

应用于红树植物个体生长的模型

韩博平

(厦门大学生物系 厦门 361005)

范航清

(广西红树林研究中心 北海 536000)

摘要 本文在国内外学者大量实验研究的基础上,讨论了红树植物的增长率、生长相关性和生长异连性,建立了红树植物干物质的生长方程。在分析高等植物同化产物用于生长、维持和呼吸的分配模式后,利用物质以及能量在生长、维持和呼吸之间的分配关系,给出了同化产物生成的数学模型。

关键词 生长 同化 维持 呼吸 分配模式

红树植物是生长在热带、亚热带海滩的一种木本植物,它是海岸河口生态系统的主要生产者。保护和开发海岸河口红树植物资源有着特别重要的意义。国内外学者对红树植物及其群落已有大量的研究^[1],然而这些研究工作目前仍属于红树植物生态学背景研究。为了达到对红树植物生长的深入研究,必须完善其实验设计和红树植物个体生长的理论。

对植物个体生长的研究,最早始于19世纪70年代Kreuslen在美国西部Poppelsdorf对玉米所完成的系列经典实验,并经过Blackman(1919)、West、Briggs、Kidd(1920)、Watson(1958)、Phillipson(1966)、Thornley(1976)的研究和发展,植物生长的研究成果已广泛应用于农作物、森林生产的分析和预测^[2,3]。红树植物作为一类较为特殊的高等植物,至今还缺乏类似的研究,建立红树植物整株物质和能量的生产模型,对于深入开展红树植物及其群落的生产研究具有极为重要的价值。

1 红树植物的生境及其生长的适应性特征

红树植物通常分布于隐蔽海岸地形或与常风相平行的海岸,其分布区域为热带季风海洋气候类型,年均温度为21℃~25℃,土壤为滨海盐土,含盐较高达0.46%~2.78%,海滩淤泥缺氧明显。红树植物主要分布于潮间带,其生长还受到潮汐和海流的影响。

由于其生境的上述特点,红树植物在长期演化过程中形成了一系列重要的生长适应特征^[4]:(a)支柱根和板状根 很多红树植物为适应缺氧淤泥,从基部生长出拱形和下弯的支柱根或板状根,以抵御风浪作用;(b)呼吸根 海滩淤泥缺氧,又受周期性潮汐浸润,象白骨壤这样的红树植物具有从地表榄状根垂直伸出地面的呼吸根,起着输氧作用;(c)胎生 胎生有利于红树植物幼苗的生长和种子传播,从而影响红树植物的分布;(d)树皮富含丹宁,使

红树植物抗盐渍和海水腐蚀作用,而具有旱生植物的生理特征,能适应含盐量较高的生境。

上述红树植物生长的适应性特征都直接影响到其生长行为和同化产物的分配,这些特征是对红树植物生长分析的生理基础。

2 红树植物的生长特征

关于红树植物生长及其群落的生产力,国内外学者已有大量的实测数据,植物生长包括生物量和能量生产两方面,反映了植物的物质和能量累积行为。对红树植物生长的三个指标:比增长率、生长相关性和异连性的分析对于理解红树植物生长动态是极为有益的^[5,6]。

由于植物生长受很多因素的影响,本文的分析是基于我国学者在中国南部海岸的研究。目前生长相关性指标中利用较多的是地上部与地下部的比值,该比值可为生物量(AB/UB)和能量现存量(AE/UE)。由于红树植物在生境中要抵御风浪和潮汐的作用,其根系发达,AB/UB和AE/UE在很大程度上反映了这种适应性。白骨壤(*Avicennia marina*)在红树植物中是先锋树种,它抗风浪、耐贫瘠,所以其AB/UB和AE/UE均小于秋茄(*Kandelia candel*)和海莲(*Bruguiera sexangula*),即白骨壤地下部生物量和能量现存量占全株总量的比例较大(表1)。

Table 1 The ratio of aboveground part to underground part for biomass (AB/UB) and standing crop of energy (AE/UE) in three mangrove species

Species	<i>Kandelia candel</i>		<i>Bruguiera sexangula</i>		<i>Avicennia marina</i>	
Item	AB/UB	AE/UE	AB/UB	AE/UE	AB/UB	AE/UE
Ratio*	1.34	1.47	1.32	1.69	0.71	0.91
Ref.	10		10		11	

* The values were calculated from the data of literature 10 and 11.

AB/UB和AE/UE只反映了生物量和能量的静态分布特征,而冠根生长的异连性则反映了红树植物不同组分生长的差别,这方面的研究还缺乏足够的资料。文献7中对海莲(*B. sexangula*)、秋茄(*K. candel*)两种红树植物生长的实测数据、基部直径、胸高直径和树高生长的差异,较大程度地反映出这种冠、根生长的异连性。

文献7给出的两种红树植物的胸径、树高生长特征,说明其总的生物量累积行为与很多高等植物生长曲线相符合,而这种曲线采用Logistic方程拟合较为成功。这样其比增长率就类似于其他高等植物^[2]。

3 红树植物整株干物质生长方程

在Kreusler对玉米生长的经典实验分析之后,很多学者研究表明,绝大多数高等植物的生物量增长都具有类似的性质。基于文献6的研究,红树植物也符合这样的生长行为,采用Logistic曲线进行拟合较为成功。设干重为 W 、其比增长率为 μ ,则有

$$\mu = \frac{1}{W} \times \frac{dW}{dt} \quad (1)$$

红树植物的生长模型为:

$$\frac{dW}{dt} = r(1 - \frac{W}{K})W \quad (2)$$

式中, r 、 K 为两个反映生长特征参数,其解为

$$W = \frac{Kc}{c + K^{-rt}} \quad (3.a)$$

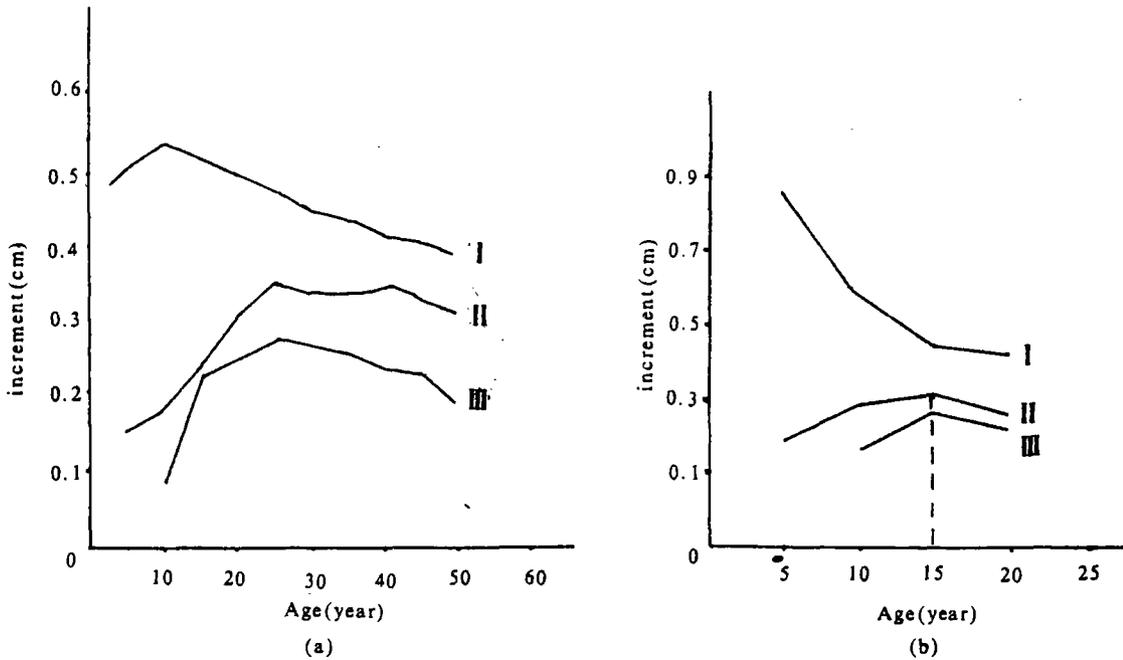


Fig. 1 The three growth curves about *K. candel* and *B. sexangula*. Curve I: the relation between the increments of diameter at the trunk — base and age, curve II: the relation between the increment of height and age, curve III: the relation between diameter at the breast height and age; (a) for *K. candel* (b) for *B. sexangula*.

Note: After Lin Peng and Zheng Wenjiao, 1986.

$$c = \frac{W^*}{k - W^*} e^{-rt^*} \tag{3. b}$$

$$W^* = W^*(t^*), \quad c = \frac{W_0}{k - W_0} \tag{3. c}$$

在曲线 (2) 中，还有两个常数 r 和 K 需要待定，根据 Logistic 曲线特征，其在增长速率最大时有：

$$\frac{d^2W}{dt^2} = 0, \quad t = t_m, \quad W_m = W(t_m) \tag{4. a}$$

$$k = 2W_m \tag{4. b}$$

根据图 1，海莲和秋茄的 t_m 分别为 25 年、15 年。对于另一个参数 r ，只需要测定其生长期中任何一年 (t_0) 的生长量 (dW_0)，由方程 (2) 就可以定出 r ，

$$r = \frac{2W_m dW_0}{W_0(2W_m - W_0)} \tag{5}$$

这样利用 (3) — (5) 式就可以推算出不同年龄红树植物现存量和年生产量。

4 红树植物同化产物的物质分配模型

为深入了解红树植物的生长，除了分析其干物质的增长率，还须对其光合产物的分配进行研究。在植物整株生长过程中，物质、能量的输出和输入是满足物质守恒和能量守恒。呼吸是植物体内物质、能量输出的主要途径。在动物学中呼吸可以分解为维持性呼吸（维持现

有物质的现状)和建造性呼吸(新物质合成)⁽⁸⁾,而 Mcree 在植物中也发现类似的情形。Penning de Vrise⁽⁹⁾对作物产量生长作了类似的分析,综合现有的工作,可获得一个光合产物的分配模式图。

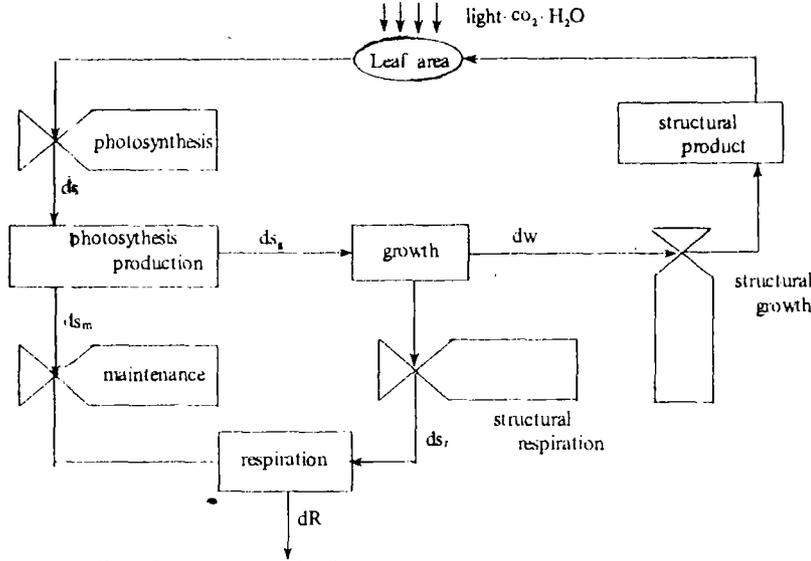


Fig. 2 A simple allocation model of photosynthesis product.

Notes: dS —photosynthesis product, dS_s —structural respiration, dS_m —maintenance respiration, $dS_s = dS - dS_m$, dW —net biomass, dR —total respiration

根据图 2 的分配模式,由物质守恒定律有:

$$dS = dW + dS_s + dS_m \tag{6}$$

定义 f, f_o, m, μ 分别为生长效率,建造效率和比增长率:

$$f = \frac{dW}{dS}, \quad f_o = \frac{dW}{dW + dS_s} \tag{7.a}$$

$$m = \frac{1}{W} \times \frac{dS_m}{dt}, \quad \mu = \frac{1}{W} \times \frac{dW}{dt} \tag{7.b}$$

则有关系:

$$\frac{1}{f} = \frac{1}{f_o} + \frac{m}{\mu} \tag{8}$$

定义比呼吸率为 $r = R/W$,

$$r = \frac{1}{W} \left(\frac{dS_s}{dt} + \frac{dS_m}{dt} \right) \tag{9}$$

根据 (7)、(8)、(9) 可得:

$$R = (1 - f_o) \frac{dS}{dt} + mWf_o \tag{10.a}$$

或

$$R = \left(\frac{1 - f_o}{f_o} \right) \times \frac{dW}{dt} + mW \tag{10.b}$$

$$r = \left(\frac{1 - f_o}{f_o} \right) \mu + m \tag{11}$$

由 (6) 和 (10. b) 可以获得比增长率的另一种表达式

$$\mu = \left(\frac{dS}{dt} - mW \right) \frac{f_o}{m} \tag{12}$$

在 (2) 中已知红树植物的比增长率为

$$\mu = r(1 - \frac{W}{K}) \quad (13)$$

将 (13) 代入 (12) 可得红树植物光合产物的生产方程

$$\frac{dS}{dt} = \frac{r}{f_0}(1 + \frac{mf_0}{r} - \frac{W}{K})W \quad (14)$$

定义比同化率为 β ,

$$\beta = \frac{r}{f_0}(1 + \frac{mf_0}{r} - \frac{W}{K}) \quad (15)$$

这样由 (3)、(11) 和 (15) 三个表达式, 可以得知红树植物光合产物生产及其分配行为, 但 f_0 、 m 仍需要测定。对于 f_0 , Penning de Vries 在 1972 年利用生物化学途径推算出 $f_0 = 0.723$, 对不同植物均比较稳定。而对于维持系数 m , 不同植物不同年龄均不相同, 但均在 $0.008 \sim 0.022$ 克 (CH₂O) 克⁻¹天⁻¹范围内。Mcree 和 Thornley 对很多植物的实测结果证实了这个结论^[7]。因此, 利用上述模型分析红树植物的生长 f_0 可取 0.723, 但对 m 值还需进一步测定。

5 红树植物光合产物的能量分配模型

文献 10, 11 中给出了三种红树植物不同器官的热值, 作为整株热值, 还需作加权平均, 表 2 给出了三种红树植物的整株热值 E_w , 这样, 在图 2 给出的光合产物分配程式基础, 由能量守恒定律, 可以进一步分析红树植物能量保存和消耗行为。其能量守恒方程为:

$$E_s dS = E_w dW + E_r(dS_r + dS_m) + dQ \quad (16)$$

式中 E_s 、 E_r 分别为光合产物和呼吸产物的热值, dQ 是植物生长过程中所释放的能量。

$E_r = 0$, E_s 为单位质量的 C₆H₁₂O₆ 燃烧值。则有:

$$dS = E_w dW + dQ \quad (17)$$

定义能量的维持系数为 M_B

$$M_B = \frac{1}{n} E_s \frac{dS_m}{dt} \quad (18. a)$$

$$M_B = E_s m \quad (18. b)$$

整株红树植物通过呼吸而导致的热产生 dQ/dt 为:

$$\frac{dQ}{dt} = E_r \left(\frac{1-f_0}{f_0} \right) \frac{dW}{dt} + M_B W \quad (19)$$

整株红树植物热产生的比率 q 为:

$$q = \mu E_s \left(\frac{1-f_0}{f_0} \right) + M_B \quad (20)$$

同化能量的比增长率 Λ 为:

$$\Lambda = \frac{E_s r}{f_0} \left(1 + \frac{mf_0}{r} - \frac{W}{K} \right) \quad (21. a)$$

即:

$$\Lambda = 2 \frac{E_s}{f_0} \times \frac{W_m dW_s}{W_s(2W_m - W_s)} \times \left(1 + \frac{W_a(2W_m - W_s)}{2W_m dW_s} \right) \times mf_0 - \frac{W}{2W_m} \quad (21. b)$$

这样由 (17) - (21), 便可获红树植物生长过程中能量动态及其分配。

Table 2 The weight mean caloric values as whole tree for three mangrove species in China

Species	<i>K. candel</i>	<i>B. sezangula</i>	<i>A. marina</i>
Ew (kJ/g)	18.63	19.13	15.90
Ref.	10	10	11

* The Ew value was recalculated from the data of literature 10 and 11.

6 结论与问题

红树植物为适应其独特的生长环境,所具备的生长适应性很大程度上通过其比生长率、生长相关性以及生长异连性反映出来,但至今还缺详细说明这个指标的实测数据。本文基于现有实验结果,对红树植物生长模式进行了理论上粗略的分析。采用 Logistic 方程只是对红树植物生长的一种模拟,模拟的准确度还依赖于进一步的实验验证。而给出的光合产物的物质和能量动态及其分配模式,作为一种简单而一般理论还可以应用于其它具有类似生长行为的高等植物,但维持系数 m 需要进一步测定。

尽管本文中的模型仍有缺陷,但对于红树植物生长的理论和实验研究提供一种新的思路。

参考文献

- 1 林鹏. 红树林研究论文集 (1980~1989). 厦门: 厦门大学出版社, 1990: 99~205.
- 2 Hunt R 著. 植物生长分析. 陆宪耀译. 北京: 科学出版社, 1980: 10~29.
- 3 佐藤大郎等著. 陆地植物群落的物质生产. 聂绍荃译. 北京: 科学出版社, 1986: 48~80.
- 4 林鹏. 生态学报, 1986, (3): 283~290.
- 5 Mayer B S, et al. 著. 植物生理学导论: 黎盛隆译. 北京: 农业出版社, 1981: 547~565.
- 6 Ress A R, et al. Crop processes in controlled environment. London: Academic Press, 1972, 327~356.
- 7 林鹏, 郑文教. 中国红树植物秋茄、海莲的生长量研究. 植物学报, 1986, 28 (2): 224~228.
- 8 Penning de Vests F W T. 植物生长与作物生产模拟. 北京: 科学出版社, 1988, 1~39.
- 9 Thornley T H M. Ann. Bot., 1970, 35: 721~728.
- 10 林光辉, 林鹏. 海莲、秋茄两种红树群落能量的研究. 植物生态学与地植物学学报. 1988, 12 (1): 31~39.
- 11 胡宏友. 厦门海沧白骨壤群落的能量研究 (学士学位论文). 厦门大学生物系资料, 1992.

A Model for the Individual Growth of Mangrove Plant

Han Boping

(Department of Biology, Xiamen University, Xiamen 361005)

Fan Hangqing

(Guangxi Mangrove Research Center, Beihai 536000)

Abstract In the present paper, the relative growth rate, the growth correlativity and the growth heterogeneity of mangrove are discussed on the basis of the earlier research, the growth equation of mangrove is built. After analysing the allocation of plant assimilative product between growth and maintenance as well as respiration, an allocation model about mangrove assimilative product is built on the basis of the material conservation and energy transformation character, and the dynamical equation of mangrove assimilative product is derived from the allocation model.

Keywords growth, assimilation, maintenance, respiration, allocation