



青年科学家著作丛书

祖元刚 著

能量生态学引论

吉林科学技术出版社

青年科学家著作丛书

能量生态学引论

祖元刚 著

吉林科学技术出版社

青年科学家著作丛书

能量生态学引论

祖元刚 著

责任编辑：张瑛琳

封面设计：杨玉中

出版 吉林科学技术出版社 850×1168毫米 32开本 12.5印张

插页4 315,000字

1990年8月第1版 1990年8月第1次印刷

发行 吉林省新华书店 印数：1-1180册 定价：6.90元

印刷 东北林业大学印刷厂 ISBN 7-5384-0589-5/O·34

祖国的希望 未来的曙光 ——寄语青年科技工作者

王大珩、

翻开吉林科学技术出版社送来的《青年科学家著作丛书》书目及作者名单，一个个自强好学，勇于探索创新的青年人仿佛就在眼前，使我欣慰，感到后生有望。所以在《丛书》编辑出版之际，我很乐于借此机会，同广大青年科技工作者讲几句共勉的话。

这些年来，一大批在五星红旗下诞生，成长起来的年轻科技工作者崭露头角，在面向国民经济主战场的应用研究和在基础科学以及高技术研究等诸多方面取得优异成就，有的跻身于国际领先地位，或达到国际先进水平，有的填补国内空白，这些成果对推动科学技术进步，发展国民经济起到了重要作用。为鼓励青年科技工作者的科学的研究和发明创造，中国科学技术协会、中国科学院分别设立了青年科技奖和青年科学家奖，规定每两年评选一次。首届青年科技奖评出 94 名，首届青年科学家奖评出 25 名，他们是从全国数以百万计的青年科技工作者中层层遴选出的佼佼者。

在此基础上，经过中国科协和中国科学院的推荐，吉林科学技术出版社编辑出版首届部分获奖者的著作，并获得长白山学术著作出版基金的资助，这对广大学生

科技工作者是很大的鼓舞。出版社关心青年科技工作者的成长是值得赞扬的。

当今，在激烈的国际竞争中，重要的是看一个国家的综合国力，而其中重要的一个方面是科学技术的进步，所以各国都把科学技术作为推动经济发展和社会进步的重要手段。我国是一个拥有十一亿人口的大国，经济还很落后。但是我们有志气、有能力振兴中华，立足于世界民族之林。实现这样的宏愿，要靠我们几代人的艰苦奋斗。中国科学技术的兴旺发达要靠我们老中青科技工作者团结合作，但归根到底要靠你们青年人。长江后浪推前浪，一代更比一代强。党和人民把国家的前途、民族的命运寄托在你们青年人身上，正如江泽民同志所说：“你们是祖国希望所在，是中国未来的曙光。”

我们这些人都已年逾古稀，要你们接好班，要有理想、有志气。一个人也好，一个民族也好，都要有一点精神，要有使命感，要有民族自强心，要为国家、为民族争口气，奋发向上，勇于进取；作为优秀的青年科技人才，除业务上有突出成就外，还要有不计名利、无私奉献的高尚精神，现在尤其要提倡这种精神，还要有求实的科学态度，尊重知识，尊重他人的劳动；你们还要发扬中华民族的美德，那就是要有集体主义精神，要团结协作，自力更生，艰苦奋斗，不折不挠地去拼搏，满怀希望，开拓未来！

1990年2月

序

能量及能流效率与过程是近代生态学研究的重要课题，它不仅是阐明生命体发育和生物群体演替的基本理论问题，亦是模拟群落营养结构以优化农业组合的应用基础，因此，被认为是一门研究生态系统功能与效率的科学。

20多年前“能量生态学”一词提出后，随着生物能量的研究日趋增多，目前大都着重与应用有关的课题，如辐射、对流、传导、土壤蒸发和植物蒸腾的全过程，能质的季节变化、能量固定、积累、贮藏、转化、流动的基本过程和特点，以及农业、革业的正负熵流的关系及其可能的控制途径等。

近年结合大气成分变化可能对农业及生态系统的影响问题，亦在利用物理量和热辐射定律来研究大气成分对太阳辐射能的吸收、散射和反射作用，大气与地面的辐射平衡与热量平衡，以及生物对太阳辐射能的截获与吸收及其群体的辐射特征。

动物、昆虫的个体能量研究，大都结合个体生长发育及其体表面积与生物量生成的相互关系而进行的，至于细胞水平的能量研究，围绕生物膜的物理、化学特性，亦在开展着一些定量的研究。

能量生态学作为一门学科，其理论与方法尚在探索，已发表的研究工作，多着重从一个侧面进行，尚未结合起来进行综合能量分析与概括性阐述，可以说现仍处在初级阶段。

我国能量生态工作与国外相比起步较晚，要利用现代技术，组织起来进行有计划的布局，适当地把科技力量集中在设备条件较好的开放型实验室，在室内分析和野外系统观察的实践中，不断总结，进而形成一整套严密精确的综合能量分析技术和研究程

序，方能发展本学科的自身理论体系，使之逐渐成为一门严谨的定量科学。

我国现已建立了许多生态系统定位研究站，要充分发挥这些研究站的作用，重视从不同类型生态系统的能量流特点出发，提高该地区的系统生产力、生物量，研究生态因素对能量转化过程的影响，建立相应的生境辐射平衡和热量平衡，从中总结出共性的规律。

祖元刚博士在东北从事草地能量生态学研究，曾发表多篇有新意的论文，现又结合国内外大量文献及本人工作，汇编成专著，内容包括能量的基本概念、动植物的能量生产及能量的转化模型等8章，是我国概论性的第一部能量生态学专著，我对此书的问世及出于青年生态学家之手，衷心感到高兴与欣慰，相信这部著作将对我国能量生态学的工作起促进作用。我诚恳地希望从事生态学工作的同行们能从此书中发现可以有助于您研究的问题，并期待着大家共同来丰富我国能量生态学的内容。

(中国科学院学部委员，中国科学院生态环境研究中心 研究员)

马世骏

1990年1月

前　　言

能量是生态学功能研究中的基本概念之一。生命有机体在生存斗争中的核心问题，就是尽可能地获取可用来作功的能量。能量生态学作为一门研究生命系统与环境系统之间能量关系及其能量运动规律的交叉学科，在生态学各分支学科的形成与发展巾，十分活跃、令人瞩目，且在揭示某些重大生态机理方面展示了广阔的发展前景。如同在生态学的大多数领域一样，在能量生态学这个领域为推动和促进生态学的深入发展而做出贡献的机会是巨大的。

我由衷地感谢我的博士导师周以良教授和硕士导师祝廷成教授，他们在我初涉生态学领域的学途中，为我确定了能量生态学的研究方向，并给予悉心指导。因此，本书是在我的硕士学位论文——《羊草种群能量流动的初步估测》和博士学位论文——《羊草群落能量学的研究》基础上，进一步参考国内外有关文献撰写而成。全书共分8章，除阐述能量生态学的原理外，在实例上，尽可能反映我国学者在该领域的研究成果。

本书承蒙中国科学院学部委员马世骏教授、东北师范大学祝廷成教授和东北林业大学周以良教授、聂绍荃教授、董世林教授审阅。吉林省新闻出版局“长白山学术著作出版基金”惠为提供经费资助，在此深表谢意。

在本书的撰写过程中，马克平博士为全书做了认真的校订并提出许多宝贵的修改意见，毕冬艳同志惠为清绘全部图稿，马丽亚等同志协助整理文稿及文献资料，在此亦一并致谢。

试图对能量生态学这一新兴学科的理论体系做一初步分析和探讨，作者深感学识功底不足，力不从心，加之时间仓促，故本书错误之处在所难免，殷盼有关专家和广大读者批评指正。

祖元刚

1989年12月



祖元刚，男，1954年2月生。

1975年毕业于东北师范大学生物系，
1984年在该校获硕士学位，1987
年在东北林业大学林学系获博士学位，现为东北林业大学林学系副教授。

该同志自1978年以来一直从事植物学、生态学及草原学方面的教学和科研工作，先后在国内外发表学术论文及专著近30篇（部），曾4次赴国外出席国际学术会议。1988年获中国科协“首届青年科技奖”，1989年获“霍英东青年教师奖”。此外，他还独立或与他人合作获国家首批专利1项，省、部委级科技奖励4项。是我国优秀青年科技拔尖人材和青年科学家之一。

首批《青年科学家著作丛书》书目

☆ 圆薄板大挠度理论及应用

郑晓静 著

☆ 圆与曲线的直观度量

周仪 著

☆ 反常规范理论导论

张耀中 著

☆ 合金价电子结构与成分设计

刘志林 著

☆ 叠层胶粘复合材料概论

益小苏 著

☆ 热点火理论

冯长根 著

☆ 人机控制系统

孔祥利 著

☆ 能量生态学引论

祖元刚 著

☆ 土-植物系统的水分动力学

邵明安 著

☆ 生物传感技术原理与应用

张先恩 著

目 录

第1章 绪 论	(1)
1.1 能量生态学的学科概念	(1)
1.2 能量生态学的发展历史	(2)
1.3 能量生态学的研究内容	(12)
1.4 能量生态学的研究途径	(14)
1.5 能量生态学的研究现状	(15)
第2章 能量系统	(17)
2.1 能量的基本概念	(17)
2.1.1 能量的定义	(18)
2.1.2 能量的变化	(19)
2.1.3 能量的种类	(23)
2.1.4 能量的形式	(23)
2.1.5 能量的单位	(24)
2.1.6 能量的转化	(25)
2.1.7 能量与物质和信息的关系	(28)
2.2 系统的基本概念	(31)
2.2.1 一般系统	(31)
2.2.2 生命系统	(34)
2.2.3 环境系统	(35)
2.3 能量系统的理论	(36)
2.3.1 能量系统的概念	(37)
2.3.2 能量系统的层次划分	(37)
2.3.3 能量系统的结构与功能	(38)
第3章 能量环境	(40)
3.1 辐射的基本概念	(41)
3.1.1 辐射的主要物理量	(42)

3.1.2 辐射的基本定律	(46)
3.1.3 热量传递的基本方式	(48)
3.2 太阳辐射	(51)
3.2.1 太阳概况	(51)
3.2.2 太阳常数	(53)
3.2.3 太阳光谱	(53)
3.2.4 太阳黑子	(55)
3.3 日地系统的能量输送过程	(56)
3.3.1 太阳辐射能到达地表时的削减状况	(56)
3.3.2 太阳辐射能的时空分布特征	(58)
3.4 地气系统的能量交换过程	(66)
3.4.1 辐射平衡	(66)
3.4.2 热量平衡	(72)
3.5 植物群落内部能量环境的基本特征	(76)
3.5.1 组成植物群落内部能量环境的基本分量	(77)
3.5.2 决定植物群落内部能量状况的基本因素	(79)
3.5.3 太阳辐射能在植物群落内部能量环境中的时空分布特征	(96)
3.5.4 植物群落内部能量环境的辐射平衡	(105)
3.5.5 植物群落内部能量环境的热量平衡	(110)
3.6 生物与能量环境的热交换	(112)
3.6.1 生物与能量环境进行热交换的基本原理	(112)
3.6.2 植物与能量环境的热交换	(120)
3.6.3 动物与能量环境的热交换	(122)
3.7 能量环境的综合分析	(124)
3.7.1 能量大系统的能量平衡	(124)
3.7.2 生物与能量环境相互作用的综合表示方法	(127)
第4章 能量代谢	(133)
4.1 能量代谢的基本概念	(133)
4.1.1 能量代谢的意义	(133)
4.1.2 能量代谢的特点	(134)
4.1.3 能量代谢的途径	(135)

4.1.4 影响能量代谢的环境因子	(141)
4.2 能量代谢的理论基础	(144)
4.2.1 能量代谢的热力学特征	(145)
4.2.2 能量代谢中的能量通货——ATP	(152)
4.2.3 酶与能量代谢	(156)
4.2.4 能量代谢中的电子传递	(164)
4.3 植物的能量代谢	(171)
4.3.1 植物能量代谢的基本过程	(171)
4.3.2 植物能量代谢的测试方法	(190)
4.3.3 植物能量代谢的动态变化	(194)
4.4 动物的能量代谢	(216)
4.4.1 动物能量代谢的特点	(216)
4.4.2 动物的代谢能量	(218)
4.4.3 能量在动物体内的转化过程	(219)
4.4.4 动物的能量需求	(220)
4.4.5 影响动物能量代谢率的主要因素	(222)
4.5 微生物的能量代谢	(226)
4.5.1 微生物能量代谢的类型	(226)
4.5.2 微生物的呼吸作用与能量代谢	(227)
4.5.3 影响微生物能量代谢的主要因素	(229)
第5章 能量生产	(233)
5.1 能量生产概述	(233)
5.2 能量生产的测定方法	(234)
5.2.1 含能产品的取样	(234)
5.2.2 含能产品热值的测定	(235)
5.3 植物的能量生产	(243)
5.3.1 植物含能产品的热值	(243)
5.3.2 植物的能量现存量	(256)
5.3.3 植物的能量生产结构	(260)
5.3.4 植物的初级生产力	(269)
5.3.5 植物的能量生产效率	(277)
5.3.6 植物的能量生产潜力	(280)

5.4 动物的能量生产	(285)
5.4.1 动物含能产品的热值	(288)
5.4.2 动物的能量现存量	(290)
5.4.3 动物的次级生产力	(293)
5.4.4 动物的能量生产效率	(298)
第 6 章 能量流动	(302)
6.1 能量流动的基本模式	(303)
6.2 能量流动的基本类型	(305)
6.2.1 个体能流	(305)
6.2.2 种群能流	(308)
6.2.3 群落能流	(311)
6.2.4 生态系统能流	(318)
第 7 章 能量生态模型	(333)
7.1 系统分析模型	(333)
7.2 能量符号语言模型	(339)
7.2.1 能量符号语言的定义	(340)
7.2.2 能量符号语言的建模	(344)
7.2.3 能量符号语言的模拟	(345)
7.3 综合速率模型	(347)
第 8 章 能量系统的耗散结构	(359)
8.1 能量系统的熵变	(359)
8.2 能量系统的扩展二分子模型	(363)
8.3 能量系统的时间有序耗散结构	(368)
参考文献	(370)

第1章

绪 论

1.1 能量生态学的学科概念

能量生态学是研究生命系统与环境系统之间的能量关系及其能量运动规律的科学，是生物能量学与生态学相互渗透而形成的一门交叉科学，是生态学中的一个分支学科。

能量生态学的研究对象是存在于特定时间和空间相结合的生命系统和环境系统中的能量，尤其是存在于生命系统中的生物能量。

能量生态学的研究范围涉及生命系统中包括基因、细胞、器官、个体、种群、群落、生态系统和生物圈在内的所有生命层次及其各自所处的相应生态环境所构成的各个生态层次中的能量关系。因此，能量生态学的研究是纵向的，它没有基本单位。

能量生态学的研究重点在于能量在生命系统与环境系统之间的运动规律，包括生命系统与环境系统之间的能量交换、生命系统各层次的能量转化以及生命系统各组分的能量流动。这表明能

量生态学研究注意能量运动的速度与强度，是一项定量的研究，是用生态学的途径来研究生物能量，因而是一门研究生态功能与效率的科学（陆健健，1987。）。

1.2 能量生态学的发展历史

能量的定义是作功的能力。地球上任何一种生命形式为维持自身的生命活动，都必须不断地从环境中吸取能量。生命系统在其形成发育、生理代谢和生物生产过程中，始终伴随着能量的流动与转化。因此，生命活动中的能量运动和转化，历来是生命科学中的核心问题之一，很早就引起有关学科学者们的注意并从不同的学科角度开展研究工作。

18世纪中叶，作为研究能量相互转换过程中所应遵循的规律的科学——热力学已经形成，但它主要研究在各种物理变化和化学变化中所发生的能量效应。当时，对于生命中的能量学知识，人们尚一无所知。1760年，Joseph Black 设计并制造了世界上第一台热量计，用以测定物质中的燃烧热^[95]。其后，热力学将燃烧热的单位规定为 cal，即1cal等于 1g 水从15℃上升至16℃时所需要的热量。热量计的使用和热量单位的规定，为后来开展能量生态学的研究提供了基本的测试手段和计量标准。

1779年，Jan Ingenhousz 首次发现植物在“净化空气”时需要光，这一发现开始启示人们注意光能与植物之间的关系。随着热量计的广泛应用，生物体内是否有能量？这一问题引起了人们的兴趣^[142]。1781年，Lavoisier 与 Laplace 合作，应用热量计首次测定了动物组织，发现动物组织中含有能量。而后 Lavoisier 又与 Armand Sequin 在一起，进一步证明了动物所摄入的植物性食物中也含有能量，这使人们认识到，植物与动物之间存在有某种能量关系^[4]。

现代的能量概念产生于 19 世纪。1840 年，J. P. Joule 和 J.