

全国高等农业院校试用教材

草原生态化学

甘肃农业大学主编

草原专业用

农业出版社

全国高等农业院校试用教材

草原生态化学

甘肃农业大学主编

草原专业用

农业出版社

主 编 甘肃农业大学 任继周
副主编 吴自立
编写者 甘肃农业大学 李绶章 汪鸿儒

全国高等农业院校试用教材

草 原 生 态 化 学

甘肃农业大学主编

* * *

责任编辑 李锦明

农业出版社出版 (北京朝内大街130号)

新华书店北京发行所发行 农业出版社印刷厂印刷

787×1092毫米 16开本 10.5印张 224千字

1985年10月第1版 1985年10月北京第1次印刷

印数 1—2,500册

统一书号 13144·0285 定价 1.85元

前 言

《草原生态化学》作为草原专业的一门专业基础课，自1975年在甘肃农业大学草原系开设以来，已经八年了。这一教材几经讨论与修改，现已初步定稿。

随着草原生态系统学科的迅速发展，作为草原生态系统中一个分支的《草原生态化学》也在逐渐形成。每年发表的文献至为浩繁，几乎令人应接不暇。对于这些丰富的资料，如何给以系统整理，使其系统严整，枝蔓适度，尽可能充分又简明地阐明草原生态系统中的化学规律，以加深对草原生态系统的理解，而又不致与已经学过的有关化学、生理学等课程重复，是一项颇为繁重的任务。

经过教学过程的反复实践，确定以传统的土壤—牧草—动物这一草原生态系统的骨干为主流，来探讨能量与矿物元素转化的化学规律。这样不仅条理清楚，而且容易与草原生产相联系。

本教材对草原生态化学的基本理论作了全面扼要的论述，重点在于阐述草原生态系统中能量的流程和物质的循环，探索如何提高转化效率，促进草原畜牧业的发展。为避免重复，未将物质转化的化学机理编入。

尽管编者作了较大的努力，又得到了许多专家的协助与指导，但限于时间紧迫，文献浩繁，更重要的是受编者水平所限，错误和不妥之处当难避免，希望读者批评、指正。

任继周于兰州

1982年8月

目 录

绪论	1
第一章 地球上的热分布及其在植物体中的固定	5
第一节 热能的来源及其在地球上的分布	5
第二节 有效辐射及光合潜力	7
第三节 热能在植物体中的固定及动态	8
第四节 能量在初级生产阶段的转化	13
第五节 碳在热能转化中的作用及其在生态系统中的循环	14
主要参考文献	15
第二章 能量在动物体内的转化与积累	17
第一节 动物体内能量的来源	17
第二节 动物体内能量的积累与分布	21
第三节 动物体内能源的分解与能的散失	32
主要参考文献	44
第三章 水在草原生态系统中的循环与利用	45
第一节 水在土壤中的转化与利用	45
第二节 水在牧草中的转化与利用	46
第三节 水在畜体内的转化与利用	49
第四节 水在草原生态系统中的循环与平衡	51
主要参考文献	52
第四章 草原生态系统中氮素的转化与利用	53
第一节 土壤中氮素的来源与转化	53
第二节 生物固氮的生化机制	57
第三节 氮素在牧草中的含量、功能和转化	58
第四节 氮素在畜体内的含量、功能和转化	64
第五节 氮素的营养价值及其影响因素	67
第六节 氮素在草原生态系统中的循环	68
主要参考文献	72
第五章 常量矿物元素的循环	74
第一节 磷在草原生态系统中的作用	75
第二节 钾在草原生态系统中的作用	81
第三节 钙在草原生态系统中的作用	86
第四节 镁在草原生态系统中的作用	90
第五节 硫在草原生态系统中的作用	96
第六节 钠在草原生态系统中的作用	103

第七节 氯在草原生态系统中的作用.....	107
第八节 常量矿物元素的循环.....	111
主要参考文献.....	117
第六章 微量矿物元素的循环.....	120
第一节 铁在草原生态系统中的作用.....	120
第二节 锰在草原生态系统中的作用.....	125
第三节 铝在草原生态系统中的作用.....	129
第四节 铜在草原生态系统中的作用.....	132
第五节 锌在草原生态系统中的作用.....	137
第六节 硒在草原生态系统中的作用.....	141
主要参考文献.....	143
索引.....	145
拉丁文名称来源统览表.....	156

绪 论

草原生态化学是从草原生态系统中派生出来的分支学科。它以化学为主要手段来阐明草原生态系统中能量与矿物元素的流程与机理,为草原生态系统提供基本理论与研究方法。

草原科学根据其农学特点和历史传统,大致可以分为调查规划、培植改良和合理利用三大部分。第一部分为草原资源部分,以草原调查及土地规划为主。第二部分为植物生产部分。第三部分为以动物生产为主的综合利用部分。在草原专业出现以前,它们在大学中可能分别属于三个不同的学系。二十世纪四十年代前后草原专业诞生了,这三大部虽已纳入草原专业(Range Science, Grassland Science)之中,但作为草原学科整体还缺少一个统辖全局的理论基础。有些草原科学的先驱者对这一问题有所探讨。如英国的 Davis Williams^[1],早在三十年代就概括了当时草原科学的生产水平和理论水平,提出了土壤—植物—动物三位一体的草原学观点,来总贯上述的三个部分。这一观点影响深远,被认为是草原科学的基本内容。甚至直到1981年第十四届国际草原科学讨论会上,还提出土壤—植物—动物作为会议的指导思想。

随着生态系统学说的迅速发展,土壤—植物—动物三位一体的理论也得到进一步充实与提高。特别是近十五年来,在世界生物学计划(International Biological Program 简称 IBP)中陆地群落生产能力(Productivity of Terrestrial Communities)^[2]的推动下,草原生态系统作为该计划的一部分,也得到前所未有的充分研究。对于这一系统内部能量和矿物元素的沉积与流程的研究论文与专著大量涌现。这些文献散见于生态系统化学(Ecosystem Chemistry)、生物计量学(Biometerology)、地生物化学(Geobiochemistry)、生物化学生态学(Biochemical Ecology)、牧草化学与生物化学(Chemistry and Biochemistry of Herbage)、生物力能学(Bioenergetics)、生物经济学(Bioeconomic)和环境学科(Environmental Science)的有关文献中。更多的是出现在西方国家称为草原生态系统(Grassland Ecosystem),在苏联称为生物地理群落学(Biogeocenology)的文献中。这些数量惊人的文献,展现了不少奇妙的构思、缜密的方法和多学科的综合能力。它们把草原生态系统中的能量和矿物元素问题的研究无论在深度、广度都推到了一个新水平。但如何把这些资料系统地、精炼地组织到农学的草原生态系统的体系中去,这是草原生态化学的新任务。在这里草原生态系统中的生产者(producer)、消费者(consumer)和分解者(decomposer)应该赋予草地农学的含义,与土壤—植物—动物这一基本体系联系起来而衍生出草原生产流程。^[3]

草原生产流程大体可以分为六个主要的转化阶*。其中有四个转化阶具有自己明显的化学特征,即从日光能、无机盐到植物有机体所包含的生物化学过程;从采食牧草到可消化营养物质的化学过程;从消化营养物质到动物有机体的化学过程。草原生态化学的研究重点应该放在这四个阶段。

上述每个阶段中,其能量和矿物元素都有自己的输入与输出的生物学效率。其关系为:生态系统中某一项目的生物学效率 = $\frac{\text{输出物质}}{\text{输入物质}}$ 。

这一生物学效率可以通过化学方法测得,从而可以判断该生态系统中潜在生产能力(potential productivity)的大小。由潜在生产能力到真正的农业生产能力(agricultural productivity)或经济生产能力(economic productivity),即在生产上真正见效果的生产能力,还必须给予一定的农业技术。其关系为:

$$\text{经济生产能力} = \text{生物学效率} \times \text{物化手段}$$

以上的论述表明,农学范畴的草原生态系统与生物学范畴的草原生态系统是有区别的。生物学的生产效率,加以物化手段如施肥、灌溉、动力支援等,才能形成有经济意义的生产能力。因此,在农学的草原生态系统中矿物元素的反馈,除一般生态系统中有有机物质经分解者分解,使其变为无机盐类,返回到土壤中外,还有人为的矿物元素反馈,即施肥。

另外,草原生态系统的能量与矿物元素在流动时,必然在某一阶段,为人们所攫取,这就是农业的收获活动,这一活动必然影响它们的流程和转化效率。

草原生态化学,正是要遵循草原科学的这一农学特征,而决定自己的性质。在草原生态系统中,那些与草原生产流程关系较疏远或较不重要的生态系统中的成分,如某些化学能微生物和某些影响较少的无脊椎动物在生态系统中的化学机制,已在草原生态化学中略去。因此,这里所谈的草原生态化学,是按照草原生产的要求和草原科学的范畴,对自然的草原生态系统有所取舍,然后再来研究其化学规律。它可以不包含自然生态系统的全部化学过程。它们的取舍准绳为前面所谈的草原生产流程。与此有关者则取,与此无关或关系不大者则舍。这就体现了草原生态化学的主旨和体系。

草原生态化学就是以上述流程体系为根据,研究热能与矿物元素在这一流程中的化学机理。

热能的固定、转化、流通及农业收获,是草原生态系统的主要特征。而碳水化合物是热能的主要载体。热能正是随着碳水化合物的积累而积累,并随着碳水化合物的转化而转化的。在碳水化合物中,碳又居于关键地位。碳占了有机物总量的49%。热能转化的每一步骤都是碳的氧化或还原的过程。而且在生态系统的能流进程中,最终无不在释放热能的同时,使其中的碳与氧化合为二氧化碳,将碳元素释放到大气中去。因此碳在草原生态系统中的流程,也就是热能的流程。也可以根据碳在草原生产流程中每一转化阶的增减数量,

* 六个转化阶是:①从日光能与无机盐类到植物有机体→②可食牧草→③采食牧草→④可消化营养物质→⑤动物有机体→⑥动物产品。

来计量其热能动态。对于难以捉摸的热能,正是通过碳元素来加以研究的。在研究方法上,常常用测热器测定有机物中碳燃烧时释放的热量,来判断该种有机物所含的热量。但是应该知道作为一个活的生物体,热量的转化远不是这样简单。它必须结合代谢过程,作出更周密的设计。当前在这一方面的研究虽然已经取得了一些成就,但就其广度与深度还差得很远。尤其在次级生产方面,国际生物学计划似乎没有取得什么重要的进展,这是今后应该特别努力探索的方面。

水,既不是热能,也不是元素。但它是有机物中氢与氧的给源,而参与有机体的构成;同时作为溶剂与导体,参与了草原生态系统中的化学过程。在代谢过程中,生物体中的氢元素与氧元素可以形成代谢水,也叫氧化水。这在动植物的生命活动中,尤其是在动物体的生命活动中,具有一定的作用。从现有资料看,关于水的研究是农业生态系统中,各种因素研究得最充分的。但较长时期以来,关于水在草原生态系统中的化学研究报道,已较少见。

氮素是蛋白质的必要成分,它与碳、氢、氧共同构成生物体最基础的物质。在草原生态系统中经常出现氮素不足的问题,在许多情况下,草原生态系统的生产能力,取决于氮素的多少。它常常成为限制因子,这就是在世界上广泛存在的蛋白质饥饿 (protein starvation),因而氮元素吸引了当前草原生态学家的广泛关心。唯其于此,植物中的豆科牧草,动物中的反刍兽,因为能够丰富生态系统中的氮元素并转化为蛋白质,在科学研究与生产中居于令人瞩目的地位。生物固氮问题是当前农业生物学研究的焦点之一,但直到目前,还未见到在生产上起作用的重大突破。从当前的发展趋势来看,这是值得密切注意的一个领域。

作为草原生态系统中的元素,碳、氢、氧、氮占了动植物生命物质的绝大部分,通常称为大量元素,以与常量元素、微量元素相区别。本书中从第二章到第四章,实际上就是对大量元素的论述。根据生物体的含有量而把元素分作这三大类,尽管已习惯使用这一分类办法,但它象许多其他习惯用语一样,却不易找到一个精确的界限(参见第五章)。使用这一说法,也仅仅是为了论述方便,沿用传统习惯,并没有作更严格的推敲。

在常量元素中,本书列举了磷、钾、钙、镁、硫、钠、氯等7种元素。对它们在草原生态系统中的机理与作用都已作过大量研究工作。它们在农业生产中几乎与大量元素同时引起人们的注意,作为把农业生态效率中的生物学效率转化为生产能力的物化手段,采用了施肥技术,尤其是磷、钾元素的施肥,已被广泛应用。但是常量元素与其它元素的相互影响研究,仍感不足,尽管某些研究成果已用于复合肥料的制作。这一方面还有长足发展的余地。

对草原生态系统来说,存在着数十种微量元素。几乎土壤中的所有微量元素在生物中都有存在。在本书中,只选择了铁、锰、钼、铜、锌、硒等6种。对上述微量元素在草原生态系统中的论述,可基本说明草原生态系统的化学的本质、规律及其研究方法;至于其它许多微量元素虽然存在于草原生态系统中,但对它的机理和功能还不了解或了解甚少,

目前纳入教材还不够成熟,因而从略。¹但应该看到,在草原生态系统中,微量元素数量虽少,但作用不容忽视。往往因查明了某地某一微量元素的作用,并在草原生态系统中加以运用,而使整个草原生态系统大为改观,草原生产能力大幅度提高。如澳大利亚在热带、亚热带草原生态系统中,发现了缺钼的问题,通过施用钼(和磷),而大量建立了柱花草(*Stylosanthes* spp.)、山蚂蝗(*Desmodium* spp.)等豆科牧草的草地,把过去几乎是荒芜地区改变为牧草丰美的肉牛饲养基地,发生了奇迹般的变化。至于因某些微量元素缺乏或过多而造成的动植物营养疾病,更是大家所熟知的。因此,对微量元素的进一步研究,可能使草原生态系统解放出巨大的生产潜力。这是今后应密切注意的又一问题。

这里应该强调的是,除对各种元素本身加以研究外,作为草原生态化学,还应特别注意环境条件对各元素化学反应的影响,以及各个元素之间的相互影响(interaction)。因为生态系统本身,就是各种生态因素相互作用的结果。在草原生态化学中,对生态系统所包含的各种元素,彼此间所存在的互相补充及拮抗作用,几乎无处不有。在这方面虽然已经进行了相当大量的工作,但总的看来,还处于萌芽阶段,仍有大量工作等待我们进一步去完成。应该看到,在这一研究领域中蕴藏着提高草原生产能力的巨大潜力。

还应该明确,草原生态化学是一门实验技术较丰富的技术科学。它不仅为我们提供草原生态学的基础理论,还为我们研究草原生态学提供研究方法。因此它的教材内容,理论部分约占三分之一,实验部分约占三分之二。本课程要求在掌握基本理论的同时,还必须学会有关实验技术。

主要参考文献

- [1] 任继周,《草原学》,农业出版社,1961年。
- [2] R. T. Coupland,《Grassland Ecosystems of the World, Analysis of Grasslands and Their Uses》, Univ. Press, Cambridge, 1979.
- [3] 任继周等,《草原生产流程与季节畜牧业》,《中国农业科学》,1978年,第2期。

第一章 地球上的热分布及其在植物体中的固定

第一节 热能的来源及其在地球上的分布

一、地球上热能的来源

热能 (energy) 是一切生物赖以存活的基础, 是有机物生成的动力, 并与有机物共同存在, 不可分割。在草原生态系统 (grassland ecosystem) 中, 热能的固定、转化及热能的农业收获, 是这一生态系统的主要特征。

太阳辐射 (solar radiation) 所给予的日光能, 几乎是生物圈 (biosphere) 中, 一切生态系统能量的总泉源。因此, 太阳能在地球上的分布, 在草原生态系统中起着关键性的作用。据Hall估计, 5天内达到地面上的太阳总能为 4.3×10^{22} 焦耳, 这相当于已经查明的地球上能源蕴藏量的总和, 包括煤、石油、天然气。地球上每50分钟所接受的太阳能量, 相当于全世界一年内消耗的总能量。地球上每年光合作用所形成的生物量 (biomass) 为 1.7×10^{11} 吨 (干物质), 相当 2.9×10^{21} 焦耳, 是目前全世界每年能量消耗的10倍 [1-1]。

二、地球上热能的分布

在太阳与地球表面的平均距离条件下, 太阳辐射通量大约为 $1,000$ 千卡·平方厘米 $^{-1}$ ·年 $^{-1}$ 。由于地球为球形, 平均投到大气外界单位面积上的辐射能量, 约为总辐射通量的 $1/4$, 也就是 250 千卡·平方厘米 $^{-1}$ ·年 $^{-1}$ 。其中, 大约 150 千卡·平方厘米 $^{-1}$ ·年 $^{-1}$ 的辐射能为地球所吸收, 地球所吸收的热能中, 有 75% 达到地球表面, 25% 重新回到大气中去 [1-2]。

地球表面因吸收太阳辐射而增热的同时, 也释放出长波辐射 (long-wave radiation), 使大气温度增高, 这种长波辐射是大气温度的主要来源。在这种辐射增温的基础上, 大气的热量在垂直方向上表现出颇大的差异和调整, 这种差异是由于温室效应 (greenhouse effect) 所致。地形大约每抬升 100 米, 气温降低 $0.5-0.6^{\circ}\text{C}$, 气温的调整是在借下垫面的蒸发耗热 (evaporation heat) 和大气中释放的凝结潜热 (condense latent heat) 及垂直乱流 (convection heat) 交换过程而实现的。因为凝结潜热伴随地形雨而释放, 所以这种热交换 (heat exchange) 也与水分交换密切关联。这种热量与水分在不同高度上的分配特征, 可以在某一特定地点, 因高度不同而形成具有水热特征的垂直气候带。

而水平热量的差异，比太阳能垂直方向上的差异存在更为广泛。热量在地球上的分布基本上因纬度的高低而变化，如在我国平原地区的太阳总辐射，纬度每向南移一度，平均增加 $1.3 \text{ 千卡} \cdot \text{平方厘米}^{-1} \cdot \text{年}^{-1}$ 。在青藏高原区，每向南移动一度，平均增加 $4.1 \text{ 千卡} \cdot \text{平方厘米}^{-1} \cdot \text{年}^{-1}$ [1-3]。这就是说，在青藏高原，因为水平方向的移动，其温度的效应，比平原地区多 2—3 倍。

但是，由于温室效应，特别是云量的多寡，对地面上辐射发生了显著的影响。因此，地球表面的辐射热可以用下式来表达。

$$Q = Q_0 [1 - (a + bn)] n \quad (1-4)$$

Q : 实际得到的总辐射。

Q_0 : 晴空情况下的总辐射。

a : 随纬度变化的系数。

$b = 0.38$

n : 以分数表示的平均总云量。

根据这一方程可以求得全世界任何地方的总辐射量。图1—1是中国年总辐射量的分布图。从图中可以看出，我国最大的辐射量出现于青藏高原雅鲁藏布江河谷，这里纬度偏南，而云量又少，年总辐射可达 $190 \text{ 千卡} \cdot \text{平方厘米}^{-1}$ 。

最小值出现于四川盆地西部，年总辐射量小于 $90 \text{ 千卡} \cdot \text{平方厘米}^{-1}$ 。而整个四川盆地、

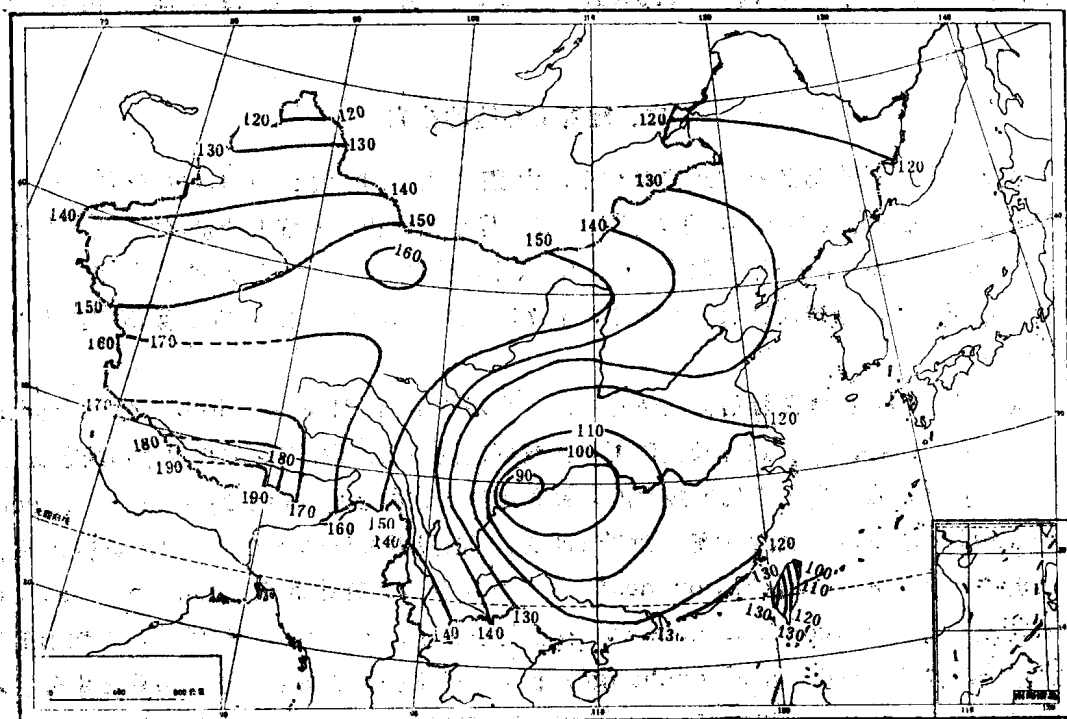
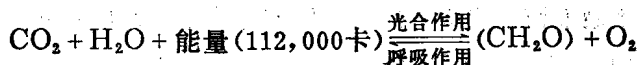


图1—1 中国年总辐射分布图(千卡·平方厘米⁻¹)

贵州、湖北、湖南西部、河南西南部和广西北部都是低值区，总辐射值低于 $110 \text{ 千卡} \cdot \text{平方厘米}^{-1} \cdot \text{年}^{-1}$ 。这是因为秋冬期间，北方冷气团南侵的时候，受这些地区的山岭所阻，常形成静止锋面。夏季则西南季风与东南季风入侵，并因地形抬升，在这里形成云雨，全年阴雨多而晴天少。其它各地区也无不在纬度影响的基础上，因云量的多少而表现出总辐射量的高低。

在光合有效辐射 (photosynthetically available radiation) 中，再扣除反射辐射 (reflected radiation)，投入非光合器官和地面上的辐射，才是植物光合所能利用的太阳能。这一数额大约相当于有效辐射的1—2%。这一部分能量通过光合作用 (photosynthesis) 加以利用。它的反应式为 [1—5]：



第二节 有效辐射及光合潜力

一、有效辐射

太阳总辐射是地球上热能的唯一泉源，但为植物光合作用所能利用的只是波长在400—700纳米的可见光，这一部分的辐射 (radiation) 叫做光合作用的有效辐射 [1—6]。许多理论研究及实验证明，光合作用的有效辐射大约只占总辐射量的50%。这一部分光合作用有效辐射的热能，在自然状态下，又大部分因空耗而没有生产意义，其中蒸腾消耗大约占50%，反射消耗大约占19%，漏射消耗大约占30%，实际上在多数情况下，真正形成光合产物的能量不过约占1%左右 (图1—2)。

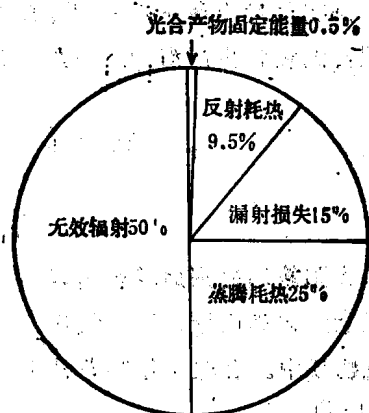


图1—2 日光能的光合效率

二、光合潜力

为了说明太阳辐射在农业上的实际意义，许多学者曾经进行了光能与农业生产之间关系的研究。黄秉维提出了光合潜力 (photosynthetical potential) 的概念 [1—6]，即假定其它环境因素都处于适宜条件，其中包括土壤湿度约为田间持水量 (field capacity) 的70%，二氧化碳浓度为0.03%，当地的光合产量作为该地区理论产量的上限。则其公式为：

$$\text{光合潜力} = \text{总辐射量 (千卡} \cdot \text{平方厘米}^{-1} \cdot \text{年}^{-1}) \times 0.124$$

其单位为斤·亩⁻¹，即在其它自然条件适宜的情况下，当地光合有效辐射可能产生的谷物数量。根据这一理论进行的光合潜力分析，认为我国光合潜力可分作七个区 [1—6]。

1. 东北区。我国北纬45°以北的地区，其光合潜力高峰在5—6月上旬。这时，一年

生的谷物植株尚小，未能形成足够的叶面积，难以充分发挥光能效应。而多年生牧草萌发较早，生长较快，对光合潜力的发挥也比较充分。

2. 内蒙古区。其总辐射值以5月下旬—6月下旬为最大。以后因雨量增加，而使辐射量减少。6月下旬，牧草营养体发育已较充分，故较能充分发挥光合潜力。

3. 华北区。辐射最大值出现在6月上旬，5—7月光合潜力值都很高，所以有较高的植物生产能力。但这一地区传统的耕作制度是麦收以后，夏播作物株苗很小，不能充分发挥光合潜力，故对日光能利用颇不充分。如种多年生牧草，或在小麦田中套种牧草，在小麦收割后，牧草迅速生长可以固定较多日光能，较充分生产植物有机体。有可能大幅度提高土地的生产能力。

4. 西北区。包括新疆及河西走廊。辐射的最大值出现在6月中旬至7月上旬。全年的日照量都比较充分，只是在生长季内雨量较少，所以，在这里只要水分供应充足，就能够获得较高的生产能力。

5. 东部地区。包括秦岭、淮河以南及长江中下游和华南地区。辐射最高值出现在7月上旬到8月上旬，因常年气温较高，雨水充足，是牧草及饲料作物的高产地区。

6. 川滇区。包括云南、四川等地。因雨季提前于5—7月到来，而冬季雨量较少，日照充足，为培育冬季高产牧草及饲料作物提供了可能性，这对一年中的牧草季节平衡 (seasonal balance) 大有好处。是解决我国草原生产季节平衡的先驱地区。

7. 青藏高原。包括青海、西藏以及与其毗邻的四川西北部与甘肃的甘南地区。它的最大日照辐射量出现在4—7月。在这一地区，生长季内雨量较少，昼夜温差大，能量积累多，有很高的植物生产潜力。我国小麦最高产记录就出现在这一地区。

第三节 热能在植物体中的固定及动态

一、热能在植物体中的固定

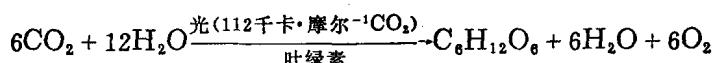
太阳能辐射到地球表面以后，经过绿色植物 (green plant) 的光合作用，发生一系列复杂的化学反应。把二氧化碳、水和其它元素转化成有机物质，并把大量的热能贮存在有机物质中。在较干旱的条件下，比如北美草原和干旱草原，其日光能转化效率大概是 [1—7]：

日照总量	4,155,000千焦·平方米 ⁻¹ ·年 ⁻¹	100 %
光合有效辐射	1,966,000千焦·平方米 ⁻¹ ·年 ⁻¹	47.3%
总初级生产	21,882千焦·平方米 ⁻¹ ·年 ⁻¹	0.53%
净初级生产总计	14,443千焦·平方米 ⁻¹ ·年 ⁻¹	0.35%
地上部分	2,163千焦·平方米 ⁻¹ ·年 ⁻¹	0.05%
地下部分	12,283千焦·平方米 ⁻¹ ·年 ⁻¹	0.3 %

其地上部分可以被家畜采食的不过 197 千焦·平方米⁻¹·年⁻¹，占地上部分的 9.1%，只有净初级生产能力的 1.36%，总初级生产能力的 0.90%，在荒漠地区甚至不到干旱

草原的 20%。如在美国新墨西哥 Las Cruces 荒漠试验站测定,日光能利用率只有 0.01% [1-8]。

碳水化合物 (Carbohydrates) 是叶绿素 (chlorophyll) 在日光能的作用下,把二氧化碳、水和其它养分合成的初级有机物质——糖类,也叫碳水化合物。可用下式表示:



植物体中的碳水化合物是光合作用产生的最初产物,也是最大量的物质。它的含量常常达到植物体干重的 50% 以上。碳水化合物在植物体内部,可以根据它们存在的形式分为纤维素、木质素、半纤维素和可溶性糖类。其中纤维素、木质素也叫结构性碳水化合物 (structure carbohydrates),它是组成植物体组织的部分。半纤维素和可溶性糖类,也叫非结构性碳水化合物 (non-structure carbohydrates),它是在植物体组织内部贮存的营养物质。

碳水化合物在植物体内进一步转化,可以变成油脂和蛋白质。这些转化过程中的热能效应,尚缺乏研究,没有精确的估算。一般使用直接测热法来测得贮存的能量,它的热能含量大致如下 [1-9]:

项目	卡	比值
每克碳水化合物氧化时的放热量	4,200	1
每克蛋白质氧化时的放热量	5,600	1.33
每克脂肪氧化时的放热量	9,300	2.21

但因植物的种类不同,所含的碳水化合物、蛋白质 (proteins) 和脂肪 (fats) 所含热量的比也有一定的差异。在草原畜牧业中,为了计算方便,通常把碳水化合物含热量作为 1,蛋白质作为 1.3,脂肪作为 2.5。其中,蛋白质热量估计,比上述资料略低,而脂肪略高。这是通过它的实际生物学效应 (biological effects) 所得来的校正值,当然,也是较粗放的。

(一) 结构性碳水化合物 结构性碳水化合物也叫不可溶性碳水化合物或非水溶性碳水化合物,是指构成植物体组织的纤维素和木质素。

1. 纤维素 (cellulose) 一般情况下,碳水化合物一旦合成纤维素,就在细胞壁中沉积下来,再不能转化为其它形式。它是碳水化合物综合链中的终端。因此,它绝少参与植物的代谢 (metabolism) 活动。只有在种子萌发的时候,它的吸收层下面的胚乳薄壁细胞的纤维素,可以被分解再利用。

在活的植物体内,分解纤维素的酶 (enzymes) 很少,而且分布不普遍。所以纤维素在植物活体内大量沉积,构成植物体的主要成分。许多工艺用植物就是利用植物的这一部分,比如木、竹、藤以及纤维植物等,就是利用植物的纤维素。在植物死体中,许多微生物能够分解纤维素,譬如青霉菌 (*Penicillium*)、葡萄孢属 (*Botrytis*) 等若干真菌及酵母菌,都可分泌分解纤维素的酶,从而取得能量和营养物质。反刍动物 (ruminants) 的瘤胃里有大量可以分解纤维素和半纤维素的微生物,可将纤维素分解产生高能磷酸化合物

(ATP), 而产生热能。兔 (*Sylvilagus* spp.) 有发达的盲肠, 具有类似反刍兽的瘤胃作用, 纤维素在兔的盲肠中经过分解以后, 变为食糜重新返回消化道的前部, 使营养物质被充分消化和吸收。所以兔的热能转化率颇高。马 (*Equus* spp.) 的盲肠也有与兔的盲肠类似的功能, 可以把纤维素通过微生物分解, 变成消化率较高的物质, 但它不能将食糜返回消化道的前部, 所以消化、吸收远比兔子为差。

2. 木质素 (lignin) 木质素实际上是纤维素的另一种存在形式, 它是纤维素在细胞壁外围的一种大量沉积物, 基本上是由纤维素转化而成。它构成细胞壁 (cell wall) 的外壳, 并且把许多细胞粘合在一起。它是木本植物的主要构成成分, 也是木本植物能量的主要存在形式。其主要作用是支持植物体, 保持植物的体形, 而不参与代谢作用。所以生物学价值很低。对木质素的研究, 到现在为止还是不够充分的。

(二) 非结构性碳水化合物 非结构性碳水化合物, 也叫可溶性碳水化合物 (soluble carbohydrates), 或叫做可塑性碳水化合物, 贮藏性碳水化合物 (reserve carbohydrates)。它不是植物体组织的构成部分, 而是在植物体组织中所贮存的营养物质, 以供植物生长发育过程中使用, 是植物代谢活动的主要参与者。这类物质可以分为三大类, 即还原糖 (果糖、葡萄糖等)、蔗糖和淀粉。主要贮存于植物的地下器官及种子里, 在植株的基部也含有较多的非结构性碳水化合物。这一现象直到二十世纪二十年代才被人注意。最初, 开始于研究紫花苜蓿 (*Medicago sativa* L.) 和红三叶 (*Trifolium pratense* L.) 的贮藏物质在体内积累消耗的动态 [1-9, 1-10]。后来研究继续深入, 甚至有人根据植物中所含有的可溶性碳水化合物的种类, 把植物加以分类, 比如 de Cuganac (1931) [1-11], 将牧草分为有果糖酐类与无果糖酐类两大类。无果糖酐类牧草含有蔗糖、还原糖, 有时含有淀粉。无果糖酐植物又可分为两类, 一是有淀粉的, 一是没有淀粉的。另一大类是有果糖酐的, 这类植物都没有淀粉。又可根据它的果糖酐是否被蔗糖酶所水解, 再分为两类, 比如羽状短柄草 [*Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv.], 狗牙根 [*Cynodon dactylon* (L.) Pers.], 阿拉伯高粱 (*Sorghum halepense*) 等。这些植物的果糖酐可以被蔗糖酶分解, 多半是原产于热带的牧草。另一类牧草, 它的果糖酐不被蔗糖酶水解, 比如匍匐冰草 [*Agropyron repens* (L.) Beauv.], 小糠草 (*Agrostis alba* L.), 燕麦草 [*Arrhenatherum elatius* (L.) J. et C. Presl.], 鸭茅 (*Dactylis glomerata* L.), 牛尾草 (*Festuca elatior* L.), 黑麦草 (*Lolium perenne* L.), 猫尾草 (*Phleum pratense* L.), 看麦娘 (*Alopecurus aequalis* Sobol.). 这类牧草多半原产于温带地区。果糖酐是根和根尖里的主要化学成分, 而蔗糖主要存在于地上部分。但是, 蔗糖在地下部分, 特别是在生长季结束以后有时也会大量存在。

(三) 半纤维素 至于半纤维素实际上是结构性碳水化合物和非结构性碳水化合物的中间状态物质。有人把它放在结构性碳水化合物里, 也有人把它归为非结构性碳水化合物。在我们看来, 它既然可以被植物蔗糖酶分解而重新利用, 哪怕不能全部被分解利用, 作为非结构性碳水化合物还是比较适当的。比如在苜蓿的根中, 可以作为一种营养物质被苜蓿

利用。当植物处于组织饥饿状态时，叶片里的半纤维素也可能再被利用。当禾本科种子成熟时，其茎秆里的半纤维素也可以不断分解，转移到种子中去。因此，半纤维素在植株各个部分的含量，有时候有明显的变化。这也表明，它在植物的代谢过程中并不完全是惰性的。至于半纤维素形成的机制和它参与代谢作用的过程，现在研究的还不充分。

二、可溶性碳水化合物在植物地下器官的动态

可溶性碳水化合物，在植株全体都有分布。但通常在叶片、叶鞘基部和地下茎、球茎里比较多。留茬中可溶性碳水化合物占干物质比往往高于地下部分，但以绝对数来计算，地下部分远比地上贮藏量为高。

可溶性碳水化合物在植物地下部分的动态有着重要的草原学意义。当植物幼嫩时，可溶性碳水化合物在根及叶片基部的增长比整个植物的干物质总量增长的速度大。这是以后植物高速度生长的基础。

成年植株可溶性碳水化合物则有明显的季节性动态。在无采摘的情况下，生长季末期的可溶性碳水化合物逐渐增加，直到完熟期和枯黄期，可溶性碳水化合物的含量可以达到最高峰。表 1—1 列举了五种牧草地下器官的还原糖、淀粉、蔗糖及总糖量在萌发、完熟和枯黄期的动态。

表 1—1 五种牧草地下器官的还原糖、淀粉、蔗糖及总糖量在萌发期、完熟期和枯黄期的动态

牧 草 名 称	生 长 期	还 原 糖	淀 粉	蔗 糖	总 糖 量
紫花苜蓿	萌发期	4.12	16.33	7.32	29.86
	完熟期	2.50	29.69	4.74	40.48
	枯黄期	3.33	16.24	15.33	37.52
黄花苜蓿	萌发期	4.15	17.36	9.54	33.48
	完熟期	2.60	22.41	6.62	34.48
	枯黄期	1.78	15.85	14.09	34.23
赖 草	萌发期	1.14	17.21	10.15	30.94
	完熟期	0.73	25.39	6.29	35.57
	枯黄期	1.11	20.66	11.65	36.31
长芒针茅	萌发期	1.43	18.03	1.56	23.10
	完熟期	0.71	20.04	1.46	24.47
	枯黄期	0.59	18.99	4.03	25.94
芨芨草	萌发期	0.36	13.95	0.94	16.84
	完熟期	0.31	16.21	0.94	19.31
	枯黄期	0.71	16.11	1.41	20.10

第二年春天牧草萌发的时候，这些可溶性碳水化合物被用来作为生长植物地上绿色部分的原料。因为消耗量较大，所以这一时期可溶性碳水化合物的含量是全年的最低时期。