

82-8}

(12

第18卷第1期
1998年1月生态学报
ACTA ECOLOGICA SINICAVol. 18, No. 1
Jan., 1998鼎湖山自然保护区3种群落的能量流
和能量利用效率吴厚水 刘慧屏¹ 黄大基 何正翀

1 广州地理研究所, 广州, 510070

5718.54.1

290

摘 要 根据鼎湖山定位观测站多年的实验数据, 综合分析鼎湖山自然保护区内季风常绿阔叶林、针阔混交林和马尾松林3种群落的能量流模式, 取得森林生态系统各组分之间能量交换的流向和流量, 并求出3个群落的几种能量利用效率。

研究表明, 从能量交换强度看, 季风常绿阔叶林最大, 群落每年吸收的 PAR 达 $1685 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2}$, 占投射到林冠上 PAR 的 93.7%, 针阔混交林次之, 吸收率为 87.9%, 针叶林最少, 吸收率只有 40.0%。

PAR 的利用效率, 季风常绿阔叶林最大为 2.33%, 针阔混交林次之为 1.85%, 针叶林最少, 只有 0.79%。即, 通过一系列的能量交换和转化过程之后, 形成实际净光合产物的 PAR 份额, 季风常绿阔叶林 > 针阔混交林 > 针叶林。

关键词: 鼎湖山, 3种植被群落, 能量流, 能量利用效率, 森林

THE ENERGY FLOW AND ITS UTILIZATION EFFICIENCY OF THE THREE FOREST COMMUNITIES IN DINGHUSHAN NATURAL RESERVE

Wu Houshui Liu Huiping Huang Daji He Zhengchong

(Guangzhou Institute of Geography, Guangzhou, 510070, China)

Abstract Based on long-term observation data in Dinghushan station, the energy model of monsoon evergreen broadleaf forest, the coniferous and broadleaf mixed forest and masson pine forest were synthetically analysed. The direction and rate of energy exchange and the energy utilization were obtained in each community. The results show that the monsoon evergreen broad leaf forest had the highest value of the energy exchange intensity, the observed yearly photosynthetically active radiation (PAR) was $1685 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2}$, account for 93.7 percent of the total PAR projected on the forest canopy. The absorption rate in the mixed forest community and the coniferous forest community was 87.9 percent and 40.0 percent respectively. The monsoon evergreen broadleaf forest community had the highest utiliza-

* 国家自然科学基金资助项目。本项研究的参加者还有中国科学院华南植物研究所张祝平和广州地理研究所邓汉增等。

文稿日期: 1995-12-18, 修改稿收到日期: 1997-01-10,

tion efficiency of PAR, 2.33 percent, and the mixed forest and the coniferous forest were 1.85 percent and 0.79 percent, respectively, which means that through a series of energy exchange and its transformation. The community net photo-product forming rates can be ordered as follows: monsoon evergreen broadleaf forest > mixed forest > coniferous forest.

Key words: Dinghushan, forest community, energy flow, energy utilization efficiency.

森林生态系统各组成成分之间的能量交换是生态系统的基本功能之一。一切生态系统都是开放系统,都需要从外界吸取能量,作为系统的能源。能量一经进入森林生态系统,便在各组分之间进行交换和转化,构成系统的能流,同时驱动着水分循环和养分循环。

能量流涉及多种学科,研究难度很大。为了定量研究鼎湖山自然保护区3个主要演替阶段的代表性群落的能流和能量利用效率,本文根据定位站10多年的实验资料,对几种森林群落的光能响应、能量流和能量利用效率进行分析研究。本研究始于1983年,历时12a。

1 试验区概况

鼎湖山自然保护区是联合国科教文组织人与生物圈定位研究站。位于广东省中部,东经112°30'39"~112°33'41",北纬23°09'21"~23°11'30",属亚热带季风气候,干湿季明显。

保护区面积1200hm²,分布着多种森林类型。本文研究保护区内3种群落的能量流和能量利用率。3种群落为季风常绿阔叶林群落、针阔混交林群落和马尾松群落。季风常绿阔叶林为黄果厚壳桂+锥栗+厚壳桂+荷木群落(*Cryptocarya concinna* + *Castanopsis chinensis* + *Cryptocarya chinensis* + *Schima superba* Association),是典型地带性植被代表类型。位于保护区的核心区,群落结构复杂,物种丰富,垂直结构可分5层。叶面积指数17,年龄400a以上,已接近地带性顶极群落,是亚热带森林的典型代表类型^[1]。针叶、阔叶混交林群落,分布于常绿阔叶林外围,由一些阔叶林树种侵入人工马尾松林发展而成。针阔混交林为马尾松+荷木+锥栗+红皮紫藤群落(*Pinus massoniana* + *Schima Superba* + *Castanopsis chinensis* + *Craibiodendron kwangtungense* Association),垂直结构可分4层。其中乔木2层,灌木、草本各1层,叶面积指数9,是鼎湖山森林群落的过渡性类型。马尾松群落分布于保护区外围,通常为马尾松+桃金娘+芒萁群落(*Pinus massoniana* + *Rhodomyrtus tomentosa* + *Dicranopteris linearis var. dichotoma* Association),垂直结构可分3层,但树种单纯,结构简单,叶面积指数5。试验点分设在3个群落代表性较好的地段,海拔高度250~300m,坡度约30°,坡向为西北和东北,土壤为赤红壤。

2 方法和资料

本研究是一项综合性的课题,内容广泛,涉及多种学科、多种研究手段。本研究采取多途径的综合研究方法,野外观测和室内实验相结合,实测和计算相结合,自测和引用其成果相结合。

分别在3个群落的典型地段进行定位和半定位观测研究。主要观测仪器有日本EKO各种太阳辐射仪、CO₂气体分析仪、呼吸装置、英国冲击式卡路里仪等。能量流各分量研究方法见表1。

其中,林冠上空太阳总辐射、红外辐射、紫外辐射、光合有效辐射,由日本EKO公司出产的MS-800型精密天空分光辐射表,型号WG-305、GG395、RG715和美国Li-COR公司出产的日总辐射表、量子传感器、管形传感器测定。测定采用自动连续打印,连续观测时间2年以上。反射辐射、穿透辐射和截留辐射由相关仪器通过半定位观测计算求得。凋落物由定位观测,光合产物由CO₂气体分析仪和吸收装置半定位观测计算求得,动物消费和死树倒树通过半定位观测和调查求得。

各种有机质(主要植物的器官、凋落物)的热值由英国出产的冲击式卡路里仪测定。然后逐项换算成能量值。

叶面积指数由吊线法和称重法确定。

3 森林系统的能量交换模式

森林生态系统的能量流动遵循能量守恒定律。不论是整个生态系统,还是一个营养级,其内能的改变

表1 森林群落能量流各分量研究方法

Table 1 Research method on the energy flow in the combining parts of the forest community

能量流各分量测定求取方法																	
1							2		3			4					
EKO 辐射仪、Li-COR 传感器定位观测							测定枝叶 面积比例 关系计算		应用文献 资料按理论 公式计算			野外调查测定与室内 实验相结合计算求取					
A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R
太阳总 辐射	红外辐 射	紫外辐 射	光合有效 辐射	树冠反 射辐射	群落穿 透辐射	群落截 获辐射	非活性 吸收	活性 吸收	量子效 率损耗	理论总 光合产 物	实际光 合产物	限制因 素损耗	实际总 光合产 物	凋落物	动物消 费	死树倒 木	生物量 增量

1——Location observation with EKO radiation instruments; 2——Calculation based on observed branch-leaf area ratio; 3——Calculation based on theoretical formula derived from literature; 4——Calculation based on the combination of outdoor investigation-observation and indoor experiment; A——Total radiation; B——Infrared radiation; C——Ultraviolet radiation; D——Photosynthetically active radiation; E——Reflective radiation of canopy; F——Penetration radiation of forest community; G——Interception radiation of forest community; H——Nonactive absorption; I——Active absorption; J——Losses in quantum efficiency; K——Theoretical total photosynthetic product; L——Realistic photosynthetic product; M——Losses in limiting factor; N——Total realistic photosynthetic product; O——Withering and fallen material; P——Animal consumption; Q——Dead and fallen trees; R——Increment in biomass.

量总是等于输入能量与输出能量之差,因此,可通过能量平衡方程进行分析研究。同时,能量与养分不同,能量在生态系统中是单项流动的,并不构成循环。能量在生态系统中是连续地损失的。因此,需要有能量不断从系统外输入加以补充,以维持系统的生命。

太阳能进入森林林冠后,一部分被树冠反射,一部分被吸收,被吸收的又有一部分以长波有效辐射的形式归回大气,余下的进入森林群落中,称为净辐射。它可用森林的辐射平衡方程表示:

$$R = (1 - A)Q - F \quad (1)$$

式中, R ——森林群落净辐射, A ——树冠反射率, Q ——太阳总辐射, F ——森林群落长波有效辐射。

白天吸收辐射大于有效辐射,净辐射为正值,表示森林获得能量;夜间,净辐射为负值,表示森林生态群落失去热量。通常,就其日总量来说,净辐射总是正的,因为夜间的损失比白天的净收入小得多。

森林的能量纯收入净辐射,一部分随着植物蒸腾和土壤蒸发,以潜热的形式重新与大气进行热量交换,一部分以显热的形式与大气进行湍流交换;一部分通过与土壤内部和森林体内进行传导热量交换,而贮存于土壤和森林层中;还有一部分由作物的光合作用转化为化学能,这种能量交换的关系可以用森林热量平衡方程表示:

$$R = H - LE + B - P \quad (2)$$

式中, H ——森林湍流显热通量, LE ——森林潜热通量(L ——蒸发潜热, E ——森林蒸发散), B ——森林土壤贮存热量变化, P ——森林光合作用固定的能量。

太阳辐射中只有可见光部分的辐射能才能被绿色植物的光合作用所利用。因此,400nm至700nm波段范围内的太阳辐射被称为光合有效辐射(PAR)。

到达森林的光合有效辐射,一部分被反射,一部分穿透森林群体到达地面,其余部分被森林吸收。被吸收的部分中,有的被森林非光合器官所吸收(对光合作用的无效吸收或非活性吸收),剩下的才是被叶绿素吸收的光合有效辐射。在光合作用过程中,由于量子效率、环境因素、生态因素对叶绿素充分利用太阳能的限制,只有很少部分光合有效辐射能被转化为化学能,其关系可用下式表示:

$$P = \psi(1 - \alpha - S - W)PAR - k \quad (3)$$

式中, ϕ 量子效率; a, S, W 分别为森林对光合有效辐射的反射率、穿透率和无效吸收率; k 由于其它因素的限制而损失的能量。

被森林光合作用所固定的能量,一部分提供森林本身各种活动所需的能量,而以呼吸能(r)的形式消耗掉,一部分以森林的枯枝、落叶凋落(D)的形式损失;一部分被森林动物摄食(G),余下的以森林增长的形式积累起来(b),即森林生物量变化量所含的能量,其关系可以用下式表示:

$$P = r + D + G + b \quad (4)$$

式中, P 是总初级生产力,扣除呼吸消耗能之后则是净初级生产力 P_n

$$P_n = P - r = D + G + b \quad (5)$$

被摄食能 G 指的是被消费者森林动物摄食所含的能量,通常所占比例不大。

将(1)、(2)、(4)式合起来便可得到森林生态系统的能量平衡方程:

$$Q = AQ + F + H + LE + B + r + D + G + b \quad (6)$$

(6)式表明,森林生态系统的能量输入是太阳总辐射 Q ,输出则包括以辐射形式消耗的 AQ (反射辐射)和 F (有效辐射);以热量形式消耗的 H (显热)、 LE (潜热)、 B (土壤热通量)和 r (吸收能);以植物有机质形式消耗的 H (枯枝落叶能)和 G (森林动物摄食能),最终贮存的是森林生物量增长能 b 。

通过对(6)式的分析,可以大致了解森林生态系统能量流动的概貌。后面,将根据观测结果提出3个森林生态系统能量的流向和流量。

4 3个群落能量的流向和流量

根据测定和分析,已取得3个森林群落能量流各分量的流向和流量。结果如图1~图3所示。

这里对3个群落的能流做些说明和分析。

(1)3个群落的试验点位于保护区西北坡和东北坡,坡度约30°,据观测资料计算,该处获得年太阳辐射总量3749.6MJ/m²·a。

(2)太阳辐射光谱中的红外和紫外辐射不能为植物光合作用所利用,因此光合有效辐射与红外、紫外辐射的流向是不同的。红外辐射大约占总辐射的50%,紫外辐射占2%,余下的为光合有效辐射,是森林可利用的能量。

(3)光合有效辐射到达树冠表面时,一部分由树冠反射回太空,由于3种群落树冠不一样,其反射率也不同;同时,由于群落的结构和叶面积指数的差异,它们的截获辐射也不相同。截获辐射是被森林植物吸收的能量。

(4)截获辐射有一部分被非光合器官吸收的非活性吸收。活性吸收部分便为植物叶片光合作用提供能量。

(5)森林光合器官吸收的光合有效辐射,大部分用于形成在生物循环中作为能量载体的中间产物,最后以热量形式散失掉或形成较高级的化合物,只有小部分贮存于光合作用的最终产物——碳水化合物。光合作用过程中,每形成1个分子的碳水化合物要同化1个分子CO₂。不少实验证明,每同化1个分子CO₂需要10个光子,1个分子碳水化合物贮存的能量为7.7·10⁻¹³J,而光合有效辐射1个量子的平均能量为3.6·10⁻¹⁹J,因此,

$$\phi = \frac{7.7 \cdot 10^{-13}}{10 \cdot (3.6 \cdot 10^{-19})} = 0.215 \quad (9)$$

即量子效率为21.5%。也即,在光合作用过程中,3个群落光合器官吸收的太阳能只有21.5%可以转化为化学能贮存于碳水化合物中,这就是能流图中的理论总光合产物的能量。

(6)上述的量子效率是在理想条件下的实验得到的。但是,在实际的自然状态条件下,由于温度、CO₂、弱光等因素不可能处于理想状态,必不可少地存在各种限制因素的损耗,只有一部分能量转化为实际总光合产物。

(7)在光合作用过程中,叶、枝、根、花等部位也需进行吸收,吸收所消耗的能量占实际总光合产物相当大的比例。

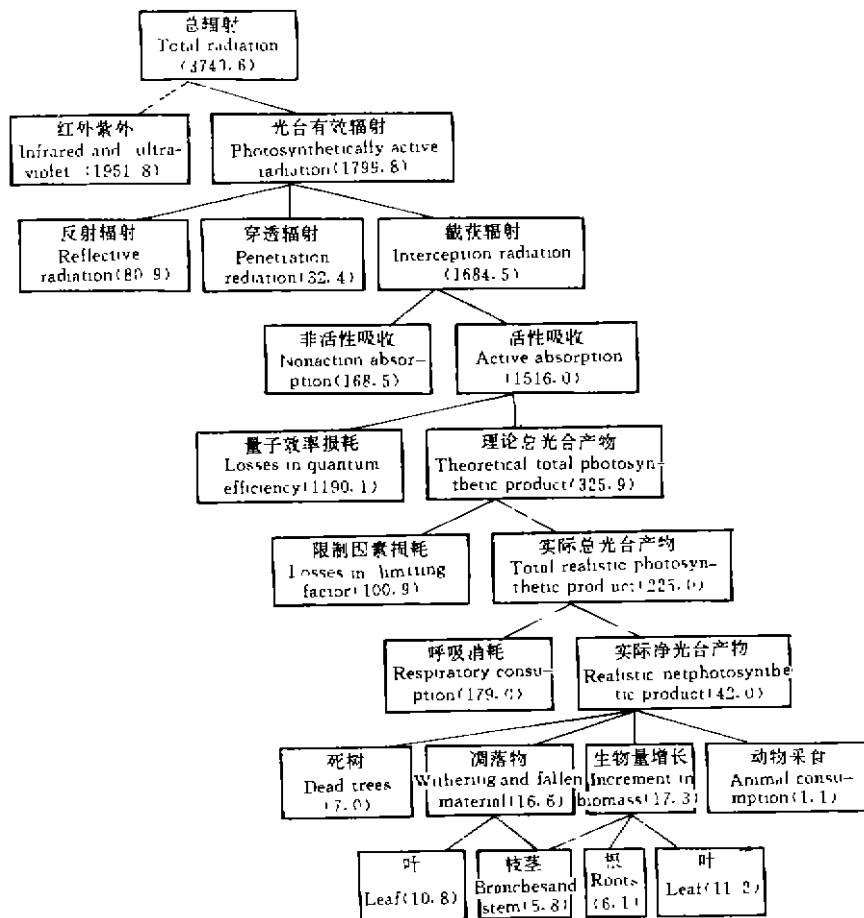
图1 鼎湖山季风常绿阔叶林群落能流图(MJ/m²·a)

Fig. 1 The energy flow of monsoon forest in Dinghushan

(8)实际总光合产物除去呼吸消耗,余下的为净光合产物,净光合产物称为净初级生产力,根据测定和计算,3个群落的净初级生产力分别为:季风常绿阔叶林42.0MJ/m²·a,相当于干重23.2t/hm²·a;针阔混交林33.3MJ/m²·a相当于干重19.0t/hm²·a;马尾松针叶林群落14.2MJ/m²·a,相当于干重9.0t/hm²·a。

(9)3个群落的能量流的流向虽相似,但其流量的变化是彼此不同的,其差异主要表现在两方面:①由于3个群落的成分、层次、叶面积指数不同,它们的截获辐射差异很大,因而导致它们的能量收入不同,其大小顺序为:季风常绿阔叶林>针阔混交林>马尾松林,②由于群落结构和成分的不同,其实际总光合产物差异也很大,群落成分复杂,结构较合理,其光合产物较多;相反,群落成分单一,结构不甚合理,其光合产物便较少。因此,其光合产物的排列顺序是:常绿阔叶林>针阔混交林>针叶林,可见,森林群落的结构和组成成分对能量的流向和流量有着重要制约作用。

5 3个群落的能量利用效率

能量利用效率反映的是能量输出和输入之间的关系。能量的输出可以用净生产能量表示,能量的输入则可以用上一级的能量输出表示,也可以用本级实际吸收的能量表示,生产者是直接利用太阳能的绿色植物,它的能量输入便是太阳辐射能。

投射到森林群落上的太阳总辐射 Q 、光合有效辐射 PAR ,除去反射和穿透之外为森林群落吸收的光合

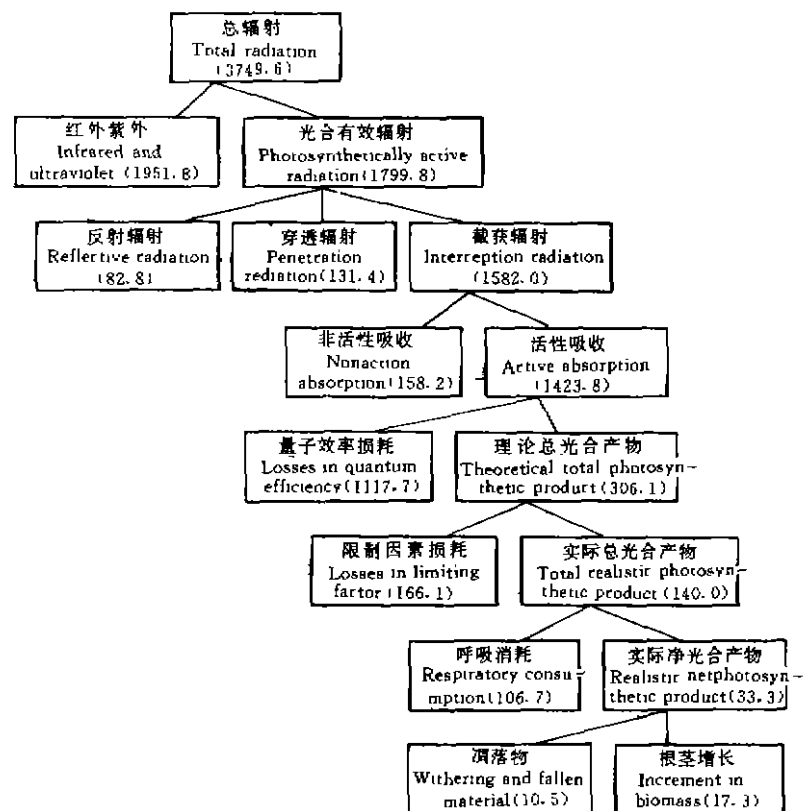
图2 鼎湖山针、阔叶混交林群落能流图(MJ/m²·a)

Fig. 2 The energy flow of coniferous forest and mixed conifer-broad leave forest in Dinghushan

有效辐射 PAR_0 , 森林群体实际固定的太阳能, 即实际净光合产量为 P_n 。于是, 便有:

(1) 总辐射利用效率为:

$$\epsilon_Q = (P_n/Q) \times 100\% \quad (10)$$

(2) 光合有效辐射利用效率为

$$\epsilon_{PAR} = (P_n/PAR) \times 100\% \quad (11)$$

(3) 净同化率为

$$A = (P_n/PAR_0) \times 100\% \quad (12)$$

从表2可见, 由于3个群落在鼎湖山所处的部位大致相仿, 投射到3个群落的总辐射和光合有效辐射大体相同。但是, 由于群落结构和叶面积指数的差异, 各群落吸收的光合有效辐射却差异颇大。

3个群落对总辐射的利用效率依次为, 季风常绿阔叶林1.12%, 针阔混交林0.88%, 马尾松林0.38%。3种群落对光合有效辐射的光能利用率相应为2.33%、1.83%、0.79%, 3个群落能利用效率的差异反映3个演替阶段的差异, 处于较高级阶段的常绿阔叶林群落不仅有丰富的植物量, 而且也有较高的光能利用效率。

3个群落的净同化率差异相对较小, 这是由于群落主要依靠叶面积截获光能。叶面积指数较小的群落穿透损失的光能较多, 因而对其吸收的光能的利用率便较高, 从而使群落间净同化率的差异相对较小。

6 结语

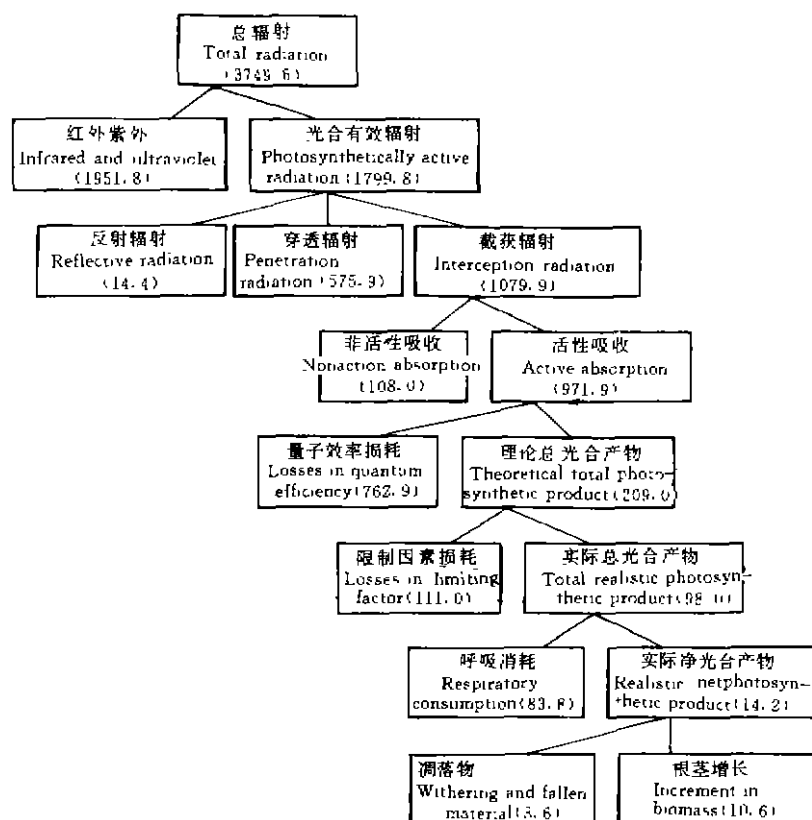
图3 鼎湖山马尾松针叶林群落能流图(MJ/m²·a)Fig. 3 The energy flow of *Pinus massoniana* pine forest in Dinghushan

表2 鼎湖山3个群落几种光能利用率

Table 2 Several kinds of photo-energy utilization efficiency of the three kinds of forest community in Dinghushan

项目 Item	亚热带季风常绿阔叶林 Monsoon evergreen broadleaf forest the subtropics	针阔混交林 Mixed forest with broadleaf and coniferous trees	马尾松针叶林 <i>Pinus massoniana</i> forest
总辐射 Total radiation (MJ/m ² ·a)	3749.6	3749.6	3749.6
光合有效辐射 Photosynthetically active radiation (MJ/m ² ·a)	1799.8	1799.8	1799.8
净初级生产力 Net primary production (MJ/m ² ·a)	42.0	33.3	14.2
群落吸收光合有效辐射 Community absorption of photosynthetic active radiation (MJ/m ² ·a)	1685.8	1582.0	1079.9
总辐射利用效率 Utilization efficiency of total radiation (%)	1.12	0.88	0.28
光合有效辐射利用效率 Utilization efficiency of photosynthetic active radiation (%)	2.33	1.85	0.79
净同化率 Net assimilation efficiency (%)	2.49	2.11	1.31

季风常绿阔叶林、针阔混交林、针叶林(马尾松林)是鼎湖山自然保护区主要的森林植物类型。马尾松林结构简单,树种单纯,其森林环境具有太阳辐射穿透系数大、林内气温较高、湿度较低的特点。因此,锥栗、荷木等阳性树种能够侵入生长发育,从针叶林逐渐演化为以针叶树为主的针阔混交林,进一步又演化为阔叶树为主的针阔混交林,阔叶树成为优势树种以后,改变了森林环境,不利于马尾松的自然更新,针阔混交林又逐步向季风常绿阔叶林演化。因此,3种群落反映鼎湖山森林演化的3个阶段。

从针叶林到针阔混交林,到季风常绿阔叶林,森林结构的复杂性逐渐增加,森林生态系统的功能也发生明显的变化。本文只对森林能量交换进行了研究,从能量交换已清楚看出3种森林群落演化过程中生态系统功能的显著变化。

从能量交换的强度看,季风常绿阔叶林最大,群落每年吸收的光合有效辐射达 $1685.5\text{MJ}/\text{m}^2$,占投射到林冠上的光合有效辐射总量的93.7%,针阔混交林次之,每年吸收 $1582.0\text{MJ}/\text{m}^2$,吸收率也达87.9%。针叶林能量交换强度最小,每年仅吸收光合有效辐射 $1079.9\text{MJ}/\text{m}^2$,吸收率只有40.0%。

从能量交换的方向看,季风常绿阔叶林的光合有效辐射利用率最大,达2.33%;针阔混交林次之,为1.85%;针叶林最小,只有0.79%。也就是说,通过一连串的能量交换及转化以后,形成实际净光合产量的光合有效辐射份额,季风常绿阔叶林>针阔混交林>针叶林。

从3种群落能量交换的差异可以清楚地看到,森林群落的结构对森林的生产力起着十分重要的作用。3种群落所处的地理位置大致相同,所获得的太阳辐射也基本相同。但由于各个森林群落发育阶段的差异,群落结构明显不同,季风常绿阔叶林层次多,树种丰富,叶面积指数大,对光能截获辐射大,不同树种也能充分利用各层次光能,因此,能取得较高光能利用率;针叶林群落结构简单,截获辐射和光能利用率远低于前者。由此可见,人工生态群落要获得较高生产力,必需有一个较合理的森林群落结构。

参 考 文 献

- 1 吴厚水等. 鼎湖山自然地理特征及环境动态变化. 热带亚热带森林生态系统研究, 1982, 第一集: 1~9
- 2 彭少麟等. 鼎湖山地带性植被生物量、生产力和光能利用效率. 中国科学 B 辑, 1994, 24(5): 497~502
- 3 张祝平. 鼎湖山森林群落的光能利用效率. 植物生态学与地植物学学报, 1990, 14(2): 139~150
- 4 吴厚水. 鼎湖山自然保护区水热状况及其与生态环境的关系. 热带地理, 1982, (4): 14~20
- 5 屠梦照等. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林凋落物的特征. 土壤学报, 1993, 30(1): 34~42