

华南人工窿缘桉林生长动态——通用 模拟模型的应用*

H. 克里格 H. 谢弗**

(德国卡塞尔大学)

彭少麟 李志安 张文其

(中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

GROWTH DYNAMICS OF A PLANTED *EUCALYPTUS EXSERIA*(F. MUELL) STAND IN SOUTH CHINA—— ADAPTATION OF A GENERIC SIMILATION MODEL

H. kriegler and H. Schaefer

(Kassel University, Germany)

Peng Shaolin, Li Zhi'an and Zhang Weiqi

(South China Institute of Botany, Academia Sinica, Guangzhou 510650)

摘 要

本文对华南地区人工窿缘桉林进行了系统分析和模拟研究, 模拟采用了一个已有的计算机模拟模型, 用这一模型演示了生物量发展动态、树木与土壤亚系统间的碳、氮流通, 与此同时, 对模拟模型作了较大的扩展。为了给这一以过程为目标的模拟模型赋值, 进行了有关的实验研究, 包括同化物的分配、幼根分布、不同生物组分及不同土层的碳、氮含量测定等。在多种模拟执行中, 比较了把凋落物输出作燃料的做法和其他几种营林策略, 如间伐、皆伐和施肥等, 明显的证据表明, 清除富含养分的凋落物不但造成对土壤肥力有害的影响和(由于含腐殖质低)加剧水土流失, 而且与受保护的林地相比, 其总的能源物质的产出要低得多。

一、引 言

中国东南部许多地区, 其顶极群落是(热带)季风常绿阔叶林。上个世纪末以来, 越来越严重的人类破坏性活动, 使原来的植被类型几乎完全消失。森林不合理利用及砍伐的结果, 特别是频繁的降雨, 使这些地区强度风化的表土遭受严重冲刷, 这种极度退

1990年5月25日收稿。

* 本研究是德国、中国科学院、联合国人与生物圈计划共同发起的生态研究合作计划的一部分。

** 本文原文为英文稿, 已由德国卡塞尔大学出版, ISSN: 0938-0906. 李志安译, 彭少麟校。

化地现仍有数百平方公里。

自50年代末开始,当地政府发动了造林绿化运动,以求改良和耕种这些过度利用或不毛之地。窿缘桉则是其常见的绿化种,该种引种自澳大利亚,由于含有特殊成分,这一具有“昆斯兰薄荷”之称的植物的叶子则极易燃烧,因而,当地村民把地面的枯枝落叶全部刮走作为他们的主要燃料。从长远看,这对土壤肥力有严重影响,进而影响森林的生产力和稳定性。

作为中德生态研究合作计划的一部分(该项目由 UNESCO 协调进行),我们对生长于华南原光板地上的人工桉林群落的生长及养分循环进行了系统分析和计算机建模。

本研究的主要目的是在目前不具备长期材积测定资料情况下,对不同生长条件和营林措施下的群落发展进行准确的评估,前者特别与我们的情况吻合,因为在华南地区,该种是外来种,一般不会自然出现纯林(Boland等,1984),再者,这里的生境在一定程度上不同于原生生境。

本模拟研究应用了一通用模型 TREEDYN(Bossel 和 Schaefer,1989),TREEDYN 是先前研究同一地区大叶相思(*A. auriculiformis*)群落时建立的(Bossel 等,1989)。

二、样地描述与数据收集

小良试验地位于广东电白县的沿海低地,东经 $115^{\circ}54'18''$,北纬 $21^{\circ}27'49''$,靠近热带北缘;桉林林冠下年平均气温(1.5m高处)为 22.7°C , (最高 35.0°C ,最低 8.1°C),月平均气温大于 18.0°C 的长达9个月;年降雨量为1400—1700mm,约75%的雨量集中分布于5—9月,树干平均截流量14%;试验地大气相对湿度在77—89%之间,平均值为85.5%。

土壤为发育于花岗岩的砖红壤,盐提(KCl) pH 0—5cm 为3.72,30—35cm 为3.96(试验地理化性状已由 Kehlenbeck 等,微生物特性由 Insam 等作了详细评价,将发表),保护区(见下面说明)表土(0—5cm)腐殖质与全氮含量分别为1.1%和0.065%,由于绝大多数坡面坡度为 3° — 6° ,所以在未保护的无凋落物覆盖地仍出现水土流失,腐殖质与全氮含量分别为0.64%和0.04%,平均地下水深约为10m。

1960年,一部分光裸地用窿缘桉绿化,于1976年皆伐后萌发出第二代苗,1985年后,部分范围被围封保护。在其邻近位置,于1971年建起又一桉林群落,(原来)栽种规格为 $2 \times 2\text{m}$ 。1988年,Schneiber 等进行了一次详细的群落特性调查,次年进行了第二次调查(文章正在整理中)。

窿缘桉是澳大利亚东部的土著种,分布北纬在 17° — 28.5° 之间,林木高度取决于土壤与气候条件,在优良生境下可达25m甚至更高,而在最西部地区则矮生成小灌木状(Boland 等,1984)。叶的生长与脱落全年均可发生,无明显季节变化,叶龄一般为1年。

1989年9月,选伐了3棵样树,它们代表了第一代林分最常见的胸径与高度等级,样树伐倒后区分为茎、皮、枝、嫩枝、叶子和果。挖掘测定了包括粗根、小根在内的总根量,对未获取的根则作估测(估测值包括了水平与垂直分布的根量),野外测定了所有组分的鲜重,并分别取样在室内测定含水量,与此平行取样测定各组分的含氮量(包括幼根含氮量)。

为了评估幼根生物量,在表土 0—5cm 和 10—15cm 层分别取 10 个小土体 (1000cm^3); 在 20—25cm 和 30—35cm 处分别取 7 个小土体。此外,在保护区内表土两个同等深度取 6 个小土体,将土体在尼龙网内用细流冲洗收集幼根 ($<2\text{mm}$),并烘干称重,然后将样品研磨测定其灰分含量,以计算细根的无灰生物量(叶子作同样处理)。

不同土层 (0—5cm, 10—15cm, 20—25cm) 幼根生物量的变异系数分别为 43.6, 58.9, 96.9 和 81.4%,保护区内两个表土层的对应值为 46.4% 和 66.6%,所得幼根中假定 20% 为死根(值得注意的是死根在冲洗过程中极易损失)。据此我们计算了幼根生物量(代表该取样日每公顷的生物量),计算方法是将测定层次所得数值相加,层间的量则根据已测定层的数值作插值计算,另加一未被收集的深土层幼根的估测值(图 1)。

1989 年 7 月,砍伐了另 16 棵样树,将之区分为茎、枝、叶和果,并取样测定单位叶面积重量,从基部开始沿树干每隔 1m 取圆盘测定心材与边材断面面积。利用这 19 棵样树和另 9 棵幼苗的数据,绘制了同化物分配与组分划分图(图 2)。同时,测定土壤

容重和碳、氮含量。由于缺少该林分内的分解与矿化过程的资料,我们应用下述方法概测分解速率。在保护区内,将 3 个微样方 ($0.5 \times 0.5\text{m}$) 的全部地表生物量——现存凋落物收集称重,将此数值与年凋落量数值作比较(利用凋落网收集测定凋落量,时间为 3 年),计算所得值再用地下凋落物腐解过程作适当修正。现在计算凋落物分解动态的特征参数(如凋落物不同组分的半衰期)是不合理的,因为凋落物的累积(及随之而来的分解者生境的形成)只有 4 年之久,系统尚未达到稳定状态,达到平衡点至少需要 10—20 年时间,然后,才会出现稳定的分解生物群落和复杂的食物链。再者,从长远来看,不易分解的成分在支配整个退化过程中会变得越来越重要(Charley 和 Richards, 1983, Bosatta 和 Agren, 1985; Attiwill, 1986)。

三、模型描述

(一) 概述

过去许多森林学家们常常试图用数据密集的回归模型去描述林分各阶段的发展,例

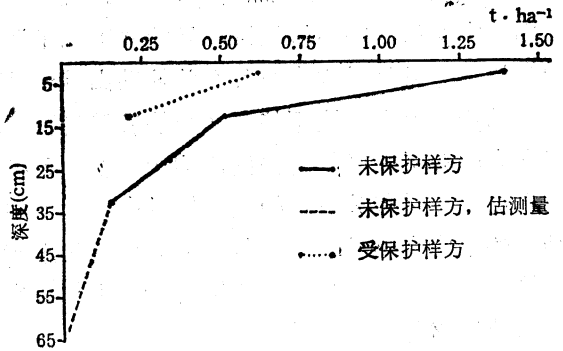


图 1 幼根生物量剖视图 (无灰干物质总量)

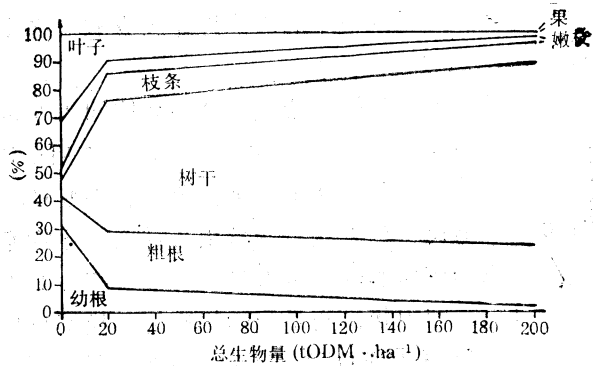


图 2 TREEGROW: 生物量组分区分划图

如，用这种方法制出了中欧最常见树种的生长与材积表。而对于我们目前研究的桉林林分，除缺乏足够的数据去制订这样的生长表外，这种描述性模型还有很大的不足之处，它不能解释树和林分生长对环境条件变化的反应，如凋落物的清除及随后的土壤退化 (Kimmins, 1988; Bossel 和 Schaefer, 1990)。

因而本文所作的模拟探讨，目的并不在于尽可能精确地描述森林的特定状态，而是试图包揽林分发展过程中全部有关的动态过程，联结所有这些过程导出一个解译性模型，模型演示任一给定生境下特定林分的发展过程及其对环境变化的反应。此外，包括生理过程在内的分析和联结可提供监测严重影响系统动态行为的关键参数。

在这一以过程为目标的模型探讨中，作模型化的“平均”树被划分为能完成不同生理功能的不同生物量组分，每一组分用一状态变量表示，其增长用普通微分方程描述。除了模拟这些（多多少少是连续的）物质与信息流外，模型还包含了时间上非连续的部分，以处理诸如砍树、施肥事件。

由于大量的状态变量和系统所用微分方程的复杂性，模型无解析解。因而，我们使用了人们熟知的 Euler 算式作数值积分，通过对较高级的数值积分常规（程序）进行测试，发现它们对本模型的准确性无大影响，这使我们大胆地利用简单算式以缩短执行时间。

联结状态变量间及状态变量与环境间的许多函数关系式来自 TREEDYN 模型 (Bossel 和 Schaefer, 1989)，它是一个原来应用于该地区大叶相思林分的通用模拟模型，该模型为木材、叶子、幼根和果设置了状态变量，用它们来描述树生物量不同组分的阶段性发展；另设一独立状态变量用于计算同化物库的当前值；土壤性状用其他状态量表达，如凋落物和腐殖的碳、氮含量、有效氮库；对于光合、呼吸、同化物分配、矿化等生理生态过程，则用状态变量间的物质流和模型自身的控制变量表示。

我们用 TREEDYN 作为本新模型的基础，选用了其中适当的模拟程序（用 Pascal 语言编辑），并用它来处理模型新发展部分（见下节）。除了模型方程和积分算式外，程序还含有几个子程序用于计算年碳、氮平衡，处理模拟输出以及表函数插值等，新模型 TREEGROW 和原模型 TREEDYN 的程序备询。

下面，我们只介绍对 TREEDYN 模型作了修改和调整的部分，必要时可参考 TREEDYN 描述 (Bossel 和 Schaefer, 1989)。为了便于给模型输入生境、种特性等方面的数据和易于修改，把固定的模型参数、状态变量起始值以及模拟时确定的施肥与砍伐方案分别放在不同的子程序内，另有一外部文件包含有关表函数的全部信息，该文件亦易于修改。

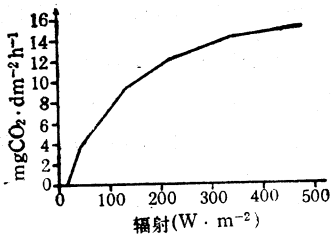


图3 TREEGROW: 窿缘桉光响应曲线

(二) 模型的应用

1. 光合生产模型 所作的光响应曲线 (魏, 1989) 不允许我们使用 TREEDYN 中的函数关系作表达。利用暗呼吸值、光饱和点处的最大光合产量及利用所建议的光响应曲线解析表达式作计算，我们得到的是一个对光补偿点不准确的估计值。由于这将影响到光合反应，特别是影响较低林冠层，因而，我们利用由一定数据

集构成的表函数取代解析表达式 (图3)。

因为同化物分配在本模型中是根据一定的组分格局来进行的 (参阅下文), 所以, 幼树的最大叶生物量自动确定, 没有必要再用幼树叶的限制因子 (在 TREEDYN 模型中使用该因子, LEAFLIM)。

在用于生物量增长的氮供应不足的情况下, 光合作用将受到氮供应因子 CNI 的影响, 为了保证光合作用对氮供应不足具有适当的和快速的反应, 我们不把 CNI 直接用作一个限制因子, 而是把它乘以一个影响因子 NINFL 以扩大它的影响。实际使用的限制因子 CNIEFF 按下式计算:

$$\text{CNIEFF} = \text{NINFL} \times \text{CNI}$$

2. 生物量各组分的划分 除了叶、幼根、果和木材的生物量组分外, 我们还引进了枝条、嫩枝、粗根等组分, 而这些组分在原 TREEDYN 模型里全部当作木材生物量。这样, 我们可以更准确地计算各活的组分的呼吸要求, 由于嫩枝、大枝与茎的含氮量不同, 因而, 我们又可以对氮循环作更好的评价, 包括落叶前的转移、通过大枝、嫩枝折落给土壤带来的氮素输入。

通过这一生物量组分的新划分, 新模型现在具有 7 个状态变量来描述树的动态特征。

3. 边材和心材的关系 隆缘桉模型 TREEGROW 通过计算每公顷内树的各个组分所构成的总生物量来描述被模型化的林分, 而树的几何参数, 例如树干与林冠外形, 则不包括在这些计算中, 因为我们不希望把模型只应用于由同等 (“平均”) 树构成的均一林分, 相反, 我们要保证模拟数值能转换为实际林分, 常使用形状参数, 如直径 (和高度)、频率分布 (Schneider 等, 1988, 1989)。

树干生物量中的呼吸部分必须独立于树的特定几何参数进行计算。再者, 模型含有一表函数 HWFRC, 它描述树干生物量与心材部分 FRHW (非呼吸部分) 的函数关系, 这一表函数包括 15% 的树皮, 树皮亦考虑为非呼吸部分, 呼吸木材量 (RWOOD) 因而可以从总树干生物量计算得到:

$$\text{RWOOD} = (1 - \text{FRHW}) \times \text{WOOD}$$

维持这一部分同化物需求量的计算与其他呼吸组分的计算相似, 即利用单位木材呼吸消费量 SPREWD 乘以温度影响因子 TRES (Bossel 等, 1989)。此外, 粗根部分亦同样划分为呼吸部分和非呼吸部分, 呼吸部分占粗根生物量的 85%, 维持它所需要的同化物量 RSCRROOT 则为:

$$\text{RSCRROOT} = 0.85 \times \text{CRROOT} \times \text{SPRECR} \times \text{TRES}.$$

相反, 在计算大枝、嫩枝呼吸要求时, 我们则用相应部分的总生物量。

4. 同化物分配 在本模型中, 我们不是把林冠产生的同化物加入到一个独立的同化物库, 再把这一同化物库当作供应各种同化物消耗过程的源, 而是直接把同化物分配到各个消耗过程中。然而, 被模型化的树同样贮存同化物, 贮存量与其木材生物量成一定比例。当第二代萌生时, 贮存于粗、细根系内的同化物将被转化释放以产生新枝, 以及部分用于维持根系要求。因此, 当皆伐的时候, 粗根内的这一同化物被分割出来放在一个特殊的状态变量 ASSI 内, 它只负责幼苗的生长:

$$\text{ASSI} = \text{CRROOT} \times \text{ASFRCR}$$

$$\text{CRROOT} = \text{CRROOT} - \text{ASSI}$$

上式中 CRROOT 是粗根生物量的现时值, ASFRCR 是贮存于粗根内的相对同化物量。我们根据单位同化物利用率来决定该同化物库是否具有可利用的同化物, 由此又得考虑同化物的另一速率以处理幼苗生长:

$$ASCOPP = ASSI \times ASSUR$$

在第一代生长的(一般)情况下, ASCOPP 设为零, 所以, 可用于生长的同化物比率 ASSIP 变为:

$$ASSIPR = PHCAN + ASRELOG + ASCOPP - RESP$$

上式中, PHCAN 为现时林冠的光合生产速率, ASRELOG 代表从脱落叶子中转移出的同化物, RESP 为现时维持呼吸的能量损耗。当伐后第二代生长时, 我们不是用当前光合生产来继续维持根系, 因为现在地上与地下部分生物量不平衡, 因此, 维持地下部分生物量也不包括在变量 RESP 中, 这些呼吸需求导致相应组分(粗根和幼根)生物量的减小。

如果新枝上的叶生物量再次与幼根量取得平衡, 我们则停止源自库中的同化物供应, 设定为:

$$CRROOT = CRROOT + ASI \text{ 和 } ASSI = 0$$

即重新把库中剩余同化物分配给原来输出同化物的那一部分生物组分(粗根为 CR-ROOT)。

把建立生物机体时的能耗考虑进去(“生长呼吸”因子 GRSP), 则可以把剩余同化物分配给不同组分的生长, 分配过程采用二级顺序。第一, 我们首先试图更新所有损失的生物量以保持各个组分间结构关系, 这些损失如叶子的脱落及幼根死亡等; 第二, 我们再把剩余的同化物根据分配(优先)路线进行分配, 分配路线是根据 19 棵样树组分划分的结果推导而得(图 2), 我们给这些二级生长过程以适当的方程表达。为简化起见, 这里列举叶子组分的方程, 其他组分与之相似。

$$1 \text{ 步: } LEAFRP = LEAFL$$

$$ASDIST = ASDIST - LEAFL, \text{ IF } ASDIST > LEAFL, \text{ AND}$$

$$LEAFRP = ASDIST$$

$$ASDIST = 0, \text{ else}$$

这里, LEAFL 为需更新的叶子的当前损失率, ASDIST 是可供分配给生物量组分的同化物量, LEAFRP 是可供叶子更新的光合产量。

只有当叶量低于由总立木生物量推算出的叶量水平时, 这一步才会被执行。

$$2 \text{ 步: } LEAFG = LEAFRP + FRLEAF \times ASDIST$$

这里 LEAFG 是总叶生长率, 为更新部分及新产生的部分之和, FRLEAF 是根据上述分配格局所产生的那部分叶生物量。在模型中, 它是根据一个表函数进行插值计算的, ASDIST 是除了更新所有损失生物量之后剩余的能用于生长的同化物量。

5. 氮对叶与根组分的影响 许多研究已表明, 氮的有效性与叶生物量/叶面积指数比成正相关关系(Nadelhoffer 等, 1983, Linder 和 Rook, 1984, Linder, 1987; Broems 和 Axelsson, 1985)。据此, 我们假定年平均有效氮量对叶生物量(FRLEAF)的影响值(NAVMEAN), 模型中, 上一年的年平均值 NAVCON 用作表函数 ALFFRC 的自变量, 该表函数利用共插值与正常叶量(没有氮的影响)NFRLEAF 的乘积决定附

加叶量的大小 AFRLEAF, 因而:

$$\text{AFRLEAF} = \text{NFRLEAF} \times \text{interpol}(\text{NAVCON}, \text{ALFFRC})$$

$$\text{FRLEAF} = \text{NFRLEAF} + \text{AFRLEAF}$$

这里, "interpol (X, TABLE)" 指自变量 X 在表函数 (TABLE) 中作线性插值计算所得函数值。

注意, 当养分有效性提高及因之而致的叶内养分含量的提高, 都将使光合生产率提高。然而, 在此模型中对此效应不加考虑。

另一方面, 亦有作者对氮供应与根生物量间的关系提出相反的见解 (Meyer, 1985; Cannell, 1985; Vogt 等, 1986, 1987; Nadelhoffer 等, 1985)。小良小保护区内表土层幼根含量较低 (表 1), 同样支持这一观点。据此, 我们假定有一受氮含量控制的幼根和细/粗根的减少量, 这一量相当于叶量的增加 [由于其他限制性养分有效性的变化 (如 P、Mg、Ca Gower, 1987; Cuevas 和 Medina, 1988) 和土壤水的变化 (Broems 和 Axelsson 1985; Comeau 和 Kimmins, 1986), 根生物量同样可能出现相似的改变]。

$$\text{FRCRROOT} = \text{NFRCRROOT} - 0.5 \times \text{AFRLEAF}$$

$$\text{FRROOT} = \text{NFRROOT} - 0.5 \times \text{AFRLEAF}$$

6. 大气氮的输入 由于窿缘桉 (*E. exserta*) 不是固氮树种, 它的生长依赖于氮的有效供应, 这些氮可以直接来自土壤中的有效矿质养分库 (NAV) (少量来自粘土固定的部分)、有机氮的矿化 (NSOM, NLITR)、降雨中的氮 (NPREC, 不包括林冠截获部分), 非共生固氮 (土中和叶层), 及叶对气态氮的吸收和吸附。由于所研究的林分位于农业耕作区, 特别是周围的稻田, 普遍认为这是氯化物的重要来源 (De Datta, 1987; Mikkelsen, 1987; Winchester 等, 1988), 因此, 这里设定具有相当的氮沉积。

叶子对氮素的固定和吸收, 以及林冠过滤作用带来的氮素收入, 都是林分面积和林冠气流层粗造程度的函数, 因而, 将会随着林分高/生物量比的增加而增加 (参见表 1 中的 NADD)。

7. 氮素循环 上述边材与心材的关系标志着氮亚模型的一个改进: 茎生物量的增长意味着边材的增加, 相对于心材而言, 边材含氮量较高。在模拟过程中, 边材/心材比愈来愈小, 表明心材在连续不断地形成。与此同时, 边材内的氮被部分释放, 并在体内重新转到其他需氮部位。

模型中, 这一过程是这样处理的, 即计算目前心材生物量中的实际含氮量与同一时间边材生长所需氮量之差 NDIFF, 因此, NDIFF 是指从模拟开始至目前为止应被转移的氮量:

$$\text{NDIFF} = (\text{NRWD} - \text{NDWD}) \times \text{FRHW} \times \text{WOOD}$$

这里, NRWD 与 NDWD 分别为 (呼吸的) 边材与 (非呼吸的) 心材的单位含氮量, FRHW × WOOD 是心材现时的生物量。

可供转移氮量 NRWOOD 的计算: 将 NDIFF 减去实际已经转移的氮量 NRELOC。

$\text{NRWOOD} = \text{NDIFF} - \text{NRELOC}$ 和 $\text{DNRELOC}/dt = \text{NRWOOD}$, $\text{NRELOC}(0) = 0$ 。转移率 NRWOOD 将被用于为产生新的生物量提供氮素。

如果林分总生物量超出一定值 (TWDLS), 我们假定此时由于衰老而损失部分生物

量 WOODL, 由此而致的向凋落物氮库的氮素转移量 NLWOOD 则利用现时心材/边材比和衰老组分的单位含氮量进行计算:

$$\text{WOODL} = \text{WDLSR} \times \text{WOOD}$$

$$\text{NLWOOD} = (\text{NDWD} \times \text{FRHW} + \text{NRWD} \times (1 - \text{FRHW})) \times \text{WOODL}$$

这里, WDLSR 是单位木材损失率。

8. 凋落物的保护 在凋落物(全部或部分)去除的方案中, 我们还把模型应用于模拟几年后进行围封林地所出现的结果, 为了保护林地的凋落物, 小良的桉林已经被围封起来。为了处理模型的这一部分, 在模拟的开头, 模型将提问模拟者是否一定时间后要保护林地, 接着是设定保护的时间。如果模拟时间超出了“保护日期”, 凋落物去除率被设为零。

9. 施用氮肥 除了保护凋落物并通过它的累积、腐解和腐殖化作用以改善土壤条件外, 我们还设立了另一个模, 它允许模拟者在设立围封林地的同时, 设定作初期的施肥处理(以展示缺氮对生长的限制作用)。

为此, 引进了一个特殊的氮库 NPOOL, 以处理氮素以肥料形式进入土壤的过程, 亦即进入有效氮库 NAV。这一过程的速度由另一模型参数 SPNPR 决定, SPNPR 表征施入的氮变为植物有效氮的单位转化率。这样, 相应的转化率 NPR 可由下式算出:

$$\text{NPR} = \text{SPNPR} \times \text{NPOOL}$$

表 1 华南隆缘桉数据集

	变量名	意义	来源
树形	crona	每棵树最大林冠投影面积(ha)	32.0/10 000 估计值
	ff	形状因子(-) 0.55	Schneider 等, 1988
光合	topt	最佳光合温度 25.0°C	魏传钊
	tpo	零光合时的温度 -2.0	(同上)
	lxt	消光系数(-) 0.5	Linder 等, 1985
含碳量	cleaf	每公顷叶总碳量($\text{tC} \cdot \text{ha}^{-1}$)	0.364 本研究
	csp	以碳表示的木材密度($\text{tC} \cdot \text{m}^{-3}$)	0.397 本研究
含氮量 ($\text{kgN} \cdot \text{kgC}^{-1}$)	nlf	绿叶含氮量	0.027 此栏数据
	nolf	黄叶含氮量	0.018 全部来自
	nrt	幼根含氮量	0.020 本研究
	nfr	果含氮量	0.0136
	nrwd	呼吸木材含氮量	0.005
	ndwd	枯死木材含氮量	0.0025
	nbr	枝含氮量	0.0052
	ntw	嫩枝含氮量	0.0092
单位呼吸率 (a^{-1})	ncr	粗根含氮量	0.0065
	sprelf	叶子	2.1 邓等, 1984 魏传钊
	sprert	幼根	1.3 估测值
	sprewd	木材	0.16 以下全为
	sprebr	枝条	0.16 估测值
	spretw	嫩枝	0.3
	sprecr	粗根	0.16
	sprefr	果	0.9
	rsper	周期(月)	4.0

	变量名	意义	来源
	grsp	生长呼吸因子(-)1.2	Jarvis和Leverenz, 1983; Penning de Vries, 1983; Williams等, 1987
养分转移	asrlloc	同化物转移(-)0.075	估测值
	nirloc	凋落物内氮的转移(-)0.075	估测值
周转率	lftur	叶周转率 (a^{-1}) 1.0	本研究
	rttur	幼根周转率 (a^{-1}) 1.0	估测值
	frtur	果周转率 (a^{-1}) 1.0	本研究
	wdlst	枯死损失率 (a^{-1}) 0.02	估测值
	twdls	最大茎损失率 ($tC \cdot ha^{-1}$) 15.0	估测值
	brlsr	单位枝条损失率 (a^{-1}) 0.06	野外概测
	twlsr	单位嫩枝损失率 (a^{-1}) 0.1	野外概测
	crlsr	单位粗根损失率 (a^{-1}) 0.03	估测值

表2 小良生境参数

	变量名	意义	来源
地形与气候	hramp	夏/冬季(最大)日长度差(h) 4.0	本研究
	iavg	年平均辐射量 ($W \cdot m^{-2}$) 350.0	本研究
	iamp	夏/冬季(最大)辐射差($W \cdot m^{-2}$) 220.0	本研究
	tavg	年平均温度 ($^{\circ}C$) 22.7	本研究
	tamp	夏/冬季(最大)温差($^{\circ}C$) 13.7	本研究
	tnorm	温度效应参考值 ($^{\circ}C$) 20.0	—
	t0	(植物代谢与土壤有机体)零活性时的温度-5.0	估测值
	nprec	湿沉积($0.0095 kg \cdot ha^{-1} \cdot a^{-1}$)与干沉积 ($0.0035 kg \cdot ha^{-1} \cdot a^{-1}$)带来的氮输入13/1000	邓·李·姚
土壤	topsl	表土深度 (cm) 0.5	根据根的分布而设定
	spwsl	土壤容量 ($t \cdot m^{-3}$) 1.52	本研究
	rleach	氮淋溶率 (a^{-1}) 0.4	估测值
	nur	氮周转率 (a^{-1}) 20.0	估测值
	spnpr	NPOOL \rightarrow NAV单位转化率(a^{-1}) 6.0	估测值
	humc	表土有机质含量($tC \cdot t^{-1}$)0.235/100.0	本研究
	cnlit	凋落物 C/N 比 40.0	本研究
	cnsonm	土壤有机质 C/N 比 12.0	估测值
分解	decr	正常分解率(a^{-1}) 0.7	估测值
	hr	腐殖化系数(-) 0.06	估测值
	humintr	腐殖质矿化率(a^{-1}) 0.011	估测值
状态变量 起始值 ($tC \cdot ha^{-1}$)	wood	木材生物量 0.00021	本研究/幼苗测定
	leaf	叶生物量 0.00168	本研究/幼苗测定
	root	幼根生物量 0.00168	本研究/幼苗测定
	branch	枝条生物量 0.00021	本研究/幼苗测定
	twig	小枝生物量 0.000945	本研究/幼苗测定
	crroot	粗根生物量 0.000525	本研究/幼苗测定
	fruit	果 0.0	—
	assi	用于第二代的同化物量 0.0	—
	clitr	凋落物含碳量 0.01	估测值
	nav	目前的有效氮量 0.01	估测值
技术参数	nitc	缺氮时间常数 (a) 1/12	估测值
	assur	最大同化物利用率(a^{-1}) 12.0	估测值
	asfrcr	粗根的同化物组分 (-) 0.02	估测值
	ninfl	放大因子, 增大氮对光合生产的影响(-) 0.9	估测值

表3 表函数

心材组分 (用于推导呼吸木材生物量的全部茎上的心材和树皮)*							
WOOD($tC \cdot ha^{-1}$)	0.0	3.0	17.5	26.25	35.0	65.0	100.0
FRHW(-)	0.0	0.0	0.28	0.47	0.58	0.66	0.73
立木数 (每公顷立木数为总生物量的函数。初步材料, 含估计值)							
TBIOM($tC \cdot ha^{-1}$)	0.0	10.0	30.0	60.0	100.0		
TREE(-)	2500	2500	2000	400	250		
高/径比 (高径比为总生物量的函数。初步材料, 依据 Schneider, 1988, 1989)							
TBIOM($tC \cdot ha^{-1}$)	0.0	10.0	30.0	60.0	100.0		
HD(-)	80	150	100	60	35		
光响应 (光合速率为林冠辐射的函数。资料来自邓等, 1984, 魏传钊)							
IFOL($W \cdot m^{-1}$)	15.2	43.5	130.4	217.4	347.8	478.3	608.7
PHN($mgCO_2 \cdot dm^{-1}h^{-1}$)	0.0	3.8	9.2	12.0	14.3	15.2	15.5
外来氮输入 (外来氮输入取决于实际地上部总生物量。估测值)							
TBIOMAG($tC \cdot ha^{-1}$)		0.0		25.0		100.0	
NADD($tN \cdot ha^{-1}a^{-1}$)		0.005		0.010		0.012	
叶组分 (总生物量中的叶组分用于确定叶生物量目标值)*							
TBIOM($tC \cdot ha^{-1}$)	0.00525	10.0	30.0	60.0	100.0	125.0	
NFRLEAF(-)	0.32	0.09	0.06211	0.03211	0.018	0.0144	
嫩枝组分 (总生物量中的嫩枝组分用于确定嫩枝生物量目标值)*							
TBIOM($tC \cdot ha^{-1}$)	0.00525	10.0	30.0	60.0	100.0	125.0	
FRTWIG(-)	0.18	0.05	0.03961	0.03461	0.02	0.016	
枝条组分 (总生物量中的枝条组分用于确定枝条生物量目标值)*							
TBIOM($tC \cdot ha^{-1}$)	0.00525	10.0	30.0	60.0	100.0	125.0	
FRBRANCH(-)	0.04	0.097	0.0895	0.0895	0.07	0.07	
果组分 (总生物量中的果组分用于确定果生物量目标值)*							
TBIOM($tC \cdot ha^{-1}$)	0.00525	10.0	30.0	60.0	100.0	125.0	
FRFRUIT(-)	0.0	0.003	0.00353	0.00353	0.004	0.0032	
茎组分 (总生物量中的茎组分用于确定茎生物量目标值)*							
TBIOM($tC \cdot ha^{-1}$)	0.00525	10.0	30.0	60.0	100.0	125.0	
FRWOOD(-)	0.04	0.47	0.51253	0.56753	0.65	0.7	
粗根组分 (总生物量中的粗根组分用于确定粗根生物量目标值)*							
TBIOM($tC \cdot ha^{-1}$)	0.00525	10.0	30.0	60.0	100.0	125.00	
FRCRROOT(-)	0.1	0.2	0.23061	0.24061	0.22	0.182	
幼根组分 (总生物量中的幼根组分用于确定幼根生物量目标值。材料来自本研究, 正如取样所得结果, 我们假定叶与幼根生物量保持恒定的 1:1 关系)							
TBIOM($tC \cdot ha^{-1}$)	0.00525	10.0	30.0	60.0	100.0	125.0	
FRROOT(-)	0.32	0.09	0.06211	0.03211	0.018	0.0144	
供氮对叶组分的影响 (土壤改良后有效氮的提高带来叶的增长。估测值)							
NAVCON($tC \cdot ha^{-1}$)		0.0		0.006		0.030	
AFRLEAF(-)		-0.2		0.0		0.2	

* 材料来自本研究, 利用样树数据作截断和外推。

10. 碳、氮平衡 与 TREEDYN 一样, 模型 TREEGROW 以另一个亚模型结束, 它记录每年所有碳氮流的平衡, 这允许对模型的连贯性作试验, 并为模拟者提供更多有关林分模型动态的信息。另外, 还给出整个模拟期后的总氮平衡, 这允许在一个更高的集合水平上对林分质量作评价。

模型 TREEGROW 参数集见表 1—3。

四、模拟结果

(一) 标准执行

利用表 1 所列参数集及上面介绍的使用方法, 我们执行了 50 年的模拟, 用 0.02 的模拟步长 (约 1 周)。树干生物量按典型的饱和曲线增加, 并呈现折叠的年动态 (见图 4), 曲线显示出成熟后为了维持呼吸部分的需求而出现的对同化物库的大消耗。模拟到 50 年后, 得到 $301.0 \text{ ODM} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{a}^{-1}$ 的总生物量, 其中 80.4% 属于地上部分生物量, 18.2% 粗根 (包括小根) 和 1.4% 的幼根。

对林分生物量可能会由于如下的原因而产生略偏高的估计, 即本模型未包含水分亚模型, 不能表示出这种强冲刷土的低持水能力, 特别是在冬季, 水很可能是最大的限制因子 (干旱不但降低光合生产力, 而且降低生物活性及养分有效性)。但是, Schneider 等 (1988) 的数值却暗示出其更高的生产力, 模拟结果与其不一致性可能来自实际生长条件好于模拟时假定的生长条件, 如土壤中可能有较高的含氮量 (据研究, 小良土壤极为不均一), 具有较深的植根土层及较高的大气氮素输入。此外, 林分生长过程中的不确定性也可能是原因之一。

比较具速效氮土壤与侵蚀地土壤叶生物量的初期增长, 可以极其明显地看出侵蚀土对生物量积累的影响 (图 5)。经过模拟初期的一个高峰后, 有效氮被利用完, 氮的缺乏严重影响光合生产, 随之危害叶生长, 然后, 随着外部氮的输入和凋落物的慢慢积累与分解并释放出有效氮, 氮素状态又逐步得以改善。在林分发展过程中, 分解与矿化速率是否会由于不断的碳、氮输入土壤 (凋落物量在不断增加及成份在变化) 而发生变化仍是未知数 (Maheswaran 和 Atti-

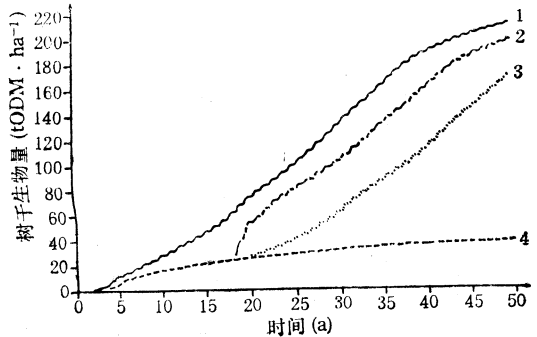


图 4 TREEGROW: 不同环境条件下的模拟结果

1. 标准执行 2. 林龄 18 年时作保护和施肥 3. 林龄 18 年时作保护 4. 长期清除凋落物

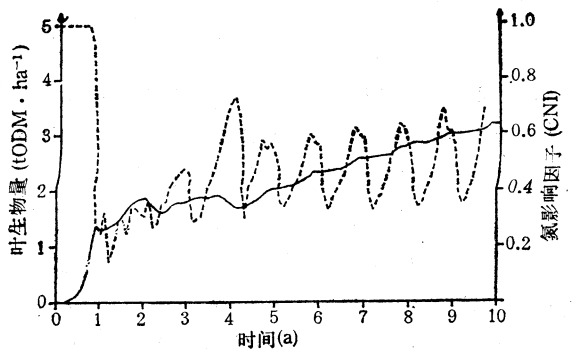


图 5 TREEGROW: 氮影响

- 叶生物量
--- 氮影响因子 (CNI)

生长, 然后, 随着外部氮的输入和凋落物的慢慢积累与分解并释放出有效氮, 氮素状态又逐步得以改善。在林分发展过程中, 分解与矿化速率是否会由于不断的碳、氮输入土壤 (凋落物量在不断增加及成份在变化) 而发生变化仍是未知数 (Maheswaran 和 Atti-

(二) 凋落物移走

图 4 是树干生物量阶段性发展的一次模拟，它描绘小良桉林的现状，所有凋落物被村民刮走用作燃料（模拟期累计移走 $174.5 \text{ ODM}\cdot\text{ha}^{-1}$ ），50 年后总生物量蓄积为 $66.5 \text{t ODM}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{a}^{-1}$ ，这一数值只有未受干扰林分立木生物量的 22.1%。这种情况下，只有部分死的根系可以补充土壤有机质库（CSOM, NSOM），结果，导致明显的腐殖质冲刷（然而，标准执行得到腐殖质的积累，见图 6）。在标准执行中，有效氮接近 $7 \text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ （50 年结束时），而现在降至不足 $1 \text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ （图 7）。总之，凋落物的移走，不但使土壤理化性状，特别是生物性状恶化，而且不利于实现村民的主要目标即未保护林地总的燃料收获量也大大减少了。

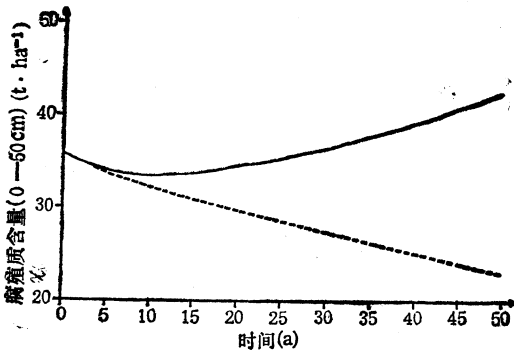


图 6 TREEGROW: 腐殖质含量变化 (0—50cm)
——受保护地
--- 长期清除凋落物

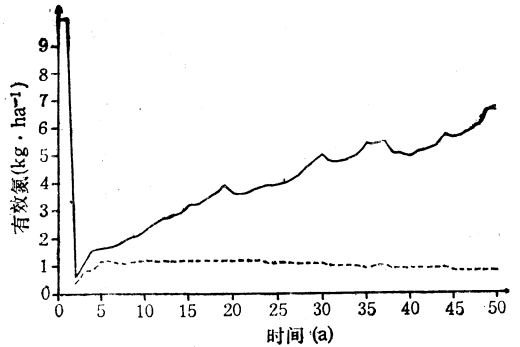


图 7 TREEGROW: 有效氮 (年平均值)
——受保护地
--- 长期清除凋落物

(三) 保护与施肥

下一个模拟执行同样是小良目前的实际情况，我们假定对林地作围封保护，在模型中，我们设定 18 年后作围封保护，此时，凋落物去除率从 100% 下降为 0，这标志着林地的绝对保护（图 4）。50 年后，总生物量达 $246.8 \text{t ODM}\cdot\text{ha}^{-1}$ ，这只有不受干扰情况的 82.0%。

图 4 以一种不同方式明显地展示出，所研究林分的生产率强烈地依赖于养分的有效性。把 $200 \text{kg}/\text{ha}$ 的中等溶解性的氮肥施用于受保护的林地，与只作保护处理的模拟相比，其生物量大量而迅速地增加（这里假定没有其他基本养分元素的限制，否则，必须同时消除这些元素的影响）。这一结果不应理解为我们建议在该地区贫瘠的土壤上进行施肥（由于这亦可能导致别的副作用），而只是相对于普遍存在缺乏基本资料问题（如林分的养分状况，叶内最小/临界/最佳养分浓度，养分利用率，林分对改善土壤条件的响应，响应耐久性等），我们觉得诊断性的施肥试验是获得必要数据的一个适当工具。

(四) 皆伐

最后，我们把某些营林措施应用于所模拟的林分，在小良，林地凋落物全部去除，并在生长 12 年后皆伐（得到 $19.3 \text{t}\cdot\text{ha}^{-1}$ 的木材生物量），跟着对第二代萌生茎作择伐。在

表 4 不同砍伐方案的模拟结果 (tODM·ha⁻¹)

方案	A	B	C
总立木生物量	42.3	40.6	38.5
立木地上部生物量	27.3	25.3	22.5
立木茎生物量	19.1	17.6	15.4
收获量(地上部)	0.0	3.5	11.6
凋落物收获量(12—24年)	27.6	25.4	21.5
累积光合生产量 Pc(12—14年)	121.5	117.4	112.6
累积呼吸量 R (12—24年)	79.5	75.8	70.5
Rc:Pc(%)	65.4	64.6	62.6

参照执行中 (A), 全部茎都再次长到 12 年 (每个树墩有 7 条萌生茎)。在第二种执行中 (B), 皆伐二年后择伐 50% 的茎。第三种执行中 (C), 我们在第一次择伐两年后再择伐 2/3 的茎。

结果示于图 8, 在参照执行中, 到模拟结束时, 立木生物量最高。但是, 由于二次的收获, 方案 C 执行时获得最高的总生物量, 从表 2 看出, 未作择伐的林分, 其累积光合生产量大, 这是由于不存在砍伐时带来的叶量减少的问题。然而, 在较疏的林分中, 由于具有更有利的同化/呼吸组织比 (叶的形成优先于木材的形成), 在 C 情况下用于维持和生长的能量累积消耗量最小。此外, 它提供最大的树干生物量 (等于最大的商业价值, 较高的稳定性)。

(五) 对茎收获的限制

从表 5 (注: 因篇幅所限, 略) 我们一方面可以看出林分生产率和再生能力对重复砍伐及不断萌生 (树墩一般只能萌发四次) 的反应, 另一方面, 表中还反映收获方法上的差异——目前的全部清除 (地上部分) 与只输出粗茎部分 (即茎与大枝)、只输出含养分少的部分将维持系统的氮量, 甚至在所假定的沉积率下, 使氮素状况得到改善, 因而有利于形成更多的生物量 (图 9)。

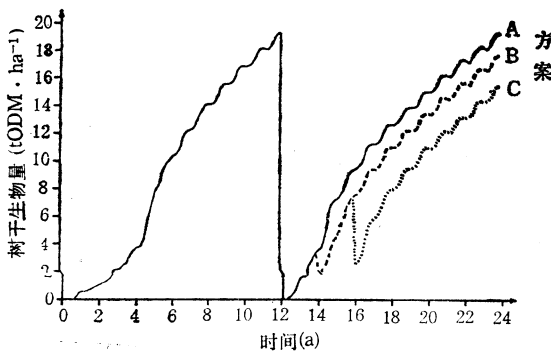


图 8 TREEGROW: 不同营林措施下
茎生物量的阶段性发展
A、B、C 方案见表 4

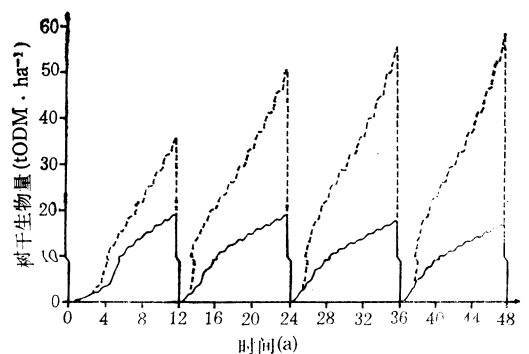


图 9 TREEGROW: 多次皆伐时, 树干生物量的发展
--- 受保护时木材收获量
— 凋落物清除时总地上部收获量

五、讨 论

所研究地区因缺乏燃料而形成的森林利用方式的问题几十年来一直存在，而且在短时间内不可能得到解决。但是，期望在森林经营上某些作法的改变能为将来的营林措施提供一个机会，以保证持续的木材输出（比叶子更好的能源）。

由于土壤长期处于低腐殖质含量和缺氮的状况，目前全部去除地面枯枝落叶的行为严重影响小良桉林的生长，在该地对林木作保护后（正如现在对小样地的保护一样），除了土壤条件得到改善这一效应外，生物量本身也得以提高，因为改良后的土壤促进了光合生产率。

为了给村民燃料上必要的补救措施，我们首先推荐“轮作”系统，即在有选择的范围内只是移走大枝（直径大于 10—15cm），与此同时对其他地方作保护直至可以砍伐。这种做法将使更多的养分留在系统内，因为大枝的养分含量远低于落叶和小枝的养分含量。从长远看，这一措施比现时掠夺性方式将产生更大的而且是资源得以保护的能源输出。

有明显的现象表明，桉林林分的叶生物量和总光合生产率与水的有效性密切相关（Walter B 和reckle, 1983; Lugo 等, 1988; McMurtrie 等, 1988）。我们下一个改进后的模型将包括另一亚模型，此亚模型用于计算水分的贮存与（不同组分间的）流通。此外还含有一个（最近建立的）计算日光合产量的公式（Trost, 1990），由于其在计算上省时，因而具有特别的意义。模型今后的应用包括探讨最佳砍伐方案（如砍伐强度、择伐、轮伐期长短）。

本模型 TREEGROW 的不足在于初级数量化过程，这一点又联系到另一事实，即现在急需更多更准确的生理生态方面的参数。

参考文献（略）。