

目 录

序	iii
第 1 章 生产力的概念与测定原理	1
1.1 生产力的概念与定义	1
1.2 生产力的测定原理	2
第 2 章 草原生产力的测定法	5
2.1 现存量的测定法	5
2.2 分层刈割法	8
2.3 根据极大现存量估算生产量	15
2.4 枯死凋落量的估算	17
2.5 被动物采食量的估算	25
2.6 常绿草本的地上部生产量	26
2.7 地下部分生产量的估算	28
2.8 草原生产力测定的一例——荻群落	36
2.9 多种混合群落地部分生产量测定方法的探讨	47
参考文献	57
第 3 章 森林生产力测定法	58
3.1 现存量的测定法	58
3.2 枯死、凋落量的估算	75
3.3 动物采食量的估算	78
3.4 树干生长量的测定——树干解析	79
3.5 地上部生产量的测定	85
3.6 地下部生产量的测定	96
3.7 森林生产力测定的实例	97
3.8 森林生产力的季节变化	105

参考文献.....	118
译者的话.....	120

第1章 生产力的概念与测定原理

1.1 生产力的概念与定义

通过植物群落和植物种群的光合作用进行的有机质生产,叫做第一性生产 (primary production)。从此语的严格涵义来讲,不仅要把光合生产,还要把化学合成所形成的有机质生产(化学合成细菌所进行的)包括在第一性生产之中,但后者在数量上重要性较小,所以在本分册的主题即陆地绿色植物群落的第一性生产力中,不予考虑。所谓生产力 (productivity) 即对生产量的表示,指单位面积单位时间所生产的有机质的量,亦即生产的速度。生产力这个名词有时也在不很严格的意义上加以使用。例如表示某地区植物的繁茂程度、种类的多少、土地和水体的肥沃度时也使用此词。但此处是按上述定义使用这一名词的。

第一性生产包含两个概念。即一定期间内植物从无机物生产出来的有机质叫做总生产量 (gross production P_g)。这里面包括相同期间内植物呼吸所引起的有机质消耗量 (R)。与此相对的是从总生产量扣除植物器官呼吸量后的剩余叫做净生产量 (net production P_n)。换言之,净生产量即一定期间内、以植物的组织或贮藏物质的形式表现出来的蓄积起来的有机质数量。昼间一定时间内的净生产量则指该时间内的光合量扣掉呼吸量的余值。一天的净生产量,即昼间的光合量扣除昼间呼吸量和夜间呼吸量后的剩余值。

以前在林业、农业和牧业上所研究的生产量和生产力仅

指植物器官中有经济价值的有用部分的产量。例如农业上的水稻谷粒、白薯块根，林业上的树木干材、畜牧业上的牧草地上茎叶部分，这样一些有经济用途的部分。但生态学所研究的植物生产量与此不同，它不管是否有经济用途，而是指整个植物的有机质生产量，因此应当与上述产量严格加以区别。

此外，一定面积的地段上某个时间存在着的活植物体的量叫做现存量 (standing crop) 或者生物量 (biomass)。这也是和生产力不相同的概念。现存量是用量来表示，而生产量则是用生产“速度”来表示，这一点应当注意。

1.2 生产力的测定原理

从上述关系可知得以成立下式

$$P_s = P_n + R \quad (1.1)$$

P_n 是一定期间内植物体所体现的有机质的量，设该期间的开始时间 (t_1) 终了时间 (t_2) 的植物体现存量(干重)分别为 B_1 和 B_2 ，则

$$\begin{aligned} P_n &= \Delta B + L + G \\ \Delta B &= B_2 - B_1 \end{aligned} \quad (1.2)$$

ΔB 是 t_1-t_2 间的现存量的变化，也就是这一段时间的生长量。 L 表示此期间枯死、脱落损失的量， G 是被草食性动物吃掉的损耗量。此式可以表示生产量测定的基本原理，如 1.2 式所示，根据植物现存量(干重量)的测定与各种损失量的测定求出净生产量，再加上呼吸量即为总生产量。这样求现存量的方法叫做收割法 (harvest method) 或者堆积法。

另一方面可以根据光合和呼吸的气体代谢量的测定直接求算 P_n 和 P_s 。关于根据气体代谢的研究法在本丛书中有另册详述。

严格地讲上式各项只在以共同的基础，例如用炭素或者能量来表示时才能够成立。将 CO_2 的吸收量或者放出量换算成干重量的时候，一般是用 $(\text{C}_6 \text{ H}_{10} \text{ O}_5)_n$ 这样一个多糖类的一般式 (CO_2 重量乘以 0.614 倍)。这是由于 (1) 光合生成的或者作为呼吸的基质的物质一般说来是以淀粉为代表的多糖类，(2) 植物体干物质的炭素含量与上述多糖类的炭素含量相近。但植物体的炭素含量因器官而有相当差异，因季节有所变化。因此，譬如根据现存量的变化，用 1.2 式测定的 P_n 与 CO_2 代谢量乘以 0.614 倍所求得的 P_n ，在理论上不可能是相等的。

上式并没有采用炭素量或者能量这样一个共同的基础，既然采用的是以植物体的干重量为基础，应当时刻想到：归根结蒂它是一个近似式。但是回到实际问题上来，即使以干重量为基础，假设此式是能够正确成立的，也并没有什么问题。理由是：在测定植物生产量中，一般说来，在气体代谢量的测定、现存量和生长量的测定以及枯死和被采食量的测定中存在着较大的误差。

下面谈谈根据堆积方式测定生产力的原理。期间 t_1-t_2 的生产，必然以 t_1 已经存在着某个量的植物体为前提的。设此量为 B_1 。 t_1-t_2 这一期间内在 B_1 的基础上又新添加了净生产量 P_n 。另一方面， B_1 的一部分和 P_n 的一部分在此期间内枯死了。相应的量分别为 L_0 和 L_n ，即 1.2 式的 L 相当于 L_0 和 L_n 的合计。同样，1.2 式的 G 是 B_1 的一部分被采食量 G_0 和 P_n 的一部分被采食量 G_n 的合计。所以 P_n 里面到 t_2 时残留的量设为 B_{2n} ，则

$$P_n = B_{2n} + L_n + G_n \quad (1.3)$$

得以成立。 P_n 可以通过 1.2 式或者 1.3 式进行求算。如果用 1.2 式，对枯死、凋落量 L 和被采食量 G 不需要作为 L_0 和 L_n 、

G_0 和 G_n 加以区别，而使用 1.3 式时，需要加以区别。

哪—个方法更合适，主要取决于群落的性质，也与期间 t_1-t_2 的取法有关系。例如，1.3 式对于 t_1 时存在的老的部分和 t_1-t_2 期间新生产的一部分之间的物质运转是忽略不计的。这个算式只是在把新的部分看作只由新的物质构成的、旧的部分是只由旧的物质构成的情况下才得以成立。把期间定为 1 年，或者以 1 年为单位，超过 1 个单位时，由于表现上的互相抵消，有时那样的条件也是能够成立的。但是考虑到生产力的季节性变化，则此式必须有适当的校正才能够使用。

生产量测定的期间，一般为 1 年。对于第 2 章所涉及的草原来讲，有时也可以研究短于 1 年的期间，譬如不同月份的生产量，但在森林的研究中几乎没有这样的课题。因此，尤其在第 3 章中，除了 3.8 节外，生产量这一名词是作为年生产量的同义语来使用的。这是提请注意的一个问题。

第2章 草原生产力的测定法*

2.1 现存量的测定法

现存量的测定是借堆积法测定生产量的重要基础。如果这种测定是不精确的，那么在此基础上即使进行任何精密的测定，结果都几乎是无意义的。

进行草原植物现存量测定之前，必须先确定调查所需要的样方面积、取样的数目和场所。这时，应当注意尽量以较少的劳力获得精确的测值。

笼统地讲一片草原，但局部地段的植物组成和生长状态是有相当差异的。因此应当在外貌均一的地段设置样地。尤其当旨在探求现存量的季节变化、获得精度较高的测值时，需要均一而且面积较广的样地。如林下小型草本群落也要有10米见方的程度，而高草群落则至少需要数十米见方。如果不这样大小的面积，则一次的取样数就是较少的，精确度当然也难免有所降低。在进行现存量样地调查时，样地周围难免被践踏，例如1平方米的样地调查就要报销4平方米左右的群落，把这些方面都考虑在内以决定样地的面积和一次的采样数目。反过来讲，一次的采样数目又受调查地草质均一地段的面积和劳力条件的制约，但至少也要有4个为宜。作为样地的样方大小因群落的植株高度和密度而不同。 25×25 平方厘米、 50×50 平方厘米、 1×1 平方米、 2×2 平方米

* 按作者原意，草原的概念是广义的，实际等于草本植物群落的同义语。——译者注

等不同的样地面积，可以根据所研究的群落分别加以应用。例如对于植株较低而密的结缕 (*Zoysia pungens* var. *japonica*) 草地，宜于用 25×25 平方厘米或 50×50 平方厘米的样方，而芒草 (*Miscanthus sinensis*) 那样的高大而植株分布不均匀的群落则需 1×1 平方米或 2×2 平方米的(表 2.1)。

表 2.1 调查草本群落现存量时使用的样方大小数目和测值的相信范围

群 落	样方大小	样方 数目	平均现存 量克·干 重/米 ²	平均值的 95% 相信 范围(对 平均值的 %)	文 献
荻群落*地上部分7(月)	1×1 米 ²	6	956	4.4	武藤等1968 ^[1]
荻群落*地上部分 8	1×1 米 ²	6	1047	7.9	武藤等1968 ^[1]
荻群落*地上部分 9	1×1 米 ²	6	1080	16.8	武藤等1968 ^[1]
荻群落当年地下茎 7	50×50 厘米 ²	8	37.6	42.2	武藤等1968 ^[1]
荻群落当年地下茎 8	50×50 厘米 ²	6	138	30.6	武藤等1968 ^[1]
荻群落当年地下茎 9	50×50 厘米 ²	6	292	34.8	武藤等1968 ^[1]
荻群落老地下茎 7	50×50 厘米 ²	8	836	17.7	武藤等1968 ^[1]
荻群落老地下茎 8	50×50 厘米 ²	6	960	25.8	武藤等1968 ^[1]
荻群落老地下茎 9	50×50 厘米 ²	6	972	24.3	武藤等1968 ^[1]
芒草群落**地上部分 8	5×5 米 ²	12	304	9.5	岩城等1964 ^[2]
芒草地下部分 10—5	1×1 米 ²	11	600	15.5	岩城等1964 ^[2]
野古草地上部 8	5×5	20	196	6.1	岩城等1964 ^[2]

* 利根川河河漫滩荻群落。

** 雾峰山山地草原地上部的现存量是从地面上 10 厘米处刈割的。

样方框用什么材料都可以，用有刻度的细竹或折叠尺，或者用 5 寸长的钉固定样方的四个角，围以线绳即可。根据地表的茎的位置将样方内外的植物分开，用剪刀将样方内的植株剪下来，立即放在塑料袋里以防水分蒸腾减重。带回室内按种类分开，测定其鲜重。测定尽量求其迅速。

将测定鲜重的植物装入纸袋，记明所需事项放入干燥器，以 80°C 进行干燥。在干燥器内不要塞得太紧，以防局部温度不均，把部分样品烤焦，而部分样品却可能还没有烘干。所以

使用通风干燥器较为理想。样品干燥到恒量，迅速地进行干重测定。测定时，把干燥器中取出来的样品尽快放在盛有干燥剂的干燥瓶中，等凉到室温再进行称量。如果有可能，可以把一部分样品用高于水的气化温度，譬如说105℃，进行干燥，求其绝对干重，并换算出总重量。80℃和105℃的干重一般说来有1%到百分之几的差异。不论如何一定要把干燥温度记录下来，报告时加以说明。样品量很大时，在野外测其鲜重，取其一部分作为样品带回实验室，求鲜重干重的比率，换算总干重。

如果旨在求得地上部分的现存量，用上述方法即可。按季节进行持续的测定时，为了测定生产量，需要将叶片、叶柄、茎、花梗、花等分别进行干燥和称量，还要测定叶面积。

叶面积的测定，有商品的机器，很方便，但价钱贵，一般用不起。可以取一部分叶片作样品（样品的量看劳力条件而定，一般说来是愈多愈好）用纸横写叶形。譬如把叶缘用墨涂过，印在薄打字纸上，或者把叶子摆在照像用的感光纸上，压以玻璃板在日光或电灯光下进行曝光，曝光后盛在黑袋中以防跑光。然后用求积仪测量面积或者按叶形剪取后称重。同时求出既知面积的质量相同的纸的重量，借两者的重量比求算叶面积。供叶面积测定用的叶片干燥后进行称重，求出干重，根据与整个叶片的干重比求算样方内群落的总叶面积。群落的叶面积与地面面积之比叫做叶面积指数（leaf area index, LAI）。

地下部现存量的测定远比地上部分花费的劳力为多。并没有特别规定的方法，关键在于能够尽量地将一定面积内的土壤中全部的植物体收集起来，并且除掉附着的土壤颗粒。在割掉了地上部分的地面上设置测定地下部分用的样方，挖土，采集地下部的植物体。此时，应尽可能地挖取较大的土柱，用2毫米左右网眼的筛子用流水边冲洗边收集。一定要细心操

作，以免将细根漏掉或者细根切断后难以辨识种类。种类搞不清楚的根可以用样方外挖出来的根进行对比鉴定。对根和地下茎加以仔细观察，可以看出不同植物的根有其特殊的颜色、分枝的状态、粗度和硬度。根据需要可以按种类分开，同地上部的作法一样。

禾本科草本的细根非常多，有的报告指出，用2毫米左右的筛可能有不少细根通过网眼漏掉。附着在根上的土壤颗粒应尽量洗净。否则测干重时将成为很大误差的原因。洗净后的地下部分，根据需要将地下茎、块根、细根等分开。通常是在此之后再用水洗一道，把土壤颗粒洗掉。芒草和荻等禾草的地下茎很坚硬，枯死后还能保持原形，所以难以区分其枯死部分与活着的部分。这只能根据表面的颜色和断面的观察加以判断。充分洗净的植物体用毛巾吸去水分后称量鲜重。干重的测定方法同地上部分。

测定地下部的现存量时应注意之点是：土壤应该挖多么深。这不能一概而论，根的分布状况因土壤条件和植物种类而不同。在劳力和时间允许情况下，应尽量深挖，至少要有30厘米的深度。同时进行数个样方的调查时，至少要深挖一个，以掌握深处的根量。

2.2 分层刈割法

分层刈割法是研究植物群落的光合系统(叶片)与非光合系统(叶柄、茎、枝、生殖器官)的空间配置状况的方法。把这样的群落垂直结构按一定的方式加以表示的图叫做群落生产结构图。生产结构图能明确表示出构成群落的各类植物的量、空间分布和受光状态的变化，可用于种间竞争和季节演替等方面的研究。就同一群落按不同季节研究其生产结构图的变化，

可以在某种程度上直观地表示群落生长的状态，也可以用来推算枯叶和凋落的数量。

进行分层刈割时，先在群落内测定各层的相对照度。即用商店卖的照度计自群落上方逐层向下进行照度的测定，求其比值。在群落内部即使同一层次，光的分布也并不均一，所以要在同一水平面上测定好几个点。如果目的是取得平均值，选择水平的光较为均一的阴天或早晨傍晚所谓散光状态下进行测定。这种测定之后就在同一群落接着进行分层刈割，因此测定中尽量不要破坏群落。

为了进行分层刈割，要在所研究的群落内设置样方。样方大小在大形草本群落为 1×1 平方米，株高 1 米以下的群



图 2.1 菊芋群落的分层刈割

(a) 留下 50×50 厘米样方内的植株，将外侧的植株切除。(b)
自群落上方进行层割。(c) 带回实验室后，按种类分开，按光合系
统和非光合系统、枯叶分开。(d) 测定重量。(木村撮)

落为 50×50 平方厘米。样方四角杆以5寸长的钉子，张以线绳，贴着植株根部将样方内外的植物区分开，把样方外的植物齐根切除，以利于操作。

样方四角树以带刻度的杆，从群落上方按一定的厚度进行剪切。切取的厚度，凡株高大于1米的群落为20厘米，低于1米者以10厘米为宜。切割时，可以在立杆上按厚度张以线绳，在杆与杆中间设水平的网格线，以线的高度为准从上方向下进行层切。切取时应尽量按照群落的原有的自然状态。斜生叶片就斜着剪。如果由于剪掉了上层有些枝叶跷起来时，可用手将它按下去，按到原来的层位中，按层割取的植物体分别装在塑料袋内，带回实验室。

在实验室先按种类将植物分开（种类较多时可按类群划分）。再将光合系统和非光合系统分开，测定鲜重和干重。此外要测定各层的叶面积和茎数（图2.1）

测定结果整理如表2.2。由此绘制群落的生产结构图。用方格纸，以中央的线为基线，左侧为光合系统的重量，右侧为非光合系统的重量，按各层分别记上重量。非光合系统的重量通常比光合系统为大，所以每个刻度缩小一半绘出来的图比较好看。如果有数种植物时，可以用颜色分别表示，以易于区别。

图2.2(a)就是用这种方法根据表2.2的数据绘成的生产结构图。从图上可以看出下述问题：

这个群落的叶集中分布在群落的上部，在该层中，相对照度急剧下降。80厘米以下已经有菊芋的枯叶。所以在图上附加了枯叶量，尤其用湿重量来表示，按说是没有什么意义的。但值得重视的是可以看出从群落的什么深度开始出现枯叶以及该处的相对照度是怎样的。在这个群落中，从相对照度降低到10%以下的深度开始出现枯叶。另一方面，直到最下层

表 2.2 剪芋群落分层别照的一例(6月下旬)
——都立大学生物学系学生实习结果——

高 度 离 地 (米)	菊 莖 紫 苑			其 他 植 物			每平方米 枯叶量 (克/米 ²)	各层的光 照度
	光合系统 (克/米 ²)	叶面积 (×10厘米 ² /米 ²)	非光合系统 (克/米 ²)	光合系统 (克/米 ²)	鲜重 (克/米 ²)	非光合系统 (克/米 ²)		
100—110	88	27.5	13	36				76.0
90—100	220	79.7	48	92				42.2
80—90	221	81.5	105	154				13.4
70—80	166	65.9	121	188				11.0
60—70	110	46.6	146	216				7.2
50—60	49	22.2	178	228				6.3
40—50	45	27.1	172	267	2	1	4	11
30—40	46	28.7	213	33.6	2	2	4	8
20—30	43	27.6	268	376	4	12	8	4.5
10—20	17	11.4	253	468	14	16	15	3.5
0—10	0	0	334	468	24	20	448	4
								2.3

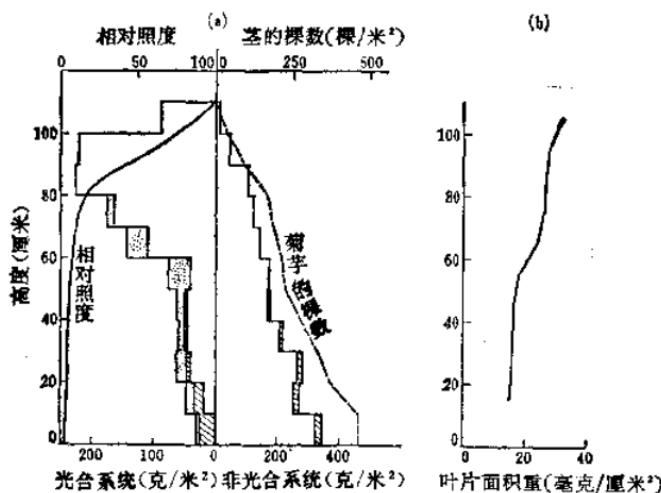


图 2.2 (a) 根据表 2.2 绘测的菊芋群落的生产结构图。白的部分为菊芋，斜线部分为其他植物，点的部分为菊芽的枯叶。(b) 不同高度的叶片面积重的变化。可以看出在 60 厘米左右有明显的变化

仍有活叶分布，看来问题还有待进一步分析。

再看菊芋茎数的变化，发生急变之处是在 80 厘米以上之处和 50—10 厘米层中。这说明菊芋群落具有两层的群落结构，上层为 80 厘米以上的个体所占，它的下面生有多数的 10—50 厘米以下的植株。因之可以推断，位于 50 厘米以下的叶可能都是遮荫下的下层植株的叶。这些都是进行分层刈割时可以直接观察到的现象，应该记录下来。这个群落在 60 厘米以下的层中没有原属于上层的菊芋植株的活叶子，全都是附在茎上的枯叶。但这一层内却有一些处于遮阴状态的低矮植株的小而薄的叶片。根据表 2.2 的叶重和叶面积的数值可以计算出各层的叶的面积重(叶重/叶面积)。面积重是表示叶的厚度或者叶组织坚实与否的指标。图 2.2(b)表示不同高

度的叶面积的变化，可以看出群落上部的叶是面积大而厚的，以60厘米为界，在此之下的低矮植株的叶片面积小而且薄。根据生产结构图至少可以看出上述一些关系，如叶的分布、枯叶的分布、茎的数目和面积重叠的变化等。

群落内光照强度的垂直衰减主要是由于叶对光的吸收所引起的。因之群落内叶面积和叶的配置状态、叶的倾斜、方位等便成为影响群落内光照条件的重要因素。一般说来，群落内部某个高度的水平面的照度(I')与从群落最上部到该高度的叶片的叶面积指数(累计叶面积指数 \bar{F})有一定的关系。这个关系可以近似地用下述算式来表示。这与通过一个半透明均一物质时表示光照的衰减透过所适用的 Beer-Lambert 式是相同的。

$$I' = I_0 e^{-K\bar{F}} \quad (2.1)$$

此式的 I_0 为投射在群落上方的光强， e 为自然对数之底， K 为群落特有的消光系数。现在看看对菊芋群落来讲上式是否能够成立。式 2.1 可改写为

表 2.3 菊芋群落内部的相对照度与累计叶面积指数的关系

高 度 (厘米)	相 对 照 度 (%)	菊芋的累 计 叶 面 积 指 数
100	76.0	0.28
90	42.2	1.07
80	13.4	1.92
70	11.0	2.58
60	7.2	3.04
50	6.3	3.26
40	4.8	3.54
30	4.5	3.82
20	3.5	4.10
10	3.0	4.21
0	2.3	4.21

$$\ln(I'/I_0) = -K\bar{F} \quad (2.2)$$

换言之即相对照度的对数与累计叶面积指数之间存在着直线关系。 K 相当于这条直线的斜度。表 2.3 是表 2.2 中抽出来的一部分有关数据，用方格纸将这些数字标出，即成为 2.3 图。如图所示，2.2 式是可以充分满足的，虽然也有从直线稍微偏离的点，这样程度的“凸胀”是难免的。

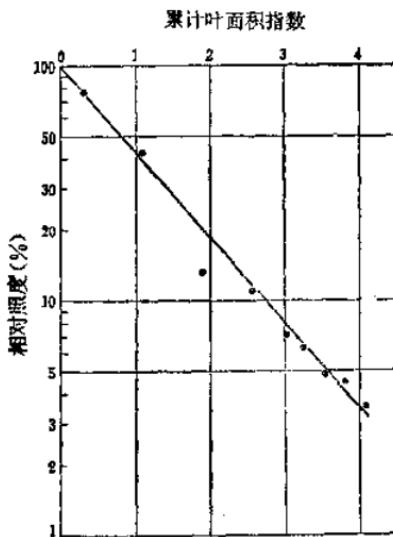


图 2.3 根据表 2.3 绘出的从群落上部算起的
累计叶面积指数与相对照度的关系。直线的斜
度即消光系数

现在根据图 2.3 求算菊芋群落的消光系数。相对照度降到 10% 处的累计叶面积指数约为 2.7，代入 2.2 式 $\ln 0.1 = 2.7K$

$$K = \frac{1}{2.7} \ln 0.1$$

由于 $\ln x = 2.30 \log x$ ，所以

$$K = -\frac{2.30}{2.7} \log 0.1 = \frac{2.30}{2.7} = 0.85$$

消光系数为 0.85。

一般说来，在叶分布较为均一的群落，具有直立叶的禾草群落的消光系数约为 0.3—0.5，具近水平叶的双子叶植物群落为 0.7—1。关于消光系数在群落物质生产上的意义请参考《生态学讲座 9 植物的生产过程》(共立出版社)的第二章。

2.3 根据极大现存量估算生产量

一般的草本植物在生育不适时期，其地上部分即消失。这样，植物的地上部分全都是当年生长期內生产出来的。因之，在没有进行割草和放牧的草原，如果枯死量和被动物采食量非常小，可以忽略不计，就可以把地上部分现存量的季节的极大值看作该年度地上部分的生产量。但是，应用这个方法时，有几个值得研究的问题。

第 1，直到地上部达到极大时，其间的枯死和凋落量一般说来是微不足道的。在管理较好、密度适当的禾草型群落或者作物群落中，枯死凋落量往往是可以忽略的。但是宽叶型的群落(有些禾草如芦苇、荻和密植的玉米群落也属此型)随着上层叶的展开，下层叶跟着枯死，所以枯枝落叶量较大，甚至达到活叶极大现存量的百分之几十和百分之百以上。

第 2 个问题是对于极大现存量时期的判断并非易事。草原地上部分的现存量有一定的季节变化，如果现存量测定的时期过早，就不能得到极大值。此外，在生育终了时的现存量通常也不是极大的。因为在生育后期即发生枯死凋落和向地下部分的物质运转，致使地上部分的现存量较极大值为小。有时这种降低可达 10—30%，所以在生育终期测定地上部分的