

自然群落中柏达木种群光合产量与 光强气温关系的初步研究

林 鹏 郑元球 何 景

(厦门大学生物系)

关于植物种群的光能利用, 植物生产力和净同化率等近年来有不少研究, 但其中除了研究植物个体的净同化率外, 多为农作物等草本植物群落或者用林业采收法的研究。对于自然木本植物种群及其不同层的植物与光、温度分配关系中用测定光合作用方面的研究工作还不多。

光合作用强度的测定, 目前多用离体叶片或盆栽植物进行或者用收集落叶量与砍伐林木来统计为多, 有些在自然条件下应用红外线测定也是在封闭的光合盒中进行的。虽然那样也可以获得有关的数值, 但终究与复杂的自然群落中的生境因子不一致。本文是选用自然群落条件下, 应用 Sach 半叶法进行一周年的测定结果。

该地段为以柏达木 [*Litsea glutinosa* (Lour.) C. B. Rob.] 种群为主的森林地段, 上方有马尾松 (*Pinus massoniana*) 林, 下方为薄姜木 (*Vitex quinata*) 为主的林段, 两侧有相思树 (*Acacia confusa*) 林段。地处厦门岛南普陀寺的背侧山地的保育林中。本文选择中段柏达木种群的森林地段, 利用其叶大而多的特点, 进行研究方法的探讨。

一、方 法

探索森林群落光、温度的变化与光合产量的关系, 以及运用统计法推求种群生产率, 采用如下方法:

环境因子测定, 光强度应用改进的捷式 L_3 型照度计测定, 单位为千米烛光 (下简写 Klux)。测定时光电池感光面与地面平行, 分别测定全光量和乔木的树冠层、冠下层、灌木层的树冠层、冠下层等的光强度。温度应用 95 B 型半导体点温计测定, 测定部位与光强度相同。观测时间为每天上午 6 时至下午 6 时, 每小时测定一次, 全天 13 次。每个数值为五个点的平均值, 并求得全日平均光强度和全日平均温度。每半个月进行一次, 连续测定一周年。

光合产量的测定: 光合产量采用半叶法测定干物重, 从上午 7 时至 12 时及 12 时至 17 时两个阶段求得单位叶面积光合量和呼吸等消耗量。每天数值由 24 至 52 个子样中求得。这些工作都是在自然群落条件下进行。从新得数值以求全光合产量 (gross production) 和净光合产量 (net production)。环境因子在测定过程同时进行。并求得全日平均全光合产量。

种群生产率计算: 光在柏达木种群中重新分配与群落结构和叶片排列有关, 以群落消光系数 (K 值) 作为指标之一。 K 值应用 (Beer-Lambert) 光分布公式:

$$I = I_0 \exp(-KF) \dots \dots \dots (1)$$

求得。式中 I_0 为入射光强度, I 为经过叶层后的光强度。 F 为叶面积指数, K 为常数。

光强与光合产量的关系应用 Monsi 和 Saeki (1952b) 的修改式:

$$P = \frac{AbI}{A + bI} \dots\dots\dots (2)$$

式中 P 为光合产量, I 为光强度, A, b 为常数。 A 相当于光合作用中暗反应的最高速度, b 为光化学反应的最高速度。 A, b 的数值可经实验测定值求得。

整个群落中柏达木种群在单位土地面积内的光合产量之和, 运用光强度测定值代入 (1) (2) 结合式的积分式求得。即:

$$P_{\text{总}} = \int_0^F \frac{AbI_0 \exp(-KF)}{A + bI_0 \exp(-KF)} dF = \frac{A}{K} \ln \frac{A + b}{A + bI_0 \exp(-KF)} \dots\dots\dots (3)$$

呼吸作用消耗量采用半叶法测定时的暗盒中叶片减少的干物质量的平均值推算而得。根、树干和枝梢等非叶部分的呼吸消耗量, 根据 Kira 等 (1967) (转引自卢荻义次, 1973) 的资料, 热带雨林物质生产中非叶部分呼吸消耗 (37.7 吨/公顷/年) 与叶片消耗 (57.0 吨/公顷/年) 之比为 66.14% 计算。二者之和为年总呼吸消耗量。

叶面积计算: 应用采收法, 每季采摘相似植株 $\frac{1}{4}$ 树冠的叶片, 同时测量该树冠投影的长 $\times$ 宽, 代表植株生长占据的土地面积。用剪纸法和求积仪法结合求出样本叶面积之和, 用倍比法求出单位土地面积的叶面积指数 [F 值]。用最小二乘法求长宽与叶面积的回归系数, 再求出不同层的 F 值。乔木层最适叶面积应用种群最低叶层光补偿点式求得, 即

$$bI_t \exp(-KF) = \gamma \dots\dots\dots (4)$$

式中 I_t 为 t 时的光强度。

二、结 果

在自然条件下, 柏达木种群中的不同层个体所受的光强度、温度已重新分配。加以柏达木种群中不同个体的年龄不同, 对光的反应也不一样。我们选择这个柏达木纯林中乔木层植株 (约高 8—10 米, 下简称大树) 和处于灌木层的本种植物 (约高 3 米, 下简称小树) 进行观测。本种植物在厦门有一个迅速的换叶期 (5 月 3 日至 5 月 17 日之间, 约 1—2 周内), 但林下小树无明显换叶期, 而是在夏秋之间陆续更换的。

1. 全光合产量与温度、光强度的关系

全年野外观测结果 (换叶期缺测定二次除外), 光强度、温度和全光合产量的关系分别作图 1、2 如下。由于影响全光合产量的因素很复杂, 为了分析方便, 先分别讨论与光、温度的关系后, 再行综合讨论。

在自然林中温度随季节的变化而升降, 全年各个时期的温度与大树全光合产量的关系如图 1。从中看到, 温度在 12° — 27°C 范围内时, 除个别外, 多在 5.5 — 7.5 克/米²/日范围内变动, 可以认为它们是在中间值 6.5 克/米²/日上下波动, 即有一个相对稳定的温度系数, 或叫 $Q_{10} \approx 1$ 。当温度在 27° — 35°C 时, 光合产量约为上述温度时的中间值的 2—3 倍, 或叫 $Q_{10} \approx 2-3$ 。

林下小树树冠层的温度与全光合产量的关系与大树相近, 但超过 27°C 后, 光合作用的温度系数仍相近或略下降; 表现了林下小树与林冠大树生态效应的差异性。

光强度的变化, 直接受到天气的影响。群落中各层植物个体所接受的光量因其所处的位

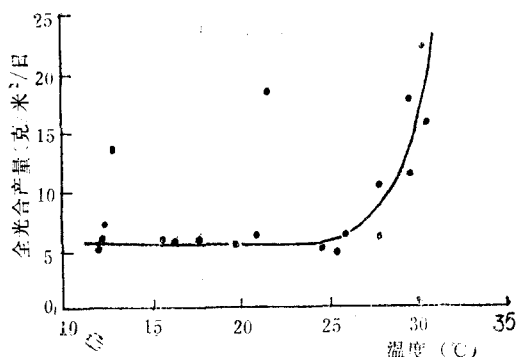


图1 温度与柏达木大树全光合产量的关系

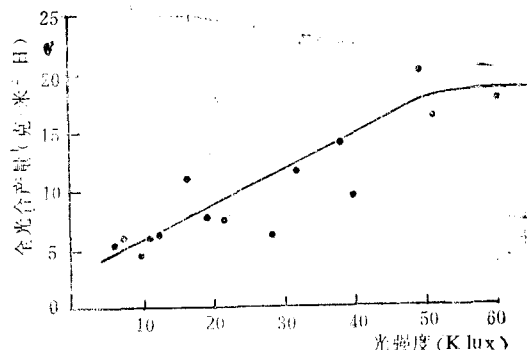


图2 光强度与柏达木大树全光合产量的关系

置而不同。在一定的温度基础上, 光和光合产量的关系是明显的。从图2看到大树的测定结果。在一般情况下, 光强度在10—50Klux 范围内, 光强度与全光合产量成线性正相关; 超过50Klux, 则成平缓曲线的趋势。

林下小树的全光合产量与光强度的关系并不呈直线。在一般情况下, 在3—25Klux时, 呈一定幅度多点扇状散开随光强度上升的趋势。

总的看来, 在同一群落中光、温度对林冠层大树和林下小树有相近的效应。但在一定程度上表现了林下小树所处的生态条件较差, 规律性反应不如大树明显。

在柏达木种群正常生长期(换叶期外)全光合产量与光、温度的综合作用也可以看到: 当温度相近、光强度上升时全光合产量也上升。例如: 10月29日和3月15日的温度为22.7℃左右, 光强度为29.0、48.3Klux, 全光合产量为6.37、17.04克/米²/日。而温度动态是随季节升降, 不象光强度那样在瞬时就有剧烈的变化。但超过一定范围后, 温度也相应起促进作用。例如10月29日和7月17日的光强度均在30Klux左右, 而温度分别为22.6℃、31.5℃、其产量则为6.37和11.86克/米²/日。这说明温度超过27℃, 光强度相近而温度升高, 产量也有一定升高的现象。

综合上述全光合产量与光、温二个主要因子的关系, 根据柏达木大树树冠的全年测定数据, 除去换叶期外, 在最适范围内(17—27℃, 10—50Klux)推导, 求出其相关公式和复相关图(图3)。

$$P = aL + qT + c$$

(在有效阈12°—27℃, 10—50Klux范围内, $a = 0.25$, $b = 0.13$, $c = 0.93$) 式中P为全光合产量, L为光强度(Klux)、T为温度(℃)。复相关系数 $R = 0.85$, 说明在有效阈内它们的相关性是显著的。

2. 净光合量

全光合量不能表示植物在单位时间单位叶面积中光合作用所累积的干物质, 必须扣除呼吸作用、能量转化等消耗了的干物质, 求出实际增加的干物质累积量, 称为净光合量或净同化率(net assimilation rate)。净光合量的测量结果如表1。由于光、温度因子对净光合量的关系与它们同全光合量的关系基本上相似, 为节约篇幅, 其因子分析不另讨论。

表 1 柏达木种群净光合量

项 目	日 期 天 气	1	11月10日	12月15日	12月29日	1月15日	1月30日	2月16日	3月1日
		2	晴	晴	阴	晴—阴	晴	晴	雨
树冠平均温度(℃)	3	25.9	18.6	12.3	16.7	13.2	13.6	13.2	
树冠平均光度(Klux)	4	10.1	21.4	12.2	18.7	37.3	38.6	8.5	
净光合量(克/米 ² /日)	5	35.1	-0.60	-0.44	5.28	12.83	6.45	-1.47	

* 5月3日和17日是换叶期前后一星期

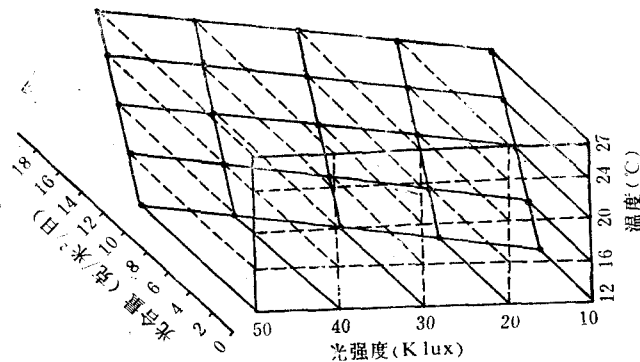


图 3 柏达木种群全光量与光、温度因子理论值复相关图

从总的来看, 光、温度因子综合与净光合量的关系与上述基本一样。在一定范围内, 温度相近, 光强度增强时, 净光合量升高; 反之, 光强度相近, 温度增高了, 净光合量也相应提高, 如10月29日与7月17日就是如此。从整个季节来看, 特别是7月17日至9月17日, 温度都在31℃左右, 而光强度节节上升, 净光合量渐渐提高。从这个关系也看出全日光强度大小直接影响到全光合产量, 同样影响到净光合量。说明了光强度对光合作用的主导作用。

从全年来看, 除去换叶期产量特低不计外, 按季节平均值作为衡量各季节相对生产率来看, 柏达木种群从第一季至第四季分别为3.5、5.5、13.9、2.0克/米²/日。总平均为6.1克/米²/日; 即柏达木的有机物质累积以第三季最为重要, 其次是第二季。第三季尤以8、9月较高, 这是柏达木累积有机物质的主要季节。第二季低的原因可能受到换叶期的影响有关。林下小树全年平均净光合量为4.4克/米²/日, 大小树全年总平均为5.4克/米²/日。以上数字表明, 柏达木是一个净光合量尚大的树种。

3. 光能利用和生产率

不同种群结构, 对植物种群的光能利用情况有所不同, 因为透过叶层被吸收的光能大小不一, 光谱性质也不同。为了表示季节变动对光能利用的情况以及种群结构的特点。这里引用Monsi等人(1952a、b)的报告以群体消光系数〔K值〕作为种群结构的指标。在同一时期同一结构的K值不变, 而当种群集体或其结构变动时, K值相应改变。为了较好地比较四个季节

和光强度、温度的关系

3月15日	4月2日	4月16日	5月3日*	5月17日*	6月1日	6月18日	7月2日	7月17日	8月1日	8月16日	9月17日	10月29日
晴	阴	阴—晴	晴—阴	晴	阴—晴	雨—晴	阴—晴	晴	晴	晴	晴	晴
22.8	20.4	18.8	25.0	26.6	26.9	28.6	28.6	31.5	32.2	30.8	31.3	22.6
48.3	7.1	5.1	28.3	36.9	8.1	15.3	13.7	31.5	49.6	61.6	46.9	29.0
10.87	0.74	8.41	-9.38	5.74	8.63	3.43	1.42	8.23	14.81	15.08	20.0	5.57

中该种群群体的消光系数, 选取光强度和温度相近的天气下测定的资料应用公式推算结果如表 2。

表 2 不同季节的群落消光系数和柏达木种群的叶面积指数

季 节	一	二	三	四
测 定 日 期	2月16日	7月17日	9月17日	1月30日
F 值	3.46	3.70	4.06	2.70
k 值	0.69	0.87	0.89	0.66

该群落中柏达木种群的叶面积指数在四个季度的动态, 说明了群落的林冠郁闭程度的变动。这个变动是由于叶层 (F 值) 的增减, 叶片多少和排列变动所致; 而郁闭度的变动, 又可以从 K 值的变动得到反映。这这个保育林中透光度较大, 群落结构随季节变动, 影响到大小树的生态条件及其光合能力的变动。

为了求算该种群的年生产率, 这里应用多点测定结果代入公式 (2) 的光—光合产量曲线式求出 A 、 b 值 (表 3) 从而来衡量不同季节中叶片生理特性指标 A 、 b 值的变动情况。

表 3 光—光合产量公式的系数

光合能力 \ 季 节	一	二	三	四
A (克/米 ² /时)	2.90	5.76	4.26	1.88
b (克/米 ² /Klux)	0.083	0.043	0.043	0.057

乔木采用收割法, 只能求出现存量即多年累积的生物量, 当年如果单采收新枝就不可靠。因此, 我们试应用光—光合产量曲线的积分式 (3) 对柏达木种群的年生产量进行估算。因为它的树枝呈灰白色而不光滑, 基本上不营光合作用, 枝条也只有末端是绿色, 但面积很小, 因而实际光合作用都在叶片上进行, 可以用叶子的测定值来推算。根据光合能力和光强度分别代入 (3) 式计算年累积量为 35.24 吨/公顷/年, 扣除全年叶呼吸消耗量 7.76 吨/公顷/年和非叶呼吸消耗量 5.13 吨/公顷/年之外, 实存年生产率 22.35 吨/公顷/年。因为这是树木致密地段, 下木下草几乎没有, 所以忽略不计。但是由于半个月才测定一次, 间隔时间较大, 估算值可能偏大一些, 但与同纬度的亚热带雨林中应用材积增长和掉落物统计的年生产率 33.9 吨/公顷/年 (何景、林鹏, 1962) 比较, 则还小 34%, 说明该林还不稳定。

三、讨 论

1. 光、温度因子的作用

本研究结果表明, 当温度在 12°C — 27°C 时, 柏达木种群光合产量温度系数为 $Q_{10}=1$, 27°C — 35°C 时 $Q_{10}=2-3$ 。Blackman, Black 和 Kemp(1955) 在英国用采收单位时间内向日葵苗求算净同化率的方法, 研究其与光、温度的关系时认为温度在 11°C — 27°C 时, 对净同化率影响不大, 即 $Q_{10}=1$, 因而在其关系式中可以将温度略去不计。Фазылова(1963) 在南开库姆沙漠研究8—9年生的半灌木、灌木等木本植物孕蕾至结实期光合作用的影响时, 认为在 10°C — 15°C 范围内 $Q_{10}=2-3$, 其值随温度上升而下降, 而在 15°C — 40°C 范围内 $Q_{10}=1$, 大于 40°C 时则再度下降; 认为同化器官对温度升高具有很大的忍耐性。柏达木是本区乡土树种, 在自然群落中, 温度不是一个限制因子, 仅是这一反应的基础条件。

关于光强度对柏达木种群光合产量的关系, 在乔木层大树的树冠层所接受的光强度在 $10-50\text{Klux}$ 范围内, 光——光合产量关系基本上呈线性正相关, 超过 50Klux 有成平缓曲线的趋势, 位于灌木层的小树呈扩散的扇状多点上升分布。这相似于 Wassink 对小球藻试验所指出的, 在正常条件下, 光合作用率与光强度的升高近于线性正相关 (Hiu 和 Whittingham, 1965), 从而可以认为在一定植物群落中光直接影响光合作用率的强度, 即表现了它在形成光合产量中起主导作用。

2. 与其它植物净光合量比较

净光合量的研究, 过去的工作较多, 但多应用采割法, 也有些人用 CO_2 红外线分析法, 本文采用半叶法, 这里举几个例子以资比较 (见表4)。表中可以看到, 半叶法所得光合量居中, 采收法一般较多, 红外线分析法较少。从中还大致看到, 草本植物在生长期中一般光合量较高, 木本植物较低。当然这与各植物种类的特性有关。这里仅说明山地柏达木种群是一种中等光合率的植物。

表 4 几个植物光合率的比较

观 测 植 物	测定方法 (对象)	总 光 合 量 (克/米 ² /日)	净 光 合 量 (克/米 ² /日)	地 点	工 作 者 (年代)
棉、鸭茅草等	采割法 (群落)	—	5.9—10.3	英国	Heath和Gregory(1933)
蕨 菜	采割法 (群落)	—	最大 25.6	英国	陈灵芝、林德莱(1982)
马铃薯	采割法 (群落)	—	4.52—6.35	苏联	尼奇波罗维奇等(1952)
大 豆	采割法 (群落)	—	17	日本	小岛和福井(1966)
大红树	红外线分析法 (个体)	2.77	—	波多黎各	Frank, Odum和Wilson(1962)
柏达木	半叶法 (种群)	—	4—8	中国厦门	本文(1982)

3. 与其它种群的年生产率的比较

对乔木层柏达木的光合量推算全年该群落生产率结果为 22.35 吨/公顷/年, 比福建和溪坡马山的相对稳定性群落年生产率 (33.9 吨/公顷/年) 约少 $\frac{1}{3}$ (何景、林鹏, 1962)。比

Mooler、Muller 和 Nielsen(1955)在丹麦测定山毛榉(*Fagus sylvatica*)林的年生产率 (23.5 吨/公顷/年) 略多。这是因为本文所测定的柏达木系亚热带树种, 比之温带山毛榉生产率较高, 但与 Lieth(1972)〔转引自拉夏埃尔(1975)〕归纳全世界植被的净第一生产力中热带雨林年生产率为10—35吨/公顷/年; 旱季落叶阔叶林为6—35吨/公顷/年; 暖温带混交林为6—25吨/公顷/年比较, 则处于平均值略高一点,

总的看来, 通过对自然群落条件下, 对柏达木种群年生产率的估测结果, 认为用此法还是可行的, 近来国外也沿用半叶法作新法的核对的标准来进行研究。因此在进行山地阔叶群落中叶大而多的其他植物种群生产率研究时是可以借鉴的。

参 考 文 献

- 中央气象资料研究室 1960 中国气候图(简编). 地图出版社.
- 产荆义次 1973 (薛德榕译, 1979) 作物的光合作用与物质生产. 科学出版社, 277—278.
- 尼奇波罗维奇等 1952 作物产量变异的生理基础(译文集, 1960). 科学出版社, 29—50.
- 何景、林鹏 1962 从福建和溪坡马山森林有机物质累积的情况探讨群落特性. 厦门大学学报(自然科学报) 10(2): 181—189.
- 拉夏埃尔, W. 1975 (李博等译, 1930) 植物生理生态学. 科学出版社. 106—107.
- 陈灵芝、D. K. 林德莱 1932 英国 Hampsfell 蕨菜草地生态系统的第一性生产量的研究. 植物生态学与地植物学丛刊 6(2): 105—119.
- 小島睦男、福井重郎 1966 大豆の子富生产に関する研究, 第3报, 乾物生产の特性について. 日本作物学会纪事 34: 448—452.
- Blackman, G. E., J. N. Black and W. Kemp 1955 An analysis of the effects of seasonal variation in daylight and temperature on the growth of *Helianthus annuus* in the vegetative phase. *Ann. Bot. n. s.* 19(76): 529—547.
- Blackman, G. E. and J. N. Black 1959 Physiological and ecological studies in the analysis of plant environment XII. The role of the light factor in limiting growth. *Ann. Bot. n. s.* 23: 131—145.
- Frank G., H. F. Odum and R. F. Wilson 1962 The structure and metabolism of a Puerto Rican red mangrove forest in May. *Ecol.* 43(1): 9—19.
- Heath, O. V. S. and F. G. Gregory 1938 The constancy of mean net assimilation rate and its ecological importance. *Ann Bot. n. s.* 2: 811—818.
- Heims, J. A. 1965 Diurnal and season patterns of net assimilation in Douglas-fir, *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco. as influenced by environment. *Ecol.* 46(5): 689—703.
- Hill, R. and C. P. Whittingham 1953 Photosynthesis, London; Methuen & Co. Ltd. New York; John Wiley and Sons Inc. 45—53.
- Kasanaga, H. and M. Monsi 1952a On the light-transmission of leaves, and its meaning for the production of matter in plant communities. *Jap. Journ. Bot* 14(1): 22—52.
- Monsi, M. und T. Saeki 1952b Über den lichtfaktor in den pflanzengesellschaften und seine bedeutung für die stoffproduktion. *Jap. Journ. Bot.* 14(1): 22—52.
- Фадилова, С. В. Беб 1963 某些南开尔姆沙漠植物的光合作用和温度的关系. 生物学文摘 4: 70.

A PRELIMINARY STUDY ON THE RELATIONSHIPS BETWEEN LIGHT, TEMPERATURE AND PHOTOSY- NTHETIC PRODUCTION OF *Litsea glutinosa* IN A NATURAL COMMUNITY IN XIAMEN

Lin Peng Zheng Yuanqiu He Jing

(Department of Biology, Xiamen University)

The present paper reports the relationships between light, temperature and photosynthetic production of *Litsea glutinosa* (Lour.) C. B. Rob. in a small natural forest in Xiamen, Fujian Province. The photosynthetic production was determined by Sach's dry-weight method in one day every half month through one year. Light intensity, air temperature and relative humidity around the crowns of the adult and the subordinate young trees were determined once at an hour's interval from 6 o'clock in the morning to 6 o'clock in the evening on that day.

The main results of these measurements are as follows;

1. The temperature coefficient of the photo-synthetic production of the adult tree in 12—27°C range is $Q_{10} = 1$, between 27—35°C is $Q_{10} = 2-3$; that of the subordinate young tree is $Q_{10} \approx 1$. There is a linear relationship between the photosynthetic production of the adult tree and light intensity in the range of 10—50 klux, and then asymptotically when the light intensity is stronger. While that of the young tree is rising as a fanshape in the range of 3—25 klux.

2. The result of analysis of complex factors in correlating light, temperature and gross production is; $Pg = 0.25L + 0.13T + 0.93$. Where Pg is the gross production, L the light intensity (klux); T temperature (°C) and R complex correlation coefficient, $R = 0.85$.

The correlation shows that the temperature is the basic condition and the light intensity is the main controlling factor.

3. the mean net assimilation production of *Litsea glutinosa* population is 5.4 gm./m²/day. If we estimate the production of this population, its annual production rate is about 22.35 ton/ha.