

## 青藏高原地区矮嵩草草甸植物群落生长分析

师生波, 贵桂英, 韩 发, 李英年, 沈振西

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

**摘要:**对中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站地区的矮嵩草草甸植物群落进行了函数生长分析研究。叶面积和地上生物量采用三次多项式的指数方程拟合。研究结果表明,  $LAI$  的增长过程呈 S 形, 可分为 3 个时期, 与群落中莎草类植物的物候划分相一致; 6 月至 8 月上旬  $LAI$  的增长速率较高, 约持续 70d, 最大  $LAI$  为 3.5 左右;  $ULR$  与  $LAI$  的变化趋势相反, 受两者的共同影响,  $CGR$  在 6 月下旬最大; 地上净初级生产量的增加在 6 月下旬左右最大, 从 5 月中旬至 7 月下旬的 80 余天时间内, 矮嵩草草甸可生产的地上净生物量约占年地上总生物量的 92.5%; 生长季节内具有相对丰富的降雨和适宜的温度, 是保证植物完成生长发育过程的有利因素。

**关键词:** 青藏高原; 矮嵩草草甸; 生长分析

### Plant growth analysis of *Kobresia humilis* meadow community in Qingzang plateau regions

SHI Sheng-Bo, BEN Gui-Ying, HAN Fa, LI Ying-Nian, SHEN Zhen-Xi (Northwest Plateau Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China)

**Abstract:** The experiment of plant growth analysis of *Kobresia humilis* meadow community was conducted in the region of Haibei Alpine Meadow Ecosystem Research Station ( $37^{\circ}29' \sim 37^{\circ}45'N$ ,  $101^{\circ}12' \sim 101^{\circ}33'E$ ; EL. 3200m). The series of data were fitted with cubic polynomial exponential growth curves. The results indicated (1) The change of  $LAI$  was S type, the growth course can be divided into three periods, which was corresponded to the phenological periods of plants of sedges in *K. humilis* meadow. From June to the first ten days of August, the increasing of  $LAI$  was very quick. The highest  $LAI$  was about 3.50; (2) The  $CGR$  was influenced by both  $ULR$  and  $LAI$ , which had different trend during the plant growing season, so that the  $CGR$  was higher in last ten days of June; (3) The  $W$  was also higher in last ten days of June. From second ten days of May to the last ten days of July, the yield of aboveground was accumulated very quickly, and that could occupy to 92.5% of the total annual yield; (4) During the plant growing season, there is much more precipitation than other months and the temperature is also suitable for plant growth so these condition ensure the plants to go through their life cycle.

**Key words:** Qingzang plateau; *Kobresia humilis* meadow; plant growth analysis

文章编号: 1000-0933(2001)06-0871-06 中图分类号: 945.3, Q948.11 文献标识码: A

青藏高原草地是我国重要的天然牧场之一。矮嵩草草甸系该地区广泛分布, 并适应于青藏高原独特自然环境条件的植被类型。在长期的自然选择过程中, 矮嵩草草甸植物不仅形成了许多特异的生理生态适应机制<sup>[1,2]</sup>, 而且受高原独特地理环境因素的制约, 其种群和群落的生长特性与一般适宜环境下生长的种群

**基金项目:** 国家自然科学基金(39570129)、国家基础研究规划(1998040800)和中国科学院“九五”重点及特别研究(KZ951-A1-204, KZ951-A1-301, KZ95-T-04, KZ95-T-06)资助项目

本文承蒙张晓爱研究员和赵亮同志指正, 特此致谢!

收稿日期: 1999-03-16; 修订日期: 1999-12-25

**作者简介:** 师生波(1963~), 男, 青海西宁市人, 副研究员。主要从事高原植物的生理生态适应性研究。

和植物群落有所不同<sup>[3,4]</sup>。本文根据植物函数生长分析的方法,对矮嵩草草甸植物群落的生长参数进行了模拟研究。

## 1 样地概况与研究方法

### 1.1 样地概况

中国科学院海北高寒草甸生态系统定位研究站(简称,海北站)位于青藏高原的东北隅,地处祁连山主脉冷龙岭东段南麓,北纬 37°29′~37°45′、东经 101°12′~101°33′;海拔 3200m。定位站地区年平均温度为 -1.7℃,无明显四季,只有冷暖季节之别。属高原大陆性气候。

矮嵩草草甸主要由多年生草本植物组成,优势种为矮嵩草(*Kobresia humilis*),次优势种有羊茅(*Festuca ovina*)、异针茅(*Stipa aliena*)和垂穗披碱草(*Elymus nutans*)等。植物群落的地上部分可分为两层,上层以禾草为主,下层为莎草和杂类草。根系生物量约为地上生物量的 3 倍,主要分布在 0~10cm 的土层中<sup>[5]</sup>。因地下生物量的年变化很小,在本项研究中作为常数。

矮嵩草草甸土壤类型为亚高山草甸土(Subalpine meadow soils),呈微碱性,土壤成土过程简单,发育年轻,土层浅薄。土壤有机质含量丰富,但分解缓慢,有明显积累现象<sup>[6]</sup>。

### 1.2 实验方法

本项研究属中国生态网络长期监测项目的一部分工作。实验样地位于海北站矮嵩草草甸半封育草场综合实验场。在多年每月观测 1 次的基础上,根据高寒矮嵩草草甸植物生长期较短的特点,以及植物函数生长分析方法的要求,于 1996 年植物生长季节(5 月初至 9 月上旬),每 7~10d 进行 1 次采样测定。样方面积为 1/16m<sup>2</sup>,取样时间为早晨 10:00~11:00,每次重复 4~5 个样方,剔除上年度残留枯黄部分,测定植物地上生物量和绿色部分的面积。植物绿色部分的面积以美国 Li-COR 公司生产的 Li-3000 叶面积仪测定,包括叶片投影面积和茎投影面积,由于茎的投影面积所占比例很小,可泛称为叶面积。

气象资料由海北站气象站提供。气象站位于综合实验场内。

### 1.3 模拟方法

植物地上生物量  $Y$  和绿色部分的投影面积  $Z$ ,采用三次多项式的指数方程拟合<sup>[7,8]</sup>:

$$\ln Y = y(T) = a' + b'T + c'T^2 + d'T^3 \quad (1)$$

$$\ln Z = z(T) = a + bT + cT^2 + dT^3 \quad (2)$$

$T$  为从生长季节开始(本文以 5 月 1 日为起始日,表示为 1)的天数。拟合结果如图 1 所示,单位样方(1/16m<sup>2</sup>)面积上植物绿色部分的投影面积、鲜重和干重的回归指数  $R^2$  分别为 0.9924、0.9860 和 0.9855( $n=15$ ;  $P<0.001$ )。

拟合方程的斜率,或对时间( $T$ )的导数代表植物的相对生长速率( $R$ ):

$$R = y'(T) = d(\ln Y)/dT = (1/Y) \times (dY/dT) \quad (3)$$

植物绿色部分的投影面积  $Z$  也具有同样方程。

在植物生长分析中,单位叶面积速率( $ULR$ )代表植物绿色部分的功能效率<sup>[9]</sup>,表示为:

$$ULR = (1/Z) \times (dY/dT) = y'(T)/\exp[z(T) - y_d(T)] \quad (4)$$

其中  $\exp[z(T) - y_d(T)]$  表示单位干重叶片表现出的同化功能面积,称为叶面积比:

$$F = \exp[z(T) - y_d(T)] \quad (5)$$

由  $F$  可细分出另外两个常用比率,即:叶片鲜干重的比值和叶面积与鲜重的比率,分别为:

$$\frac{\exp[y_f(T) - y_d(T)]}{\exp[z(T) - y_d(T)]} \quad (6)$$

$$\frac{\exp[z(T) - y_f(T)]}{\exp[z(T) - y_d(T)]} \quad (7)$$

植物群落的生长速率( $CGR$ )为单位土地面积上的绝对生长速率,定义为:

$$CGR = (1/S) \times (dY/dT) = ULR \times LAI \quad (8)$$

$S$  为土地面积,即样方面积; $LAI$  为群落叶面积系数,定义为:

$$LAI = Z/S \quad (9)$$

根据某一段时间内( $T_1, T_2$ )群落的叶面积持续时间( $D$ ),可以估算此段时间内植物地上部分的净初级

生产量( $W$ ):

$$W = D \times E \quad (10)$$

$E$  为此段时间内的平均单位叶面积速率,  $D$  由下式确定:

$$D = \int_{T_1}^{T_2} LAI \times d(T) \quad (11)$$

## 2 结果与分析

### 2.1 矮嵩草草甸植物群落叶面积系数的变化规律

叶面积系数( $LAI$ )为植物群落多叶性的一种度量,可以定量表示某一群落地段内植物叶片的密度,是决定太阳辐射强度在群落内削减程度的一个主要因素。图2表明,矮嵩草草甸  $LAI$  的拟合曲线呈S形。即  $LAI$  的增长过程可分为:展叶初期、快速增长期和缓慢衰老期3个时期。3个生长期的分界期分别在自5月1日后的第30天和第100天左右。当时间为  $T = (-c + \sqrt{c^2 - 3bd})/3d$  时,即在5月1日后第115天左右  $LAI$  最大。

由  $LAI$  增长的时间进程,可以粗略认为5月份为矮嵩草草甸植物的展叶初期;6月至8月上旬为叶面积的快速增长期(约70d);8月中旬以后  $LAI$  的增长速率减缓,植物生长进入缓慢衰老期。 $LAI$  增长的减缓以至开始降低并不意味着植物停止了生长,而是表明在逐渐变劣的环境条件的影响下,植物枯黄死亡的速率开始相对增大,导致了植物群落中绿色部分投影面积的相对降低<sup>[3]</sup>。

多年的观测研究表明,生长季内矮嵩草草甸的最大  $LAI$  为3.50左右,与拟和结果相同。

### 2.2 单位叶面积速率和群落生长速率的变化规律

单位叶面积速率( $ULR$ )为植物绿色部分功能效率的一种指标,在一定程度上可以认为代表植物的净同化率。群落生长速率( $CGR$ )为单位土地面积上植物体干物质生产的绝对速率。

研究结果(图2)表明,在矮嵩草草甸的植物生长季内, $ULR$  随时间进程不断降低。瞬时  $ULR$  在5月初为  $10.0 \text{g/m}^2(\text{leaf})/\text{d}$ ,6月底降为  $3.0 \text{g/m}^2(\text{leaf})/\text{d}$ ,到8月底时接近  $0.10 \text{g/m}^2(\text{leaf})/\text{d}$ 。 $CGR$  的变化呈正态曲线型。6月下旬  $CGR$  最大,在此以前,由于  $LAI$  较低,限制了植物的干物质生产。但  $CGR$  增加的很快,从5月初的  $2.5 \text{g/m}^2(\text{soil})/\text{d}$ ,经50d后可达到  $10.7 \text{g/m}^2(\text{soil})/\text{d}$ ;7月份以后,尽管  $LAI$  继续增加,但受较低  $ULR$  的制约, $CGR$  开始降低。在第110天左右  $CGR$  降为负值,表明此时矮嵩草草甸植物已进入了衰老枯黄期。

### 2.3 群落叶面积比、鲜干重比值和叶面积与鲜重的比率

图3为群落叶面积比( $F$ )、鲜干重比值和叶面积与鲜重的比率的模拟结果。 $F$  代表每单位植物干材料所能表现的同化功能面积的量,鲜干重比值反映了植物生长过程中绝对含水量的变化。结果表明, $F$  在5月底(第30天)最低,为  $73.64 \text{cm}^2/\text{g}$ 。到生长季末(第125天)增大至  $94.24 \text{cm}^2/\text{g}$ 。群落绿色部分鲜干重比值的的变化与群落叶面积比相同,在第25天最小,为2.38;到第105天时,增至3.56。叶面积与鲜重比率的变

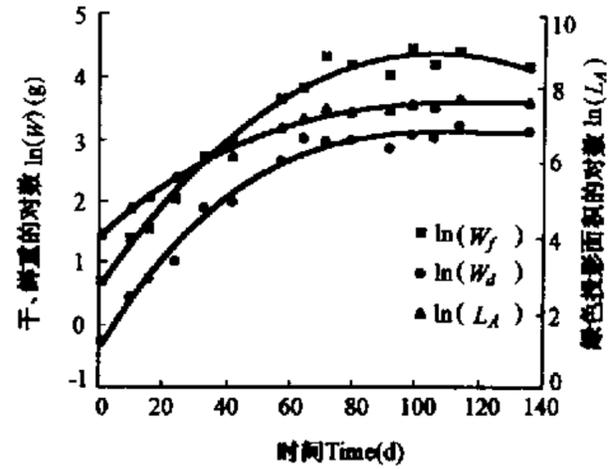


图1 1996年矮嵩草草甸植物群落地上生物量的干重( $W_d$ )、鲜重( $W_f$ )和绿色部分投影面积( $L_A$ )的变化  
Fig. 1 The variations of aboveground mass of  $W_d$ ,  $W_f$  and  $L_A$  in *K. humilis* meadow (1996)  
5月1日为起始日, Days after 1, May

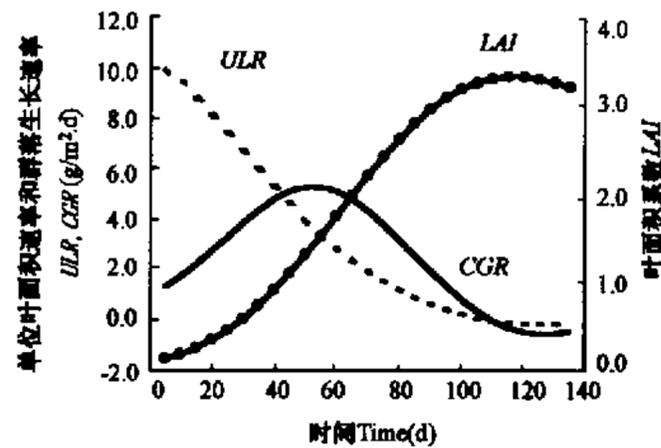


图2 矮嵩草草甸植物群落的单位叶面积速率( $ULR$ )、群落生长速率( $CGR$ )和叶面积系数( $LAI$ )的变化规律  
Fig. 2 The variations of  $ULR$ ,  $CGR$  and  $LAI$  in *K. humilis* meadow community  
5月1日起始日, Days after 1, May

化趋势与上述两比率相反。

图3是根据方程(5)、(6)和(7)式计算的结果,与用原始数据先计算再拟合的结果完全一致(结果未列)。

#### 2.4 矮嵩草草甸群落净初级生产量的变化

图4表示根据叶面积持续时间( $D$ )计算的生长季节内每旬的净初级生产量( $W$ )。研究结果表明,6月中下旬矮嵩草草甸的净初级生产量最大,可达53g/旬。

与CGR的变化趋势相同, $W$ 在6月下旬最大,两最大值的出现时间基本一致。6月下旬以后, $W$ 的降低速率明显大于6月下旬以前的增长速率;在8月下旬以后 $W$ 为负值,表明此时矮嵩草草甸植物的枯黄死亡速率大于了生长速率,群落处于负增长时间。

#### 2.5 环境因子的变化及对群落生长分析参数的影响

海北站地区,当日平均气温稳定 $\geq 0^{\circ}\text{C}$ 时,植物即开始萌动发芽。多年的观测研究表明,草萌动期一般从4月25日左右开始<sup>[4]</sup>,5月上旬,日平均气温稳定 $\geq 3^{\circ}\text{C}$ 时植物返青。干物质从植物返青开始积累,并随植物生长发育节律和温度升高、降水量增加而逐渐增大。

图5和图6为1996年植物生长季内稳定 $\geq 0^{\circ}\text{C}$ 气温的活动积温、降雨量和0、5、10、20cm不同深度土壤温度的变化规律。

当年的气象观测资料表明,海北站地区从4月至8月31日,日平均气温稳定 $\geq 3^{\circ}\text{C}$ 、 $\geq 5^{\circ}\text{C}$ 、 $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 时的活动积温分别为933.9 $^{\circ}\text{C}$ 、921.4 $^{\circ}\text{C}$ 和254.7 $^{\circ}\text{C}$ ,分别占年活动积温的86.5%、90.5%和100%。降水量为386.1mm,占年降水量的76.4%。环境因素的变化影响着矮嵩草草甸植物的生长发育过程。6、7、8三个月,降雨和温度都较适宜,植物处于旺盛生长期;9月份以后随气候因素的逐渐变劣,草甸植物停止生长并很快进入衰老枯黄期。

### 3 讨论

生长是自然界生物具有的普遍现象。一般认为生长是生物体在生命活动过程中所发生的大小、形状和数量的改变。测定自然生态系统的生物生产力,主要关注的组分是净初级生产量或总产量。光合作用的气体交换分析可以用来分析环境变化对碳同化过程的影响,最后也能用来估计产量,但对于干物质在植物体各个组分的分配比例,及这种分配过程对生产的影响却难以估计。1919年,Blackman采用复利定律描述了植物体的生长规律,从而奠定了植物生长分析方法的基础。目前,植物生长分析已成为介于气体交换测定方法和净初级生产测定方法之间的实验手段<sup>[12]</sup>。

群落生长分析的主要内容包括叶面积系数(LAI)、单位叶面积比值(ULR)和群落生长速率(CGR),这三者之间的关系为:

$$CGR = ULR \times LAI$$

矮嵩草草甸LAI增长的3个时期与过去沿用的根据群落外貌划分的3个物候期(草返青期、草盛期和草枯黄期)并不完全一致。矮嵩草草甸的建群种为莎草科植物矮嵩草,以莎草类植物为主的矮草草甸的整

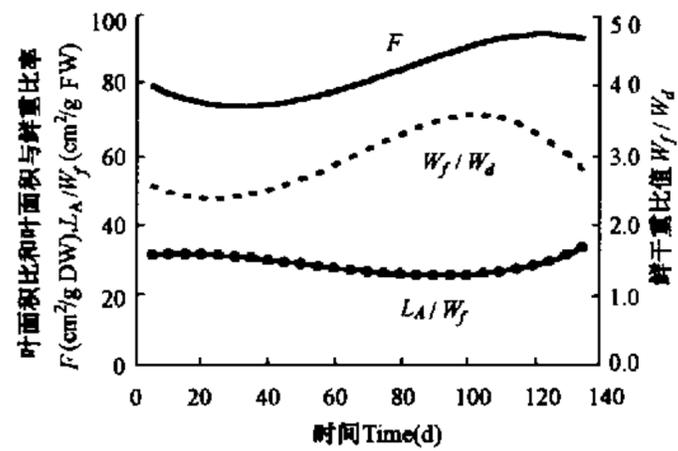


图3 矮嵩草草甸植物群落的叶面积比( $F$ )、鲜干重比值( $W_f/W_d$ )和叶面积与鲜重比率( $L_A/W_f$ )的变化

Fig. 3 The variations of leaf area ratio ( $F$ ) and the ratio of fresh to dry weight ( $W_f/W_d$ ) and leaf area to fresh weight ( $L_A/W_f$ ) in *K. humilis* meadow community

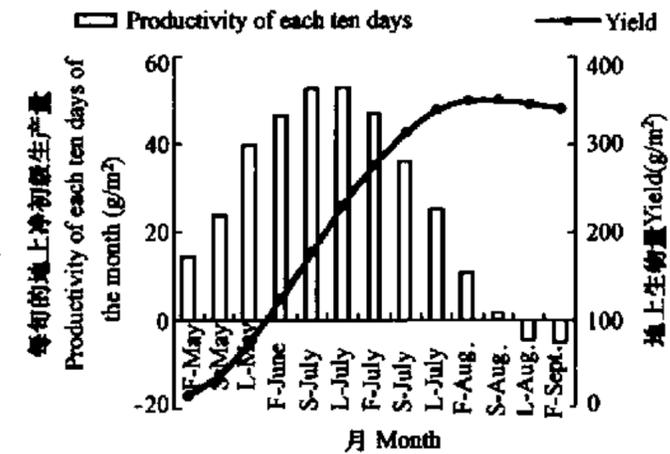


图4 矮嵩草草甸植物群落的地上生物量和每旬的净初级生产量( $W$ )的模拟

Fig. 4 The estimated aboveground productivity of each ten days and annual variation of yield in *K. humilis* meadow community

体物候应是莎草类植物的物候<sup>[10]</sup>。矮嵩草草甸 LAI 增长的 3 个时期与莎草类植物的物候划分基本一致。展叶初期、快速生长期和缓慢衰老期 3 个时期分别与莎草类植物的萌发和展叶初期、展叶盛期至果实或种子成熟期、衰老和立枯前期<sup>[10]</sup>相一致。

矮嵩草草甸生长季节的不同时期, LAI 和 ULR 对 CGR 的贡献不同。6 月下旬以前 LAI 较低, 是 CGR 的制约因素; 6 月下旬以后很快降低的 ULR 又成为 CGR 的限制因素。CGR 可表示为 LAI 和 ULR 的乘积(式 8), 随时间的推移, CGR 的大小和方向依 LAI 和 ULR 的相对量而定。Watson(1952)讨论了 LAI 和 ULR 的变化在决定 CGR 时的相对重要性, 并继定在绝大多数情况下, LAI 是 CGR 的主要决定因素<sup>[9]</sup>。在青藏高原地区, 植物的生长季节相对较短, LAI 和 ULR 的变化程度都很大, 因此矮嵩草草甸 CGR 的变化反映了生长季节 LAI 和 ULR 相对重要性的变化。

W 为每旬中草甸植物地上净初级生产量的模拟值, 由平均 ULR 和同期 D 相乘所得。在矮嵩草草甸植物的展叶初期, LAI 较低, D 也相对较低, 尽管此时群落 ULR 较大, 受较低 D 的制约, W 也相对较低; 同样, 在缓慢衰老期, 尽管 LAI 较大, D 也较高, 但 ULR 已经降到很低, 因此所能生产的 W 也相对较少; 只有在生长季节的 6 月下旬左右, D 和 ULR 都较适宜, 故这一时期是植物干物质积累的旺盛期。矮嵩草草甸地上生物量的变化(图 4)与实测生物量的拟合结果(图 1)一致。从 5 月中旬至 7 月下旬的短短 80 余天时间内, 矮嵩草草甸所能生产的地上生物量占年地上总生物量的 92.5%。

矮嵩草草甸群落结构简单, 最大 LAI 为 3.5 左右。在研究群落有关性质时可将其视为大叶, 并根据大叶原理进行简化处理<sup>[11]</sup>。叶面积比(F)、鲜干重比值与叶面积与鲜重的比率, 原为个体植物生长分析的参数<sup>[9, 12, 13]</sup>。在研究矮嵩草草甸群落生长时, 借用此概念, 并略加改动。F 以单位样方面积上植物绿色部分的投影面积与干重之比表示, 反映单位植物干材料中所含有的同化物质的比值, 也可表示植物体内光合部分占呼吸物质的比率。F 可以分解为鲜干重比值与叶面积与鲜重的比率, 它们的关系为:

$$F = \exp[z(T) - y_d(T)] \\ = \exp[y_f(T) - y_d(T)] \times \exp[z(T) - y_f(T)]$$

矮嵩草草甸主要分布于青藏高原及其周围山地, 是在长期适应高原独特气候环境中形成的特殊植被类型。由于生产方式单一, 净初级生产量大小受气候因素的影响较大。多年观测资料表明, 海北站地区年平均降雨量为 580mm 左右, 多数集中在植物生长季节, 占年降雨量的 78% 以上。而日平均温度稳定  $\geq 0^\circ\text{C}$ 、 $\geq 3^\circ\text{C}$ 、 $\geq 5^\circ\text{C}$  的时间则分别与植物开始萌动发芽、草返青和草盛期的开始时间基本一致。因此, 生长季节内相对丰富的降雨和适宜的温度是植物完成生长发育的有利因素, 也是促进植物进行干物质积累的重要条件。相反, 生长季节末逐渐变劣的气候因素也是加速植物完成生长期的关键<sup>[14]</sup>。

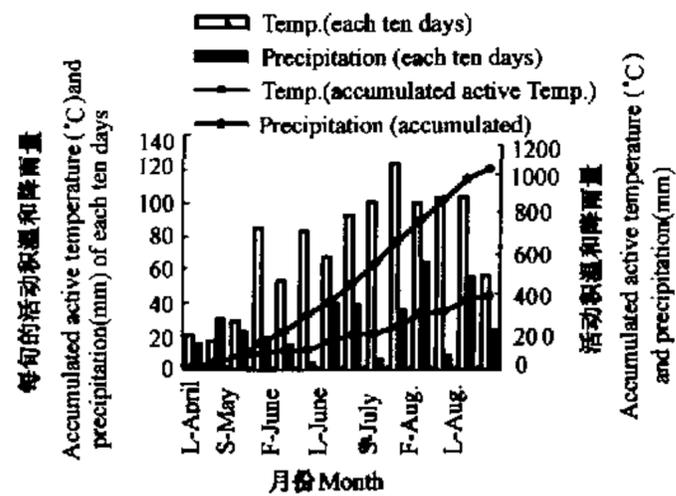


图 5 1996 年生长季节内海北高寒草甸地区日平均气温稳定  $\geq 0^\circ\text{C}$  的活动积温和降雨量的变化

Fig. 5 The changes of accumulated active temperature ( $\geq 0^\circ\text{C}$ ) and precipitation in Haibei alpine meadow regions during plant growing season(1996)

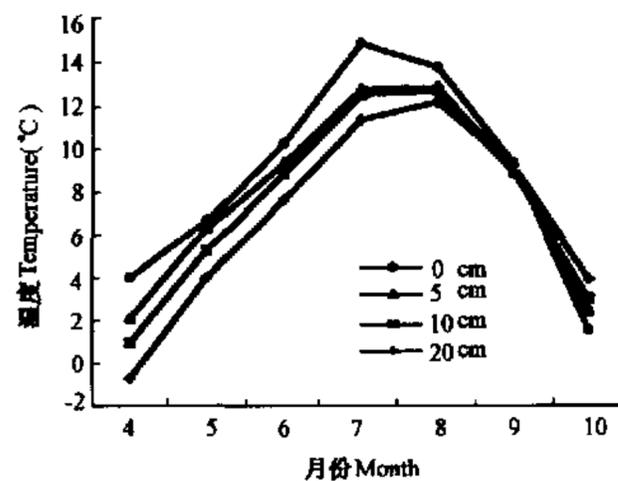


图 6 1996 年生长季内海北高寒草甸地区不同深度土壤温度的变化动态

Fig. 6 The changes of mean soil temperature at different depth of each month in Haibei alpine meadow regions during plant growing season(1996)

## 参考文献

- [1] 韩发, 贲桂英, 师生波. 青藏高原不同海拔矮嵩草抗逆性的比较研究. 生态学报, 1998, 18(6): 654~659.
- [2] 卢存福, 贲桂英, 韩发, 等. 矮嵩草光合作用与环境因素关系的比较研究. 植物生态学报, 1995, 19(1): 72~78.
- [3] 师生波, 贲桂英, 韩发. 矮嵩草草甸植物群落生长的初步研究. 高寒草甸生态系统(第三集). 北京: 科学出版社, 1991. 69~74.
- [4] 王启基, 王文颖, 邓自发. 青海海北地区高山嵩草草甸植物群落生物量动态及其能量分配. 植物生态学报, 1998, 27(3): 222~230.
- [5] 周兴民, 李健华. 海北高寒草甸生态系统定位站的主要植被类型及其地理分布规律. 高寒草甸生态系统(第一集). 兰州: 甘肃人民出版社, 1982. 9~18.
- [6] 乐炎舟, 左克成, 张金霞, 等. 海北高寒草甸生态系统定位站的土壤类型及其基本特点. 高寒草甸生态系统(第一集). 兰州: 甘肃人民出版社, 1982. 19~33.
- [7] Parsons IT, Hunt R. Plant Growth Analysis; a Program for the Fitting of Lengthy Series of Data by the Method of B-splines. *Ann. Bot.*, 1981, 48: 341~352.
- [8] Hunt R. Plant Growth Analysis; Second Derivatives and Compounded Second Derivatives of Splined Plant Growth Curves. *Ann. Bot.*, 1982, 50: 317~328.
- [9] Hunt R. 陆尧辉译. 植物生长分析. 北京: 科学出版社, 1980.
- [10] 周立, 王启基. 高寒草甸生态系统初级生产者亚系统模拟模型及应用程序. 见: 周立, 王祖望主编. 高寒草甸生态系统研究的若干数学模拟模型. 北京: 科学出版社, 1991. 45~111.
- [11] 师生波, 贲桂英, 韩发. 矮嵩草草甸植物群落的光合特性研究. 植物生态学报, 1996, 20(3): 225~234.
- [12] Beadle CL. 植物生长分析. 见: J 库姆斯, DO 霍尔, SP 朗, JMO 斯卡洛克主编. 生物生产力和光合作用测定技术. 北京: 科学出版社, 1986. 26~26.
- [13] Hunt R. Plant Growth Analysis; The Rationale behind the Use of the Fitted Mathematical Function. *Ann. Bot.*, 1979, 43: 245~249.
- [14] 李英年. 高寒草甸植物地上生物量生长过程的某些特征. 中国农业气象, 1998, 19(3): 44~47.

## 《环境胁迫和基因调节》介绍

## (Environmental Stress and Gene Regulation)

作者: K. B. Storey 加拿大 Carleton 大学生物系

出版: Bios Scientific 出版公司

索书号: Q786/E61/1991

藏书点: 武汉大学外教中心室

本书主要目次:

1. 在耐冷和耐缺氧脊椎动物胁迫诱导基因表达; 2. 哺乳动物 HIF-1 和分子对低氧的响应; 3. 耐氧基因表达中活性氧物种的作用; 4. 基于抗冻蛋白的抗冻策略; 5. 环境诱导基因表达: 变温动物对寒冷的响应; 6. 温度调控肌肉基因; 7. 寒冷对动物基因表达的影响; 8. 小的热休克蛋白: 体内功能研究; 9. 通过不同的 cDNA 库筛选分离低温诱导基因分析展望; 10. 死亡遵循的程序: 发展在植物生长过程和对环境的响应中

本书适用于环境学、遗传学、生物学等相关学科的研究人员参考。

刘丽华 武汉大学图书馆外国教材中心