

黑石顶自然保护区马尾松种群呼吸量研究

杨清培, 李鸣光, 王伯荪, 李仁伟

(中山大学生命科学学院, 广东广州 510275)

摘要: 报道了粤西黑石顶自然保护区马尾松林中马尾松种群的呼吸量。根据马尾松的特点, 利用便携式 CID-510 光合系统与自制呼吸装置, 分别测定了叶和各非同化器官不同径级的呼吸速率。在确定非同化器官直径频度分布函数和建立呼吸速率与径级的相互关系基础上, 计算出单株林木各器官的呼吸量与林木大小的关系, 最后结合“每木调查”推算出种群的总呼吸量。结果表明: 马尾松种群的全年呼吸量为 $57.868 \text{ t} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 其中干、枝、根、叶分别为吸量为 4.449, 4.695, 6.868, 41.855 $\text{t} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, 叶所占比例最高, 约为总量的 72.33%, 其他器官各约为 7.69%~11.87%。

关键词: 黑石顶; 南亚热带; 呼吸速率; 马尾松; 直径分布函数

中图分类号: Q945.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2001)01-0009-05

Studies on respiration of *Pinus massoniana* in Heishiding Natural Reserve

YANG Qing-pei, LI Ming-guang, WANG Bo-sun, LI Ren-wei

(School of Life Science, Zhongshan University, Guangzhou 510275, China)

Abstract: Respiration amount of *Pinus massoniana* in Heishiding Natural Reserve in western Guangdong was described in details in this paper. Based on the morphological features of trees, helped by the portable CID-510 Photosynthesis System and Self-made Respiration Apparatus, Respiration rates of leaf and non-assimilation organs (stem, branch and root) in different diameter were measured, and the appropriate relationships between diameter class and length, between the respiration rate and the diameter of woody organs, the equations for estimating the population respiration were established. They were used to estimate the population respiration, and the result showed that the annual population respiration amount was $57.868 \text{ t} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, of which the stem 4.449, the branch 4.695, the root 6.868, the leaf $41.855 \text{ t} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, the respiration amount of the leaf was the highest accounting for 72.33%, of the other woody organs were lower only accounting for 7.69%~11.87%.

Key words: Heishiding; lower subtropics; respiration rate; diameter distribution function; *Pinus massoniana*.

呼吸量的测定是研究森林生产力和碳在森林生态系统循环过程中的一个重要而又较为困

难的环节。本文报道了位于北回归线上的黑石顶自然保护区内的马尾松种群的呼吸量。有关南

收稿日期: 2000-08-29

作者简介: 杨清培(1970-), 男, 中山大学在读博士研究生, 植物生态学专业。

基金项目: 国家自然科学基金重大项目资助(39899370)

热带马尾松林生态系统的研究,尤其是生物量、生产量方面的研究已有大量的报道。彭少麟、李鸣光等研究了鼎湖山马尾松种群的生物生产量^[1]、彭少麟、张祝平等分别研究了鼎湖山、鹤山马尾松针叶林、针阔混交林的生物量、生产力和能量利用效率^[2,3]。但由于测定仪器的限制和研究方法的困难性,至今尚未见到关于马尾松种群呼吸量的研究报道。本文参考国内外有关资料,利用新型仪器进行测量研究,可望推动我国“全球变化与陆地生态系统”的研究。

1 试验地概况

实验地位于广东省西部封开县境内的黑石顶自然保护区,研究对象为马尾松林中的马尾松种群。有关生态背景等已有报道^[4]。

2 研究方法及结果

2.1 每木调查法

在黑石顶自然保护区边缘林分结构好的地段设置 2 000 m² 的样方,对样方内所有马尾松个体进行每木调查,包括基茎、胸径、树高等有关指标。在样方中共有马尾松植株 52 棵,且在高度(H)和胸径(DBH)之间有如下分布(图 1,2)。

2.2 管道模型理论(pipe model theory)

在样地附近的新伐防火林带旁边伐倒 6 棵大小不同的马尾松作样木。迅速测定其基茎、胸径、树高等因子。然后对根茎叶和枝进行分离,称其鲜重。之后,按粗细不同对非同化器官进行分级。再分别测定各级总长度和重量。分级标准见有关报道^[5,6]。

日本学者 Shinozaki 等 1964 年提出了林木的管道模型(pipe model)理论^[7,8],即林木的非同化器官(干、枝、根)的直径大小与总长度能用幂函数很好地表示,每个直径级的频度 f (可用总长度表示)与直径 D 的函数关系式为:

$$f(x) = kx^{-a} \quad (1)$$

式中, $f(x)$ 为总长度(cm), x 为直径(cm), k 为取决于林木大小的常数, a 为取决于不同木质器官的常数。对于树干部分,由于其原木形状近似于圆锥体, a 近似等于 0, 而枝、根则在 1~2 之

间,如 Yoda 等 1965 年测定了北海道的云杉和冷杉,其枝的 a 值为 1.5~2, 根的 a 值为 2。李意德等在海南岛热带山地雨林的测定中,枝的 a 值约为 2.278 1, 根的 a 值为 1.453 9, 然而在南亚热带黑石顶自然保护区马尾松种群的测定中,枝的 a 值为 1.657 3~2.0, (但为了计算方便本文也取 2)^[9], 根的 a 值为 1.062 4~1.361 3。各样木的测定值详见表 1。

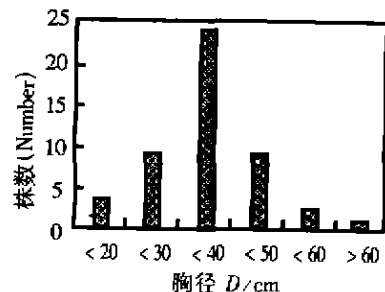
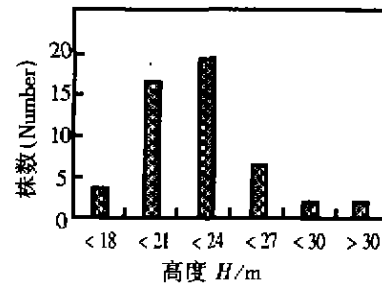


图 2 马尾松植株的胸径分布
Fig. 2 DBH distribution of the trees

2.3 呼吸速率的测定

2.3.1 叶呼吸速率的测定 用美国 CID 公司生产的 CID-510 光合系统,直接测定不同高度、不同年龄叶片的暗呼吸速率,马尾松针叶面按(2)式计算,测定时采用开放式气路,叶室面积为 2.5 cm × 2.5 cm,上用黑布和红布将叶室遮光。测定温度为 28~30 °C。

$$S = \frac{1}{4} \pi l (d_0 + d_1) + d_1 l \quad (2)$$

式中, l 为针叶长度(cm), d_0 为平坦面直径(cm), d_1 为垂直于 d_0 的一束针叶的厚度(cm)。测定结果为,南亚热带马尾松种群的针叶呼吸速率在 1.6~2.4 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 之间,略高于鼎湖山针阔混交林的夜呼吸速率(1.732 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}$

s^{-1})^[5],如果按叶面积干重比为 $9.471 0 m^2 kg^{-1}$ 计算,则在 $26.76 \sim 40.14 mg CO_2 kg^{-1} h^{-1}$ 之间,低于李意得测定尖峰岭热带山地雨林群落呼吸量 ($70.6 mg kg^{-1} h^{-1}$ 未注明温度)^[6]。

表 1 样木各器官的有关参数

Table 1 Parameters of every organs of *Pinus massoniana* in Heishiding

编号 No.	胸径(cm) DBH	树高(cm) Height	器官 Organ	鲜重(w) Fresh (kg)	最大(x1) Max(cm)	最小(x2) Min(cm)	k	a	kk'
1	30.2	2 000	茎 Stem	509.8	33.8	0.5	—	0	0.039 5
			枝 Branch	117.6	10.6	0.2	20 311	2.0	11.037 7
			根 Root	172.5	40.0	0	2 612	1.351 3	0.647 7
			叶 Leaf	18.8					
2	26	1 900	茎 Stem	370.2	29.2	0.4	—	0	0.044 6
			枝 Branch	85.6	9.1	0.2	14 417	2.0	9.340 6
			根 Root	127.2	34.4	0	2 212	1.281 4	0.497 1
			叶 Leaf	13.6					
3	52	3 000	茎 Stem	2 063.5	58.8	0.5	—	0	0.030 4
			枝 Branch	468.9	14.6	0.2	73 488	2.0	32.054 8
			根 Root	652.1	70.1	0	4 764	1.060 3	0.339 6
			叶 Leaf	76.9					
4	45	2 300	茎 Stem	1 253.8	51.3	0.5	—	0	0.027 8
			枝 Branch	286.4	13.5	0.2	53 519	2.0	21.185 1
			根 Root	405.9	61.2	0	4 120	1.273 4	0.559 4
			叶 Leaf	46.5					
5	32	2 020	茎 Stem	597.7	36.7	0.4	—	0	0.036 2
			枝 Branch	137.6	11.2	0.2	24 521	2.0	13.173 0
			根 Root	200.6	42.8	0	2 859	1.282 1	0.526 9
			叶 Leaf	22.1					
6	18	1 830	茎 Stem	178.7	20.6	0.4	—	0	0.061 1
			枝 Branch	41.6	6.2	0.2	6 435	2.0	6.400 0
			根 Root	63.6	23.9	0	1 417	1.361 3	0.548 1
			叶 Leaf	6.6					

2.3.2 非同化器官呼吸速率的测定 非同化器官呼吸速率的测定采用自制的呼吸装置^[5],即在密闭的容器内放置植物样品,为避免伤呼吸的影响,在样品受伤面涂上凡士林,然后把 CID-510 光合系统的进气管插入容器,测量 CO_2 浓度变化和温度。其测定的 CO_2 浓度范围为 $0 \sim 2 000 mg/L$,指示精度为 $\pm 0.01 mg/L$,温度范围 $0 \sim 50 ^\circ C$,精度为 $\pm 0.1 ^\circ C$,气体流量设定为 $0.5 L/min$,记录间隔时间为 $10 s$ 。

呼吸速率的计算按下式进行,具体计算过程见文献^[5,6]。

$$r = \frac{7.07I}{tw} (C_2 - C_1) (V_1 - V_2) \frac{273 + T}{273} \quad (3)$$

式中, r 为呼吸速率 ($mg CO_2 = kg$ 鲜重 h^{-1}), w 为样品鲜重 (g), t 为 2 次测定的时间间隔 (s), C_2, C_1 分别为第 2 次和第 1 次测定的 CO_2 浓度 (mg/L), V_1, V_2 分别为容器和样品的体积 (mL), T 为容器内的温度 ($^\circ C$)。把不同温度下测得的各器官呼吸速率,按温度—化学反应速率定律 (Q_{10}

$= 2$) 换算成黑石顶保护区的年平均温度 ($20 ^\circ C$) 下的呼吸速率。

2.3.3 呼吸速率与直径级的关系 非同化器官的呼吸速率不仅与重量有关,而且也很受器官粗度的影响,随着非同化器官直径由细变粗,生命活动旺盛的组织(如形成层)所占的比例逐渐降低,因此呼吸速率逐渐减小,其趋势可分别用幂函数和倒数^[5~8]表示。

$$\text{根和干: } r = Ax^B \quad (4)$$

$$\text{枝: } 1/r = Ax + B \quad (5)$$

式中, r 和 x 分别为呼吸速率和直径; A, B 均为常数系数。为了计算全年的呼吸量,本文拟合上述关系时,求得年均温 ($20 ^\circ C$) 时的各参数如下:

$$\text{茎: } A = 112.012 2, B = -1.150 6 (R^2 = 0.921 1)$$

$$\text{枝: } A = 0.038 8, B = 0.002 6 (R^2 = 0.951 6)$$

$$\text{根: } A = 67.120 5, B = -0.544 2 (R^2 = 0.942 4)$$

2.4 单株马尾松呼吸量的计算

2.4.1 树叶呼吸量的计算 树叶呼吸量的计算较

为简单,是平均呼吸速率、叶单位重量面积、单株马尾松总鲜重及时间四者的乘积。

$$\begin{aligned}
 R_{ij}(\text{g CO}_2 \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}) &= r(\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}) \\
 &\times SLA(\text{m}^2 \text{ kg}^{-1}) \times W_{ij}(\text{kg} \cdot \text{tree}^{-1}) \times t(\text{h}) \\
 &= 1 \times 9.4710 \times 3600 \times 44 \\
 &\quad \times 10^{-6} W_{ij}(\text{kg} \cdot \text{tree}^{-1}) \\
 &= 1.50(\text{g CO}_2 \text{ kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}) \\
 &\quad \times W_{ij}(\text{kg} \cdot \text{tree}^{-1}) \quad (6)
 \end{aligned}$$

2.4.2 非同化器官呼吸量的计算 树干、树枝、树根的呼吸量计算较为复杂,有人就是由器官总重量乘以该器官的平均呼吸速率求得^[2,5],但由于不同茎级的器官呼吸速率不同,平均速率很难具有代表性,所以这种方法被认为较为粗略。本文在参考前人工作^[5,6,9]的基础上,采用积分法求取非同化器官的呼吸量,其计算过程及结果如下:

某木质器官的某一径级(x)对应一个呼吸速率 $r(x)$,该径级器官的呼吸量记为 $dR(x)$,由(1)式得:

$$\begin{aligned}
 dR(x) &= dw(x)r(x) \\
 &= k^a x^a f(x) \times r(x) \\
 &= kk^a x^{2-a} dx \times r(x) \quad (7)
 \end{aligned}$$

同时不难求出 kk^a 值:

$$\begin{aligned}
 \therefore dw(x) &= kk^a x^{2-a} dx \\
 w &= \int_{x_1}^{x_2} dw(x) = \frac{kk^a}{3-a} (x_2^{3-a} - x_1^{3-a}) \\
 \therefore kk^a &= \frac{w(3-a)}{x_2^{3-a} - x_1^{3-a}} \quad (8)
 \end{aligned}$$

式中, x_1, x_2 分别为器官的最小和最大直径(cm)(下同), $dw(x)$ 为某一径级的鲜重(kg), k^a 为与木质器官密度有关的参数。

某木质器官的总呼吸量(R)就等于该林木所有茎级的呼吸量之和,即:

$$R = \int_{x_1}^{x_2} r(x) dw(x) \quad (9)$$

再根据(2),(3)式和(7)式可得到不同木质器官全株总呼吸量的计算式:

$$\begin{aligned}
 \text{根}(R_r): R_r &= \int_{x_1}^{x_2} Ax^B kk^a x^{2-a} dx \\
 &= Akk^a \int_{x_1}^{x_2} x^{2-a-B} dx \\
 &= kk^a \frac{A}{3-a+B} x^{3-a-B} \Big|_{x_1}^{x_2} \quad (10)
 \end{aligned}$$

前面提及,树干可近似地看成一个圆锥体, a

取值为0,所以茎的呼吸量计算式简化为:

$$\text{茎}(R_s): R_s = kk^a \frac{A}{3+B} x^{3+B} \Big|_{x_1}^{x_2} \quad (11)$$

$$\begin{aligned}
 \text{枝}(R_b): R_b &= \int_{x_1}^{x_2} \frac{kk^a}{Ax+B} x^{2-a} dx \\
 &= kk^a \frac{1}{A} [\ln(Ax+B)] \Big|_{x_1}^{x_2} \quad (12)
 \end{aligned}$$

在(10)式的推导过程中,为了计算方便,根据(1)式我们取其近似值2。

根据(6)(10)(11)和(12)式,计算出各样木叶、根、茎和枝每小时的呼吸量(表2)。

表2 各样木的呼吸量(g CO₂ tree⁻¹ h⁻¹ at 20 °C)
Table 2 Respiration amount of organs of sample trees
(mg CO₂-tree⁻¹ h⁻¹ at 20 °C)

编号 No.	茎 Stem	枝 Branch	根 Root	叶 Leaf	合计 Total
1	1.607 6	1.442 4	2.313 9	11.561 9	16.925 8
2	1.381 2	1.184 1	1.815 0	8.376 9	12.757 2
3	3.454 2	4.451 7	6.047 5	47.223 9	61.177 3
4	2.453 5	2.899 6	4.234 4	28.599 4	38.176 9
5	1.715 9	1.714 9	2.521 9	13.567 6	19.520 3
6	0.988 6	0.756 3	1.110 5	4.024 9	6.880 3

2.5 种群呼吸总量的推算

前人文献^[3,6,9]发现单株林分的某一器官的呼吸总量与其大小(D²H;D为胸径cm,H为树高cm)之间存在良好函数关系。分析单株马尾松实测数据(表2),发现马尾松也存在同样关系。以下是各器官这种关系的代数式:

$$\begin{aligned}
 \text{干}(R_{st}) &= 1.9708 (D^2H)^{0.4657} \\
 \text{枝}(R_b) &= 0.0917 (D^2H)^{0.6747} \\
 \text{根}(R_r) &= 0.2224 (D^2H)^{0.6404} \\
 \text{叶}(R_l) &= 0.0168 (D^2H)^{0.9522} \\
 \text{总}(R_t) &= 0.1165 (D^2H)^{0.8254}
 \end{aligned} \quad (13)$$

以上关系式结合每木调查推算出黑石顶自然保护区马尾松种群的总呼吸量(表3)。

由表3可以看出,黑石顶南亚热带马尾松种群的呼吸量为57.868 t · CO₂ hm⁻² a⁻¹,约合消耗38.772 t · hm⁻² a⁻¹的干物质,其中干、枝、根、叶呼吸量分别为4.449, 4.695, 6.868, 41.855 t · CO₂ hm⁻² a⁻¹,叶所占比例最高,约为总量的72.33%,其他器官各约为7.69%~11.87%,这与其他研究^[7]表明的叶呼吸速率一般应高于木质器官的呼吸速率且占群落总呼吸量的40%~

89%相吻合。

表 3 黑石顶马尾松种群的呼吸量
Table 3 Respiration of *Pinus massoniana* in Heishiding

器官 Organ	样地中呼吸量 2 000 m ² Respiration in plot (g CO ₂ h ⁻¹)	每小时的呼吸量 Respiration amount (g CO ₂ hm ⁻² h ⁻¹)	全年呼吸量 Respiration amount (t · CO ₂ hm ⁻² a ⁻¹)	年呼吸消耗干物质 Respiration amount (t · hm ⁻² a ⁻¹)	所占百分比 Percentage (%)
茎 Stem	101.595 6	507.978 1	4.449 9	2.981 4	7.68
枝 Branch	107.192 1	535.960 3	4.695 0	3.145 6	8.12
根 Root	156.812 7	784.063 5	6.868 4	4.601 8	11.87
叶 Leaf	955.590 5	4 777.952 4	41.854 8	28.042 8	72.33
合计 Total	1 321.191 0	6 605.954 0	57.868 1	38.771 6	100

3 讨 论

南亚热带马尾松种群的非同化器官的径级与其总长度之间的关系可很好地用幂函数 $f(x) = kx^a$ 表示,直径 x 与呼吸速率之间的关系可用幂函数 $r = Ax^b$ (干和根) 或 $1/r = Ax + B$ (枝) 表示。

用 CID-510 光合系统测定呼吸速率,在 20 °C 时,南亚热带马尾松种群的针叶呼吸速率在 0.8 ~ 1.2 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 之间,如果按叶面积干重比为 9.471 0 $\text{m}^2 \text{ kg}^{-1}$ 计算,则在 13.38 ~ 20.07 $\text{mg kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$ 之间,低于李意德测定尖峰岭热带山地雨林群落呼吸量(70.6 $\text{mg kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$ 未注明温度)。

用 CID-510 光合系统和自制的呼吸装置,测定黑石顶自然保护区马尾松种群的呼吸量,其结果是全年呼吸量为 57.868 $\text{t} \cdot \text{CO}_2 \text{ hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$,约消耗 38.772 $\text{t} \cdot \text{hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 的干物质,其中干、枝、根、叶呼吸量分别为 4.449、4.695、6.868、41.855 $\text{t} \cdot \text{CO}_2 \text{ hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$,叶所占比例最高,约为总量的 72.33%,其他器官各约为 7.69% ~ 11.87%。

本文二氧化碳测定仪准确性强,研究方法科学严谨,因此所得结果对南亚热带树林生态系统的物质循环和能量流动,特别是对碳在马尾松天

然次生林的碳循环有着重要参考价值。

参考文献:

- [1] 王伯荪,刘雄恩. 黑石顶自然保护区植被的特点[J]. 生态科学,1987,(1~2):1~18
- [2] 任海,彭少麟等. 鹤山针叶混交林的光能利用效率[J]. 应用与环境生物学报,1996,2(1):15~21
- [3] 彭少麟,张祝平. 鼎湖山针阔混交林的第一性生产力研究[J]. 生态学报,1994,14(3):300~305
- [4] 彭少麟,李鸣光. 鼎湖山马尾松种群生物生产量初步研究[J]. 热带亚热带森林生态系统研究,1989,5:75~11
- [5] 方精云,王效科等. 北京地区辽东栎呼吸量的测定[J]. 生态学报,1995,15(3):235~243
- [6] 方精云. 群落呼吸量的研究方法及其应用的探讨[J]. 植物学报,1999,41(1):88~94
- [7] Shinozaki k, *et al.* A quantitative analysis of plant form - the pipe model theory. I. Basic analysis[J]. *Jap. J. Ecol.*, 1964,14:97~105
- [8] Shinozaki k, *et al.* A quantitative analysis of plant form - the pipe model theory. II. Further evidence of the theory and its application in forest ecology[J]. *Jap. J. Ecol.*, 1964, 14:133~139
- [9] 李意德,吴仲民等. 尖峰岭热带山地雨林群落呼吸量初步测定[J]. 林业科学研究,1997-10(4):348~355