.007 d
藜蒴		3.30 ± 0.07 b	2.84 ± 0.12 a	1.62 ± 0.07 c	0.240 ± 0.001 c
枫香	10月	1.98 ± 0.13 ab	1.13 ± 0.05 b	1.77 ± 0.04 b	0.089 ± 0.002 ab
火力楠		1.87 ± 0.12 ab	0.99 ± 0.03 b	1.89 ± 0.06 bc	0.103 ± 0.006 b
灰木莲		1.83 ± 0.17 ab	1.88 ± 0.05 d	0.97 ± 0.07 a	0.091 ± 0.002 ab
红锥		2.19 ± 0.10 b	1.05 ± 0.04 b	2.07 ± 0.09 c	0.126 ± 0.001 c
木荷		3.63 ± 0.06 c	1.53 ± 0.04 c	2.37 ± 0.07 d	0.105 ± 0.001 b
藜蒴		1.55 ± 0.08 a	0.84 ± 0.03 a	1.85 ± 0.07 bc	0.076 ± 0.007 a

注:同列相同参数项的不同字母表示差异显著($P < 0.05$)。

与8月相比,10月6种树种 P_n 明显较低,8月枫香、火力楠、灰木莲、红锥、木荷和藜蒴 P_n 分别为10月的1.17, 2.43, 1.37, 1.98, 1.51和2.13倍,这与林木的生长节律有很大关系,因为水热条件好的8月是林木生长的旺季,水分也起着重要的作用。

2.3 蒸腾速率日变化

蒸腾速率日变化结果见图3。8月,除红锥日变化过程呈“双峰”曲线外,其它树种 T_r 日过程呈“单峰”曲线,其中,枫香和木荷峰值出现在12:00前后,分别为 3.91 ± 0.28 和 $4.98 \pm 0.23 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,火力楠和灰木莲 T_r 在14:00左右出现峰值,分别为 4.39 ± 0.25 和 $4.64 \pm 0.61 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,而藜蒴 T_r 在10:00前后出现峰值,其值为 $3.05 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。6种树种都具有较高的 r (表2),各树种日平均 T_r 为红锥>木荷>火力楠>藜蒴>灰木莲>枫香,方差分析结果表明,红锥、木荷和火力楠 r 日均值间不存在显著差异($P>0.05$),而与枫香、灰木莲和藜蒴 r 日均值存在显著差异($P<0.05$)。

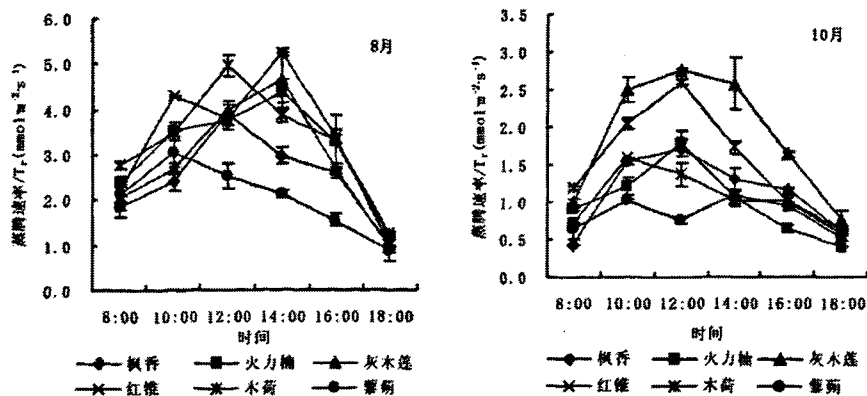


图3 蒸腾速率日变化

10月,除藜蒴 T_r 日变化过程呈“双峰”曲线外,其它树种 T_r 日过程呈“单峰”曲线,其中枫香、火力楠和灰木莲峰值出现在12:00前后,分别为 1.72 ± 0.10 、 1.79 ± 0.17 和 $2.77 \pm 0.04 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,而红锥和木荷峰值出现在10:00左右,分别为 1.59 ± 0.07 和 $2.05 \pm 0.05 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,6种树种 T_r 日均值(表2)明显低于水热条件较好的8月,各树种日平均 T_r 为灰木莲>木荷>枫香>红锥>火力楠>藜蒴,与8月 T_r 日均值相比,下降约33.39%~68.04%,其中,灰木莲 r 日均值降幅最小,而红锥降幅最大,经方差分析表明,树种间日平均 T_r 差异显著,灰木莲 T_r 日均值与其它树种 T_r 日均值存在显著差异($P<0.05$)。

2.4 水分利用效率日变化

植物水分利用效率是指植物消耗单位水量所产生的同化物量,表示植物对水分的利用水平。水分利用效率(WUE)是植物水分生理的一个重要指标,WUE越高,植物体对水资源利用就越充分,消耗较少的水分产生较多的干物质,高WUE对处在干旱环境中的植物非常重要。从图4可以看出,8月,WUE日变化特征为上午时段WUE明显高于下午时段WUE,峰值出现在8:00~10:00之间,其中,火力楠、灰木莲和藜蒴最高值出现在8:00前后,分别为 1.87 、 1.52 和 $2.04 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,而枫香、红锥和木荷最高值出现在10:00左右,分别为 1.40 、 1.84 和 $2.52 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,这主要是由于光照逐渐增强, P_n 增加较快,RH较大, r 处

于较低的水平,所以WUE较高,WUE日均值表现为木荷>藜蒴>火力楠>红锥>枫香>灰木莲(见表2)。

10月,水分利用效率较高值出现的时间与8月基本一致,日均值表现为木荷>红锥>火力楠>藜蒴>枫香>灰木莲。与雨季相比,枫香、火力楠、灰木莲、红锥、木荷和藜蒴WUE均有明显的升高,增幅分别为88.30%、28.57%、8.99%、58.02%、41.92%和14.20%,增幅最大的是枫香,其次为红锥,最小为灰木莲。

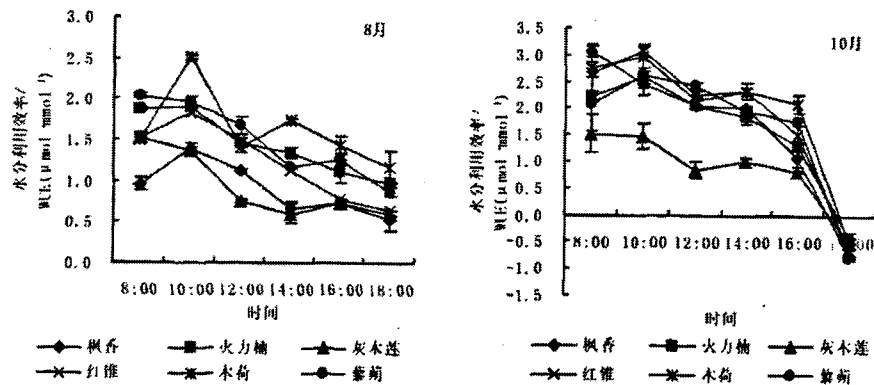


图4 水分利用效率日变化

3 讨论与结论

6种树种在光合作用、蒸腾作用和水分利用效率特征上对水热条件的改变所作出的响应反映出趋同的适应方式。8月,主要造林树种均表现为较高的光合作用和蒸腾作用,净光合速率主要受光辐射强度的影响;10月,主要造林树种均采用降低蒸腾、提高水分利用效率来适应逆境。在评价树种适应性时,光合指标可作为树种评价的一个值得重视的参数[22], Kristina指出高 P_n 和高WUE常常被作为植物生存和广泛分布能力强弱的表征,黄娟等认为光合速率能显示植物的光合能力,即在相同条件下,高光合速率的植物有更强的光合能力和对环境的适应能力,而水分利用效率显示植物有效利用水分的能力,即在相同条件下,水分利用效率高的植物的抗旱能力强[22],以净光合速率的高低来筛选树种,依据雨季和旱季净光合速率日均值的平均值排序,依次为木荷、红锥、火力楠、藜蒴、灰木莲和枫香,以水分利用效率日均值的平均值排序,依次为木荷、藜蒴、红锥、火力楠、枫香和灰木莲。表明木荷属高光合和高水分利用效率的树种,广泛分布中亚热带和南亚热带,可以作为南亚热带常绿阔叶林先锋树种Ⅲ,而红锥、火力楠和藜蒴具有较高的 P_n 和WUE,在东江中上游具有较高的适应环境的能力和较强的抗旱能力。

参考文献

- [1]刘志龙,方建民,虞木奎,等. 三种林-茶复合林分中环境因子和茶的光合特征参数的日变化规律[J]. 植物资源与环境学报. 2009, 18(2): 62-67.
- [2]许大全. 光合作用效率[M]. 上海: 上海科学出版社, 2002: 9-53, 108, 113.
- [3]卢炜丽,张洪江,王伟,等. 重庆四面山5种不同配置模式人工林生物多样性研究[J]. 西

- 北植物学报, 2009, 29(1): 160-166.
- [4] 张浩, 庄雪影, 黄永芳, 等. 华南乡土树种在松杉林下生长及林下植物多样性研究[J]. 林业科学研究, 2008, 21(2): 139-144.
- [5] 曾小平, 蔡锡安, 赵平, 等. 亚热带丘陵3种人工林群落的生物量及净初级生产力[J]. 北京林业大学学报, 2008, 30(6): 148-152.
- [6] 易利萍, 文仕知, 王珍珍, 等. 枫香人工林的生物产量及生产力[J]. 中南林业科技大学学报, 2008, 28(2): 50-53.
- [7] 黄志伟, 余树全, 胡庭兴, 等. 不同木荷防火林带建设模式群落学特征比较[J]. 林业科学, 2008, 44(1): 101-106.
- [8] 宋青, 彭志, 王金虎, 等. 苏州光福自然保护区木荷林群落学特征[J]. 南京林业大学学报, 2008, 32(2): 23-28.
- [9] 薛它, 李燕, 屈明, 等. 火力楠、荷木和藜蒭林的土壤特性及涵养水源的研究[J]. 应用生态学报, 2005, 16(9): 1623-1627.
- [10] 孙艳红, 张洪江, 杜士才, 等. 四面山不同林地类型土壤特性及其水源涵养功能[J]. 水土保持学报, 2009, 23(5): 109-117.
- [11] 彭耀强, 薛它, 曹鹤, 等. 三种阔叶林凋落物的持水特性[J]. 水土保持学报, 2006, 20(5): 189-191.
- [12] 李志勇, 陈建军, 王彦辉, 等. 重庆酸雨区人工木荷林对土壤化学性质的影响[J]. 植物生态学报, 2008, 32(3): 632-638.
- [13] 王光军, 田大伦, 朱凡, 等. 枫香(*Liquidambar formosana*)和樟树(*Cinnamomum camphora*)人工林土壤呼吸及其影响因子的比较[J]. 生态学报, 2008, 28(9): 4107-4114.
- [14] 黄儒珠, 李机密, 郑怀舟, 等. 福建长汀重建植被马尾松与木荷光合特性比较[J]. 生态学报, 2009, 29(11): 6120-6130.
- [15] 赵平, 孙谷畴, 曾小平. 适度高温下亚热带阔叶树种叶片的光合速率和吸收光能的分配[J]. 植物生态学报, 2008, 32(2): 413-423.
- [16] 蔡锡安, 彭少麟, 赵平, 等. 三种乡土树种在二种林分改造模式下的生理生态比较[J]. 生态学杂志, 2005, 24(3): 243-250.
- [17] 孙谷畴, 赵平, 曾小平, 等. 适度高温下高氮和低光对演替树种光合和能蛙转换的复合影响[J]. 北京林业大学学报, 2009, 31(2): 58-67.
- [18] 孙谷畴, 赵平, 曾小平. 两种木兰科植物叶片光合作用的光驯化[J]. 生态学报, 2004, 24(6): 1111-1117. [19] 夏江宝, 田家怡, 张光灿, 等. 黄河三角洲贝壳堤岛3种灌木光合生理特征研究[J]. 西北植物学报, 2009, 29(7): 1452-1459.
- [20] 田晶会, 贺康宁, 王百田, 等. 黄土半干旱区侧柏气体交换和水分利用效率13变化研究[J]. 北京林业大学学报, 2005, 27(1): 42-46.

- [21] 高丽, 杨劫, 刘瑞香. 不同土壤水分条件下中国沙棘雌雄株光合作用、蒸腾作用及水分利用效率特征[J]. 生态学报, 2009. 29(11): 6025-6033.
- [22] 黄娟, 吴彤, 孔国辉. 等. 油页岩废渣地12种木本植物光合作用的季节变化[J]. 植物生态学报, 2006, 30(4): 666-674.
- [23] Kristina A. Schierenbeck G, John D M. Seasonal and diurnal patterns of photosynthetic gas exchange for *Lonicera serrureren*Is and *L japonica*(Caprifoliaceae) [J]. Amer J B. 1993. 80: 1292-1299.
- [24] 王荣, 郭志华. 木荷幼苗对常绿阔叶林不同光环境的光合响应[J]. 林业科学研究, 2007, 20(5): 688-693.

Annex 2 Presentation Document

- 1) Presentation given by Prof. Zeng Linghai during the Advanced Research and Study Class hosted in Nanning, Capital of Guangxi Zhuang Autonomous Region, in October 2010.**

Title: Sustainable Management of Secondary Forests in south China

Reporter: Professor Zeng Linghai

南方次生林可持续经营

曾令海

(广东省林业科学研究院)

次生林经营问题已愈来愈引起了国际社会的高度重视,1997年10月于土耳其召开的“第十一届世界林业大会”上,举行了一个由各国政府官员和科学家参加的“热带次生林专题讨论会”,会议形成的文件明确提出:“确信次生林经合理的经营与发展,会有可观的经济和生态效益,对山区农林发展、生物多样性保存、立地生产力维护、天然林保护,及经济的可持续发展,具有重要意义”。同时建议各国政府及国际组织,“开展对次生林现状、生产潜力及可持续发展的经营措施的统一或专项行动”。在ITTO 1998-2001年行动计划中,就明确提出次生林恢复的重要性正在不断增强;现在林学家及林政官员们正在形成这样的共识:忽视了占重大面积的次生林的管理与经营,仅靠保护、发展人工林或混农林体系,是不可能构建起森林可持续发展的完整框架的。1998年洪涝灾害后,针对长期以来我国天然林资源过度消耗而引起的生态环境恶化的现实,党中央、国务院从我国社会经济可持续发展的战略高度,做出了实施天然林资源保护工程的重大决策,并于1998年开始试点实施。其核心是天然林的保护,重点是解决我国天然林的休养生息和恢复发展问题。可以认为,我国从此拉开了大规模开展次生林经营的序幕。正如许多林学家及林政官员们提出的占重大面积的次生林的管理与经营仅靠保护是不可能构建起森林可持续发展的完整框架的见识,我国的次生林经营大多仍然停留在保护和修补阶段,“被”经营的状况比较突出,科学经营的理念还十分淡薄。作者通过ITTO(国际热带木材组织)项目研究,对次生林及其经营进行了一些探索。由于南北差异大,本文将重点阐述南方次生林经营

1. 次生林的基本概念

国内外对次生林(secondary forest)有多种定义,这些定义都有共同的原则,就是自然发育于受干扰破坏后的原始森林植被或人工林,但也有其差别之处。

全国科学技术名词审定委员会审定公布的科技名词定义:受自然或人为因素干扰破坏后在次生裸地上自然演替形成的森林。

表1是一些其它国际组织和知名学者的定义

比较国内外次生林概念,国内外对次生林定义的基本内涵是一致的,即原始林受到干扰后形成的。不同之处一是人工林是否包括其中,如果包括人工林,则由人工林通过萌芽发育的个体数量所在比例应当在多少幅度内。不然,物种的多样性就会显著减少,次生群落就永远不能形成与地带性原始群落相近似的森林环境;二是是不是从裸地上发育形成。原始林受到干扰破坏并不意味着变成落地,在大多数人为状态下,小径级树木和林下植物通常大量存在。

为此，总结前人赋予的定义，笔者认为：1) 次生林应当明确来源于天然更新和自然发育，没有必要冠以“人工林”或“造林不成功的林地”，只要其大部分物种源于天然更新和自然发育；2) ITTO (2002) 等定义的裸露土地上重生出来的林木植被也不恰当，因为除严重的自然灾害如火灾，人为等大部分干扰一般都不至于出现裸地；3) ECB (1993) 等定义的多次大的干扰，其多次并不必要，一次足够的破坏强度后形成的就是次生林。因此，应当定义为：原始林受到人为或自然因素破坏后，以天然更新和自然发育形成的林分。

表 1 次生林定义

定义来源	异同处
ITTO (2002) : 原始森林植被遭受破坏后形成的裸露土地上 (剩余原始植被在 10% 以下) 重生出来的林木植被。这种次生植被是以自然的方式，在游垦农业、永久农业、牧业或造林不成功的林地上，自然地进行着发育和演替。	原始林或人工林 剩余原始植被在 10% 以下
European Community Biodiversity (1993) : 原始林在多次大的干扰，如采伐、火灾或病虫害等袭击后，自然形成的林分。	强调原始林
CIFOR (Center for International Forestry Research (1998) : 在原始林被采伐变成农牧业用地上重新更新起来的森林。	强调原始林
孙时轩等 (1990) 在《造林学》中对次生林的定义：是原始林经过采伐、开垦、火灾及其它自然灾害破坏后，经过天然更新、自然恢复形成的次生群落。由于次生林是天然更新形成的，又称天然次生林。	强调原始林
李国猷 (1992) : 是原始林经过自然和人为干扰破坏而变成次生裸地 (包括长期干扰破坏的有林地) ，在次生裸地上形成的森林称为次生林。是天然次生林的简称，是相对原始林而言。	强调原始林
中国林业词典 (1994) : 次生林是原始林或人工林，经人为或自然因素的破坏之后，未经人为的合理经营，借助自然力量恢复起来的一种天然林。	原始林或人工林
陈大珂等 (1994) : 原始林受到大面积反复破坏后，在各种次生裸地上经过次生演替形成的天然次生群落，其特点是已失去原始林的森林环境，原有的建群群落被各种次生群落所代替。	强调原始林

其特点是：

- 林学特征和种群结构上失去原有植被特点。
- 物种种类明显减少。
- 多数物种萌芽力强，耐樵采，具有结实量多、传播力强、发芽迅速和有抗逆性等。
- 萌芽繁殖的物种较多，初期生长迅速，但成熟早，寿命短，难于培育大径材。

2. 国内外次生林经营经验

在 ITTO 项目研究中，侯元兆对世界热带次生林的经营经验进行了较为全面的总结。在此基础上，进一步补充归纳如下：

- (i) 建立自然保护区 政府以自然保护区的形式，保护具有特定意义的森林生态系统和区域特殊生境、特有物种等。发展自然保护区不但有利于资源保护、科学研究，也有利于发展旅游经济。

- (ii) 封山育林 利用森林的更新能力，在自然条件适宜的山区，实行定期封山，禁止垦荒、放牧、砍柴等人为的破坏活动，以恢复森林植被的一种育林方式。
- (iii) 划分生态公益林来经营 政府将为维护和改善生态环境，保持生态平衡，保护生物多样性等满足人类社会的生态、社会需求和可持续发展为主体功能，主要提供公益性、社会性产品或服务的森林、林木、林地划分为生态公益林来经营。这部分森林主要经营目标是生态效益，予以保护，由政府对于林地所有者给予一定的补偿。天然林保护，也应属于这一范畴。
- (iv) “采掘主义”(extravivisme) 是对森林一种利用的概念和方式，它是由 J.P. Lescure 及 A. de Castro 在亚马孙地区中部经过调查后提出的，意即对如木材、树脂、纤维、果实、毛皮、野生动物、矿物等自然产品的采收活动。其做法是基本不破坏森林生态系统，只收取森林中的部分天然产品。其条件是必需有大面积的林区才能实现。“采掘主义”，也是非木质产品经营方法。在热带林区，土著居民保持着在森林中获得药物、食品等非木质产品的传统 (Kamara 1986)。在巴西，babau palm kernels 的收集和加工可占当地居民现金收入的 39% 和全部家庭收入的 34% (May et al. 1985)。
- (v) 限制采伐，伐后更新 这是许多国家普遍的做法。政府通过控制采伐指标来控制森林采伐，采伐指标的确定是一个地区单位面积在保持一定的林分蓄积的前提下，生长量大于采伐量，但伐后必须由采伐者承担更新的责任。
- (vi) “砍三留七”法 即按单位面积蓄积量，砍三成留七成。中国海南曾使用过“砍三留七”和“砍五留五”的方法。其原则是适当采伐木材，尽量减少对森林生态系统带来的冲击。
- (vii) “扶持”式育林法 即针对目的树种采取种种措施加以扶持、帮助，以促进其生长。在热带林经营中，是一个比较普遍和很自然的做法。该法应用历史相对较早，也有不少成功的例子。如在加蓬，通过几代人的努力，已搞清楚了奥库梅的生态习性，在天然林经营中既能增加株数，又能加速其生长。
- (viii) 整体培育法 是对生态系统进行整体的干预，使其逐渐演变，并不破坏某个特定树种。
- (ix) 带状皆伐法 这是在秘鲁东部 Palacagu 农村发展计划中设计的一种方法。即对森林进行带状皆伐，带宽 100~300m，带间保留 150m 的林木。皆伐面积占林分面积的 46%，轮伐期为 30~40 年。其原理是利用保留带的生物多样性庇护与扩散效应，重新盘踞皆伐带。一方面利用木材，另一方面达到改善和促进林分状况。

3. 南方次生林经营

3.1 南方次生林的主要类型

在中国，次生林占相当大的比重，约占全国森林面积的 46.2%，森林总蓄积量的 23.3%，且大部分林区均有分布，多为幼林，常以阔叶树种居优势，林相混杂，乔木、灌木混生，生长率较低，材质不良，利用价值低(百科名片)。次生林类型，南北差异极为显著。全国第七次森林普查结果显示：全国乔木林每公顷蓄积量为 85.88m³，每公顷年均生长量为

3.85m³ (0.25/亩), 乔木林人为干扰较小, 处于原始和接近原始状态的面积占 5.01%; 人为干扰较大, 处于次生状态或人工类型的面积占 94.99%。在南方, 以热带、亚热带季风气候为主, 积温在 4500°C-8000°C 之间, 年降水大于 800 毫米。其特点是热量好, 积温高, 雨量充沛, 日照时间长, 森林资源丰富, 树种多。广东有植物类型 7055 多种, 其中木本 4000 多种。据统计, 广东象头山自然保护区共有维管植物 217 科 769 属 1639 种, 其中蕨类植物 36 科 63 属 113 种、裸子植物 9 科 11 属 14 种、被子植物 172 科 695 属 1512 种。在北方, 树种相对单一许多, 如大兴安岭寒温带针叶林区中的兴安落叶松, 经火灾或砍伐破坏后, 往往形成次生白桦纯林或以其为优势的次生混交林。东北的东部山地温带针叶、落叶阔叶混交林, 在遭破坏后形成以蒙古栎、黑桦、紫椴、黄波罗、水曲柳、胡桃楸、白桦、山杨等为主的次生落叶阔叶林。

次生林作为一大类森林类型, 与地带、植被以及开发利用的历史相关, 同时表现出复杂性。如何把它系统归类, 是一个复杂的问题。划分次生林的类型, 根本目的是在分类的基础上来安排合理经营。对次生林的经营而言, 以上任何一种分类方法都不足以满足经营的需要。根据次生林分类、研究和应用的目的不同划分方法也不同, 一般有以下几种划分方法:

- (i) 按树种、林型等划分分为: 次生季风常绿阔叶林、次生常绿阔叶雨林、次生季雨林、次生灌木林、次生马尾松(*Pinus massoniana*)林、次生杉木(*Cunninghamia lanceolata*)林、次生针叶混交林和其它次生针叶林;
- (ii) 按次生演替发生的时间, 分为早期、中期和晚期次生林;
- (iii) 按干扰程度, 可分为轻度干扰、中度干扰和重度干扰次生林;
- (iv) 按起源划分, 如灾后形成的次生林、伐后形成的次生林(损毁的原始林)等;
- (v) 按地形地貌划分, 如广西热带地区的喀斯特次生植被就是中国的一大类型。

3.2 次生林经营状况

在南方, 由于水热条件丰富, 商品林业十分发达。据统计, 2002年广东就有54万投资者林海掘金, 桉树已成为我国广东、广西、福建、海南、云南等省区的主要造林树种, 全国桉树种植面积已达到260万hm², 且以每年10~20万hm²的速度递增划分为商品林地的次生林逐年大幅度减少, 被用作人工林经营。因此, 次生林经营其对象实质上就是对生态公益的经营。经营方式以保护为主, 并对裸露林地逐步以灭荒为主要目的的林分改造。2007年, 国家林业局在广东肇庆召开全国珍贵树种发展研讨会后, 广东、广西、福建等一些省区开始重视珍贵树种的发展, 但发展模式仍然不成熟, 存在炒作和造势行为。次生林的经营方式主要有:

(i) 封山育林

特别是 20 世纪 90 年代以来, 我国推行了大规模造林“灭荒”工作, 封山育林发挥了极其重要的作用, 先期受到党中央、国务院表彰的福建、湖南、广东、广西等省(区), 有相当面积的森林都是通过封山育林实现绿化达标的;二是增加了森林资源, 使各种宜封地类很快成林, 优化了林分结构, 提高了森林质量;三是改善了生态环境。通过封山育林形成的森林, 在结构上主要体现为多树种、多林种、多层次, 乔、灌、草相匹配的混交林, 构成与当地环

境相适应、稳定性高的森林群落，有效地起到保持水土和涵养水源的作用。据不完全统计，全国累计封育成林面积已达 3338.1 万公顷，占我国有林地面积的 21.7%，为提高我国森林覆盖率贡献 3.6 个百分点。

(ii) 实施政府天然林保护工程

1998 年中央政府在全国开始实施的天然林保护工程，是中国有史以来最大的林业建设项目。其核心是保护和发展天然林资源，以保护生态和改善人居环境。目前，天然林保护工程有效保护天然林已达到 9500 多万公顷。

(iii) 划作生态公益林来经营

生态公益林，是中国实施森林分类经营的产物，与天然林保护工程涵盖的森林相比，生态公益林更具严格的科学含义和保护内容。在《中华人民共和国森林法》定义是：主要包括：防护林——以防护为目的的森林、林木和灌木丛，包括水源涵养林，水土保持林，防风固沙林，农田、牧场防护林；和特种用途林——以国防、环境保护、科学实验等为主要目的的森林和林木，包括国防林、实验林、母树林、环境保护林、风景林、名胜古迹和革命纪念地的林木，自然保护区的森林。根据第七次全国森林资源清查及森林资源数据统计，生态公益林面积占 52.41%，面积大，涉农面广，是南方次生林保护和经营的主要对象。

广东是我国提出并实施森林分类经营最早的省份，1994 年省政府作出全省建设 333.3 万 hm² 生态公益林的决定，1999 年在全国率先实施生态公益林效益补偿制度。全省省级以上生态公益林面积增加到 5815 现在的万亩，占林业用地面积的 35.3%，补偿标准由最初亩每年 2.5 元 2010 年提高到 14 元。涉及全省 21 个市 1867 个镇(场)、13567 个行政村和 10 个省局直属林场，惠及全省 2561.8 万人口。

(iv) 实施林分改造

近年来，南方各省相继开展了大规模的林分改造工程。2007 年，广东开始对全省低质低产次生林实施林分改造工程，计划用 14 年时间在全省所有的 21 个地级以上市的 119 个县的实施林分改造 4283.51 万亩，其中生态公益林林分改造 2245 万亩。现在，广东每年投入 1000 万元资金对生态公益林实施抚育。云南从 2010 年起，用 10 年时间在全省植围内改造 6000 万亩中低产林。其中“十二五”期末改造 2000 万亩，到 2020 年基本完成其余 4000 万面临改造。通过人工措施对现有生态功能较差的森林进行改造，从而促进森林向地带性森林群落演替或按设计目标形成某种植物群落的一种造林方法，是对现有林分的结构和功能的优化。但林分改造工程在某种程度上仍然是一种灭荒行动，是对郁闭度极低的次生林地进行植树造林，并非真正意义上对次生林进行经营。

3.3 次生林的经营潜力

20 世纪 50 年代到 70 年代末期，由于面临人口和经济发展的巨大压力。同时，解放后的中国需要经济恢复和发展生产，人口的快速增长所需要的食品和生活必需品也成指数增加。从 1949 年到 1981 年 32 年的时间里，人口从 5 亿猛增到 10 亿，翻了一翻。木材、钢铁和水泥成为国民经济的“三大原材料”，木材生产计划作为硬性指标必需完成并鼓励超额完

成。林业活动成为以木材利用为中心,首要任务是生产木材。以至出现了森林资源分布不均,质量和单位面积蓄积量低;林龄结构不合理,可利用资源不足;林地流失数量巨大;林木蓄积消耗量呈上升趋势,超额采伐问题严重等后果。到了90年代,随着中国经济的发展和全球对环境的关注,次生林的经营转入了以生态利用为主保护性经营,经营手段以封山育林为主。次生林经营始终未能进入生态和经济效益结合的可持续经营道路。根据第七次全国森林资源清查及森林资源状况统计显示,全国乔木林每公顷蓄积量为85.88m³,每公顷年均生长量为3.85m³,每公顷株数为916株,平均郁闭度为0.56。我省森林资源总量不足、质量不高,生态功能不强的问题依然突出,才在林资源中针叶林多、阔叶林少,单层林乡、复层林少,纯林多、混交林少,幼龄林多、中龄林少,疏林多、优质林分少等“五多五少”的现象仍然普遍。因此,次生林经营潜力巨大。

(i) 生态效益潜力分析

直到20世纪80年代初期,我国次生林资源质量一直处于退化过程,森林生态功能已经变得极其脆弱,灾难性病虫害扩散速度快,水土流失严重。据广东省资料统计:自1993年以来,无林地仍连续8年增加,至2000年已达56.7万hm²,比1999年增加2966hm²;2000年,林分单位面积平均蓄积量不足全国平均数的一半,年生长量比全国平均数少1/3,水土流失面积仍有1.4万平方公里;到2001年,次生林中,一类林比率仅占16.7%,而二类林占47.2%,其余为失去生态和经济效益的残次林。广州日报有这样一篇报道:广东省经过4年的封山育林、定向培育、限制采伐、调整结构、综合开发,全省生态林体系的林种树种明显优化,生态功能逐年提高。涵养水源的功力相当于增添了1000多个100万m³的库容的水库,加上保持水土、防风固沙、净化空气、调节气候、美化环境等作用,相当于同期投入的15倍

(ii) 物质生产潜力分析

我们通过对广东新会古斗山森林采伐利用后20~30年自然演替形成的次生林进行样地调查,每样方面积为100m²,其植物类型和生长情况见下表1。

表1 广东新会古斗山20~30年天然演替次生林群落生产力现状

样地号	基本情况	乔木及藤本数			胸径>3cm株数		树高>5m的株数		乔木物种数(种)
		萌生(丛)	实生(株)	藤、竹(丛)	合计	最大胸径(cm)	合计	最高(m)	
1	封山育林30年	53	42	5	31	13	36	10	59
2	封山育林30年	14	48	5	26	21	25	14	64
3	封山育林20年	14	52	4	17	7	10	6.5	47
4	封山育林20年	1	47	6	18	19	17	11	49

可以看出,经30年自然演替的次生林,胸径大于3cm的株数仅占林分总株数的31%,树高大于5m的株数仅占林分总株数的36%。林分中,林木最大树高10~14m,胸径13~21cm。而对深圳凤凰山次生林改善性经营后的林分调查结果显示,改造后3年生的45种

乡土阔叶树种，平均树高达 3.75m，胸径 6.55cm。

在南方，正因为过度开发利用带来的资源质量严重衰退，使次生林的经营被忽视，但次生林蕴藏着巨大的经营开发生产潜力。

3.4 取得的主要成就和经验

(i) 天然次生林开始得到有效保护

1992 年世界环发大会以后，中国政府十分重视森林的可持续经营对社会经济的可持续发展的基础地位作用，开展了一系列对生态环境保护与建设的林业生态工程。这些林业生态工程的建设，直接推动了热带林地区次生林的建设。如云南省列入天保工程的总面积为 2402.6 万 hm^2 ，占该省总土地面积的 60.98%；海南省受天保工程保护的热带天然林和次生林面积 45.9 万 hm^2 ；广东 5815 万亩，占林业用地面积的 35.3% 次生林（地）划作生态公益林进行保护和经营。

(ii) 对热带次生林经营的重要性有了理性的认识

我国次生林经营走过了漫长的道路，可以分为 3 个阶段：感性阶段、探索阶段、理性阶段。上个世纪 50~60 年代，可看作为感性阶段。在这个时期，仅从次生林面积对国家林业生产影响这个角度出发，提出了封山育林措施，是从感性认识去经营次生林；70~80 年代中期为探索阶段，探索次生林发生发展，经济价值，经营形成，开始认识到要经营利用好次生林，必须建立在了解次生林内在发育规律的基础上方能实现，开始迈向理性阶段；理性阶段，自 80~90 年代对次生林和南亚热带植物群落的演替规律作了系统的总结，为次生林的经营打下了良好的理论基础。90 年代中后期蓬勃发展的诸多生态建设工程，都是以地带性植物顶极群落和森林植物群落演替学说为基础，制订了各项经营措施。

(iii) 经营目标逐步明确，生态和经济效益互为重要。

由于我国次生林面积占森林面积的比重很大，所以一直把它作为后备资源来培育，以增加森林蓄积量。基于这样的认识，次生林经营都是以获取木材为目的。而它的保护生态环境，保护物种多样性等方面的功能被置于很次要的位置。这种经营思想，自 20 世纪 50 年代一直延续到 80 年代。此后，国内外的大环境变化，特别是日趋严重的自然灾害引起了中国人的反思，次生林经营又转入了生态建设一端，忽视了经济功能作用。现在科学家们才开始认识到，在次生林经营生态和经济效益的提高同等重要。

(iv) 政府的带动甚至主导非常重要，但不能大包大揽。

有很多经验值得我们深思，1985 年广东作出《关于加快造林步伐，尽快绿化全省的决定》，即“10 年绿化荒山”的决定，1991 年率先在全国消灭宜林荒山，被党中央、国务院授予“全国荒山造林绿化第一省”殊荣，森林覆盖率从 26.7% 提高到 47.4%。但被植树和行政高压的结果，种苗选择不当甚至不加选择、农民缺乏经营信心使很多林地成为新的低质次生林，不少地方政府也由此背上沉重的债务包袱。当前各地开展的由政府主导的林分改造工程，同样存在缺乏农民参与，种苗选择强度低、树种单一的情况，应当引起我们的高度重视。

3.5 南方次生林经营的意义

国际热带木材组织 (ITTO) 前执行主任 B.C.Y. Freezailah 先生 1991 年说过, 森林的持续利用是一个非常重要的课题, 哪个国家解决了, 哪个国家就将对人类作出历史性的贡献。由于次生林所占比重大, 其经营意义简单可以归纳为两点, 一是**维护生物多样性的宝库**; 二是**经营的经济效益**。广东, 大部分人都认为不缺钱, 可要知道, 广东还有 3409 个村、70 万户、332 万贫困人口, 韶关、河源、清远等 8 个林业大市农民涉林收入人均只有 1833 元。

3.6 次生林经营面临的主要问题

ITTO 认为森林可持续经营是为达到一个或多个明确的特定经营目标的经营过程, 这种经营应考虑到在不过度减少其内在价值和未来生产力以及对自然和社会环境不产生过度的不利影响的前提下, 期望的森林产品和服务连续不断生产。回顾我国次生林经营走过的历程不难看到次生林经营面临的几个突出问题: 一是在经济仍不发达的地区, 要由社区居民自发去对次生林实施有效的保护和经营, 似乎是不大可能的事, 因为他们既缺乏资金也缺乏技术, 山区居民要做的事首先是解决温饱的生计问题; 二是政策制定时往往缺乏科学的数据支持, 如表 2 中生态公益林更新改造要求, 且行政干扰现象仍然十分普遍, 造成了林农和社会力量不敢也不愿开展生态公益林的经营; 三是科技支撑不足, 缺乏示范样板和服务平台。

3.7 次生林经营应当避免的误区

南方次生林经营很大程度上是对生态公益林开展经营, 生态公益林管理的政策法规直接关系到社会参与次生林经营的积极性。当前, 由于政策和宣传方面的原因, 生态公益林的“禁”字, 禁止砍伐利用、禁止放牧、禁止经营活动等, 使林农、社会力量和企业对它的的经营望而却步。其实我国森林法、各地的生态公益林管理规定并没有一禁了事, 都明确规定了合理

表 2 森林法和部分省生态公益林采伐规定

森林法实施条例	第三十一条 (一): 防护林和特种用途林进行非抚育或者非更新性质的采伐的, 或者采伐封山育林区、封山育林区内的林木的不得核发林木采伐许可证
广东省生态公益林建设和效益补偿办法	第二十一条: 生态公益林林木更新采伐的年限: 人工松林 40 年以上, 木麻黄林 20 年以上, 其它阔叶林及针阔叶混交林 50 年以上。复层林更新应实行择伐, 不准皆伐, 择伐后的植被覆盖度不低于 70%。
浙江省公益林管理办法	第十七条: 下列公益林禁止采伐: (一) 名胜古迹和革命纪念地的林木; (二) 自然保护区中核心区和缓冲区的林木; (三) 法律、法规规定禁止采伐的。 第十八条: 有下列情形之一的公益林林木可以进行更新采伐, 但采伐强度不得超过过伐前林分蓄积的 25%, 且一次连片采伐面积不得超过 1 公顷: (一) 主要树种平均年龄达到成熟林的; (二) 濒死木超过 30% 的; (三) 树种结构单一, 需要进行改造的针叶纯林。
江西省生态公益林管理办法	第十九条: 生态公益林抚育、更新性质的采伐应当遵守下列规定: (一) 抚育性质的采伐适用于封山育林、飞播造林形成的幼龄林, 以及坡度 25 度以下的中龄林等。抚育采伐后, 天然混交林及国防林、风景林、环境保护林的郁闭度不低于 0.7; 人工林和天然针叶林的郁闭度不低于 0.6; 科学实验林、母树林的郁闭度不低于 0.5。(二) 更新性质的采伐主要树种的年龄应当按同树种用材林的主伐年龄增加一个龄级。更新采伐分为择伐、小块状皆伐或者带状皆伐等方式, 择伐后的郁闭度不低于 0.5; 皆伐的伐区面积不大于 5 公顷。

利用的条款，下表是森林法和几个省区的一些规定。因此，应当避免生态公益林只保护永不利用的误区，应广泛宣传和正确解读相关政策法规。

3.8 应当制定科学合理的相关政策法规

(i) 生态公益林合理利用政策法规

对占 52.41%林地面积的生态公益林来说，其面积大，涉农面广。制定科学合理经营管理政策，对次生林经营和解决广大农村、农民的问题相当重要。从表 2 可以看出，各地的规定有较大的差别，且都比较苛刻。国家应当制定比较统一的、科学的法规，至少大区域的尺度是一致的，原则是在满足生态和生物多样性需求的条件下能有充分物质产品，以调动林农和社会力量的参与经营热情，保障社会对生态物质的需求。

(ii) 天然次生林经营政策

与人工林相比，天然次生林的经营难度大，短期效益低。制定天然次生林经营的补贴和税收优惠政策，将吸引林农和营林企业参与次生林的经营。无论从成本核算或者经营效果来说，都比政府包揽要好得多。

(iii) 加强科学研究，建立社区示范样板。

我国对次生林可持续经营研究，包括技术和政策上的，仍然没有得到应有的重视。特别是南方这样一个生物多样性丰富，林农依存度又较高的地区，缺乏次生林经营的成熟技术和示范样板。加强对次生林可持续经营的实用技术和政策法规等方面研究，已经显得十分迫切。如生态公益林经营政策中采（间）伐强度方面的规定，各地差别很大，似乎缺乏科学数据的支持。

3.9 经营原则

用简单的一句话来说，就是最大限度地保护林地生物多样性和创造经济效益，也就是生态和经济效益的结合，是次生林可持续经营的灵魂之处。

3.10 经营策略

次生林强调持续稳定的生态和经济效益，长周期经营是必然的选择。如何使经营者获取最大的经营效益，短期的效益可以来自非木质产品物种如具有当地优势林果、药材、森林食品等，而长期的最大产出就是引入珍贵树种。非木质产品物种可以控制在 15%左右，并尽可能引入多地地带性珍贵树种。我们在广东江门古斗 ITTO 项目的示范已经取得一些经验和成果，种植林果、林药等第 5 年每亩可取得 300 多元非木质产品的收入，引入的珍贵树种黄花梨前期的年高生长可达 1.3m，径生长 1.5cm 以上。当地人算了一笔帐，30 年后，其收入要比经营桉树高出许多。

(i) 政府林业建设工程

政府林业建设工程，在资金和科技等方面都有充分的保障，应当首先投入到国家公益林

和省重点生态公益的次生林改造和促进，如江河源头；江河干流及一、二级支流两岸；重要湖泊和大型水库第一层山脊以内或平地 1000 米范围内；沿海岸线第一层山脊以内或平地 1000 米以内；干旱荒漠化严重地区的天然林和郁闭度 0.2 以上的沙生灌丛植被、沙漠地区的绿洲人工生态防护林及周围 2 公里以内；雪线以下 500 米及冰川外围 2 公里以内；山体坡度在 36 度以上土层瘠薄、岩石裸露、森林采伐后难以更新或森林生态环境难以恢复的森林、林木和林地；国铁、国道(含高速公路)、国防公路两旁第一层山脊以内或平地 100 米范围内；沿国境线 20 公里范围内及国防军事禁区内；国家级自然保护区及其它有重点保护一级、二级野生动植物及其栖息地的森林和野生动物类型自然保护区等。

(ii) 林业经营企业及个人经营者

鼓励和支持林业经营企业参与国家公益林和省重点公益林以外的次生林的经营，以工程形式开展经营，并在政策上保障他们的经营利益。

(iii) 社区和林农

社区和林农是次生林区的所有者，应当成为次生林经营的主体，让他们成为最直接的受益者，这样才能从根本上解决好“三农”问题，是次生林可持续经营的关键。但要做好这篇文章，政府扶持是必要的，包括资金、种苗、规划设计和技术服务等。

3.11 经营措施

次生林的经营措施关键在抚育更新，对生态公益林来说，有许多不可逾越的政策规定。江西的生态公益林管理办法就相对比较科学，即：抚育采伐后，天然混交林及国防林、风景林、环境保护林的郁闭度不低于 0.7；人工林和天然针叶林的郁闭度不低于 0.6；更新性质的采伐主要树种的年龄应当按同树种用材林的主伐年龄增加一个龄级。更新采伐分为择伐、小块状皆伐或者带状皆伐等方式，择伐后的郁闭度不低于 0.5；皆伐的伐区面积不大于 5 公顷。但笔者认为，综合国内外的做法，次生林经营中更新采伐更适合的皆伐区面积也许应该提高到 10 公顷，伐区间隔不少于 2500 米，这样既保障了生物多样性及生态保护需求，又有利于经营活动，节约经营成本。

3.12 经营模式

根据次生林的类型、郁闭度、发育过程、健康状况和当地的经济条件，以及地方政府法规选择适合的经营模式，较为实用的经营模式主要有：

1) 林分过密、生态功能衰退的林分

对林分过密、生态功能衰退的林分，应到采取林地抚育和健康清理的方法，间伐后的郁闭度不低于 0.7。我非常同意侯元兆的观点，就是“砍次、留好”，但要注意物种的保留，强调生物多样性。

2) 质量差的林分

南方的有很多常绿阔叶次生林，它们是“远看一片林，近看没有树一颗”。对于这样的林分，郁闭度 0.7 以上的应当采用小块状皆伐或者带状皆伐等方式，当然要当地的法规允许。

郁闭度低于 0.7 的林分，可以直接引入地带性乡土树种和非木质产品物种。

3) 近村和较平坦地区的林分

近村和较平坦地区的林地是社区和林农可以赖以生存的资源，应当特别重视具有当地优势和特色的非木质产品物种和珍贵树种的引入，使林农能够在较短的时间里获得持续稳定的收益。

4) 受灾林分

因遭受病虫害、火灾及雪压、风折等自然灾害需要采伐的，采用必要的采伐方式和强度伐除受害木，并进行抚育管理。利用受灾林分恢复重建的有利条件如林地清理后光照充足，应充分引入非木质产品物种和珍贵树种。

4. 结论

- 1) 南方水热条件好，商品林经济发达，次生林的经营主要是生态公益林的经营；
- 2) 由于人口密度大，天然林经历多次大破坏后，次生林普遍质量低，生态和经济效益缺乏，经营潜力大；
- 3) 南方是我国森林物种宝库，物种丰富，次生林经营应当在生物多样性保护和发展的基础上实现良好的经济效益。
- 4) 非木质产品物种和珍贵树种的引入是次生林经营中生态和经济效益的最好结合，是可持续经营的前提。
- 5) 南方次生林经营面临的主要问题是缺乏林农、林业经营企业的参与，科学合理的政策制定是当务之急。
- 6) 应当加强次生林可持续经营的技术和政策方面的研究，建立区域性示范样板。
- 7) 生态公益林经营中深入人心的“禁”是一个误区，应就强有关政策法规宣传和贯彻落实。

参考文献

1. 蔡燕灵,曾令海,王洪峰,2008. 中国热带促林区森林资源及社会经济状况. 广东林业科技.(4):82-86.
2. 陈大珂,周晓峰,祝宁,等.1994. 天然次生林—结构、功能、动态与经营. 哈尔滨:东北林业大学出版社:1-3,86-122.
3. 何波祥,曾令海,王洪峰,等.2008. 中国热带次生林生产潜力与经营模式研究. 广东林业科技.(2):74-81.
4. 何波祥,曾令海,薛立,等.2008. 热带森林与次生林经营研究. 广东林业科技.(1):1-8.
5. 何波祥,薛力,曾令海,等.2008.热带次生林经营研究文献分析. 广东林业科技.(3):71-78.
6. 侯元兆,2003. 把次生林重新纳入景观! 世界林业研究,16(3):64.
7. 侯元兆,支玲,2003a. 次生林—被忽视了森林可持续经营主战场. 世界林业动态,(2):2-5.

8. 侯元兆, 支玲, 2003b. 次生林—被忽视了的森林可持续经营主战场(二). 世界林业动态, (4): 4.
9. 侯元兆, 支玲, 2003c. 退化原始林和次生林的功能、作用及用途. 世界林业动态, (5): 6.
10. 李国猷. 1992. 北方次生林经营. 北京: 中国林业出版社: 1-5.
11. 连辉明, 曾令海, 何波祥, 等. 2008. 热带次生林经营引入物种选择. 广东林业科技. (4): 75-81.
12. 孙时轩, 沈国舫, 王九龄, 等. 1990. 造林学(第2版). 北京: 中国林业出版社: 362-392.
13. 王洪峰, 曾令海, 2008. 中国热带次生林的可持续经营. 世界林业研究. (4):48-52.
14. 王洪峰, 何波祥, 曾令海, 2008. 中国热带地区次生林经营现状和技术. 广东林业科技. (3): 66-71.
15. 王洪峰, 何波祥, 曾令海, 等. 2008. 中国热带次生林分布、类型与面积研究. 广东林业科技. (2): 65-73.
16. 朱教君, 刘世荣, 2007. 次生林概念与生态干扰度. 生态学杂志. (7):1805-1093.

Guangdong Academy of Forestry
No. 233 Guangshan First Road,
Tianhe District, Guangzhou 510520,
P. R. China
Phone+Fax:+86-20-87033126
Email:zlinghai@263.net