

119-124

2/595(4)

第12卷 第2期
1992年6月生态学报
ACTA ECOLOGICA SINICAVol. 12, No. 2
Jun. 1992

矮嵩草草甸能量动态的分室模型研究

黄大明 赵松岭

(兰州大学生物系, 兰州, 730000)

Q948.158

摘 要

矮嵩草草甸是典型的高原地带性植被^[1],也是青藏高原主要的放牧草地,其能量动态的模型化是研究因子相互作用、牧场管理、认识胁迫环境下亚系统行为的有效途径之一。本模型由6个分室组成:地上生活部分,地下活根,地下死根,地上枯枝落叶Ⅰ(易分解部分),地上枯枝落叶Ⅱ(不易分解部分),5个分室之间的能量流用5个联立的微分方程描述,其中的参数全都来自野外实验工作^[2-7]。

计算结果表明,模型能够较好地描述矮嵩草草甸能量动态特性。此外,对封育条件下矮嵩草草甸4年能量动态进行了模拟。

关键词:矮嵩草草甸, 能量动态, 分室模型, 高寒草甸生态系统, 模拟, 联立微分方程。

矮嵩草草甸亚系统通常由高寒草甸生态系统中形成产量的许多环境和生物的因素组成,这些因素通过相互之间错综复杂的作用缠绕在一起。分室模型能比较充分地考虑诸因素的影响。理想的矮嵩草草甸分室模型能够分析各种不同的因子及其相互作用对草甸生产力的影响,能进行一年或一个季节草甸生产力的短期预报,以确定短期草甸管理措施,诸如放牧强度和草甸施肥量。能研究胁迫环境下的系统行为。由于草甸植物为多年生,从理论上讲,可以多年持续利用,因此,能分析长期维持草甸生产力高产稳产的条件,寻求最佳的太阳能—草甸—动物产品的转化效率。为研究全系统的能量动态提供条件。本文力图在这一方向,综合各种离散的实验研究,组装为系统模型,初探矮嵩草草甸的能量动态。

本项研究是1987—1990年在中国科学院高寒草甸生态系统定位研究实验站开展的,在已有工作^[2-9]基础上,对各分室的物候期、相互关系及初始值进行了观察与测定。该地区位于北纬37°29'—37°49',东经101°12'—101°33',海拔3200—3600m,年中最低气温-13.0℃(1月),最高气温12.3℃(7月),年均气温0℃。月均降水,最低为1.87mm(1月),最高为114.7mm(7月),年均降水531.6mm。日均太阳辐射强度,最低为12552kJ/m²·d,最高为21756.8kJ/m²·d,平均辐射强度20920kJ/m²·d。植被为高寒矮嵩草草甸,主要建群种有矮嵩草(*Kobresia humilis*)、小嵩草(*K. pygmaea*)、异针茅(*Stipa aliena*)、羊茅(*Festuca ovina*)、苔草(*Carex spp.*)、早熟禾(*Poa spp.*)、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、美丽风毛菊(*Saussurea superba*)、麻花苳(*Gentiana straminea*)等。

一、模型特点与结构

根据对矮嵩草草甸生态学的研究,将其生长发育的生物学过程归结如下:4月下旬,一

本文于1991年1月25日收到。

部分种类的植物开始进入营养期, 9月中旬左右, 地上生活部分达到最大值, 稍后开始枯黄, 10月中旬已全部枯黄。在草甸开始返青时, 一部分地下生物量转移到地上, 同时根系生物量开始减少, 到返青后期随着新根的产生, 地下生物量略有增加后, 又继续减少; 从7月开始逐渐增加, 到地上枯黄时, 地下生物量最高。在整个生长过程中, 活根以一定比例转化为死根。地上生活部分与活根通过呼吸消耗一部分能量, 同时, 地上枯枝落叶与地下的死根又分

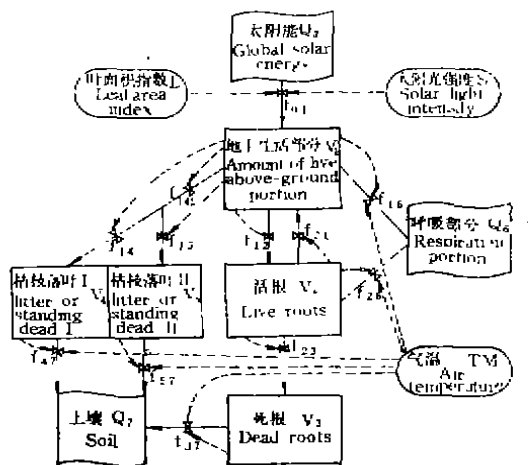


图 1 矮嵩草草甸能量动态的分室模型

Fig. 1 The compartment model of the energy dynamics in the *Kobresia humilis* meadow

解为土壤有机质, 这些分解速率都与温度有关。图 1 是矮嵩草草甸能量流的分室模型。其中能量源和能量流失用旗表示, 暂时能量积累的分室用长方形表示, 直接的能量用带箭头的实线表示, 环境和生物因素的影响用带箭头的点线表示, 点线箭头所指的蝴蝶结表示调整能量流动的阀门。 V 表示状态变量, 单位为 kJ/m^2 , 所采用的能量折算值为 $17.74 \text{ kJ}/\text{g}$ (干物质)。 f_{ij} 表示速率变量。积累在不同分室里能量的数量表示为: (1) 地上生活部分, V_1 , (2) 地下活根, V_2 , (3) 地下死根, V_3 , (4) 地上枯枝落叶 I (易分解部分), V_4 , (5) 地上枯枝落叶 II (不易分解部分), V_5 。这些变量的变化可以用一组联立

常微分方程表示如下:

$$\frac{dV_1}{dt} = f_{01}Q_0 + f_{21}V_2 - (f_{145} + f_{12} + f_{18})V_1$$

$$\frac{dV_2}{dt} = f_{12}V_1 - (f_{21} + f_{23} + f_{26})V_2$$

$$\frac{dV_3}{dt} = f_{23}V_2 - f_{37}V_3$$

$$\frac{dV_4}{dt} = f_{14}f_{145}V_1 - f_{47}V_4$$

$$\frac{dV_5}{dt} = f_{15}f_{145}V_1 - f_{57}V_5$$

根据有关研究^[9-11], 模型的速率变量方程表示如下:

$$Q_0 = 17154.4 + 4602.4 \sin(2\pi(t+32)/365)$$

Q_0 为太阳能输入, 单位为 $\text{kJ}/\text{m}^2 \cdot \text{d}$, t 为时间, 从4月21日起计算。

$$L = 3.238 \times 10^{-4} + 2.768 \times 10^{-6}t + 8.46 \times 10^{-8}t^2 - 3.11 \times 10^{-12}t^4 + 1.519 \times 10^{-11}t^7$$

L 为单位生物量的叶面积指数曲线。

$$A = 0.035 + 0.035 \sin(2\pi(t+32)/365)$$

A 为太阳能利用效率。

$$f_{01} = 95 \left(1 - \frac{1}{0.102LV_1 + 1} \right) \frac{A}{0.239AQ_0 + 1}$$

$$TM = 1.11013 + 0.153234t - 6.5979 \times 10^{-6}t^2 + 4.004 \times 10^{-13}t^6 - 7.9187 \times 10^{-16}t^7$$

TM 为 1981—1985 年的平得日温 (°C) 变化。其余的速率变量见表 1。其中 f_{12} 是以 7 月 30 日与 10 月 1 日地下生物量的差值为地上生物量向地下转移的总能量^[6]。 f_{14} 是草甸植物

表 1 分室模型的速率变量和参数

Table 1 Velocity variables and parameters in department model

速率变量和参数 Velocity variable and parameters	速率变量和参数 Velocity variable and parameters
$f_{12} = \begin{cases} 0 & (t < 101, t > 164) \\ 2.6996 \times 10^{-2} & (101 \leq t \leq 164) \end{cases}$	$f_{12} = \begin{cases} 8.559 \times 10^{-4} & (t \leq 25) \\ 0 & (t > 25) \end{cases}$
$f_{145} = \begin{cases} 3.6237 \times 10^{-4} & (t \leq 133) \\ 3.0703 \times 10^{-2} & (133 < t < 164) \\ 0.5 & (t \geq 164) \end{cases}$	$f_{23} = 6.738 \times 10^{-4}$
$f_{14} = 0.6$	$f_{26} = \begin{cases} 2.1042 \times 10^{-6} + 5.5765 \times 10^{-7}TM & (TM \geq -3.373) \\ 0 & (TM < -3.373) \end{cases}$
$f_{15} = 0.4$	$f_{37} = \begin{cases} 6.08 \times 10^{-4}TM + 1.59 \times 10^{-3} & (TM \geq -2.565) \\ 0 & (TM < -2.565) \end{cases}$
$f_{16} = \begin{cases} 3.01 \times 10^{-5}TM + 1.139 \times 10^{-4} & (TM \geq -3.784) \\ 0 & (TM < -3.784) \end{cases}$	$f_{47} = \begin{cases} 1.9062 \times 10^{-3}TM + 2.4202 \times 10^{-2} & (TM \geq -12.697) \\ 0 & (TM < -12.697) \end{cases}$
	$f_{57} = \begin{cases} 3.153 \times 10^{-4}TM + 4.0033 \times 10^{-3} & (TM \geq -12.697) \\ 0 & (TM < -12.697) \end{cases}$

的枯黄速率,一般在生长季节枯黄量很小,大量的枯黄从 9 月 1 日开始,10 月 1 日基本上全部枯黄^[5,8]。枯黄的草甸植物根据其减少速度以一定比例 f_{14} 、 f_{15} 分为易分解部分和不易分解部分^[2,3,5]。 f_{16} 和 f_{26} 分别为草甸地上生活部分和地下活根的呼吸强度^[5,7,8]。 f_{21} 是以返青初期地上生活部分占地下活根的比例除以天数做为地下根系的能量向地上转移的速率^[6,8]。 f_{23} 是地下活根的周转率,由于多年生草本植物的根系周转期为 2—4 年^[12,13],地下活根与死根的观测比率基本上为 3:1^[2,4],因此,地下根系的周转期为 4 年左右。 f_{37} 、 f_{47} 和 f_{57} 分别为地下死根、地上枯枝落叶 I 和地上枯枝落叶 II 的分解速率^[3]。一般低于 0 °C,分解作用就不再进行^[14-16],但是,由于一方面本文使用的是日均温,该地区昼夜温差较大 (11-17 °C),另一方面除微生物分解外,还要考虑食物网中其它小动物和非生命因素的作用,所以,文中分解作用的停止温度都低于 0 °C。

二、计算结果与分析

将以上方程组的初值问题用 Runge-Kutta 法求数值解,计算语言为 Basic,数据运算处

理及程序运行均在IBM/XT微机实现,计算多年能量动态时,加入 $t = t - 365 \times \text{Int}(t/365)$ 语句。输入变量初值 ($t = 11$, $V_1 = 248.36$, $V_2 = 26377.65$, $V_3 = 8792.55$, $V_4 = 35.48$, $V_5 = 319.36$), 计算结果如下: 图2是模型的计算机模拟结果, 地上生活部分的生物量由4月21日生长开始时的4.130 kJ/m², 于9月1日达到最大值5260.606 kJ/m², 而后迅速减少, 到10月20日为0.456 kJ/m², 然后逐渐接近于零。地上枯枝落叶I由4月21日的46.65₂ kJ/m², 随着气温的转暖而加快分解, 7月2日减到最低值10.510 kJ/m²其后略有增加, 9月2日开始迅速增加, 10月6日达到最大值2518.124 kJ/m², 而后逐渐减少。枯枝落叶II由4月21日的334.310 kJ/m²逐渐减少, 9月1日减到最小值128.558 kJ/m², 随后迅速增加, 于10月10日达到最大值2433.377 kJ/m²而后又逐渐减少。地下活根由4月21日的26785.098 kJ/m²开始减少, 7月28日减到最小值24528.780 kJ/m², 随后迅速增加, 10月1日达到最大值30763.149 kJ/m²。地下死根由4月21日的8860.076 kJ/m²逐渐减少, 9月24日减到最小值5204.436 kJ/m², 随后又逐渐增加。图3是矮嵩草草甸的地上生物量和地下生物量, 对上述模拟结果与观测结果^[2,4,6]进行比较表明, 模拟结果符合矮嵩草草甸地上和地下生物量季节变化的统计要求。图4是矮嵩草草甸4年能量动态的模拟结果, 表示出在封育条件下量草甸各部分生产力的年间动态。地上生活部分的最大值依次为: 5260.598 kJ/m², 5244.32 kJ/m², 5247.573 kJ/m² 和

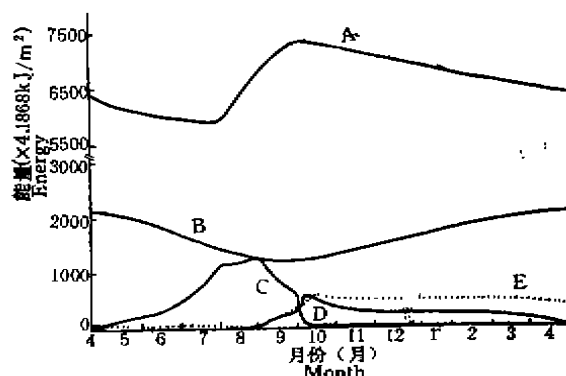


图2 模型的计算机模拟结果

Fig.2 The results of computer simulation of the model

A, 活根 Live roots B, 死根 Dead roots C, 地上生活部分 Amount of above-ground live portion D, 枯枝落叶 I Litter I E, 枯枝落叶 II Litter II

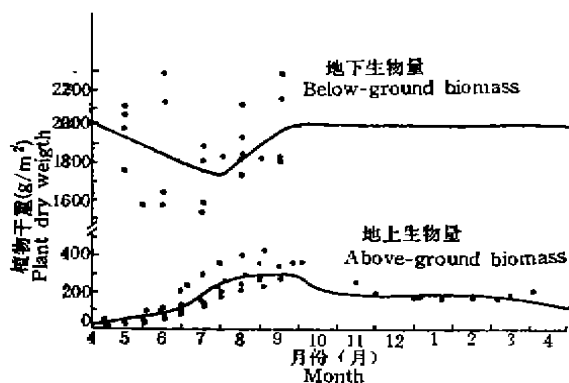


图3 矮嵩草草甸的地上生物量和地下生物量
Fig.3 Above-ground biomass and below-ground biomass of *Kobresia humilis* meadow
—Simulation value • Measure value

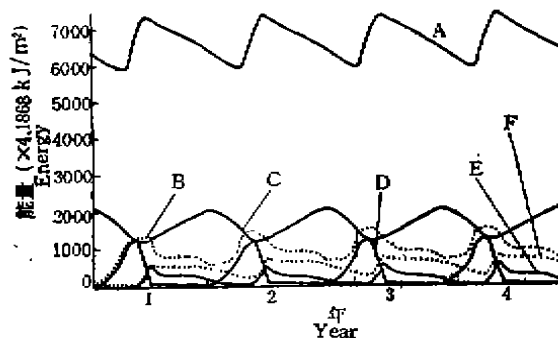


图4 矮嵩草草甸年能量动态的模拟结果

Fig.4. The results of computer simulation of energy dynamics of *Kobresia humilis* meadow during four years

A, 活根 Live roots B, 地上总生物量 Above-ground total biomass C, 死根 Dead roots D, 地上生活部分 Above-ground live portion E, 枯枝落叶 I Litter I F, 枯枝落叶 II Litter II

5250.430kJ/m²。地下活根的最大值依次为:30763.149kJ/m²,30801.148kJ/m²30834.946kJ/m²和30865.000kJ/m²。此外,枯枝落叶Ⅰ与枯枝落叶Ⅱ也略有增加。由此表明,(1)目前的矮嵩草草甸是处于放牧压力影响下的,具有恢复潜力的非平衡亚系统。(2)地上生活部分与地下活根部分存在着相互正反馈的控制机制。因此每年的放牧压力对矮嵩草草甸初级生产力的影响是长期的。这是我们下一步准备去探讨的一个课题。

三、讨 论

Golley, F. B. 认为生态系统研究中采用去灰分热值^[17],由于矮嵩草草甸植物各部分的热值区别不大,而且随季节有所变化^[6],本文采用统一的热值。

微分方程中 f_i 参数的确定是模型建造工作中的一个难点^[6],必须在实际工作的基础上,使各项实验结果相互协调,可以说系统的分室模型工作,既是对各项实验工作的综合,也是对这些工作的检验。文中的 f_{01} 、 Q_0 ,国外有许多公式可借鉴,Shiyomi 的公式^[10,11]较简单,且有一定的机理,即太阳光能 Q_0 及其利用率 A 都设定成正弦曲线,基本吻合于季节的自然变化,太阳光能中实际被植物同化的部分则受叶面积的控制,叶面积指数的高低决定了光合产物的多少。影响冬春季畜牧业生产的3个主要因素是:草甸的营养成分,低温和草甸上净初级生产量,所以,枯黄的植物分为易分解部分(糖、淀粉、蛋白质、氨基酸等)与不易分解部分(木质素、脂脂、丹宁、蜡质等),其比例是较分解速度和地上净初级生产量的变化而粗略地划分的。草甸的地下是十分复杂的,60%—90%的净初级生产(NPP)(如根)和90%的次级生产(如微生物)出现在土壤中,地下生物量与地上生物量的比率与年均温成反比,一般的比率为2:1到13:1^[18],本模型中该比率为7:1左右。

本模型能有效地反映根系生物量与地上生物量之间的相互影响,以及年均温对草甸能量动态的影响。不足之处是没能充分地考虑到各种生物因素(如各种草甸植物的生长特征,各类小型动物的影响)和非生物因素(如水分、氮、磷等)的作用,使模型的广泛使用受到了限制,更完善的模型期待着基础工作的进一步积累。

参 考 文 献

- [1] 中国植被编委会,《中国植被》,科学出版社,1980,642—652。
- [2] 王启基、杨福国、史顺海,高寒矮嵩草草甸地下生物量形成规律的初步研究,《高寒草甸生态系统国际学术讨论会论文集》科学出版社,1989,73—81。
- [3] 李家藻、朱桂如、杨清、唐诗声,高寒草甸植物的纤维素、根和枯枝落叶分解作用的研究,高原生物学集刊,1984,(2):107—113。
- [4] 杨福国、陆国泉、史顺海,高寒矮嵩草草甸结构特征及其生产量,高原生物学集刊,1985,(4):49—56。
- [5] 杨福国、王启基、史顺海,青海海北地区矮嵩草草甸生物量和能量的分配,植物生态学与地植物学学报,1987,11(2):106—111。
- [6] 杨福国、王启基、史顺海,矮嵩草草甸生物量季节动态与年际动态,《高寒草甸生态系统国际学术讨论会论文集》(中国科学院西北高原生物研究所编),科学出版社,1989,61—72。
- [7] 张树源、马章英,青藏高原夜间低温对几种牧草的生理学影响,高寒草甸生态系统,1982,(1):52—57。
- [8] 史顺海、杨福国、陆国泉,矮嵩草草甸主要植物种群物候观测和生物量测定,《高寒草甸生态系统国际学术讨论会论文集》(中国科学院西北高原生物研究所编),科学出版社,1989,49—50。
- [9] 陆国泉、张树源、杨福国、史顺海,矮嵩草草甸生长季节生产者亚系统分室模型,植物生态学与地植物学学报,1990,14(2):87—102。
- [10] Shiyomi, M., et al, A preliminary simulation model of grazing pasture ecosystem, Bull. Nat.

- Grassl. Res. Inst.*, 1982, 22, 27—48.
- [11] Shiyomi, M., Modelling of energy flows and conversion efficiencies in a grassland ecosystem. *Ecological Modelling*, 1986, 32, 119—135.
- [12] Dahlman, R. C., et al, Root productivity and turnover in native prairie. *Ecology*, 1965, 46(1), 84—89.
- [13] Sauer, R. H., A simulation model for grassland primary producer phenology and biomass dynamics. In "Ecological Studies 26: Grassland Simulation Model" (George S. Innis ed.), Springer-Verlag New York Inc., 1978, 55—87.
- [14] Douglas, L. A., et al, Organic matter decomposition rates in arctic soils. *Soil Sci.*, 1959, 88, 305—312.
- [15] Van cleve, K., et al, Respiration rates in the forest floor of birch and aspen stands in interior Alaska. *Arctic Alpine Res.*, 1971, 3, 17—26.
- [16] William Hunt, H., A simulation model for decomposition in grassland. In "Ecological Studies 26: Grassland Simulation Model" (George s. Innis ed.), Springer-Verlah New york Inc. 1978, 155—182.
- [17] Golley, F. B., Energy values of Ecological materials. *Ecology*, 1961, 42(3), 581—584.
- [18] Stanton, N. L., The underground in grasslands. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1988, 19, 573—589.

COMPARTMENT MODELLING OF ENERGY DYNAMICS IN *KOBRESIA HUMILIS* MEADOW

Huang Da-Ming Zhao Song-Ling

(Department of Biology, Lanzhou University, 730000)

Kobresia humilis meadow is a typical highland vegetation and main pasture on the Qingzang plateau. The study of modelling of its energy dynamics is significant to understand interactions between factors, pastoral management and ecosystem behavior under stress. The model developed is composed of the following five compartments: above-ground plant portion, below-ground live portion including roots, below-ground dead portion including roots, above-ground litter I (perishable portion), and above-ground litter II (unperishable portion). Energy flows between the five compartments are described by five simultaneous differential equations and parameters in the model were all determined from field experiments. The simulation results exhibited satisfactory agreement with field data. In addition, four-year energy dynamics of *Kobresia humilis* meadow fenced were simulated.

Key words: *Kobresia humilis* meadow, energy dynamics, compartment model, alpine meadow ecosystem, simulation, simultaneous differential equations.