DOI: 10.5846/stxb201405080909

郑肖然,李小雁,李柳,彭海英,张思毅.干旱半干旱区灌丛斑块与降水量响应关系的熵模型模拟.生态学报,2015,35(23): - . Zheng X R, Li X Y, Li L, Peng H Y, Zhang S Y. Relationship and response of shrub patches to precipitation using the entropy model in arid and semiarid regions of China. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(23): - .

干旱半干旱区灌丛斑块与降水量响应关系的熵模型 模拟

郑肖然^{1,2},李小雁^{1,2},李 柳¹,彭海英¹,张思毅¹ 1 北京师范大学资源学院,北京 100875 2 地表过程与资源生态国家重点实验室,北京 100875

摘要:灌丛斑块分布格局是灌木在干旱缺水条件下对生存环境的自我调节和适应的具体表现。本文应用熵理论和 Klausmier 模型,解释了灌丛斑块水分聚集原理并模拟了不同年降水条件下灌丛斑块的最佳面积比值(即最佳灌丛盖度)。研究结果表明: 灌丛斑块生物量与其土壤含水量呈反比例函数关系,当生态系统处于稳定状态时(即熵最大状况下),年降水量与灌丛斑块面 积比值符合一定的线性关系。研究采用内蒙古草原地区的野外调查数据,获得模型所需参数,进而模拟了不同年降水量条件下 灌丛斑块最佳面积比值,研究结果可为半干旱地区植被保护与恢复提供参考。 关键词:灌从斑块;最佳面积比值;最大熵产生原理;降水

Relationship and response of shrub patches to precipitation using the entropy model in arid and semiarid regions of China

ZHENG Xiaoran^{1,2}, LI Xiaoyan^{1,2}, LI Liu¹, PENG Haiying¹, ZHANG Siyi¹

1 College of Resources Science and Technology, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

2 State Key Laboratory of Earth Surface Processes and Resource Ecology, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

Abstract: In arid and semiarid regions, shrubs are often spatially distributed in patchy patterns, allowing shrubs to self-regulate and adapt to dry conditions. Shrub encroachment (also known as shrub invasion) is a typical pattern of patchy shrub distribution. This phenomenon represents one of the major environmental problems faced by the world's grassland ecosystems, and widely occurs in Africa, the USA, Australia, Asia, Europe. Shrub encroachment is exacerbated by overgrazing, prairie fires, climate change, atmospheric carbon dioxide concentrations, and biotic and abiotic environmental factors. Precipitation is considered to be an influential factor of patchy shrub distribution in arid and semiarid regions, which may regulate shrub coverage and the patch size. Theoretically, a steady shrub ecosystem would have a balance between water supply and demand, while certain levels of precipitation should correspond with optimal shrub coverage, i.e., the optimal ratio of shrub patch size to the total area in the steady patchy shrub ecosystem. The maximum entropy production principle (MEP) to living systems may be used to quantitatively explain optimization in the non-equilibrium process, such as the evolution of biological macromolecules and the plant optimization theory at different scales. Shrub patches and interspace may be considered as a water gathering system, in which entropy production is mainly caused by two processes: (1) soil water mixing in shrub patches and (2) either rainfall or outside runoff. For entropy flow, the main contributing factors are precipitation, evaporation, and transpiration processes in shrub patches. In this study, a modified model for a

基金项目:国家自然科学基金(41025001,91425301)

收稿日期:2014-05-08; 网络出版日期:2015---

^{*} 通讯作者 Corresponding author.E-mail: xyli@ bnu.edu.cn

shrub patch ecosystem was built. It was applied to explain the moisture gathering in shrub patches. The model was based on the entropy change theory and Klausmier moisture gathering model, consisting of a pair of partial differential equations on soil moisture and plant biomass in the two-dimension plane. Based on the principle of maximum entropy production (MEP), the optimal ratio of shrub patches responding to different annual precipitation may be simulated. The simulation results showed a negative correlation between biomass and soil water content, which was verified by field experiments. When the ecosystem was steady (and the MEP principle was satisfied), the annual precipitation and the optimal ratio of shrub patches had a certain linear relationship. The existing data for Inner Mongolia was used to set up the model parameters, from which the optimal ratio of shrub patches responding to different annual precipitation values varying from 50 mm to 450 mm was simulated. Then the optimal shrub area ratios for practical application were determined in arid and semiarid regions. For example a region with 300 mm precipitation produced a shrub patch ratio of around 30%. This result provided theoretical support and practical guidance for ecosystem protection and plant recovery in arid and semiarid regions. The simulated values varied considerably, which may be because the effects of surface runoff were simplified to a linear relationship with precipitation in the modified model. Therefore, surface runoff sensitivity to patchy shrub distribution patterns requires further research.

Key Words: Shrub patches, vegetation coverage, principle of maximum entropy production (MEP), precipitation

在干旱半干旱区,水分短缺,植被稀疏,灌丛常在空间上呈斑块状分布格局。灌丛斑块状分布格局是灌木 在干旱缺水条件下对生存环境的自我调节和适应的具体表现^[1]。草原灌丛化(也称灌木入侵)是灌丛斑块分 布格局的典型案例,广泛出现在非洲、美洲、澳大利亚、亚洲及欧洲地中海沿岸国家,是全球草地生态系统面临 的重要生态环境问题之一。灌丛化形成的原因包括过度放牧、草原火、气候变化、大气二氧化碳浓度升高及生 物和非生物环境因子的变化等^[2]。

为了解释灌丛斑块形成机理及其影响因子,Schlesinger 等人^[3]利用地统计学的变异函数模型研究草原灌 丛化过程中灌丛斑块镶嵌分布引起的"肥力岛"效应。熊小刚等人^[45]利用时空替代方法研究了内蒙古草原 灌丛沃岛效应,解释了灌丛斑块引起的土壤有机碳和全氮含量空间异质性的表现特征。针对不同退化程度下 的草原生态系统,平衡与非平衡生态学原理被广泛应用于解释其退化的动态平衡机理。状态与过渡模型基于 非平衡生态学原理,成功解释了过度放牧下典型草原生态系统的崩溃或灌丛化^[6],认为灌丛化过程中草本植 物占据优势向木本植物占据优势的变化是一种阈值的跨越^[79]。利用生物量,凋落物以及土壤湿度三个变量 建立的生态系统模型模拟结果表明,草地退化过程中阈值的跨越是一个突变的过程^[10]。但是以上模型都未 能定量地解释草原生态系统中植被动态对非生物变量的响应。

随着多学科交叉,热动力学的理论被广泛应用于生态系统的非平衡过程研究。将热动力学引用到生态系统非平衡过程稳定态的研究已有很多尝试,例如整个陆地生态系统水量收支的稳定过程研究^[11],用热动力学的观点来解释地圈和生物圈间的相互作用等^[12-14]。降水是干旱、半干旱区植被分布和生长的主要影响因子,灌丛斑块的大小和盖度与降水量密切相关。Valentin 和 Herbes 的研究表明,在 300—750 mm 的降水量样带上,裸地斑块和植被斑块的面积比在 0.51—2.33 之间,并且随着降雨量的增大而呈负指数减少,反映了不同气候条件下植被的供水和需水状况^[15]。理论上,灌丛在供水和需水平衡状态下,不同降水量将对应一个最佳盖度,即稳定状态灌丛斑块占总面积的比值,对该值的界定目前一种可能的解释就是最佳适应原理,然而将最佳适应原理应用到生态系统动态平衡的研究还很少,其中一个主要原因是没有找到一个合适的对植被最佳适应 状态的明确定量方式。将热动力学的最大熵产生原理(MEP)应用到生命系统,可定量解释动态平衡研究中的最佳适应过程,例如生物大分子的进化^[16]和不同尺度下的植被最优化^[17-18]。Klausmeier^[19]提出了一个简单的模型,这个模型是在二维平面上关于土壤含水量和植物生物量的一对偏微分方程。Schymanski等^[20]基于 Klausmeier 模型提出双盒模型,利用最大熵产生原理解释了半干旱地区土壤异质性问题。利用相同的模

型,Lejeune et al^[21]指出灌丛化草地以斑块形式分布下生物量分布特征。然而已有的熵变模型模拟研究并没 有具体地将最大熵产生原理(MEP)应用到草原灌丛斑块动态变化对非生物变量响应的相关研究中。

李小雁提出了干旱地区植被的水分聚集适应理论,认为植物通过改变个体形态、群落和景观空间格局主动适应干旱和水分胁迫环境,在时间和空间上对水分具有自我组织和调控功能,能提高水分利用效率和增强 生态系统稳定性^[1]。本论文在简化 Klausmeier 模型基础上,将最大熵产生原理(MEP)应用到干旱半干旱地 区灌丛斑块的水分聚集系统,旨在利用最大熵产生原理(MEP)预测灌丛斑块为了适应不同降水量下其相应 的灌丛斑块的最佳面积比值,表征生态系统处于稳定状态的最佳灌丛盖度,可为半干旱地区的植被恢复和生 态环境保护提供理论支撑。

1 材料与方法

1.1 开放系统的熵变化

热动力学中的熵增加原理可表述为:可逆绝热过程中系统的熵不变,而不可逆绝热过程中系统的熵增加。 最大熵产生原理(Maximum Entropy Production)是在一定的限制条件下系统总是趋于一个稳定的状态或者说 对环境的不断适应以及自身的进化过程从而使得它们系统的熵输出速率达到一个最大值,此时的系统趋于一 个稳定的状态。而这个熵产生速率最大化的过程也就是系统最佳适应的过程。开放系统中,熵变化是由系统 内部能量和物质与系统外部交换过程和系统内部不可逆过程两部分组成:

$$dS = d_e S + d_i S \tag{1}$$

其中 *d_eS* 代表熵流,表示系统与外部进行的熵交换,产生于系统与外部的物质和能量的交换;*d_iS* 代表熵产生, 来自系统内部的不可逆过程。熵产生是所有不可逆过程的叠加。系统内部的熵产生可以表示为:

$$d_i S = \sum_{i=1}^n \left(F_i dX_i \right) \tag{2}$$

其中 F_i 为热力势, dX_i 为系统内部在 F_i 驱动下在dt时间内的流量变化。

在干旱半干旱区,研究植物对水分的利用,可不考虑温度或压强差引起的热力势。对于物质流的变化,对 应的热动力势用化学势表示。只研究不同过程的化学势差引起的熵变化:

$$d_i S = -\frac{\sum_{i=1}^{n} \mu_k d_i N_k}{T}$$
(3)

若一个系统由两个等温等压的部分组成,一部分的化学势是μ₁,分子摩尔数是N₁;另一部分的化学势是μ₂,分 子摩尔数是N₂。虽然没有化学反应,但是物质从一部分流向另一部分的扩散过程也有熵产生,这个过程 满足:

$$-dN_1 = dN_2 = d\xi \tag{4}$$

则这个过程中的熵产生可表示为

$$d_i S = \frac{\mu_1 - \mu_2}{T} d\xi \tag{5}$$

其中µ1,µ2 表示系统内不同地方的的化学势,dξ 为该化学势驱动下在 dt 时间内流量的变化。

1.2 灌丛斑块水分聚集模型

1.2.1 Klausmeier 模型

Klausmeier 模型是在二维平面上关于土壤含水量 W 和植被生物量 B 的一对偏微分方程:

$$\frac{\partial W}{\partial t} = P - c_1 W - c_2 W B^2 + v \frac{\partial W}{\partial X}$$
(6)

$$\frac{\partial B}{\partial t} = c_3 c_2 W B^2 - c_4 B + D \left(\frac{\partial^2}{\partial X^2} + \frac{\partial^2}{\partial Y^2} \right) B \tag{7}$$

http://www.ecologica.cn

土壤水分的变化速率中 P 为降水速率;土壤的蒸发速率与土壤含水量简化成线性关系,故土壤水分的蒸发速率简化为 c₁W;植物的蒸腾速率与生物量 B 的二次方近似为线性关系,故植被的蒸腾速率简化为 c₂WB²;v 即为土壤中水分的扩散速率。植被生物量的变化速率中的参数 c₃ 为单位数量的蒸腾量对应的生物量,c₄ 为生物的死亡率,D 为生物的扩散系数。t 为时间变量,XY 则为空间变量。

生态学报

1.2.2 灌丛斑块水分聚集的简化模型

在干旱半干旱区,植被稀疏,在空间上常形成灌丛和裸地(或草地)斑块镶嵌分布的地貌景观。裸地斑块 相当于集水面,为局地径流形成区,灌丛斑块相当于水分汇集区,能够截获和保存雨水径流。灌丛斑块下的凋 落物以及根系大孔隙有利于水分下渗,使裸地斑块径流能在灌丛斑块渗透,成为植被斑块水分的"汇"^[1]。

将 Klausmeier 模型进行简化,灌丛斑块面积比值即灌丛斑块面积占总面积的比例用 A_v 表示,裸地斑块面 积占总面积的比例用 A_b 表示,则 $A_v + A_b = 1$ 。其中 W_v 为灌丛斑块的土壤含水量, W_b 为裸地斑块的土壤含水 量,P 为降水量。 Q_i 为流入灌丛斑块的径流速率, Q_0 为从流出灌丛斑块的径流速率。对于灌丛斑块的生物量 的变化,不考虑植被扩散的影响。参数 $c_1c_2c_3c_4$ 的含义与 Klausmeier 模型中相同。由此得到灌丛斑块水分聚 集的简化模型:

$$\frac{\partial W_v}{\partial t} = P/A_v - c_1 W_v - c_2 W_v (B_v/A_v)^2 + Q_i - Q_0$$
(8)

$$\frac{\partial W_b}{\partial t} = P/A_b - c_1 W_b + Q_0 - Q_i \tag{9}$$

$$\frac{\partial B_v}{\partial t} = c_3 c_2 W_v (B_v / A_v)^2 - c_4 B_v / A_v$$
(10)

当 $\frac{\partial W_v}{\partial t} = \frac{\partial W_b}{\partial t} = \frac{\partial B_v}{\partial t}$ 时,系统处于稳定态。此时,可以得到

$$\frac{B_{v}}{A_{v}} = \frac{c_{4}}{c_{3}c_{2}W_{v}}$$
(11)

$$\frac{c_4}{c_3 A_v} B_v^2 - \left(\frac{P}{A_v} + Q_i - Q_0\right) B_v + \frac{c_1 c_4 A_v}{c_3 c_2} = 0$$
(12)

B, 可以由 P,A, 表示为:

$$B_v = \frac{b \pm \sqrt{b^2 - 4ac}}{2a} \tag{13}$$

式中, $a = \frac{c_4}{c_3 A_v}$, $b = Q_i - Q_0 + \frac{P}{A_v}$, $c = \frac{c_1 c_4 A_v}{c_3 c_2}$ 。由公式(12)可以得到最佳的灌丛斑块面积比值, 使得对应不同的 年降水量, 灌丛斑块的生物量达到最大值。

若取

$$B_v = \frac{b - \sqrt{b^2 - 4ac}}{2a} \tag{14}$$

变形为:

$$B_{v} = \frac{2c}{(b + \sqrt{b^{2} - 4ac})}$$
(15)

可以得到当 $\frac{P}{A_v}$ 取最小值时, B_v 取最大值 因为 $b \ge 2\sqrt{ac}$,即

$$\frac{P}{A_v} \ge \left(\frac{2c_4}{c_3} \sqrt{\frac{c_1}{c_2}} - Q_i + Q_0\right) (16)$$

http://www.ecologica.cn

所以当

$$P = \left(\frac{2c_4}{c_3} \sqrt{\frac{c_1}{c_2}} - Q_i + Q_0\right) A_v \tag{17}$$

 B_{v} 为最大值。

若取

$$B_v = \frac{b + \sqrt{b^2 - 4ac}}{2a} \tag{18}$$

此时 B_v 为单调递增函数。因为 $4ac \leq b^2$,所以 B_v 取最大值时, A_v 即如公式 17 所示。处于稳定态, 对于同一灌 丛斑块面积比值, 生物量有两种可能存在值。

1.3 灌丛斑块简化模型的熵交换模型

在灌丛斑块水分聚集过程中,两个过程引起了熵产生:雨水与灌丛斑块中土壤水的混合过程;从外界流入 灌丛斑块的径流与灌丛斑块中土壤水的混合过程。而对于熵流,主要考虑灌丛上的降水,蒸发和蒸腾过程。 在这个模型中,设定空气中水的化学势 μ_a 为 0,μ_p 为雨的化学势,而土壤水的化学势与土壤含水量简化为线 性关系,即:

$$\boldsymbol{\mu} = c_{\boldsymbol{\mu}} \boldsymbol{W} \tag{19}$$

灌丛斑块水分聚集的熵产生和熵流,可表示为:

$$d_{i}S = \frac{1}{T} [(\mu_{p} - c_{\mu}W_{\nu})P/A_{\nu} + c_{\mu}(W_{b} - W_{\nu})Q_{i}]dt$$
(20)

$$d_{e}S = \frac{1}{T} \left[\left(E_{t} + E_{s} \right) C_{\mu} W_{\nu} - \mu_{p} P / A_{\nu} - Q_{i} c_{\mu} W_{b} + Q_{0} c_{\mu} W_{\nu} \right] dt$$
(21)

由公式(9),可以得到:

$$W_{b} = \frac{1}{c_{1}} \left[P/(1 - A_{v}) + Q_{0} - Q_{i} - e^{-t} \right]$$
(22)

 $t \ge 0$,故 $e^{-t} \le 1$,在灌丛斑块的水分聚集过程中,可以将裸地斑块的土壤含水量近似于一个常数。由公式 (20),可以看出熵产生 $d_i S$ 与灌丛斑块中的土壤含水量 W_i ,成负相关的关系。在前面稳定态分析中知道灌丛 斑块的生物量 B_i 与土壤含水量 W_i ,成反比例函数的关系,因此熵产生 $d_i S$ 与灌丛斑块的生物量 B_i ,成正相关 的关系。在 Schymanski 的熵变模型中,同样验证了熵产生与生物量满足正相关的关系^[20]。因此,通过模型可 以模拟相应降水量下灌丛斑块的最佳面积比值 A_i ,使得灌丛斑块的生物量 B_i 和熵产生 $d_i S$ 为最大值,此时符 合最大熵产生原理,即系统处于稳定态。

1.4 野外实验验证

1.2.3 土壤水分与生物量关系

实验地点选择北京师范大学太仆寺旗农田--草地生态系统野外实验站,利用小叶锦鸡儿灌丛验证土壤水 分与生物量关系。该野外实验站处于内蒙古高原南缘农牧交错脆弱生态区,属温带半干旱大陆性气候,年平 均气温 1.6 ℃,全年日照时数 2937.4 h,年平均降水量 407 mm,年平均蒸发量 1900 mm,降水多集中在 7、8、9 月,占全年总降水量的 65%,秋季降水量占 18%,而冬季不足 3%。

在北京师范大学太仆寺旗农田-草地生态系统野外实验站根据小叶锦鸡儿灌丛不同的斑块面积比值选择了五个实验样区。样地面积为 25 m×25 m。利用烘干法测定小叶锦鸡儿灌丛冠层下土壤含水量。生物量通过样区中 25 m²(5 m×5 m)灌丛样方调查获取,齐地剪取样方内灌丛斑块中所有小叶锦鸡儿和其他物种地上植株,清拣出活体植株装进纸袋以备烘干获取地上生物量。所有地上植株先在 105 ℃杀青 15 min,再在 65 ℃烘干至恒重^[22]。

1.2.4 降水量与灌丛斑块面积比值关系

降水量与灌丛斑块间关系的研究数据来自内蒙古样带调查。实验在内蒙古境内选取五个典型样地,每个

样地建立三个 25 m×25 m 的样方,对照灌丛分布实际情况采用标准绘图纸法和 AreGIS 软件相结合绘制灌丛 斑块空间分布图。使用 Conefor Sensinode 2.2 插件(University of Lleida, Spain),四邻法设置,计算灌丛斑块空 间分布图中各斑块间平均距离。降水量数据来自距离样地最近的国家标准气象站进50年降水量平均值。实 验样地设置(如表1所示):

Table 1 Information of experiment fields								
样地 Site	样点所在位置 Site location	灌木层组成 Shrub composition	草本优势种 Herbal dominant species	样地经度 Site Longitude	样地纬度 Site Latitude			
样地 1Site 1	太仆寺旗	小叶锦鸡儿	糙隐子草	114°27′21″E	42°21′44″N			
样地 2Site 2	苏尼特左旗	红砂	糙隐子草、猪毛菜	113°19′18″E	43°35′33″N			
样地 3Site 3	鄂托克旗	狭叶锦鸡儿	针茅、苔草	108°06′09″E	39°32′33″N			
样地 4Site 4	杭锦旗	藏锦鸡儿	糙隐子草、虫实	107°50′24″E	40°27′01″N			
样地 5Site 5	阿拉善左旗	红砂、白刺	沙葱,糙隐子草	105°37′86″E	38°40′06″N			

表1 实验样地信息

2 结果与分析

1.5 土壤水分与灌从生物量的关系

根据小叶锦鸡儿灌从斑块的不同面积比选择的5个实验样地,其灌从斑块生物量和灌从斑块下的土壤含 水量如表2所示:

样地 Site	生物量(kgm ⁻²) Biomass	土壤含水量(%) Soil water content	1/土壤含水量(% ⁻¹) 1/ Soil water content
样地 1Site 1	0.468	7.25	0.138
样地 2Site 2	0.277	8.78	0.114
样地 3Site 3	0.341	8.16	0.123
样地 4Site 4	0.405	7.81	0.128
样地 5Site 5	0.389	8.08	0.124

表 2 灌丛斑块的生物量和土壤含水量 Table 2 Biomass and water content of shrub patches

根据表 2 可以得到生物量-1/土壤含水量之间的线性关系(如图 1a 所示), $B = \frac{8.01}{W} - 0.63$, $R^2 = 0.95$ 。在 灌丛斑块水分聚集模型中,单位面积生物量与其土壤含水量满足反比例函数关系 $\frac{B_v}{A} = \frac{c_4}{c_{sc}W}$,即 $B_v/A_v \propto$ $\frac{1}{W}$ 。已有研究表明半干旱区的草本植物 $c_2 = 100, c_3 = 0.003, c_4 = 1.8$, 木本植物为 $c_2 = 1.5, c_3 = 0.002, c_4 = 0.$ 18^[19],相对应的 6 $\leq \frac{c_4}{c_5c_5} \leq 60$ 。野外实验的生物量与土壤含水量的相关系数为 $\frac{c_4}{c_5c_5} = 8.01$,模型模拟范围内。 对生物量和土壤含水量的关系进行对数拟合,可得: B = - 1.01ln(W) + 2.47(R² = 0.96)(如图 1b 所示)。该 曲线表明生物量与土壤含水量之间也符合一定的对数函数的关系。图 2a 所显示的反比例函数的关系,或图 2b 中所显示的对数函数的关系,表明了生物量与土壤含水量之间存在一定的负相关关系。Stanislaus 等人在

半干旱区利用双盒模型解释地表异质性的过程中也证明了生物量和土壤含水量的负相关关系[20]。

1.6 降水量与灌丛斑块最佳面积比值的关系

对于灌丛斑块面积比值近似采用灌丛平均直径 D 与灌丛间平均间距(d)和灌丛斑块平均直径之和(D+ *d*)的比值,即A = D/(D + d)(如表3所示)。





Fig. 1 (a) Relationship between biomass and 1/water content of shrub patches and (b) Logarithmic relationship between between biomass and water content of shrub patches

Table 3	Average annual precipitation,	average diameter of the shru	b patches and distance betw	veen shrub patches
地点 Site	年降水量(mm) Annual precipitation	平均直径(m) Average diameter	平均间距(m) Average distance	最佳面积比值 The optimal area proportion
样地 1Site 1	312.32	1.07	1.82	0.37
样地 2Site 3	186.26	0.22	0.8	0.22
样地 3Site 3	270.46	1.34	2.58	0.34
样地 4Site 4	143.95	0.26	1.27	0.17
样地 5Site 5	209.87	0.33	0.89	0.27

表 3 年平均降水量、灌丛斑块平均直径、灌丛斑块间距

根据年平均降水量与灌丛斑块面积比值的数据,可 以得到它们之间的线性关系(如图 2 所示),即 A = 0.0012P - 0.00002(R²=0.98)。

灌丛斑块水分聚集系统中,将地表径流简化为降水的线性关系,即 $Q_i - Q_0 = n \frac{P}{A_v}$ 。系统为了达到稳定态,利用最大熵产生原理可以预测降水量与灌丛斑块最佳面积比值的关系,则 $P = \frac{1}{1+n} (\frac{2c_4}{c_3} \sqrt{\frac{c_1}{c_2}}) A_v$, $P \propto A_v$, 年平均降水量与灌丛斑块的最佳面积比值满足正比例函数关系。根据已有研究中半干旱地区草本和木本植物的参数^[19],取 n=0.4 可得 0.0024 $\leq \frac{1}{1+n} (\frac{2c_4}{c_3} \sqrt{\frac{c_1}{c_2}}) \leq$





0.0030,略大于野外实验得到的线性参数 0.0012。由这几个代表性样地的年降水量与灌丛斑块比值的关系,可以得到半干旱区灌丛斑块面积比值对降水量的响应参数,从而模拟半干旱地区 50—450 mm 梯度内年降水量下对应的灌丛斑块最佳面积比值(如图 3 所示)。

3 结论与讨论

周期性气候干旱和过度放牧是天然草地退化和灌丛入侵的主要原因。斑块状灌丛景观分布格局的形成 还受气候因素(光照,气温,二氧化碳浓度,降水等)和土壤性质(土壤类型,营养物质分布)等影响^[23]。Peng 等人的研究表明,在内蒙古典型草原小叶锦鸡儿灌丛化过程中,生态系统存在以草本植物占优势或小叶锦鸡





儿占优势这样两种稳定状态,这两种状态能维持较高生物量和生物多样性,而在由草本植物占优势向小叶锦 鸡儿占优势转化的过渡阶段,系统不稳定,仅能维持较低生物量和生物多样性^[22]。本研究的灌丛斑块水分聚 集系统的熵交换模型中,利用最大熵产生原理能够解释处于稳定状态下的灌丛斑块最佳面积比值对降水的响

应。在灌丛斑块水分聚集趋于稳定的过程,模型模拟生物量与土壤含水量满足反比例函数关系, $\frac{B_v}{A_v}$ =

 $\frac{c_4}{c_3c_2W_v}$,比例系数满足 6 $\leq \frac{c_4}{c_3c_2} \leq 60$ 。灌丛斑块的熵产生与灌丛的土壤含水量呈负相关的关系,而与对应的 灌丛生物量为正相关的关系。当系统达到稳定态,利用最大熵产生原理可以得到降水量与灌丛斑块最佳面积 比值的正比例函数关系,即 $P = \frac{1}{1+n} (\frac{2c_4}{c_3} \sqrt{\frac{c_1}{c_2}}) A_v$, $P \propto A_v$,正比例参数满足 0.0024 $\leq \frac{1}{1+n} (\frac{2c_4}{c_3} \sqrt{\frac{c_1}{c_2}}) \leq 0$. 0030。本研究根据灌丛斑块水分聚集系统的熵交换模型得出的干旱半干旱区不同降水区灌丛斑块最佳面积 比值对于确定我国北方干旱缺水地区植树造林的适宜盖度具有参考价值,可为解决我国生产实践上存在的 "小老头树"、多年生人工植被退化和土壤干化问题提供新的思路,也可为灌丛植被适应全球气候变化研究提 供理论基础。

在本研究的模型构建中,对地表径流的影响进行了简化处理,不同降水量下地表径流量的敏感度简化为 线性关系,模型模拟范围值有所偏大,因此以后研究需要加强对地表径流敏感性对灌丛斑块分布格局影响的 模拟。

参考文献(References):

- [1] 李小雁. 干旱地区土壤-植被-水文耦合、响应与适应机制. 中国科学: 地球科学, 2011, 41(12): 1721-1730.
- [2] 彭海英,李小雁,童绍玉.干旱半干旱区草原灌丛化研究进展.草业学报,2014,23(2):313-322.
- [3] Schlesinger W H, Raikes J A, Hartley A E, Cross A F. On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems. Ecology, 1996, 77(2): 364-374.
- [4] 熊小刚,韩兴国.内蒙古半干旱草原灌丛化过程中小叶锦鸡儿引起的土壤碳、氮资源空间异质性分布.生态学报,2005,25(7): 1678-1683.
- [5] 熊小刚,韩兴国,陈全胜,李承森.干旱和半干旱生态系统中的沃岛效应 // 李承森. 植物科学进展 (5). 北京:高等教育出版社, 2003: 179-183.
- [6] 熊小刚,韩兴国,陈全胜,米湘成.平衡与非平衡生态学在锡林河流域典型草原放牧系统中的应用.生态学报,2004,24(10): 2165-2170.
- [7] Friedel M H. Range condition assessment and the concept of thresholds: a viewpoint. Journal of Range Management, 1991, 44(5): 422-426.
- [8] Zhang G P, Liu J Y, Zhang Z X, Zhao X L, Zhou Q B. Remote sensing based analysis of the distribution pattern and dynamic changes of sandy

land in China from 1995 to 2000. Acta Ecologica Sinica, 2002, 22(9): 1500-1506.

- [9] Laycock W A. Stable states and thresholds of range condition on North American rangelands: a viewpoint. Journal of Range Management, 1991, 44 (5): 427-433.
- [10] Zeng X D, Shen S S P, Zeng X B, Dickinson R E. Multiple equilibrium states and the abrupt transitions in a dynamical system of soil water interacting with vegetation. Geophysical Research Letters, 2004, 31(5), doi: 10.1029/2003GL018910.
- [11] Kleidon A, Schymanski S. Thermodynamics and optimality of the water budget on land: a review. Geophysical Research Letters, 2008, 35 (20): L20404.
- [12] Kleidon A, Lorenz R D. Non-equilibrium thermodynamics and the production of entropy: Life, earth, and beyond // Understanding Complex Systems. Berlin: Springer, 2005.
- [13] Prigogine I, Stengers I, Pagels H R. Order out of Chaos. Physics Today, 1985, 38(1): 97-99.
- [14] Martyushev L M, Seleznev V D. Maximum entropy production principle in physics, chemistry and biology. Physics Reports, 2006, 426(1): 1-45.
- [15] Valentin C, d'Herbès J M. Niger tiger bush as a natural water harvesting system. Catena, 1999, 37(1-2): 231-256.
- [16] Dewar R C, Juretić D, Županović P. The functional design of the rotary enzyme ATP synthase is consistent with maximum entropy production. Chemical Physics Letters, 2006, 430(1-3): 177-182.
- [17] Schymanski S J. Optimality as a concept to understand and model vegetation at different scales. Geography Compass, 2008, 2(5): 1580-1598.
- [18] Dewar R C. Maximum entropy production and plant optimization theories. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 2010, 365(1545): 1429-1435.
- [19] Klausmeier C A. Regular and irregular patterns in semiarid vegetation. Science, 1999, 284(5421): 1826-1828.
- [20] Schymanski S J, Kleidon A, Stieglitz M, Narula J. Maximum entropy production allows a simple representation of heterogeneity in semiarid ecosystems. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 2010, 365(1545): 1449-1455.
- [21] Larson V E, Wood R, Field P R, Golaz J C, Haar T H V, Cotton W R. Systematic biases in the microphysics and thermodynamics of numerical models that ignore subgrid-scale variability. American Meteorological Society, 2001, 58(9): 1117-1128.
- [22] 彭海英. 内蒙古典型草原小叶锦鸡儿灌丛空间分布格局及其生态水文机理 [D]. 北京:北京师范大学, 2011.
- [23] Zeng X D, Zeng X B, Shen S S P, Dickinson R E, Zeng Q C. Vegetation-soil water interaction within a dynamical ecosystem model of grassland in semi-arid areas. Tellus B, 2005, 57(3): 189-202.