



中国生态系统研究网络丛书

南亚热带森林生态系统 的能量生态研究

彭少麟 任 海 编著

气象出版社

Gap Dynamics and Forest Biodiversity

林隙动态与森林生物多样性

(国家自然科学基金资助项目 39600024)

(National Science Foundation Supported Project, Grant No.39600024)

臧润国 刘静艳 董大方 著

Runguo Zang Jingyan Liu Dafang Dong

中国林业出版社

China Forestry Publishing House

内 容 简 介

能量生态学是生态学的分支学科之一,也是当前国内外生态研究的热点。本书作者在多年定位研究的基础上,对南亚热带森林生态系统的能量生态特征进行了比较详尽的阐述。主要内容包括:南亚热带森林群落的冠层结构、群落的辐射能环境、群落的生产力、群落的生物量、植物器官热值、群落的能量现存量、群落的能量净固定量、群落的光能利用效率、热量平衡、能流模型、季风常绿阔叶林生产潜力的模拟模型、南亚热带森林生态系统演替过程中的能量学分析、能量生态学若干基本问题的探讨等。

本书内容丰富,资料新颖,结构合理,具有较强的理论性和可操作性,可作为生态学、林学、农学、生物学以及自然保护和环境保护方面的研究人员、高等院校师生的参考书。

图书在版编目(CTP)数据

南亚热带森林生态系统的能量生态研究/彭少麟,任海编著, - 北京:
气象出版社, 1998. 12
ISBN 7-5029-2627-5

I. 南… II. ①彭… ②任… III. 热带林-生态系-能量转换-研究-
南亚 IV. S718.55

中国版本图书馆 CTP 数据核字(98)第 32066 号

南亚热带森林生态系统的能量生态研究

彭少麟 任 海 编著

责任编辑:潘根娣 终审:陆同文

封面设计:王群力 责任技编:陈 红 责任校对:李 新

气象出版社出版

(北京海淀区白石桥路 46 号 邮编:100081)

北京市宏远兴旺印刷厂印刷

气象出版社发行 全国各地新华书店经销

开本:787×1092 1/16 印张:8.75 字数:224 千

1998 年 12 月第 1 版 1998 年 12 月第一次印刷

印数:1 600 定价:20.00 元

ISBN 7-5029-2627-5/S·0343

《中国生态系统研究网络丛书》编辑委员会

主 任： 孙鸿烈

委 员： (以下按姓氏笔画为序)

王明星 孙鸿烈 孙九林

陈宜瑜 沈善敏 陆亚洲

张新时 赵士洞 赵其国

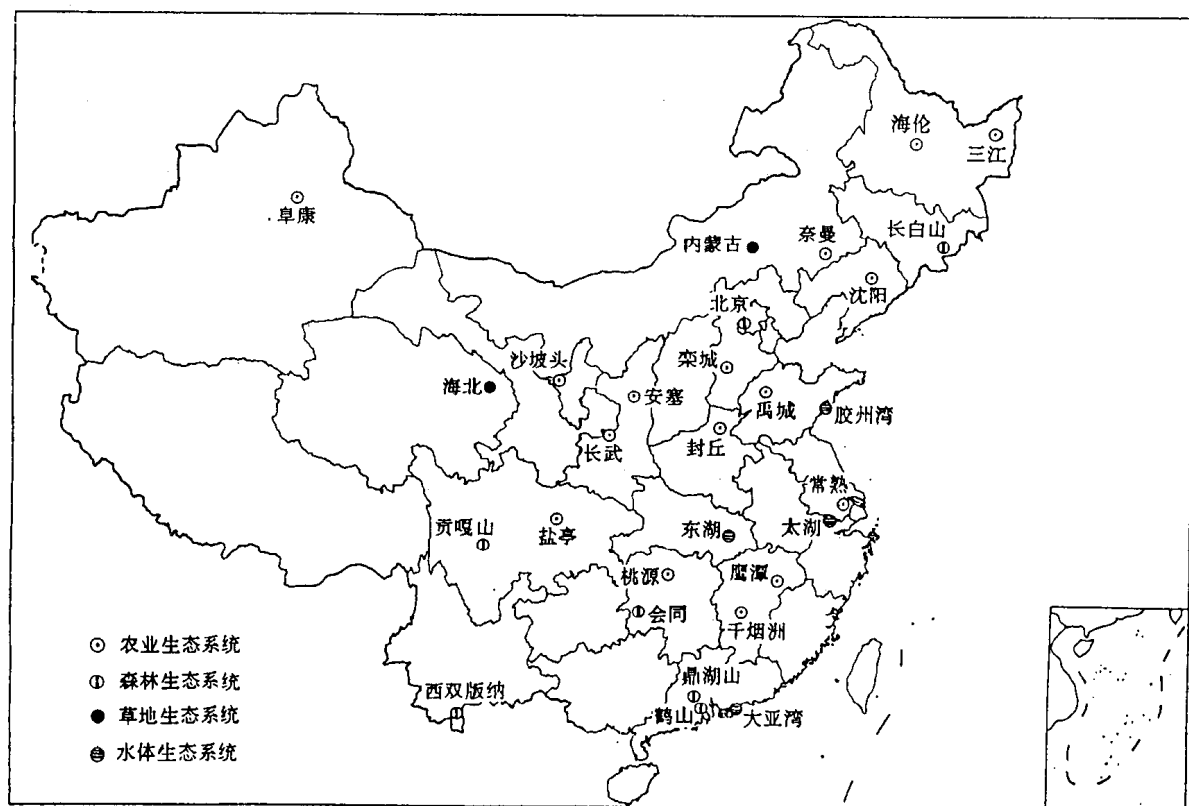
钱迎青 唐登银

秘 书： 王群力

《中国生态系统研究网络丛书》序

中国科学院自 1949 年建院以来,陆续在全国各重要生态区建立了 100 多个以合理利用资源,促进当地农业、林业、牧业和渔业发展,以及观测和研究诸如冰川、冻土、泥石流和滑坡等一些特殊自然现象为目的的定位研究站。在过去几十年中,这些站无论在解决本地区资源、环境和社会经济发展所面临的问题方面,还是在发展生态学方面,都发挥了重大的作用。

自本世纪 80 年代以来,一方面由于地球系统科学的出现与发展,特别是由于国际地圈-生物圈计划(IGBP)的提出与实施;另一方面,由于日益严重的全球性资源、环境问题所造成的压力,使生态学家们提出了以从事长期、大地域尺度生态学监测和研究为目的的国家、区域乃至全球性网络的议题。就是在这种背景下,中国科学院从已有的定位研究站中选出条件较好的农田、森林、草原、湖泊和海洋生态系统定位研究站 29 个(见中国生态系统研究网络生态站分布图),并新建水分、土壤、大气、生物和水域生态系统 5 个学科分中心及 1 个综合研究中心,于 1988 年开始了筹建“中国生态系统研究网络(英文名称为 Chinese Ecosystem Research Network,缩写为 CERN)”的工作。目前,中国科学院所属 21 个研究所的千余名科技人员参与了该网络的建设与研究工作。



中国生态系统研究网络生态站分布图

网络筹建阶段的中心任务,是完成 CERN 的总体设计。1988~1992 年的 5 年间,在中国科学院、国家计委、财政部和国家科委的领导与支持下,来自我院各有关所的科技人员,详细研究了生态学的最新发展动向,特别着重研究了当代生态学对生态系统研究网络所提出的种种新的要求;了解了世界上已有的或正在筹建的各个以长期生态学监测和研究为目标的网络的设计和执行情况;特别是分析了“美国长期生态学研究网络(英文名称为 U. S. Long-Term Ecological Research Network,缩写为 U. S. LTER Network)”的发展过程,注意吸取了它的经验和教训;同时,结合我国的具体情况,经过反复推敲,集思广益,于 1992 年底完成了网络的设计工作,并开始建设。

与其他网络相比较,CERN 的设计有如下特征:在整个网络的目的性方面,强调网络的整体性和总体目标,强调直接服务于解决社会、经济发展与资源、环境方面的问题;在观测方面,强调观测仪器、设备和观测方法和标准化,以便取得可以互比的数据;在数据方面,强调数据格式的统一和数据质量的控制、数据共享和数据的综合与分析;在研究方法上,强调包括社会科学在内的多学科参与的综合研究,强调按统一的目标和方法进行的,有多个站参与的网络研究。

几年来,通过国内、外专家的多次评议,肯定了上述设计的先进性和可行性,这为 CERN 的总体目标和各项任务的实现奠定了可靠的基础。

CERN 的长期目标是以地面网络式观测、试验为主,结合遥感、地理信息系统和数学模型等现代生态学研究手段,实现对我国各主要类型生态系统和环境状况的长期、全面的监测和研究,为改善我国的生存环境,保证自然资源的可持续利用及发展生态学做贡献。它的具体任务是:

1. 按统一的规程对我国主要类型农田、森林、草原、湖泊和海洋生态系统的重要生态学过程和水、土壤、大气、生物等生态系统的组分进行长期监测;
2. 全面、深入地研究我国主要类型生态系统的结构、功能、动态和持续利用的途径和方法;
3. 为各站所在的地区提供自然资源持续利用和改善生存环境的优化经营样板;
4. 为地区和国家关于资源、环境方面的重大决策提供科学依据;
5. 积极参与国际合作研究,为认识并解决全球性重大资源、环境问题做贡献。

为了及时反映该网络所属各生态站、分中心和综合研究中心的研究成果,CERN 科学委员会决定从 1994 年起设立出版基金,资助出版《中国生态系统研究网络丛书》。我们希望该丛书的问世,将对认识我国主要类型生态系统的基本特征和合理经营的途径,对促进我国自然资源的可持续利用和国家、地区社会经济的可持续发展,以及对提高生态学的研究水平发挥积极作用。



1995 年 4 月 16 日

前 言

当前人类面临粮食不足、能源缺乏、环境污染和资源短缺等问题,这些问题的解决或多或少地与能量生态学有关。作为生态学的一个重要分支,能量生态学是研究生命系统与环境系统间能量关系的科学,其研究涉及面很广。

北回归线附近的南亚热带地区的陆地,除了印度、中南半岛北部和我国华南外都是荒漠,我国南亚热带地区分布的地带性植被——季风常绿阔叶林在生态系统结构和功能上具有热带雨林和亚热带常绿阔叶林的交错特征,在全球植被连续带上有重要的位置。我们1985年开始即以中国南亚热带季风常绿阔叶林和各种人工林为研究对象,用多种方法系统地研究了这些森林群落的辐射能环境、生物量、生产力和能量利用效率,并采用定量的方法,建立了多种能流模型,在这些实例研究的基础上探讨了能量生态学的各种问题。

本项研究历时10余年,开始阶段主要是用国产仪器进行观测,研究方法也比较粗糙,80年代后期我们选用了大量进口仪器,并以多种方法作对比,又取得了大量比较准确的第一手材料,本书以这些大量的野外观测数据为基础,参考大量国内外文献而写成。

当前国内外的能量生态学专著尚不多,本书是对森林生态系统进行系统的能量生态研究的第一本专著,与其它专著相比,本书具有如下特点:本书建立了森林生态系统能量生态学的学科体系,又能体现南亚热带森林生态系统的特色;本书的大部分研究采用了先进的仪器和方法,设计合理,数据可靠,其研究结果具有较大的可信度;在大量科学数据的基础上,从能量生态学的角度探讨了生态系统稳定性和生物多样性等生态学热点问题;提出了能量生态学的新定义及一些新的见解和方法。

本项研究得到国家自然科学基金委员会、中国生态系统研究网络和华南生物中心的资助。中国科学院鹤山丘陵综合试验开放站、鼎湖山森林生态系统定位研究站、小良热带森林生态系统定位研究站和国家教育委员会黑石顶森林生态系统定位研究站为本项研究工作提供了优越的条件。张祝平、蔡锡安、曹洪麟、林永标、张文其、李伟强和丘向宇等同志参与了部分的野外工作和资料整理工作,正是他们的辛勤劳动为本书的完成提供了可能。在本项研究和本书的完成过程中,我们得到了余作岳、刘鸿先、张宏达、王伯荪、祖元刚、曾庆波、陈灵芝、钟章成、刘胜祥、宋永昌、徐祥浩、骆世明、廖崇惠、陈章和、孔国辉、周国逸、何道泉、江洪、黄录基、丁明懋、黄忠良、李意德、陈树培、敖惠修、余清发、张经炜、王天铎、冯宗炜和刘胜祥等许多同行专家和学者的热情鼓励和帮助,他们中的许多人还馈赠了大量的研究资料或提出了宝贵的意见,使得本研究和本书得以顺利完成。在此我们深表谢意!

限于我们的学识和水平,可能对能量生态学的认识和研究还很粗浅,错误和不当之处在所难免,殷切希望同行专家、学者斧正,以丰富和发展能量生态学的学科理论和方法。

彭少麟 任 海

1998年6月於广州

目 录

《中国生态系统研究网络丛书》序

前 言

1 绪论	(1)
1.1 能量生态学的概念	(1)
1.2 森林生态系统能量生态学研究概况	(1)
1.2.1 古代的萌芽阶段	(1)
1.2.2 借助于物理和地理学的研究初期	(2)
1.2.3 借助科学技术发展的研究中期	(3)
1.2.4 生产力生态和生态系统能量研究时期	(7)
1.2.5 近期研究进展及展望	(7)
1.2.6 中国森林生态系统能量特征的研究概况	(9)
1.3 南亚热带森林生态系统研究概况	(11)
1.3.1 南亚热带的范围及自然概况	(11)
1.3.2 南亚热带的主要研究点概况	(11)
1.3.3 南亚热带森林生态系统研究进程	(13)
2 南亚热带森林群落的冠层结构	(15)
2.1 森林群落冠层结构的研究方法	(15)
2.1.1 叶面积指数的测定方法	(15)
2.1.2 叶倾角的测量	(16)
2.1.3 叶方位角的测量	(16)
2.1.4 枝角及枝的排列方向的测量	(16)
2.1.5 枝下高及叶片大小	(16)
2.2 鼎湖山森林群落冠层结构分析	(16)
2.2.1 各森林群落叶面积指数的测定与比较	(16)
2.2.2 群落演替过程中叶倾角的变化	(19)
2.2.3 枝下高与冠层厚	(20)
2.2.4 枝角	(20)
2.2.5 叶和枝的方位	(21)
2.2.6 叶片大小等	(21)
2.3 南亚热带人工林与天然林群落的冠层结构比较	(21)
2.3.1 南亚热带森林群落的垂直层次	(21)
2.3.2 南亚热带森林群落的叶面积指数比较	(22)
2.3.3 南亚热带森林群落的树高、枝下高和冠幅间距	(22)

2.3.4	南亚热带森林群落的枝角	(23)
2.3.5	南亚热带森林群落的叶和枝的方位	(23)
2.3.6	个体结构与群体结构	(23)
3	南亚热带森林生态系统的辐射能环境分析	(24)
3.1	辐射能环境的有关理论和方法	(24)
3.1.1	天文辐射的有关理论和计算方法	(24)
3.1.2	林冠上太阳辐射的有关理论和测定方法	(26)
3.1.3	冠层内辐射强度的计算	(28)
3.1.4	森林生态系统内部的能量环境特征	(28)
3.2	南亚热带森林生态系统辐射能分析	(28)
3.2.1	鼎湖山森林生态系统辐射能分析	(28)
3.2.2	鹤山各种人工森林生态系统辐射能分析	(32)
3.2.3	黑石顶季风常绿阔叶林生态系统辐射能分析	(35)
3.2.4	南亚热带人工林与天然林群落辐射能比较	(35)
4	南亚热带森林群落植物光合作用和呼吸作用速率与初级生产力	(36)
4.1	植物光合作用和呼吸作用速率与初级生产力的有关理论	(36)
4.2	光合作用和呼吸作用速率测定法	(37)
4.3	南亚热带森林群落植物光合作用和呼吸作用速率与初级生产力	(37)
4.3.1	鼎湖山森林群落植物光合作用和呼吸作用速率与初级生产力	(37)
4.3.2	鹤山森林群落植物光合作用和呼吸作用速率与初级生产力	(41)
4.4	影响植物初级生产力的因素	(42)
5	南亚热带森林生态系统植物群落的生物量	(43)
5.1	森林生态系统植物群落生物量的测定方法	(43)
5.1.1	森林生态系统植物群落活生物量的测定方法	(43)
5.1.2	森林群落内凋落物的研究方法	(44)
5.1.3	森林群落内枯倒木的研究方法	(44)
5.1.4	森林群落虫食量的研究方法	(44)
5.1.5	森林群落生物量年增量的计算方法	(45)
5.2	南亚热带森林生态系统植物群落的生物量	(45)
5.2.1	鼎湖山森林群落的生物量	(45)
5.2.2	鹤山、小良和黑石顶各森林群落的生物量	(57)
6	南亚热带各森林群落优势植物的器官热值	(63)
6.1	植物器官热值的测定方法	(63)
6.2	南亚热带各森林群落植物器官的热值	(64)
6.2.1	鼎湖山各森林群落植物器官的热值	(64)
6.2.2	鹤山各森林群落植物器官的热值	(71)

6.2.3	黑石顶季风常绿阔叶林优势植物器官的热值	(72)
6.2.4	世界上不同地带植被的热值比较	(73)
7	南亚热带森林生态系统植物群落的能量现存量、净固定量和光能利用效率	(74)
7.1	森林群落的能量现存量研究方法	(74)
7.2	南亚热带森林群落的能量现存量	(74)
7.2.1	鼎湖山各森林群落的能量现存量	(74)
7.2.2	鹤山各人工林群落的能量现存量及净固定量	(76)
7.2.3	黑石顶季风常绿阔叶林群落的能量现存量	(78)
7.3	南亚热带森林生态系统植物群落的光能利用效率	(78)
8	南亚热带森林植被的热量平衡	(81)
8.1	热量平衡的理论和方法	(81)
8.1.1	热量平衡的有关理论	(81)
8.1.2	热量平衡的研究方法	(82)
8.2	鹤山南亚热带草坡的热量平衡	(82)
8.2.1	热量平衡的年变化	(82)
8.2.2	热量平衡的日变化	(83)
9	南亚热带季风常绿阔叶林生产潜力的模拟研究	(85)
9.1	生产潜力的模拟理论与方法	(85)
9.1.1	参数模型	(85)
9.1.2	统计模型	(86)
9.2	南亚热带季风常绿阔叶林的生产潜力	(87)
10	南亚热带森林生态系统演替过程中的能量学分析	(89)
10.1	南亚热带森林生态系统演替模式	(89)
10.2	南亚热带森林生态系统演替过程中的能量学分析	(89)
10.2.1	鼎湖山群落演替过程中植物生物量变化及其模拟	(89)
10.2.2	鼎湖山群落演替过程中植物生物量的累积率	(91)
10.2.3	鼎湖山群落演替过程中地被物贮存能量的变化	(91)
10.2.4	鼎湖山群落演替过程中其它能量学指标的变化	(91)
11	南亚热带森林生态系统的能量流动模型	(105)
11.1	数据同化和分析方法	(105)
11.2	鼎湖山各群落的能量流动模型	(105)
11.3	黑石顶季风常绿阔叶林的能量流动模型	(110)
12	能量生态学若干基本问题	(111)
12.1	关于能量生态学的定义	(111)

12.2 群落与生态系统稳定性的能量学基础	(111)
12.3 生物多样性的能量基础	(112)
12.4 天然林和人工林的能量生态学问题	(112)
参考文献	(115)
附录:主要名词、术语中英对照及所在章节	(124)

1 绪论

1.1 能量生态学的概念

能量的运动与转化,是生命运动形式的基础,也是生态系统存在和发展的基础。能量生态学就是在研究生态系统的能量输入、输出及其在系统中各组分之间流动等生态学功能过程中产生的,它是生态学中新兴起的一个分支学科。能量生态学(energy ecology)一词是由 Philipson(1966)在总结本世纪 60 年代中期以前关于能量系统与环境系统之间的能量关系以后提出来的,但他没有明确给出其定义。事实上,迄今国外学者尚未给能量生态学下一个确切的定义,但是许多学者进行了多方面的研究。Brody(1948)年提出了“生物能量学”的概念,他认为生物能量学是研究生命系统各层次本身的能量转变(主要限于生物大分子、细胞器、组织、器官和生物体);Odum(1971)从生态系统生态学角度指出,能量生态学主要研究领域是个体、种群、群落直至生态系统的能流;Wiegert(1975)认为能量生态学主要研究能量传递、转化及动态平衡;Calow(1981)则认为能量生态学应强调能流与生物适应性。在国内,陆健健(1987)首先提出能量生态学是研究能量与含能物质在生态系统各层次的传递、转化和动态平衡,以及能量流动与生物适应性关系的一门科学;祖元刚(1990)提出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运动规律的科学。

从上面的分析可知,能量生态学虽然有不同的含义,但是从基本意义上看可以说是研究生命系统与环境系统能量结构与功能的科学,其中能量结构包括能流(水、土、气、生四个系统内部各成分间以及系统与系统之间的能流)和能贮(各组分的能量固定、积累、贮存和转化等),能量功能则是上述能量结构所产生的功能(任海等 1996)。

能量生态学的诞生和发展是有其社会和科学发展的历史背景的。首要的原因是,随着人口的增加、工业化和城市化的扩张,人类面临着严重的资源、环境和能源问题,而这些问题的解决又需要有关的能量学知识;其次的原因是,虽然人类很早就有能量生态学思想的萌芽,但直到本世纪中叶才在群体光合作用、边界层理论、水热平衡和器官热值等方面有了本质性的发展(参阅 Gates 1965, Odum 1983, 祖元刚 1990, 任海等 1996 等等),这些理论和方法促进了能量生态学的诞生。

1.2 森林生态系统能量生态学研究概况

从能量在土壤-植物-大气连续统一体中的流动及分配情况出发可知,能量生态学研究涉及了许多学科,但最主要的有微气象学、生物化学、生理学和生态学等四门学科,这四门学科中有关能量学的研究,是能量生态学产生与发展的基础,这里侧重叙述生态系统初级生产者和环境的能量学研究历史。

1.2.1 古代的萌芽阶段

关于植物利用太阳能的常识,最原始的人类就有了,只不过是当时尚未形成系统的、成文的科学知识而已。查究史料,我国自周朝以后,许多典籍中都有能量生态学思想萌芽:在甲骨文上的卜辞上就反映出作物与水分及太阳有密切的关系(3000 年前),公元前 500~400 年的《诗经》中就有反映动植物与气候之间关系的诗句,《易经》中有阴阳之说,此外,《书经》、《礼记》、《山海经》、《杂阴阳》、《师旷杂占》、《演齐人要术》、《相雨书》、《田家五行》、《种时占书》、《农

政全书》、《齐民要术》等多部书中都或多或少地记载着动植物与气候因子之间的关系。然而,尽管我国很早开始就在这方面进行研究,并有一定的成果,但从明朝初期起就停滞不前了。

在国外,古代的底格里斯河和幼发拉底河流域的楔形文字碑上也记载了许多有关天气的知识。古希腊学者亚里士多德的《气象学》和希波克拉底的《空气、水和地方》也涉及了一些现代能量生态学研究的内容,尤其亚里士多德的学生 Theophrastus 也注意到了植物与自然环境的关系,其中包括气候及植物生长的不同生境对植物生长的意义。此后,气象学得到了较大发展,1653年,意大利首先建立了气象观测站,随后,一些国家步其后尘相继建立了气象台,开始了基本气候因子的观测,但由于缺乏精确的仪器而无法进行有效的研究;Black(1760)设计并制造了世界上第一台热量计,用以定量测度物质中的燃烧热;Ingenhousz(1779)首次发现植物进行光合作用需要光;Lavoiser 等(1781)用热量计测了动物及其食物的含能情况,认识到动物与植物之间具有相应的能量关系;Mayer 等(1840)提出了热功当量,两年后,他们又创立了“能量守恒定律”;Kelvin(1848)提出了今天科研中常用的绝对温度概念;维谢洛夫斯基(1850)的著名著作《论俄罗斯的气候》中提及气温和地上植物温度之间存在差别;Sachs(1864)在大量实验的基础上,提出了植物光合作用的总反应式;Ebermayer(1876)测定了巴伐利亚森林物质生产力,这是世界上第一个开展森林干物质生产力的工作;Forbes(1887)首次描述美国伊利诺湖的能量动态,被认为是能量生态研究的先驱。

大致可以认为,从古代到1890年,能量生态学主要是借助了气象学而产生了一些萌芽,并从热力学和生物学角度证实生物存在能量活动,这些研究主要限于零碎的定性观察、描述和论证。

1.2.2 借助于物理和地理学的研究初期

关于热量平衡的研究问题,是杰出的气候学家和地理学家沃耶伊柯夫提出来的。他在1884年出版的《世界气候》一书中提出:“我们应该知道:大气上界所得到的太阳热量是多少,其中有多少热量用于增暖大气,又有多少热量参与了大气中水分的液汽状态的相变,最后又有多少热量抵达水、陆表面,其中有多少热量参与化学反应(特别是与有机生命相联的那些化学反应).....”,但是,直到19世纪80年代,关于地球外壳中太阳能转变的问题几乎还完全没有研究,某些系统的日射观测只是开始于20世纪。

要对地表面的热量平衡进行广泛研究,只有在建立决定热量平衡主要分量的有效方法以后才可能开始。因此,这一时期的学者们主要从设计仪器及制定计算方法入手。前苏联的学者在建立科学的日射测量学方面有着巨大的贡献,赫沃里松制成了日射观测仪,并于1890年开始了系统的野外直接辐射的观测。后来,埃斯川姆(1895)的日射强度表问世,经数位科学家改进后精确度不断提高,至1905年,埃斯川姆制成的辐射强度表是进行系统观测有效辐射的第一台仪器,但误差大。此后,雅舍夫斯基的辐射强度表研制成功,能保证比较准确地测量散射辐射;1904年,沃耶伊柯夫还在《地球外壳中能量》一文中详细地研究了土壤和水域中热量转换的气候学意义。

以上研究基本上是借助物理学的理论和方法制造仪器来研究太阳辐射与地表面的热量平衡等属于地理学范畴的内容,而很少涉及植物与太阳能之间的关系。Brown(1905)等人的研究工作开创了研究植物与其环境间的热量交换的先例。Kraus(1911)就已注意到在靠近卡尔斯塔特的乡村中相邻两地之间的微气候的不同性质,以及植株、灌木与树木周围环境的温度、湿度、辐射以及其它各种量的时空变化。同年,Burns 应用美国气象局的热电记录仪,首次定量地测定了太阳辐射能在森林、草地等不同植物群落中的分布,获得了大量的野外研究数据,并

于 1923 年将 11 年的研究成果总结发表在《Ecology》杂志上。Taloy 和 Schmidt(1917)开始研究蒸发耗热和乱流热交换的问题,他们建议用费克方程来计算大气中的热通量和水汽通量,此后有的学者应用了梯度观测法来测定乱流热通量值,并在计算蒸发耗热与乱流热交换比值时利用了波文比公式。Clements(1916)在研究植被动态时强调天气在个别物种的定居生长、发育及植被结构方面的作用。盖格(1917)的工作则详细地勾划出了植物小气候的特征轮廓。柯本(1918)以陆地植被为基础,对世界的气候作出了详尽的区划。Cummings 等(1927)开展了蒸散方面的工作。同年,Geiger 的教科书《近地面的气候》出第一版的时候,参考引用了这方面的文献 253 篇,但是仅涉及太阳辐射、辐射与植被关系等狭窄范围。Simpson(1929)最早研究了地球-大气系统的辐射平衡,而 Burger(1929)则研究了森林叶量与干生物量间的关系。Long(1934)第一个提出将热量计方法用于生态学,他还指出植物的热值随季节而波动。Buttner(1934)和 Huber(1935)指出植物与环境发生热量交换以显热(传导与对流)、潜热(水气蒸发)和辐射等三种方式进行。同时 Bruns(1934)考虑到无足够的仪器使直接测量难于进行,便提出了一个地面(含植被)有效辐射强度的计算式;McAlister(1937)首先将红外吸收原理用于测定植物的气体交换情况。这阶段不少学者提出有关能量生态学的一些概念,例如 Transean(1926)对植物群落的能量动态进行了进一步地分析,提出了能量生态学上重要的“能量积累”的概念。Boysen-Jensen(1932)在研究植被产量时,提出了“物质生产”的理论。Kleiber(1934)等在研究环境温度对动物能量利用的影响时提出了“能量代谢”的定义。

这一时期,随植物生态学工作的开展和研究的不断深入,首批关于植物生态学理论与方法的书籍相继问世,例如:Tansley(1923)的《应用植物生态学(Practical Plant Ecology)》,以及 Rubel(1922)、Rietz(1930)、Cykayeb(1918)、IlxNH(1925)等先后出版的生态学研究方法专著,这些书对植物生态学的发展起了很大的作用,但由于受时代水平的限制,各家都着重于研究对象的描述,仅很少部分涉及生理生态。所用仪器工具都很简单,“一只小小的生态学工具箱”(Bracher 1934)即为当时生态学工作者所需要的主要仪器。

有鉴于此,Tansley(1939)不得不很遗憾地写道:“……气候虽是主要的生态综合因子,目前还不能弄清它与植被更密切和更详细的关系……但是必须承认,几乎还没有开始对这些关系进行认真的研究。”

1.2.3 借助科学技术发展的研究中期

科学的发展常常与方法和技术有关,一项新技术的创造往往能促进学科的迅速发展和全新领域的开拓,能量生态学的研究在这一时期的发展正是借助于新技术而实现的。二战期间及以后,随着社会经济及科学技术的发展,植物生态学也逐渐改进自己的方法和技术,并使本学科得以进一步发展。据不完全统计,1940 年到 1970 年,设计出用于辐射平衡及能量平衡研究的仪器多达 50 余种。在数据处理中生物统计技术得到普遍应用,实验生态学和生理生态学逐渐兴起,研究范围也更为广泛。

由于植被与大气研究的进一步发展,微气象学家、生态学家、数学家以及工程师的合作日益加强,新的仪器不断用于实践:1948 年,Parr 公司制造出了氧弹热量计并推广之在生物学中应用;Bener(1950)、Monteith(1959)、Anderson(1967)、Funk(1959)详细地提出了总日射表的设计原理;同年,荷兰的研究者 Kipp 和 Zonen 设计出了 Linke-Feussner 日射计,而 Gier 和 Punkl(1951)记述并使用了最早的通风式净辐射表;50 年代末,Long 制成了由加热电阻圈组成的测风速表,Barnes 工程公司生产了 PRT-5 型的红外辐射温度表(Gates 1968);Tanner(1957)设计了一种干湿球温度计;同年,Lowry 设计了一种测量非选择性净辐射的较方便的野

外仪器; Fuch 和 Hadas(1973)曾对土壤温度和土壤热流测定作过尝试; Pelton(1961)的一篇评论文章中讨论了渗水测定器的实践和重量渗水测定器, 以及可能进行的蒸散表的设计; Long(1968)设计了单层防辐射罩、无通风的干湿球湿度表; Hill 等(1968)将远红外气体分析仪用于光合作用研究; Lowrence 等(1969)、Perrier(1971)和 Sheppard 等(1972)曾对这一时期测量叶温的各种方法进行了评述。

在开发新仪器的同时, 科学家们也注意改进实验的技术与方法: Pontion(1962)探索出了一种快速比较不同微生境下太阳入射强度的方法; Bernard(1963)、Jeffrey(1963)、Macfattie(1965)和 Winkle(1966)分别改进了测量湿度、土温和气温等方法, 并用于实践, 提高了这些因子测量的精确度; Rosenberg(1964)设计了一个测量微气候的系统, 方便了生态学工作者的有关测定; 沈允钢等(1967)提出了测量光合产量的改进的干重法; 随后, Getz(1968)改进了测量密闭植被下的光强测量方法, 这种方法几乎不受任何干扰的影响, 极大地提高了精确度。

有了先进的仪器和技术方法, 能量生态学的知识库就能得到不断地充实和丰富。Judy(1940)对美国门多塔湖水生物群落与水域环境之间的能量关系进行了定量研究, 他将能量分为“物理能量”和“生物能量”两类; 在此基础上, 他又提出了“能量收支”的定义, 并对该湖的能量收支季节变化进行了定量分析; 在生物方面, 他还分析了植物群落的光能利用率和动物群落的能量水平。

Lindeman(1942)对美国的塞达波格湖的生物群落的能量流动情况作了研究, 在此基础上, 他还提出了“营养动态”的观点和“十分之一定律”, 强调了演替过程中群落内部的能量及动态关系, 他们的工作为后来的生态系统能量流动的研究拓展了新的天地。

Vernadsky(1944)对各种自然景观中不同群落的能量动态进行了比较深入的研究。次年, Brody 提出“生物能量学”的概念并分析了生物能量与生物生长之间的关系。

Penman(1948)建立了一个综合方程来定量描述矮小植被的蒸发过程; 同年 Macfadyen 对生物群落的生产率的研究, 使能量生态学向应用方向发展, 此外, 他还给“生产率”和“生物量动态平衡”下了定义。最突出的当数前苏联的萨坡日尼娃(1948), 她解决了坦斯利的遗憾, 她通过计算 8 个地点的季节和年的热量平衡各分量比, 解释了决定森林分布北界的因子。Knapp(1952)、Monsi(1953)和 Kira(1969)指出不同植物群落地段中光强度指数降低与叶面积指数(LAI)有关, 尤其是 Monsi 等用层切法测定了植物群落的生产结构, 并根据光强在群落内有递减规律, 提出了著名的“消光公式”, 用之可以有效地分析太阳辐射能在群落内的垂直分布状况。

1955~1959 年, Odum 以生态系统能流的观点研究了银泉, 他还提出了群落营养结构和各种生态效率的定义及计算公式, 以能量代谢的方法测定了群落的生产力, 从能量收支的角度估算了群落的能量流动, 他们还首创了用能流框图来描述群落的能流过程和模式。此后的研究中, Odum 更深刻认识到能量生态学的观点应是生态系统分析的核心。

Patten(1959)受“负熵理论”的启发, 引用了前人工作的数据成功地用热力学函数表示了群落的能量平衡和演替阶段, 并用热力学函数表示了能量与负熵量之间的定量换算关系, 对负熵理论的应用, 迄今仍是能量生态学的探索课题。

不少学者通过对植被能量过程的测定, 发展相关的理论。Asfton(1957)测定了 Brazil 雨林的光强, 获得林地的光结构。Ovington 等(1960)研究了森林群落的能量积累。Oving(1961)通过比较人工松林与庄稼地的热值和能量转化效率, 认为松林更能充分地利用林地条件, 因而效率更高。Rice(1962)仔细研究了糖威林的微气候。Denmead 等(1962)发现玉米地内部净辐射

脱落也会形成小林隙。

1.3.6 林隙形成木

林隙形成木(gap maker)即指创建林隙的树木,有时林隙是由单株树木的死亡所形成的,可称其为单形成木林隙,有时是由两株形成木形成的,可称其为双形成木林隙,有时则是由三株以上的形成木形成的,可称其为多形成木林隙。林隙形成木的组成与林分优势树种的组成密切相关,一般林分中较大的优势木构成形成木的比例大(Worrall and Harrington, 1988)。形成木的大小直接影响着林隙的大小(Brokaw,1982;Hubbel and Foster,1986;Runkle, 1990),树木只有达到一定径级并到达主林层后,才有可能在死亡后形成林隙,因此林隙形成木的平均直径和平均高度均大于林分的平均直径和平均高度。林隙形成木的不同,有时会影响到其周围下层植被,从而影响林隙的更新与填充(Veblen,1992)。林隙形成木是林分内的粗木质残体(Coarse Woody Debris,CWD)的主要组成部分,是森林生态系统中物质循环和能量流动的重要组分(Lambert,et al,1980;Arthur and Timothy,1989;李湛东,1994),而 CWD 又是许多树木更新的保育木(nurse logs),对某些森林树种的更新起着不可低估的作用(Harmon and Franklin, 1989;Harmon,1986,1988;Lawton,1990,Spies,et al,1990),同时 CWD(主要是林隙形成木)也是重构林分历史,研究森林发生过程的重要材料之一(Henry and Swan,1974;Dynesius and Jonsson ,1990),因此林隙形成木的研究具有重要的意义。

1.4 林隙生态环境

1.4.1 林隙内的微地形

随着树倒的发生和林隙的形成,林隙内的微地形环境也发生了相应的变化,最为明显的是树倒坑和树倒丘以及置于地表的隆起的树干,这三个地方的微地形都不同于平常的林地地表。对于林隙微地形环境,特别是树倒丘坑对(pit-mound pair)的研究越来越引起了人们的注意(Schaetzel et al,1989;Putz,1983;Tyrrell and Crow,1994),因为树倒坑和树倒丘改变了林隙的土壤状况,从而影响着不同树种的更新。Putz(1983)在对巴拿马的 Barro Colorado 岛(BCI)成熟热带雨林的的研究中表明,0.09%的地表由树倒丘和坑所占据,先锋树种聚集在树倒后形成的矿质土上(大多是丘和坑上)的数量要比林隙内其它地方的多,先锋树种在大林隙内易于更新的部分原因是由于大林隙大多是由连根拨起对土壤搅动作用较大的树倒方式所形成的。日本人 Nakashizuka(1989)在对日本西部的温带原始混交林的研究中表明,树倒丘和针叶树倒木树干上的幼苗群落很丰富而且是由先锋树种组成的。不同的森林中,树倒丘和树倒坑微地形在森林中所占的面积有很大差异,变化在 0.09%~ 60%左右(Putz,1983;Schaetzel,1989; Tyrrell and Crow,1994)。而林隙中的倒木,主要是林隙形成木,对林隙微地形的创造及树种更新亦有重要的作用(Harmon and Franklin,1989)。

1.4.2 林隙的光环境

林隙中最为明显的环境变化就是光照的增加,例如在美国 Illinois 州南部的混交阔叶林和栎—山核桃林中,Minckler and Woerheide(1965)发现,随着林隙直径与周围林分树高比例

著,首次提出“能量生态学”这一学科术语,使之成为一门真正独立的学科。1968年 Leith 等出版了《生物圈的初级生产力》,开创了生产力研究的新篇章。

这一时期出现了应用新理论、利用先进技术开展能量生态研究的倾向,例如:Monsi 和 Saeki(1953)开始用模式来使相关的理论公式化;Dusenberre(1961)用 IBM7090 的程序预测了乔木的树干温度;Penman(1968)发展了根据气候记录估算蒸发速率的方法,还有的科学家把植物群落当作二维或三维系统来描述。这一时期最大的突破也许是室内研究(实验室和生长室的证据)与田间测定相结合,这主要体现在光合作用研究、边界层理论、水热平衡和热值研究四方面。

Prandtl(1904)在技术领域上提出了边界层理论的概念。Hofman(1955, 1956)、Raschke 等(1956, 1960)将其引入了植物与其环境间的热量交换研究中,他们认为叶与空气间有一边界层,它影响该层温度、湿度、风速等的瞬时值,进而影响植物与环境的能量交换。后来又有些学者将边界层从单叶引申到整个群落暴露在直射光下的表面(Vickery 1963)。此后这一理论发展迅猛,以至在 60 年代末出现了《边界层气候》这样一份刊物,专门刊登这方面的文章。

40 年代末至 60 年代,许多前苏联学者试图将蒸发、降水和辐射差额联系起来考虑。因此他们在热量平衡、水分平衡及其在地理环境中的作用研究上有较大的成就。例如(参阅 Pay-Hep, 1970):布迪科概述了当时水、热量平衡研究进展、水热对植被发育的作用和生物的热量平衡的研究进展,此外,他还建立了水热联系的一个方程;雅尼舍夫斯基在日射测量仪器和方法上进行深入研究;别尔良德曾对地球上太阳辐射分布情况作了测量;德泽尔德也夫斯基和拉乌涅尔则首次在林冠上下同时进行热量平衡的观测;格里哥里也夫认为适量的水分和热量在植物产量中起着主要作用,阔叶林地和森林草原具有最适于植物发育的水分热量条件;此外,一些学者还就蒸发、水热与动物生态等方面进行了探讨。可见,这些研究一方面包括热量平衡、水分平衡本身的研究,另一方面也包括地理环境中一切为热量平衡所制约的物质和能量交换过程的研究。

自从 Lindeman(1942)指出了“营养动态”的概念后,生态学家们对生态系统各组分的能量关系越来越感兴趣,由于在能流研究中常常要将生物量通过热值转换成能量,因而植物热值的测定是生态系统中生产者亚系统能量流动的基本方法之一。最早提出将热量计方法用于生态学的是 Long(1934),到 1948 年, Parr 仪器公司造出了氧弹热量计,并开始推广氧弹燃烧方法在热值测定中的应用,到了 50 年代后这方面的研究才多起来。如:McNair(1945)认为,随纬度、海拔的升高植物的热值会相应升高;Golley(1961)关于各种生态系统生态物质的能值的探讨;Bless(1962)关于高山冻原植物的热值与脂肪成分研究;Long(1934)、Golley(1959)、Gorgam(1967)等先后指出植物的热值随季节而波动;Hughes(1971)对英格兰一个落叶森林的热值季节变化情况的探讨;此外, Salmi(1954)、Kieckhefer(1962)、Gorham(1967)等人均在这方面作过研究。

由于生物化学的发展,室内控制实验条件的日益精密、野外生理生态观测设施的提高、便携式仪器的应用,使得人们能够深入地认识植物的生理机制,特别是对叶片的光合作用、光呼吸、暗呼吸的相互依存的过程先后有了深入的研究之后,使得精确测定与讨论在自然环境下植物代谢与其微环境变化成为现实。

70 年代的 10 年中,光合作用研究引起广泛的注意,主要内容包括:①植物的微气候;②冠层结构和光的截获过程;③植物 CO_2 同化的田间和实验室测量法;④氧分压的测量和叶绿素荧光的测定;⑤与光合作用有关的地上部形态和叶解剖结构;⑥叶绿体与原生质体;⑦光合作用