

# 高寒草甸植物地上生物量生长过程的某些特征\*

李英年

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

**摘 要** 分析了高寒草甸植物地上生物量对积温变化的响应。结果表明, 生物量干物质积累 (GW) 与积温 (T) 成明显的正相关关系, 可用逻辑斯谛 (Logistic) 曲线方程:  $GW = 428.5061 / [1 + \exp(2.6076 - 0.0038 T)]$  来描述。通过模拟方程可知, 在日平均气温稳定通过 0 积温达 678 °C·d 左右时地上生物量增长速率最高; 积温在 335~1020 °C·d 之间为生物量平均增长率积累最快的时段。在降水条件适宜的状况下, 未来牧草生长期中气温升高 1 °C, 高寒草甸植物年产量将有所提高。

**关键词:** 积温; 高寒草甸; 生长过程; 特征; 地上生物量

高寒草甸 (Alpine meadow) 主要分布于青藏高原及其周围山地, 是长期适应高原独特气候条件形成的特殊植被类型。该类型区域在长时期内土壤肥力基本保持不变, 牧草产量高低直接受自然环境因素的影响。通过研究生物量积累过程的有关特征, 可以了解牧草与环境因素的关系。

## 1 研究地点和资料

中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站自 1980 年起, 对高寒草甸植物地上生物量 (以下简称生物量) 季节动态及年产量的测定从未中断 (生物量为烘干重, 单位:  $g/m^2$ , 下同)。同时, 该站较系统地进行了地面气象观测。为此, 本研究工作选择在该研究站进行。该站的自然地理、气候、土壤、植被等特征已有大量详实的报道<sup>[2,4,7]</sup>, 这里不再赘述。

## 2 结果与讨论

### 2.1 高寒草甸植物自然生长的基本规律

#### 2.1.1 生物量干物质增长的动态变化

若将牧草生长期  $t$  划分为从 0 到  $\tau$  的若

干个微时段  $\Delta t$ , 则微时段内形成的微元地上产量为  $\Delta GW_t$ , 从而牧草最终的年地上产量 GW 有

$$\begin{aligned} GW &= \Delta GW_0 + \Delta GW_1 + \dots + \Delta GW_\tau \\ &= \sum_{t=0}^{\tau} \Delta GW_t \end{aligned} \quad (1)$$

生物量积累过程的季节测定值表明, 生物量在牧草萌动发芽初期最低, 以后随雨季来临, 气温升高生物量逐渐积累, 到 9 月上旬达最高, 9 月中旬以后随环境条件的变坏, 生物量缓慢下降, 一年内呈现单峰式的曲线变化<sup>[2]</sup>。就植物群落在生长发育期间来看, 生物量的积累过程可用逻辑斯谛 (Logistic) 生长函数来描述

$$\Delta GW = GW_0 / [1 + \exp(a + bt)] \quad (2)$$

式中:  $\Delta GW$  为生物量;  $GW_0$  为生物量最终所能达到的最大值;  $a, b$  是与自变量  $t$  选择有关的两个回归参数, 它与植物生长的地区、生态条件及植物生物学特征有关。自变量  $t$  可以是随牧草生长的游程天数, 也可以是环境

\* 中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站基金资助。  
作者简介: 李英年, 男, 1962 年生, 大学, 助理研究员  
收稿日期: 1997-10-31

要素在时间游程上所表现的统计量, 本文采用日平均气温稳定通过 0 期间的活动积温(以下简称积温)作自变量。

在高寒草甸地区, 年降水量一般在 400 ~ 840mm 之间, 平均在 500mm 左右。牧草返青开始至成熟的 5~ 9 月间, 降水量占年降水量的 75% 以上, 基本能满足植物(被)耗水(约 362mm)的需求<sup>[3]</sup>。虽然, 在牧草萌动发芽到返青前后的时段内, 降水量较少, 气候上又正值我国北方普遍干旱时期, 但该时期冻土仍然维持于 20~ 180cm 深层, 地表 0~ 20cm 地温上升至 0~ 3 以上, 地温的梯度较大, 冻土层内冰晶水以及其它土壤水分受土壤热力条件影响, 不断地迁移补充给地表层, 而且草皮表层因根系发达, 盘根错结, 有较强的持水滞水能力, 年内保持有较长时间的水分湿润状况, 一般不出现干旱现象<sup>[8]</sup>, 致使牧草在整个生长发育期水分是适宜的, 温度条件则显得较为重要。同时高寒草甸植物属湿冷性植物, 适宜的水分条件下可以忍耐短时- 8 的低气温环境<sup>[5]</sup>。因此对于自变量 t 采用日平均气温稳定通过 0 积温 ( T )较其它因素理想。从而方程(2)可由下式来替代

$$\Delta GW = GW_0 / [1 + \exp(a + b \cdot t)] \quad (3)$$

如果采用生物量相对增长量(W)和相对积温(k), 作规一化处理, 则有

$$W_i = \Delta GW_i / GW_0 \quad K_i = T_i / T_0 \quad (4)$$

式中: T<sub>0</sub> 为牧草整个生长期的总积温, 本文取日平均气温稳定通过 0 开始到 5 结束期间的积温。从而可建立标准曲线生长方程

$$W = 1 / [(1 + \exp(a + bk))] \quad (5)$$

## 2.1.2 生物量增长速率有关特征

对方程(5)求一阶、二阶、三阶导数有

$$\frac{dW}{dk} = - b \exp(a + bk) / W^2 \quad (6)$$

$$\frac{d^2W}{dk^2} = - \frac{dW}{dk} [\exp(a + bk) - 1] \cdot b / W \quad (7)$$

$$\frac{d^3W}{dk^3} = - \frac{dW}{dk} [\exp 2(a + bk) - 4 \exp(a + bk) - 1] \cdot b^2 / W^2 \quad (8)$$

$\frac{dW}{dk}$  的意义是生物量随积温变化的相对增长率; 生物量极大相对增长率即是  $\frac{dW}{dk}$  的极大值, 可由  $\frac{d^2W}{dk^2} = 0$  求得; 求导后还可以求出生物量极大相对增长率所对应的相对积温, 最大相对生长时段的起止相对积温和该期间内平均相对增长率等有关参数:

相对增长率(CGR)

$$CGR = \frac{dGW}{d \cdot T} \quad (9)$$

极大相对增长率(CGR<sub>0</sub>)

$$CGR_0 = - b / 4 \quad (10)$$

极大相对增长率出现时期的相对积温(k<sub>0</sub>)

$$k_0 = - a / b \quad (11)$$

最大相对生长时段的初始相对积温(k<sub>1</sub>)

$$k_1 = [\ln(2 + \sqrt{3}) - a] / b \quad (12)$$

最大相对生长时段的终止相对积温(k<sub>2</sub>)

$$k_2 = [\ln(2 - \sqrt{3}) - a] / b \quad (13)$$

生物量积累最快时段内的平均相对增长率(CGR)

$$\overline{CGR} = \frac{k_2}{k_1} CGR dk / [k_2 - k_1] = 1 / [\sqrt{3} (k_2 - k_1)] \quad (14)$$

由于观测时间、观测频数在各年间均不一致, 为了说明问题, 本文在进行以上模式及特征参数处理时, 只采用了 1981、1984 和 1985 年这 3 年自 5 月 15 日到 9 月 30 日期间每半月进行一次测定的生物量季节动态变化平均值, 以及相应时段内的平均积温(表 1)。

表 1 高寒草甸植物地上生物量及对应的积温

日期(日/月)	15/5	30/5	15/6	30/6	15/7	30/7	15/8	30/8	15/9	30/9
生物量(g/m <sup>2</sup> )	26.8	47.9	74.5	132.4	186.7	248.1	296.7	311.4	314.7	290.3
积温(·d)	85.0	155.4	253.9	385.9	576.1	672.1	829.6	944.1	1029.1	1067.6

在建立标准曲线回归方程时,地上生物量最终达到的可能最高值(GW<sub>0</sub>),选择了历年来气候年景较好,牧草产量最高的年份,用下面算式计算

$$GW_0 = [2GW_1 \cdot GW_2 \cdot GW_3 - GW_2^2(GW_1 + GW_3)] / [GW_1 \cdot GW_3 - GW_2^2] \quad (15)$$

式中:GW<sub>1</sub>、GW<sub>2</sub>、GW<sub>3</sub>分别为任意3个等距自变量(取测定时间长度)所对应的生物量。普查发现1983年气候年景尚好,牧草年产量最高,季节生物量测定时间是5月6日、6月6日、7月6日、8月6日和9月6日,生物量分别为11.3、85.4、235.2、384.7和430.0g/m<sup>2</sup>,经计算GW<sub>0</sub>=438.5g/m<sup>2</sup>。同样对可能出现的最大积温T<sub>0</sub>也类似计算为1154.2·d。

通过对生物量与积温之间季节动态关系的分析,得标准生长曲线方程

$$W = 1 / [1 + \exp(2.6072 - 4.4410k)] \quad (16)$$

从而亦得地上生物量的动态模拟曲线方程

$$\Delta GW = 438.5061 / [1 + \exp(2.6072 - 0.0038 \cdot T)] \quad (17)$$

方程的回归相关指数0.9764,达极显著相关水平(n=9, P<0.001)。其实际值与曲线模拟值比较见图1。

计算有关参数CGR<sub>0</sub>、K<sub>0</sub>、K<sub>1</sub>、K<sub>2</sub>和CGR,分别为1.1103、0.5871、0.2905、0.8836和0.9734。

由k<sub>0</sub>、k<sub>1</sub>和k<sub>2</sub>及积温关系,还可以推算出牧草生长发育过程中各主要阶段的积温,以及相对应的时间。生物量极大相对生长率CGR<sub>0</sub>出现时的积温为678·d左右,时间

约在8月1日前后;最大相对生长率出现的初始与终结积温分别约为335和1020·d,对应时间在6月24日前后和9月13日前后。在这80多天里生物量积累最快,所积累的干物质质量要占整个生物量的2/3以上,而时间只占全生长期的1/2。说明该期是牧草年产量形成的关键时期。这是因为,6月下旬以后,降水明显增多,气温上升到年内最高时期,牧草生长旺盛,干物质积累最为迅速。8月中旬以后,虽然环境条件逐渐变劣,但牧草进入成熟期,并有草籽形成,昼夜温差大,对干物质积累十分有利。进入9月中旬以后,日平均气温稳定<5·,牧草停止生长而转入枯黄,草籽亦逐渐掉落至地面,干物质积累明显减弱。这点从生物量的相对生长率变化过程也可看到(图2)。

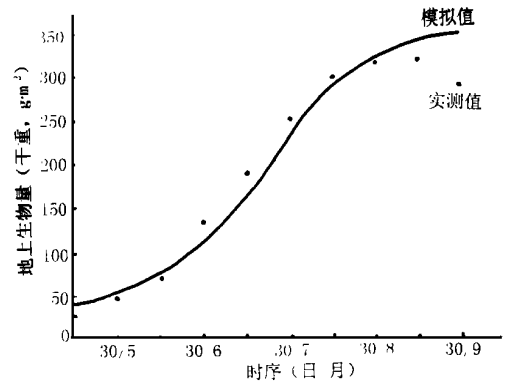


图 1 生物量实际值与模拟值结果比较

由图2看到,牧草生长过程中,生物量生长速率呈现单峰式的曲线变化。生物量积累速度最快出现于牧草进入成熟期的前期,这时也正是牧草叶面积最大,气温最高,降水最为丰富之时,光合有效辐射利用率处于最适宜状态。由分析还可知,9月13日前后是生物量积累最快阶段的结束期。这与多年观测

到日平均气温稳定通过  $< 5$  相一致。表现出秋季日平均气温稳定  $< 5$  是牧草基本进入停止生长, 年内生物量积累变缓的一个重要指标值。

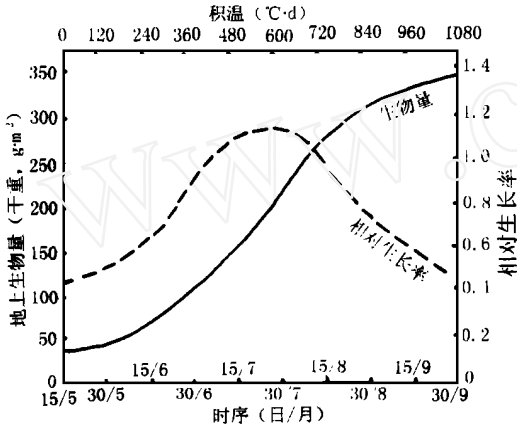


图2 生物量相对生长率与积温的关系

## 2.2 潜在牧草产量及与积温的关系

De Wit<sup>[9]</sup>在研究了各种农作物的生物量积累过程的资料后, 定义出作物潜在生产率的概念。假设高寒草甸植物仍是目前无投入(或投入甚微)的自然草原状况, 可以认为在水分、热量条件适宜的状况下, 牧草的最佳生长速率即为牧草的潜在生产率。由前面分析知道, 高寒草甸地区一般降水丰富, 土壤水分较高, 可满足牧草生长发育的水分需求, 而温度条件成为主要的限制因素。因此, 可依标准生长曲线生物量极大相对生长率  $-b/4$ , 计算潜在生产率( $CGR_T$ ), 公式为

$$CGR_T = \frac{dGW}{d} \cdot \frac{1}{T_0} = \frac{GW_0}{T_0} \cdot \frac{dW}{dk} \quad (18)$$

由资料有  $GW_0 / T_0 = 0.3825$ , 从而有

$$CGR_D = -\frac{b}{4} \cdot \frac{GW_0}{T_0} = 0.4267 \quad (19)$$

式中:  $CGR_D$  为理想条件下, 积温达到  $1 \cdot d$ , 牧草年产量干重达  $0.4267 \text{g/m}^2$ 。如果取日平均气温稳定通过  $0$  开始到  $5$  结束为牧草生长期, 该期间所对应的日平均温度为  $7.1$ , 天数为  $146 \text{d}$  (4月22日~9月14

日), 则日平均潜在生产量为  $3.0296 \text{g/m}^2$ , 年内牧草产量为  $442.3 \text{g/m}^2$ 。这个数据与海北站测定的牧草年产量最大值 ( $430.0 \text{g/m}^2$ ) 基本接近。为了比较, 作者也利用文献[1]所提出的方法, 进行海北站高寒草甸牧草产量的估算, 其结果也十分接近, 只是利用该文献方法计算的结果略偏低, 但误差很小。由此认为我们所采用的计算潜在生产率的方法是可靠的。从而可建立简单的计算式

$$CGR_m = 0.4267 \bar{T} \cdot n \quad (20)$$

式中:  $CGR_m$  为高寒草甸牧草潜在年产量;  $\bar{T}$  为牧草生长期天数 ( $n$ ) 下的日平均气温。 $\bar{T} \cdot n$  实际上表示了日平均气温稳定通过  $0$  到  $5$  结束期间的积温。(20)式表示了积温与牧草潜在产量的关系。

## 3 结论

3.1 生物量积累各年间差异明显, 年产量随年景不同有一定的差异。但平均状况表明, 高寒草甸植物地上生物量极大相对生长率出现时间在8月1日左右, 对应的日平均气温稳定通过  $0$  积温约为  $678 \cdot d$ 。牧草最大相对生长率出现在6月24日到9月13日, 所对应的积温在  $335 \sim 1020 \cdot d$  之间, 在这80多天里生物积累最快, 是奠定牧草年产量形成的关键时期。

3.2 分析还表明, 高寒草甸植物在水分供给适宜的状况下, 植物生长期内积温增加  $1 \cdot d$ , 年产量干重达  $0.4267 \text{g/m}^2$ 。而生长期内日平均气温增加  $1$  时, 牧草生长期将延长  $10 \sim 15 \text{d}$ , 牧草年产量将有所增加, 平均增加约为  $109.2 \sim 126.5 \text{g/m}^2$ 。

## 参考文献

- 1 中国牧区畜牧气候区划科研协作组 中国牧区畜牧气候区划 北京: 气象出版社, 1988
- 2 李英年, 王启基, 周兴民 矮蒿草甸地上生物量与气候因子的关系及其预报模式的建立 见: 高寒草甸生态系统, 第4集 北京: 科学出版社, 1985, 1~10

(下转封三)

(上接第 47 页)

- 3 李英年, 曹广民, 鲍新奎. 高寒草甸植被生育期耗水量和耗水规律的分析. 中国农业气象, 1996, 17(1): 40~ 43
- 4 周兴民, 李建华. 海北高寒草甸生态系统定位站的主要植被类型及地理分布规律. 见: 高寒草甸生态系统, 第 1 集. 兰州: 甘肃人民出版社, 1982. 9~ 18
- 5 青海省气象局. 农牧业气象. 西宁: 青海人民出版社, 1979. 95~ 101
- 6 赵宗慈. 模拟气候变化对我国气候变化的影响. 气象, 1989, 15(3): 10~ 24
- 7 鲍新奎, 李英年. 寒毡土的水分变化. 见: 中国土壤系统分类进展. 北京: 科学出版社, 1993. 344~ 352
- 8 鲍新奎, 曹广民, 高以信. 草毡表层的形成环境和发生机理. 土壤学报, 1995, 32(增刊): 45~ 52
- 9 Wit, C. T. de. Physiological potential of Grop production, Plant Breeding Perspectives. Sneep. T. et al, (Eds). Pucoc Wageningen, 1979. 47~ 81