南亚热带鹤山主要人工林生态系统 C、N 累积及分配格局的模拟研究

申卫军¹ 彭少麟¹ 邬建国² 林永标¹

(1 中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

(2 美国亚利桑那州立大学植物学系, Tempe, AZ85281-1601)

摘要 以南亚热带鹤山的马占相思 (*Acacia mangium*)、湿地松 (*Pinus elliotii*) 和荷木 (*Schima superba*) 3 种代表性人工林生态系统为对象, 利用气象、水文、土壤及植物等方面的资料对 CENTURY 模型进行了参数化, 模拟了 3 种人工林生态系统 1985 ~ 2100 年的 C、N 累积动态及其分配格局变化, 并利用实测资料对模拟结果进行了独立样本的双尾 *t* 检验, 模拟值与实测值之间没有显著差异 ($p = 0.995$)。模拟结果表明, 马占相思林的净初级生产力 (*NPP*) 呈指数函数形式下降, 约在 20 龄 (2005 年) 时趋于稳定; 荷木林的 *NPP* 持续缓慢增加; 湿地松林的 *NPP* 基本维持恒定; 20 龄以前 3 种林分的年均 *NPP* 分别为 $12.2 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 、 $6.7 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 和 $2.5 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 。马占相思林生物量呈对数函数形式增加, 20 龄后增加很少; 荷木林与湿地松林的生物量呈直线增加, 约在 2050 年时, 荷木林的 *NPP* 和生物量将超过马占相思林; 2100 年时马占相思、荷木与湿地松林的生物量将分别达到 $252.7 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 、 $352.4 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 和 $226.3 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。荷木林具有更大 C 累积潜力。3 种人工林生态系统的 N 累积动态与其生物量累积动态相似, 但马占相思林生态系统的 N 累积量远高于荷木林与湿地松林, 至 2100 年时它们的 N 累积量将分别达到 $7.2 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 、 $1.9 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 和 $2.2 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。3 种林分的 C、N 随着林分的发育将更多地分配到茎、枝和根部。马占相思林的叶 C、N 累积量约在 2005 年后分别下降 $1.85 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 和 $0.20 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$, 荷木林的叶 C、N 累积则分别增加 $0.09 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 和 $0.05 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$, 湿地松林叶 C、N 累积分别增加 $0.57 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 和 $0.02 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$, 这一模拟结果显示了马占相思林冠层萎缩的内在原因。外来树种组成的马占相思林先锋群落冠层衰退过早, 阳生性灌木的大量入侵和定居可能会延缓地带性森林植被的恢复进程。因此认为我国南亚热带地区进行地带性森林植被恢复时, 先锋森林群落的构建应以荷木等本地树种为主。

关键词 CENTURY 模型 C、N 累积与分配 植被恢复

SIMULATION STUDIES ON CARBON AND NITROGEN ACCUMULATION AND ITS ALLOCATION PATTERN IN FOREST ECOSYSTEMS OF HESHAN IN LOW SUBTROPICAL CHINA

SHEN Wei-Jun¹ PENG Shao-Lin¹ WU Jian-Guo² and LIN Yong-Biao¹

(1 South China Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

(2 Department of Plant Biology, Arizona State University, Tempe AZ85281-1601, USA)

Abstract Accumulation of carbon and nitrogen is one of the major functions of forest ecosystems. After establishment of pioneer forest ecosystems to restore primary forest vegetation, the functioning of these pioneer ecosystems needs to be monitored in order to assess the success of the restoration projects. Carbon and nitrogen accumulation capability is among the important facts of assessment. Different types of pioneer forests were established in the abandoned subtropical grass-slope of Heshan, Guangdong province in order to restore the subtropical evergreen broad-leaf forest. Three forest ecosystems established in 1984 were chosen for this study. Two of them were dominated by introduced fast-growing tree species, *Acacia mangium* and *Pinus elliotii*. The other one was dominated by a native tree species: *Schima superba*. Our questions are: 1) which forest ecosystem will have higher potential for C, N accumulation, and 2) which ecosystem would have C, N allocation patterns that could facilitate the re-colonization of the dominant tree species of subtropical evergreen broad-leaf forest in future years.

A widely-used ecosystem model, CENTURY, was used to simulate the dynamics of C and N accumulation and C, N allocation pattern in the three forest ecosystems. Monthly maximum and minimum air temperature

and precipitation were derived from 16-year meteorological data from Heshan Ecological Research Station to drive the CENTURY model. Carbon, nitrogen and cellulose contents of different parts of the trees were measured to initialize the carbon and nitrogen pool of the plant system. Other parameters related to soil texture and soil organic matter were determined based on data from published documents. Measured data and simulated data were compared using 2-tailed t tests in order to validate and calibrate the model. Testing results showed that there was no statistical difference between simulated biomass and measured biomass of *Acacia mangium* forest from 1985 to 2000. Due to a lack of continuously observed data, the simulation results for *Schima superba* and *Pinus elliotii* forest were evaluated based on closely-related information from the literature. The validated CENTURY model was then used to simulate the C and N accumulation and its allocation pattern of the three forest ecosystems from 2001 to 2100.

The results showed that the net primary productivity (NPP) of *A. mangium* forest fluctuated significantly during the entire simulation period, but its overall behavior was an exponential decrease. The average NPP of *A. mangium* forest from 1985 to 2005 was $12.2 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, much higher than that of the other two forest ecosystems, $6.7 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ for the *Schima superba* forest and $2.5 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ for the *Pinus elliotii* forest. The NPP of *A. mangium* forest remained relatively stable at the value of $7.1 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ from 2006 to 2100. The NPP of *S. superba* forest increased continuously during the entire simulation period, and exceeded the NPP of *A. mangium* forest, reaching $7.7 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ in 2050. The NPP of *P. elliotii* forest increased from 1985 to 2005, but stabilized at $2.8 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ after 2005. Correspondingly, the biomass of *A. mangium* forest increased logarithmically, and the biomass of *S. superba* and *P. elliotii* forest showed linear increase. The biomass of the *A. mangium*, *S. superba* and *P. elliotii* forest were predicted to reach $252.7 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$, $352.4 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ and $226.3 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ by 2100, respectively. *S. superba* forest ecosystem has greater potential capacity for carbon accumulation than the other two forest ecosystems in this study.

The nitrogen accumulation of the three forest ecosystems basically had similar dynamic behaviors as those of carbon accumulation, but the nitrogen accumulation capacity of *A. mangium* always remained the highest among the three forests. In 2100, the nitrogen accumulation of the three forests reached $7.2 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$, $1.9 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ and $2.2 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$, respectively. C and N allocation pattern within the systems changes through time, but most C and N are allocated to stems, branches and roots of the systems. Comparably, leaves and litter contain a very small proportion of the C and N resources of the systems. The proportion of C and N allocated to leaves of *A. mangium* forest decreased at the age of about 20 years (year 2005), while leaf biomass of *S. superba* and *P. elliotii* forest increased around year 2005. This matches the actually observed canopy shrinkage of *A. mangium* forest.

The simulation results demonstrated that the pioneer forest dominated by the native tree species has more potential for C and N accumulation and canopy structure maintenance. Canopy shrinking of exotic forest ecosystems at the early stage of forest development may result in the invasion of some sun-preferring shrub species, which may retard the invasion and reestablishment of the dominant primary forest tree species. Thus, we recommend that native tree species should be used for establishing pioneer forest ecosystems in the process of restoring primary forest vegetation in subtropical China.

Key words CENTURY model, C and N accumulation and allocation, Forest vegetation restoration

C、N 循环是非常重要的生态系统过程,也是生态系统生态学研究的主要内容。森林生态系统的 C、N 累积能力是系统功能的主要体现,是系统发挥其它功能的物质基础。生态系统 C、N 循环的研究相对较成熟,可谓文献浩繁(Chapin *et al.*, 2002)。如何把对理解比较深入的生态系统原理应用于生态系统管理和退化生态系统的恢复实践是生态系统生态学发展的主要方向之一(Pace & Groffman, 1998)。

20 世纪 80 年代中期,余作岳等(1996)在广东鹤山的荒草坡上开始森林植被的恢复试验。主要途径是在荒草坡上构建不同的先锋森林群落,期望这些先锋群落能够启动并加速后续的生态系统演替进

程,从而达到恢复地带性森林的目的。先锋森林群落的建群种主要有 2 类,一类是外来种,如马占相思(*Acacia mangium*)、湿地松(*Pinus elliotii*);另一类则是本地树种,如荷木(*Schima superba*)。早期的研究结果表明,马占相思林能较快地形成复层的群落结构,冠层郁闭度和生物多样性增加也比较快(方炜等,1995)。但近年来的观测表明,约 15 龄的马占相思林出现了退化的迹象,冠层开始萎缩,枯立木增加(申卫军,2002)。这些先锋群落能否维持其生态系统功能,是否真正有利于地带性森林的恢复,是我们急需了解的问题。已有针对 3 种森林生态系统的实验研究大多分专业(如森林气象、水文、生理生态、

土壤学等),没有把各种生态系统过程耦合起来考虑,更无法预测将来的变化。生态系统模拟模型为克服这些困难提供了有效的途径之一。

20 世纪 80 年代末到 90 年代初,众多生态系统模型相继发表,如 FOREST(BIOME)-BGC、BIOMASS、HYBRID、CENTURY、MBL-GEM、PnET-CN、TOPOG 等等(Ryan *et al.*, 1996)。其中 CENTURY 模型应用更为广泛,可模拟多种陆地生态系统碳和营养元素(N、P、S)的循环过程、分配格局和动态,以及这些过程对环境变化和不同管理措施的响应(Parton *et al.*, 1988; 1994)。CENTURY 模型是一个比较全面的生态系统过程模型,对地下部分的描述尤为详细、可靠;并且 CENTURY 模型在世界范围内经过了比较好的检验(Parton *et al.*, 1993; Gilmanov *et al.*, 1997)。本研究主要运用检验和校正后的 CENTURY (4.0)模型模拟前述 3 种林分从栽植初期(1985)到 2100 年间的 C、N 累积和分配格局动态,并据此讨论 3 种人工林生态系统在我国亚热带森林植被恢复过程中未来的可能表现,从而为大面积森林恢复实践中先锋群落的构建提供理论基础和决策依据。

1 试验地概况

本研究的 3 种人工林是 1984 年栽植于中国科学院鹤山丘陵综合开放试验站的试验林,面积均约为 3 hm²。鹤山站位于广东省中部的鹤山市,东经 112°54',北纬 22°41',所在地属亚热带季风气候。年平均气温 21.7 ℃,极端最高温 37.5 ℃,极端最低温 0 ℃;年均太阳辐射 4 350.5MJ·m⁻²·a⁻¹;年均≥10 ℃有效积温 7 597 ℃;年均降雨量 1 800 mm,有明显的干湿季之分,干季为 10~翌年 2 月,湿季为 3~9 月;年均蒸发量 1 638.8 mm。丘陵地土壤为赤红壤(或砖红壤性红壤)。2001 年 11 月调查时马占相思林平均树高、胸径、叶面积指数、枯落物累积量均比荷木林和湿地松林大(申卫军,2002),但荷木林土壤有机质及 N、P 含量是 3 种林分中最高者(李志安,1999)。

2 研究方法

本研究的主要方法是应用 CENTURY 模型对 3 种森林生态系统进行模拟研究。模型的整体结构、机制和应用情况可参考相关文献(Parton *et al.*, 1988; Metherell *et al.*, 1993; Parton *et al.*, 1994; 2001)。生态系统模型的建立和应用都有其特定的假设条件和范围。本研究中假设模拟期间大气 CO₂

浓度、N 沉降速率等与初始化模型时相当,在讨论部分将对这些假设的有效性作进一步的说明。据彭少麟(1996)对中国亚热带森林植被演替规律的总结,从针叶林到以荷木等阳生性树种为主的常绿阔叶林的发育时间大约需要 75~150 年。据此把本研究的模拟时长(Length of simulation)确定为 115 年,即从 1985 年至 2100 年;为了便于比较,对 3 种林分采用了相同的模拟时长。模型的时间步长(Time step)为月。

模型的参数化主要是确定气候因子、研究地点基本情况、外界营养输入、土壤有机质初始含量、森林植物有机质初始含量、土壤矿物质初始含量、土壤水分状况等多方面的参数。这些参数主要根据文献资料和实验测定直接或间接地确定。运行 CENTURY 模型需要确定的参数有近 200 个,主要的参数列于表 1 和表 2,同时还列出了模型所需主要参数的简要说明和确定时的引用文献。各参数的具体含义和确定方法的详细描述可参阅 CENTURY 模型教程(Parton *et al.*, 2001)和用户手册(Metherell *et al.*, 1993)。下面对模型参数化和检验时的几个主要方面进行说明。

2.1 气象资料的整算和应用

CENTURY 模型所需的气象资料包括月最高、最低气温和降水量。这些气象资料均来自鹤山站的气象观测场,从每日的最高、最低气温和降水量中整算出 1985~2000 年 16 年各月的气象参数,统计结果见表 1。模拟时,2001~2100 年的气象数据则是从这 16 年气象资料中按正态分布规律由模型随机地选取,CENTURY 模型要求最少 10 年的气象资料来确定正态分布函数。

2.2 树木各部位 C、N、易溶物和纤维素含量的测定

从鹤山站正在改造的林分中选取 2 龄的马占相思、荷木和湿地松幼树各 3 株,全株收获,并在 3 种林分下取凋落物样品。样品带回实验室后冲去泥土,洗净擦干,再分为叶、小枝(直径≤5 cm)、粗枝和茎(直径>5 cm)、细根(直径≤2 cm)、粗根(>2 cm)几个部分,分别称鲜重后,放入烘箱中(60~70 ℃)烘 8~10 h,直到样品干燥适于研磨或粉碎为止。称烘干重,再称取约 200 g 粉碎。然后测定各部位的有机 C(K₂Cr₂O₇ 容量法)、全 N(H₂SO₄-H₂O₂ 消化蒸馏法)、易溶物(酒精浸提法)和纤维素含量(酸洗涤法)。根据测定结果按照栽植规格换算出单位面积各部位的初始 C、N 含量,以及 C/N 比、木质素含量等(表 2)。

表 1 气候驱动变量及系统初始化参数
Table 1 Parameters related to initial status of systems and climatic driving variables

参数名称 Parameters	马占相思 <i>Acacia mangium</i>	荷木 <i>Schima superba</i>	湿地松 <i>Pinus elliotii</i>	说明 Description				
研究地点情况及控制参数 Site and control parameters								
SAND	0.60	0.60	0.60	SAND: 砂粒含量;SILT: 粉砂含量;CLAY: 粘粒含量;BULKD: 土壤容重。3 林分初始值相同,造林前均为荒草坡(李志安等,1995)				
SILT	0.12	0.12	0.12					
CLAY	0.21	0.21	0.21					
BULKD	1.40	1.40	1.40					
STORMF	0.15	0.20	0.20	STORMF: 快速流系数(申卫军等,1999)				
pH	4.42	4.42	4.42	pH: 表层(0~22 cm)土壤 pH 值(李志安等,1990)				
外界营养输入参数 External nutrient input parameters								
EPNFA(1)	0.103 1	0.103 1	0.103 1	N 干湿沉降系数($t \cdot hm^{-2} \cdot a^{-1}$)(姚文华等,1995)				
土壤有机质初始参数 Organic matter initial parameters								
SOM1CI(1)	30	30	30	不同分解速率土壤有机质($g \cdot m^{-2}$)。SOM1: 快;SOM2: 慢;SOM3: 惰性。据李志安等(1995),按 CENTURY 教程给出的公式算出(Parton <i>et al.</i> , 2001)				
SOM1CI(2)	91.935	91.935	91.935					
SOM2CI(1)	1 930.73	1 930.73	1 930.73					
SOM3CI(1)	905.64	905.64	905.64					
RCES1(1,1)	13.23	22.59	45.33	土壤有机质的 C/N。S1~S3 对应于上栏不同分解速率的 SOM 库。1: 地表;2: 壤中。土壤有机质 C/N 比为 12.6(李志安等,1990),据 CENTURY 教程给出的公式换算				
RCES1(2,1)	8.82	8.82	8.82					
RCES2(1)	52.62	77.99	139.39					
RCES3(1)	27.30	40.44	72.28					
RCELIT(1)	79.35	135.51	271.95	枯落物 C/N,方法 2.2 测定结果算出。括号中参数 1: 地表;2: 表层土壤				
RCELIT(2)	79.35	135.51	271.95					
森林有机质初始参数 Forest organic matter initial parameters								
RLVCIS(1)	1.44	1.4	4.52	CIS(1)表示森林植物各部位的 C 初始含量($g \cdot m^{-2}$),(1):未有 C 同位素标记。RLV: 叶;FRT: 细根;FBR: 小枝;RLW: 粗茎;CRT: 粗根。方法 2.2 的测定结果				
FBR CIS(1)	0.60	2.27	0.34					
RLWCIS(1)	0.74	2.7	2.74					
FRTCIS(1)	0.22	0.26	0.80					
CRTCIS(1)	0.28	1.38	1.63					
RLEAVE(1)	0.072	0.046	0.125	森林植物各部位的初始 N 含量($g \cdot m^{-2}$)。依次为叶、小枝、粗茎、细根、粗根。方法 2.2 的测定结果				
FBR CHE(1)	0.015	0.046	0.020					
RLWODE(1)	0.013 0	0.025 0	0.051 0					
FROOTE(1)	0.011	0.006	0.008					
CROOTE(1)	0.005	0.013	0.003					
水分初始参数 Water initial parameters								
RWCF(1)	0.175 86	0.184 45	0.170 0	1~4 层的土壤含水量。地表至壤中 80 cm,每层 20 cm。作者 2001 年测定值				
RWCF(2)	0.170 21	0.182 41	0.175 7					
RWCF(3)	0.168 55	0.175 58	0.178 2					
RWCF(4)	0.159 66	0.186 35	0.173 9					
气候参数 Climate parameters								
PRECIP(1)	3.75 ± 3.34	1~12 月月平均降水量 (cm), 1985 ~ 2000 年 16 年平均值和标准差。	TMX2M(1)	18.67	1~12 月平均最高温(℃)。1985 ~ 2000 年 16 年平均 值	TMN2M(1)	10.36	1~12 月平均最低温(℃)。1985 ~ 2000 年 16 年平均 值
PRECIP(2)	7.05 ± 7.54		TMX2M(2)	18.73		TMN2M(2)	10.91	
PRECIP(3)	8.83 ± 5.19		TMX2M(3)	21.50		TMN2M(3)	13.93	
PRECIP(4)	16.80 ± 8.07		TMX2M(4)	25.75		TMN2M(4)	18.53	
PRECIP(5)	26.5 ± 12.2		TMX2M(5)	29.78		TMN2M(5)	21.90	
PRECIP(6)	28.6 ± 10.5		TMX2M(6)	31.34		TMN2M(6)	23.58	
PRECIP(7)	23.6 ± 10.5		TMX2M(7)	32.30		TMN2M(7)	24.25	
PRECIP(8)	27.4 ± 12.3		TMX2M(8)	32.56		TMN2M(8)	24.25	
PRECIP(9)	20.7 ± 11.8		TMX2M(9)	30.97		TMN2M(9)	22.86	
PRECIP(10)	6.10 ± 6.41		TMX2M(10)	28.36		TMN2M(10)	19.77	
PRECIP(11)	4.47 ± 6.66		TMX2M(11)	23.87		TMN2M(11)	14.70	
PRECIP(12)	2.87 ± 2.50		TMX2M(12)	20.30		TMN2M(12)	11.12	

表 2 树木 C、N 分配比例等有关参数
Table 2 Parameters related to the proportions of C and N allocation

参数名称 Parameters	马占相思 <i>Acacia mangium</i>	荷木 <i>Schima superba</i>	湿地松 <i>Pinus elliotii</i>	说明 Description
CERFOR(1,1,1)	12	22	30	CERFOR(<i>i, j, k</i>)为植物体各部位的 C/N。括弧中的第一个变量 <i>i</i> = 1 为最低值; 2 为最高值; 3 为实测的初始值。第二个变量 <i>j</i> = 1 为叶; 2 为细根; 3 为细枝; 4 为粗茎; 5 为粗根。第三个变量 <i>k</i> = 1 表示 CIN, 实际初始值由方法 2.2 测定得出。最高和最低值据 CENTURY 教程给出的公式算出
CERFOR(1,2,1)	12	22	30	
CERFOR(1,3,1)	15	55	16	
CERFOR(1,4,1)	35	75	37	
CERFOR(1,5,1)	35	75	35	
CERFOR(2,1,1)	30	35	43	
CERFOR(2,2,1)	30	65	43	
CERFOR(2,3,1)	45	80	60	
CERFOR(2,4,1)	120	175	135	
CERFOR(2,5,1)	120	185	135	
CERFOR(3,1,1)	20.45	30.76	39.25	FCFRAC(<i>i, j</i>)为各部位 <i>NPP</i> 分配比例 (%)。括弧中的第一个变量 <i>i</i> = 1 为叶; 2 为细根; 3 为小枝; 4 为粗茎; 5 为粗根。第二个变量 <i>j</i> = 1 为幼林; 2 为成熟林
CERFOR(3,2,1)	20.57	47.26	44.01	
CERFOR(3,3,1)	38.26	75.24	36.11	
CERFOR(3,4,1)	93.69	178.24	97.31	
CERFOR(3,5,1)	94.00	178.3	97.31	
FCFRAC(1,1)	0.24	0.20	0.26	
FCFRAC(2,1)	0.15	0.13	0.18	
FCFRAC(3,1)	0.28	0.27	0.18	
FCFRAC(4,1)	0.19	0.23	0.22	
FCFRAC(5,1)	0.14	0.17	0.16	
FCFRAC(1,2)	0.24	0.20	0.26	据方法 2.2 实测的 2 年生幼树和 14 龄树木各部位生物量(余作岳等, 1995)所占比例推算得出
FCFRAC(2,2)	0.15	0.13	0.18	
FCFRAC(3,2)	0.28	0.27	0.18	
FCFRAC(4,2)	0.19	0.23	0.22	
FCFRAC(5,2)	0.14	0.17	0.16	
LEAFDR(1)	0.006 72	0.038 2	0.013 59	LEAFDR(<i>i</i>)为 1~12 月叶凋落量占总叶生物量的比例 (%)。括弧中的变量 <i>i</i> 表示 1~12 月
LEAFDR(2)	0.020 23	0.015 9	0.032 18	
LEAFDR(3)	0.005 50	0.017 9	0.037 17	
LEAFDR(4)	0.009 13	0.048 6	0.008 38	
LEAFDR(5)	0.014 25	0.03	0.01367	
LEAFDR(6)	0.014 94	0.032 6	0.008 72	月叶凋落量数据来自 1997 年 9~12 月、1998 年 1~9 月的实际测定值。再根据当年的叶生物量转化得出叶凋落速率
LEAFDR(7)	0.018 34	0.117 7	0.002 86	
LEAFDR(8)	0.020 83	0.265	0.009 63	
LEAFDR(9)	0.017 93	0.145 9	0.019 5	
LEAFDR(10)	0.023 30	0.124 4	0.018 16	
LEAFDR(11)	0.035 73	0.228 7	0.023 95	WDLIG(<i>i</i>)为树木各部位的木质素含量 (%)。括弧中变量 <i>i</i> = 1 为叶; 2 为细根; 3 为小枝; 4 为粗茎; 5 为粗根。根据 2.2 实测值算得。木质素、纤维素和易溶物含量百分比之和为 1
LEAFDR(12)	0.011 16	0.044 4	0.019 12	
WDLIG(1)	0.23	0.20	0.19	
WDLIG(2)	0.26	0.18	0.18	
WDLIG(3)	0.30	0.20	0.21	
WDLIG(4)	0.34	0.29	0.27	叶凋落前 N 转移率(李志安, 1999)
WDLIG(5)	0.35	0.30	0.28	
FORRTF(1)	0.34	0.42	0.54	
SNFXMX(2)	0.037 25	0.000 01	0.000 01	生物共生固 N 量($t \cdot hm^{-2} \cdot a^{-1}$)(丁明懋等, 1996)

2.3 模拟值的检验和参数调整

模型检验主要是检验模拟值与实测值之间的吻合程度。马占相思林生物量实测数据较多(余作岳等, 1995; 李志安, 1999; 张文其等, 1995; 申卫军, 2002), 对马占相思林生物量的实测值和模拟值进行比较, 并进行独立样本的 *t* 检验, 所用统计软件为

SPSS(10.0)。反复检验模拟结果, 调整模型标准参数, 直至模拟值与观测值之间不存在统计学上的显著差异。

3 结果分析

3.1 模拟结果的检验和可靠性分析

对马占相思林 1985~2000 年间其中 9 年的生物量实测值与模拟值比较表明,模拟值与实测值均非常接近,只有 1992 年的差值较大(图 1)。对实测值与模拟值进行独立样本 t 检验, F 值为 1.044,显著性概率 $p = 0.332 > 0.05$,因此两组数据的方差没有显著差异;双尾 t 检验的概率 $p = 0.995 > 0.05$ (表 3),说明观测值与模拟值之间没有显著差异。可见 CENTURY 模型对马占相思林生态系统生物量的模拟可信度高。

图 1 马占相思林生态系统生物量观测值与模拟值的比较
Fig.1 Comparison of observed and simulated biomass of *Acacia mangium* forest ecosystem

荷木林由于缺乏连续的观测资料,无法进行统计检验,但也可用其它资料为佐证进行一定程度的评价。南亚热带的地带性森林常绿阔叶林的生物量为 $380.6 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ (彭少麟等,1994),荷木是该地带性森林的主要建群种之一。据模拟结果,2100 年时荷木林生物量累积为 $352.4 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$,与地带性森林的生物量相当接近。另外,荷木林 1998 年 N 累积量实测值($350.1 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$,李志安,1999)与模拟值($285.6 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$)也较接近。由此可见 CENTURY 模型对荷木林 C、N 累积也较为可信。湿地松林由于缺乏实测资料未进行比较检验,但使用了与其它 2 种林分相似的标准参数。

3.2 净初级生产力(NPP)与生物量的长期动态

净初级生产力与生物量是根据 CENTURY 模拟产生的单位面积的 C 量换算而来。本研究测定的马占相思、荷木与湿地松植物体平均含 C 量分别为 44.6%、43.2%、46.3%。模拟结果显示(图 2),在 20 龄(2005 年)以前,马占相思林的年均 NPP 明显大于荷木林和湿地松林,3 种生态系统的平均 NPP 分别为 $12.2 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 、 $6.7 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 和 $2.5 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 。20 龄以后马占相思与荷木林生态系统

平均 NPP 较为接近,分别为 $7.1 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 和 $7.7 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 。荷木林 NPP 有逐渐增加的趋势,2050 年以后年均 NPP 要高于马占相思林。湿地松林 NPP 波动非常小,20 龄后 NPP 年均值为 $2.8 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$,明显低于马占相思和荷木林。相对来说,马占相思林的 NPP 波动较大(图 2),主要原因是马占相思对气候(温度、湿度)变化比较敏感,所以随气候因子的变化呈现出较大的波动。从鹤山 3 种林分实际生长情况看,马占相思林初期生长最为迅速,荷木林与湿地松林树高与胸径明显低于马占相思。CENTURY 模拟值很好地反应出了这些差异。

图 2 3 种森林生态系统 NPP 长期动态
Fig.2 Long-term dynamics of NPP of the three forest ecosystems
NPP: Net primary productivity

对生物量的动态模拟表明(图 3),马占相思林生物量呈对数函数形式增加,而荷木林与湿地松林生物量呈直线增加。马占相思林在 2005 年以前生物量累积迅速,与其高的 NPP 相对应,2005 年时生物量累积达 $155.4 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$,明显高于荷木林($80.3 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$)和湿地松林($40.5 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$)。但到 2050 年左右,荷木林的生物量累积将超过马占相思林,说明荷木林未来的生物量累积能力更好。湿地松林的生物量($226.3 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$)在 2100 年也将接近马占相思林($252.7 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$),但两者都明显低于荷木林($352.4 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$)。

3.3 N 累积的长期动态

马占相思为固氮树种,其 N 累积能力高于荷木和湿地松约 5~6 倍(图 4)。荷木林的 N 累积量在 2040 年以前高于湿地松林,约在 2065 年后湿地松林 N 累积量将超过荷木林(图 4)。2006~2100 年马占相思的 N 累积量增加约为 $1 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$,而 1985~2005 年其 N 累积量比初始值增加了约 $5 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。可见马占相思林前期 N 累积能力非常强。与其生物量的

表 3 马占相思林生物量观测值与模拟值独立样本 *t* 检验结果
Table 3 Independent samples test of measured and simulated biomass of *Acacia mangium* plantation

等方差 Levene 检验 Levene's test for equality of variances	均值相等的 <i>t</i> 检验 <i>t</i> test for equality of means							
	<i>F</i> 值 <i>F</i> value	显著性 概率(<i>p</i>) Significance	<i>t</i> 值 <i>t</i> value	自由度 Degree of freedom	显著性概率 (2-tailed) Significance (2-tailed)	均值差 Mean difference	差值的标准误 Standard error Difference.	差值的 95% 置信区间 95% confidence interval of the difference
等方差假设 Equal variances assumed	1.044	0.322	0.057	16	0.995	1.337 8	23.581 6	- 48.653 0 51.328 5
方差不等假设 Equal variances not assumed			0.057	15.639	0.995	1.337 8	23.581 6	- 48.746 9 51.422 5

图 3 3 种森林生态系统生物量的长期动态
Fig.3 Long-term dynamics of biomass of the three forest ecosystems

图 4 3 种森林生态系统 N 累积及其动态
Fig.4 Changes in nitrogen accumulation of the three forest ecosystems

动态变化一致,马占相思林生态系统 N 累积呈对数函数形式增加;荷木与湿地松林则呈线性增加。至 2100 年,3 种森林生态系统的 N 累积量将分别达到 7.2 t·hm⁻²、1.9 t·hm⁻²、2.2 t·hm⁻²。

3.4 C、N 分配格局及其动态

根据 C、N 的分配情况可以把森林生态系统分为不同的部分:叶、枝、茎、根、枯落物和土壤。图 5

显示了 3 种森林生态系统不同部位 C、N 分配格局的动态变化。马占相思枝、茎、根的 C、N 量都呈对数函数增加,叶和枯落物 C、N 量先增加后逐渐下降到较稳定的状态。荷木与湿地松林生态系统各部位的 C、N 累积量多呈线性增加。3 种森林生态系统的土壤 C、N 累积量都呈下降的趋势;只有马占相思土壤 N 累积例外,表现出对数函数增加的趋势,模拟结果很好地反映了马占相思固氮树种的特性。荷木林生态系统的土壤 N 累积先降而后上升,表现出较好的土壤 N 累积能力。

从图 5 也可以看出,马占相思林各部位的 C、N 累积和其它 2 种林分的土壤 C、N 累积速率均在 2005 年左右发生转折,据此把 C、N 在生态系统不同部位分配格局的动态变化过程分为两个时段:1985 ~ 2005 年和 2006 ~ 2100 年,分别取各时段的年平均
值来比较 C、N 累积量的变化,结果如表 4 所示。马占相思林的叶 C、N 累积量分别下降 1.85 t·hm⁻²和 0.20 t·hm⁻²;枯落物 C 累积量下降 1.20 t·hm⁻²、N 累积量增加 0.06 t·hm⁻²。荷木林的叶 C、N 累积量则分别增加 0.09 t·hm⁻²和 0.05 t·hm⁻²;湿地松林叶 C、N 累积量分别增加 0.57 t·hm⁻²和 0.02 t·hm⁻² (表 4)。叶与枯落物 C、N 累积量直接反映了叶生物量与枯落物量的大小,单位面积叶生物量的大小也是冠层郁闭度和叶面积指数的函数。森林冠层和枯落物层在阻止地表土壤侵蚀方面发挥着非常重要的作用,另外冠层的遮荫对于维持森林生态系统的小气候也是非常重要的。所以,从维持生态系统水文生态和小气候功能的角度来说,马占相思林未来将逐渐退化,而荷木林和湿地松林则会增加或维持在 2005 年左右的水平。3 种森林生态系统的 C、N 量随着林分的发育将更多地分配给枝、茎和根。如果以木材收获利用为目的,无疑 3 种人工林均表现很好。但纯粹以恢复地带性森林植被为目的生态环境建设

图5 3种森林生态系统 C、N 分配格局及其动态变化
Fig.5 Changes in carbon and nitrogen allocation pattern of the three forest ecosystems
a, b: 马占相思林 *Acacia mangium* forest c, d: 荷木林 *Schima superba* forest e, f: 湿地松林 *Pinus elliotii* forest
●: 叶 Leaf △: 枝 Branch ■: 茎 Stem ×: 枯落物 Litter □: 根 Root ○: 土壤 Soil

来说,荷木林因其高的 C 累积潜力和维持冠层叶生物量的能力而更为适宜。

4 讨论

模型是对真实系统的简化或抽象(邬建国, 2000),是基于特定目的对真实系统主要组分及其结构和功能关系的表述。本研究应用 CENTURY 模型对 3 种人工林生态系统的 C、N 累积和分配格局动态进行模拟分析,模拟结果是基于一系列的前提条

件或预定方案(Scenarios)的,比如大气 CO₂ 浓度及 N 沉降速率维持在初始模型的水平;由于人工林结构相对简单,所以没有考虑模拟过程中可能发生的生态系统结构组成的变化;没有涉及真实系统中可能发生的干扰(如病虫害、台风等)及未来可能的气候变化等。与上述假设条件相关的内容都是目前生态学研究的核心领域,比如生态系统对 CO₂ 浓度增加和气候变化的响应是全球变化研究的核心内容;干扰及其生态学效应、生态系统结构与功能的相互

表 4 3 种森林生态系统不同部位的年均 C、N 累积量及其变化
Table 4 Distribution pattern of carbon and nitrogen of the three forest ecosystems

	年均 C 累积量						年均 N 累积量					
	Annual average C accumulation (t·hm ⁻²)						Annual average N accumulation (t·hm ⁻²)					
	1985 ~ 2005			2006 ~ 2100			1985 ~ 2005			2006 ~ 2100		
	A	S	P	A	S	P	A	S	P	A	S	P
叶 Leaf	6.06	0.49	1.20	4.21	0.58	1.77	0.59	0.02	0.03	0.39	0.02	0.05
枝 Branch	7.26	3.32	1.74	11.71	7.25	12.43	0.55	0.05	0.06	0.88	0.10	0.32
茎 Stem	15.33	7.73	2.71	41.85	50.5	19.89	0.49	0.05	0.04	1.36	0.34	0.23
枯落物 Litter	4.85	0.86	0.25	3.65	1.23	0.44	0.26	0.02	0.01	0.32	0.03	0.01
根 Root	18.57	8.63	3.97	36.82	35.7	28.61	1.42	0.12	0.09	2.45	0.38	0.64
土壤 Soil	29.00	18.9	17.55	21.75	14.3	10.47	0.86	0.48	0.29	1.10	0.52	0.22
合计 Total	81.07	39.93	27.42	120.0	110.0	73.61	4.17	0.74	0.52	6.5	1.39	1.42

A: 马占相思林 *Acacia mangium* forest S: 荷木林 *Schima superba* forest P: 湿地松林 *Pinus elliotii* forest

作用关系也是生态学非常重要的研究领域或分支, 本研究是为进一步模拟研究时考虑这些因素提供参考和基准。虽然本次模拟使用了最基本、最简化和理想化的假设条件, 但模拟结果基本准确地反映了 3 种人工林生态系统 C、N 累积的动态行为。比如马占相思林为固氮树种, 速生耐瘠, 反映在模拟结果中, 马占相思林在初期(1985 ~ 2005)的 *NPP* 是 3 种林分中最高的, 生物量的模拟值与实测值之间没有统计学的显著差异, 甚至模拟出了作者在使用模型前没有预期的结果: 马占相思林叶生物量在 2000 年左右开始下降, 与实际林分调查中发现的马占相思冠层萎缩现象相吻合。所以, CENTURY 模型的可信度较高。事实上 CENTURY 模型可以模拟生态系统对环境因子变化的响应, 比如气温升高、大气 CO₂ 浓度增加, 以及自然干扰(如火)或人为管理措施(如施肥和灌溉)的影响等, 3 种人工林生态系统对这些因子的响应还需要进一步模拟研究。

马占相思、荷木和湿地松林在整个中国南方地区也有大面积分布(中国森林编委会, 1998; 1999), 代表了我国南亚热带的主要人工林生态系统类型。近几年的观测表明, 马占相思林开始退化, 冠层萎缩, 近 1/3 的树木枯死(申卫军, 2002)。但林下属于一个演替阶段的耐阴树种, 如厚壳桂(*Cryptocarya chinensis*)等并未成功发展起来; 相反, 其它阳生性的灌木, 如桃金娘(*Rhodomyrtus tomentosa*)则能迅速入侵并定居马占相思林的下层, 进一步阻滞了亚热带常绿阔叶林优势种在先锋群落中的发展, 从而滞缓地带性森林的恢复, 如此一来, 栽植人工林加速演替进程的目的并未达到。马占相思林 *NPP* 不断下降, 在 20 龄以后达到较稳定的状态; 并且分配给叶的 C、N 量明显减少, 从而使叶生物量和叶面积指数下降, 冠层打开, 有利于阳生性灌木的入侵。但荷木林却避免了这种情况, 因为它仍能维持较高的叶生物

量, 整个生态系统的生物量累积能力比马占相思林和湿地松林都好。由于其冠层能够维持一定的郁闭度, 从而阻止了阳生性灌木的入侵, 这可能为地带性森林优势种的侵入和定居提供有利条件。湿地松林虽然冠层叶生物量不会下降, 但本身其叶面积指数和郁闭度比较低, 也可能有利于阳生性灌木的入侵和定居。

据余作岳等(1995)报道, 本地树种组成的混交林中生物多样性的发展也大大高于纯桉树(*Eucalyptus exserta*, 外来种)林。本地树种是长期以来树种自身与当地气候、地理环境相互作用、选择适应的产物。据申卫军(2002)对本地树种和外来树种人工林的小气候和水文生态功能的比较, 也发现随着林分的发育, 外来树种组成的先锋森林生态系统的小气候和水文功能下降较快, 而本地树种组成的生态系统在维持这些功能方面持续时间更长。本研究结果为我们提供了两类不同森林生态系统 C、N 累积和分配格局长期动态方面的资料, 说明本地树种组成的先锋群落具有更大的 C、N 累积潜力, 其 C、N 分配格局更有利于群落的顺向演替。类似马占相思、桉树(*Eucalyptus*)等外来引进的先锋树种, 虽然在前期(20 龄以前)速生耐瘠, 可以很快成林, 提高森林郁闭度, 但从长远来说, 这类森林衰退太快, 地带性森林的优势种还来不及定居和发展, 入侵和适应能力更强的阳生性灌木已经占居退化了的先锋森林群落的下层, 开始事实上的逆行演替, 从而滞缓地带性森林植被的恢复进程。因此, 初步认为在我国热带、亚热带地区进行地带性森林植被的人工恢复, 前期先锋森林群落的构建应以本地树种为主。

参 考 文 献

Chapin, III. F. S., P. A. Matson & H. A. Mooney. 2002. Principles of terrestrial ecosystem ecology. New York: Springer. 393 ~ 421.

- Ding, M. M. (丁明懋), W. M. Yi (蚁伟民) & S. L. Fu (傅声雷). 1996. Studies on the microorganism in the process of degraded ecosystem restoration. In: Yu, Z. Y. (余作岳) & S. L. Peng (彭少麟) eds. Ecological studies on vegetation rehabilitation of tropical and subtropical degraded ecosystems. Guangzhou: Guangdong Science & Technology Press. 172 ~ 191. (in Chinese)
- Fang, W. (方伟), M. M. Ding (丁明懋), D. M. Lu (吕冬梅), Z. A. Li (李志安), X. A. Cai (蔡锡安), G. Y. Zhou (周国逸) & Z. Y. Yu (余作岳). 1995. Hydrological dynamics and nutrient migration with precipitation of artificial *Acacia mangium* forest in low subtropical downland. Acta Ecologica Sinica (生态学报), 15(Suppl. A): 115 ~ 123. (in Chinese with English abstract)
- Gilmanov, T. G., W. J. Parton & D. S. Ojima. 1997. Testing the CENTURY ecosystem level model on data sets from eight grassland sites in the former USSR representing wide climatic/soil gradient. Ecological Modelling, 96: 191 ~ 210.
- Li, Z. A. (李志安), H. Weng (翁轰), Z. Q. Chen (陈兆其) & X. Luo (罗旋). 1990. The soil in the hills of Heshan Institute of Forestry. In: Dinghushan Forest Ecosystem Stationary, Academia Sinica (中国科学院鼎湖山森林生态系统定位站) ed. Tropical and Subtropical Forest Ecosystem (热带亚热带森林生态系统研究) Vol. 7. Beijing: Science Press. 51 ~ 59. (in Chinese)
- Li, Z. A. (李志安), W. Fang (方伟) & D. M. Lu (吕冬梅). 1995. Physical and chemical properties of soils in Heshan hilly land. Acta Ecologica Sinica (生态学报), 15 (Suppl. A): 93 ~ 102. (in Chinese with English abstract)
- Li, Z. A. (李志安). 1999. Nutrient ecology of artificial forests in low subtropical China. Ph. D. dissertation of Zhongshan University, Guangzhou, China. (in Chinese)
- Metherell, A. K., L. A. Harding, C. V. Cole & W. J. Parton. 1993. CENTURY soil organic matter model environment technical documentation (Agro-ecosystem Version 4.0; Great Plains System Research Unit, Technical Report No. 4). Fort Collins (Colorado State University): United States Department of Agriculture (USDA)-Agricultural Research Service (ARS).
- Pace, M. L. & P. M. Groffman. 1998. Successes, limitations and frontiers in ecosystem science. New York: Springer-Verlag.
- Parton, B., D. Ojima, S. D. Grossoand & C. Keough. 2001. CENTURY tutorial: supplement to CENTURY user's manual. Great Plains System Research Unit Technical Report No. 4. USDA-ARS, Fort Collins, Colorado. USA.
- Parton, W. J., D. S. Schimel, D. S. Ojima & C. V. Cole. 1994. A general model for soil organic matter dynamics: sensitivity to litter chemistry, texture and management. In: Bryant, R. B. & R. W. Arnold eds. Quantitative modeling of soil forming processes (SSSA Special Publication No. 39). Madison (Wisconsin): American Society of Agronomy (ASA)-Crop Science Society of America (CSSA)-Soil Science Society of America (SSSA), 147 ~ 167.
- Parton, W. J., J. M. O. Scurlock, D. S. Ojima, T. G. Gilmanov, R. J. Scholes, D. S. Schimel, T. Kirchner, J. C. Menaut, T. Seastedt, E. G. Moya, A. Kamnalrut & J. L. Kinyamario. 1993. Observations and modeling of biomass and soil organic matter dynamics for the grassland biome worldwide. Global Biogeochemical Cycles, 7: 785 ~ 809.
- Parton, W. J., J. W. B. Stewart & C. V. Cole. 1988. Dynamics of C, N, P and S in grassland soils: a model. Biogeochemistry, 5: 109 ~ 131.
- Peng, S. L. (彭少麟) & Z. P. Zhang (张祝平). 1994. Biomass, productivity and energy utilization efficiency of the regional plant vegetation in Dinghushan. Science in China-Series B (中国科学 B 辑), 24: 497 ~ 502. (in Chinese)
- Peng, S. L. (彭少麟). 1996. Dynamics of forest communities in low subtropical China. Beijing: Science Press. (in Chinese)
- Ryan, M. G., R. E. McMurtrie, G. Agren, E. R. Hunt Jr., J. D. Aber, A. D. Friend, E. B. Rastetter & W. M. Pulliam. 1996. Comparing models of ecosystem function for temperate conifer forests: I. Model description and validation. In: Breymeyer, A. I., D. O. Hall, J. M. Melillo & G. I. Agren eds. Global change: effects on coniferous forests and grasslands. SCOPE Vol. 56. John Wiley and Sons, Ltd.
- Shen, W. J. (申卫军), G. Y. Zhou (周国逸), S. L. Peng (彭少麟), Z. Y. Yu (余作岳), Y. B. Lin (林永标) & Y. T. Zeng (曾友特). 1999. Surface runoff in five ecosystems of Heshan subtropical hilly land. Journal of Tropical and Subtropical Botany (热带亚热带植物学报), 7: 273 ~ 281. (in Chinese with English abstract)
- Shen, W. J. (申卫军) 2002. Simulation studies on forest ecosystem processes in low subtropical China. Ph. D. dissertation of South China Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou, China. (in Chinese with English abstract)
- The Editorial Board of Forest in China (中国森林编辑委员会). 1998. Forest in China (Vol. 2). Coniferous forests. Beijing: China Forestry Publishing House. 1007. (in Chinese)
- The Editorial Board of Forest in China (中国森林编辑委员会). 1999. Forest in China (Vol. 3). Broad-leaf forests. Beijing: China Forestry Publishing House. 1628. (in Chinese)
- Wu, J. G. (邬建国). 2000. Landscape ecology: pattern, process, scale and hierarchy. Beijing: China Higher Education Press. 156. (in Chinese)
- Yao, W. H. (姚文华) & Z. Y. Yu (余作岳). 1995. The nutrient content of throughfall inside the artificial forests on downland. Acta Ecologica Sinica (生态学报), 15 (Suppl. A): 124 ~ 131. (in Chinese with English abstract)
- Yu, Z. Y. (余作岳) & S. L. Peng (彭少麟). 1995. The artificial and natural restoration of tropical and subtropical forests. Acta Ecologica Sinica (生态学报), 15 (Suppl. A): 1 ~ 16. (in Chinese with English abstract)
- Yu, Z. Y. (余作岳) & S. L. Peng (彭少麟). 1996. Ecological studies on vegetation rehabilitation of tropical and subtropical degraded ecosystems. Guangzhou: Guangdong Science & Technology Press. (in Chinese)
- Zhang, W. Q. (张文其), S. L. Peng (彭少麟), H. Ren (任海) & Z. W. Yuan (袁振武). 1995. The allocation of the biomass and energy in *Acacia mangium* forest. Acta Ecologica Sinica (生态学报), 15 (Suppl. A): 44 ~ 48. (in Chinese with English abstract)