

# 关于日本扁柏人工林光能利用效率的研究

## (II) 群落生产结构对光能分配与利用效率的影响

吴增志

(河北林学院)

矢幡久 须崎民雄 汰木達郎

(日本九州大学)

### 摘要

本文以日本扁柏人工林为研究对象,通过对间伐林分和不间伐林分的生产结构、光能分布、光合速率、枝叶生长等季节变化的观测,进而计算了光能利用效率的季节变化。通过比较研究,证明了生产结构影响光能利用效率,而密度影响群落生产结构。合理的生产结构可以使光能在群落内合理分配、各层叶的光合潜力充分发挥、提高群落的光能利用效率。为了标定林分生产结构的合理性,本文提出了相对光合时间数和相对光能利用率的概念及数学公式。绘制了生产结构与功能图。对合理的生产结构与合理密度的关系进行了论述。

关键词 密度; 生产结构; 光能分配; 光能利用

在前文中测定的21年生日本扁柏(*Chamaecyparis obtusa*)人工林的净光能利用率是0.64%<sup>[1]</sup>。这里用测定的光能量、叶量、各层叶的光合能力及有关公式来推算群落的总光能利用效率。根据推算的结果,对生产结构与光能利用、密度与生产结构的关系进行必要的论述。

### 一、材料和方法

本研究所用的试验地如前文<sup>[1]</sup>中所述,是在21年生日本扁柏人工林内设立的间伐试区a和不间伐试区b。用太阳能多点测定计测定群落冠层接受的太阳能及群落内部的光能分布。并把太阳能多点测定计受光器放置在有代表性的位置上,用化学光度计进行标定。自1982年7月至翌年9月对两试验区接受的太阳能及其在群落内的分布进行了连续测定。1—2周对受光器内贮存的能量测定一次。在间伐后又对两试验区林冠内的光能分布用化学光度计进行了两次重复测定(午前10—11时,午后12—13时),以便更详细了解光能分布,并对太阳能多点测定计的测值进行再次标定。在1983年4月、6月、7月、9月等4次从两试验区林冠的上、中、下三个层次内采取枝叶带回室内,用日立堀场生产的同化箱和红外线CO<sub>2</sub>分析系统装置,测定了叶在不同照度下的光合速率。为了便于与其他研究相比较,把太阳能转换为照度。在同化量的计算中所使用的叶量是从两试区分别

选择三株标准木，分别在5月30日，6月30日，8月6日，9月22日对其树冠的上、中、下三个层次的枝叶生长量进行测定。同时测定了树高生长、树冠半径及分枝角度等有关数据。利用上述数据计算了群落内各树冠不同层位的容积的逐月变化。用树冠容积和叶量密度( $g/m^3$ )、叶面积系数计算了不同层位、不同月份的叶量变化。进而计算两试验区的光合量。

## 二、结果和讨论

### 1. 群落叶面积指数的季节变化

群落的光能利用效率与群落的叶量、叶的分布格局、叶的光合速率及光能在群落内的分布密切相关。为了测算群落的光能利用效率，需要准确测算上述各项生产因素的数量变化。

两试验区叶面积指数的计算，是利用前文<sup>[1]</sup>中圆锥形、圆筒形的树冠的叶面积系数( $35 \pm 5 \text{ cm}^2/g$ ,  $45 \pm 5 \text{ cm}^2/g$ )、叶量密度( $494.9 \text{ g}/m^3$ ,  $222.9 \text{ g}/m^3$ )和对两试区三株标

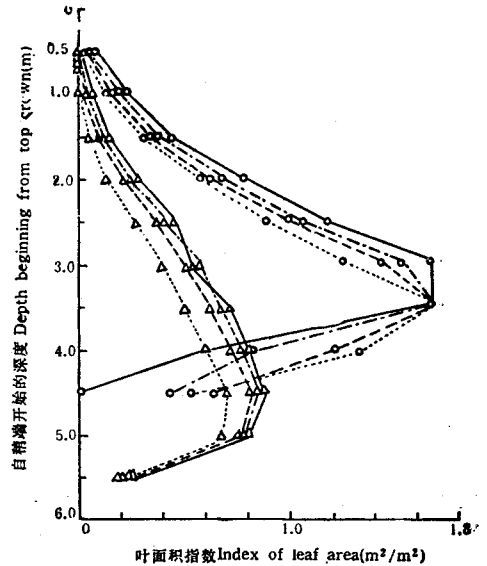


图1 间伐试区和间伐试区叶面积指数的季节变化  
 Fig. 1 Seasonal changes of index of leaf area of thinned testing block and unthinned testing block  
 △: 间伐试区 Thinned testing block  
 ○: 间伐试区 Unthinned testing block  
 .....: 4月 Apr.; ----: 6月 Jun.;  
 - · - · - : 七月 Jul.; —: 九月 Sep.

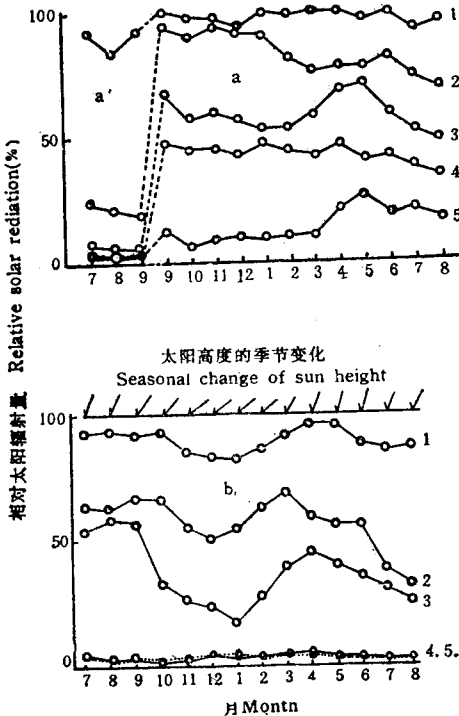


图2 间伐试区a和间伐试区b林冠各层的相对太阳辐射量  
 Fig. 2 Relative solar radiation of different stories of forest crown of thinned testing block (a) and unthinned testing block (b)  
 1, 2, 3, 4, 5 分别表示自树冠上端 1.5m, 2.5m, 3.5m, 4.5m, 林地的相对太阳辐射量 1, 2, 3, 4, 5 stand for relative solar radiations for the depth of 1.5m, 2.5m, 3.5m, 4.5m separately from top crown to ground  
 a': 间伐前 Before thinned  
 a: 间伐后 After thinned

准木测定的树冠容积的变化值计算的。计算结果如图 1 所示。结果表明叶量与刚间伐的去年 9 月相比增长 27.3%。这与不间伐试区 b 的年生长量 25% 相比不算多。当年 11 月 14 日落叶调查结果：不间伐试区是 3.2t/ha · a，与推算的 3.67t/ha · a 相比略微小些。这主要是落叶前叶内贮存物的转移使叶干重减少和其他季节的落叶与被动物所食而造成的。3.67

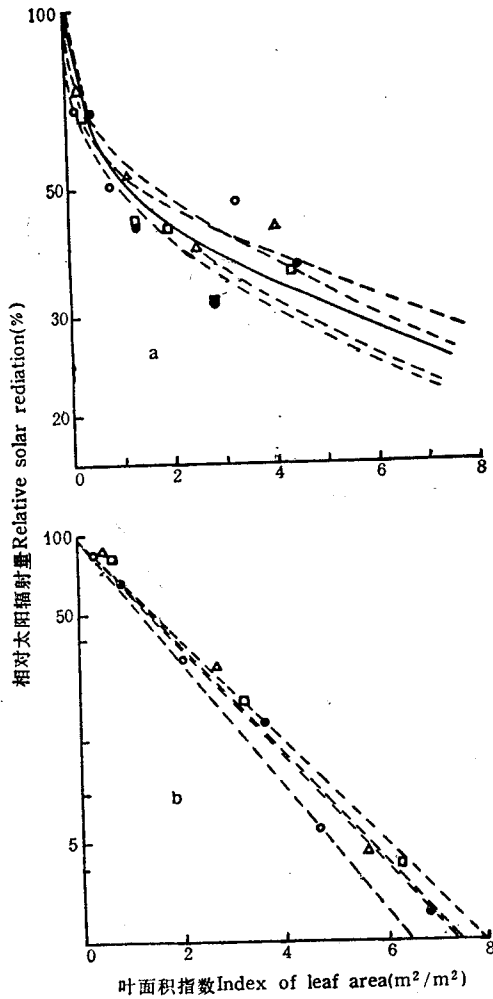


图 3 间伐试区 a 与不间伐试区 b 的叶面积指数与各层相对太阳辐射量的关系  
 Fig. 3 Relationship between the leaf area index of thinned testing block a and unthinned testing block b and the relative solar radiation of different crown stories

(Fig. 3a)  $L_n(\frac{I}{I_0}) = - \exp(a + b \ln Fn)$                       (Fig. 3b)  $L_n(\frac{I}{I_0}) = - KF$

	a	b	K
○: 4 月 Apr.	-0.4577	0.2958	0.611
△: 6 月 Jun.	-0.5682	0.3979	0.536
□: 7 月 Jul.	-0.3571	0.3733	0.505
●: 9 月 Sep.	-0.4433	0.4355	0.540
4-9 月 From Apr. to Sep.	-0.4473	0.3744	0.540
	$r^2 = 0.9914$		$r^2 = 0.9921$

t/ha · a的推算值是基本准确。间伐试区落叶量0.63t/ha · a,与推算的 3.37t/ha · a相比显然是小得多。即载叶量可增加2.74t/ha · a。

2. 林冠各层相对太阳辐射量的季节变化以及和叶面积指数关系

用太阳能多点测定计测定的两试验区各层林冠太阳辐射量的季节变化,如图 2a、b 所示。两试验区各层林冠的相对太阳辐射量随太阳高度的变化而增减。在一年中随着上层枝叶的生长,下层的相对太阳辐射相应减少,但在11月季节性落叶后下层光照反而有所增加。不间伐试验区自林冠上表面开始的4.5m以下的相对太阳辐射量总是在 3—5% 左右。间伐试区在间伐前与不间伐区有着相似的光能分布,间伐后中下部的太阳辐射量明显增加,在太阳高度低的10—3月林地相对照度在10%以上,4—9月的生长季都在20%以上。光能在林冠各层的分布比较均匀。间伐改变了生产结构、改善了林内光环境。

用各月的林冠容积变化、叶量密度、叶面积系数推算出林冠各层的叶面积指数 $F_i$ ,用 $F_i$ 与其所对应的相对太阳辐射量 $I_i/I_0$ 代入Bee-Lambert公式<sup>[3]</sup>

$$\ln(I_i/I_0) = -KF_i$$

求出消光系数 $K$ 。4—8月份 $K=0.54$ 。这个值与萩原等<sup>[7]</sup>人计算的海拔1000m的日本扁柏人工林的相比稍低。可以认为是由于立地条件不同而产生的差异。但是,在间伐试区,由于相邻树木间有较大的空间,树冠不连接,上列公式则不能采用,应用下式: $\ln(I_i/I_0) = -\exp(a + b \ln F_i)$  可以表示间伐林冠内光衰减与叶面积指数的关系(图 3a、b)。由图 3 b可以看出推算值与太阳能多点测定计的实测值是相吻合的,与化学光度计测定的林地相对照度为24.9%相比较也是相吻合的。所以该公式可以作为非郁闭林分的叶面积指数与相对照度(或相对太阳辐射)的关系式。

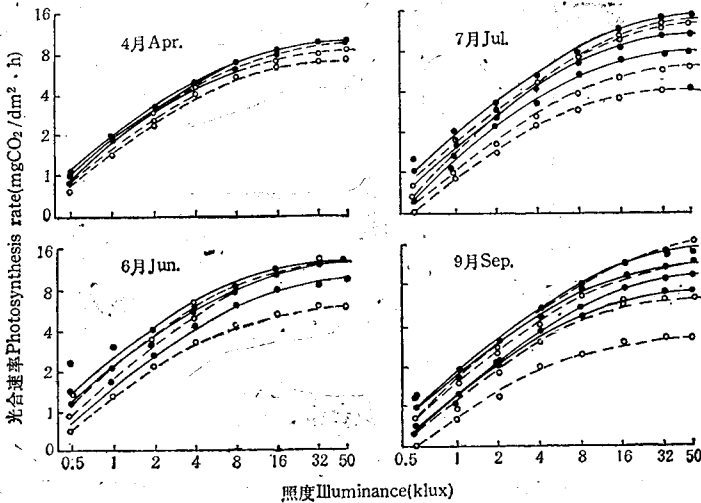


图 4 22年生人工林林冠上、中、下三层位的叶子在不同月份的光-光合速率曲线  
 Fig. 4 Light-photosynthesis rate curves of leaves of upper, middle and lower forest crown of 22-year-old plantation

—○—: 间伐林分 Thinned stand;  
 —●—: 不间伐林分 Unthinned stand  
 (其中七月、九月不间伐林分下层取 2 个位置叶 In unthinned stands of July and Sept., two sample places were examined)

### 3. 树冠各层叶光合速率的季节变化

每月测定的各层叶的光合速率( $P$ )与照度( $I'$ )的关系如图4所示。本研究所使用的是经过田宫修改的光合曲线公式:  $P = bI' / (1 + aI')$ , 该公式大体是适用的。由图4的光-光合曲线可以看出, 两试验区春季(4月)林冠上层、中层叶的光合速率几乎没有什么差别。下层叶光合速率的差别也不十分明显。随着时间的推移差别逐渐增大。到了6、7、9月, 不间伐试验区林冠中、下层叶的光合速率显著降低, 而间伐试验区则保持较高的光合速率。说明间伐后光环境的改变有利于提高林冠中、下层叶的光合速率。不间伐试验区从林冠的上部到下部, 随着相对照度的降低 $b$ 值逐渐缩小, 而 $a$ 值逐渐增大, 表明叶的光合能力逐渐降低。而间伐区不仅相对照度的变化幅度小,  $a$ 、 $b$ 值的变化也小。即使下层叶也具有较高的光合能力<sup>[3]</sup>。

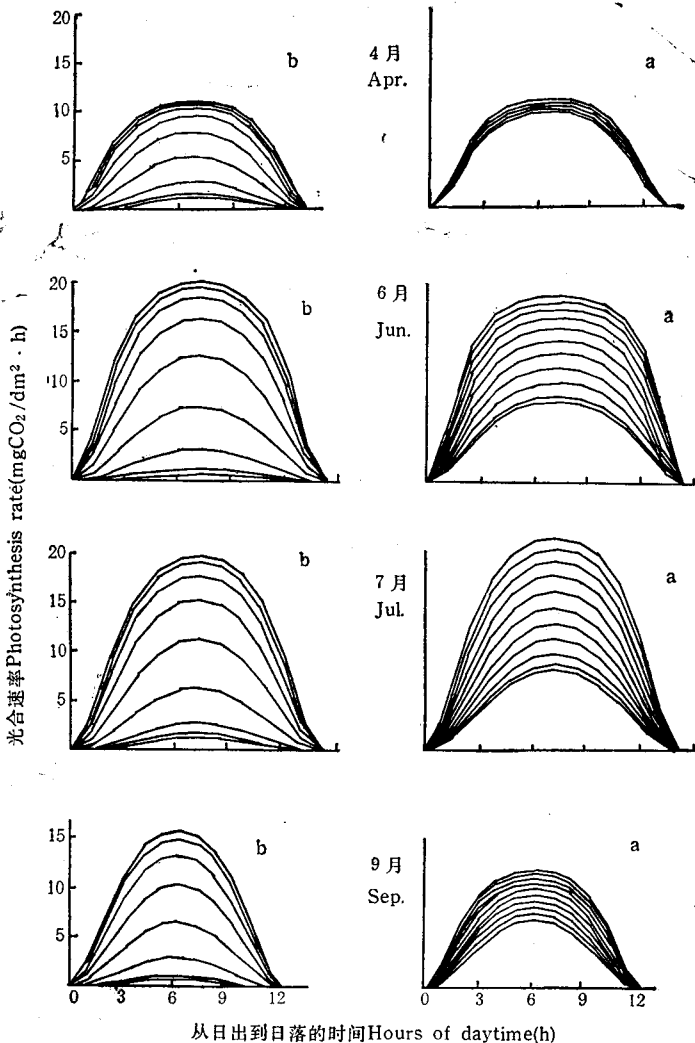


图5 间伐林分a和不间伐林分b各层(0.5m为一层)叶一天总生产量的季节变化  
Fig. 5 Seasonal changes of leaf production at different stories by a day in thinned stand (a) and unthinned stand (b)

#### 4. 群落总光合速率的推算和光能利用效率

为了求得太阳光能的利用效率,首先用下式 $P = bI_t / (1 + aI_t) \cdot f_i$ 计算群落的总光合速率,其中 $f_i$ 为林冠各层的叶面积指数,知道了某层的叶面积指数及消光系数 $K$ ,就可以用前述公式求出各层的相对太阳辐射量。各层的太阳辐射量 $I_t$ 是随着时间变化的变量。为了求出 $I_t$ 值,设各月的树冠上表面接收的太阳辐射量的日平均值为 $R$ 。一般表示太阳辐射量日变化的公式是: $I_o = I_M \sin^2(\pi t/d)$ (其中 $d$ : 日长; $t$ : 自太阳出来后的时间数,都以小时为单位)如果把 $I_o$ 的日积分值看作等于 $R$ 时 就可以求出各月任意一天太阳正南时最大辐射量 $I_M$ ,知道了 $I_M$ 就可求出一天内任意时刻的 $I_o$ 。各月一天的每个林冠层的总生产量如图5所示。然后把每个时刻的数值累计起来就可以求出一天的总光合量。如表1所示,以固定1克分子的 $\text{CO}_2$ 所需要的能量为 $0.4690\text{MJ}^{[4]}$ 时,不间伐试验区在生长季内(4—9月)的光能利用效率为2.35—3.03%。这个值与萩原<sup>[6]</sup>的测定值基本相一致。在间伐区,尽管间伐之后叶量减少了但其光能利用效率仍达2.84—3.47%,间伐区的总生产量没有减少。根据Boysen Jensen对白蜡林<sup>[2]</sup>的间伐试验和萩原对日本扁柏人工林第一性生产力的研究<sup>[6]</sup>,可以推测,由于间伐区现存量的减少,群落的呼吸量相应减少,净生产量将会有显著的增加(约为50%左右)。

表 1 22年生日本扁柏人工林收获量和太阳光能利用率

Table 1 The yield and solar energy utilization rate of 22-year-old plantation

太阳辐射量 Solar radiation (MJ/m <sup>2</sup> ·d)	不间伐林分 Unthinned stand (g CO <sub>2</sub> /m <sup>2</sup> ·d)	Eu(%)	间伐林分 Thinned stand (g CO <sub>2</sub> /m <sup>2</sup> ·d)	Eu(%)
4月 Apr.: 10.28	22.63	2.35	27.36	2.84
6月 Jun.: 13.63	36.95	2.89	40.42	3.16
7月 Jul.: 12.14	34.56	3.03	39.84	3.47
9月 Sep.: 9.15	23.22	2.70	28.97	3.37

#### 5. 生产结构与光能利用效率

上述测算结果表明,对立地条件、林龄、现存量、生产量、密度等完全相同的、充分郁闭的(开始自然稀疏)日本扁柏人工林,经过株数50%的疏伐后,总生产没有减少,净生产有明显增加。这说明密度对生产结构有重要的影响,生产结构与产量有密切关系。为了探讨生产结构与产量之间的关系,按公式:

$$E_{u'} = \frac{(P_g \text{ mgCO}_2/1000/44) \cdot 112}{I_o \cdot I_t/I_a}$$

计算的光能利用率叫做绝对利用率。而按下式:

$$E_{u''} = \frac{(P_g \text{ mgCO}_2/1000/44) \cdot 112}{I_o}$$

计算的光能利用率叫做相对光能利用率。由图6a可以看出绝对光能利用率从右向左随着相对太阳辐射量的降低而增加;相反相对光能利用率从左向右随着相对太阳辐射量的增加而增加。绝对光能利用率所表示的是叶固定的光能占其所接收的光能的比例,而相对光能利用率所表示的是叶固定的光能占群落接收光能的比例。所以相对光能利用率能

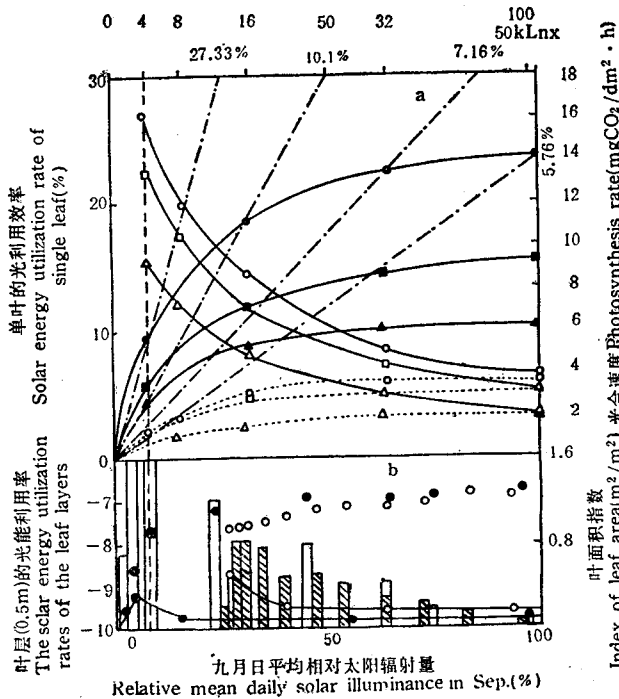


图 6 Fig. 6

图 6 a 22年生人工林的光能利用率的变化

Fig. 6a The changing of solar energy utilization rate in 22-year-old plantation  
 光合速率曲线 Light-photosynthesis curve of single leaf —●—, 上层叶 leaves  
 of upper stories (Lu); —■—, a下层叶 Leaves of lower stories (Ll) in a;  
 —▲—, b下层叶 Ll in b  
 绝对光能利用率 Absolute utilization rate of solar energy —○—, 上层叶 Lu,  
 —□—, a下层叶 Ll in a; —△—, b下层叶 Ll in b  
 相对光能利用率 Relative utilization rate of solar energy; ...○...: 上层叶 Lu;  
 ...□...: a下层叶 Ll in a; ...△...: b下层叶 Ll in b  
 -----: 补偿点 Compensation point;  
 - - - - - : 光能利用区间 Utilization interval of solar energy

图 6 b 两试验区叶层(0.5m)在相对太阳辐射量中的位置和九月份日平均单位时间、单位叶面积(m<sup>2</sup>)光能利用率

Fig. 6b Position of different crown stories of the two testing blocks in solar radiation and solar energy utilization rate per mean unit time and leaf area (m<sup>2</sup>) in Sep.

●: b, ○: a  
 各层叶光能利用率的积分值 Integral value of solar energy utilization rate of leaves of different stories. —●—, b; —○—, a  
 叶面积指数 Index of leaf area. □: b; ▨: a

更明确地表示出各层叶对群落总生产的作用。当相对太阳辐射量在32%以下时，随着相对辐射量的增加相对光能利用率增加较快，当超过32%以后其增加的速度逐渐减小，在达到63%的辐射量时几乎达到了饱和状态，在63—100%之间已无明显增加。森林植物群落对光能的分配不只是叶的作用，还有分枝角、叶片的倾斜角、树木的密度等多种因素的

合作用<sup>[1]</sup>,必须形成合理的生产结构。生产结构的合理性决定着对光能的分配状态和利用效率的高低。植物个体本身的叶量除了在人工栽培下大量地施用氮肥会造成叶量过大之外,一般来说其叶量及空间分布是可以由本身调节的。所以个体的生产结构一般来说是合理的。但在密度过大时,常造成枝叶的交错重叠,形成叶量、密度过大的郁闭层,破坏了群落的生产结构,也破坏了个体的生产结构。所以合理的群落生产结构的关键是密度的合理,使个体占有必要的空间。由图6b可以看出两试验区虽然总叶量相差1/2—1/3,但其总光能利用率却很相近。日本扁柏叶的暗呼吸速率是随叶温、叶龄、叶的前历而变化的。从九月的测定值看,林冠中下部叶的暗呼吸速率范围为0.44—0.98mgCO<sub>2</sub>/d m<sup>2</sup>·h。九月的日长为13和15小时,日光合速率由图5可知为正态分布。概算一下可知当日间最高光合速率超过1.76—3.92mgCO<sub>2</sub>/dm<sup>2</sup>·h时才可能有叶面净生产。由图6a可以查出当处于相对太阳辐射量8—12%以下时 $P_p \leq R_L$  ( $P_p$ 为叶面总生产速率 $R_L$ 为叶的呼吸速率),即叶面没有净生产量。并可以估计两试验区叶面净生产将相差为50%左右。

从上述可以看出生产结构对群落的光能利用率有重要作用。而群落的生产结构除了受种的遗传性制约外还受密度的影响。即合理的生产结构只有在合理密度下才可形成。据产量与密度关系的研究表明,在密度低时随着密度的增加而增加,当密度达到一定值后产量保持稳定。密度再增加产量不增加、也不降低<sup>[8]</sup>。而本试验证明了密度过高反而会影叶面净生产,这与Boysen Jensen<sup>[2]</sup>的白蜡幼林疏伐结果一样,证明合理密度是维持群落合理生产结构的主要因素。

### 6. 群落生产结构的数量化标准

综上所述,群落生产结构的合理性决定着群落的生产力。但是如何评价群落生产结构的合理性?只有文字上的描述是不够的,需要从光合作用的角度出发,探讨合理结构的数量标准。为此,提出把林冠各层叶单位叶面积一天内的光合量( $P_{oi}$ )与该林分叶的最大光合速率( $P_{g,max}$ )之商定义为相对光合时间数( $T_{ii}$ )即: $T_{ii} = P_{oi}/P_{g,max}$ ,如果设 $t = 0$ 时为太阳出, $t$ 为太阳落的时间时则:

$$P_{g,max} = \lim_{t \rightarrow -1 + aI} \frac{bI}{1 + aI}$$

$$P_{oi} = \int_{t=0}^t P_g dt = \int_{t=0}^t \frac{bI}{1 + aI} dt$$

把各层叶相对光合时间数 $T_{ii}$ 乘上该层的叶面积 $F_i$ ,定义为单位土地面积上的相对光合时间数 $T_{ii}$ ,则: $T_{ii} = T_{ii} \cdot F_i$ ,生产结构与功能图见图7。 $T_{ii}$ 表示各层叶光合潜力的实现数量。群落的生产结构越合理则 $T_{ii} = \sum_{i=1}^n T_{ii}$ 的值也越大。 $T_{ii}$ 表示了各层叶对单位土地面积的生产作用。 $T_{ii}$ 的分布情况也显示了群落对生产结构的合理性。 $T_{ii} = \sum_{i=1}^n T_{ii}$ 的大小表示了群落生产力的高低。在造林的初期,群落生产结构尚不完善, $T_{ii}$ 、 $T_{ii}$ 值都较小,在群落郁闭前后,合理的生产结构已建成, $T_{ii}$ 、 $T_{ii}$ 都将达到最高。如不调整密度,由于枝叶交叉重叠使合理的生产结构受到破坏,两个相对光合时间数都会变小。所以 $T_{ii}$ 、 $T_{ii}$ 可以做为标定生产结构合理性的数量指标。



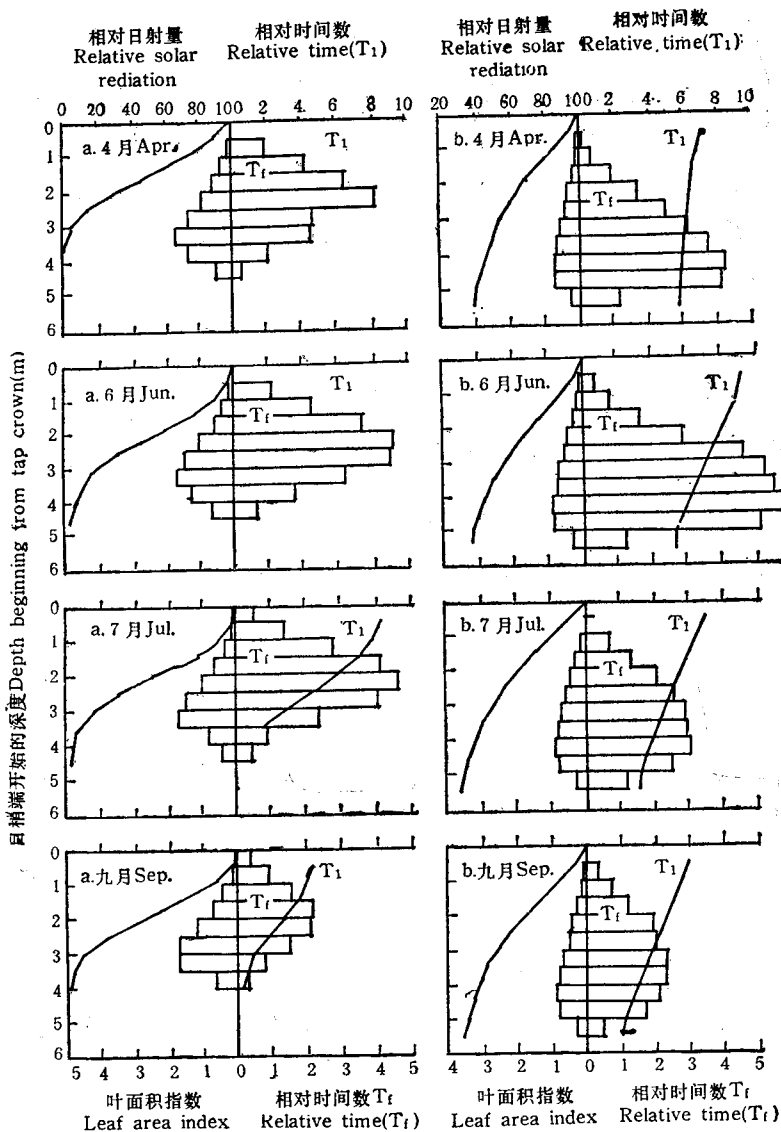


图7 不同伐林分(a)和间伐林分(b)的叶面积指数、太阳辐射量与相对光合作用数。  
 Fig. 7 Leaf area index, solar radiation and relative photosynthesis hour of unthinned stand and thinned stand

参 考 文 献

[1] 吴增志等, 1989年: 关于日本扁柏人工林光能利用效率的研究(I)——群落生产结构与现存量、生长量与光能利用效率, 植物生态学与地植物学学报, 13(3)209—218。  
 [2] 户茆義次监修, 1971年: 作物的光合成と物質生産, 株式会社養賢堂, 東京296—299。  
 [3] 依田恭二著, 1971年: 森林の生態学, 築地書館株式会社, 東京62—66。  
 [4] 宮地重遠、村田吉男編, 1980年: 光合成と物質生産, 理工学社, 東京386—434。  
 [5] 萩原秋男、穂積和夫著, 1977年: ヒノキ人工林の葉群呼吸量の推定とその季節変化, 日林誌59, 405—413。  
 [6] 萩原秋男、穂積和夫著, 1983年: ヒノキ人工林の一次生産, 日林誌65, 357—365。  
 [7] 萩原秋男、二宮生夫, 1982年: 穂積和夫著: アソスラセンによるヒノキ人工林の相対照度の測定, 日林誌64, 220—228。  
 [8] 篠崎吉郎、吉良竜夫編集, 1958年: 現伐生物学講座, 共立出版社, 東京, 1—12。

STUDIES ON THE SOLAR ENERGY UTILIZATION RATIO IN A  
*CHAMAECYPARIS OBTUSA* PLANTATION (II) —  
EFFECTS OF COMMUNITY PRODUCTIVE STRUCTURE ON THE  
DISTRIBUTION AND UTILIZATION RATIO OF SOLAR ENERGY

Wu Zeng-zhi

(Hebei Forestry College)

Ya Hata Sgusashi, Susaki Tamio, Taki Taro

(University of Kyushu)

Abstract

Using a *Chamaecyparis obtusa* plantation as an object of investigation, we calculated the seasonal changes of solar energy utilization ratio by measuring the seasonal changes in the productive structure, solar energy distribution, the rate of photosynthesis and the growth of branches and leaves in thinned and unthinned stands. Through comparative studies we found that the productive structure affects solar energy utilization ratio and the density influences the productive structure of a community. A rational productive structure can result in the reasonable distribution of solar energy, make the leaves at the different storeys develop their photosynthesis potential full and increase the solar energy utilization ratio of the community. We suggested the concepts of relative photosynthesis hours and relative solar energy utilization ratio and gave their formulas as well for determining whether the productive structure of a stand is good. We also gave the graph of productive structure and its function. The relationship between rational productive structure and rational density was also discussed.

**Key words** *Chamaecyparis obtusa* plantation; Productive structure; Solar energy utilization