

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201801010

引文格式: 张雅君, 马姜明, 苏静, 等. 桂林岩溶石山櫟木群落不同恢复阶段地上生物量模型构建及分配格局 [J]. 广西植物, 2019, 39(2): 161-169.

ZHANG YJ, MA JM, SU J, et al. Model construction and its above-ground biomass allocation at different restoration stages of *Loropetalum chinense* communities in karst hills of Guilin [J]. *Guihaia*, 2019, 39(2): 161-169.

桂林岩溶石山櫟木群落不同恢复阶段 地上生物量模型构建及分配格局

张雅君¹, 马姜明^{1,2,3*}, 苏静¹, 秦佳双¹, 莫燕华¹

(1. 广西师范大学 生命科学学院, 广西 桂林 541006; 2. 珍稀濒危动植物生态与环境保护教育部重点实验室, 广西 桂林 541006; 3. 岩溶生态与环境变化研究广西高校重点实验室, 广西 桂林 541006)

摘要: 通过 *AIC*、*BIC* 准则结合 R^2 选择不同恢复阶段的最佳模型, 用校正系数估计值的标准误差、平均系统误差和总相对误差值评价所建立模型的精确性, 并用所构建的生物量模型对櫟木群落不同恢复阶段群落地上生物量和櫟木地上生物量的分配格局进行分析。结果表明: (1) 运用 5 种模型进行回归分析, 不同恢复阶段树干和地上生物量估测效果极佳, 叶和枝生物量次之。选用模型 IV: $W = a + b(D^2H)$ 建立乔灌阶段地上生物量的最优模型, 选用模型 III: $W = a \times D^b \times H^c$ 建立灌木阶段和小乔林阶段地上生物量的最优模型。(2) 利用建立的櫟木群落不同恢复阶段立木生物量生长模型对櫟木群落的植被生物量进行估算, 不同恢复阶段干生物量和地上生物量大小排列顺序为小乔林阶段 > 乔灌阶段 > 灌木阶段; 叶生物量和枝生物量大小排列顺序为乔灌阶段 > 小乔林阶段 > 灌木阶段。(3) 櫟木群落中作为建群种的櫟木, 其地上生物量大小排列顺序为乔灌阶段 > 小乔林阶段 > 灌木阶段, 櫟木生物量在櫟木群落不同恢复阶段的群落生物量中所占比例在持续下降。这说明随着桂林岩溶石山櫟木群落自然恢复演替的进行, 生态系统运行的能量基础和营养物质来源随着群落向更高级的演替阶段发展, 而櫟木的建群种地位可能会被逐步替代而退居亚乔木层。

关键词: 櫟木群落, 地上生物量, 估测模型, 不同恢复阶段

中图分类号: Q948.1 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2019)02-0161-09

Model construction and its above-ground biomass allocation at different restoration stages of *Loropetalum chinense* communities in karst hills of Guilin

ZHANG Yajun¹, MA Jiangming^{1,2,3*}, SU Jing¹, QIN Jiashuang¹, MO Yanhua¹

(1. College of Life Sciences, Guangxi Normal University, Guilin 541006, Guangxi, China; 2. Key Laboratory of Ecology of Rare and Endangered Species and Environmental Protection, Ministry of Education, Guilin 541006, Guangxi, China; 3. University Key Laboratory of Karst Ecology and Environmental Change of Guangxi Zhuang Autonomous Region (Guangxi Normal University), Guilin 541004, Guangxi, China)

Abstract: The best model was selected by combining *AIC* and *BIC* criteria with R^2 , simultaneously, the accuracy of the estimation models of above-ground biomass were assessed using the correction coefficient, including standard error of

收稿日期: 2018-05-20

基金项目: 国家自然科学基金(31660197, 31160156); 广西研究生教育创新计划项目(XYCSZ2018054) [Supported by the National Natural Science Foundation of China(31660197, 31160156); Innovation Program of Guangxi Graduate Education(XYCSZ2018054)].

作者简介: 张雅君(1993-), 女, 湖北宜昌人, 硕士研究生, 主要从事植物生态学研究, (E-mail) 461974464@qq.com。

*通信作者: 马姜明, 博士, 教授, 硕士研究生导师, 主要从事植物生态学研究, (E-mail) mjming03@163.com。

estimated value(*SEE*), mean systematic error(*MSE*) and total relative error(*TRE*), and the distribution pattern of above-ground biomass of *Loropetalum chinense* and community in different restoration stages of *L. chinense* communities were analyzed with the established biomass model. The results were as follows: (1) Five models were used for regression analysis, above-ground biomass and trunk biomass had the best estimate effect, comparing with a lower estimate effect in leaf biomass and branch biomass. We chose Model IV to establish the optimum model for above-ground biomass of shrub to tree stage, Model IV was $W = a + b(D^2H)$. And we chose Model III to establish the optimum model for above-ground biomass of shrub stage and small tree stage, Model III was $W = a \times D^b \times H^c$. (2) Based the established optimum model, we estimated that biomass above-ground on the vegetation of *L. chinense* communities. Among different restoration stages, the leaf biomass and branch biomass order of size was shrub to tree stage > small tree stage > shrub stage, while the above-ground biomass and trunk biomass order of size was small tree stage > shrub to tree stage > shrub stage. (3) *L. chinense* as dominant species in *L. chinense* communities, the order of its above-ground biomass size was shrub to tree stage > small tree stage > shrub stage, and the above-ground biomass of *L. chinense* contributed to the above-ground biomass of different restoration stages showed a decreasing trend across the succession. This illustrates the energy base and nutrient source of ecosystem operation is progressing toward with the community moves to a higher stage of succession, and the status of edifier of *L. chinense* in different restoration stages of *L. chinense* communities may be replaced step by step, and backseat to the sub-tree layer.

Key words: *Loropetalum chinense* communities, above-ground biomass, estimation models, different restoration stages

生物量是度量个体、种群在群落中地位和功能的重要指标,是反应森林生产力和森林生态系统功能的重要参数,并且对生态系统碳循环和碳储量的控制机理研究具有重要的意义(Odum & Barrett, 1971; 李世东等, 2013; 曾伟生, 2014; 王效科等, 2014)。森林生物量的测量方法主要有直接测量和间接测量,前者虽然精度较高,但是费时费力且对生态系统的破坏性较大(刘琪璟, 2009; 杨宪龙等, 2016),而后者主要是利用生物量模型构建回归方程对生物量进行估算。胸径(基径)和植株高度是最常用的生物量模型构建自变量(王俊峰等, 2012; 崔玲玲等, 2017)。

桂林岩溶石山位于广西东北部,为广西岩溶石山集中分布的地区之一(刘彦随等, 2006)。该地区石漠化问题非常突出,石漠化治理的首要任务就是植被恢复(李先琨等, 2008)。许多学者已对喀斯特地区的林分群落结构(李周等, 2017)、凋落物(陈元等, 2017)、空间格局(梅军林等, 2017)、土壤特征(Mónika et al., 2012; 陈萍和周运超, 2017)等展开了大量的研究,但檫木群落作为桂林岩溶石山广泛分布的一种典型天然林类型,并已形成了檫木群落的不同恢复阶段(马姜明等,

2012, 2013)。目前,王杨等(2017)虽然对檫木生物量分配特征进行了部分研究,但对檫木群落不同恢复阶段的相关生态学研究还较少,仅涉及物种组成多样性(马姜明等, 2013)、生态位(马姜明等, 2012)、凋落物分解(覃扬浚等, 2017)等方面。本研究以桂林岩溶石山檫木群落不同恢复阶段生物量为切入点,构建不同恢复阶段的生物量模型,并对不同恢复阶段的地上生物量分配格局进行分析,试图探究桂林岩溶石山檫木群落不同恢复阶段立木生物量分配格局变化特征,从而为研究檫木群落不同恢复阶段的群落结构动态变化及预测提供科学依据,以期为桂林岩溶石山的植被恢复和重建提供重要的理论基础。

1 研究地概况

研究地区位于广西壮族自治区桂林市南郊二塘乡西村(110°15' E, 25°12' N),地处广西壮族自治区东北部,海拔 150~280 m,属于典型的岩溶地貌。该地域属于中亚热带湿润季风气候,夏长冬短,年均气温 18.9 °C,全年无霜期 300 d;年均降雨量 1 949.5 mm;年均蒸发量 1 490~1 905 mm。

2 研究方法

2.1 样地设置

2016年7—8月,采用典型取样法和常规群落学调查方法对桂林岩溶石山立地条件基本一致的櫟木(*Loropetalum chinense*)群落不同恢复阶段进行研究。櫟木群落灌木阶段、乔灌阶段和小乔林阶段

3种类型各设置重复样方3个,櫟木群落样方概况详情见表1。乔灌阶段和小乔林阶段每个样方面积为20 m × 20 m,每个样方内设置4个10 m × 10 m的小样方,灌木阶段每个样方面积为10 m × 10 m,每个样方内设置4个面积为5 m × 5 m的小样方。调查测定每个样方内的木本植物种类、胸径(基径)、树(株)高、冠幅、株数及群落的郁闭度;生境因子记录海拔、坡向、坡度、坡位、岩石裸露率等。

表 1 櫟木群落样方基本情况

Table 1 Basic conditions of sampling sites of *Loropetalum chinense* communities

恢复阶段 Restoration stage	坡向 Slope aspect	坡位 Slope position	坡度 Slope gradient	海拔 Altitude (m)	岩石裸露率 Rock bare rate (%)
灌木阶段 Shrub stage	E	下坡 Down slope	15°~20°	150~200	30~40
乔灌阶段 Shrub to tree stage	E	中坡 Middle slope	20°~25°	200~250	30~35
小乔林阶段 Small tree stage	SE, E	上坡 Up slope	15°~20°	220~280	25~30

2.2 生物量的测定与样品收集

根据汪珍川等(2015)的方法,乔木层采样采用标准株法进行生物量测定,灌木层采样在每个样方的四个角各设置1个2 m × 2 m的小样方,调查所有树种种类、树高、胸径(基径),分别称取枝条、叶片、树干的鲜质量,然后将各部分器官样品在105℃烘箱内杀青2 h,调至75℃下烘干至恒重,求出各器官样木各器官的总干质量。

2.3 生物量模型建立与估算

生物量估算的方法包括转换因子连续函数法、IPCC法和加权生物量回归模型法,通过李海奎等(2012)的研究结果表明加权生物量回归模型法最稳定。因此,本研究采用加权生物量回归模型法测定不同恢复阶段的生物量。骆期邦等(1999)、曾伟生等(2010)对线性和非线性立木生物量模型进行了对比分析,结果表明非线性模型要优于线性模型。综合蔡会德等(2014)、李量等(2017)、魏年锋等(2017)建立的模型,本研究采用相对生长法建立非线性生物量模型,建立基于胸径和树高的二元模型和基于胸径的一元模型,模型结构为模型I: $W = a \times (D^2 H)^b$; 模型II: $W =$

$a \times D^b$; 模型III: $W = a \times D^b \times H^c$; 模型IV: $W = a + b \times (D^2 H)$; 模型V: $W = a + b \times D$ 。

式中, W 为地上生物量(g), D 为胸径或基径(cm), H 为高度(cm), a 、 b 和 c 为模型参数。最优方程的判断依据为赤池信息准则(AIC)、贝叶斯信息准则(BIC)值最小,得到各模型的参数。在评价立木生物量模型时,计算确定系数(R^2)、估计值的标准误差(SEE)、平均系统误差(MSE)和总相对误差值(TRE)4项指标评价拟合结果。数据处理采用统计软件SPSS 20.0。

3 结果与分析

3.1 不同恢复阶段立木地上生物量生长模型

利用櫟木群落不同恢复阶段立木的各项生物量与胸(基)径、树(株)高的实测数据,建立櫟木群落灌木阶段、乔灌阶段和小乔林阶段的地上生物量模型,采用加权回归拟合的5种模型对其叶、枝、干、全株生物量进行拟合,并计算各项模型评价指标,结果见表2。

根据AIC值、BIC值最小,且 R^2 最大的模型拟

表 2 不同恢复阶段立木地上生物量模型拟合及验证

Table 2 Model fitting and verification of above-ground biomass at different restoration stages

恢复阶段 Restoration stage	不同器官 Different organs	模型 Model	回归模型 Regression model	<i>AIC</i>	<i>BIC</i>	R^2	<i>SEE</i> (g)	<i>MSE</i> (%)	<i>TRE</i> (%)
灌木阶段 Shrub stage	叶 Leaf	I	$W = 1.272(D^2H)^{0.564}$	109.675	217.341	0.578	16.780	-7.404	-0.907
		II	$W = 26.246D^{1.331}$	114.129	227.253	0.417	19.719	1.993	0.778
		III	$W = 0.007D^{0.63}H^{1.519}$	103.704	205.399	0.687	14.458	-10.361	-0.551
		IV	$W = 11.449 + 0.053(D^2H)$	109.751	228.497	0.532	17.674	-5.872	-0.068
		V	$W = -7.703 + 35.241D$	116.351	230.694	0.411	19.829	1.191	0.000
	枝 Branch	I	$W = 1.455(D^2H)^{0.588}$	125.594	249.179	0.551	24.983	-16.208	-3.151
		II	$W = 34.157D^{1.402}$	128.159	255.313	0.435	28.002	-7.986	-1.494
		III	$W = 0.015D^{0.806}H^{1.426}$	122.843	243.678	0.608	23.325	-17.069	-2.652
		IV	$W = 13.197 + 0.073(D^2H)$	126.240	251.475	0.487	26.692	-9.804	0.292
		V	$W = -17.363 + 52.788D$	129.548	257.810	0.442	27.829	-2.773	-0.002
	干 Trunk	I	$W = 4.2(D^2H)^{0.652}$	140.214	278.420	0.925	36.006	-14.492	-2.281
		II	$W = 139.785D^{1.608}$	155.355	309.706	0.822	55.269	-8.868	-1.560
		III	$W = 0.477D^{1.129}H^{1.051}$	135.534	269.059	0.940	32.032	-13.243	-1.819
		IV	$W = 46.211 + 0.344(D^2H)$	149.961	298.918	0.864	48.297	-10.524	-0.090
		V	$W = -103.637 + 253.979D$	156.673	311.338	0.828	54.335	12.278	0.000
整株地上部分 Above-ground part	I	$W = 6.778(D^2H)^{0.63}$	151.654	301.300	0.929	47.928	-13.687	-2.170	
	II	$W = 200.050D^{1.542}$	170.915	340.826	0.794	81.550	-7.894	-1.171	
	III	$W = 0.308D^{1.01}H^{1.197}$	137.444	272.879	0.965	33.612	-12.641	-1.773	
	IV	$W = 70.856 + 0.47(D^2H)$	163.285	325.566	0.859	67.388	-9.673	0.002	
	V	$W = -128.703 + 342.008D$	172.548	343.087	0.789	80.805	6.516	-0.000	
乔灌阶段 Shrub to tree stage	叶 Leaf	I	$W = 0.133(D^2H)^{0.844}$	240.293	479.455	0.833	63.162	41.586	38.094
		II	$W = 11.269D^{2.444}$	244.166	487.765	0.799	51.380	83.141	2.591
		III	$W = 0.121D^{1.744}H^{0.904}$	240.290	479.447	0.833	46.734	7.969	0.248
		IV	$W = 8.116 + 0.048(D^2H)$	238.488	476.410	0.832	46.890	-5.514	-0.487
		V	$W = -64.740 + 82.337D$	254.672	508.212	0.735	58.936	-46.014	0.000
	枝 Branch	I	$W = 0.366(D^2H)^{0.809}$	271.330	541.528	0.787	77.038	37.577	1.355
		II	$W = 18.428D^{2.364}$	271.832	543.098	0.770	80.267	342.972	4.528
		III	$W = 0.699D^{1.781}H^{0.668}$	271.207	541.282	0.788	76.907	66.221	2.212
		IV	$W = 22.381 + 0.068(D^2H)$	269.589	538.612	0.786	77.222	0.426	-0.289
		V	$W = -81.587 + 117.141D$	282.319	563.506	0.697	92.047	-45.298	0.001
	干 Trunk	I	$W = 0.931(D^2H)^{0.891}$	317.925	634.718	0.958	163.48	1.893	-0.146
		II	$W = 77.071D^{2.517}$	328.729	656.891	0.937	200.972	53.883	2.262
		III	$W = 2.418D^{2.007}H^{0.686}$	316.143	631.155	0.960	158.867	13.184	0.691
		IV	$W = 51.768 + 0.357(D^2H)$	317.024	633.482	0.957	166.401	-7.742	0.101
		V	$W = -508.176 + 623.441D$	354.362	707.592	0.864	294.225	-16.137	0.000
整株地上部分 Above-ground part	I	$W = 1.39(D^2H)^{0.877}$	346.960	692.788	0.940	261.142	9.716	0.453	
	II	$W = 106.631D^{2.486}$	354.913	709.260	0.918	306.584	114.310	2.640	
	III	$W = 3.172D^{1.951}H^{0.7}$	346.061	690.990	0.942	257.379	24.809	0.830	
	IV	$W = 82.265 + 0.473(D^2H)$	345.783	691.000	0.939	264.603	-6.040	-0.018	
	V	$W = -654.502 + 822.919D$	376.687	752.242	0.844	421.754	-25.885	-0.001	

续表2

恢复阶段 Restoration stage	不同器官 Different organs	模型 Model	回归模型 Regression model	<i>AIC</i>	<i>BIC</i>	R^2	<i>SEE</i> (g)	<i>MSE</i> (%)	<i>TRE</i> (%)
小乔林阶段 Small tree stage	叶 Leaf	I	$W = 0.047(D^2H)^{0.977}$	158.864	315.911	0.924	35.466	-5.501	0.401
		II	$W = 12.436D^{2.293}$	164.068	327.227	0.894	41.722	-9.622	-0.867
		III	$W = 0.01D^{1.825}H^{1.255}$	158.421	316.024	0.925	35.130	-4.624	0.504
		IV	$W = 0.489 + 0.039(D^2H)$	156.919	312.929	0.924	35.511	-5.831	-0.943
		V	$W = -144.219 + 108.273D$	169.565	337.313	0.876	45.173	-16.019	-0.000
	枝 Branch	I	$W = 0.157(D^2H)^{0.87}$	198.296	394.774	0.752	86.791	-9.855	-1.032
		II	$W = 22.868D^{2.019}$	199.444	397.979	0.714	93.225	-10.368	-1.138
		III	$W = 0.003D^{1.407}H^{1.605}$	197.391	392.965	0.762	93.146	-21.883	-14.193
		IV	$W = 14.585 + 0.047(D^2H)$	196.589	392.269	0.749	87.378	-7.398	0.516
		V	$W = -162.567 + 132.509D$	201.697	401.576	0.711	93.763	-13.380	-0.000
	干 Trunk	I	$W = 0.647(D^2H)^{0.947}$	243.886	485.954	0.964	244.611	-2.403	-0.476
		II	$W = 137.171D^{2.256}$	247.473	494.037	0.954	277.712	-6.252	-0.750
		III	$W = 1.877D^{1.977}H^{0.756}$	243.465	485.113	0.965	242.328	-2.830	-0.108
		IV	$W = 44.147 + 0.397(D^2H)$	242.283	483.657	0.963	246.814	-3.398	0.048
		V	$W = -1471.856 + 1124.011D$	258.077	514.335	0.932	337.688	-14.998	-0.000
整株地上部分 Above-ground part	I	$W = 0.831(D^2H)^{0.941}$	250.061	498.304	0.968	281.459	-3.601	-0.503	
	II	$W = 172.079D^{2.233}$	256.906	512.902	0.952	344.111	-7.040	-0.782	
	III	$W = 1.064D^{1.901}H^{0.897}$	250.035	498.252	0.968	281.314	-3.50	-0.579	
	IV	$W = 59.22 + 0.483(D^2H)$	248.624	496.338	0.967	285.072	-4.311	0.018	
	V	$W = -1778.643 + 1364.783D$	266.539	531.260	0.932	409.302	-15.034	0.001	

表 3 不同恢复阶段立木地上生物量及分配

Table 3 Above-ground biomass and biomass partitioning at different restoration stages

恢复阶段 Restoration stage	层次 Level	叶 Leaf ($t \cdot \text{hm}^{-2}$)	枝 Branch ($t \cdot \text{hm}^{-2}$)	干 Trunk ($t \cdot \text{hm}^{-2}$)	整株地上部分 Above-ground part ($t \cdot \text{hm}^{-2}$)
灌木阶段 Shrub stage	群落 Community	10.08	9.01	63.70	85.93
乔灌阶段 Shrub to tree stage	乔木层 Tree layer	8.11	11.74	60.09	79.94
	灌木层 Shrub layer	15.45	26.42	111.35	153.22
小乔林阶段 Small tree stage	群落 Community	23.56	38.16	171.43	153.22
	乔木层 Tree layer	14.90	19.32	156.76	188.52
	灌木层 Shrub layer	3.86	6.61	46.52	55.73
	群落 Community	18.76	25.92	203.28	244.25

合效果为最好模型,灌木阶段其他各部位(叶、枝、干、整株地上部分)生物量的最佳模型为模型Ⅲ: $W = a \times D^b \times H^c$ 。乔灌阶段仅有干生物量以模型Ⅳ为最佳模型,叶生物量、枝生物量和整株地上部分

生物量的 *AIC* 值和 *BIC* 值均以模型Ⅳ最小,但是 R^2 却以模型Ⅲ最大,由于模型Ⅲ和模型Ⅳ的差距较小,因此选择模型Ⅳ; $W = a + b(D^2H)$ 作为乔灌阶段的最佳模型。小乔林阶段仅有整株地上部分的

表 4 櫟木群落不同恢复阶段中櫟木生物量及分配

Table 4 Above-ground biomass and partitioning of *Loropetalum chinense* communities at different restoration stages

恢复阶段 Restoration stage	层次 Level	叶 Leaf		枝 Branch		干 Trunk		整株地上部分 Above-ground part	
		生物量 Biomass (t · hm ⁻²)	所占比例 Proportion (%)	生物量 Biomass (t · hm ⁻²)	所占比例 Proportion (%)	生物量 Biomass (t · hm ⁻²)	所占比例 Proportion (%)	生物量 Biomass (t · hm ⁻²)	所占比例 Proportion (%)
灌木阶段 Shrub stage	群落 Community	8.42	83.52	7.52	83.51	53.09	83.34	71.65	83.38
乔灌阶段 Shrub to tree stage	乔木层 Tree layer	7.99	98.57	11.57	98.54	59.22	98.56	78.78	98.56
	灌木层 Shrub layer	9.01	58.31	15.39	58.25	64.89	58.28	89.30	58.28
	群落 Community	17.00	72.16	26.96	70.65	124.11	72.40	168.08	72.09
小乔林阶段 Small tree stage	乔木层 Tree layer	5.94	39.86	8.09	41.88	61.16	39.02	74.27	39.40
	灌木层 Shrub layer	2.09	54.15	3.45	52.23	25.29	54.37	30.24	54.26
	群落 Community	8.03	42.80	11.54	44.52	86.45	42.53	104.50	42.78

生物量以模型 I 为最佳模型,叶生物量、枝生物量和干生物量的 *AIC* 值和 *BIC* 值均以模型 I 最小, R^2 却以模型 III 最大;模型 III 和模型 I 相比,小乔林阶段各部位(叶、枝、干、整株地上部分) *AIC* 值和 *BIC* 值差距较小,但是枝生物量的 R^2 却相差较大,因此选择模型 III: $W = a \times D^b \times H^c$ 作为小乔林阶段的最佳模型。本研究中通过比较实测值与预估值,对櫟木群落不同恢复阶段根据 *TRE*、*RMA*、 R^2 和 *SEE* 进行模型验证,发现总相对误差 *TRE* 基本小于 10%,平均系统误差 *RMA* 基本小于 30%,说明本研究所建立的生物量估测模型的精度较好。

3.2 不同恢复阶段立木地上生物量分配及其特征

将櫟木群落不同恢复阶段的生长因子代入各部分(叶、枝、干、整株地上部分)生物量模型中,櫟木群落不同恢复阶段櫟木地上生物量的变化幅度为 55.73~244.25 t · hm⁻² (见表 3)。随着櫟木群落的自然恢复,群落的叶生物量和枝生物量的积累先增大后减小,在乔灌阶段积累最多,分别为 23.558、38.161 t · hm⁻²,在灌木阶段积累最少,分别为 10.081、9.005 t · hm⁻²;而干生物量和整株地上部分生物量却是逐渐积累增大,在小乔林阶段

积累最多,分别为 203.275、244.248 t · hm⁻²,在灌木阶段积累最少,分别为 63.7、85.93 t · hm⁻²。乔木层生物量在小乔林阶段积累最多,叶、枝、干和整株地上部分分别为 14.902、19.317、156.759、188.521 t · hm⁻²;灌木层生物量在乔灌阶段积累最多,叶、枝、干和整株地上部分分别为 15.452、26.419、111.347、233.153 t · hm⁻²。

3.3 不同恢复阶段櫟木生物量分配及其特征

通过对櫟木地上生物量数据分析得出,櫟木群落不同恢复阶段櫟木地上生物量的变化幅度为 30.24~168.08 t · hm⁻² (表 4)。随着群落的自然恢复,櫟木各部位(叶、枝、干和整株地上部分)生物量的积累均表现为先增大后减小,在乔灌阶段积累最多,分别为 17、26.96、124.11、168.08 t · hm⁻²;在灌木阶段积累最少,分别为 8.42、7.52、53.09、71.65 t · hm⁻²。櫟木生物量占櫟木群落不同恢复阶段生物量比例持续下降,灌木阶段櫟木生物量所占比例最高,在 83.51%~83.38%之间;小乔林阶段櫟木生物量所占比例最低,在 42.53%~44.52%;乔灌阶段的櫟木生物量以乔木层占绝大比重,均在 98.5%以上。从乔灌阶段过渡到小乔

林阶段,乔木层生物量下降明显,均在 40%左右;灌木层生物量变化不明显,均保持在 55%左右。

4 讨论与结论

生物量模型构建方法是基于易测变量评价生物量较准确的方法,本研究在对桂林岩溶石山櫟木群落不同恢复阶段样方进行每木调查的基础上分层采样,为构建生物量模型提供了可靠的依据。为了筛选出生物量精度最高的模型,选择了 5 种模型对櫟木群落不同恢复阶段地上生物量进行拟合。生物量最优估测模型估计效果有两个重要方面:一是生物量预测模型的适用性,二是样本实测值与估测值的拟合程度(李刚等,2014)。有研究表明, R^2 和 SEE 是回归模型最常用指标,反映了模型的拟合优度, TRE 和 RMA 是反映拟合效果的重要指标,趋于 0 时效果最好(曾伟生和唐守正,2011;陈鹏飞等,2016)。本研究结果中不同恢复阶段各器官干、枝、叶和总生物量回归模型的决定系数在 0.487~0.968 之间,其中枝生物量和叶生物量的决定系数都较低,整株地上部分生物量的拟合效果最好,这与朱江等(2016)、李巍等(2015)的研究结果一致,反应了枝、叶受生物和非生物因子(如光照、水分等)影响较大(Bond et al., 2002),从而容易引起较大的误差。通过比较选用模型Ⅳ: $W=a+b(D^2H)$ 建立乔灌阶段的最优生物量模型,选用模型Ⅲ: $W=a \times D^b \times H^c$ 建立灌木阶段和小乔林阶段的最优生物量模型。

通过比较大量的研究材料,岩溶石山属于低生物量的森林生态系统,而限制生物量积累的主要原因是由于其特殊的立地环境,从而造成树木生长速度缓慢和生态寿命较短的现象(朱守谦等,1995)。利用已建立的地上生物量生长模型对研究区域的植被生物量进行了估算,不同恢复阶段地上生物量大小排列顺序为小乔林阶段>乔灌阶段>灌木阶段,说明随着櫟木群落自然演替的恢复,生态系统所需要的营养物质和能量基础正向稳定的方向发展,这与马姜明等(2009)的研究结果一致;不同恢复阶段中树干生物量所占比例最大,说明树干对于桂林岩溶石山櫟木群落生物量

积累具有重要贡献,与苏瑞兰(2017)的研究一致。桂林岩溶石山櫟木群落乔灌阶段由灌木发挥主要作用,而在小乔林阶段由乔木发挥主要作用,根据前期野外调查结果显示小乔林阶段的灌木具有较高的物种数和林分密度,说明岩溶石山的灌木在小乔林阶段的生态空间可容纳较高的株数密度和较多的物种数,但因岩溶石山生境的特殊性却不能容纳较高的生物量。

岩溶石山具有较特殊的群落结构,其形成与其生境的特殊性有关,它造成树木枝叶生物量及其垂直分布的多变和异常(朱守谦等,1995)。櫟木群落不同恢复阶段中作为建群种的櫟木,其地上生物量大小排列顺序为乔灌阶段>小乔林阶段>灌木阶段。櫟木生物量占櫟木群落不同恢复阶段群落生物量的比例在小乔林阶段下降,说明在岩溶石山櫟木群落中,作为建群种的櫟木仅在早期和中期占有优势,在演替后期的发展稍显乏力,桂林岩溶石山的立地环境随着櫟木群落自然恢复的进行逐渐得到改善,櫟木的建群种地位可能会被其他更适应良好环境的优势种逐步替代,退居亚乔木层。

综上所述,本研究建立的櫟木群落立木地上生物量只适用于漓江流域喀斯特地区,为其他研究者估测喀斯特地区櫟木群落不同恢复阶段的生物量提供了便利,尤其是对于那些长期在漓江流域喀斯特地区进行长期固定样方观测相关因素对群落结构的组分、能量流动等提供了理论基础和依据。由于森林生物量与许多生物学因素和非生物学因素密切相关,如区域的水热条件、土壤条件以及森林的类型、年龄、优势种的组成、活立木密度等(黄从德等,2008;王维枫等,2008),因此生物量估测模型建立所选择的参数因子也会有所不同,所以生物量估测还需进一步验证。

参考文献:

- BOND, LAMBERTY B, WANG C, 2002. Above ground and below ground biomass and sapwood area allometric equations for six boreal tree species of northern Manitoba[J]. Can J For Res, 32: 1441-1450.
- CAI HD, NONG SQ, ZHANG W, et al., 2014. Modeling of

- standing tree biomass for main species of trees in Guangxi Province [J]. *For Res Manag*, (4): 58–61. [蔡会德, 农胜奇, 张伟, 等, 2014. 广西主要树种立木生物量模型的研建 [J]. *林业资源管理*, (4): 58–61.]
- CHEN PF, LIU CA, ZHANG Y, et al., 2016. Biomass estimating models established for coastal *Tamarix chinensis* [J]. *Marine Environ Sci*, 35(4): 551–556. [陈鹏飞, 刘长安, 张悦, 等, 2016. 滨海湿地柽柳灌丛生物量估算模型 [J]. *海洋环境科学*, 35(4): 551–556.]
- CHEN P, ZHOU YC, 2017. Soil nutrient capacity and forest tree sustainability in plateau karst region [J]. *Earth Environ*, 45(1): 32–37. [陈萍, 周运超, 2017. 高原喀斯特土壤养分容量及其林木持续性研究 [J]. *地球与环境*, 45(1): 32–37.]
- CHEN Y, FENG T, YU YL, et al., 2017. The litter dynamics of three plant communities in karst forest of western Guizhou Province [J]. *J Guizhou Univ Eng Sci*, 35(3): 73–78. [陈元, 冯图, 喻元良, 等, 2017. 黔西北喀斯特山区三种植物群落凋落物动态研究 [J]. *贵州工程应用技术学院学报*, 35(3): 73–78.]
- CUI LL, TU YL, LA D, et al., 2017. Establishment of biomass prediction model for six typical shrubs in Lasa River Basin [J]. *Tibet Sci Tech*, 7: 64–68. [崔玲玲, 土艳丽, 拉多, 等, 2017. 拉萨河流域 6 种典型灌木生物量预测模型的建立 [J]. *西藏科技*, 7: 64–68.]
- HUANG CD, ZHANG J, YANG WQ, et al., 2008. Dynamics on forest carbon stock in Sichuan Province and Chongqing City [J]. *Acta Ecol Sin*, 28(3): 966–975. [黄从德, 张健, 杨万勤, 等, 2008. 四川省及重庆地区森林植被碳储量动态 [J]. *生态学报*, 28(3): 966–975.]
- LI G, ZHAO X, ZHANG BB, et al., 2014. Biomass allocation pattern and *Caragana korshinskii* with estimation model building of different plant heights [J]. *Acta Agr Sin*, 22(4): 769–775. [李刚, 赵祥, 张宾宾, 等, 2014. 不同株高的柠条生物量分配格局及其估测模型构建 [J]. *草地学报*, 22(4): 769–775.]
- LI HK, ZHAO PX, LEI YC, et al., 2012. Comparison on estimation of wood biomass using forest inventory data [J]. *Sci Silv Sin*, 48(5): 44–52. [李海奎, 赵鹏祥, 雷渊才, 等, 2012. 基于森林清查资料的乔木林生物量估算方法的比较 [J]. *林业科学*, 48(5): 44–52.]
- LI L, XIA FC, SUN Y, et al., 2017. Biomass allocation of eight early-spring herbs in broadleaf *Pinus koraiensis* mixed forest [J]. *J Beijing For Univ*, 39(1): 34–42. [李良, 夏富才, 孙越, 等, 2017. 阔叶红松林下早春植物生物量分配 [J]. *北京林业大学学报*, 39(1): 34–42.]
- LI SD, HU SP, TANG XM, 2013. Dynamic change of carbon storage in forest vegetation [M]. Beijing: Science Press. [李世东, 胡淑萍, 唐小明, 2013. 森林植被碳储量动态变化研究 [M]. 北京: 科学出版社.]
- LI W, WANG CK, ZHANG QZ, 2015. Differentiation of stand individuals impacts allometry and biomass allocation of *Larix gmelinii* trees [J]. *Acta Ecol Sin*, 35(6): 1679–1687. [李巍, 王传宽, 张全智, 2015. 林木分化对兴安落叶松异速生长方程和生物量分配的影响 [J]. *生态学报*, 35(6): 1679–1687.]
- LI XK, HE CX, TANG JS, et al., 2008. Evolution and ecological processes of karst ecosystem of Guangxi [J]. *Guangxi Sci*, 15(1): 80–86, 91. [李先琨, 何成新, 唐建生, 等, 2008. 广西岩溶山地生态系统特征与恢复重建 [J]. *广西科学*, 15(1): 80–86, 91.]
- LI Z, ZHAO YJ, SONG HY, et al., 2017. The effects of soil thickness heterogeneity on grassland plant community structure and growth of dominant species in karst area [J]. *Pratac Sci*, 34(10): 2023–2032. [李周, 赵雅洁, 宋海燕, 等, 2017. 喀斯特土层厚度异质对草地群落结构和优势种生长的影响 [J]. *草业科学*, 34(10): 2023–2032.]
- LIU QJ, 2009. Nested regression for establishing tree biomass equations [J]. *Chin J Plant Ecol*, 33(2): 331–337. [刘琪璟, 2009. 嵌套式回归建立树木生物量模型 [J]. *植物生态学报*, 33(2): 331–337.]
- LIU YS, DENG XS, HU YC, 2006. Rocky land degradation and poverty alleviation strategy in Guangxi karst mountainous area [J]. *Mt Res*, 24(4): 228–233. [刘彦随, 邓旭升, 胡业翠, 2006. 广西喀斯特山区土地石漠化与扶贫开发探析 [J]. *山地学报*, 24(4): 228–233.]
- LUO QB, ZENG WS, HE DB, et al., 1999. Establishment and application of compatible tree above-ground biomass models [J]. *J Nat Resour*, 14(3): 271–277. [骆期邦, 曾伟生, 贺东北, 等, 1999. 立木地上部分生物量模型的建立及其应用研究 [J]. *自然资源学报*, 14(3): 271–277.]
- MA JM, LIANG SC, LIANG MY, et al., 2009. Aboveground biomass and its allocation of main shrub types in karst hills of Guilin, China [J]. *J Guangxi Norm Univ (Nat Sci Ed)*, 27(4): 95–98. [马姜明, 梁士楚, 梁月明, 等, 2009. 桂林岩溶石山主要灌丛类型地上生物量及分配特征 [J]. *广西师范大学学报(自然科学版)*, 27(4): 95–98.]
- MA JM, WU M, ZHAN TT, et al., 2013. Changes of species composition and diversity among restoration stages of *Loropetalum chinense* communities in karst area of Lijiang River valley [J]. *Ecol Environ Sci*, 22(1): 66–71. [马姜明, 吴蒙, 占婷婷, 等, 2013. 漓江流域岩溶区榿木群落不同恢复阶段物种组成及多样性变化 [J]. *生态环境学报*, 22(1): 66–71.]
- MA JM, ZHAN TT, MO ZY, et al., 2012. Changes of niche among restoration stages of *Loropetalum chinense* communities in karst area of Lijiang River Valley [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 32(12): 2530–2536. [马姜明, 占婷婷, 莫祖英, 等, 2012. 漓江流域岩溶区榿木群落不同恢复阶段主要共有种生态位变化 [J]. *西北植物学报*, 32(12): 2530–2536.]
- MEI JL, ZHUANG FH, MA JM, et al., 2017. Spatial point pattern analysis of *Alchornea trewioides* population clonal growth in the karst area of Guilin [J]. *Acta Ecol Sin*, 37(9):

- 3164-3171. [梅军林, 庄枫红, 马姜明, 等, 2017. 桂林喀斯特地区克隆生长红背山麻秆种群的点格局分析 [J]. 生态学报, 37(9): 3164-3171.]
- MONIKA K, TIBOR SK, KLAUDIA K, 2012. Comparison of soil microbial communities from two distinct karst areas in Hungary [J]. Acta Microbiol Imm H, 59(1): 91-105.
- ODUM EP, BARRETT GW, 1971. Fundamentals of ecology [M]. Philadelphia: Saunders.
- QIN YH, MA JM, MEI JL, et al., 2017. The initial dynamic of litter decomposition of *Loropetalum chinense* communities among different recovery stages in karst area of Lijiang River watershed [J]. Acta Ecol Sin, 20: 6792-6799. [覃扬浚, 马姜明, 梅军林, 等, 2017. 漓江流域岩溶区櫟木群落不同恢复阶段凋落物分解初期动态 [J]. 生态学报, 20: 6792-6799.]
- SU RL, 2017. Allometric equations to estimate biomass of different age-sequence of Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) plantations [J]. J Fujian For Sci Technol, 44(2): 105-108. [苏瑞兰, 2017. 异速生长模型估算不同林龄杉木人工林生物量 [J]. 福建林业科技, 44(2): 105-108.]
- WANG JF, OU GL, TANG JR, et al., 2012. Biomass estimation model of shrub community at *Jatropha curcas* growing area in Lincang of Yunnan [J]. J W Chin For Sci, 41(6): 53-57. [王俊峰, 欧光龙, 唐军荣, 等, 2012. 临沧膏桐种植区灌木群落生物量估测模型研究 [J]. 西部林业科学, 41(6): 53-57.]
- WANG XK, FENG ZW, OUYANG ZY, 2001. Vegetation carbon storage and density of forest ecosystems in China [J]. Chin J Appl Ecol, 12(1): 13-16. [王效科, 冯宗炜, 欧阳志云, 2001. 中国森林生态系统的植物碳储量和碳密度研究 [J]. 应用生态学报, 12(1): 13-16.]
- WANG ZC, DU H, SONG TQ, et al., 2015. Allometric models of major tree species and forest biomass in Guangxi [J]. Acta Ecol Sin, 35(13): 4462-4472. [汪珍川, 杜虎, 宋同清, 等, 2015. 广西主要树种(组)异速生长模型及森林生物量特征 [J]. 生态学报, 35(13): 4462-4472.]
- WANG WF, LEI YC, WANG XF, et al., 2008. A review of forest biomass models [J]. J NW For Univ, 23(2): 58-63. [王维枫, 雷渊才, 王雪峰, 等, 2008. 森林生物量模型综述 [J]. 西北林学院学报, 23(2): 58-63.]
- WANG Y, XU WT, XIONG GM, et al., 2017. Biomass allocation patterns of *Loropetalum chinense* [J]. Chin J Plant Ecol, 41(1): 105-114. [王杨, 徐文婷, 熊高明, 等, 2017. 櫟木生物量分配特征 [J]. 植物生态学报, 41(1): 105-114.]
- WEI NF, 2017. Comparative analysis and establishment of biomass for *Pinus elliottii* of different altitudes in Northern Fujian [J]. For Prosp Des, (2): 61-64. [魏年锋, 2017. 闽北不同海拔湿地松生物量模型构建及比较分析 [J]. 林业勘察设计, (2): 61-64.]
- YANG XL, WEI XR, SHAO MA, 2016. Stem biomass estimation models for dominant shrubs on the northern Loess Plateau of China [J]. Chin J Appl Ecol, 27(10): 3164-3172. [杨宪龙, 魏孝荣, 邵明安, 2016. 黄土高原北部典型灌丛枝条生物量估算模型 [J]. 应用生态学报, 27(10): 3164-3172.]
- ZENG WS, TANG SZ, 2011. Goodness evaluation and precision analysis of tree biomass equations [J]. Sci Silv Sin, 47(11): 106-113. [曾伟生, 唐守正, 2011. 立木生物量方程的优度评价和精度分析 [J]. 林业科学, 47(11): 106-113.]
- ZENG WS, XIAO QH, HU J, et al., 2010. Establishment of single tree biomass equations for *Pinus massoniana* in southern China [J]. J Centr S Univ For Technol, 30(5): 50-56. [曾伟生, 肖前辉, 胡觉, 等, 2010. 中国南方马尾松立木生物量模型研建 [J]. 中南林业科技大学学报, 30(5): 50-56.]
- ZENG WS, 2014. Comparison of three allometric equations for biomass modeling [J]. Centr S For Invent Plan, 33(1): 1-3. [曾伟生, 2014. 3种异速生长方程对生物量建模的对比分析 [J]. 中南林业调查规划, 33(1): 1-3.]
- ZHU J, HAN HR, KANG FF, et al., 2016. Biomass allocation patterns and allometric models of *Larix principis-rupprechtii* in Mt. Taiyue, Shanxi [J]. J Ecol, 35(11): 2918-2925. [朱江, 韩海荣, 康峰峰, 等, 2016. 山西太岳山华北落叶松生物量分配格局与异速生长模型 [J]. 生态学杂志, 35(11): 2918-2925.]
- ZHU SQ, WEI LM, CHEN ZR, et al., 1995. A preliminary study on biomass components of karst forest in Maolan of Guizhou Province, China [J]. Acta Phytoecol Sin, 19(4): 358-367. [朱守谦, 魏鲁明, 陈正仁, 等, 1995. 茂兰喀斯特森林生物量构成初步研究 [J]. 植物生态学报, 19(4): 358-367.]