

DOI: 10.13332/j.1000-1522.20160374

银杏生物量分配格局及异速生长模型

刘坤 曹林 汪贵斌 曹福亮

(南方现代林业协同创新中心,南京林业大学林学院)

摘要:以苏北地区银杏人工林为研究对象,选取13株进行整株挖掘,分析不同器官生物量的分配格局,以及地上和地下生物量之间的关系;再分别以胸径(D)、树高(H)、 D^2H 、 D^aH^b 为自变量建立银杏各器官生物量模型,选择调整决定系数(R_{adj}^2)、残差平方和(SSE)、平均偏差(ME)、平均绝对偏差(MAE)和平均相对误差(MPE)作为选择最优模型的检验指标,根据检验结果筛选出各器官的最优模型。结果表明:13株银杏的整株生物量变化范围为28.50~320.27 kg,树干生物量占总生物量的49.4%~56.6%,树枝生物量占总生物量的12.1%~18.9%,树叶生物量占总生物量的3.8%~5.5%,根生物量占总生物量的26%;地上部分生物量与地下生物量线性方程的斜率为0.35,具有显著的线性相关性($P < 0.01$);枝和叶生物量都集中于树冠中部,树冠上层和下层的枝、叶生物量明显低于树冠中层生物量($P < 0.05$),上层和下层生物量之间差异不显著($P > 0.05$),70%根生物量集中0~1.0 m的土层;枝水平上,基于基径和枝长的枝生物量模型解释量超过95%;在各器官生物量最优模型选择上,以 D 为自变量的 $W = aD^b$ 的叶、枝、地上部分生物量模型要优于其他模型;树干、根和全株生物量则是以 $W = aD^bH^c$ 模型最优。银杏各器官生物量表现为干>根>枝>叶,枝和叶生物量垂直分配上,中冠层占最大比例;基于树高和胸径的相对生长模型可以实现对银杏各器官生物量的准确拟合,银杏生物量及碳储量的有效估算。

关键词:生物量;分配格局;异速生长模型;银杏人工林

中图分类号:S792.95 文献标志码:A 文章编号:1000-1522(2017)04-0012-09

LIU Kun; CAO Lin; WANG Gui-bin; CAO Fu-liang. **Biomass allocation patterns and allometric models of *Ginkgo biloba*.** *Journal of Beijing Forestry University* (2017) **39**(4) 12-20 [Ch, 56 ref.] Southern Modern Forestry Collaborative Innovation Center, College of Forestry, Nanjing Forestry University, Nanjing, Jiangsu, 210037, P. R. China.

Based on the *Ginkgo biloba* plantation in northern area of Jiangsu Province, eastern China, 13 sample trees with different diameters at breast height (DBH) were selected, and used to analyze the relationships between above- and below-ground biomass and their allocation patterns. At the individual tree level, allometric models for each component biomass were developed based on independent variables of DBH, tree height (H), D^2H and D^aH^b . The best fitting models were identified by the fitting and test results of parameter estimation, the statistical parameters used in this paper were adjusted determination coefficient (R_{adj}^2), sum of squares for error (SSE), statistics estimating the standard deviation SEE, mean relative deviation (ME), mean relative deviation absolute (MAE), mean estimated error (MPE). The results showed that the whole variation range for plant biomass of the 13 ginkgo trees was 28.50 - 320.27 kg for each tree. Relative proportions of stem, branch, leaf, and root to total tree biomass were 49.4% - 56.6%, 12.1% - 18.9%, 3.8% - 5.5%, and 26%, respectively. The aboveground biomass was significantly linearly correlated with belowground biomass. The slope of the fitted linear model was 0.35. Results showed that the majority leaf and branch biomass occurred in the middle canopy layers, with significant difference between the middle, upper and lower layers in combined biomass of leaves and branches, and there was no significance between upper and lower layers. For all sample trees,

收稿日期:2016-11-16 修回日期:2017-02-21

基金项目:南京林业大学优秀博士论文创新基金、林业公益性行业科研专项(201504105)。

第一作者:刘坤,博士生。主要研究方向:森林培育。Email:vaguelk@outlook.com 地址:210037 江苏省南京市龙蟠路159号南京林业大学林学院。

责任作者:曹林,讲师。主要研究方向:林业遥感。Email:ginkgocao@gmail.com 地址:同上。

本刊网址: <http://j.bjfu.edu.cn>; <http://journal.bjfu.edu.cn>

about 70% of roots were observed in the 0 – 1.0 m soil layer. With soil depth increasing, the root biomass decreased exponentially. At branch level, allometric models based on two variables (i. e. BD and BL) of branch biomass explained more than 95% of the variations in data. The results showed that D was a best independent variable in estimating the biomass of leaf, branch, aboveground section than the rest variables, and $D-H$ was the best in estimating stem, root and total tree biomass. The mean value of proportion of different biomass components showed an order of stem > root > branch > leaf. The middle canopy layers occupied the maximum ratio in vertical and horizontal distribution of branch and leaf biomass, and these results were in consistence with the isometric biomass allocation theory. Allometric models based on independent variables of DBH, and H would be suitable for predicting the above- and below-ground component biomass of ginkgo, and the calculation of ginkgo biomass and carbon storage.

Key words biomass; allocation pattern; allometric model; ginkgo plantation

森林是陆地生态系统的主体,其生物量和净生产力占整个陆地生态系统的86%和70%,对全球碳平衡起着十分重要的作用^[1-2]。根据全国第八次森林资源清查结果,我国森林覆盖率已达21.63%,其中人工林占森林面积的36%,居世界首位^[3]。加强对人工林生物量、碳储量的研究,获得更为准确的森林生物量数据,对深入研究森林生态系统物质循环、碳汇功能、评价生态系统生产力与环境因子之间的关系具有重要的科学价值,也具有很重要的现实意义^[4-5]。

森林生物量的估算,主要采用直接测定法和间接估算法两种方法^[6]。其中直接测定方法又被称为收获法,潘维俦最早采用此方法估测了杉木(*Cunninghamia lanceolata*)人工林的生物量^[7],此后,冯宗炜、李文华等人采用皆伐法对我国南部江西地区马尾松(*Pinus massoniana*)人工林、小兴安岭冷杉(*Abies fabri*)林群落等生物量进行调查^[8-9],李意德等对我国海南岛尖峰岭热带雨林生物量进行初步研究^[10]。直接测定法的优点是精度相对较高,缺点是由于采伐工作量大,对当地资源破坏性严重,成本较高^[11-12],因此目前多使用生物量模型方法进行森林生物量的估算^[13-15],其中相对生长模型方法又是应用最为普遍的一种^[16-19]。

银杏(*Ginkgo biloba*)是最古老的中生代孑遗植物之一,是我国重要的经济树种^[20],它集食用、药用、材用、绿化和观赏等多种用途于一身,具有很高的经济价值和生态价值^[21-22]。彭方仁等以沿海滩涂地区的银杏为对象,建立银杏各器官生物量与地径及树龄之间预估模型,研究了不同农林复合经营模式下银杏生产力的生长规律,但所选银杏为2~7年生,胸径较小,适用范围有限^[23];曹林等人以江苏泰兴银杏林地为研究对象,借助遥感手段,估测了泰兴地区银杏生物量及碳密度空间分布^[24],但是该地银杏林多为嫁接木,其生长规律和生物量与银杏实

生树木有很大的区别,针对银杏实生树木的生物量、生物量分配以及异速生长模型的研究还未见报道。本文以苏北地区银杏人工林为研究对象,通过对银杏样木进行树干解析,建立银杏单木总生物量和各器官生物量的异速生长方程并比较各方程的拟合效果,为研究本地区银杏人工林生物量动态变化规律、估测本地区银杏林生物量提供参考,为银杏人工林的合理经营和管理提供理论依据。

1 研究区概况

研究区位于江苏省邳州市国家银杏博览园,邳州市国家银杏博览园位于江苏省北部,地理位置为117°35'50"~118°10'40"E, 34°07'26"~34°40'48"N,属暖温带半湿润季风气候,四季分明,季风显著,光照和雨量充足,历年平均气温14.0℃,年平均降水量867.8mm,年平均日照时数2318.6h,无霜期211d,该区域潮土为主要类型,分布于平原地区^[25]。

2 研究方法

2.1 样地设置

于2015年8—9月份分别在邳州市国家银杏博览园研究区内均匀布设5块试验区,样区大小为1km×1km,每个样区内设置9块样地。野外测设采用外接江苏GNSS的差分GPS系统进行定位,定位精度为0.1m。分别对标准地内的林木进行每木检尺,测量每株树木胸径、树高等测树因子,根据结果计算各样地的平均胸径和树高,对平均树高和平均胸径相同和相近的样地不再重复选取标准木,共选取标准木13株进行整株挖掘。砍伐前,测量每株标准木的枝下高、南北向冠幅和东西向冠幅。各径级标准木的基本特征如表1所示。

在树干生物量测量中,采用“分层分割法”按2m区分段对树干进行切割并称量各段鲜质量^[26],顶端不足2m的部分作为梢头,从每段树干截取3~

表1 标准木基本信息表
Tab.1 Basic characteristics of sample trees

径级 Diameter at breast height (DBH) class/cm	株数 Tree number	胸径 DBH/cm	树高 Tree height (H)/m	树冠长度 Crown length/m	南北向冠幅 South-north crown width/m	东西向冠幅 East-west crown width/m	生物量 Biomass/kg
10 ~ 15	7	10.9	11.1	6.6	2.6	3.3	28.50
		11.4	11.2	9.3	3.2	2.3	35.70
		13.3	12.3	10.2	5.3	6.4	56.05
		13.4	12.0	9.6	6.0	5.0	56.61
		13.5	11.4	7.8	4.9	4.8	52.35
		13.6	11.2	8.1	4.9	4.5	59.46
		13.8	11.7	9.3	4.7	4.3	60.26
15 ~ 20	3	17.1	13.9	11.9	3.9	8.8	81.36
		17.7	13.5	9.6	5.1	5.6	102.84
		18.8	12.6	10.2	5.7	6.3	108.95
>20	3	20.1	13.0	11.5	6.0	7.2	134.82
		24.8	14.5	12.0	6.5	8.6	223.20
		27.2	13.6	12.6	8.4	9.7	320.27

5 cm 厚的圆盘作为样品称其鲜质量(精确到 0.01 g),后带回实验室在 85 °C 的烘箱中烘干至恒质量,计算树干含水率,推算树干生物量。

按照树干分段,分别称量各段枝和叶的总鲜质量,从每一层枝条中选取生长良好、长度居中、叶量中等的 3 个标准枝,将标准枝摘叶,称其枝质量和叶质量,将每层标准枝的树枝和叶分别混合后,各选取 500 g 左右的样品,准确称其鲜质量,将样品置于烘箱烘干至恒质量。烘干后称干质量(精确到 0.01 g),并计算各层树枝和树叶的含水率,从而得到树枝和树叶的生物量。

地下生物量部分使用挖掘法,在树冠投影范围内,30 cm 为一层,分粗根(> 2 cm)、中根(0.5 ~ 2 cm)和细根(< 0.5 cm)进行挖掘。由于细根对根系的总生物量影响不大且实际操作中很困难,本实验尽量挖掘出全部根系并称量鲜质量^[27]。每株标准木分别取根茎、粗根、细根各取代表性样品 500 g 左右,称其鲜质量,将根茎、粗根、细根的样品置于烘箱烘干至恒质量,烘干后称干质量,然后推算整株标准木地下部分生物量。

2.2 生物量模型的选择

相对生长模型在单木生物量的拟合效果和估计精度方面较其他模型有很大的优势,因此本试验选择相对生长方程对单株银杏各器官生物量进行模拟^[28-30]。研究表明,胸径和树高是计算单木生物量的重要变量^[31],在查阅大量文献的基础上,本研究

在枝水平上选取样枝基径(BD)、样枝长度(BL)建立枝生物量异速生长模型,在株水平上选取以下 4 个方程来模拟银杏单木各器官生物量^[32-35]。由于调查数据存在测量误差,以及样本数据的个体差异,从而导致估算结果存在异方差,因此需对生长方程进行对数转换,为减小对数转换产生的系统性偏差的影响,采用修正系数 CF 进行校正从而获得生物量的无偏估计值^[36]。

$$W = aD^b \quad (1)$$

$$W = aH^b \quad (2)$$

$$W = a(D^2H)^b \quad (3)$$

$$W = aD^bH^c \quad (4)$$

经对数转换和参数修正:

$$W = \exp(a + b \ln D) \cdot CF \quad (5)$$

$$W = \exp(a + b \ln H) \cdot CF \quad (6)$$

$$W = \exp(a + b \ln(D^2H)) \cdot CF \quad (7)$$

$$W = \exp(a + b \ln D + c \ln H) \cdot CF \quad (8)$$

$$CF = e^{(SEE^2/2)} \quad (9)$$

式中:W 为银杏各器官生物量(kg),D 为胸径(cm),H 为树高(m),a、b、c 为拟合系数,CF 为方差修正参数,SEE 为估计标准误差。

2.3 模型的检验

当对单木生物量模型进行评价比较时,一般选择调整决定系数(R_{adj}^2),残差平方和(SSE),平均绝对偏差(MAE),平均相对误差(MPE)作为选择最优模型的检验指标^[37-39]。其中,使用 R_{adj}^2 ,SSE 来检验

模型的拟合效果; MAE 检验模型是否存在系统偏差; MPE 检验生物量估计值的精度^[37, 40-41]。

$$R_{\text{adj}}^2 = 1 - \frac{\sum_{i=1}^n (y_i - \hat{y}_i)^2}{\sum_{i=1}^n (y_i - \bar{y})^2} \quad (10)$$

$$\text{SSE} = \sum_{i=1}^n (y_i - \hat{y}_i)^2 \quad (11)$$

$$\text{MAE} = \sum_{i=1}^n \left| \frac{(y_i - \hat{y}_i)}{n} \right| \quad (12)$$

$$\text{MPE} = \frac{100}{n} \sum_{i=1}^n \frac{|y_i - \hat{y}_i|}{y_i} \quad (13)$$

式中: y_i, \hat{y}_i 分别为生物量实测值和预测值; \bar{y} 为生物量的平均值。

使用 R 软件对生物量、胸径和树高进行参数拟合, 计算各检验指标。计算结果见表 2。

表 2 株水平上各器官生物量测定值

Tab. 2 Measurement of each component biomass at the tree level kg

组分 Component	径级 DBH class		
	10 ~ 15 cm	15 ~ 20 cm	> 20 cm
叶生物量 Leaf biomass	2.62	3.80	17.96
干生物量 Stem biomass	28.20	51.59	146.00
枝生物量 Branch biomass	6.02	16.01	72.60
地上部分生物量 Aboveground biomass	36.84	71.40	236.56
根生物量 Root biomass	13.01	26.32	83.70
总生物量 Total biomass	49.85	97.72	320.26

3 结果与分析

不同径级的银杏生物量差距很大, 胸径 10 ~ 15 cm 的整株生物量为 49.85 kg/株; 胸径 15 ~ 20 cm 和胸径大于 20 cm 的银杏整株生物量分别为 97.72 kg/株和 320.26 kg/株(表 2)。从整株水平来看, 银杏生物量分配表现为: 干 > 根 > 枝 > 叶, 随着胸径的增加, 树干生物量所占比重呈下降趋势, 从 56.6%、52.8% 降至 49.4%; 树枝生物量所占比重有所增加, 从 12.1%、16.4% 增加至 18.9%; 树叶生物量所占比重先降低再增加, 从 5.3%、3.80% 增加至 5.46%; 不同径级的银杏根生物量所占比例则保持相对稳定, 约为 26%; 银杏地上生物量与地下生物

量之间具有显著的线性相关关系, 相关系数达 0.99, 拟合方程的斜率为 0.35(图 1)。

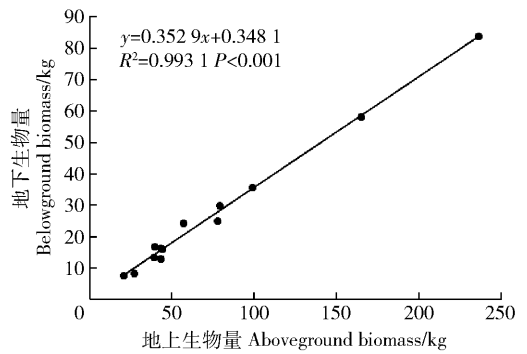


图 1 银杏地上生物量与地下生物量之间的关系
Fig. 1 Relationship between aboveground and belowground biomass of *Ginkgo biloba*

3.1 枝水平上生物量异速生长模型

在枝水平上, 根据异速生长模型分别采用基于基径(BD)和枝长(BL)的单因素(BD)和双因素(BD-BL)建立银杏单木枝生物量模型。如表 3 所示, 枝生物量与基径和枝长两个变量呈正相关, 两个模型的 R_{adj}^2 均大于 0.9, 模型的可解释量超过 90%, 总体回归 F 检验均显著($P < 0.001$)且平均预测误差均小于 25%。基于基径和枝长的 2 变量模型拟合效果要优于基于基径的单变量模型, SSE 降低 0.984, MAE 降低 0.078, 平均预测误差降低 12.68%。

3.2 株水平银杏生物量分配

银杏各器官生物量的垂直分布及银杏枝生物量、叶生物量的水平分布如图 2 所示, 可以看出银杏干形通直挺拔, 树干生物量呈金字塔状分布; 根据 Peichl 等的方法, 可以将整个树冠结构分为上、中、下 3 层^[42]。树枝和树叶生物量分布类似, 主要集中在树冠中层, 根据非参数检验结果: 树冠上层和下层枝生物量明显低于树冠中层生物量($P < 0.05$), 而上层和下层枝生物量没有显著差异($P > 0.05$); 树冠中层叶生物量明显高于树冠上层和下层($P < 0.05$), 而树冠上层叶生物量和下层生物量分布无显著差异($P > 0.05$)。就地下部分生物量而言, 银杏主根发达且分布较深, 但大部分地下生物量分布在 0 ~ 1.0 m 的土壤层。图 2A 为胸径 10 ~ 15 cm 银杏生物量垂直分布结构图, 其中树干生物量的 82.1% 集中在 5.6 m 以下, 枝和叶生物量分布呈正相关, 其中最大叶生物量出现在 5.6 ~ 7.6 m 分段, 最大枝生物量出现在 3.6 ~ 5.6 m 分段, 地下部分生物量分布最深达到 1.2 m, 但 77.6% 的生物量分布在 0 ~ 0.6 m 的土壤层; 图 2B 为胸径 15 ~ 20 cm 银杏生物量垂直分布结构图, 5.6 m 以下的干生物量

表3 枝水平上枝生物量异速生长模型

Tab.3 Allometric models for branch at branch level

生物量 Biomass/kg	模型 Model	系数 Coefficient			R^2_{adj}	显著性 Sig.	CF	SSE	MAE	MPE
		a	b	c						
枝 Branch	$\ln W = a + b \ln BD$	-0.46 ns	3.039***	-	0.904	$P < 0.001$	1.078	1.699	0.279	24.718
	$\ln W = a + b \ln BD + c \ln BL$	0.039 ns	0.916 ns	2.129	0.957	$P < 0.001$	1.026	0.715	0.201	12.038

注: *表示在0.05水平上差异显著; **表示在0.01水平上差异显著; ***表示在0.001水平上差异显著; ns表示在0.05水平上差异不显著; BD表示基径; BL表示枝长。下同。Notes: * means significant difference at $P < 0.05$ level; ** means significant difference at $P < 0.01$ level; *** means significant difference at $P < 0.001$ level; ns means no significant difference at $P < 0.05$ level; BD means branch diameter; BL means branch length. The same below.

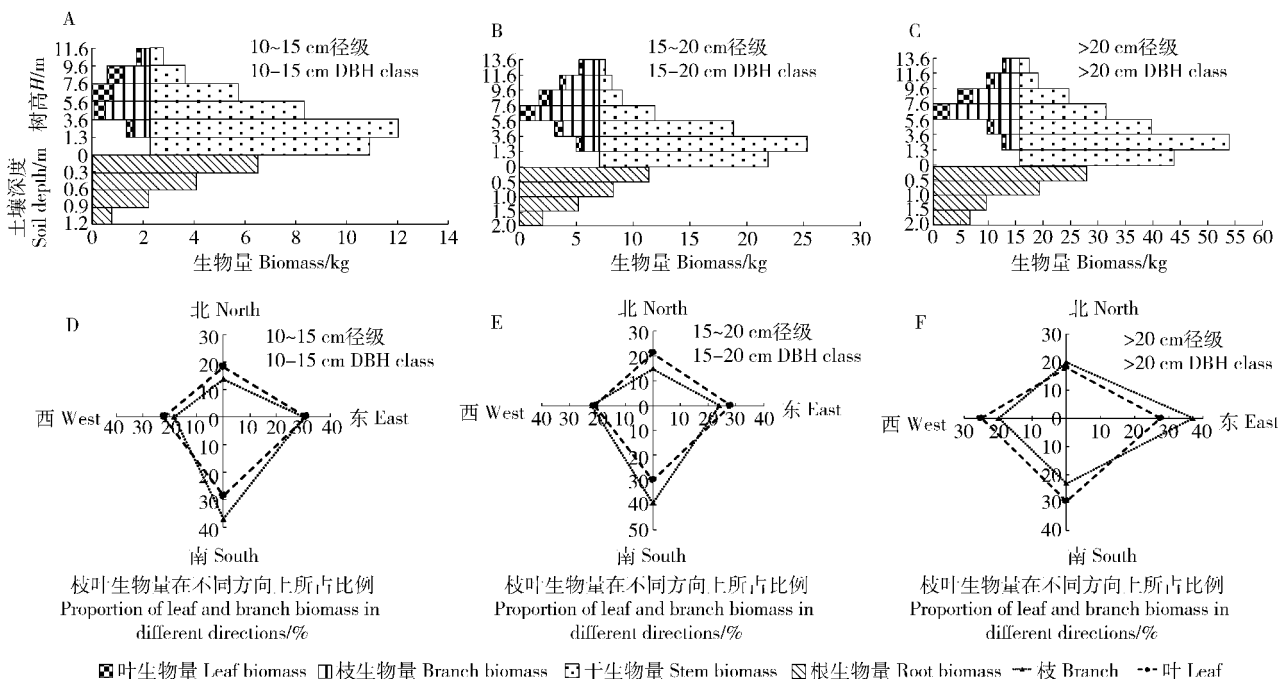


图2 银杏树干、树枝、树叶、树根生物量空间分布图

Fig.2 Horizontal and vertical distribution of stem, branch, leaf and root biomass of *G. biloba*

占整个树干生物量的84.1%,树干上部生物量较少,9.6 m以上部分,枝生物量超过树干生物量,枝生物量和叶生物量的最大值都出现在5.6~7.6 m区分段,分别为4.85和1.16 kg,地下部分生物量分布可达到2.0 m处,其中73.7%的生物量分布在0~1.0 m的土壤层;图2C为胸径大于20 cm银杏生物量垂直分布结构图,5.6 m以下部分生物量占整个树干生物量的75.1%,较之15~20 cm银杏树干生物量所占比例下降10.4%,树枝和树干生物量分布呈抛物线状,其中最大值出现在5.6~7.6 m分段,9.6 m以上部分,侧枝生物量超过树干生物量,地下部分生物量集中土壤上层,0~1.0 m土壤层根生物量约占整个地下部分生物量74.3%,1.5 m以下根生物量较之15~20 cm银杏地下部分生物量所占比例增加2.8%。图3D、E、F分别为不同径级银杏树枝和树叶生物量水平分布,由于不同方向上的光照条件的差异,枝、叶生物量在水平方向上分布也有一定的区别,总体来看,东向和南向的枝、叶生物

量要比北向和西向的生物量要高,从不同径级枝、叶生物量的水平分布来看,不同径级叶生物量在水平方向上分布比例相对一致,北向、东向、南向、西向大致按照2:3:3:2的比例分布,不同径级的枝生物量各水平方向上所占的比例有较大变动,10~15 cm径级,北向所占比例最少,为13.8%,南向最大,为37%,15~20 cm径级,南向所占比例最大(39.2%)北向所占比例最小(14.7%),大于20 cm径级,最大比例出现在东向(37.1%),最小比例出现在西向(19.8%)。

3.3 株水平上银杏异速生长模型

以单株银杏实测生物量为因变量, D 、 H 和 D^2H 为自变量,采用4种相对生长模型进行回归拟合,一共建立了银杏叶、树干、树枝、地上部分、地下部分和银杏全株生物量模型24个,以调整决定系数(R^2_{adj}),残差平方和(SSE),平均绝对偏差(MAE),平均相对误差(MPE)作为模型拟合效果的评价指标,结果表明:24个拟合模型除了以树高(H)为自

变量的单因素模型之外,其他模型的总体回归 F 检验均显著 ($P < 0.001$), R^2_{adj} 在 0.550 ~ 0.990, SSE 在 0.077 ~ 6.183, 平均预测误差在 1.20% ~ 44.66% 之间,可以说明银杏单木各器官生物量受 D 、 H 或 D^2H 的影响,不同模型拟合的效果差异很大。从表 4 统计结果可以看出,4 个银杏叶生物量模型的 R^2_{adj} 在 0.571 ~ 0.868 之间, SSE 在 0.749 ~ 2.518 之间, 平均相对误差 MPE 在 17.536% ~ 33.011% 之间,其中,拟合方程(7)平均相对误差最小,预估精度达到 82.464%, R^2_{adj} 值 0.868, MAE 为 0.199, 说明模型不存在明显的系统偏差。在 4 个银杏树干生物量模型中,以 H 为自变量的相对生长模型(方程 8) R^2_{adj} 为 0.646, SSE 为 1.634, MPE 为 7.76%, 而以 D 、 D^2H 和 $D \sim H$ 为自变量相对生长模型(方程 7、9、10)其 R^2_{adj} 分别下降了 0.344、0.337 和 0.344, SSE 下降了 1.588、0.034 和 1.588, MPE 较之下降了 6.478%、6.202% 和 6.481%, 其他 3 个方程的 MAE 也小于方程 8, 但方程 7、9、10 相互之间差距不大。4 个枝水平上生物量相对生长模型 R^2_{adj} 在 0.55 ~ 0.871 之

间,残差平方和 SSE 在 1.377 ~ 6.183 之间,模型的平均相对误差 MPE 在 26.79% ~ 44.67% 之间,预估精度在 55.33% ~ 73.21%, 模型拟合效果远远差于基于基径和枝长的生物量模型。在根生物量最优生长模型选择上,方程 7 和方程 10 的各项评价指标差距不大, R^2_{adj} 分别为 0.982 和 0.983, SSE 为 0.107、0.104, MPE 为 2.761% 和 2.657%, 预估精度 97.239% 和 97.343%。4 个地上部分生物量模型中,以 D 为变量的方程 7,以 D^2H 为变量的方程 9 和以 D 、 H 为变量的方程 10 的 R^2_{adj} 在 0.967 ~ 0.981 之间, SSE 均小于 0.2, MPE 在 2.66% ~ 3.54% 之间, 预估精度在 96.46% ~ 97.34% 之间。4 个全株生物量模型中,方程 7、9、10 各项评价指标差距不大, R^2_{adj} 分别为 0.985、0.972 和 0.986, SSE 和 SEE 分别为 0.081、0.15、0.077 和 0.086、0.115、0.088, MPE 分别为 1.55%、1.82% 和 1.56%, 预估精度为 98.45%、98.18% 和 98.44%, MAE < 0.1 , 说明模型不存在明显的系统偏差。

表 4 银杏不同器官生物量模型参数估计、拟合结果和检验结果

Tab.4 Parameter estimation, fitting and test results of different components of *G. biloba* biomass

模型 Model	生物量 Biomass/kg	系数 Coefficient			R^2_{adj}	显著性 Sig.	CF	SSE	MAE	MPE
		a	b	c						
$\ln W = a + b \ln D$	叶 Leaf	-5.21 ***	2.37 ***		0.868	$P < 0.001$	1.025 0	0.752	0.199	17.535
	干 Stem	-2.23 ***	2.17 ***		0.989	$P < 0.001$	1.000 1	0.046	0.048	1.280
	枝 Branch	-6.95 ***	3.36 ***		0.871	$P < 0.001$	1.077 0	1.471	0.263	26.879
	地上 Aboveground	-2.56 ***	2.40 ***		0.980	$P < 0.001$	1.003 0	0.104	0.073	1.848
	根 Root	-3.75 ***	2.45 ***		0.989	$P < 0.001$	1.000 6	0.107	0.078	2.761
	全株 Total	-2.29 ***	2.41 ***		0.985	$P < 0.001$	1.000 2	0.081	0.066	1.550
$\ln W = a + b \ln H$	叶 Leaf	-14.09 **	6.13 **		0.571	$P < 0.010$	1.075 4	2.518	0.356	33.011
	干 Stem	-10.75 **	5.77 ***		0.698	$P < 0.001$	1.004 7	1.634	0.297	7.758
	枝 Branch	-19.13 **	8.53 **		0.550	$P < 0.001$	1.153 1	6.183	0.489	44.667
	地上 Aboveground	-10.51 **	5.09 ***		0.668	$P < 0.001$	1.005 4	2.166	0.325	7.890
	根 Root	-13.24 **	6.46 ***		0.678	$P < 0.001$	1.010 8	2.265	0.337	11.212
	全株 Total	-11.55 **	6.32 ***		0.068	$P < 0.001$	1.004 8	2.159	0.327	7.393
$\ln W = a + b \ln(D^2H)$	叶 Leaf	-6.95 ***	1.03 ***		0.853	$P < 0.001$	1.025 4	0.770	0.206	17.974
	干 Stem	-3.84 ***	0.95 ***		0.980	$P < 0.001$	1.000 2	0.080	0.058	1.556
	枝 Branch	-9.38 ***	1.46 ***		0.852	$P < 0.001$	1.080 0	1.719	0.288	28.092
	地上 Aboveground	-4.32 ***	1.04 ***		0.967	$P < 0.001$	1.000 5	0.168	0.082	2.040
	根 Root	-5.60 ***	1.07 ***		0.967	$P < 0.001$	1.001 0	0.174	0.103	3.542
	全株 Total	-4.07 ***	1.05 ***		0.972	$P < 0.001$	1.000 3	0.145	0.080	1.823
$\ln W = a + b \ln D + c \ln H$	叶 Leaf	-3.26 ***	2.68 ***	-1.12 ***	0.861	$P < 0.001$	1.025 2	0.749	0.200	17.649
	干 Stem	-1.61 ***	2.27 ***	-0.36 ***	0.990	$P < 0.001$	1.000 2	0.046	0.480	1.277
	枝 Branch	-3.14 ***	3.97 ***	-2.18 ***	0.870	$P < 0.001$	1.077 2	1.377	0.257	26.786
	地上 Aboveground	-1.18 ***	2.62 ***	-0.79 ***	0.981	$P < 0.001$	1.000 3	0.100	0.073	1.864
	根 Root	-2.64 ***	2.63 ***	-0.64 ***	0.980	$P < 0.001$	1.000 7	0.104	0.074	2.657
	全株 Total	-1.01 ***	2.61 ***	-0.73 ***	0.986	$P < 0.001$	1.000 2	0.077	0.067	1.564

4 结论与讨论

植物各器官生物量的分配受植物的种类、年龄、植株大小和水分、温度、光照等外部环境的影响。本研究中随着银杏径级的增加,树干生物量比例呈现下降的趋势,树枝生物量比例随着径级的增加而增加,树叶生物量比例先减小后增加,根生物量比例则保持相对稳定。这不同于以往研究得到的林木树干生物量比例随着径级的增加而增大,树枝和树叶生物量比例随着径级的增加而降低的规律^[37,43]。究其原因可能是由银杏的树种特性决定的,银杏属于单轴分枝树种,顶端优势较强,故生长前期为树高生长,干生物量迅速累积,而当到达主林层后,开始向水平方向生长,树枝增粗,树冠面积增加^[20]。

通常地下部分生物量约占总生物量的21%,地上活立木生物量约占70%^[44],在本研究中,银杏单木树干生物量占总生物量的49.4%~56.6%,树枝生物量占总生物量的12.1%~18.9%,树叶生物量占总生物量的3.8%~5.5%,根生物量占总生物量的26%,与之相差不大。根据前人研究,在单木水平上,林木地上生物量与地下生物量存在线性关系^[45-46],本文中银杏地上部分生物量与地下生物量线性方程的斜率为0.35,具有显著的线性相关性,这与黄玫等人关于中国区域植被地上和地下生物量模拟的结果相类似^[47-48]。从建模角度,选取建模的样木直径应该均匀分布,样木之间直径差异应为等间隔,本文共选取13株样木,直径分布为10.9~27.2 cm,其中7株在14 cm以下,存在建模样本直径分布不均的情况,出现这种情况的原因在于受现实条件的限制以及资源保护的问题,很难满足样木均匀选取,为了减少此情况造成的误差,在样地布设过程中,按照抽样方法在整个试验区布设并选择样地,标准木的选取也是通过计算各样地的树高和胸径得到,保证建模数据的准确性;在建模过程中,使用对数变换并引入修正参数CF,尽量减少误差。

在银杏各器官生物量垂直分布的研究中,枝和叶生物量都集中于树冠中部,树冠上层和下层的枝、叶生物量明显低于树冠中层生物量($P < 0.05$),上层和下层生物量之间没有显著差异。出现这种现象的原因在于枝叶生物量的垂直分配受到光合作用的影响。在生长过程中,70%的太阳辐射被树冠上层截获,经过冠层的遮挡、反射,树冠从上到下或得的光照逐渐减少,最后仅有3%~10%的太阳辐射可以到达树冠底部^[49-50]。另一方面,生物量受收累积时间的影响,树冠上层多为新生枝、叶,生物量累积时间短,故上层生物量比例也很小^[51]。70%根生物

量集中0~1.0 m的土层,根生物量分布的深度与胸径的大小成正比,且胸径越小,分布于上层土壤的根生物量比例越大^[52]。在枝、叶生物量的水平方向分布上,东向和南向的枝、叶生物量要比北向和西向的生物量要高,且随着胸径的增加,生物量分布由东部向东部集中。

本文分别采用 D 、 H 、 D^2H 、 $D \sim H$ 为自变量,采用 $W = \exp(a + b \ln D) \cdot CF$, $W = \exp(a + b \ln H) \cdot CF$, $W = \exp(a + b \ln D + c \ln H) \cdot CF$, $W = \exp(a + b \ln(D^2H)) \cdot CF$ 对银杏的叶、干、枝、地上部分、根和地下部分生物量进行拟合并选择出最优模型,结果表明:以胸径为自变量的叶、枝、地上部分生物量模型要优于其他模型;树干、根和全株生物量则是以 $D \sim H$ 为自变量的模型最优。本研究中引进树高作为第2个变量进行生物量的预测,虽然对树干、树根和全株生物量模型的拟合精度有所提高,但是效果并不明显,对叶、枝和地上部分生物量的模拟效果比胸径的拟合效果要差,原因可能在于:首先当一个参数已经很好描述相关关系时,再引入新的参数可能会降低描述的准确性^[53-54];其次也可能与胸径和树高之间较高的共线性系数有关^[55]。在实际调查中,受客观条件和测量方法的影响,往往不能获得准确的树高数据,因此当对估算要求精度不高或者估算整株生物量时,可以忽略树高因子^[27,56]。

参 考 文 献

- [1] OLSON J S, WATTS J A, ALLISON L J. Carbon in live vegetation of major world ecosystems[R]. 1983.
- [2] 方精云,刘国华,徐嵩龄. 我国森林植被的生物量和净生产量[J]. 生态学报,1996,16(5):497-508.
FANG J Y, LIU G H, XU S L. Biomass and net production of forest vegetation in China [J]. Acta Ecologica Sinica, 1996, 16(5):497-508.
- [3] 国家林业局. 第八次全国森林资源清查结果[J]. 林业资源管理, 2014(1):1-2.
State Forestry Administration. The 8th national forestry inventory results [J]. Forest Resources Management, 2014(1):1-2.
- [4] 冯宗炜. 中国森林生态系统的生物量和生产力[M]. 北京: 科学出版社,1999:191-196.
FENG Z W. Biomass and primary productivity of forest ecosystems in China[M]. Beijing: Science Press, 1999:191-196.
- [5] FANG J Y, WANG Z M. Forest biomass estimation at regional and global levels, with special reference to China's forest biomass[J]. Ecological Research, 2001, 16(3):587-592.
- [6] 罗云建,张小全,王效科,等. 森林生物量的估算方法及其研究进展[J]. 林业科学,2009,45(8):129-134.
LUO Y J, ZHANG X Q, WANG X K, et al. Forest biomass estimation methods and their prospects [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2009, 45(8):129-134.
- [7] 潘维涛,李利村,高正衡,等. 杉木人工林生态系统中的生物产

- 量及其生产力的研究[J]. 湖南林业科技, 1978 (5): 2-14.
- PAN W S, LI L C, GAO Z H, et al. Study on biomass and productivity in ecology system of China fir plantation[J]. Hunan Forestry Science and Technology, 1978 (5): 2-14.
- [8] 冯宗炜, 陈楚莹, 张家武, 等. 湖南会同地区马尾松林生物量的测定[J]. 林业科学, 1982, 18(2): 127-134.
- FENG Z W, CHEN C Y, ZHANG J W, et al. Determination of biomass of *Pinus massoniana* stand in Huitong County, Hunan Province[J]. Scientia Silvae Sinicae, 1982, 18(2): 127-134.
- [9] 李文华. 小兴安岭谷地云冷杉林群落结构和演替的研究[J]. 资源科学, 1980, 2(4): 17-29.
- LI W H. Community structure and succession of valley spruce-fir forest in Xiaoxing'an Mountains, China[J]. Natural Resources, 1980, 2(4): 17-29.
- [10] 李意德, 曾庆波, 吴仲民, 等. 尖峰岭热带山地雨林生物量的初步研究[J]. 植物生态学与地植物学学报, 1992, 16(4): 293-300.
- LI Y D, ZENG Q B, WU Z M, et al. Study on biomass of tropical mountain rain forest in Jianfengling, Hainan Province [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 1992, 16(4): 293-300.
- [11] 张志, 田昕, 陈尔学, 等. 森林地上生物量估测方法研究综述[J]. 北京林业大学学报, 2011, 33(5): 144-150.
- ZHANG Z, TIAN X, CHEN E X, et al. Review of methods on estimating forest aboveground biomass [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2011, 33(5): 144-150.
- [12] CHUNG S Y, YIM J S, CHO H K, et al. Comparison of forest biomass estimation methods by combining satellite data and field data[J/OL]. Proceedings of IUFRO Division, 2009, 4[2016-08-02]. <https://www.researchgate.net/publication/237334259>.
- [13] 王维枫, 雷渊才, 王雪峰, 等. 森林生物量模型综述[J]. 西北林学院学报, 2008, 23(2): 58-63.
- WANG W F, LEI Y C, WANG X F, et al. A review of forest biomass models [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2008, 23(2): 58-63.
- [14] 唐守正, 张会儒, 胥辉. 相容性生物量模型的建立及其估计方法研究[J]. 林业科学, 2000, 36(增刊1): 19-27.
- TANG S Z, ZHANG H R, XU H. Study on establish and estimate method of compatible biomass model[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2000, 36(Suppl. 1): 19-27.
- [15] CHAVE J, ANDALO C, BROWN S, et al. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests [J]. Oecologia, 2005, 145(1): 712-735.
- [16] 曾伟生, 唐守正. 一个新的通用性相对生长生物量模型[J]. 林业科学, 2012, 48(1): 48-52.
- ZENG W S, TANG S Z. A new general biomass allometric model [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2012, 48(1): 48-52.
- [17] 罗天祥. 中国主要森林类型生物生产力格局及其数学模型[D]. 北京: 中国科学院研究生院, 1996.
- LUO T X. Patterns of net primary productivity for Chinese major forest types and their mathematical models[D]. Beijing: Graduate University of the Chinese Academy of Sciences, 1996.
- [18] 左舒翟, 任引, 翁闲, 等. 亚热带常绿阔叶林 9 个常见树种的生物量相对生长模型[J]. 应用生态学报, 2015, 26(2): 356-362.
- ZUO S D, REN Y, WENG X, et al. Biomass allometric equations of nine common tree species in an evergreen broadleaved forest of subtropical China[J]. The Journal of Applied Ecology, 2015, 26(2): 356-362.
- [19] MUUKKONEN P. Generalized allometric volume and biomass equations for some tree species in Europe[J]. European Journal of Forest Research, 2007, 126(2): 157-166.
- [20] 曹福亮. 中国银杏志[M]. 北京: 中国林业出版社, 2007.
- CAO F L. Chinese notes of *Ginkgo biloba* [M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2007.
- [21] 陈西娟, 王成章, 叶建中. 银杏叶化学成分及其应用研究进展. 生物质化学工程[J]. 2008, 42(4): 57-62.
- CHEN X J, WANG C Z, YE J Z. Research progress of chemical constituents of *Ginkgo biloba* Linn. leaves and their application [J]. Biomass Chemical Engineering, 2008, 42(4): 57-62.
- [22] 邵继平, 王伯初, 陈欣, 等. 银杏叶提取物药用价值的研究进展[J]. 重庆大学学报(自然科学版), 2003, 26(1): 130-134.
- SHAO J P, WANG B C, CHEN X, et al. Advanced research on pharmacology value of the extracts of *Ginkgo biloba* leaves [J]. Journal of Chongqing University(Natural Science Edition), 2003, 26(1): 130-134.
- [23] 彭方仁, 张纪林, 李杰, 等. 海岸带不同林农复合经营模式的生物生产力研究[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2000, 24(2): 78-82.
- PENG F R, ZHANG J L, LI J, et al. Studies on biomass productivity of three different agroforestry models in seacoast area [J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 2000, 24(2): 78-82.
- [24] 曹林, 阮宏华, 代劲松, 等. 基于 HJ-1A/1B CCD 数据的区域银杏生物量估测及碳密度制图[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2013, 37(2): 8-14.
- CAO L, RUAN H H, DAI J S, et al. The regional biomass estimation and carbon density mapping of *Ginkgo biloba* based on HJ-1A/1B CCD satellite image[J]. Journal of Nanjing Forestry University(Natural Sciences Edition), 2013, 37(2): 8-14.
- [25] 于庚康, 罗艳, 高苹, 等. 区域农业经济气象敏感性和气象经济效益[J]. 生态学杂志, 2012, 31(5): 1265-1271.
- YU G K, LUO Y, GAO P, et al. Meteorological sensitivity and meteorological services economic benefit of regional agricultural economy[J]. Chinese Journal of Ecology, 2012, 31(5): 1265-1271.
- [26] 孟宪宇. 测树学[M]. 北京: 中国林业出版社, 2006: 197-199.
- MENG X Y. Forest measurement [M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2006: 197-199.
- [27] WANG C. Biomass allometric equations for 10 co-occurring tree species in Chinese temperate forests [J]. Forest Ecology and Management, 2006, 222(1): 9-16.
- [28] 明安刚, 郑路, 麻静, 等. 铁力木人工林生物量与碳储量及其分配特征[J]. 北京林业大学学报, 2015, 37(2): 32-40.
- MING A G, ZHEN L, MA J, et al. Biomass and carbon stock and allocation characteristic in *Mesua ferrea* plantation [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2015, 37(2): 32-40.

- [29] GOWER S T, KUCHARIK C J, NORMAN J M. Direct and indirect estimation of leaf area index, APAR, and net primary production of terrestrial ecosystems [J]. *Remote Sensing of Environment*, 1999, 70(1):29-51.
- [30] HALL R J, CASE B S. Erratum: assessing prediction errors of generalized tree biomass and volume equations for the boreal forest region of west-central Canada [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2008, 38(6):878-889.
- [31] SALIS S M, ASSIS M A, MATTOS P P. Estimating the aboveground biomass and wood volume of savanna woodlands in Brazil's Pantanal Wetlands based on allometric correlations [J]. *Forest Ecology & Management*, 2006, 228(1):61-68.
- [32] TER-MIKAELIAN M T, KORZUKHIN M D. Biomass equations for sixty-five North American tree species [J]. *Forest Ecology & Management*, 1997, 97(1):1-24.
- [33] ZIANIS D. Predicting mean aboveground forest biomass and its associated variance [J]. *Forest Ecology & Management*, 2008, 256(6):1400-1407.
- [34] BEETS P N, KIMBERLEY M O, OLIVER G R, et al. Allometric equations for estimating carbon stocks in natural forest in New Zealand [J]. *Forests*, 2012, 3(3):818-839.
- [35] NÁVAR J. Allometric equations for tree species and carbon stocks for forests of northwestern Mexico [J]. *Forest Ecology & Management*, 2009, 257(2):427-434.
- [36] WANG C. Biomass allometric equations for 10 co-occurring tree species in Chinese temperate forests [J]. *Forest Ecology & Management*, 2006, 222(1):9-16.
- [37] PARESOL B R. Assessing tree and stand biomass: a review with examples and critical comparisons [J]. *Forest Science*, 1999, 45(4):573-593.
- [38] ZABEK L M, PRESCOTT C E. Biomass equations and carbon content of aboveground leafless biomass of hybrid poplar in Coastal British Columbia [J]. *Forest Ecology & Management*, 2006, 223(1-3):291-302.
- [39] SILESHI G W. A critical review of forest biomass estimation models, common mistakes and corrective measures [J]. *Forest Ecology and Management*, 2014, 329: 237-254.
- [40] NELSON B W, MESQUITA R, PEREIRA J L G, et al. Allometric regressions for improved estimate of secondary forest biomass in the central Amazon [J]. *Forest Ecology & Management*, 1999, 117(1-3):149-167.
- [41] KOZAK A, KOZAK R. Does cross validation provide additional information in the evaluation of regression models? [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2003, 33(6):1499.
- [42] PEICHL M, ARAIN M A. Allometry and partitioning of above-and belowground tree biomass in an age-sequence of white pine forests [J]. *Forest Ecology & Management*, 2007, 253(1-3):68-80.
- [43] 董点,林天喜,唐景毅,等. 紫椴生物量分配格局及异速生长方程 [J]. *北京林业大学学报*, 2014, 36(4):54-63.
DONG D, LIN T X, TANG J Y, et al. Biomass allocation patterns and allometric models of *Tilia amurensis* [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2014, 36(4): 54-63.
- [44] HOUGHTON R A, LAWRENCE K T, HACKLER J L, et al. The spatial distribution of forest biomass in the Brazilian Amazon: a comparison of estimates [J]. *Global Change Biology*, 2001, 7(7): 731-746.
- [45] 汪金松,张春雨,范秀华,等. 臭冷杉生物量分配格局及异速生长模型 [J]. *生态学报*, 2011, 31(14): 3918-3927.
WANG J S, ZHANG C Y, FAN X H, et al. Biomass allocation patterns and allometric models of *Abies nephrolepis* Maxim. [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(14):3918-3927.
- [46] ZHANG H, SONG T, WANG K, et al. Influences of stand characteristics and environmental factors on forest biomass and root-shoot allocation in southwest China [J]. *Ecological Engineering*, 2016, 91:7-15.
- [47] 黄玫,季劲钧,曹明奎,等. 中国区域植被地上与地下生物量模拟 [J]. *生态学报*, 2006, 26(12):4156-4163.
HUANG M, JI J J, CAO M K, et al. Modeling study of vegetation shoot and root biomass in China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(12):4156-4163.
- [48] LI Z, KURZ W A, APPS M J, et al. Belowground biomass dynamics in the carbon budget model of the Canadian forest sector: recent improvements and implications for the estimation of NPP and NEP [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2011, 33(1): 126-136.
- [49] LEVERENZ J W. Shade-shoot structure, photosynthetic performance in the field, and photosynthetic capacity of evergreen conifers [J]. *Tree Physiology*, 1996, 16(16):109-114.
- [50] BRIX H. Effects of thinning and nitrogen fertilization on branch and foliage production in Douglas-fir [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 1981, 10(11): 502-511.
- [51] XIAO C W, CEULEMANS R. Allometric relationships for below-and aboveground biomass of young Scots pines [J]. *Forest Ecology & Management*, 2005, 203(1-3):177-186.
- [52] LACLAU P. Root biomass and carbon storage of ponderosa pine in a northwest Patagonia plantation [J]. *Forest Ecology & Management*, 2003, 173(1):353-360.
- [53] NETER J, KUTNER M H, NACHTSHEIM C J, et al. Applied linear statistical model [J]. *Journal of the American Statistical Association*, 1986, 81:19-32.
- [54] 李轩然,刘琪璟,陈永瑞,等. 千烟洲人工林主要树种地上生物量的估算 [J]. *应用生态学报*, 2006, 17(8):1382-1388.
LI X R, LIU Q J, CHEN Y R, et al. Aboveground biomass of three conifers in Qianyanzhou plantation [J]. *The Journal of Applied Ecology*, 2006, 17(8):1382-1388.
- [55] 向玮,雷相东,刘刚,等. 近天然落叶松云冷杉林单木枯损模型研究 [J]. *北京林业大学学报*, 2008, 30(6):90-98.
XIANG W, LEI X D, LIU G, et al. Individual tree mortality models for semi-natural larch-spruce-fir forests in Jilin Province, northeastern China [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2008, 30(6): 90-98.
- [56] MOWRER H T, FRAYER W E. Variance propagation in growth and yield projections [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 1986, 16(6): 1196-1200.

(责任编辑 范娟)

责任编委 雷相东 张会儒)