

森林生态系统发展和植物种群变化的热力学过程

林 华^{1,2}, 曹 敏^{1,*}

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园, 昆明 650223; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要:随着生态学的发展,人们对自然生态系统的认识逐渐从对自然现象的记录、描述,发展为对机制的系统认识。热力学定律为人们提供了认识系统发展规律的理论基础,但在生态系统中的应用还处于起步阶段。基于前人关于生态系统可用能的研究,探讨了森林生态系统和植物种群变化的热力学过程。在生态系统水平上,把可用能耗散分为了植物耗散和环境耗散两个部分,并探讨了这两个过程之间的关系。第一次明确地提出蒸散是植物耗散的主要部分。在植物种群水平上,“可用能储存”与“可用能耗散”是决定植物竞争力的关键因子,在同一区域相同条件下,拥有更大可用能耗散能力的物种应当被优先选择。因此,群落中的优势物种应当比同层次的伴生种具有相对高的生长速度和更强的蒸腾能力。研究试图在热力学理论体系与实际生态系统的生理生态过程之间建立了纽带和桥梁,为开展森林生态系统的健康评估、深刻认识植物与环境的关系、以及评价物种竞争能力提供新的理论视野。

关键词:能量耗散;可用能;热力学过程;生态系统

文章编号:1000-0933(2006)12-4250-07 **中图分类号:**Q148 **文献标识码:**A

Thermodynamic processes in the development of forest ecosystems and plant populations

LIN Hua^{1,2}, CAO Min^{1,*} (1. Forest Ecosystem Research Center, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China; 2. Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China). Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(12): 4250 ~ 4256.

Abstract: Thermodynamic theories lay out the foundations for system development, but have rarely been applied to studies of forest ecosystems. This article discussed the thermodynamic processes in the development of forest ecosystems and plant populations based on the exergy theories of ecosystems. We linked the exergy dissipation with the corresponding eco-physiological processes in the forest ecosystems. At the ecosystems level, we divided exergy dissipation into plant dissipation and environment dissipation, and analyzed the relationship between the two processes. We firstly elucidated that transpiration is the fraction of plant exergy dissipation and discussed how to use it to evaluate ecosystem development and plant competitive capacity. At the level of individual plants, we proposed that “exergy storage” and “exergy dissipation” are two important factors determining the outcomes of plant competition. Under the same physical conditions, species with high levels of dissipate energy have competitive advantages. Therefore, dominant species should have faster growth and transpiration rates than the non-dominant species occupying the same physical space. The thermodynamic theory provides a new means for the understanding of forest ecosystem development, assessment of ecosystem health, relationship between plant and environment, and outcomes of species competition.

Key words: energy dissipation; exergy; thermodynamic process; ecosystem

近年来,生态学的研究已经开始涉及对生态系统的分析和预测,并通过理论的推演判断生态系统过程的

基金项目:国家重点基础研究发展计划资助项目(2003CB415102)

收稿日期:2005-10-16; **修订日期:**2006-07-21

作者简介:林华(1980~),女,四川资阳人,博士生,主要从事能量生态学研究. E-mail: lh@xtbg.ac.cn

*通讯作者 Corresponding author. E-mail: caomin@xtbg.ac.cn

Foundation item: The project was financially supported by National Key Project for Basic Research (No. 2003CB415102)

Received date: 2005-10-16; **Accepted date:** 2006-07-21

Biography: LIN Hua, Ph. D. candidate, mainly engaged in energetic ecology. E-mail: lh@xtbg.ac.cn

内在机制,及其在外界环境影响下的变化趋势。任何自然学科的基本目的都是要揭示自然现象与过程的一般规律与基本模式。应该说,生态系统的复杂性远远超出人类现有知识的范围,但是我们不能因此放弃对自然平衡过程的探索。热力学定律在解释自然现象中具有一定的普适性,它同时也可以作为认识复杂系统发展演化的理论基础。

生态学是研究生命系统与环境系统相互关系的科学。虽然近代气象学,特别是森林气象学的发展,使人们对于森林与大气环境之间的相互关系有了一定的认识,提出了不少经验性模型^[1~4],但是仍然缺乏机制性的理论。热力学在物理系统中的成功应用和人们对生态系统表现出的热力学特征极大地鼓舞了研究者寻求生态系统能量过程机理性理论的热情。作为衡量生态系统远离热力学平衡态的重要参数——可用能(Exergy)在生态系统中的应用,已受到广泛关注^[5~7]。本文结合了森林生态系统的能量平衡、Jørgensen 提出的热力学第四定律^[5]、最大化能量耗散定律^[6],从不同的尺度上讨论可用能储存和耗散的关系,揭示生态系统发展过程中植物与环境间的能量利用关系。同时从森林生态系统的能量平衡和植被本身的生理生态过程方面证明 Schneider and Kay 提出的植被冠层温度对群落发展状况的指示性^[6]。

1 理论背景及问题的提出

“自然生态系统的发展是否具有目的性?”是一个长期具有争议的问题,很多物理学家、数学家、生物学家及生态学家都卷入了这场激烈的争论之中^[8]。根据热力学第二定律,在孤立系统内,一切实际过程(不可逆过程)都是朝着系统熵增的方向进行。也就是说孤立系统总是自发地从有序走向无序。然而,按照这个定律推理,整个宇宙最终会出现“热寂”,这与生命系统的发展产生了悖论。Prigogine 提出的“耗散结构理论”认为开放系统可以通过自组织不断的从环境中吸收负熵以减少自身由于不可逆过程引起的熵增,这样系统就可以由无序趋向于有序,并维持其有序结构而不趋于混乱^[9]。虽然生命系统的熵减少了,但是系统与环境的总熵仍然是增加的,从而维持了热力学第二定律在解释整个宇宙发展中的地位。不论生命系统是靠可用能生存^[10],还是靠负熵生存^[11],它与宇宙中其它系统一样具有相同的热力学属性。

因此,生态系统发展的目的性成为科学家们讨论的一个热点。比较有代表性的假说主要有以下 5 种。

- (1) 最小熵增原理^[12] 在非热力学平衡态的稳态,线性系统的发展倾向于最小熵增。
- (2) 最大功率原则^[13, 14] 在限制条件允许的情况下,自然选择总是倾向于使流经系统的能流最大化。
- (3) 最大能量耗散假说^[15, 6] 随着生态系统的发展,系统把太阳能转化为有用功的能力增强,通过自身的生产和再生产,形成自催化循环增加系统的能量耗散能力,最大化减少系统内部的热力梯度。
- (4) Jørgensen 提出的热力学第四定律^[5] 生态系统总是向着使自身远离热力学平衡态的方向发展。
- (5) 自主权值(Ascendancy)^[16] 自主权值(Ascendancy)是基于生态系统网络的自组织能力的衡量指标。生态系统越成熟,自主权值越高。

Jørgensen 认为生态系统的发展主要经历 3 个阶段(表 1)^[17]:

- 阶段 1 物理结构(生物量)增加——用于维持结构生存的能量增加,能量耗散也相应增加。随着生态系统结构的扩展,生态系统获得的可用能越来越多。
- 阶段 2 生态系统网络效应加强——表现在网络连接度增加,物质循环、能量流动和反馈作用加强,能量利用效率增加。这个阶段可用能的获得和储存增加,但是由于系统结构不再扩大,所以用于维持结构生存的能量并不增加,从而单位质量(或体积)的能量耗散和熵增减小。

表 1 生态系统 3 个发展阶段的热力学参数变化假说^[5]
Table 1 Hypothetical variation of the thermodynamics parameters during ecosystem development

	发展阶段 Ecosystem developmental stage		
	1	2	3
可用能存储 Exergy storage	+	+	+
可用能耗散 Exergy dissipation	+	No change	No change
营养元素留存时间 Nutrient retention time	No change	+	+
熵增 Entropy production	+	No change	No change
比可用能 Specific exergy	No change	+	+
比熵增 Specific entropy production	No change	-	-

+ : 增加 Accumulation; - : 减少 Reduction

阶段3 生态系统信息量增加——生态系统的网络组分增加,K对策和个体大的生物逐渐增加,而r对策和小个体生物将减少。

Jørgensen 认为可用能储存的增加贯穿于整个生态系统的发展过程中,所以可以用可用能的储存来判断生态系统的发展状况,并用下面的公式来计算生态系统可用能的相对量^[18]:

$$Ex = RT \sum_{i=1}^n \beta_i C_i$$

式中,R是气体常数,T是环境的绝对温度,C_i是生态系统第i级组分的可用能密度(i=0表示无机组分),β_i是可用能转换系数(表2),表示第i级组分单位密度生物量所表达的信息。β值通常用生物体中的基因数目估计。

这个方法在评价水生生态系统的恢复和发展状况^[19,20]中已得到了初步应用,然而在森林生态系统中,由于其边界不明确,食物网结构复杂,利用可用能的转化系数计算可用能储量和变化相当困难。同样,由于森林生态系统的食物网结构复杂,并且组分间的能量和物质交换很难量化,基于网络的自组权值的应用也受到了限制。

Schneider and Kay 由 B éard 元胞实验受到启发,提出“随着生态系统的发展,系统把太阳能转化为有用功的能力增强,通过自身的生产和再生产,形成自催化循环增加系统的能量耗散能力,最大化减少系统内部的热力梯度”的假说^[6]。但是生态学界至今对于生态系统的可用能、能量耗散等概念还没有明确的定义。

如果一组生态系统所处的太阳辐射环境相同,最成熟的那个系统留存的太阳辐射能量应该最多,即辐射出去的能量最低,根据黑体辐射原理,这个系统的表面温度最低^[21]。他们的实验结果表明,单一物种群落的表面温度>自然更新群落,同一块样地受到干扰,表面温度明显升高^[22]。据此 Kay 等提出了一套更为简单、综合的评价生态系统发展程度的热力学指标,即随着生态系统的发展^[21]:

(1) R_n/K* (可用能利用效率)增加(R_n为净辐射,K*为短波辐射);表面温度降低;

(2) 热响应数 TRN ($TRN = \frac{\sum_{t_1}^{t_2} R_n \Delta t}{\Delta T}$),ΔT为单位时间系统的温升;R_n为单位时间的太阳净辐射^[23]增加,即系统的热缓冲能力增加。

Kay 等把生态系统看作一个黑箱,忽略内部各组分间的相互作用,只考虑能量整体的输入、输出和转换,大大简化了所需参数^[21]。Luvall and Holbo 的早期研究结果也证明了 Kay 的观点(表3)^[23]。受此启发,Aerts 等利用 Thermal Buffer Capacity (TBC) (温度随时间的变化速率)来评价植被恢复状况,研究表明保护区与裸地和退化的牧场相比,具有更大的 TBC 和更低

表2 不同生命体的近似基因数目和可用能转换系数^[17]

Table 2 Approximate numbers of non-repetitive genes and exergy conversion coefficients^[17]

生物 Organisms	基因数目 Number of genes	可用能转换系数 β Conversion factor
Detritus	0	1
Bacteria	600	3.0
Algae	850	3.9
Yeasts	2000	6.4
Fungus	3000	10.2
Sponges	9000	30
Moulds	9500	32
Plants, trees	10000 ~ 30000	30 ~ 87
Worms	10500	35
Insects	10000 ~ 15000	3046
Jellyfish	10000	30
Zooplankton	10000 ~ 15000	30 ~ 46
Fish	100000 ~ 120000	300 ~ 370
Birds	120000	390
Amphibians	120000	370
Reptiles	130000	400
Mammals	140000	430
Humans	250000	740

表3 俄勒冈州西部不同表面的热力学参数^[23]

Table 3 Thermodynamics parameters in different surfaces in western Oregon

参数 Parameters	采石场 Quarry	皆伐地 Clearcut	道格拉斯冷杉人工林 Douglas fir plantation	自然更新林 Natural regenerating forest	成熟林 Mature forest
K* (W/m ²)	718	799	854	895	924
L* (W/m ²)	- 273	- 281	- 124	- 124	- 95
R _n (W/m ²)	445	517	730	771	830
T (°C)	50.7	51.8	29.5	29.4	24.7
R _n /K* (%)	62	65	85	86	90
ΔT/Δt	0.16	0.08	0.03	0.06	0.03
TRN	168	406	1631	788	1549

的冠层温度,他认为 TBC 对于生态系统的恢复状况具有很强的指示功能,能够用于监测生态系统的发展^[24]。

但是上述的研究都是从系统的表面辐射这一物理角度分析冠面温度对生态系统发展状况的指示性。系统表面物理因子是影响冠面温度的重要因素,但并不全面。因为植物的表面温度并不只与自身的辐射有关,而是生物因子与环境因子相互作用的结果。生态系统获得太阳辐射的能力是生态系统重要的功能之一,但是生态系统是如何具体利用获得的能量,尚需进一步探讨,才能深入挖掘生态系统发展的热力学过程。

2 理论推导

2.1 森林生态系统水平上的能量耗散

太阳能是生命活动的基础,也是地球生命系统的唯一能量来源。森林生态系统的热量平衡可以表示为

$$R_n = \lambda E + H + G + F + IA \quad (1)$$

式中, R_n 为系统获得的净辐射; λ 为水的蒸发潜热; E 为单位时间的蒸发量,包括森林冠层截持水分蒸发量、植物蒸腾量和土壤蒸发量; H 为森林冠层与大气作用层的感热通量; G 为土壤热通量; F 为植物体的储热通量; IA 为植物代谢消耗的能量。

λE 为森林系统的潜热通量,包括植物的蒸散和土壤蒸发。综合国内外观测结果,森林作用层热量平衡各分量占净辐射的比例为:潜热通量一般占净辐射的 60%~70%,其中 60%以上消耗在植物的蒸腾上,感热通量占 20%~30%,储热量的变化和新陈代谢能量通量占 10%以下^[25]。我国东北羊草草原有 49.81%的净辐射用于潜热;49.24%的净辐射用于感热交换^[26]。可见,植物把大部分能量以蒸腾的形式耗散出去,用不到 1%的能量维持自身结构的生长^[27, 28]。一般植物的蒸腾系数(Transpiration coefficient,植物制造一克干物质所消耗的水量)在 125~1000 之间^[29]。因此,森林生态系统把大部分能量用于蒸散耗能。研究表明,乔木物种的丰富度与年蒸散的相关性是最强的^[30]。并且初级生产力与年蒸散也有很好的相关性^[31],可见,植物蒸散并不是简单的能量消耗,而是通过能量耗散维持有序结构的过程,同时也是植物发展状况的重要指示。Zhang and Wu 在其提出的植被组织有序度(Organizational order of vegetation)模型中就采用实际蒸散作为生态系统的负熵,而负熵实质是可用能的量度^[32]。对于植物来说,蒸散最符合可用能耗散的概念。蒸散促进植物群落表面温度降低,与黑体辐射定律共同解释了“在同一物理环境条件下,越发展的生态系统表面温度越低”。但是蒸散的测量较复杂,准确度不高,植被冠面温度与蒸散的耦合关系使冠面温度可以直接作为可用能耗散的量度。

根据森林生态系统的热量平衡,可以进一步把整个群落的能量耗散分为两个部分:植物耗散和环境耗散。其中植物耗散包括:植物蒸散+植物体内储热变化+植物新陈代谢的热量通量;环境耗散包括:感热通量+土壤蒸发+土壤热通量。由于感热和潜热几乎占了植物群落能量耗散的 90%以上,因此可以把热量平衡方程改写为:

$$R_n \approx \lambda E_p + \lambda E_s + H \quad (2)$$

式中, λE_p 为植物的蒸散; λE_s 为土壤的蒸发。

这样,植物耗散部分可近似为 λE_p ,环境耗散部分可近似为 $\lambda E_s + H$,根据热力学第一定律(能量守恒定律),植物耗散增加,则环境耗散减少,反之亦然。所以,随着植物群落的自然演替,植物耗散部分增加,环境耗散部分将减少,生态系统内部的环境稳定性得到加强。太阳提供给生命系统的能量在大部分地区是冗余的,那么植被能够无限制的增加自身的耗散能力吗?最后产量恒定法则(Law of constant final yield)表明“在一定范围内,当条件相同时,植物的最后产量差不多是恒定的”^[33, 34]。因此,在条件相同的同一地区,植物耗散与环境耗散的最终比例也应该是一定的。当植物耗散增加到某一临界值时,植物群落将达到稳定。既然蒸腾的主要功能是调节温度,因此可以提出这样的猜想:植物耗散与环境耗散的平衡是以达到系统温度稳定为目的的。Lieth 认为生态系统发展的目的是使系统的温度保持稳定^[31, 35]。但是由于不同地区,水、热、光的组配各不相同,植被发育受到限制,温度调节能力是有限的。所以“植物耗散/环境耗散”对于不同地区有不同的极值。在条件相同的同一地区,越接近顶级的生态系统,其植物耗散与环境耗散的比例应当越接近这个上限(图 1)。

生态系统是靠蒸腾维持自身的平衡,而不是水分蒸发。蒸发是一个纯粹的物理学过程,只能增加环境的

熵。蒸腾虽然也是熵增过程,但它是植物负熵生产过程中的一个环节。蒸腾耗能占净辐射比例高的植被对环境的适应性和调控能力更强。

2.2 植物个体水平上的能量耗散和储存

在生态系统水平上,由于可用能耗散占绝大部分,因此在考虑衡量森林生态系统发展状况的时候,忽略了可用能储存。在植物个体水平上,植物的可用能储存是不能忽略的,因为它是植物得以生存和延续的保证,同时又是植物扩展结构以获得更多可用能的主要手段。从熵的角度来说,植物通过光合作用把太阳能转化为化学能储藏在体内,是一个能量储存的过程,这个过程中每生成 1mol 有机物质引起的熵变是 -587.66J/mol ,但光合作用的同时伴随着蒸腾。蒸腾是一个热耗散的过程,在这个过程中,每蒸发 1mol 水,引起的熵变是 147.84J/mol ^[36]。因此植物获得的负熵是以增加环境的正熵为代价的。然而对于整个生态系统来说,却力图通过自组织使自身的熵达到最小。因此,植物不能无限制的向环境排熵,而需要在可用能的储存和耗散之间找到一个最佳平衡点,在保证自身和环境稳定有序的同时,维持个体的生存和延续(图 2)。植物通过生长,扩展叶面积或者向群落上层发展,以获得更多的可用能。在同一区域相同条件下,根据最大可用能耗散原则,拥有更大可用能耗散能力的物种应当被优先选择。因此,群落中的优势物种应当比同层次的伴生种具有相对高的生长速度和更强的蒸腾能力。需要注意的是,同一物种在不同环境条件下能量耗散和储存能力是不一样的,Souza 等对森林群落中不同功能群的耗散结构的研究发现,先锋树种在没有环境压力的情况下,光合和蒸腾速率比顶级树种大,也就是说可用能耗散能力更强。然而当受到环境压力的情况下(水分胁迫),先锋树种的光合和蒸腾速率比顶级树种下降快^[37]。也就是说,所谓的优势只是对于特定环境而言。

3 研究展望

与生态学相关的各学科理论和技术的发展与完善,使人们能够系统的从多学科的角度研究和认识生态系统。气候学、生理学、群落学、森林动力学从不同方面研究生态系统的性质和动态。而热力学为人们提供了一个系统的理论体系,为生态系统的研究提供了新的思路。运用可用能研究生态系统已逐渐成为跨学科前沿性研究领域,具有很大的研究空间和意义。本文中植物耗散与环境耗散的平衡可以应用于以下几个方面研究:

- (1) 评价森林的发展潜力,预测植被的发展趋势;
- (2) 评价植被的恢复潜力,指导选择适宜本地发展的植被类型;
- (3) 气候变化对植被的影响;
- (4) 生态系统健康评价。

不同物种的能量耗散和储存可以用于研究物种的竞争优势,发展潜力、生物入侵预警等。

对生态系统的热力学研究可以分为 3 个阶段:

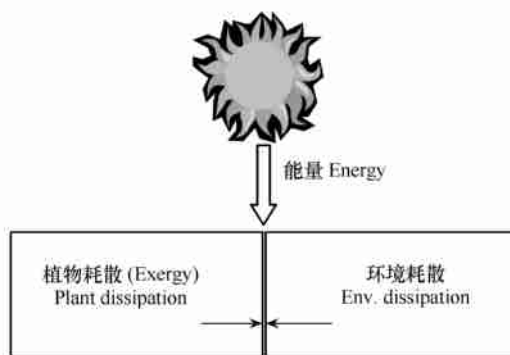


图 1 生态系统系统能量耗散分配

Fig. 1 The trade-off of energy dissipation in ecosystem

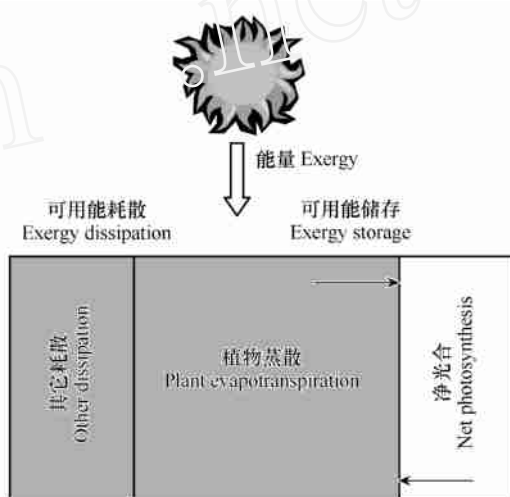


图 2 植物能量耗散分配

Fig. 2 The trade-off of energy dissipation in individual plant

(1) 把系统视为一个黑匣子,只考虑能量的输入、输出,忽略系统的内部结构和内部环境因子,如最大化能量耗散假说;

(2) 研究系统可用能耗散和储存与系统内部结构的关系,例如,森林中乔灌木等不同层次的搭配,或不同功能群的搭配对系统可用能耗散和储存的影响,生物多样性与可用能的关系等^[38~42];

(3) 建立模型,对森林动态进行定量模拟和预测。

本文的理论探讨还处于生态系统热力学研究的第一步,并且没有考虑捕食者的捕食,也就是能量在营养级间的流动和反馈,另外,还需要大量的数据建立动态模型,对理论的预测性做出合理评估。因此,本文旨在抛砖引玉,希望有更多的研究者加入到该领域,推动生态学基础理论的发展。

References:

- [1] Yamada T. A numerical model study of turbulent airflow in and above a forest canopy. *Journal of the Meteorological Society of Japan*, 1982, 60(1): 439 ~ 454.
- [2] Raupach M R, Shaw R H. Averaging procedures for flow within vegetation canopies. *Boundary-Layer Meteorol*, 1982, 22(3): 79 ~ 90.
- [3] Naot O, Mahrer Y. Modeling microclimate environments: A verification study. *Boundary-Layer Meteorol*, 1989, 46(4): 333 ~ 354.
- [4] Li Z J, Lin J D, Miller D R. Air flow over and through a forest edge: A steady state numerical simulation. *Boundary-Layer Meteorol*, 1990, 51(1): 179 ~ 197.
- [5] Jørgensen S E. A holistic approach to ecological modeling by application of thermodynamics. In: Mitsch W, *et al.* ed. *Systems and energy*. Ann Arbor, 1982.
- [6] Schneider E D, Kay J J. Life as a manifestation of the second law of thermodynamics. *Mathematical and Computer Modelling*, 1994, 19(6-8): 25 ~ 48.
- [7] Marques J C, Pardal M A, Nielsen S N, *et al.* Analysis of the properties of exergy and biodiversity along an estuarine gradient of eutrophication. *Ecological Modelling*, 1997, 102: 155 ~ 167.
- [8] Wilhelm T, Bruggenmann R. Goal functions for the development of natural systems. *Ecological Modelling*, 2000, 132(3,5): 231 ~ 246.
- [9] Prigogine I. Structure, dissipation and life. In: *Theoretical physics and biology*. Amsterdam: North-Holland Publisher Company, 1969.
- [10] Morowitz H J. *Energy flow in biology*. New York: Academic Press, 1968.
- [11] Schrödinger E. *What is life? The physical aspect of the living cell*. New York: Macmillan, 1945.
- [12] Prigogine I. *From being to becoming: time and complexity in the physical sciences*. San Francisco: Freeman C A, 1980.
- [13] Lotka A J. Contribution to the energetics of evolution. *Proceedings of National Academy of Sciences*, 1922, 8(6): 147 ~ 151.
- [14] Odum H T. *Systems ecology: An introduction*. New York: Wiley Interscience, 1983.
- [15] Bertalanffy L von. The theory of open systems in physics and biology. *Science*, 1950, 111(2872): 23 ~ 29.
- [16] Ulanowicz R E. *Growth and development, ecosystems phenomenology*. New York: Springer-Verlag, 1986.
- [17] Jørgensen S E. *Integration of ecosystem theories: a pattern*. Third edition. Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2002.
- [18] Jørgensen S E. The application of ecological indicators to assess the ecological condition of a lake. *Lakes & Reservoirs: Research and Management*, 1995, 1(3): 177 ~ 182.
- [19] Libralato S, Torricelli P, Pranovi F. Exergy as ecosystem indicator: An application to the recovery process of marine benthic communities. *Ecological Modelling*, 2006, 192(3-4): 571 ~ 585.
- [20] Ludovisi A, Poletti A. Use of thermodynamic indices as ecological indicators of the development state of lake ecosystems 2. Exergy and specific exergy indices. *Ecological Modelling*, 2003, 159: 223 ~ 230.
- [21] Kay J J, Tim A, Roydon F, Jeffrey C L, *et al.* Can we use energy based indicators to characterize and measure the status of ecosystems, human, disturbed and natural? In: *Proceedings of the international workshop: Advances in Energy Studies: exploring supplies, constraints and strategies*. Porto Venere, Italy, 2000, 121 ~ 133.
- [22] Akbari M, Murphy S, Kay J J, *et al.* Energy-bases indicators of (agro) ecosystem health. In: Quattrochi D, Luvall J eds. *Thermal remote sensing in land surface processes*. Ann Arbor, Michigan: Ann Arbor Press, 2000.
- [23] Luvall J C, Holbo H R. Measurement of short-term thermal responses of coniferous forest canopies using thermal scanner data. *Remote Sensing of Environment*, 1989, 27(1): 1 ~ 10.
- [24] Aerts R, Wagendorp T, November E, *et al.* Ecosystem thermal buffer capacity as an indicator of the restoration status of protected areas in the northern Ethiopian highlands. *Restoration Ecology*, 2004, 12(4): 586 ~ 596.
- [25] He Q T. *Chinese forest meteorology*. Beijing: Chinese Forestry Publishing House, 2000.

- [26] Zu Y G. Energy ecology introduction. Shengyang: Jilin Scientific & Technological Publishing House, 1990.
- [27] Hubbert M K. The energy resources of the earth. In: Energy and power (A Scientific American book). San Francisco: W. H. Freeman, 1971, 31 ~ 40.
- [28] Harold F M. The vital force: a study of bioenergetics. New York: W. H. Freeman and Co., 1986.
- [29] Li H S, Chen C L, Song K M, *et al.* Modern plant physiology. Beijing: Higher Education Press, 2002. 165.
- [30] Currie D J, Paquin V. Large scale biogeographical patterns of species richness of trees. *Nature*, 1987, 329(6137): 326 ~ 327.
- [31] Lieth L. Biophysikalische fragestellungen in der ökologie and umweltforschung: Teil 2: Extremalprinzipien in ökosystemen. *Radiation and Environment Biophysics*, 1976a, 13(4): 337 ~ 351.
- [32] Zhang H, Wu J. A statistical thermodynamic model of the organizational order of vegetation. *Ecological Modelling*, 2002, 153(1-2): 69 ~ 80.
- [33] Donald C M. Competition among pasture plants. The influence of density on flowering and seed production in annual pasture plants. *Australian Journal of Agricultural Research*, 1951, 5(4): 585 ~ 597.
- [34] Brown J H, Gillooly J F, Allen A P, Savage V M, *et al.* Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 2004, 85: 1771 ~ 1789.
- [35] Lieth L. Biophysikalische fragestellungen in der ökologie and umweltforschung: Teil 1: Versuch eines vergleiches von biomasse- und intelligenzentwicklung in der menschheit. *Radiation and Environment Biophysics*, 1976b, 13(4): 329 ~ 335.
- [36] Liu W R, Chimesurong. Recognizing plants photosynthesis from entropy viewpoint. *Journal of Inner Mongolia Teacher's College for the Nationalities*, 2000, 15(2): 191 ~ 193.
- [37] Souza G M, Ribeiro R V, Santos M G, *et al.* Functional groups of forest succession as dissipative structures: An applied study. *Brazil Journal of Biology*, 2004, 64(3B): 707 ~ 718.
- [38] Whittaker R. Scaling, energetics and diversity. *Nature*, 1999, 401(6756): 865 ~ 866.
- [39] Gaston K J. Global patterns in biodiversity. *Nature*, 2000, 405(6783): 220 ~ 227.
- [40] Turner J R G, Gatehouse C M, Corey C A. Does solar energy control organic diversity? Butterflies, moths and the British climate. *Oikos*, 1987, 48(2): 195 ~ 205.
- [41] Turner J R G, Lennon J J, Lawrenson J A. British bird species distributions and energy theory. *Nature*, 1988, 335(6190): 539 ~ 541.
- [42] Enquist B J, Brown J H, West G B. Plant energetics and population density. *Nature*, 1996, 398(6728): 573.

参考文献:

- [25] 贺庆棠. 中国森林气象学. 北京: 中国林业出版社, 2000.
- [26] 祖元刚. 能量生态学引论. 沈阳: 吉林科学技术出版社, 1990.
- [29] 李合生, 陈翠莲, 宋克敏, 等. 现代植物生理学. 北京: 高等教育出版社, 2002. 165.
- [36] 刘文瑞, 其木苏荣. 从熵看植物的光合作用. 内蒙古民族师院学报, 2000. 15: 191 ~ 193.