

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：方案 1.0

周立 王启基

(中国科学院西北高原生物研究所)

绿色植物吸收太阳光能、同化二氧化碳和水、合成的有机物质和固定的太阳光能，是高寒草甸生态系统的物质和能量的基本来源。因而，初级生产在很大程度上决定着生态系统各营养层次之间物质迁移和能量转换的速率和方向，亦即在很大程度上决定着生态系统的结构和功能。所以，在现代生态学领域内关于各类生态系统的研究中，初级生产者的结构、功能和生产力的研究一直占有显著地位 (Hesketh 和 Jones, 1980a; 1980b; Innis, 1978; French, 1979; Breymeyer 和 Van Dyne, 1980; Goodall 和 Perry, 1981)。

生态系统是一个矛盾运动的统一功能体。初级生产者亚系统与其他亚系统之间的结合方式，和既相互矛盾又相互协调的关系决定它的结构和功能。其结构和功能的变化是它与各亚系统相互作用的结果。因此，对初级生产者的研究不能脱离其赖以存在的系统，特别是非生命环境亚系统。在当今世界人类活动极大地破坏人类生存环境（生态系统）的情况下，从整体上认识生态系统，进而合理地开发、利用、改造和保护生态系统资源以获取最大的、协调统一的生态、环境、经济和社会效益是至关重要的研究课题。现代控制论、系统论和系统生态学为我们提供了研究生态系统行为的理论和方法：构造系统数学模型，模拟和分析系统的动态。

本文研究的模型，是高寒草甸生态系统全系统模拟模型的一个基本组成部分、一个子模型。

为了在联结消费者亚系统模型之前能够验证初级生产者亚系统模型，我们在试验和模型化过程中，人为地移去影响初级生产的大型消费者，即构造封育状态下自然生态系统初级生产者亚系统模拟模型。并依据模拟结果研究其结构、功能和生产力。待改造和完善消费者亚系统模型（王祖望等，1989；魏善武等，1989；周立等，1986，1989c）并与初级生产者亚系统模型相联结时，再于初级生产部分附加消费者的生命活动对初级生产者的反馈机制。至于灌溉、施肥及割草等管理措施对初级生产者的影响，我们将在此模型之后另文再做深入探讨。

封育状态下高寒草甸自然的初级生产者的状态和行为，颇大程度上受起驱动作用的环境因素——气候（小气候），以及土壤水、热和土壤肥力等土壤状况的制约。除土壤肥力（主要是N、P、K等矿质元素）外，其余驱动本模型的环境变量由非生命亚系统模型

产生(周立, 本集)。因此, 本模型的模拟程序必须与非生命亚系统模拟程序有机组合后才能在计算机上运行。因尚未构造营养物质循环子模型, 故本模型中只考虑各种矿质元素在整个植物生长期的平均效应, 即取土壤中的矿质营养元素对植物生长的效应是常数。待完成营养物质子模型之后, 以动态的矿质元素驱动本模型, 本模型方能反映矿质营养物质对初级生产者的动态效应。

一、自然概况

中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站位于青藏高原的东北隅, 欧亚大陆腹地, 北纬 $37^{\circ}29'$ — $37^{\circ}45'$ 、东经 $101^{\circ}12'$ — $101^{\circ}33'$, 地处祁连山东段冷龙岭南麓。冷龙岭由西北向东南方向绵延, 长约300公里, 宽约30公里。山脊海拔4600米以上, 主峰终年积雪, 海拔5076米。定位站地区南侧有与冷龙岭平行走向的大板山, 海拔4000米左右。两山之间河谷纵深, 高低悬殊, 地形复杂。定位站地区海拔3200—3400米, 周围又被低山环绕, 山势平缓, 起伏不大。

气象观测点位于其中心(北纬 $37^{\circ}37'$, 东经 $101^{\circ}19'$), 海拔3250米。定位站特定的地理位置和特殊的地理条件决定了其气候特征。年平均气温为 -2°C , 四季不分明, 只有暖半年和冷半年之分。年平均降水量498毫米, 季节分配不均匀, 88%的降水量集中于暖半年。全年多风(年平均风速2.6米/秒), 太阳辐射强烈[151.6 千卡/(厘米 2 ·年)], 日照时间长(2629小时/年), 气温日较差大(14.4°C)、年较差小(24.2°C), 属于高原大陆性气候(周立, 本集)。

土壤以高山草甸土、高山灌丛草甸土和沼泽土为主, 其中以高山草甸土分布最广。土壤成土过程年轻, 土层较薄, 淋溶作用弱, 大多为盐基饱和; 有机质分解缓慢, 积累明显。

定位站地区的植被是高寒草甸和高寒灌丛; 由适应高寒气候的耐寒中生多年生草本植物和灌木组成, 建群种和优势种约20余种。植物的生理、生态、形态具有明显地适应高原气候的特征。

主要植被类型有金露梅灌丛(*Dasiphora fruticosa* shrub), 矮嵩草草甸(*Kobresia humilis* meadow)和华扁穗草、青藏苔草沼泽化草甸(*Blysmus sinocompressus* and *Carex moorcroftii* swamp meadow), 其中以矮嵩草草甸分布最广。对于矮嵩草草甸, 其组成种类为20—25种/米 2 , 主要是多年生草本植物; 优势种是矮嵩草(*Kobresia humilis*), 次优势种以异针茅(*Stipa aliena*)、羊茅(*Festuca ovina*)和垂穗披碱草(*Elymus nutans*)为主。地上垂直分布一般为2个层次, 上层以禾草为主, 下层是莎草和杂草。根系生物量的90%以上分布在0—10厘米的土层内。土壤是高山草甸土, 呈微碱性($\text{pH} > 7$)。土壤有机质含量丰富, 但由于分解作用缓慢, 矿质营养元素有效率低。由于鼠、虫害及家畜放牧等原因, 原生植被保留不多, 大部分处于次生演替阶段。矮嵩草草甸地上站立部分干物质收获量在190.3—403.2克/(米 2 ·年)之间, 随着气候条件、特别是降水和温度的变化而波动(夏武平, 1982)。高寒草甸以 C_3 植物占绝对优势, C_4 植物主要分布在禾本科中。王启基等(1985)对高寒草甸51种主要植物进行了研究, 发现只有7种是 C_4 植物且均属禾本科, 占被研究的禾本科种数的53.8%。

二、模型的生物-数学结构

初级生产者的生长发育过程包含着许多复杂的生物化学和生物物理过程。限于从生态系统的高度认识这些过程的深度及获取过程参数的困难性，本模型不模拟这些微观过程，而是从宏观生理生态的角度解释，并从数量关系上模型化各初级生产者组分在整个生命过程中的各个主要过程，诸如返青（萌发）、光合作用、光合产物的运输分配、呼吸、死亡、凋落和分解等过程。各过程的模型化主要侧重于过程机制和生态效应。模型的分解水平是中等。

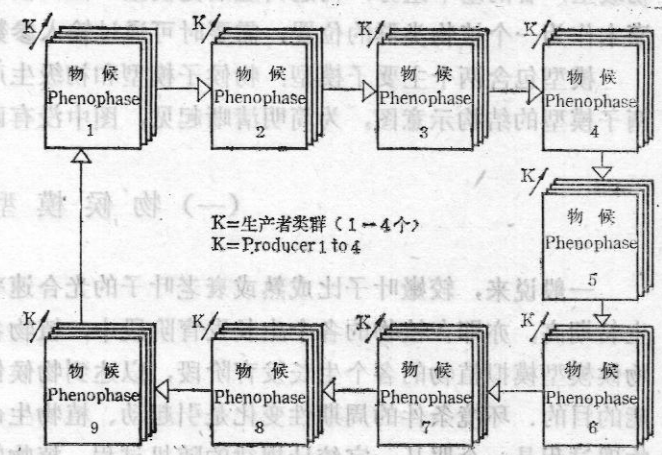


图1 物候模型结构框图

Fig.1 The diagram of phenological submodel.

- 1: 萌初期 (Germinating phenophase); 2. 展叶初期 (Leaves initially expanded phenophase); 3. 展叶盛期 (Leaves exuberantly expanded phenophase); 4. 花期 (Flowering phenophase); 5. 果实或种子成熟期 (Fruiting phenophase); 6. 衰老期 (Senescing phenophase); 7. 立枯前期 (Early standing dead phenophase); 8. 立枯中期 (Middle standing dead phenophase); 9. 立枯后期 (Late standing dead phenophase)

生物学过程总是伴随着能量的交换、物质的新陈代谢和信息的传递。就本质而言，初级生产者固定的碳、生物量的增量和能量的增量之间可以相互转换。因此，初级生产的度量可以采用上述三者中的任何一个。本模型中以物质（生物量）代谢贯穿于各个过程，故采用生物量作为基本度量单位，只有在需要时才将其转换成属于其中的能量或碳量。

各过程的数量关系及生态因子对其影响尽量选用国内外通用机制关系模式，力图避免数量经验回归，而通过参数的变化体现其特殊性，以便于模型各过程的生物学解释和将模型推广应用到其他植物群落。

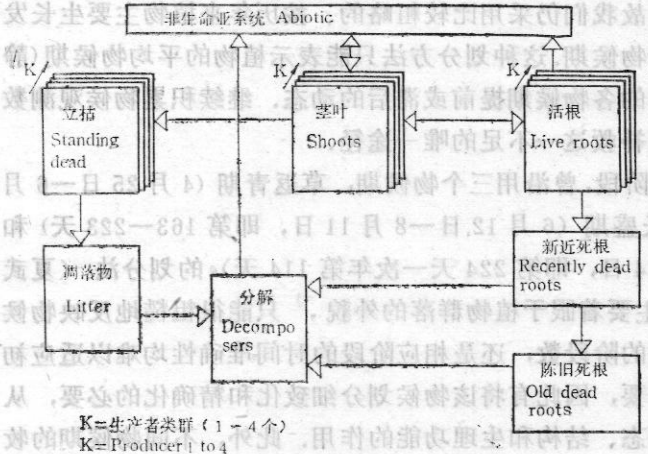


图2 初级生产过程模型结构框图
Fig.2 Diagram of primary production process submodel.

组成高寒草甸的植物种类有350余种，分属50科，70属。其中以禾本科、菊科、龙胆科和毛茛科的种类最多，其次为莎草科、蔷薇科和豆科植物。但组成植物群落建群种和

优势种较少,约20余种,以耐寒中生灌木和多年生草本植物为主。对高寒草甸结构和生产力的研究,到目前为止主要集中于3个草本植物类群:禾本科草类、莎草科草类和杂类草(除去前二类草余下的各种草),而灌木只有少量的嫩叶供动物采食,即使在灌丛植被中,草本植物也是食草动物的主要食物。因此,以这3个草本植物类群作为高寒草甸初级生产者的基本组分,构造其生活史模型。但在模型和模拟程序的设计中,仍保留了灌木作为一个植物类群的位置,需要时可通过输入参数指定其为一个组分。

模型包含两个主要子模型:物候子模型和初级生产过程模型。图1和图2分别是该两子模型的结构示意图,为简明清晰起见,图中没有画出信息控制流。

(一) 物 候 模 型

一般说来,较嫩叶子比成熟或衰老叶子的光合速率高,营养生长期光合速率较生殖生长期高,亦即在植物的各个生长发育阶段中,植物各器官的生理功能有所差异。通过物候模型模拟植物的各个生长发育阶段,以达到物候作为一个生态因子调节植物生理功能的目的。环境条件的周期性变化是引起动、植物生命周期变化的根本原因。由于大气物理过程是一个服从一定统计规律的随机过程,植物的生长发育也随气候的年间波动而不同,因此,对不同的年份各个生长发育阶段的起止日期和时间长度也不尽相同。植物返青(发芽)、展叶、开花、果实或种子成熟、衰老和休眠各生育阶段的起止日期不仅与地温、气温、日照、太阳辐射强度、降水、土壤含水量和土壤营养物质的瞬时值有关,而且与它们的累计值密切相关。物候学中常常采用某些温度界限以上的有效积温,有时还辅以其他气候因子的累计值,例如降水量累计值、辐射、日照累计值为指标估计物候现象顺序出现的日期。受植物内在遗传因素的制约,物候现象在气候影响下提前或滞后日数一般距平均出现日期偏差不大,所以在较粗略的地区性自然季节划分中,往往以各物候现象顺序出现的平均日期为准。

由于对海北定位站地区,主要植物物候现象周期顺序出现的准确日期及相应的气候、土壤因子资料积累较少,难以采用这些因子及其累计值作为物候指标去动态定量地确定每一个时刻植物所处的物候阶段,故我们仍采用比较粗略的、按历年来植物主要生长发育阶段顺序出现的平均日期来划分物候期。这种划分方法只能表示植物的平均物候期(静态),而不能反映年间气候变动引起的各物候期提前或滞后的动态。继续积累物候观测数据,进而构造动态物候数学模型是补救这一不足的唯一途径。

在高寒草甸生态系统初始研究阶段,曾沿用三个物候期:草返青期(4月25日—6月11日,即第115—162天)、草生长盛期(6月12日—8月11日,即第163—223天)和草枯黄期(8月12日—次年4月24日,即第224天—次年第114天)的划分法(夏武平,1982)。这三个物候期的划分主要着眼于植物群落的外貌,只能很粗糙地反映物候现象;但无论是植物生长发育进程的阶段数,还是相应阶段的时间准确性均难以适应初级生产过程乃至全系统模型化的需要,因此有将该物候划分细致化和精确化的必要,从而更准确地反映物候因子对植物形态、结构和生理功能的作用。此外,不同物候期的牧草化学成分及其营养价值、可消化性和适口性均不相同,因此,物候划分的精细化必可更准确地反映物候因子对消费者的行为和状态的影响。

本物候模型以环境因素综合驱动下植物的各生长发育进程，作为划分高寒草甸生态系统物候阶段的基准，严格说来是一个植物物候模型。植物是动物食物的根本来源，诸多环境因子的作用及伴随的植物物候进程将决定动物物候现象的有序交替，因此在一定意义之下植物物候表示了动物物候，故亦可称本模型为高寒草甸生态系统物候模型。

在自然群落中，各种植物的物候期不尽相同。甚至同种植物不同的个体由于遗传基因、年龄和微气候的差异，同一时间其所处的物候阶段也可能不同。显然，高寒草甸3个草本植物类群内的各种植物和各类群的物候期也不可能完全相同。如果按每一个主要种划分物候并模拟其生产过程，势必增加输入参数量和模型的复杂程度；况且到目前为止大多是类群水平上的研究，故眼下只能以类群作为基本组分。在宏观上构造高寒草甸的物候模型时，我们忽略各类群内种之间的物候差异，只针对每一个植物类群构造其物候模型。在具体构造各植物类群的物候模型时，考虑到类群内种及个体之间的差异性，以组成植物类群的主要种群的多数个体所处的生长发育阶段来划分该植物类群的物候期。

高寒草甸物候划分为9个物候期，以表达草本植物主要生命进程（图1）。各物候期的物候现象描述如下：

1. 萌动期

多年生牧草和种子萌发。多年生牧草的萌发主要受地温控制。当地温稳定通过 3°C 时，根系组织存贮的碳水化合物向地面芽或地下芽输送，促其生长发育。在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站地区，植物根系分布于0—20厘米土层中，该土层日平均地温稳定通过 3°C 的历年平均日期为4月25日（第115天），即4月25日牧草开始萌动。当日平均气温稳定通过 3°C 时，地下芽出土，地面芽变绿，萌动期结束。海北站日平均气温稳定通过 3°C 的历年平均日期为5月12日（第132天），种子萌发时间同于多年生牧草。

2. 展叶初期

由芽组织细胞分化长出叶子，进行光合作用的嫩叶逐渐增多。此时同化作用大于异化作用，根系不再向茎叶输送碳水化合物。该期的叶子均为幼叶。

3. 展叶盛期

叶面积扩展迅速，长出大量新叶，叶子逐渐成熟，茎叶繁茂。此时光合作用率最高，快速积累的营养物质为植物进入生殖生长阶段准备了条件。

第1—3物候期为营养生长期。

4. 花期

出现花蕾或花序，始花，盛花，末花。

5. 果实或种子成熟期

花败结出浅色的种子，种子开始成熟，浅色种子的颜色变深，种子完全成熟

第4—5物候期为植物生殖生长期。

6. 衰老期

种子或果实成熟脱落，种子飘洒。日照变短、辐射减弱、气温降低，恶劣气候即将来临，植物茎叶逐渐枯黄，直到完全枯黄。

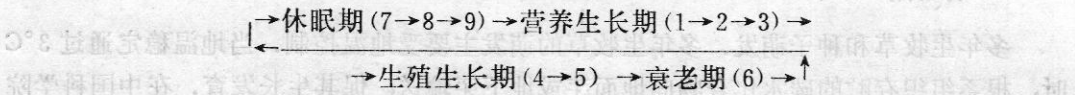
7. 立枯前期

8. 立枯中期

9. 立枯后期

第7—9物候期是植物渡过不利气候条件的休眠期。由于风蚀雨淋，在长达7—8个月漫长的休眠期中立枯牧草的质量逐渐降低，例如，在9月枯黄牧草的粗蛋白含量为7.581%，到第2年4月草返青前为5.581%，下降了26.38%。而枯黄牧草的品质下降直接影响消费者的采食行为和对牧草的利用，将休眠期细分为3个物候期是为了反映牧草的质量变化阶段性，是为消费者亚系统的模型服务的。显然，划分该3个物候期的物候指标是牧草主要营养物质的含量。

通常年份高寒草甸3类草本植物9个物候期周期出现的顺序为：



特殊的灾年或人类的某些活动可能改变物候期出现顺序。各物候期的具体时间界限为：

1. 萌动期

4月25日—5月12日18天
(第115—132天)	

2. 展叶初期

莎草类	5月13日—5月27日15天
	(第133—147天)	
杂草类	5月13日—6月6日25天
	(第133—157天)	
禾草类	5月13日—6月16日35天
	(第133—167天)	

3. 展叶盛期

莎草类	5月28日—6月11日15天
	(第148—162天)	
杂草类	6月7日—7月1日25天
	(第158—182天)	
禾草类	6月17日—7月21日35天
	(第168—202天)	

4. 花期

莎草类	6月12日—7月11日 (第163—192天)30天
杂草类	7月2日—7月31日 (第183—212天)30天
禾草类	7月22日—8月21日 (第203—233天)31天

5. 果实或种子成熟期

莎草类	7月12日—8月11日 (第193—223天)31天
杂草类	8月1日—8月25日 (第213—237天)26天
禾草类	8月22日—9月10日 (第234—253天)20天

6. 衰老期

莎草类	8月12日—9月10日 (第224—253天)30天
杂草类	8月26日—9月17日 (第238—260天)23天
禾草类	9月11日—9月25日 (第254—268天)15天

7. 立枯前期

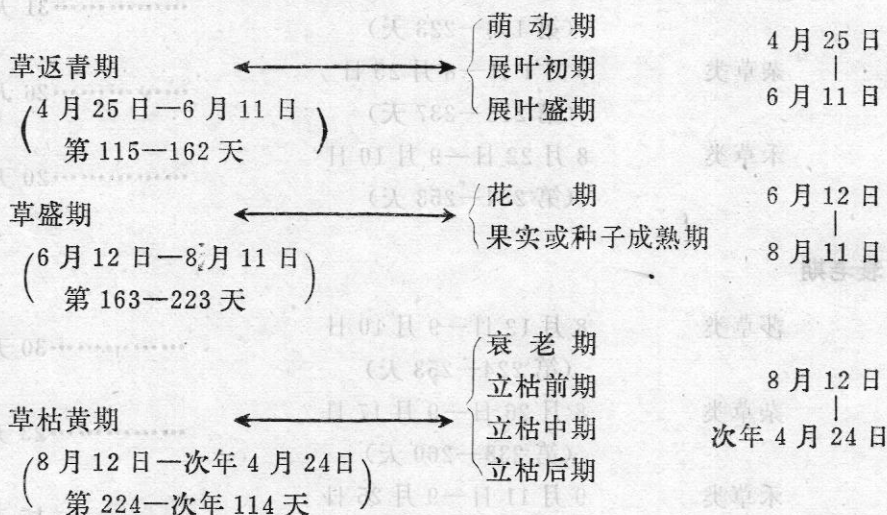
莎草类	9月11日—11月24日 (第254—328天)75天
杂草类	9月18日—11月29日 (第261—333天)73天
禾草类	9月26日—12月5日 (第269—339天)71天

8. 立枯中期

莎草类	11月25日—次年2月8日 (第329—次年39天)76天
杂草类	11月30日—次年2月10日 (第334—次年41天)73天

禾草类	12月6日—次年2月14日 (第340—次年45天)71天
9. 立枯后期		
莎草类	2月9日—4月24日 (第40—114天)75天
杂草类	2月11日—4月24日 (第42—114天)73天
禾草类	2月15日—4月24日 (第46—114天)69天

将上述物候划分与过去沿用的3个物候期划分相比较,可以发现对于莎草类植物而言,两个物候划分基本一致,前者较后者分划加细,二者关系如下:



后者着眼于植被外观,而前者注重植物的生长发育进程。

对于某种植被类型的高寒草甸,如果需要笼统地就这种植被类型整体划分物候期,则以在该植被类型中占优势的某类植物的物候为准.例如,以莎草类群植物为主的矮嵩草草甸的整体物候就是莎草类植物的物候。

高寒草甸气温低,植物生长期短促(150天左右),休眠期长,因而各类植物的生长发育进程迅速.以分布最广的矮嵩草草甸为例,在萌动期刚刚结束的5月中旬,牧草破土萌发,远看地表一片绿色.至6月中旬,主要的莎草类植物如矮嵩草(*Kobresia humilis*)、二柱头薹草(*Scirpus distigmaticus*)、小嵩草(*Kobresia pygmaea*)和黑褐苔草(*Carex atrofusca*),及早花的部分杂草类植物如高山唐松草(*Thalictrum alpinum*)、高原马蔺(*Iris potaninii*)和矮火绒草(*Leontopodium nanum*)相继开花.到7月中,大部分杂草类植物如雪白委陵菜(*Potentilla nivea*)、雅毛茛(*Ranunculus pulchellus*)、兰石草(*Lancea tibetica*)、蒲公英(*Taraxacum mongolicum*)、二裂委陵菜(*Potentilla bifurca*)和鹅绒委陵菜(*Potentilla anserina*)等进入盛花.7月底,主要的禾草类植物如垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、异针茅(*Stipa aliena*)、羊茅(*Festuca ovina*)、早熟禾(*Poa sp.*),及晚花的部分杂草类植物如美丽风毛菊(*Saussurea superba*)、麻花苻(*Gentiana straminea*)、甘肃棘豆(*Oxytropis kansuensis*)和甘肃马先蒿(*Pedicularis kan-*

suensis) 进入花期。9月中旬, 大部分植物已经枯黄, 生长季节结束, 进入漫长的冬眠期。

(二) 初级生产过程的模型化

高等自养植物的生产过程, 是以光合作用为主要特征的一系列植物生理过程。植物进行复杂的光化学反应固定大气中的碳素贮存太阳能, 生产含有较高能量的有机分子; 这些有机物通常是碳水化合物。尔后, 这些有机物被光合器官利用或被运输分配到其他部位, 或被分解而释放能量或转换为其他有机物质。我们将在初级生产者亚系统水平上模型化各类群植物的这些基本生理生态过程及其整个生命史。

1. 萌发

多年生植物春天萌发生长的幼芽、嫩茎叶, 其物质和能量主要来源于活根系(包括根颈) 存贮的碳水化合物。萌发时间主要由环境温度决定, 高寒草甸各类植物基本上是地下芽或地面芽植物, 因此其萌发主要由地温控制。根据多年的观测, 当根系所在土层(0—20厘米)的地温稳定通过 3°C 左右时, 植物结束冬眠状态开始返青, 进入萌动物候期。伴随幼芽的生长新的根也在生长。萌发的速率主要决定于活的根系存贮向幼芽或茎叶输送物质流速率的大小。该物质流除了受地温控制外, 主要还受可利用土壤水和根系碳水化合物存贮量的限制。温度升高可使生化反应速度加快, 水分使凝胶状态的原生质转变为溶胶状态, 皆有促进其运输的作用。地温和可利用土壤水对活根系向幼芽或茎叶输送物质流速率的限制方式, 通常是非线性饱和曲线, 即在某一上限值以上, 它们的大小对该物质流速率基本没有影响; 而在该上限值以下, 其影响是沿曲线变化的。为了简化起见, 将其分段线性化。对于地温, 估计其上限值为 13°C , 于是地温效应($PSTE$)为:

$$PSTE = \begin{cases} 0; & \text{当 } ST \leq 3^{\circ}\text{C} \text{ 时} \\ 0.1(ST - 3); & \text{当 } 3^{\circ}\text{C} < ST \leq 13^{\circ}\text{C} \text{ 时} \\ 1; & \text{当 } ST > 13^{\circ}\text{C} \text{ 时} \end{cases} \quad (1)$$

这里 ST 表示 0—20 厘米土层的日平均地温。对于土壤水, 田间持水量是上限值。在田间持水量以下, 土壤水势呈线性减小; 当土壤含水量在田间持水量的 70% 以下时, 由于土壤的吸水特性, 土壤水势剧减(绝对值剧增), 土壤水对上述物质流的限制明显加强。因此, 土壤水效应($PSWE$) (图 3) 为:

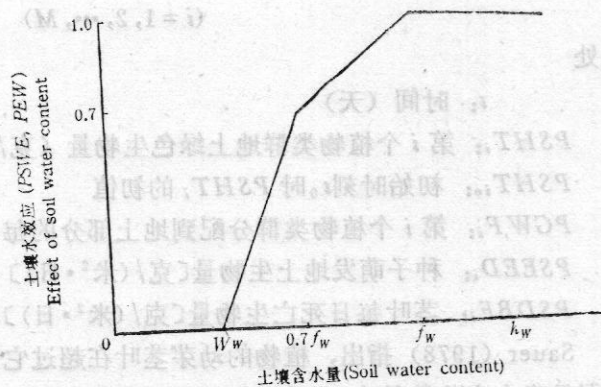


图 3 土壤含水量对萌发和光合作用的效应

Fig.3 The effect of soil water content on germination and gross photosynthesis.

$$PSWE = \begin{cases} 1; & \text{当 } S_w \geq f_w \text{ 时} \\ S_w/f_w; & \text{当 } 0.7f_w \leq S_w < f_w \text{ 时} \\ \frac{0.7}{0.7f_w - W_w} (S_w - W_w); & \text{当 } W_w \leq S_w < 0.7f_w \text{ 时} \\ 0; & \text{当 } S_w < W_w \text{ 时} \end{cases} \quad (2)$$

式中

S_w : 0—30 厘米土层含水量 (毫米水层厚度)

f_w : 该土层的田间持水量 (毫米)

W_w : 该土层的萎蔫点含水量 (毫米)

通常活根系碳水化合物存贮量越大, 春季萌发时可能向幼芽输送的营养物质流越大, 该物质流与根系碳水化合物存贮量成正比。我们用活根系 (包括根颈) 的生物量表示碳水化合物的存贮量, 用萌发根系输送系数表示每日可能最大输送物质流与根系生物量之比。由限制因子定律, 地温和土壤水二个限制因子中较小者是主要限制因子, 因此, 萌发时各植物类群活根系输送的营养物质流为:

$$PFLOW_{1i} = PROOT_i \cdot C_{1i} \cdot \min(PSTE, PSWE) \quad (i = 1, 2, \dots, M) \quad (3)$$

式中

$PFLOW_{1i}$: 第 i 个植物类群萌发时活根系向地上输送的物质流速率 [克/(米²·日)]

$PROOT_i$: 第 i 个植物类群活根系 (包括根颈) 生物量 (克/米²)

C_{1i} : 第 i 个植物类群萌发根系输送系数 (1/日)

M : 组成群落的植物类群数

萌发阶段幼芽和嫩茎叶的生长, 主要依靠根系存贮营养物质流, 其自身的少量光合产物也促其生长, 用下面的常微分方程初值问题描述幼芽和嫩茎叶的生长动态:

$$\begin{cases} \frac{d(PSHT_i)}{dt} = PFLOW_{1i} + PGWF_i + PSEED_i - PSDBF_i \\ PSHT_i|_{t=0} = PSHT_{i0} \end{cases} \quad (4)$$

$$(i = 1, 2, \dots, M)$$

此处

t : 时间 (天)

$PSHT_i$: 第 i 个植物类群地上绿色生物量 (克/米²)

$PSHT_{i0}$: 初始时刻 t_0 时 $PSHT_i$ 的初值

$PGWF_i$: 第 i 个植物类群分配到地上部分的每日净光合产物 [克/(米²·日)]

$PSEED_i$: 种子萌发地上生物量 [克/(米²·日)]

$PSDBF_i$: 茎叶每日死亡生物量 [克/(米²·日)] (计算见后)

Sauer (1978) 指出, 植物的幼芽茎叶在超过它的活重的 2—5% 以前, 光合作用能力弱且光合产物数量少, 不足以维持呼吸和生长发育的能量需要, 仍须依赖于活根系存贮的营养物质。位于 2—5% 之间的茎叶重/活重的具体数值, 是由植物特定的种或类群决定的。该数值也恰恰表示了活根系碳水化合物存贮中可用于初始萌发生长的大致比例。当某个植物类群的茎叶重/活重比超过该数值时, 表明叶子的光合产物可以保证其呼吸和生长发育的需要, 活根系存贮的营养物质不再向地上茎叶输送, 宣告萌动过程结束。此

外,物候期也是活根系存贮向芽茎叶输送的限制因素.当植物进入衰老物候期而到达一个生命周期的尾声时,地上部分停止生长,营养物质主要用于积累根系存贮,以备维持冬眠期消耗和下一年萌发需要,即使茎叶生物量比小于上述比值,根系也不会再向地上部分输送它的营养存贮.因此,(3)式的完整形式为:

$$PFLOW_{1i} = \begin{cases} PROOT_i \cdot C_{1i} \cdot \min(PSTE, PSWE); & \text{当 } PSHT_i / (PSHT_i + PROOT_i) \leq C_{2i} \text{ 且 } t < PT_i \text{ 时 (3)'} \\ 0; & \text{其他} \end{cases} \quad (i = 1, 2, \dots, M)$$

这里

C_{2i} : 第 i 个植物类群的地下一地上传输阈限(比值,百分数)

PT_i : 第 i 个植物类群衰老物候期初始天(日历天)

除异针茅、羊茅、紫羊茅和草熟禾等禾本科植物依靠种子繁殖外,高寒草甸多年生植物大部分以营养繁殖为主.种子萌发也少量地增加地上和地下生物量.因为缺少这方面的细致工作,只能做一粗略的估计.禾本科植物类群依靠种子繁殖的种类较多,估计其种子生物量是其最大绿色生物量的 $1/10$; 杂草及莎草类群主要依靠营养繁殖,估计其种子生物量分别是其绿色最大生物量的 $1/30$.按高寒草甸植物地上、地下生物量的通常比例(3:7),于萌动期 30% 的种子生物量分配到地上部分($PSEED_i$),余下的 70% 分配到地下根系($PSEDR_i$).

根系(包括根颈)的生长方程为:

$$\begin{cases} \frac{d(PROOT_i)}{dt} = -PFLOW_{1i} + PSRF_i + PSEDR_i - PRTDF_i \\ PROOT_i|_{t=0} = PROOT_{i0} \end{cases} \quad (5)$$

$(i = 1, 2, \dots, M)$

式中

$PROOT_{i0}$: 初始时刻 t_0 时 $PROOT_i$ 的初值

$PSEDR_i$: 种子萌发根系生物量[克/(米²·日)]

$PSRF_i$: 第 i 个植物类群分配到根系的每日净光合产物[克/(米²·日)]

$PRTDF_i$: 第 i 个植物类群根系死亡率[克/(米²·日)](计算见后)

2. 粗光合作用

植物光合作用包含着复杂的生物化学和生物物理过程,甚至某些生理过程到目前为止还不太清楚.模拟叶绿素吸收太阳能,电磁能转变为活跃的化学能,再通过暗反应转变为稳定化学能的光生物化学反应过程不是本文的主题,本文主要从生理-生态的角度模拟环境因素对光合作用的影响,从而获得在变化的环境条件下各植物类群的粗光合作用率.

影响植物类群光合作用的生态因素很多,主要的非生物因素有温度、土壤水分、二氧化碳浓度、光辐射强度、光质及土壤矿质营养元素;主要的生物因素有形态、生产结构、竞争、碳同化的生化途径(C_3 、 C_4 或CAM)及物候等.这些因素既相互协调又相互制约,某些生物因素又影响非生物因素的再分配,例如,生产结构及类群间竞争直接影响截断辐射; C_4 植物的维管束鞘结构起一个“二氧化碳泵”的作用,增大光合部位的

二氧化碳浓度。因此，在模拟这些因素对光合作用的影响时，将生物因素结合到直接影响光合作用的非生物因素之中。

1) 土壤水效应 土壤水势影响植物对土壤水的利用。当土壤水势下降时，土壤微粒对土壤水的吸附力增大，植物根系水分渗透率降低，气孔收缩，随之光合作用率减小。光合作用的土壤水效应 (PEW_i) 近似与土壤水势成比例变化，而土壤水势随土壤含水量呈非线性变化。将土壤水效应与土壤含水量之间的函数关系分段线性化并标准化，其表达式同于 (2) 式 (图 3)，即：

$$PEW_i = PSWE \quad (6)$$

$$(i = 1, 2, \dots, M)$$

2) 温度效应 温度直接影响光合作用过程中催化酶的活性，进而影响光合速率。

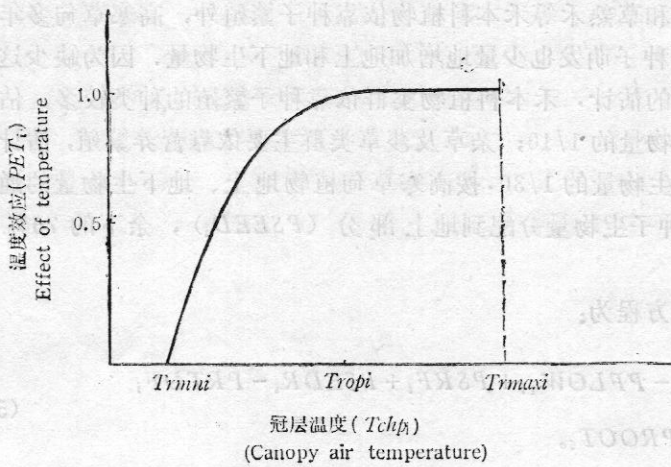


图 4 粗光合作用的温度效应

Fig.4 The effect of temperature on gross photosynthesis.
 $Trmni$: 温度下限 (minimum temperature); $Tropi$: 最适温度 (optimum temperature); $Trmaxi$: 温度上限 (maximum temperature)

当温度降低时，酶促反应速度下降，光合速率也随之下降。当温度逐渐升高到最适温度时，粗光合作用速率也随之增大到最大值。若温度超过最适温度，由于酶的钝化，粗光合速率不再增加。当温度过高而超过光合作用温度上限时，高温破坏了酶和光合器官，光合作用停止，出现高温死亡。粗光合作用率随温度变化曲线类似抛物类 (黄策，王天铎，1986)。最适温度，上、下限温度由植物类群或种决定，

但生活在不同生境中的同一种植物，由于长期适应和遗传的结果，这些温度参数也不尽相同，例如生长在高温地区的植物有较高的最适温度，而生长在低温地区的植物有较低的最适温度 (Singh, 1980)。于是各植物类群的光合作用温度效应 (PET_i) 可表示为 (图 4)：

$$PET_i = \begin{cases} 0; & \text{当 } T_{cnp} < Trmni \text{ 时} \\ 1 - \frac{(T_{cnp} - Tropi)^2}{(Tropi - Trmni)^2}; & \text{当 } Trmni \leq T_{cnp} \leq Tropi \text{ 时} \\ 1; & \text{当 } Tropi < T_{cnp} \leq Trmaxi \text{ 时} \\ 0; & \text{当 } Trmaxi < T_{cnp} \text{ 时} \end{cases} \quad (7)$$

$$(i = 1, 2, \dots, M)$$

这里

T_{cnp} : 冠层温度 ($^{\circ}C$)

$Trmni$: 第 i 个植物类群光合作用温度下限 ($^{\circ}C$)

$Trop_i$: 第 i 个植物类群光合作用最适温度 ($^{\circ}C$)

T_{rmax_i} : 第 i 个植物类群光合作用温度上限 ($^{\circ}C$)

植物进行光合作用的微气候温度是冠层温度, 而光合作用只有在光的照射下才能进行, 因此, 只须考虑白天的冠层温度. 本模型中以天为时间单位计算粗光合作用率, 各因素对光合作用的效应都是白天的平均效应. 用以计算温度效应的冠层温度 T_{cnp} 就是白天的冠层平均温度. 下面来讨论 T_{cnp} 的计算方法.

太阳是地球表层热量的来源. 白天地球表层吸收太阳短波辐射能, 积累热量, 地温升高, 经过热传导气温升高. 夜间地球表层通过长波辐射向大气释放热量, 地温、气温逐渐降低, 而且释放热量时间越长, 地、气温下降幅度越大. 显然于夜间与白天的交界点——日出时刻地、气温最低. 中午太阳高度角最大, 辐射最为强烈, 在地-气热量平衡下, 最高气温出现时间一般滞后 2 小时左右. 冠层温度除受气温影响外, 还受到达冠层的太阳辐射能影响. 日出时刻太阳辐射为 0, 冠层温度降至最低且等于最低气温. 冠层最高温度出现时间与最高气温相同, 但冠层截断部分太阳辐射能, 冠层最高温度要大于最高气温. Parton (1978) 根据 Oed (1969) 的观测结果提出一个计算冠层最高温度的公式为:

$$C_m = \begin{cases} T_x + (S_A - 300) \cdot 0.035; & \text{当 } S_A \geq 300 \text{ 时} \\ T_x; & \text{当 } S_A < 300 \text{ 时} \end{cases} \quad (8)$$
$$S_A = S_c (1 - 0.53 \cdot C_L) \quad (9)$$

式中

C_m : 冠层最高温度 ($^{\circ}C$)

T_x : 最高气温 ($^{\circ}C$)

S_A : 到达地面日总辐射量 [卡/(厘米 2 ·日)]

S_c : 晴朗无云时到达地面日总辐射量 [卡/(厘米 2 ·日)]

C_L : 日平均云量百分数

基于冠层最高、最低温度及其出现的时刻, 可以模拟任一时刻的冠层温度. 用 D 表示白天的长度 (小时), m 表示从日出时刻算起的白天时刻 (小时), 设白天瞬时冠层温度按正弦曲线变化:

$$T_m = (C_m - T_n) \sin \left(\frac{m}{l} \cdot 2\pi \right) + T_n \quad (10)$$

式中

T_m : 白天第 m 时刻的冠层温度 ($^{\circ}C$)

T_n : 最低气温 ($^{\circ}C$)

l : 待定参数 (小时)

前已述及, 在 $m=0$ 时刻 (日出) 瞬间冠层温度等于最低气温 T_n , 在当地时间下午 2 点即 $m = \frac{D}{2} + 2$ 时刻瞬时冠层温度等于最高冠层温度 C_m , 据此二插值条件, 易得:

$$l = 2(D + 4)$$

将 l 代入 (10)

$$T_m = (C_m - T_n) \sin \left(\frac{m\pi}{D+4} \right) + T_n \quad (11)$$

即是计算白天瞬时冠层温度的截断正弦曲线. 将其在整个白天内积分并按白天长度平均, 可获得白天冠层平均温度 T_{cnp} :

$$T_{cnp} = \frac{1}{D} \int_0^D T_m dm$$

$$= \frac{C_m - T_n}{D} \left(\frac{D+4}{\pi} \right) \left(1 - \cos \frac{m\pi}{D+4} \right) + T_n \quad (12)$$

在非生命亚系统模型 (见本集) 中, 海北定位站地区可照时间 (白天长度) D 、到达地面太阳辐射 S_A 及日平均气温均是输出变量, (8) 式中的 T_x 及 T_n 用下式获得:

$$\begin{cases} T_x = T_r + \frac{\Delta T_R}{2} \\ T_n = T_r - \frac{\Delta T_R}{2} \end{cases} \quad (13)$$

这里

T_r : 日平均气温 ($^{\circ}\text{C}$)

ΔT_R : 气温日较差 ($^{\circ}\text{C}$)

这里附带说明, 非生命亚系统模型输出变量中, 降水可选择为随机降水; 但日平均气温是非随机的, 不能反映热量指标的年间随机波动性及其对初级生产的影响, 故现将日平均气温随机化. 通常日平均气温 (T_r) 以正态分布 $N(\mu, \sigma)$ 围绕历年平均值 (\bar{T}_r) 随机波动, 若波动幅度为 ΔT 度, 则:

$$\int_{\bar{T}_r - \frac{\Delta T}{2}}^{\bar{T}_r + \frac{\Delta T}{2}} \rho(t) dt \approx 1 \quad (14)$$

注意

$$\int_{\mu - 3\sigma}^{\mu + 3\sigma} \rho(t) dt \approx 1$$

于是近似有

$$\begin{cases} \mu = \bar{T}_r \\ \sigma = \frac{\Delta T}{6} \end{cases} \quad (15)$$

此处

$$\rho(t) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} e^{-\frac{(t-\mu)^2}{2\sigma^2}} = N(\mu, \sigma)$$

已知 \bar{T}_r 和 ΔT , 利用 (15) 求得 $N(\mu, \sigma)$. 再设 r_1, r_2 分别是由非生命亚系统模型提供的 $[0, 1]$ 上均匀分布随机数, 由

$$r_1 = F(T_{r_1}) = \int_0^{T_{r_1}} \rho(t) dt$$

$$r_2 = F(T_{r_2}) = \int_0^{T_{r_2}} \rho(t) dt$$

得

$$T_r = \sigma (-2 \ln r_1) \sin(2\pi r_2) + \mu = \frac{\Delta T}{6} (-2 \ln r_1) \sin(2\pi r_2) + \bar{T}_r \quad (16)$$

用(16)式产生带随机偏差的日平均气温。

3) 太阳辐射效应 到达植株冠层的直接辐射及漫射(S_A),一部分被反射回空中,有可能被植物利用的辐射能是净太阳辐射(S_B)。绿色茎叶和立枯构成冠层;冠层截断净辐射的多少依赖植物的覆盖度、叶面积指数、叶片相互蔽程度、站立姿态及叶片排列角度等冠层几何结构,而光合作用中的辐射效应由叶片截断光通量与特定植物类群的饱和光通量决定。

A. 覆盖度 于植物能够生长的面积范围内考虑,如果植物分布较均匀,那么,植物的覆盖度在达到1以前与地上茎叶生物量成正比。对于第*i*个类群,设这个比例常数为 C_{3i} ,于是第*i*个类群的覆盖度为:

$$PC_i = \begin{cases} (PSHT_i + PSDB_i) / C_{3i}; & \text{当 } PSHT_i + PSDB_i \leq C_{3i} \text{ 时} \\ 1; & \text{当 } PSHT_i + PSDB_i > C_{3i} \text{ 时} \end{cases} \quad (17)$$

($i = 1, 2, \dots, M$)

此处

PC_i : 第*i*类群的覆盖度

$PSHT_i$: 第*i*类群的地上绿色生物量(克/米²)

$PSDB_i$: 第*i*类群的立枯生物量(克/米²)

C_{3i} : 第*i*类群覆盖度为1时在1米²地面上茎叶(活的+死的)生物量(克/米²)

(17)式下半支等式隐含着当地上生物量在 C_{3i} 以上时,类群植株高度提高而覆盖度仍保持为1。

当植物群落的总覆盖度小于1时,各类群相互遮盖不多,总覆盖度可取为各类群覆盖度之和

$$PCT = \begin{cases} \sum_{i=1}^M PC_i; & \text{当 } \sum_{i=1}^M PC_i \leq 1 \text{ 时} \\ 1; & \text{当 } \sum_{i=1}^M PC_i > 1 \text{ 时} \end{cases} \quad (18)$$

这里PCT是群落的总覆盖度。

B. 叶面积指数 各类群植物的叶面积(单面)也基本上与其地上茎叶生物量成正比。为了简化计算,这里没有探讨叶片生长扩展过程,而是通过地上生物量的线性函数来估计叶面积指数

$$PLAT_i = (PSHT_i + PSDB_i) / C_{4i} \quad (19)$$

($i = 1, 2, \dots, M$)

式中

$PLAT_i$: 第*i*类群的总叶面积指数

C_{4i} : 第*i*类群植物叶面积指数为1时在1米²地面上茎叶生物量(克/米²)

群落的总叶面积指数(PLATT)是构成群落的各类群叶面积指数之和

$$PLATT = \sum_{i=1}^M PLAT_i \quad (20)$$

群落或类群的总叶面积指数不但包括活叶,而且包括死叶的叶面积指数,活叶的叶面积

指数估计方法同于总叶面积指数:

$$PLAL_i = PSHT_i / C_{4i}; \quad (i = 1, 2, \dots, M)$$

$$PLALT = \sum_{i=1}^M PLAL_i \quad (21)$$

$PLAL_i$ 是第 i 类群活叶的叶面积指数, $PLALT$ 是群落的活叶叶面积指数. 总叶面积指数与活叶面积指数之差即为死叶的叶面积指数.

C. 冠层净辐射截断 入射的短波净辐射被植物冠层截断的比例是叶面积指数的指数饱和函数 (Anderson 和 Denmead, 1969)

$$I = f(a) = 1 - e^{-za}$$

$$z = \begin{cases} 1.25; & \text{当 } a < 0.5 \text{ 时} \\ 1.1; & \text{当 } 0.5 < a < 1 \text{ 时} \\ 0.9; & \text{当 } a \geq 1 \text{ 时} \end{cases} \quad (22)$$

式中

I : 植物冠层截断净辐射的比例

a : 叶面积指数

z : 指数阶跃系数

D. 叶子净辐射截断 当植株分布较稀疏或叶面积较小时, 各植物类群之间对光的遮挡很少, 基本上不存在类群间的光竞争, 此时按 (22) 式计算各类群冠层净辐射截断比例. 我们用各类群覆盖度之和来度量植株疏密和叶片繁茂程度, 于是有:

$$SI_i = f(PLAT_i); \quad \text{当 } \sum_{i=1}^M PC_i \leq 1 \text{ 时} \quad (23)$$

$$(i = 1, 2, \dots, M)$$

这里 SI_i 是第 i 个类群冠层截断净辐射比例, 函数关系 f 是由 (22) 式定义的, $PLAT_i$ 是第 i 类群的叶面积指数, PC_i 是第 i 类群覆盖度.

当植物群落生长茂盛, 各类群冠层之间竞争阳光、相互影响截断辐射时, 已不适用于 (22) 式直接计算各类群的冠层截断辐射. 这时首先用 (22) 式计算整个群落的冠层截断辐射, 如果群落冠层的垂直结构只有一层, 群落冠层截断的净辐射应按叶面积指数平均分配给各植物类群冠层 (Sauer, 1978)

$$SI_i = f(PLATT) \cdot \frac{PLAT_i}{PLATT}; \quad \text{当 } \sum_{i=1}^M PC_i > 1 \text{ 时} \quad (24)$$

$$(i = 1, 2, \dots, M)$$

式中, $PLATT$ 是整个群落的总叶面积指数.

在高寒草甸如果不放牧家畜或割草, 禾草植株高度超过莎草和杂草株高一倍以上, 高寒草甸形成二层地上垂直结构; 上层为禾草, 下层为几乎处于同一水平高度的莎草和杂草. 在光竞争中, 禾草的叶片由于它的有利垂直分布位置而处于优势地位. 当上层的禾草较稀疏时, 上层对下层的光阻断影响可以忽略; 反之, 较密集的禾草首先阻断一部分净辐射, 余下的才可能被下层叶片截断. 禾草的疏密程度仍用其覆盖度表示, 根据对高寒草甸主要植被类型矮嵩草草甸的观测, 当禾草的覆度 (PC_1) 超过 0.15 时, 上层禾

草已明显影响下层莎草和杂草的光截断；当 $PC_1 < 0.15$ 时，稀疏的上层可以忽略，群落垂直结构看作一层。考虑到群落的垂直结构的变化，(24) 式被修改为：

$$SI_i = f(PLATT) \cdot \frac{PLAT_i}{PLATT}; \text{ 当 } \sum_{i=1}^M PC_i > 1 \text{ 且 } PC_1 \leq 0.15 \text{ 时}$$

$$(i = 1, 2, \dots, M)$$

$$SI_1 = f(PLAT_1) \tag{25}$$

$$SI_i = [f(PLATT) - SI_1] \frac{PLAT_i}{(PLATT - PLAT_1)}; \text{ 当 } \sum_{i=1}^M PC_i > 1$$

$$\text{且 } PC_1 > 0.15 \text{ 时}$$

$$(i = 2, \dots, M)$$

显然，各植物类群截断净辐射比例之和不能超过 1。若其超过 1，则将各类群截光比例标准化，

$$SI1_i = \begin{cases} \frac{SI_i}{\sum_{i=1}^M SI_i}; & \text{当 } \sum_{i=1}^M SI_i > 1 \text{ 时} \\ SI_i; & \text{当 } \sum_{i=1}^M SI_i \leq 1 \text{ 时} \end{cases} \tag{26}$$

$$(i = 1, 2, \dots, M)$$

$SI1_i$ 是标准化处理后第 i 类群冠层截断净辐射比例。

只有绿色叶子截断的净辐射才可能用于光合作用。将冠层截断辐射按叶面积分别平均分配给活叶和死叶，那么，活叶截断净辐射比例为：

$$PSI1_i = SI1_i \cdot \frac{PLAL_i}{PLAT_i} \tag{27}$$

$$(i = 1, 2, \dots, M)$$

显然，活叶截断的辐射比例不会超过活叶的叶面积指数，为了校正前述估计，尤其在叶面积较小时可能带来的过估计，取

$$PSI_i = \min(PLAL_i, PSI1_i) \tag{28}$$

$$(i = 1, 2, \dots, M)$$

作为 $PSI1_i$ 的校正直。

如果某一植物类群的叶片水平排列且互不遮挡，那么，活叶的叶面积指数就是活叶截断辐射的比例，也是在各种叶片排列分布方式下活叶截断辐射比例的最大值。令

$$PES_i = \frac{PSI_i}{PLAL_i} \tag{29}$$

$$(i = 1, 2, \dots, M)$$

则 $1 - PES_i$ 刻划了植物类群内部叶面倾斜及叶片间遮挡程度。我们称 PES_i 为截光效应。

E. 太阳辐射效应 植株单叶的光合作用随辐射强度的变化呈一饱和曲线，光饱和点是由植物生理特性和叶片结构决定。下面依据该曲线研究群体叶片的辐射效应。由于群体的形态及生产结构不同于单叶，在同样的太阳辐射强度之下，叶片的实际辐射强度不同，因而群体的光合作用曲线与单叶有所不同。在 1 米^2 的地面上考虑，叶面积指

数在数值上等于叶面积, 为了方便就用叶面积指数表示叶面积 (米²), 设第 i 个类群平均单叶光饱和强度为 SRS_i [卡/(厘米²·日)], 则:

$$SRSF_i = SRS_i \cdot PLAL_i \quad (30)$$

表示在 1 米²地面上该类群植株全部叶片达到饱和的饱和辐射通量 [卡/(米²·日)], 在 1 米²地面上净太阳辐射通量为:

$$SRF_1 = S_B \cdot 1 \text{ 米}^2$$

植物类群活叶截断的净辐射通量为:

$$SRF_i = SRF_1 \cdot PSI_i \quad (31)$$

$$(i = 1, 2, \dots, M)$$

这里 S_B 是净太阳辐射 [卡/(厘米²·日)], SRF_i 的单位是 [卡/(米²·日)], 若植物类群活叶截断的净辐射通量超过饱和辐射通量, 按平均分配各叶片光饱和, 光合作用率不再增高, 故取活叶截断净辐射通量与饱和辐射通量之间的最小值作为光合辐射通量, 它与饱和辐射通量之比

$$\begin{aligned} PER_i &= \frac{\min(SRF_i, SRSF_i)}{SRSF_i} \\ &= \frac{\min(S_B \cdot 1 \text{ 米}^2 \cdot PSI_i, SRS_i \cdot PLAL_i)}{SRS_i \cdot PLAL_i} \quad (32) \end{aligned}$$

$$= \frac{\min(S_B \cdot PES_i, SRS_i)}{SRS_i}$$

$$(i = 1, 2, \dots, M)$$

表示光合辐射通量达到饱和辐射通量的程度, 称为光合作用的太阳辐射效应。

4) 二氧化碳效应 二氧化碳是光合作用的原料, 二氧化碳的浓度直接影响其沿气孔—细胞间隙—叶绿体的扩散速度, 从而影响光合速率. 高寒草甸全年多风, 冠层结构简单, 冠层内外二氧化碳浓度相差不多, 加之植株低矮, 土壤呼出的二氧化碳可直接进入冠层, 因此假设冠层内二氧化碳浓度恒定为大气二氧化碳浓度. 与限制高寒草甸植物光合速率的主要因素相比, 二氧化碳是比较充足的, 故取二氧化碳效应 ($PECO_i$) 恒为 1.

5) 矿质营养元素效应 矿质营养元素直接或间接地参加光合作用. 其中以氮、磷、钾元素对光合作用影响最大. 高寒草甸的土壤为高山草甸土, 发育该土壤的母质含钾丰富, 表土钾贮量很高且多以离子状态存在, 容易释放 (乐炎舟等, 1982), 因此, 取 K 对光合作用的效应 (PEK_i) 为 1. 高山草甸土有机质含量高达 6—12%, N、P 多以有机态存在, 土壤潜在肥力高, 植物的摄取相对库存量微不足道 (乐炎舟等, 1982). 但在半干旱季风性高原气候影响下, 土壤微生物活性弱, 矿化过程和生物化学过程缓慢, 矿质养分释放慢, 速效比例低. 加之长期过牧和鼠、虫害, 草地处于不同程度的退化状态, 破坏了 N、P 循环的平衡, 呈现出季节性速效成分供不应求. 因尚未构成分解者及矿质营养元素循环子模型, 无法获得矿质元素的动态, 根据高寒草甸的施肥试验 (张松林等, 1985), 估计 N、P 在生长季节对光合作用的平均效应 (PEN_i 、 PEP_i) 均为 0.85. 待完成上述子模型之后, 再赋予其动态值.

6) 物候效应 植物于不同的物候期各器官的生理功能有所差异, 光合速率也不同. 营养生长期叶片光合速率较高, 进入生殖生长期后叶片逐渐衰老, 光合速率下降, 直至叶片枯黄, 光合功能丧失. 不仅随着物候进程单株植物的生理功能发生变化, 还伴

随着类群和群落季相和结构特征的变化，后一变化对光合作用的影响已在辐射效应中考虑，此处的物候效应只表现前一变化对光合作用的影响。假定各类群植物进入生殖生长期以后（第4、5、6物候期）叶片的光合速率线性减小，直至衰老期（第6物候期）结束时减小为0，那么，物候效应为：

$$PEPN_i = \begin{cases} 1, & \text{当 } t \leq PNE3_i \text{ 时} \\ 1 - \frac{1}{PNE6_i - PNE3_i} (t - PNE3_i), & \text{当 } PNE3_i < t \leq PNE6_i \text{ 时} \\ 0, & \text{当 } t > PNE6_i \text{ 时} \end{cases} \quad (33)$$

(i = 1, 2, \dots, M)

这里

$PEPN_i$ ：第*i*植物类群关于光合作用的物候效应

(32) $PNE3_i$ ：第*i*植物类群第3个物候期（展叶盛期）终止日期（日历天）

$PNE6_i$ ：第*i*植物类群第6个物候期（衰老期）的结束日期（日历天）

t ：时间（日历天）

7) 粗光合作用 上述8个因子不但同时单独地限制光合作用，而且它们之间互相影响。这些因子的独立限制作用表现为限制因子定律，即最低量因子是关键限制因子。事实上，它们之间及其与生物因子之间的相互作用也影响着光合作用速率，例如，太阳辐射增强，引起温度升高，二氧化碳扩散速度增大；辐射、土壤水及气温等气候变量控制植物物候的进程；植物类群和群落的结构又影响冠层的小气候。关于这种相互作用对光合、呼吸生理，乃至初级生产力的影响，到目前为止还不很清楚（Singh等，1980）。为了体现对光合作用此二类影响，我们用各因子光合效应的乘积形式计算粗光合作用率：

$$PS_i = PMAX_i \cdot PET_i \cdot PEW_i \cdot PECO_i \cdot PER_i \cdot PEPN_i \cdot PEN_i \cdot PEP_i \cdot PEK_i \cdot PSHT_i \quad (34)$$

(i = 1, 2, \dots, M)

式中

PS_i ：第*i*个植物类群的粗光合作用率[克光合产物/(米²·日)]

$PMAX_i$ ：第*i*个植物类群在最佳条件下（即各因子效应皆为1）单位绿色植物生物量最大每日粗光合作用率[克光合产物/(克生物量·日)]

3. 呼吸

植物的呼吸过程是植物体内物质的氧化分解过程，它为植物的生命活动提供能量以带动各种生理过程，因此是新陈代谢的异化方面。同时，呼吸的中间产物为植物体内有机物的转化提供原料，所以呼吸是植物的代谢中心。

影响植物呼吸的诸多因素中，温度是最主要的因素之一，其他的主要因子包括光合作用率、物候、二氧化碳和氧气浓度及组织机械损伤。我们把宽广多风草原上的二氧化碳和氧气浓度视为恒定不变因子，如果植物不被消费者啃食，而物候及土壤水等因子通过对光合作用率的限制来影响呼吸，那么，呼吸就是温度和粗光合作用的函数。至于植物组织机械损伤引起的呼吸增加，将在食草消费者，特别是大型家畜放牧部分予以考虑。

白天在太阳辐射下冠层温度高，呼吸代谢强烈，夜间温度降低，呼吸相对减弱。为了简化呼吸的估计，将夜间呼吸合并到白天，以白天的呼吸作为日呼吸率，也不再细分为光呼吸、暗呼吸及地下、地上部分呼吸。Dye 等 (1972) 估计，若白天冠层温度从净光合作用的最低温度上升到最适温度，日呼吸率占粗光合作用率的比例从 0 线性地上升到 0.3；若从最适温度上升到最高温度，这个比例线性地从 0.3 上升到 1.0。当冠层温度在粗光合作用最低温度附近时，植物的呼吸很微弱，因此净光合作用的最低温度近似等于粗光合作用的最低温度。呼吸的最适温度通常高于粗光合作用的最适温度，于是净光合作用的最适温度等于粗光合作用的最适温度。当温度达到粗光合作用最高温度以上时，植物体内各种酶和光合器官遭到破坏，光合作用停止，呼吸也基本停止，所以净光合作用最高温度与粗光合作用最高温度基本一致。为了减少输入参数，把净光合作用的温度三点取成相近的粗光合作用温度三点，那么，日呼吸率可以表为：

$$RES_i = PS_i \cdot PREP_i \quad (35)$$

$$(i = 1, 2, \dots, M)$$

其中

$$PREP_i = \begin{cases} 0; & \text{当 } T_{cnp} \leq T_{rmn_i} \text{ 时} \\ \frac{0.3}{T_{rop_i} - T_{rmn_i}} (T_{cnp} - T_{rmn_i}); & \text{当 } T_{rmn_i} < T_{cnp} \leq T_{rop_i} \text{ 时} \\ 0.3 + \frac{0.7}{T_{rmax_i} - T_{rop_i}} (T_{cnp} - T_{rop_i}); & \text{当 } T_{rop_i} < T_{cnp} \leq T_{rmax_i} \text{ 时} \\ 1; & \text{当 } T_{cnp} > T_{rmax_i} \end{cases} \quad (36)$$

$$(i = 1, 2, \dots, M)$$

式中

RES_i ：第 i 植物类群呼吸率 [卡 / (米²·日)]

$PREP_i$ ：第 i 植物类群呼吸率占粗光合作用率的比例，是温度的函数

4. 净光合作用

净光合作用率 [$PNPS_i$ ，克光合产物 / (米²·日)] 等于粗光合作用率与呼吸率之差

$$PNPS_i = PS_i - RES_i \quad (37)$$

$$(i = 1, 2, \dots, M)$$

5. 运输分配

植物体是具有自我调节功能的矛盾统一体。有机物生产器官（叶子）合成的有机物除被自身利用外，还运输分配到消费和存贮器官，为正常生长发育和维持生命活动提供物质和能量。本文不模拟植物各器官的详细分化生长过程，而粗略地把植株分为地上部分（茎、叶、花、果）和地下根系（包括根颈）二部分，因此只须考虑叶子的光合产物用于地上茎叶乃至生殖器官生长发育所占的比例及运输分配到根系的比例。

植物于不同生长发育期中各有明显地生长中心，这个中心就是光合产物分配中心。春天返青时，消耗根系存贮的碳水化合物生长幼芽和嫩叶。当嫩叶长大其光合产物足以

维持自身需要后, 光合产物主要用于叶片扩展、新叶和茎的生长, 同时有一部分光合产物运输到地下用于根系的生长. 在整个营养生长期中光合产物向地下根系运输分配较少, 根系的生长滞后于茎叶的生长 (Ares, 1976). 随着植物体的成熟, 流向地下的光合产物逐渐增多, 促使根系快速生长及补充养分存贮, 在原来的冠/根比被恢复以前, 地上部分不可能更快速地增长 (Brouwer 和 de Wit, 1968; Dittmer, 1973). 在生殖生长期中, 地上茎叶除了维持呼吸和少量更新外, 分配给地上部分的光合产物主要用于生殖器官的生长发育, 运输分配到地下的有机物也较营养生长期为多. 到衰老期除了维持地上部分呼吸外, 几乎全部光合产物都流向地下增加根系存贮, 准备进入不良气候条件下的冬眠期, 为冬天呼吸消耗和春天返青提供碳水化合物. 这些事实说明, 光合产物的运输分配与植物的物候进程密切相关. 此外, 运输分配还可能与土壤中矿质元素、水的供应状况和温度等有关, 因影响机制尚不很清楚, 故暂且忽略这些影响. 放牧或割草也可能影响运输分配, 我们将在消费者部分予以考虑. 根据以上分析, 假设光合产物运输分配到地下根系的比例在营养生长期为最小, 进入生殖生长期后线性增加, 到衰老期达到最大分配比

$$PSRR_i = \begin{cases} PSRmin_i; & \text{当 } t \leq PNE3_i \text{ 时} \\ PSRmin_i + \frac{PSRmax_i - PSRmin_i}{PNE6_i - PNE3_i} (t - PNE3_i); & \text{当 } PNE3_i < t \leq PNE6_i \text{ 时} \\ PSRmax_i; & \text{当 } t > PNE6_i \text{ 时} \end{cases} \quad (38)$$

($i = 1, 2, \dots, M$)

这里

$PSRR_i$: 第 i 植物类群光合产物流向根系的运输分配比

$PSRmin_i$: $PSRR_i$ 的最小值

$PSRmax_i$: $PSRR_i$ 的最大值

$PNE3_i$ 和 $PNE6_i$ 分别是第 i 植物类群第3和第6物候期的终止日期 (日历天)

运输分配到根系的光合产物流为:

$$PSRF_i = PNPS_i \cdot PSRR_i \quad (39)$$

($i = 1, 2, \dots, M$)

地上部分利用的光合产物流为:

$$PGWF_i = PNPS_i \cdot (1 - PSRR_i) \quad (40)$$

($i = 1, 2, \dots, M$)

此处

$PSRF_i$: 第 i 植物类群流向根系的净光合产物流 [克光合产物 / (米²·日)]

$PGWF_i$: 第 i 植物类群留于地上部分的净光合产物流 [克光合产物 / (米²·日)]

$PNPS_i$: 第 i 植物类群的净光合作用率 [克光合产物 / (米²·日)]

6. 活的地上部分和地下部分生物量动态方程

流向地上绿色部分的生物量流有根系输送流 ($PELOW_1$)、净光合产物流 ($PGWF_i$) 和种子萌发流 ($PSEED_i$), 流出地上绿色部分的生物量流是死亡流 ($PSDBF_i$), 因此活的地上部分 (茎、叶、花、果实) ($PSHT_i$) 生物量动态方程仍为 (4) 式.

流向活根系（包括根颈）的生物量流有净光合产物流（ $PSRF_i$ ）和种子萌发流（ $PSEDR_i$ ），流出是根系输送流（ $PFLOW1_i$ ）和死亡流（ $PRTDF_i$ ），所以活根系的生物量动态方程仍为（5）式。

7. 地上绿色部分死亡

随着植物的生命进程，各器官的生理功能逐渐衰退，组织细胞衰老死亡。处于生长旺盛期的植物几乎没有枯叶，而成熟阶段的植物枯叶较生长旺盛阶段多，但就整个植株而言还是少量的。败花、成熟的果实或种子没有光合能力，并将漂洒到地面，因此将它们也并入茎叶死亡，统称为地上绿色部分死亡。进入衰老期后，由于不利气候条件即将来临，地上绿色部分相继全部死亡。假定营养生长期没有物候因素引起的死亡，此后物候引起的死亡线性增加，生殖生长期后期只有10%的物候死亡，大部分物候死亡出现在衰老期，那么，地上绿色部分死亡的物候效应可表示为：

$$PDPN_i = \begin{cases} 0; & \text{当 } t \leq PNE3_i \text{ 时} \\ \frac{0.1}{PNE5_i - PNE3_i} (t - PNE3_i); & \text{当 } PNE3_i < t \leq PNE5_i \text{ 时} \\ 0.1 + \frac{0.9}{PNE6_i - PNE5_i} (t - PNE5_i); & \text{当 } PNE5_i < t \leq PNE6_i \text{ 时} \\ 1; & \text{当 } t > PNE6_i \text{ 时} \end{cases} \quad (41)$$

$(i = 1, 2, \dots, M)$

式中

$PDPN_i$: 第*i*植物类群地上绿色部分死亡的物候效应

$PNEM_i$: 第*i*植物类群第*M* ($M = 1, 2, \dots, 9$) 物候期的终止时间（日历天）

t : 时间（日历天）

除了与环境周期变化相协调的生命进程决定在生长发育后期植株地上部分必然衰老死亡外，外界环境的异常恶化，例如低温、高温和涝旱，于植物生长发育的各个阶段都可能引起伤害死亡。生长季节接近半湿润气候的高寒草甸，难得发生涝灾，故只考虑低、高气温和干旱灾害。

高寒草甸植物多为耐寒中生植物，耐热性较差，估计当冠层白天平均温度超过粗光合作用最适温度 10°C 处开始出现高温死亡，死亡比例随温度线性增加，达到粗光合作用最高温度后热损伤死亡比例达到最大，因此高温死亡效应为：

$$PDTH_i = \begin{cases} 0; & \text{当 } Tcnp \leq Trop_i + 10 \text{ 时} \\ \frac{1}{Trmax_i - (Trop_i + 10)} [Tcnp - (Trop_i + 10)]; & \text{当 } Trop_i + 10 < Tcnp \leq Trmax_i \text{ 时} \\ 1; & \text{当 } Tcnp_i > Trmax_i \text{ 时} \end{cases} \quad (42)$$

$(i = 1, 2, \dots, M)$

若冠层白天平均温度低于粗光合作用最低温度，对于昼夜温差大的高寒草甸，夜间气温更低，植物地上部分开始出现低温饥饿和冻伤死亡。当日平均气温在冻死临界温度以上时，低温引起的死亡量较少，以 0°C 为界将该过程线性化，通过低温死亡效应

$$PDTL_i = \begin{cases} 0; & \text{当 } T_{cnp} \geq Trm_i \text{ 时} \\ \frac{Trm_i - T_{cnp}}{Trm_i}; & \text{当 } 0^\circ\text{C} \leq T_{cnp} < Trm_i \text{ 时} \\ 1; & \text{当 } T_{cnp} < 0^\circ\text{C} \text{ 时} \end{cases} \quad (43)$$

($i = 1, 2, \dots, M$)

计算低温死亡生物量。当日平均气温降至冻死临界温度以下时，地上部分将大量组织损伤死亡，此时另做处理〔(45)式〕。

估计当土壤含水量降至田间持水量的一半左右植物开始出现干旱枯叶，降到永久萎蔫点以下时，地上部分缺水死亡比例达到最大。地上部分干旱死亡效应为：

$$PDW_i = \begin{cases} 0; & \text{当 } S_w \geq 0.55f_w \text{ 时} \\ 1 - \frac{S_w - W_w}{0.55f_w - W_w}; & \text{当 } W_w \leq S_w < 0.55f_w \text{ 时} \\ 1; & \text{当 } S_w < W_w \text{ 时} \end{cases} \quad (44)$$

($i = 1, 2, \dots, M$)

这里

PDW_i : 第 i 植物类群地上部分干旱死亡效应

S_w : 0—30 厘米土层含水量 (毫米水层厚)

f_w : 0—30 厘米土层田间持水量 (毫米水层厚)

W_w : 0—30 厘米土层萎蔫点含水量 (毫米水层厚)

放牧家畜的践踏也引起地上部分死亡，我们将在消费者的家畜部分予以考虑。

上述地上部分三个死亡效应之和即为自然灾害引起的地上部分死亡总效应。设地上绿色部分每天最大死亡率为 $Dmax_i$ (百分比)，那么：死亡生物量流为：

$$PSDBF_i = \begin{cases} PSHT_i \cdot Dmax_i \cdot (PDPN_i + PDTH_i + PDTL_i + \\ PDW_i); & \text{当 } Tr \geq Trfd_i \text{ 时} \\ PSHT_i/4; & \text{当 } Tr < Trfd_i \text{ 时} \end{cases} \quad (45)$$

($i = 1, 2, \dots, M$)

式中

$PSDBF_i$: 第 i 植物类群地上绿色部分死亡生物量流 [克 / (米²·日)]

Tr : 日平均气温 (°C)

$Trfd_i$: 第 i 植物类群冻死临界温度 (°C)

(45)式下半支表示，当日平均气温降至冻死临界温度以下时，由于组织损伤每天约有 $\frac{1}{4}$ 的地上绿色部分死亡 (Sauer, 1978)。

地上绿色部分死亡物质流入立枯生物量，立枯又输出凋落物质流 (计算见后)，因此立枯生物量动态方程为：

$$\begin{cases} \frac{dPSDB_i}{dt} = PSDBF_i - DSF_i \\ PSDB_i|_{t=t_0} = PSDB_{i_0} \end{cases} \quad (46)$$

($i = 1, 2, \dots, M$)

式中

$PSDB_i$: 第 i 植物类群立枯生物量 (克/米²)

$PSDB_{i,0}$: $PSDB_i$ 的初值 (克/米²)

t_0 : 模拟的初始时刻 (日历天)

DSF_i : 第 i 类群的凋落生物量流 [克 / (米²·日)]

8. 根系死亡

高寒草甸草本植物基本上都是多年生植物, 当地上部分死亡之后, 根系(包括根颈)并不全部死亡, 作为延存器官埋藏于地下渡过无法抵御的不良气候时期. 但具体每一支根都有其生理功能衰退、衰老死亡、为新生根所代替的过程. 新旧根的交错使得我们难以采用类似物候的因子来模拟根的衰老死亡过程, 因而借助于根系周转期近似估计其平均死亡率, 模拟在环境条件制约下死亡率的波动. 环境条件的变化, 主要是土壤供水状况的变化引起根系死亡率在其平均值附近波动 (Sauer, 1978). 假设在田间持水量时根系死亡率只有平均死亡率的 75%, 在萎蔫点时为平均死亡率的 150%, 于其间根系死亡率随土壤水效应线性变化, 那么, 根系死亡率及死亡生物量可表示为:

$$\begin{aligned} a_1 &= 1 - PSWE \\ a_2 &= 0.75 + 0.75a_1 \\ a_3 &= Dr_i \cdot a_2 \\ PRTDF_i &= PROOT_i \cdot a_3 \\ &(i = 1, 2, \dots, M) \end{aligned} \quad (47)$$

式中

$PRTDF_i$: 第 i 植物类群根系死亡生物量流 [克 / (米²·日)]

Dr_i : 第 i 植物类群每天平均根系死亡百分率

$PSWE$: 土壤水效应 [计算见 (2) 式]

a_3 : 每天根系死亡百分率

$PROOT_i$: 第 i 类群活根系生物量 (克/米²)

9. 立枯凋落

立枯的凋落主要由于降水 (降雨、冰雹和降雪) 的拍打、附着水的压力, 枯黄茎叶含量的增高以及强劲的风吹, 还有将在家畜放牧部分考虑的牧畜的践踏和磕碰引起的, 因此我们把自然凋落率看作降水量和风速的线性函数. 高寒草甸植物从 8 月份起开始陆续枯黄, 枯黄时间较短的立枯仍含有较多水分, 风对凋落的相对作用比较大. 枯黄时间较长的立枯 (从第 2 年元月算起), 含水量较少, 降水使得立枯含水量增加较多, 机械强度明显下降, 当温度较高时微生物的分解作用也加强, 降水对凋落的相对作用比较大. 如果我们用加权的办法表现这种相对作用的强弱变化, 立枯的凋落流可表示为:

$$DSF_i = \begin{cases} PSDB_i \cdot DLM_i \cdot (0.3WD + 0.7q); & \text{当 } MON \geq 8 \text{ 时} \\ PSDB_i \cdot DLM_i \cdot (0.1WD + 0.9q); & \text{当 } MON \leq 7 \text{ 时} \end{cases} \quad (48)$$

($i = 1, 2, \dots, M$)

式中

DSF_i : 第 i 类群立枯的凋落流 [克 / (米²·日)]

$PSDB_i$: 第 i 类群立枯生物量 (克 / 米²)

DLM_i : 第 i 类群当降水量为 1 毫米 / 日, 风速为 1 米 / 秒时立枯自然凋落百分率

WD : 日风速 (米 / 秒)

q : 日降水量 (毫米)

MON : 时间 (月)

10. 凋落物和死根的分解

凋落的茎叶及死亡的根系在土壤表面或表层被微生物分解, 为植物提供无机矿质营养的同时, 也为微生物的生命活动提供了能量来源. 这些有机物中可溶性或易分解成分 (糖、蛋白质、氨基酸等) 首先被微生物分解利用, 并且分解速率较高, 余下的难分解部分分解率大减. 为了区分死根分解的难易程度, 将死根分为新近死根 (当年死亡根系) 和陈旧死根 (前一年死亡根系). 当年和前一年的死根虽然有一部分被分解, 但尚能保持根的结构和形状, 已记入死根系的观测数据之中. 二年以前的死根大多已失去原来的结构成为土壤有机质的一部分, 因难以分辨计入观测数据的可能性不大, 为了模拟结果能与死根观测数据相比较, 模型中把二年以前的死根也不再记入陈旧死根生物量之中, 其分解状况我们将在分解者亚系统予以研究. 本文建立的分解部分是为了模拟凋落物和死根的生物量动态, 因此只局限于与初级生产者凋落物和死根生物量有关的状态变量, 是大大减化了的分解作用模型. 按类群区分死根和凋落物很困难, 因而缺少这方面的观测数据, 故只模拟植物群落的新、旧总死根生物量; 凋落物没有细分为新近和陈旧部分, 只笼统地模拟累积生物量.

死根或枯败茎叶的分解率除依赖于被分解有机物的分解难易程度外, 还依赖于微生物的活性. 而影响微生物活性的主要环境因子是土壤温度和土壤水 (李家藻等, 1984), 根据调查观测结果分析, 估计当土壤温度在 3°C 以下或土壤含水量在萎蔫点以下时, 微生物的分解率近似为 0; 当土壤温度在 10°C 以上并且土壤含水量达到田间持水量的 80% 以上时分解率最高. 将分解率随土壤温度和土壤含水量变化的函数关系线性化, 得到关于微生物分解作用的土壤温度效应和土壤水效应

$$DCT = \begin{cases} 0; & \text{当 } ST \leq 3^\circ\text{C} \text{ 时} \\ \frac{1}{7}(ST - 3); & \text{当 } 3^\circ\text{C} < ST \leq 10^\circ\text{C} \text{ 时} \\ 1; & \text{当 } ST > 10^\circ\text{C} \text{ 时} \end{cases} \quad (49)$$

$$DCW = \begin{cases} 0; & \text{当 } S_w \leq W_w \text{ 时} \\ \frac{S_w - W_w}{0.8f_w - W_w}; & \text{当 } W_w < S_w \leq 0.8f_w \text{ 时} \\ 1; & \text{当 } S_w > 0.8f_w \text{ 时} \end{cases} \quad (50)$$

式中

DCT : 土壤温度关于分解率的效应

DCW : 土壤含水量关于分解率的效应

ST : 0—20 厘米土层的平均温度 (°C)

S_w : 0—30 厘米土层的含水量 (毫米厚度)

W_w : 0—30 厘米土层萎蔫点含水量 (毫米厚度)

f_w : 0—30 厘米土层田间持水量 (毫米厚度)

于是,凋落茎叶的分解流

$$DCLF_i = PLIT_i \cdot DCM_i \cdot (DCT + DCW) \quad (51)$$
$$(i = 1, 2, \dots, M)$$

式中

$DCLF_i$: 第 i 植物类群凋落物的分解流 [克 / (米²·日)]

$PLIT_i$: 第 i 类群凋落物生物量 (克 / 米²)

DCM_i : 第 i 类群凋落物最大百分比分解率, 它由分解的难易程度决定
新近死根和陈旧死根的分解流分别为:

$$DCRNF = PRTDN \cdot DCMRN \cdot (DCT + DCW) \quad (52)$$

$$DCROF = PRTDO \cdot DCMRO \cdot (DCT + DCW) \quad (53)$$

式中

$DCRNF$: 新近死根分解流 [克 / (米²·日)]

$DCROF$: 陈旧死根分解流 [克 / (米²·日)]

$PRTDN$: 群落新近死根生物量 (克 / 米²)

$PRTDO$: 群落陈旧死根生物量 (克 / 米²)

$DCMRN$: 新近死根最大百分比分解率

$DCMRO$: 陈旧死根最大百分比分解率

11. 凋落物、死根生物量动态方程

凋落物的输入是立枯凋落流 (DSF_i), 输出是其分解流 ($DCLF_i$), 因此其生物量动态方程为:

$$\begin{cases} \frac{dPLIT_i}{dt} = DSF_i - DCLF_i \\ PLIT_i|_{t=t_0} = PLIT_{i_0} \end{cases} \quad (54)$$
$$(i = 1, 2, \dots, M)$$

新近死根的输入是各类群根系的死亡流 ($PRTDF_i$), 输出是其分解流, 于是新近死根的生物量动态方程为:

$$\begin{cases} \frac{dPRTDN}{dt} = \sum_{i=1}^M PRTDF_i - DCRNF \\ PRTDN|_{t=t_0} = PRTDN_0 \end{cases} \quad (55)$$

上一年年终时将上一年新近死根生物量赋给陈旧死根状态变量, 即获得当年陈旧死根生物量. 陈旧死根在一年中无输入, 只有分解输出 ($DCROF$), 其生物量动态方程为

$$\begin{cases} \frac{dPRTDO}{dt} = -DCROF \\ PRTDO|_{t=t_0} = PRTDN_0 \end{cases} \quad (56)$$

式中 t_0 是模拟初始时刻, $PLIT_{i_0}$ 、 $PRTDN_0$ 、 $PRTDO_0$ 分别是相应状态变量在 t_0 时的初始值.

三、模型参数

本模型从生理生态机制的角度出发, 描述各植物类群以固定太阳能合成有机物质为主要特征的整个生命过程, 采用的机制关系大多是通用机制, 必然需要很多生理参数. 中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站十余年来就初级生产者的研究, 主要限于植被、群落结构、收获量及初级生产力估计等宏观课题, 关于植物生理, 尤其是光合、运输分配等机理的研究, 还没有系统的实验数据和结果. 因此, 多数参数是从宏观观测数据估计出来的, 有待于系统的植物生理研究精确化这些参数. 还有少量参数借用国外类似植被和环境条件的定位站的相应参数. 从这个意义上讲, 本模型还是初步的工作.

各类群植物的参数定义及其值、单位见表 1, 表 2. 春天返春时节, 地下根系存贮

表 1 参数定义

Table 1 Definition of parameters used.

符号 Symbol	定义 Definition
C_1	根系向茎叶传输系数 Roots (including crowns) to shoot transfer coefficient
C_2	传输阀限 (活的茎叶对活的茎叶和根系的最大比率) Maximum transfer ratio (maximum ratio of live shoots to live shoots, roots)
T_{rfd}	绿色茎叶冻伤致死临界温度 Maximum temperature for frost damage to live shoots
T_{rmin}	光合作用最低温度 Minimum temperature for photosynthesis
T_{rop}	光合作用最适温度 Optimum temperature for photosynthesis
T_{rmax}	光合作用最高温度 Maximum temperature for photosynthesis
SRS	光合作用的光饱和强度 Light saturation for photosynthesis
C_3	覆盖度为1时茎叶重 Shoot weight when coverdegree is 1
C_4	叶面积 (单面) 为1米 ² 时茎叶重 Shoot weight when leaf area (one side) is 1 米 ²
PMAX	粗光合作用率 Gross photosynthesis rate
PSR_{min}	根系最小光合产物分配比 Minimum fraction of photosynthate leaving shoots
PSR_{max}	根系最大光合产物分配比 Maximum fraction of photosynthate leaving shoots
D_{max}	地上绿色部分最大死亡率 Maximum death coefficient for live shoots
D_s	活根系最大死亡率 Maximum death coefficient for live roots
DLM	立枯最大凋落率 Maximum falling coefficient of standing dead to litter
DCM	凋落物最大分解率 Maximum decomposition coefficient for litter

向地上部分输送营养物质流的传输阀限 (C_{2i}) 位于2—5%之间 (Sauer, 1978). 3个草本植物类群中莎草返青时地上生物量增长最快、生长发育最早, 根系存贮向地上部输送的比例最大, 因此取莎草的传输阀限 (C_{23}) 为5%, 余下2类草的传输阀限取为莎草的

表 2 海北定位站模型参数值

Table 2 Parameter values in the model for Haibei Research Station.

生产者 Parameter	FORTTRAN symbol	禾 草 Grasses	莎 草 Sedges	杂 草 Forbs	单 位 Unit
C_1	PRRTS	0.0060	0.0170	0.0047	1/day
C_2	PPSR	0.024	0.050	0.022	---
$Trfd$	TRFD	0.0	0.0	0.0	°C
$Trmn$	TRMN	10.0	10.0	10.0	°C
$Trop$	TROP	25.0	25.0	25.0	°C
$Trmax$	TRMAX	40.0	40.0	40.0	°C
SRS	SLI	450.0	400.0	450.0	cal/(cm ² ·day)
C_3	RW	337.0	181.0	200.0	g/m ²
C_4	RLW	120.0	120.0	120.0	g/m ²
$PMAX$	PMAX	0.51	0.59	0.72	g ps/(g·day)
PSR_{min}	PMNSR	0.65	0.65	0.65	---
PSR_{max}	PMASR	0.90	0.90	0.90	---
D_{max}	DMAX	0.05	0.05	0.05	1/day
Dr	PLVRT	0.0018	0.0019	0.0019	1/day
DLM	PFDLM	0.002	0.002	0.002	1/day
DCM	PDECP	0.005	0.005	0.005	1/day

一半左右。再结合萌动物候期末地上生物量的观测数据，即可确定传输系数 C_{1i} 。 C_3 和 C_4 植物的光饱和强度不同， C_3 植物的光饱和强度较 C_4 植物低 (Ludlow 和 Wilson, 1971), Sauer (1978) 估计 C_4 植物白天的光饱和强度为 450 卡 / (厘米²·日)，而 C_3 植物为 400 卡 / (厘米²·日)。高寒草甸禾草类群约有 53.8% 的种属于 C_4 植物，其余 2 类群植物基本上都是 C_3 植物 (王启基等, 1985)。再考虑到这些植物对高原强辐射的长期适应和遗传因素，其形态和结构上均耐强辐射，应有稍高的光饱和点，还有莎草类植物较杂草类耐阴的生态-生物学习性，故取禾草和杂草类群植物的光饱和强度为 450 卡 / (厘米²·日)，莎草类植物为 400 卡 / (厘米²·日)。高寒草甸植物多属耐寒种类，故其光合最适温度 (25°C)、最低温度 (10°C) 及最高温度 (40°C) 稍低。叶面积指数为 1 时每米² 地面上植物生物量的典型值是 60—120 克 / 米² (Knight, 1972; Brown, 1974)，考虑到高寒草甸植物大都是密丛植物，叶丛生于基部，叶片小而厚，故 C_{4i} 均取为 120 克 / 米²。覆盖度为 1 时每平方米地上生物量 (C_{3i}) 参数，取自野外观测调查 (周兴民等, 1986)。杨福圃等 (1985) 用收获量粗略估计，矮嵩草草甸地上、地下年净生产比例为 1:2.2，也就是说到生长季节结束时，各植物类群净光合产物累计分配给根系的比例达 70% 左右；一般根系的 最大光合产物分配比 (PSR_{max_i}) 为 0.90 (Sauer, 1978)，据此估计根系的最小光合产物分配比 (PSR_{min_i}) 为 0.65。根系的 最大死亡率 (Dr_i) 是根据高寒草甸植物根系周转期的研究 (杨福圃, 1985) 作出的估计。而地上部最大死亡率 (D_{max_i})、立枯最大凋落率 (DLM_i)、凋落物最大分解率 (DCM_i) 及最大光合作用率 ($PMAX_i$) 是根据相应的生物量动态观测结果得出的估计值。为了减少输入参数，死根的最大分解率 ($DCMRN$ 、 $DCMRO$) 在模型内用凋落物最大分解率的常数倍表示，其估计办法同上。植物冻伤致死的临界日平均气温 ($Trfd_i$) 取为 0°C。

表 2 中共有 16 个参数。温度、辐射、叶面积及覆盖度参数容易通过实验或观测得到。而对于余下的比较困难的 9 个参数：返青传输参数 (C_{1i} 、 C_{2i})、最大光合作用率参数

($PMAX_i$)、净光合产物分配参数($PSRmin_i, PSRmax_i$)、最大死亡、凋落参数($Dmax_i, Dr_i, DLM_i$)及凋落物最大分解率参数(DCM_i) (还有在参数表中未出现的死根最大分解率参数), 如果机制关系被确认的话, 也可以用相应的宏观生物量动态数据通过模型予以估计。

四、模拟结果分析

为了掌握各初级生产者在全年内的动态和年累计值, 以下的模拟均从1980年1月1日开始, 时间步长取为1天, 模拟终止时间根据分析或预测的需要选定。

本模型在非生命亚系统模型提供的驱动变量的驱动下运行。因模拟起始时刻植物尚处于休眠期, 故其初始值只需要各植物类群的根系、立枯和凋落物生物量。由于观测样地是半封育的, 即牧草枯黄以后有大量家畜采食, 使得立枯和凋落物所剩无几, 因此下面的各次模拟均假设各植物类群立枯和凋落物生物量的初始值为0。根系生物量依据杨福圃等(1985)1980年在高寒草甸典型植被矮嵩草草甸上的测定结果。以草返青期群落的根系生物量($1243 \text{克}/\text{米}^2$)作为1980年1月1日的根系生物量, 此时活根的比例为74%, 即群落活根生物量为 $920 \text{克}/\text{米}^2$, 死根生物量为 $323 \text{克}/\text{米}^2$ 。该死根量是上一年死根的累积结果, 即是群落的陈旧死根生物量, 显然在元月1日群落的当年(新近)死根生物量为0。模型所需的各植物类群活根生物量初值, 由于分离测定上的困难, 我们假定它们分别与上一年地上站立生物量达到峰值时各自站立生物量成正比。因缺少1979年地上站立生物量达到峰值时各类群站立生物量百分比组成数据, 以1980年的数据: 禾草: 沙草: 杂草 = 17.26% : 30.71% : 52.03% 代之, 于是, 得到1980年1月1日活根生物初始值: 禾草为 $159 \text{克}/\text{米}^2$, 沙草为 $282 \text{克}/\text{米}^2$, 杂草为 $479 \text{克}/\text{米}^2$ 。

年初活根系生物量及其组成大致表明了各类群碳水化合物存贮和分布状况, 它们在一定程度上影响着返青后地上部分的生物量及组成, 因此, 各类群活根系生物量初始值是很重要的。遗憾的是难以获得它们的准确值, 必然会对模型预测值的准确性有所影响。下面的各植物类群生长观测数据亦取自矮嵩草草甸。

(一) 模型的验证

驱动本模型的非生命亚系统(周立, 本集), 以三种方式为系统内的生物群落产生气候驱动变量: ①产生每一天的历年平均气候变量。②降水和气温按其历年统计规律随机产生, 其余气候变量仍按历年平均产生。③依据输入的气象记录产生每天的气候变量。因1980年气象记录资料不全, 采用①方式驱动模型。1981—1984年我们选择③方式, 利用海北定位站连续4年的气象观测记录来驱动本模型。通过在实际气候条件下模拟值与观测值的比较、模拟植物生长与实际生长的一致程度来验证模型。由于缺少1981—1984年太阳辐射、云量等气候变量系统准确的观测数值, 且其历年变化不大, 故在③方式下仍沿用历史平均值, 而象降水、气温等相对波动幅度较大并且对植物的生长发育影响也较为深刻的气候变量, 均采用实际观测值。

5年的日平均气温和冠层白天平均气温变化见图5, 年累计降水量和0—30厘米土层

水含量动态见图 6. 到达地面太阳辐射和净辐射见图 7, 风速动态见图 8. 由于日辐射和日风速采用历年在该日的平均值, 每年相同, 故只绘出一年的变化曲线.

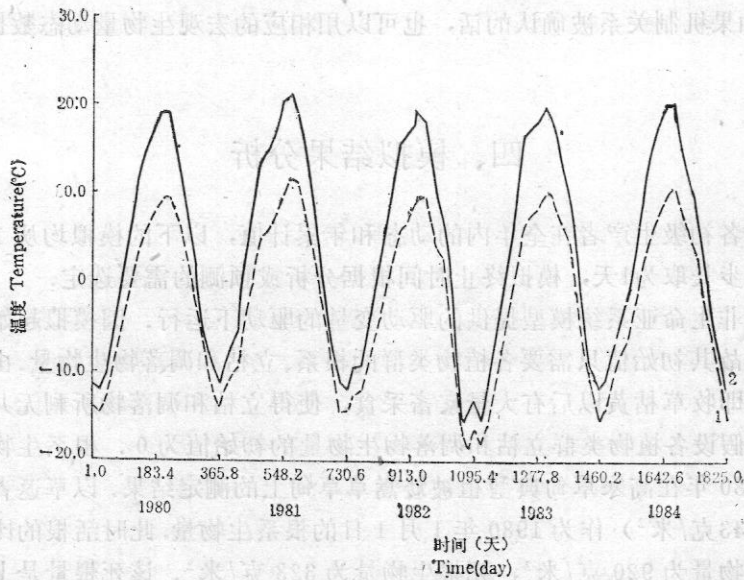


图 5 日平均气温和白天平均冠层气温

Fig. 5 Average daily air temperature and average daylight air temperature in the plant canopy.

1: 气温(air temperature)(°C); 2: 冠层气温(canopy air temperature)(°C)

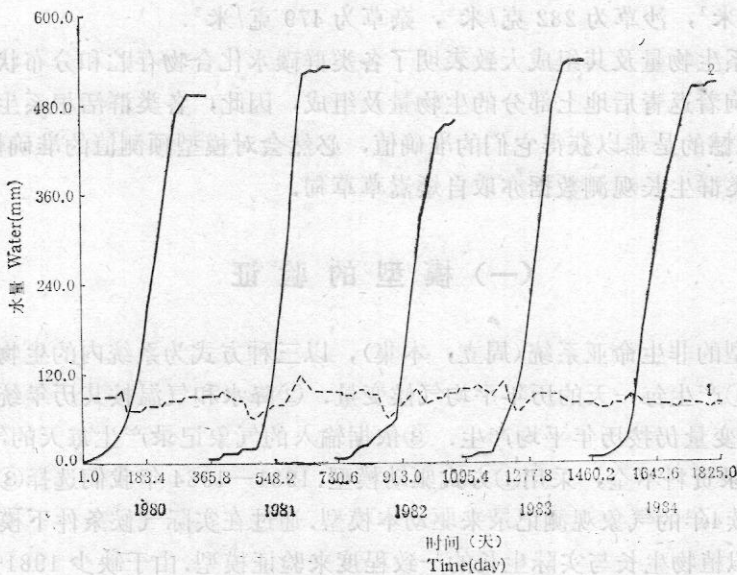


图 6 累计降水量和 0—30 厘米土层水含量

Fig. 6 Accumulative rainfall amount in a year and average soil water content in the top 30 cm.

1: 土壤含水量(毫米)(soil water content)(mm); 2: 年累计降水量(毫米)(accumulative rainfall amount in a year)(mm)

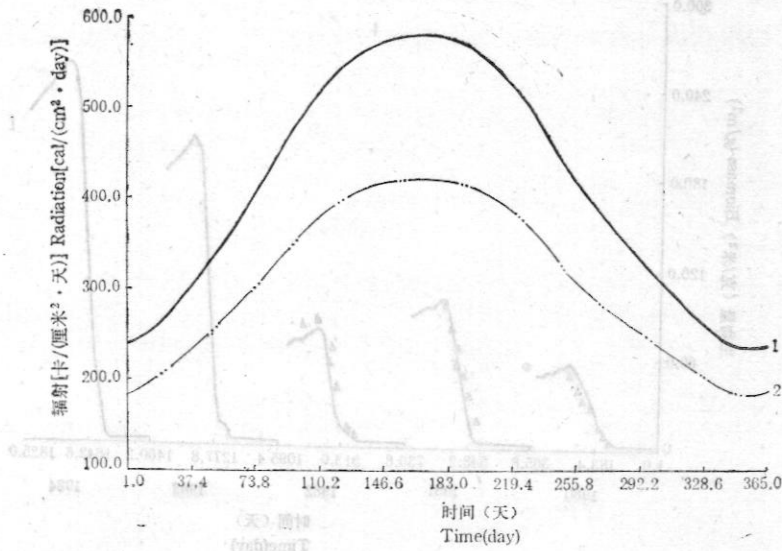


图7 到达地面太阳辐射和净辐射
 Fig.7 Daily radiation on ground and daily net radiation in a year.
 1: 到达地面辐射[卡/(厘米²·天)] (radiation on ground[cal/(cm² · day)]);
 2: 净辐射[卡/(厘米²·天)] (net radiation [cal/(cm² · day)])

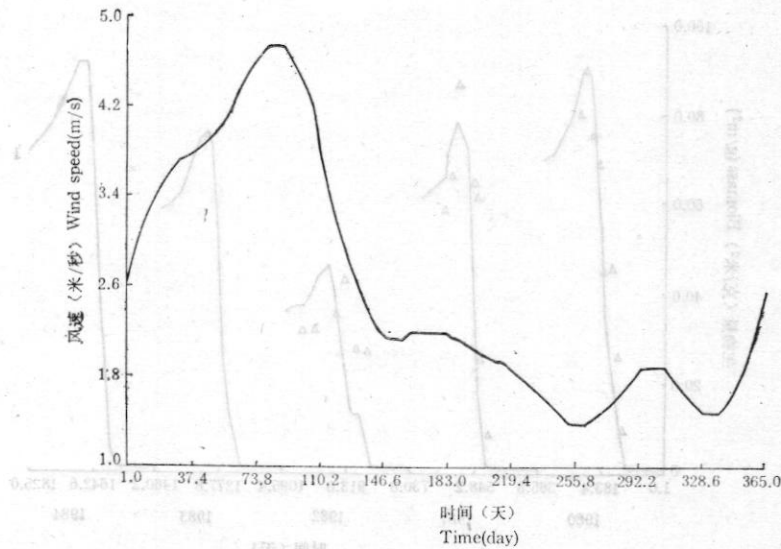


图8 日平均风速 (米/秒)
 Fig.8 Average daily wind speed (m/s).

在此气候条件驱动下,模型输出的5年禾草、莎草和杂草类群地上现存生物量(活的+立枯)动态曲线与观测值比较分别见图9至图11,地上部活的植物生物量和现存生物量的模拟峰值及其的日期与观测数据比较见表3.供观测的样地是半封育的,为了模拟半封育条件下牧草的生长,该5年的每年年初(1月1日)均置立枯和凋落物为0.由于样地的限制,不能获得自然凋落的数据,故不对凋落物进行验证.由图9至图11可

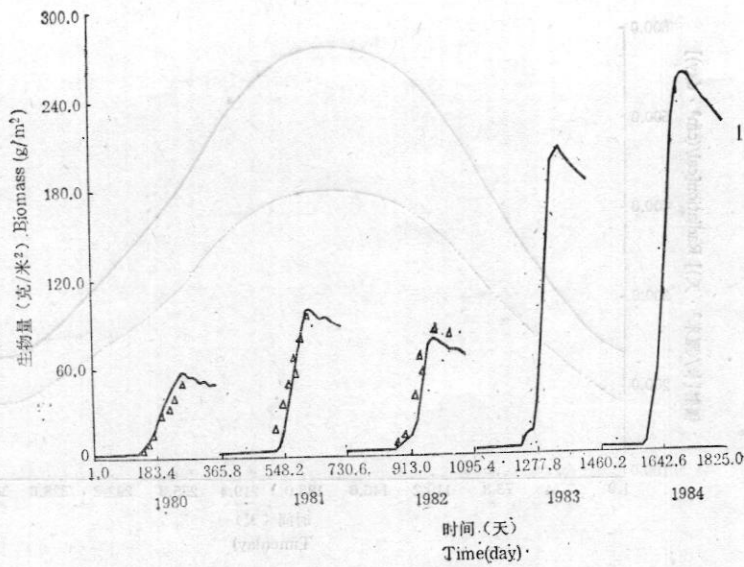


图9 禾草现存生物量模拟值与观测值比较
 Fig.9 Comparison of simulated standing biomass with observed standing biomass for grasses.
 1: 模拟值(克/米²) [simulated values(g/m²)]; △: 观测值(克/米²) [observed values(g/m²)]

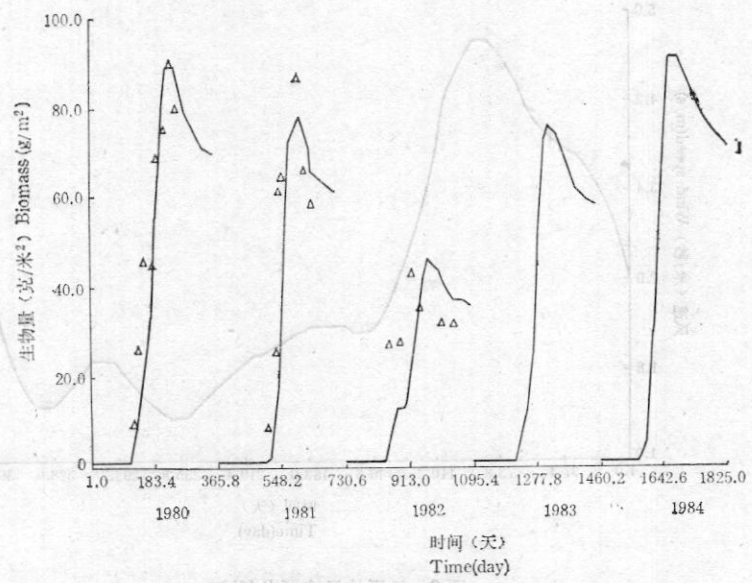


图10 莎草现存生物量模拟值与观测值比较
 Fig.10 Comparison of simulated standing biomass with observed standing biomass for sedges.
 1: 模拟值(克/米²) [simulated values(g/m²)]; △: 观测值(克/米²) [observed values(g/m²)]

见,对于有观测数据的1980—1982年,三类草模拟生长动态曲线与实际生长曲线基本一致,但1982年莎草现存生物量峰值的实测出现时间较模拟值提前1月余(表3,图10.)

表3 各植物类群地上生物量峰值模拟值与观测值比较
Table 3 Comparison of observed and simulated aboveground biomass peaks for each plant group.

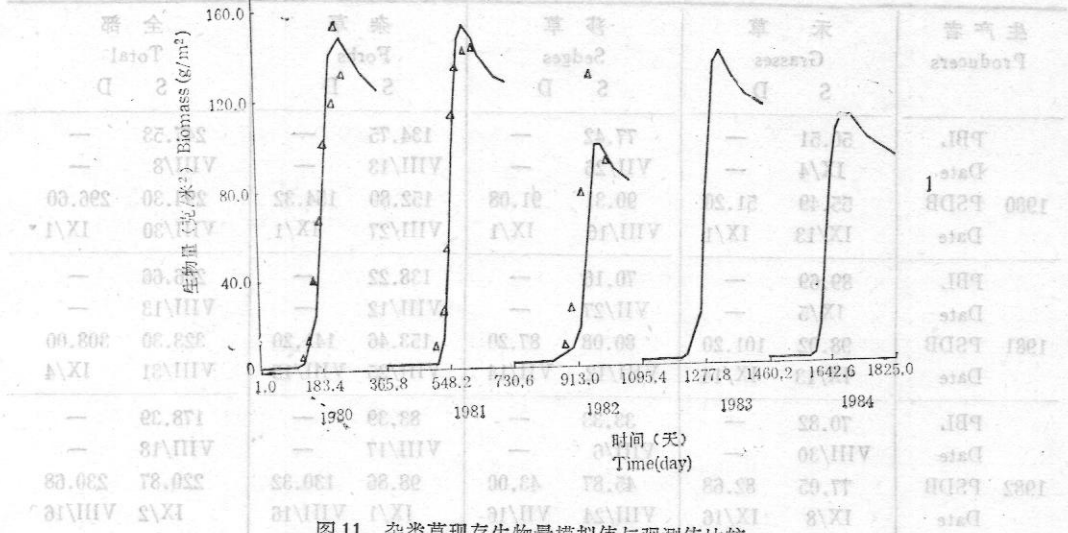


图 11 杂类草现存生物量模拟值与观测值比较
Fig. 11 Comparison of simulated standing biomass with observed standing biomass for forbs.

1: 模拟值(克/米²)[simulated values(g/m²)]; △: 观测值(克/米²)[observed values(g/m²)]

这可能是由于1982年5、6月份降水远低于中等年景，加之全年气温较低，冷季来得早，莎草的物候进程加快，而本模型中的物候子模型是静态的，不能反映气候条件变化对物候的影响所造成的。从图9至图11和表3还可以看出，除1982年杂草站立生物量峰值的实测值与模拟值误差较大（相对误差达24%）外，其余各年模拟值与实测值都比较接近。除1982年的莎草外，各年现存生物量峰值出现时间的模拟值与实测值也较接近。就整个群落的现存生物量峰值及其出现时间来看（表3），各年的模拟值和实测值一致程度更好。表3还显示，绿色生物量的峰值较现存生物量的峰值要低，其出现时间要提前半个月左右。令人遗憾的是缺少数据，不能对绿色生物量峰值进行验证。

模型输出的5年群落根系（活根+死根）生物量和群落活根生物量与观测值的比较见图12。群落全部根系生物量及活根生物量模拟曲线与相应观测值的变化趋势基本一致，但除1980年外，数量相差很多。观测数据年间波动太大，1981和1982年的根系生物量较1980年高出很多，一致性差。例如，在观测数据中，1981年5月刚刚返青时全部根系及活根生物量竟远高于1980年生长期结束时的数值，这显然是不可能的，因为处于休眠期的根系仍在不断地消耗、分解和死亡；还有1981年6月初和1982年7月初高寒草甸植物大部分处于营养生长期，此时无论是活根或全部根系生物量达到全年最高峰似乎也不可能。这种不一致性可能是测量方法的差异和测量的困难性造成的。我们认为1980年观测的根系生物量消长曲线较接近实际，其余年份观测值偏高，这一定程度上说明根系的模拟曲线是合理的。

根系年净生产量模拟值与观测值的比较见表4。测定值是根系最大生物量与最小生物量的差值，死亡根系的分解损失没有计入在内，因此，实际根系年净生产量应高于表4中测定值，也就是说，模拟的年净生产量也应略高于观测值才是合理的。1980、1982

表3 各植物类群地上生物量峰值模拟值与观测比较

Table 3 Comparison of observed and simulated aboveground biomass peaks for each plant group.

生产者 Producers	禾草 Grasses		莎草 Sedges		杂草 Forbs		全部 Total		
	S	D	S	D	S	D	S	D	
1980	PBL	50.51	—	77.42	—	134.75	—	247.53	—
	Date	IX/4	—	VII/26	—	VIII/13	—	VIII/8	—
	PSDB	55.49	51.20	90.31	91.08	152.80	154.32	294.30	296.60
	Date	IX/13	IX/1	VIII/16	IX/1	VIII/27	IX/1	VIII/30	IX/1
1981	PBL	89.69	—	70.16	—	138.22	—	266.66	—
	Date	IX/5	—	VII/27	—	VIII/12	—	VIII/13	—
	PSDB	98.02	101.20	80.08	87.20	153.46	141.20	323.30	308.00
	Date	IX/13	IX/14	VIII/12	VII/14	VIII/25	VIII/15	VIII/31	IX/4
1982	PBL	70.82	—	33.33	—	83.39	—	178.39	—
	Date	VIII/30	—	VIII/6	—	VIII/17	—	VIII/18	—
	PSDB	77.05	82.68	45.87	43.00	98.86	130.32	220.87	230.68
	Date	IX/8	IX/16	VIII/24	VII/16	IX/1	VIII/16	IX/2	VIII/16
1983	PBL	187.15	—	69.60	—	126.39	—	349.53	—
	Date	VIII/30	—	VII/22	—	VIII/6	—	VIII/14	—
	PSDB	203.33	—	75.83	—	137.78	—	409.76	—
	Date	IX/13	—	VIII/9	—	VIII/22	—	IX/2	—
1984	PBL	236.42	—	85.20	—	102.67	—	394.02	—
	Date	VIII/24	—	VII/17	—	VII/29	—	VIII/9	—
	PSDB	253.68	—	91.96	—	109.26	—	449.23	403.20
	Date	IX/11	—	VII/27	—	VIII/19	—	IX/1	—

PLB: 活植物生物量峰值(克/米²)

PSDB: 现存生物量峰值(克/米²)

Living biomass peak (g/m²);

Standing biomass peak

(Living + dead) (g/m²);

S: 模拟值

D: 观测值

Date: 日期(月/日)

Simulated values;

Observed values;

Date (month/day).

年的模拟值符合这一规律, 只是1980年模拟值高出观测值的幅度小了一些, 而1981年的模拟值低于观测值, 这也许是1981年观测值偏高引起的. 总的看来, 根系净生产量的模拟也是较合理的.

每年新近死根的年分解率见表5. 1981年的观测数据取自李家藻(1984)5月23—10月12日共142天的死根埋放试验, 这段时间恰是微生物活跃时期, 全年余下的时间因温度低分解能力弱, 故该段时间的分解率只稍低于一次埋放一年的分解率, 以其代表新近死根的年分解率. 新近死根的模拟值是当年陆续死亡根系的累计值, 因其死亡时间不同, 到年终被分解的时间长度也不相同; 但刚死亡的根系含有较多的易分解物质, 因而在水热条件较好时节第1个月的分解率远远高于其后各月的分解率(李家藻, 1984). 而在埋放试验中没有增加新鲜的死根, 就平均效果而言, 陆续死亡根系的高分解率应足以补偿其分解时间缩短对分解率的影响, 所以模拟分解率应略高于观测值. 据此说明1981年的模拟分解率是合适的, 从而也可以大致看出模型中分解部分的合理性. 没有供验证的陈旧死

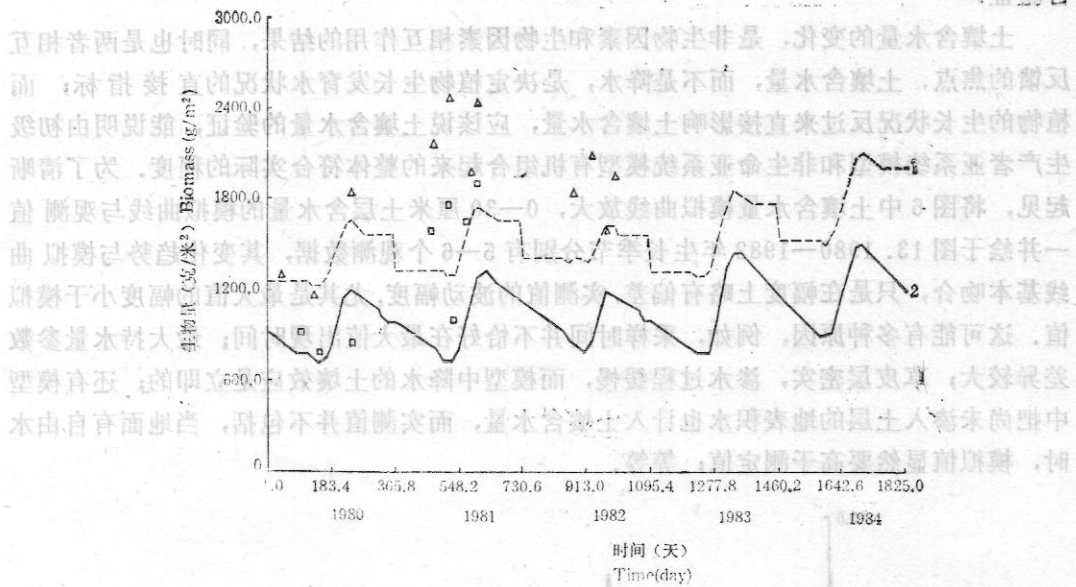


图 12 群落根系和活根生物量模拟值与观测值比较

Fig. 12 Comparison of simulated total root and living root biomass with observed biomass for the community.

1: 全部根 (活的+死的) 生物量模拟值 (simulated total root(living+dead)biomass); 2: 活根生物量模拟值 (simulated living root biomass); Δ: 全部根生物量观测值 (observed total root biomass); □: 活根生物量观测值 (observed living root biomass)

表 4 地下根系年净生产模拟值与观测值的比较

Table 4 Comparison of observed and simulated net production for underground roots. 单位(Unit): 克/米²(g/m²)

年 Year	1980	1981	1982	1983	1984
模拟值 Simulated values	670.11	783.96	538.15	859.96	889.40
观测值 Observed values	654.00	948.00	386.20	—	—

表 5 当年新近死根的分解率

Table 5 Decomposition rates of new dead roots in the same year.

年 Year	1980	1981	1982	1983	1984
模拟值 Simulated values(%)	46.0	52.8	48.9	47.0	38.1
观测值 Observed values(%)	—	42.9	—	—	—

根分解率.

为了模拟半封育的验证环境, 每年开始均置立枯和凋落物生物量为 0, 凋落物生物量是生长后期到年终陆续凋落的累计值, 数量较少, 被分解时间长短不一, 但普遍时间较短. 该段时间温度低微生物活性差, 凋落物到年终的分解率很低. 因此, 动态模拟的凋落物年分解率无法与静态的生长季节开始埋放固定数量凋落物的试验数据相比较而进

行验证。

土壤含水量的变化,是非生物因素和生物因素相互作用的结果,同时也是两者相互反馈的焦点。土壤含水量,而不是降水,是决定植物生长发育水状况的直接指标;而植物的生长状况反过来直接影响土壤含水量,应该说土壤含水量的验证,能说明由初级生产者亚系统模型和非生命亚系统模型有机组合起来的整体符合实际的程度。为了清晰起见,将图6中土壤含水量模拟曲线放大,0—30厘米土层含水量的模拟曲线与观测值一并绘于图13。1980—1982年生长季节分别有5—6个观测数据,其变化趋势与模拟曲线基本吻合,只是在幅度上略有偏差,实测值的波动幅度,尤其是最大值的幅度小于模拟值。这可能有多种原因,例如,采样时间并不恰好在最大值出现时间;最大持水量参数差异较大;草皮层密实,渗水过程缓慢,而模型中降水的土壤效应是立即的;还有模型中把尚未渗入土层的地表积水也计入土壤含水量,而实测值并不包括,当地面有自由水时,模拟值显然要高于测定值;等等。

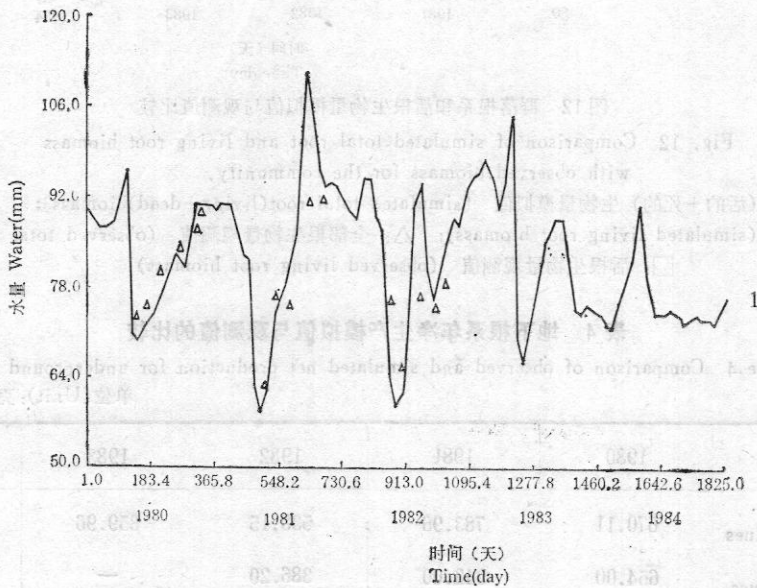


图13 0—30厘米土层含水量模拟值与观测值的比较

Fig. 13 Comparison of simulated and observed soil water content in the top 30 cm.

1: 模拟值 (simulated values); Δ : 观测值 (observed values)

综上所述,模型对植物地上、地下部分生长发育、土壤含水量动态和死根分解的模拟基本上与已有观测数据相符,对于不相符的数据也说明了原因和模拟值的合理性。这表明本模型可以作为高寒草甸初级生产者亚系统的一个初步抽象代表,同时也说明非生命亚系统模型与本模型的匹配基本上是合适的。

(二) 结果与讨论

在验证部分对1980—1984年的部分模拟输出值与观测值进行了比较,下面仍利用这5年的模拟输出,来分析高寒草甸的典型植被——矮嵩草草甸初级生产过程的某些特征。矮嵩草草甸植物群落初级生产过程的年累计值列于表6。

初级生产过程模拟的年累计

Table 6. Yearly sum of producer processes for simulations at Haibei Alpine Meadow Ecosystem.

生产过程 Producer processes	1980	1981	1982	1983	1984	均值 Mean	标准差 SD*	单位 Unit	变异系数 CV**
全辐射 Available total radiation	151.59	151.59	151.59	151.59	151.59	151.59	0.00	千卡/厘米 ² kcal/cm ²	0.00
净辐射 Net radiation	112.56	112.56	112.56	112.56	112.56	112.56	0.00	千卡/厘米 ² kcal/cm ²	0.00
截断辐射 Intercepted radiation	38.11	32.60	36.38	41.43	46.17	38.94	4.61	千卡/厘米 ² kcal/cm ²	0.12
绿色植物截断辐射 Intercepted radiation by living plant	33.62	29.36	27.62	37.79	43.57	34.39	5.79	千卡/厘米 ² kcal/cm ²	0.17
降水 Precipitation	497.70	530.39	463.14	538.88	506.21	507.26	26.73	毫米 mm	0.05
年平均气温 Average yearly air temperature	-2.01	-0.73	-2.58	-1.85	-0.90	-1.61	0.70	°C	-0.43
粗光合作用 Gross photosynthesis	1143.41	1389.79	910.80	1573.44	1593.02	1322.09	261.63	克干重/米 ² g dry wt/m ²	0.20
呼吸 Respiration	175.23	273.54	146.38	259.58	264.92	223.93	52.53	克干重/米 ² g dry wt/m ²	0.23
净光合作用 Net photosynthesis	968.18	1116.24	764.42	1313.86	1328.10	1098.16	213.54	克干重/米 ² g dry wt/m ²	0.19
分配茎叶和种子的 生物量流 Biomass flow to shoots and seeds	283.79	321.37	203.23	404.76	433.70	329.37	83.21	克干重/米 ² g dry wt/m ²	0.25
分配根系(包括根颈) 的生物量流 Biomass flow to roots (including crowns)	684.40	794.87	561.19	909.10	894.41	768.78	131.43	克干重/米 ² g dry wt/m ²	0.17
种子流向茎叶生物量流 Seed-to-shoot flow	3.56	3.61	4.75	3.26	7.55	4.55	1.58	克干重/米 ² g dry wt/m ²	0.35
种子流向根系生物量流 Seed-to-root flow	8.28	8.42	11.07	7.64	17.08	10.50	3.50	克干重/米 ² g dry wt/m ²	0.33
根系流向茎叶生物量流 Root-to-shoot flow	22.57	19.33	34.11	20.78	22.09	23.78	5.29	克干重/米 ² g dry wt/m ²	0.22
凋落物生物量流 Flow to litter	72.59	76.30	66.59	83.89	82.05	76.28	6.31	克干重/米 ² g dry wt/m ²	0.08
地上部分净生产 Aboveground net production	309.91	344.30	242.09	428.80	463.34	357.88	80.05	克干重/米 ² g dry wt/m ²	0.22
地下部分净生产 Underground net production	670.11	783.96	538.15	895.94	889.40	755.51	136.38	克干重/米 ² g dry wt/m ²	0.18
净初级生产 Net primary production	980.02	1128.26	780.24	1324.74	1352.74	1113.20	214.92	克干重/米 ² g dry wt/m ²	0.19
茎叶死亡 Shoot death	309.91	344.30	242.09	428.80	463.34	357.88	80.05	克干重/米 ² g dry wt/m ²	0.22
根系死亡 root death	620.21	654.70	666.08	710.00	865.77	703.35	86.13	克干重/米 ² g dry wt/m ²	0.12
凋落物分解 Decomposition of litter	4.01	6.31	6.17	5.09	2.29	4.77	1.49	克干重/米 ² g dry wt/m ²	0.31
死根分解 Decomposition of dead roots	360.98	438.34	399.00	433.24	407.04	407.73	27.75	克干重/米 ² g dry wt/m ²	0.07

续表

生产过程 Producer processes	1980	1981	1982	1983	1984	均值 Mean	标准差 SO*	单位 Unit	变异系数 CV**
光能利用率 Utilization rate of radiation	0.26	0.30	0.21	0.35	0.37	0.30	0.06	%	0.20
地上部分光能利用率 Utilization rate of radiation for aboveground	0.092	0.102	0.072	0.127	0.137	0.106	0.02	%	0.19
绿色植物截断光能 利用率 Utilization rate of radiation intercepted by living plant	1.18	1.56	1.16	1.28	1.28	1.29	0.14	%	0.11
生长天数 Days of growth	141	161	136	151	151	148	8.72	天day	0.06

*：标准差 (Standard deviation)；

**：变异系数 (Coefficient of variation).

1. 降水对初级生产的影响

从表 6 可以看出，初级生产力与年降水量关系密切，基本上呈正相关。例如，1982 年降水量比中等年景的 1980 年减少 34.56 毫米，其地上净生产减少 67.82 克/米²（干重，下同）；其余 3 年降水量均高于 80 年，相应的地上净生产至少增加 34 克/米²。但年降水量的多少只能大致决定初级净生产的趋势，难以定量地决定其变化，例如，1980 年与 1984 年、1981 年与 1983 年，年降水量同样增加不足 10 毫米，但地上初级净生产分别增加 153.43 克/米² 和 84.50 克/米²。其主要原因是降水分配的影响。高寒草甸气候具有典型季风性，冷半年（11 月至次年 4 月）气候寒冷，降水量稀少（平均占全年的 12%），但因地表层结冻而蒸发量为减少，因此土壤底墒较好；可是 4 月底季风交替、冷暖季交替，随着地表土层的解冻、强烈的太阳辐射、低空气相对湿度和强劲的风吹使土壤蒸发量剧增，如不及时补充降水，将会影响植物萌发和展叶期营养生长。若暖季前期降水分配低于历年平均降水分配，特别是 5、6 月降水低于中等年景降水分配时，即会呈现明显的春旱现象，势必抑制植物的前期生长，减少全年的初级生产，因此 5、6 月降水对初级生产影响很大。高寒草甸暖季从水分上区划（干燥度 = 1.6）（周立，1989b），接近半湿润地带，历年来 7、8、9 三个月降水比较充足，降水量波动对初级生产的影响没有象 5、6 月那样显著，但 5、6 月降水量变化较大，土壤含水量变化亦较大。如 1980 年（中等年景）5、6 月降水量分别为 57 和 71 毫米，土壤含水量为 69—73 毫米，而 1984 年 5、6 月降水量分别为 109 和 73 毫米，土壤含水量达 73—76 毫米；1981 年 5、6 月降水量分别为 12 和 105 毫米，土壤含水量为 59—77 毫米，而 1983 年 5、6 月降水量分别为 30 和 98 毫米，加之 4 月降水较多，土壤含水量达 73—75 毫米。1980 和 1981 年因 5、6 月降水量分别少于 1984 和 1983 年，尤其 1981 年 5 月降水只有 12 毫米，虽然对应年份年降水量相近，但 5、6 月土壤含水量相差较多，对植物的前期生长和全年生产量影响程度不同。有时降水分配对初级生产力的影响甚于年降水量，例如，1984 年降水量低于 1981 年 24 毫米，但 1984 年地上净初级生产反而增加 119 克/米²，也是与 1984 年 5、6 月降水远高于 1981 年有直接关系，尤其 1984 年 5 月降水为 109 毫米，而 1981 年 5 月

仅有 12 毫米。生长后期的湿润气候只能部分地补偿生长前期干旱造成的损失，几乎不能挽回全部损失。

由上面的分析可以得出这样的结论：降水分配，尤其是 5、6 月降水分配，对高寒草甸初级生产力而言起码是与年降水量同等重要的因素。一般说来，年降水量增加初级生产力也随之增加，但忽略降水分布而只从年降水量出发采用经验统计模型预报初级生产力可能会带来很大的误差，甚致相反的结果。例如，1984 年比 1980 年降水量仅增加 2%，地上净初级生产力却增加 50%；1981 年比 1984 年降水量增加 5%，地上净初级生产反而降低 26%。土壤含水量是确切反映植物生长水状况的变量，因此以其预报初级生产力更为合适。

从 5 年的降水资料来看，高寒草甸年降水量距历年平均值 497.70 毫米的标准偏差差不超过 30 毫米，变异系数只有 5% (表 6)，年降水量比较稳定；而降水月分配，尤其是 5、6 月降水分配变异较大，因此，降水月分布，尤其 5、6 月降水分配是影响高寒草甸初级生产力的突出因素。

2. 气温对初级生产的影响

高寒草甸终年气温低，历年平均年均气温仅 -2°C ，这决定了高寒草甸的各植物类群均具有耐低温的特性。但年均气温波动幅度不大，标准差仅 0.7 度 (表 6)。高原空气干洁稀薄，生长季节强烈的太阳辐射使得冠层气温有较大幅度的提高，如 7 月上、中旬白天平均冠层气温可达 20°C 左右 (图 5)。这一方面补偿了光合温度的不足，另一方面又缩小了气温波动引起的冠层气温相对波动的幅度，因此年间气温变化对初级生产的影响并不象降水那样显著。例如，1983 年比 1981 年降水量高 8.49 毫米，1983 年生长早期降水也较 1981 年同期多，虽然年均气温低 1.12°C ，生长天数减少 10 天，但 1983 年地上净初级生产比 1981 年高出 $84.50\text{克}/\text{米}^2$ (表 6)。与波动幅度较小的气温相比，显然降水是影响初级生产更主要的因子。当然，在水分条件较好时气温又有适当地提高，会促进初级生产力的提高，1984 年的情况就是如此。

3. 水分利用

各年的水分输入输出及水分利用效率列于表 7。地表径流及向 30 厘米以下土层的渗漏量 (OI) 约为降水量的 10%，余下的 90% (R-OI) 为植物生长可利用水。以大气降水和可利用水按净初级生产、地上净生产分别计算高寒草甸矮嵩草草甸植物群落的水分利用效率。 $(R-OI)/PN$ 就是通常的水利用效率，5 年的均值为 422 克水/克干物质，而地上部的水利用效率 $((R-OI)/PA)$ 的均值为 1328 克水/克干物质。从表 7 可以看出，无论是 R/PN 、 R/PA ，还是 $(R-OI)/PN$ 、 $(R-OI)/PA$ ，群落生长发育的越好，水分利用效率越高，生产每克干物质消耗的水越少。这是因为覆盖度的增大减少了地表层水分的蒸发，提高了土壤含水量；发育较好的根系能较充分地吸收土壤水分，反过来又促进了植物生长。反之，如 1982 年植物群落发育差，地面蒸发量最大，蒸腾量最低 (表 7)，土壤含水量也降低，进一步限制了植物的生长发育。

TS/PA 表示生产每克地上部干物质实际蒸腾水的克数，其值 1984 年最小，1982 年次之，1981 年最高 (表 7)。1984 年降水分布较均匀，整个生长期土壤含水量较稳定

不平凡, 决非前为干旱限苗斗 表7 年度水分利用 到产饰盛的限制斗坐 . 米泰 21 育幼

Table 7 Yearly water use at Haibei Alpine Meadow Ecosystem.

过程 Processes	1980	1981	1982	1983	1984	均值 Mean	标准差 SO*	变异系数 CV**
降水 (毫米) Precipitation (R)(mm)	497.70	530.39	463.14	538.88	506.21	507.26	26.73	0.05
径流和渗漏 (毫米) Runoff and infiltration (OI)(mm)	49.73	62.50	46.32	53.89	50.63	52.61	5.50	0.10
可利用水 (毫米) Available water (R-OI)(mm)	447.97	467.89	416.83	485.00	455.59	454.66	22.68	0.05
蒸发 (毫米) Evaporation (mm)	229.26	201.40	250.87	204.23	201.42	217.44	49.73	0.09
蒸腾 (毫米) Transpiration (TS) (mm)	218.46	265.05	162.65	302.18	251.10	239.93	46.97	0.20
蒸发蒸腾 (毫米) Evapotranspiration (mm)	447.72	466.45	413.52	506.42	452.51	457.32	30.09	0.07
净初级生产 克干重/米 ² Net primary production (PN) (g dry wt/m ²)	980.02	1128.26	780.24	1324.74	1352.74	1113.20	214.92	0.19
地上净生产 克干重/米 ² Aboveground net production (PA) (g dry wt/m ²)	309.91	344.30	242.09	428.80	463.34	357.88	80.05	0.22
R/PN (g H ₂ O/g dry wt)	508	470	594	407	374	471	77.46	0.16
(R-OI)/PN (g H ₂ O/g dry wt)	457	415	534	366	337	422	69.54	0.16
R/PA (g H ₂ O/g dry wt)	1606	1540	1913	1257	1093	1482	285.11	0.19
(R-OI)/PA (g H ₂ O/g dry wt)	1445	1359	1722	1131	983	1328	256.02	0.19
TS/PA (g H ₂ O/g dry wt)	705	770	672	705	542	678	75.43	0.11

*: 标准差 (Standard deviation);

** : 变异系数 (Coefficient of variation).

(图 13), 尤其生长早期的湿润气候使群落早期生长发育较其他年份好, 光合面积及覆盖度均高于其他年份的同期, 水分利用效率高, 后期土壤含水量虽不算高, 但稳定, 蒸腾水利用经济. 1981 和 1982 年生长早期均较干旱(图 13), 植物长势差, 不利于对水的利用. 1981 年生长后期很湿润, 然而早期的生长发育不良限制了后期群落对蒸腾水的有效利用, 虽然后期湿润条件可以部分地促进植物生长, 但受物候等因素的制约, 光合速率降低, 尽管蒸腾量增加, 光合产物并不多, 蒸腾水使用很不经济, 甚至不如后期是中等年景、光合产物较少的 1982 年, 这就是 1981 年 TS/PA 值大于 1982 年的原因. 由此看来, 实际蒸腾水有效利用的程度, 不仅与植物群落的发育有关, 而且与降水分布有关, 发育差的群落也可能有较高的实际蒸腾水利用效率. 蒸腾系数平均值为 678 克水/克干物质.

表 7 还显示出, 除 1983 年外每年的可利用水都稍有结余存贮在土壤之中. 由于 1983 年生长中、后期的高土壤含水量, 使得 1983 年的蒸发蒸腾水超过了当年可利用水量, 相应地, 初级生产力也有较大幅度提高. 总的看来, 降水和水消耗基本平衡, 土壤含水量是这个平衡的主要调节者.

4. 光能利用

青藏高原太阳辐射强烈, 居全国之首, 但按到达地面全光谱年辐射量计算, 净初级生产的光能利用率仅 0.30% 左右, 地上部为 0.106% 左右, 光能利用率较低. 若按整个生

长期绿色植物实际截断的全辐射量计算, 净初级生产的实际截断光能利用率可达 1.29% 左右(表 6), 并不为低. 假如考虑到全光谱太阳辐射中, 只有 400—700 纳米波段的光能是光合作用的有效光能, 该波段能量约占全辐射的 45%, 若按光合作用的有效光能计算, 上述各光能利用率数值均可提高 2.22 倍. 高寒草甸光能资源丰富, 但因气温低植物生长天数少(平均 148 天), 是限制植物充分利用光能的根本原因.

诚如上述, 只有极少量的太阳辐射能被植物固定合成有机物质, 大部分光能转化为热能提高微气候温度. 高寒草甸历年平均 $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 积温不超过 300°C , 时间不超过 30 天, 1980—1984 年中 1981 年气温最高, $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 积温仅 554°C , 天数为 50 天. 若以本模型 10°C 作为光合作用的起始温度, 如果没有强烈的太阳辐射, 植物能进行光合作用的天数不多. 正是由于高密度的太阳辐射转变成热能, 才大幅度地提高了白天冠层气温, 提高了光合速率并延长了生长时间, 使得冠层白天平均气温 $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 的日数(生长天数)达 148 天左右.

概括地说, 低气温、强辐射、较高的白天冠层温度、短生长期和低光能利用率是高寒草甸生态系统的一个特点.

5. 光合作用、呼吸和分配

1980—1984 年平均粗光合作用为 $1322.09\text{克}/(\text{米}^2 \cdot \text{年})$, 净光合作用为 $1098.16\text{克}/(\text{米}^2 \cdot \text{年})$, 呼吸为 $223.93\text{克}/(\text{米}^2 \cdot \text{年})$ (表 6). 呼吸仅占粗光合作用的 17%、净光合作用的 20%, 同其他温带草原生态系统相比, 高寒草甸初级生产者的呼吸消耗是很低的, 这里由高寒草甸独特的气候条件决定的. 高寒草甸全年气温均低, 并且其气候具有典型大陆性: 昼夜温差大(年平均气温日较差 14.4°C). 白天气温较高, 加之太阳辐射

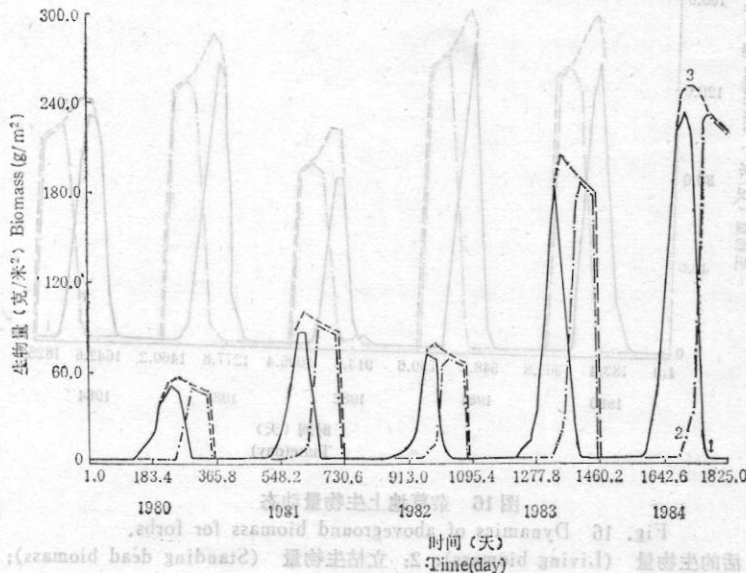


图 14 禾草地上生物量动态

Fig. 14 Dynamics of aboveground biomass for grasses.

1: 活的生物量 (Living biomass); 2: 立枯生物量 (Standing dead biomass);

3: 全部现存生物量 (Standing biomass(living+dead))

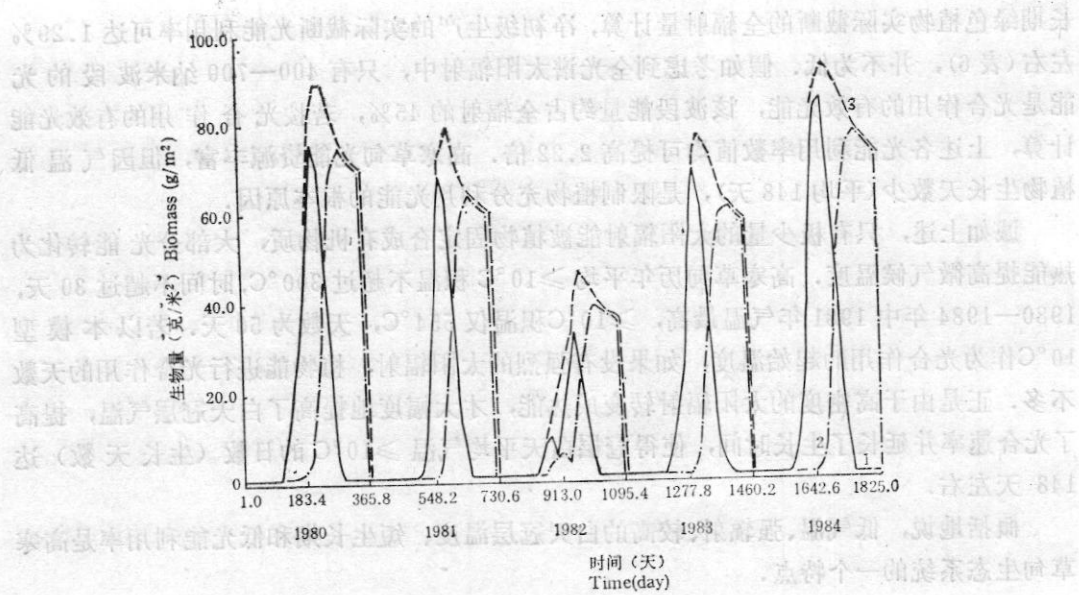


图 15 莎草地上生物量动态

Fig. 15 Dynamics of aboveground biomass for sedges.

- 1: 活的生物量 (Living biomass);
- 2: 立枯生物量 (Standing dead biomass);
- 3: 全部现存生物量 (Standing biomass (living+dead))

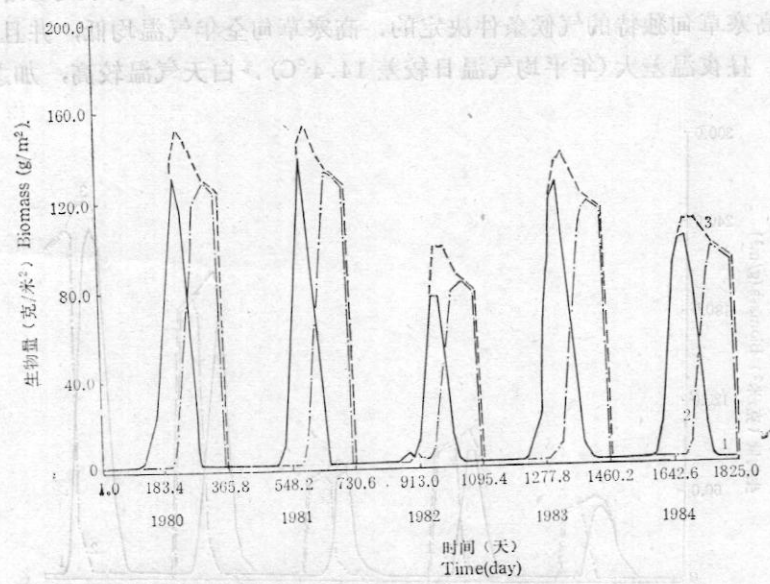


图 16 杂草地上生物量动态

Fig. 16 Dynamics of aboveground biomass for forbs.

- 1: 活的生物量 (Living biomass);
- 2: 立枯生物量 (Standing dead biomass);
- 3: 全部现存生物量 (Standing biomass (living+dead))

效应，冠层气温大幅度升高，夜间气温和冠层温度急剧下降，夜间呼吸强度也骤减。与温带草地相比白天的冠层气温本来就较低，夜间更低，因而受温度制约的日呼吸率也很

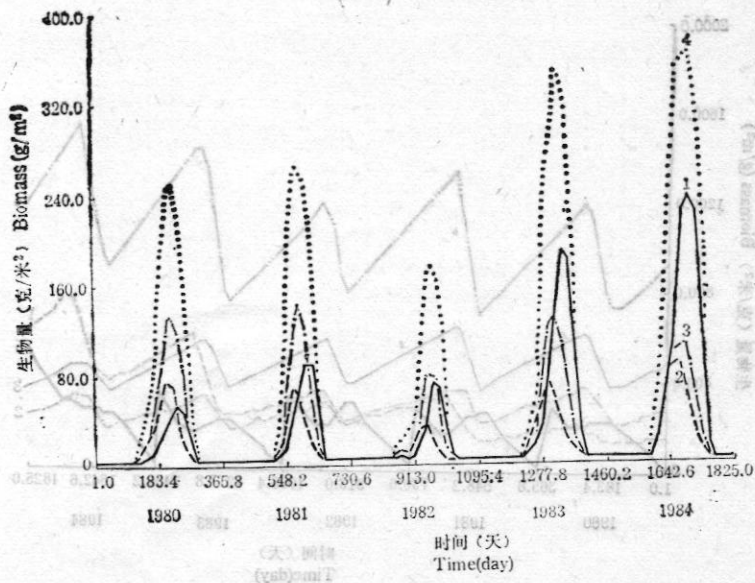


图 17 矮嵩草甸地上绿色生物量结构动态
Fig. 17 Structure dynamics of aboveground living biomass in *Kobresia humilis* meadow.

1: 禾草 (Grasses); 2: 莎草 (Sedges); 3: 杂草 (Forbs); 4: 全部 (Total)

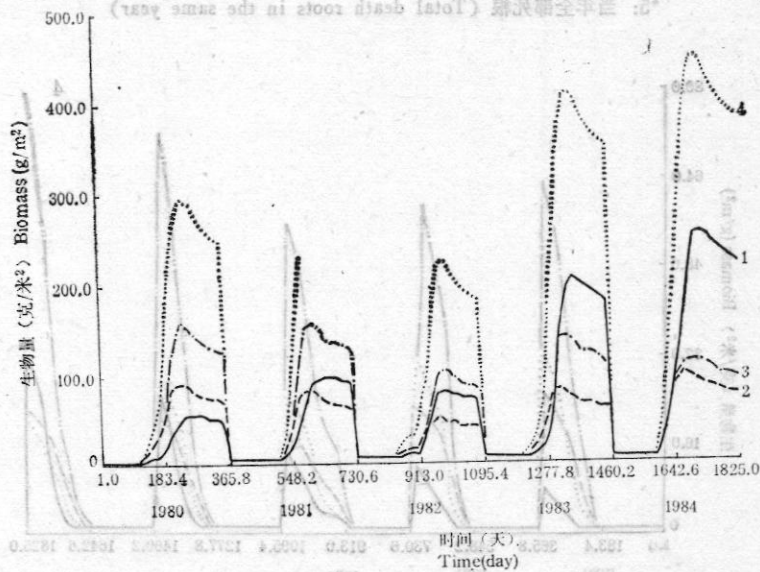


图 18 矮嵩草甸地上现存生物量结构动态

Fig. 18 Structure dynamics of aboveground standing biomass in *Kobresia humilis* meadow.

1: 禾草 (Grasses); 2: 莎草 (Sedges); 3: 杂草 (Forbs); 4: 全部 (Total)

低。低呼吸消耗，高物质积累比例，客观上提高了初级净生产力，这也是高寒草甸初级生产的一个特征。

—1980—1984年平均计算，净光合产物分配到地上部分的比例为30%，地下部分为

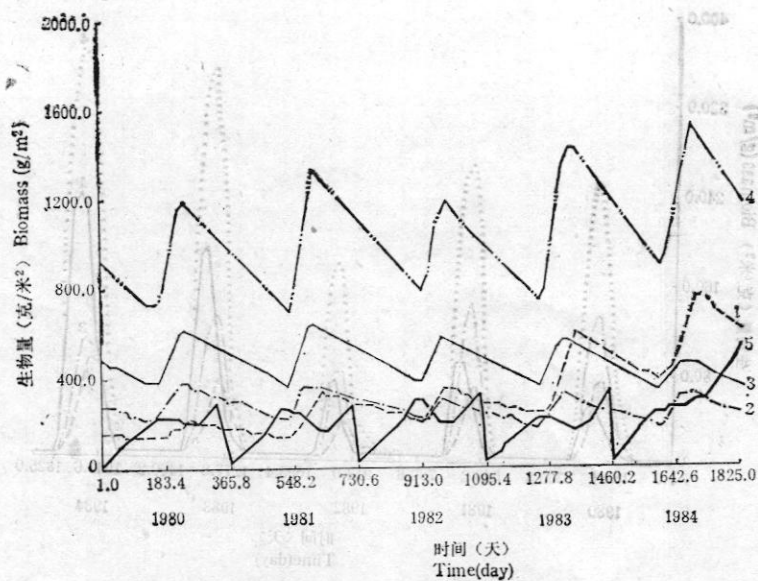


图 19 矮嵩草草甸根系(包括根颈)生物量结构动态
 Fig. 19 Structure dynamics of root biomass(including crowns) in *Kobresia humilis* meadow.

- 1: 禾草活根 (Living roots of grasses); 2: 莎草活根 (Living roots of sedges);
 3: 杂草活根 (Living roots of forbs); 4: 全部活根 (Total living roots);
 5: 当年全部死根 (Total death roots in the same year)

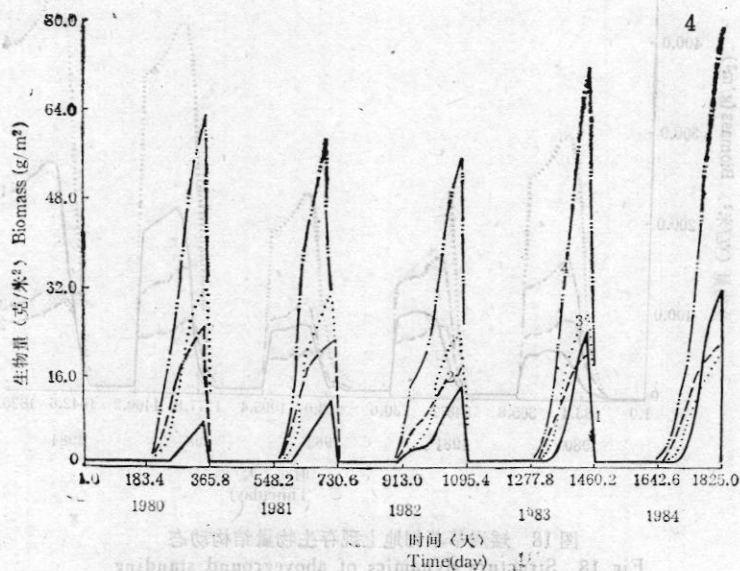


图 20 矮嵩草草甸地上凋落物生物量结构动态
 Fig. 20 Structure dynamics of aboveground litter biomass in *Kobresia humilis* meadow.

- 1: 禾草凋落物 (Litter of grasses); 2: 莎草凋落物 (Litter of sedges);
 3: 杂草凋落物 (Litter of forbs); 4: 全部凋落物 (Total litter)

70%。如果营养生长期水热条件较好,植物生长发育的快,年平均地上部分分配比例还会稍有提高。例如,1983和1984年的地上部分分配比分别为31%和33%(表6)。

6. 群落生物量结构动态

禾草、莎草和杂草类群的地上生物量动态分别见图14至图16。群落地上生物量结构动态见图17至图18,地下根系生物量结构动态见图19,群落地上凋落物生物量结构动态见图20。连续5年生长期的封育使矮嵩草草甸的地上群落结构发生明显的变化(图17至图18),以群落现存生物量达到峰值时各类群现存生物量组成为例,封育的第一年(1980年)群落中杂草比例最高(51%),莎草次之(30%),禾草最少(19%);此后几年中禾草比例逐渐增大,莎草和杂草比例均下降,以杂草下降幅度最大。到1984年杂草生物量仅占群落的24%,莎草占20%,而禾草占56%。相对应的地下根系生物量和凋落物生物量结构也显示了类似的变化趋势(图19至图20)。为什么在封育条件下群落结构发生这样的演替变化?禾草类群植物植株高,位于群落垂直分布的最上层,且其草质优良、适口性好,是家畜喜食的牧草,因而首先被啃食。在长期较重的放牧条件下,地上部分不断被啃食和践踏,禾草的正常生长发育受到抑制,植株矮小,群落的垂直几何结构变为一层。过分的啃食使得光合器官面积过多减少,随之光合产物减少,引起根系发育不良和存贮补给不足,不利于次年春天禾草的萌发(速度和生物量),降低了当年和次年的禾草生产力。此外,禾草的发育不良影响其种子的成熟并减少种子的产量,进而减少了次年萌发生物量,也降低了次年禾草的生产力。在过度放牧地段,这种恶性循环加剧,禾草几乎荡然无存,更谈不上完成生殖过程。耐践踏的莎草及牲畜喜食程度差的杂草受到的放牧压力较禾草小,而且在相同条件下它们(尤其是杂草)还有光合速率较高的优势(表2),禾草减少后的一层空间结构有利于它们的生长,迅速占领禾草减少所留下的空间,因此,放牧草地的杂、莎草比例大。一旦在生长期进行封育,解除了沉重的放牧压力,禾草能不受压抑地生长发育,逐渐形成群落垂直结构的上层。禾草的垂直分布位置决定其在光竞争中处于优势地位,而莎草和杂草类群植物位于群落垂直结构的下层,越是繁茂的禾草层越减少它们的采光,抑制其生长,尤其对喜光的杂草影响最大,对于多年生植物这种群落组成变化通过根系存贮在次年又被促进,因此禾草比例逐年增大,莎草和杂草比例逐年减少,直到达到平衡为止。莎草类植物在光强较弱的环境中也能正常生长,故其所占比例下降幅度没有杂草类植物大,稍加注意还可以发现,尽管莎草在群落生物量结构中的比例逐年下降,除年景差的1982年外,莎草类植物的地上生物量峰值变化不大,稳定在80克/米²左右(图17—18)。

总之,封育状态下群落结构的格局是由各植物类群的生理-生态特性和它们之间相互竞争影响共同决定的。

7. 消长动态

下面以初级生产者各项与生产有关指标的月平均值,来研究其年度和年间的消长规律。

1980—1984年各类群和群落叶面积指数月平均值之峰值及其出现的月份列于表8.5。1980—1984年中群落绿色植物8月份的叶面积指数均为最大,其数值在1.38—3.16之间;群落全

部站立植物(活的和死的)的叶面积指数均于9月达到最大,范围为1.80—3.70. 各植物类群叶面积指数达到峰值的时间并不完全重合,物候较早莎草类植物一般7月(活的)、8月(站立的)叶面积指数平均值最大,而杂草和禾草通常退后一个月. 但也受水、热条件的调节,例如,前期比较干旱、长势较差的1982年,绿色莎草叶面积指数推迟到8月

表8 各植物类群叶面积指数月平均值的峰值

Table 8 The peaks among average monthly values of leaf area indexes for each plant group at Haibei Alpine Meadow Ecosystem.

		1980				1981				1982			
		Gr ^{a)}	Sd ^{b)}	Fb ^{c)}	Total ^{d)}	Gr	Sd	Fb	Total	Gr	Sd	Fb	Total
活的 Living plant	峰值 Peak	0.39	0.58	1.06	1.93	0.64	0.49	1.08	2.13	0.51	0.24	0.64	1.38
	月 Month	8	7	8	8	9	7	8	8	8	8	8	8
站立的 Standing plant	峰值 Peak	0.46	0.74	1.23	2.38	0.81	0.66	1.24	2.61	0.64	0.37	0.80	1.80
	月 Month	9	8	9	9	9	8	8	9	9	8	9	9
		1983				1984							
		Gr	Sd	Fb	Total	Gr	Sd	Fb	Total				
活的 Living plant	峰值 Peak	1.43	0.54	0.98	2.82	1.91	0.70	0.81	3.16				
	月 Month	8	7	8	8	8	7	7	8				
站立的 Standing plant	峰值 Peak	1.69	0.62	1.13	3.36	2.11	0.76	0.91	3.70				
	月 Month	9	8	8	9	9	8	8	9				

a) Gr: 禾草类群 (Grasses);

b) Sd: 莎草类群 (Sedges);

c) Fb: 杂草类群 (Forbs);

d) Total: 群落 (Community).

才达到最大值; 生长期最长、最暖和的1981年, 绿色禾草的叶面积指数也推迟一个月出现最大值. 当然, 其数值也受年间水、热条件变化的影响. 各植物类群之间的竞争、群落结构的变化也控制最大叶面积指数和出现时间, 例如1984年杂草类绿色最大叶面积指数提前一个月出现, 且其数值小于1980、1981和1983年数值, 系茂盛的上层禾草抑制了杂类草后期的生长所致. 事实上叶面积指数的消长节律基本上是与相应的地上生物量一致的, 受到相同的各种非生物的、生物的因素制约.

表9列出了初级生产过程中粗、净光合作用率, 呼吸率, 地上、地下部分生长率以及净初级生产率月平均值的峰值(以下简称月平均峰值)、出现的月份及群落在整个生长期按实际生长天数的日平均值, 为了表格清晰, 没有列出各类群的生长期日平均值. 表中的数据皆进行了四舍五入, 有舍入误差, 故累计和并不恰好重合.

从5年的结果来看, 矮嵩草草甸植物群落粗光合速率的月平均峰值的范围为14.88—24.97克/(米²·日)(干重, 下同), 该峰值除1984年出现在6月外, 其余4年皆在7月. 生长期平均每天的粗光合速率在6.70—10.55克/(米²·日)之间. 群落呼

表9 各植物类群生产过程月平均值的峰值

Table 9 The peaks among average monthly values of production processes for each plant group at Haibei Alpine Meadow Ecosystem.

生产者过程 Producer processes		1980				1981				1982				1983				1984			
		Gr ^{b)}	Sd ^{c)}	Fb ^{d)}	Total ^{e)}	Gr	Sd	Fb	Total	Gr	Sd	Fb	Total	Gr	Sd	Fb	Total	Gr	Sd	Fb	Total
粗光合作用率 克干重/(米 ² ·日)	峰 Peak	2.79	5.42	9.79	18.00	6.81	6.89	13.44	24.73	5.14	3.69	7.38	14.88	12.25	4.25	8.47	24.97	13.29	6.48	7.13	20.97
Gross photosynthesis rate [g dry wt/(m ² ·day)]	月 Month	7	7	7	7	8	7	7	7	8	7	7	7	7	7	7	7	7	6	6	6
	Mean ^{a)}	—	—	—	8.11	—	—	—	8.63	—	—	—	6.70	—	—	—	10.42	—	—	—	10.55
呼吸 克干重/(米 ² ·日)	峰 Peak	0.49	0.94	1.70	3.13	1.13	1.50	2.94	5.40	0.74	0.65	1.31	2.64	2.25	0.75	1.50	4.50	2.65	1.04	1.16	3.59
Respiration rate [g dry wt/(m ² ·day)]	月 Month	7	7	7	7	8	7	7	7	8	7	7	7	7	7	7	7	7	6	6	7
	Mean ^{a)}	—	—	—	1.24	—	—	—	1.70	—	—	—	1.08	—	—	—	1.72	—	—	—	1.75
净光合作用率 克干重/(米 ² ·日)	峰 Peak	2.31	4.49	8.10	14.90	5.68	5.39	10.51	19.33	4.41	3.04	6.07	12.24	10.00	3.57	6.96	20.46	10.64	5.44	5.96	17.51
Net photosynthesis rate [g dry wt/(m ² ·day)]	月 Month	7	7	7	7	8	7	7	7	8	7	7	7	7	6	7	7	7	6	6	6
	Mean ^{a)}	—	—	—	6.87	—	—	—	6.93	—	—	—	5.62	—	—	—	8.70	—	—	—	8.80
地上部生长率 克干重/(米 ² ·日)	峰 Peak	0.79	1.17	2.47	4.43	1.46	1.41	3.21	5.80	1.17	0.76	1.76	3.58	3.42	1.15	2.20	6.57	3.65	1.83	2.09	6.06
Growing rate of shoots [g dry wt/(m ² ·day)]	月 Month	7	7	7	7	8	7	7	7	8	7	7	7	7	6	7	7	7	6	6	6
	Mean ^{a)}	—	—	—	2.20	—	—	—	2.14	—	—	—	1.78	—	—	—	2.84	—	—	—	3.07
地下部生长率 克干重/(米 ² ·日)	峰 Peak	1.51	3.32	5.62	10.25	4.22	3.98	7.30	13.53	3.24	2.29	4.30	8.66	6.58	2.56	4.76	6.99	6.99	3.61	3.88	11.46
Growing rate of roots including crowns [g dry wt/(m ² ·day)]	月 Month	7	7	7	7	8	7	7	7	8	7	7	7	7	7	7	7	7	6	6	6
	Mean ^{a)}	—	—	—	4.75	—	—	—	4.87	—	—	—	3.96	—	—	—	5.93	—	—	—	5.89
净初级生长率 克干重/(米 ² ·日)	峰 Peak	2.31	4.49	8.10	14.90	5.68	5.39	10.51	19.33	4.41	3.04	6.07	12.24	10.00	3.57	6.96	20.46	10.64	5.44	5.96	17.51
Net primary production rate [g dry wt/(m ² ·day)]	月 Month	7	7	7	7	8	7	7	7	8	7	7	7	7	6	7	7	7	6	6	6
	Mean ^{a)}	—	—	—	6.95	—	—	—	7.01	—	—	—	5.73	—	—	—	8.77	—	—	—	8.96

- a) 按生长天数计算的日平均值: Mean = $\frac{\text{年累计和}}{\text{实际生长天数}}$
 [Average daily values on growing days; Mean = (yearly sum)/(growing days)];
- b) Gr: 禾草类群 (Grasses);
- c) Sd: 莎草类群 (Sedges);
- d) Fb: 杂草类群 (Forbs);
- e) Total: 群落 (Community).

吸率月平均峰值于 2.64—5.40 克/(米²·日) 范围内, 峰值出现在平均气温最高的 7 月份. 生长期平均每日呼吸率位于 1.08—1.75 克/(米²·日) 之间. 群落净光合速率月平均峰值为 12.24—20.46 克/(米²·日), 出现时间同于粗光合作用. 生长期平均每日净光合速率在 5.62—8.80 克/(米²·日) 之间. 群落地上部分生长速率的月平均峰值位于 3.58—6.57 克/(米²·日) 之间, 达到峰值时间同于净光合作用. 在整个生长期地上部分日平均生长率为 1.78—3.07 克/(米²·日). 若以 1980 年作为中等年景, 干旱年景(1982 年)的地上部分日平均生长速率仅为中间年景的 81%, 湿润年景(1984 年)为中等年景的 140%. 群落地下部分生长速率的月平均峰值为 8.66—13.90 克/(米²·日), 达到时间亦同于净光合作用. 于整个生长期群落地下部分日平均生长速率为 3.96—5.93 克/(米²·日). 整个生长期群落的日平均净初级生产率范围是 5.73—8.96 克/(米²·日)

(表 9). 显然, 这些速率峰值或平均值的大小及峰值出现的月份不但受水、热等气候条件的控制, 而且还受群落组成、结构和物候的影响. 通常高寒草甸 7 月份水、热等气候条件都比较好, 植物正处于营养生长后期或生殖生长早期, 初级生产速率最高. 但 1984 年生长前期气温回升快, 6 月份水、热条件均已很好, 虽然气温稍低于 7 月, 可是降水量胜于 7 月, 加之 6 月份各类群植物几乎都处于营养生长期, 叶片成熟且尚未老化, 光合功能最佳, 还有垂直结构的影响, 因此 6、7 月的初级生产速率相差很少, 6 月比 7 月稍高, 故生产高峰出现在 6 月. 也正是由于水、热配合协调, 6 月份生产速率大增, 才为 1984 年的高初级生产量打下了基础, 这再次说明早期群落的生长发育状况对全年的初级生产提高是十分重要的. 从物候进程来看, 莎草最早, 杂草次之, 禾草最晚, 禾草利用水、热条件的时间最长; 如果生长后期气候条件较好, 也能提高禾草生产力, 从而提高群落的生产力. 例如, 与 1980 年相比, 1981 年生长前期干旱, 后期水、热条件均好, 1981 年禾草的地上部分生长率和生产力比 1980 年高出近一倍(表 9, 表 3), 在这里群落的演替也起了部分作用. 据此推测, 假若植物群落以禾草为主, 禾草对水热等条件的长利用期可以部分地补偿生长期中某一阶段不良气候(主要是干旱)所造成的损失, 亦即群落的抗灾能力将增强. 从群落垂直结构来看, 群落如果前期生长发育较好, 并且禾草在组成比例中较大, 稳定的禾草上层将抑制中、后期莎草和杂草的生长, 而后的者的光合能力较强, 这一方面可能将群落的生产高峰时间前移, 另一方面如果群落处于演替阶段将加速群落的演替进程, 1984 年的数据(表 9)就说明了这一点.

生长期进行封育的矮嵩草草甸植物群落, 因其摆脱了长期的放牧压力正处于自然演替过程之中, 群落组成年间变化较大(图 17—图 18, 表 3), 因而各植物类群的绝对生长速率和对群落生长速率的贡献也在变化之中. 总的趋势是禾草对群落生产速率的贡献逐渐增大, 而杂类草和莎草的贡献逐渐减少. 表 9 还显示出, 影响群落生产速率及峰值出现时间的前述诸因素同样也影响着各植物类群. 例如, 早期的干旱使 1981、1982 年禾草生产高峰推迟一个月, 年降水量的减少使 1982 年各植物类群的生产速率均下降.

若对 1980—1984 年的生长天数和生产速率进行平均, 矮嵩草草甸植物的生长天数是 148 天, 于生长期中地上部分生长速率为 2.41 克/(米²·日), 地下部分为 5.08 克/(米²·日), 净初级生产速率为 7.48 克/(米²·日).

绿色植物死亡、凋落、分解及根系死亡、分解的年累计值已列于表 6, 其速率的季节和年度变化主要受环境气候条件和物候的控制, 为了清晰起见, 我们只画出 1980 年立

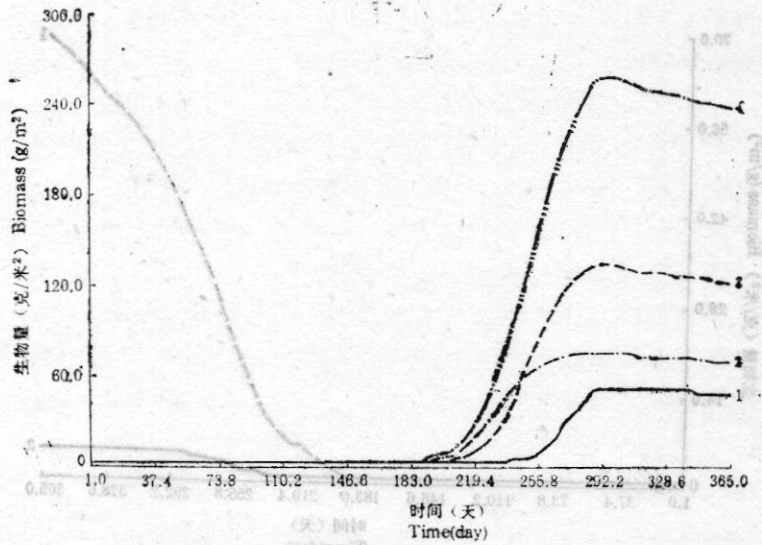


图 21 矮嵩草草甸 1980 年立枯生物量动态
 Fig. 21 Dynamics of standing dead biomass in *Kobresia humilis* meadow in 1980.
 1: 禾草 (Grasses); 2: 莎草 (Sedges); 3: 杂草 (Forbs); 4: 全部 (Total)

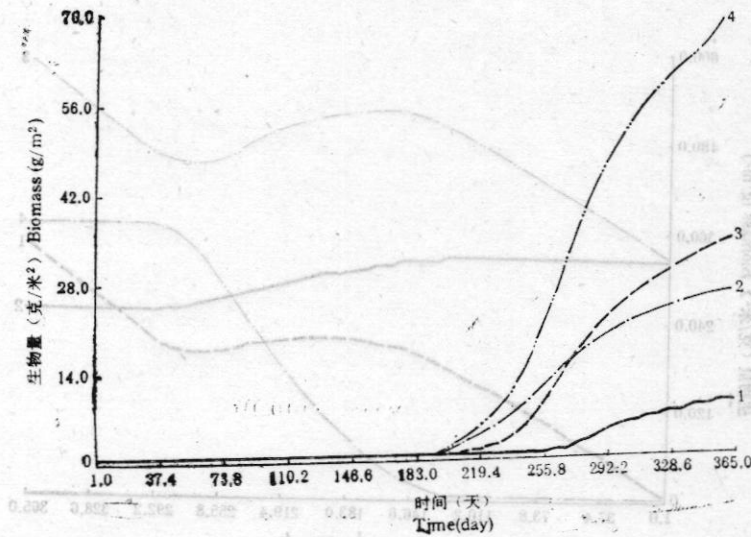


图 22 矮嵩草草甸 1980 年凋落物生物量动态
 Fig. 22 Dynamics of litter biomass in *Kobresia humilia* in 1980.
 1: 禾草 (Grasses); 2: 莎草 (Sedges); 3: 杂草 (Forbs); 4: 全部 (Total)

枯、凋落物动态曲线 (图 21、图 22), 凋落物分解动态曲线 (图 23), 以及死根和分解动态曲线 (图 24). 为便于对照分析, 也会出当年的群落地上生物量结构图 (图 25 至图 27). 立枯及凋落物出现的起始时间顺序, 大体上与它们的物候进程快慢顺序一致, 但也受环境条件恶化程度的调节 (图 21、图 22、图 25). 受各植物类群物候差异的影响, 群落立枯生物量峰值略高于绿色生物量峰值 (图 21、图 25、图 27). 现存生物量达到峰值时当年凋落物数量很少, 现存生物量峰值很接近于地上净初级生产力 (图 22、

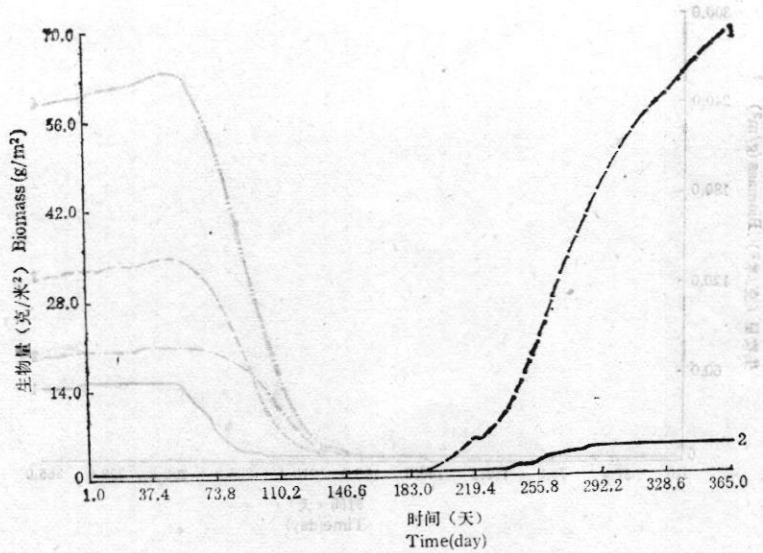


图 23 矮嵩草草甸 1980 年凋落物累计分解动态
 Fig. 23 Dynamics of accumulative decomposed litter in *Kobresia humilis* meadow in 1980.

1: 群落凋落物生物量 (Total litter biomass); 2: 累计被分解的凋落物生物量 (Accumulative decomposed litter biomass)

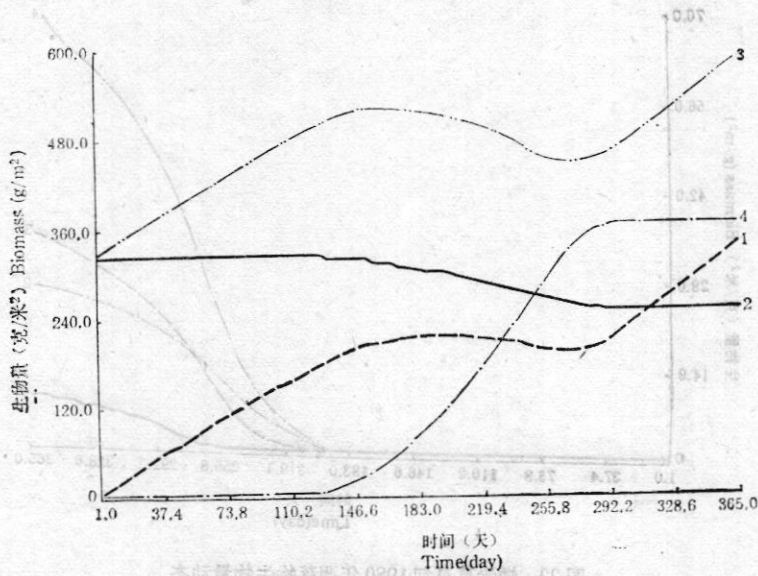


图 24 矮嵩草草甸 1980 年死根及死根累计分解动态
 Fig. 24 Dynamics of dead roots and accumulative decomposed dead roots in *Kobresia humilis* meadow in 1980.

1: 当年死根 (Death roots in 1980); 2: 陈旧死根 (Old death roots before 1980); 3: 全部死根 (Total dead roots); 4: 累计被分解的死根 (Accumulative decomposed dead roots)

图 26、图 27)，因此，对于各植物类群乃至群落以前者作为后者的估计是合适的。立枯生物量曲线在绿色植物衰老死亡阶段呈“S”型曲线增长，以 9 月增长速度最快，达到最大值后因凋落而没有补充呈一缓慢下降曲线（图 21），凋落物生物量也呈“S”型

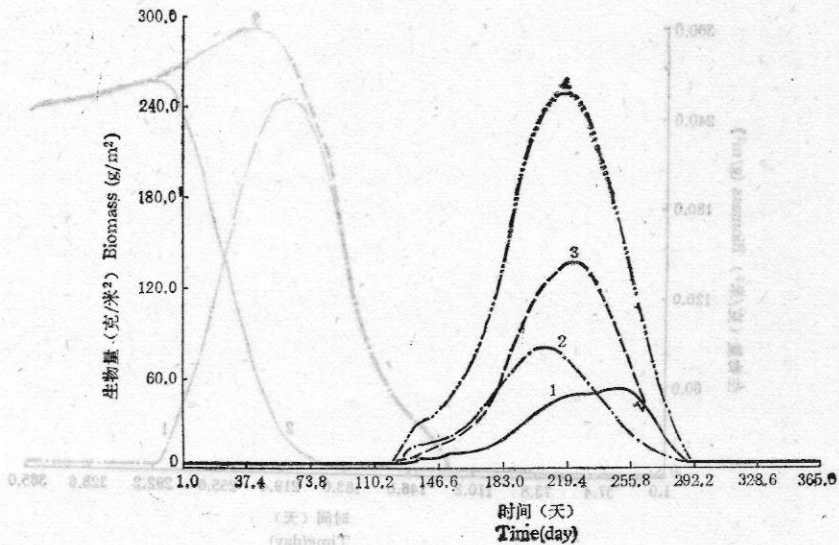


图 25 矮嵩草草甸 1980 年绿色生物量动态

Fig. 25 Dynamics of aboveground living biomass in *Kobresia humilis* meadow in 1980.

1: 禾草 (Grasses); 2: 莎草 (Sedges); 3: 杂草 (Forbs); 4: 全部 (Total)

曲线增长，也于立枯增加最快的9月凋落速率最高(图 22)。这些“S”型曲线的变化幅度基本上与各植物类群最大绿色生物量，更准确地说与地上净初级生产量成正比(与图 25至图 26比较)。关于各种生物和非生物因素对这些动态的影响分析，为了节省篇幅这里略去。根系的死亡主要集中于环境条件严酷的冷半年，而死根的分解则集中于水热条件较好的暖半年，累计分解生物量沿“S”型曲线变化，以水、热条件均好的7月分解速率最高(图 24)。1980年根系净生产(670克/米²)略高于根系死亡(620克/米²)，

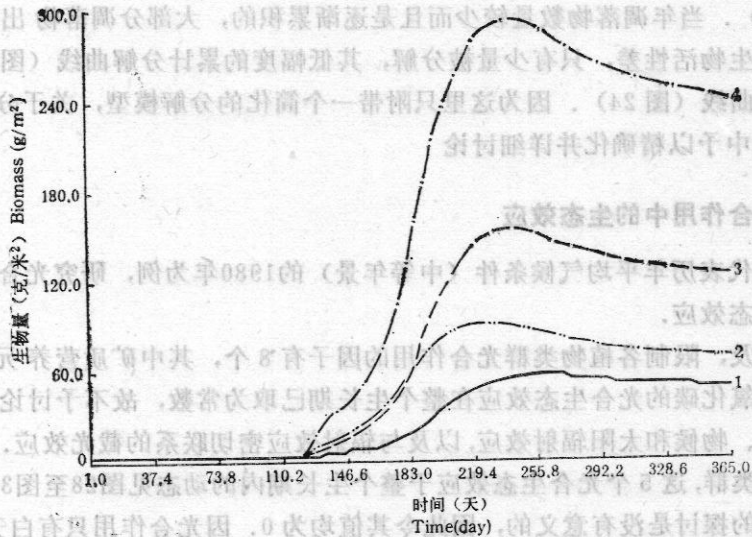


图 26 矮嵩草草甸 1980 年现存生物量动态

Fig. 26 Dynamics of aboveground standing biomass in *Kobresia humilis* meadow in 1980.

1: 禾草 (Grasses); 2: 莎草 (Sedges); 3: 杂草 (Forbs); 4: 全部 (Total)

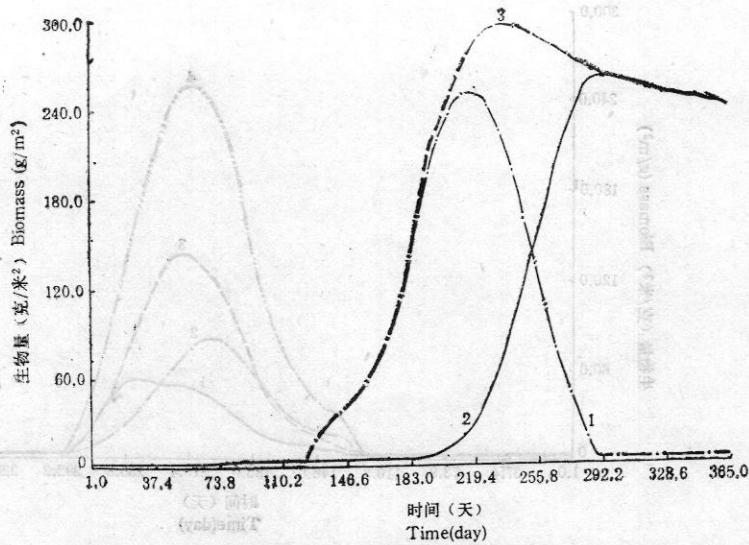


图 27 矮嵩草草甸 1980 年地上绿色和立枯生物量结构动态
 Fig. 27 Structure dynamics of aboveground living and standing dead biomass in *Kobresia humilis* in 1980.

1: 活的 (Living); 2: 立枯 (Standing dead); 3: 现存的 (活的+立枯)
 (Standing(living+standing dead))

约为活根最大生物量的一半，即每年生长的活根替换原有活根的一半，矮嵩草草甸根系周转率为 $\frac{1}{2}$ ，周转期为 2 年。死根生物量受气候、分解及陈旧死根生物量的影响，就 1980 年的环境条件死根生物量有两个高峰：一个出现在返青期，一个出现在由暖季进入冷季以后。死根的分解包括当年死根和陈旧死根的分解，不但受气候、前一年死根生物量的影响，而且与组成化学成分有关，1980 年死根分解生物量相当于当年死亡根系生物量的一半多（表 6）。当年凋落物数量较少而且是逐渐累积的，大部分凋落物出现之时气候已变坏，微生物活性差，只有少量被分解，其低幅度的累计分解曲线（图 23）类似于死根累计分解曲线（图 24）。因为这里只附带一个简化的分解模型，关于分解我们将在分解者亚系统中予以精确化并详细讨论

8. 光合作用中的生态效应

下面以代表历年平均气候条件（中等年景）的 1980 年为例，研究光合作用过程中主要因子的生态效应。

前已述及，限制各植物类群光合作用的因子有 8 个，其中矿质营养元素氮、磷和钾，还有二氧化碳的光合生态效应在整个生长期已取为常数，故不予讨论；余下的是温度、土壤水、物候和太阳辐射效应，以及与辐射效应密切联系的截光效应。对于组成群落的 3 个植物类群，这 5 个光合生态效应于整个生长期内的动态见图 28 至图 30。生长期以外对这些效应的探讨是没有意义的，因此令其值均为 0。因光合作用只有白天才能进行，故图中各效应的数值皆表示白天的平均效应。引起光合温度效应的温度变量是冠层气温，温度效应是一个抛物线型饱和曲线（图 4）。高寒草甸冠层白天平均气温通常达不到光合最佳温度（25°C）（图 5），尤其 1980 年是一个中等温度年景，最高白天冠层平均气

温尚达不到 20°C (图 31), 所以温度效应沿非饱和的抛物线变化. 比较图 28—图 30 和图 31 可以看出, 温度效应随冠层气温的升降同一趋势变化, 只不过由于温度效应的非线性使其曲线变得更加尖锐; 位于时间轴上方的温度效应曲线的起始、终止点, 恰是冠层

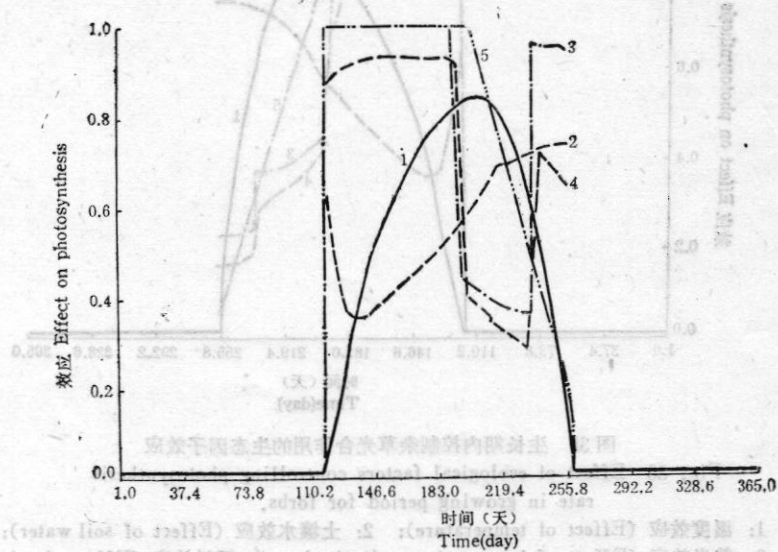


图 28 生长期中控制禾草光合作用的生态因子效应

Fig. 28 Effect of ecological factors controlling photosynthesis rate in growing period for grasses.

- 1: 温度效应 (Effect of temperature); 2: 土壤水效应 (Effect of soil water);
- 3: 截光效应 (Effect of intercepting radiation); 4: 辐射效应 (Effect of radiation);
- 5: 物候效应 (Effect of phenology)

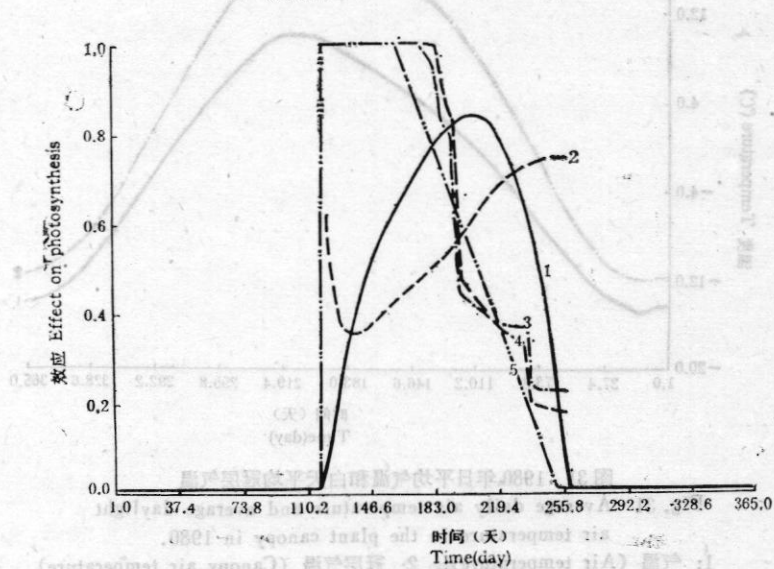


图 29 生长期中控制莎草光合作用的生态因子效应

Fig. 29 Effect of ecological factors controlling photosynthesis rate in growing period for sedges.

- 1: 温度效应 (Effect of temperature); 2: 土壤水效应 (Effect of soil water);
- 3: 截光效应 (Effect of intercepting radiation);
- 4: 辐射效应 (Effect of radiation); 5: 物候效应 (Effect of phenology)

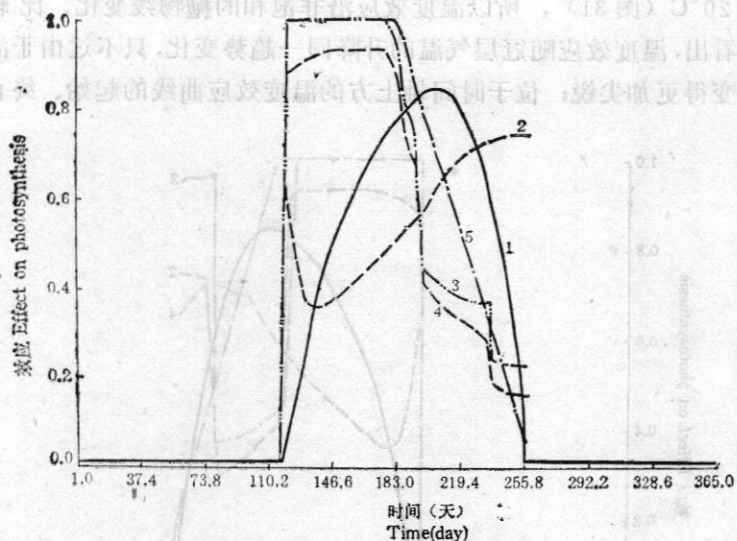


图 30 生长期内控制杂草光合作用的生态因子效应

Fig. 30 Effect of ecological factors controlling photosynthesis rate in growing period for forbs.

- 1: 温度效应 (Effect of temperature); 2: 土壤水效应 (Effect of soil water);
 3: 截光效应 (Effect of intercepting radiation); 4: 辐射效应 (Effect of radiation); 5: 物候效应 (Effect of phenology)

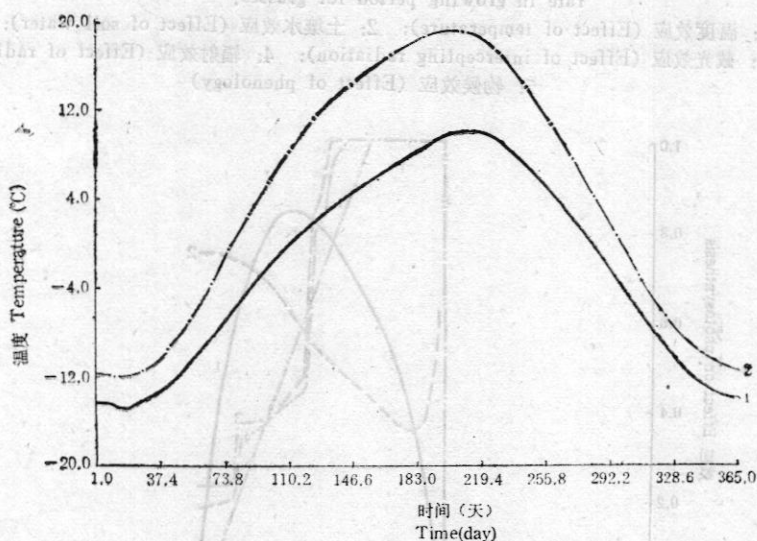


图 31 1980 年日平均气温和白天平均冠层气温

Fig. 31 Average daily air temperature and average daylight air temperature in the plant canopy in 1980.

- 1: 气温 (Air temperature); 2: 冠层气温 (Canopy air temperature)

白天平均气温刚刚高于光合作用最低温度 (10°C) 的时间, 这个时间区间的长度就是群落的生长期. 土壤水效应曲线与生长期土壤含水量曲线 (图32) 的形状基本一致. 截光效应反映叶片之间相互不遮挡的程度, 生长早期叶面积指数小, 垂直结构只有一层, 叶

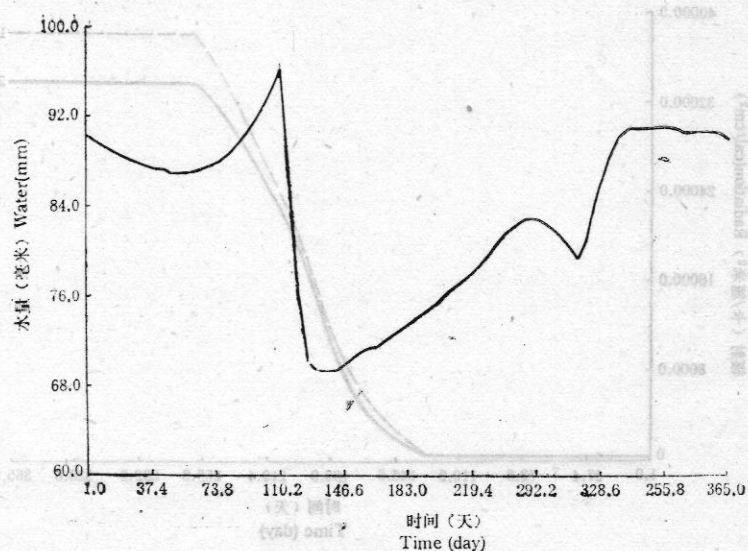


图 32 1980 年土壤含水量
Fig. 32 Content of soil water in the top 30cm in 1980.

片相互之间基本没有遮挡，各植物类群的截光效应均为 1（图 28—图 30）。随着植物的生长发育，各类群植物变得茂盛起来，叶片之间遮蔽采光，从 6 月底或 7 月初开始截光效应逐渐减少。其减少程度和起始时间取决于各植物类群自身及整个群落的生长发育程度和垂直结构的变化。禾草返青、生长较莎草和杂类草慢，其自身叶片明显相互遮挡的起始时间较迟，因此其截光效应减小的起始时间较莎草和杂草迟。7 月上、中旬各类群植物生长迅速，遮蔽越来越显著，截光效应急剧下降；此后生长速度逐渐降低，遮挡程度的增加速率减慢，截光效应降低速度亦减小。与莎草、杂草类群植物不同，禾草类群在生长后期截光效应升高（图 28），这是由于此时群落的垂直结构由一层变为二层，达到一定盖度的禾草形成了群落的上层，叶片相互遮蔽格局重新分布，使得禾草的截光效应大幅度增加，随之莎草和杂草的截光效应大幅度减小（图 29—图 30）。辐射效应表示各类群植物叶片的辐射强度接近光饱和的程度，它的动态由太阳辐射强度、截光效应的逐日变化以及各植物类群的光饱和点共同决定的。7 月以前群落的覆盖度较小，相互遮挡很少，影响辐射效应的主要因素是太阳辐射强度的逐日变化，所以该段辐射效应曲线类似于净太阳辐射曲线（图 7）。7 月及 7 月之后影响辐射效应的主要因素是截光效应，故该段曲线形状类似于截光效应曲线。生长期群落截断太阳辐射能的累计曲线见图 33，虽然 7 月叶片辐射效应降低，但以 7 月获取辐射能最多，此后因太阳辐射减弱二者均减少。各植物类群物候阶段在时间上并不完全重叠，因此对于光合作用的物候效应曲线也于生长期不重合。为了便于比较，将该 3 条曲线绘于图 34。莎草的物候进程最快，衰老的最早，它的物候效应曲线下降最早，杂草次之，禾草最慢，也就是说禾草类群利用水、热光等条件的的时间最长。

比较图 28—30 绘出的 5 个限制光合作用因子的效应曲线，可以看出 5 月中旬以前限制光合作用的最低量因子是冠层气温，5 月中旬至 7 月中旬最低量限制因子是土壤含水量，7 月中旬以后群落生长茂盛，叶片的太阳辐射强度首先成为最低量因子，之后随着

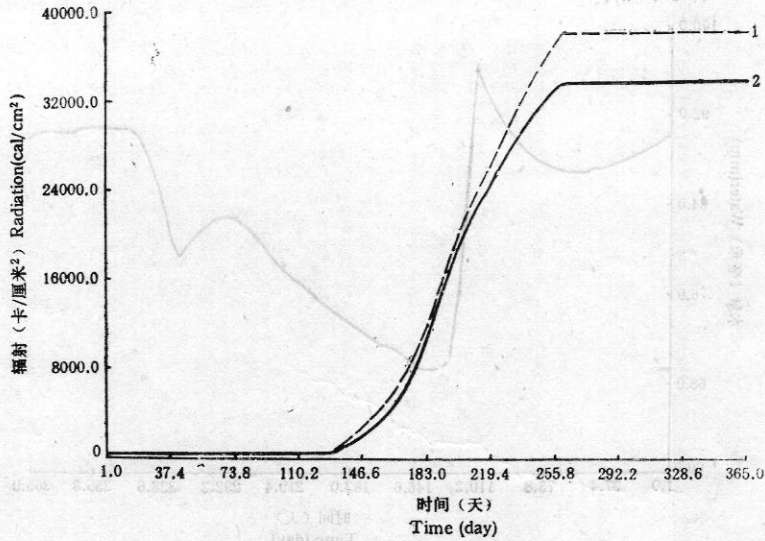


图 33 矮蒿草草甸 1980 年生长期累积截断辐射

Fig. 33 Accumulative intercepted radiation by the community in growing period in *Kobresia humilis* meadow in 1980.

- 1: 站立茎叶的累积截断辐射 (Accumulative intercepted radiation by standing shoots);
 2: 活的茎叶累积截断辐射 (Accumulative intercepted radiation by live shoots)

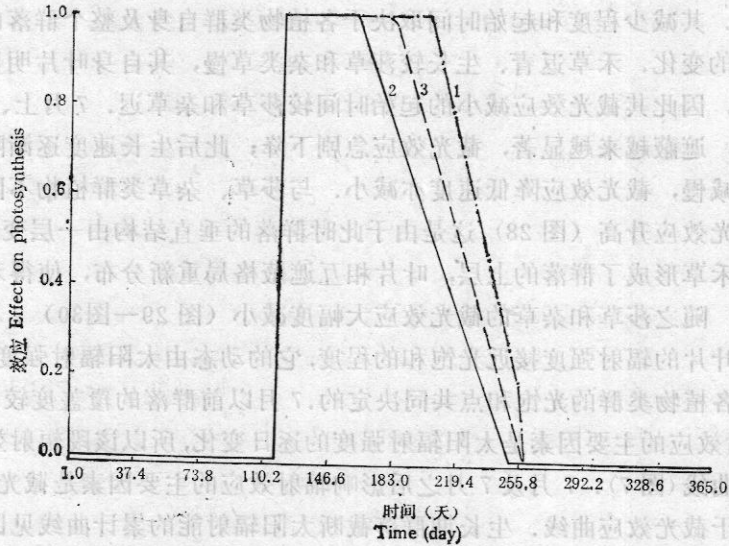


图 34 控制光合作用的各植物类群物候效应

Fig. 34 Effect of phenology controlling photosynthesis rate for each plant group.

- 1: 禾草 (Grasses); 2: 莎草 (Sedges); 3: 杂草 (Forbs)

进入生长末期, 物候成为最低量限制因子. 当然, 这些最低量限制因子的时间界限是根据 1980 年特定的气候和群落结构得出的, 其他年份可能不同程度地提前或滞后. 按目前管理自然生态系统的技术手段来看, 这些最低量限制因子中冠层气温和太阳辐射强度难以调整, 但土壤含水量可以通过灌溉加以提高, 适当地放牧可改善截光效应以及叶片

的辐射强度，从而提高初级生产力。而各植物类群的物候，则是在自然选择下长期适应进化的结果，更难调整；即使调整植物群落也可能产生难以预料的变化。由前面的分析并参照图 13、图 32、图 28—图 30 可以看出，大多数年份 5 月中旬—7 月中旬限制光合作用的主要因子是土壤可利用水，而且其限制程度是时间越靠前越严重，因此，若采用灌溉方法改良自然草场时，其灌溉时间应在 5 月和 6 月。

本文没有研究矿质营养元素的动态效应，也不可能探讨它们成为主要限制因子的时间。但是，我们从矮嵩草草甸的部分调查结果猜测：在生长旺盛时期 N、P 速效营养可能供应不足，甚致成为主要限制因子。只有继续对矿质营养循环进行细致地研究，给出定量的结论，才能弥补本文这一不足。

附带于图 35—图 36 绘出在上述因子制约下的光合作用率、呼吸率，以及净光合产物的分配，以示其动态。7 月光合速率最高，最高日粗光合作用达 25 克/(米²·日)左右，最高净光合作用达 20 克/(米²·日)左右。净光合产物大部分分配到地下部分，但生长前期分配到地上部分的比例较后期大。流向地下的净光合产物流峰值为 14 克/(米²·日)，保留地上的峰值为 6 克/(米²·日)。

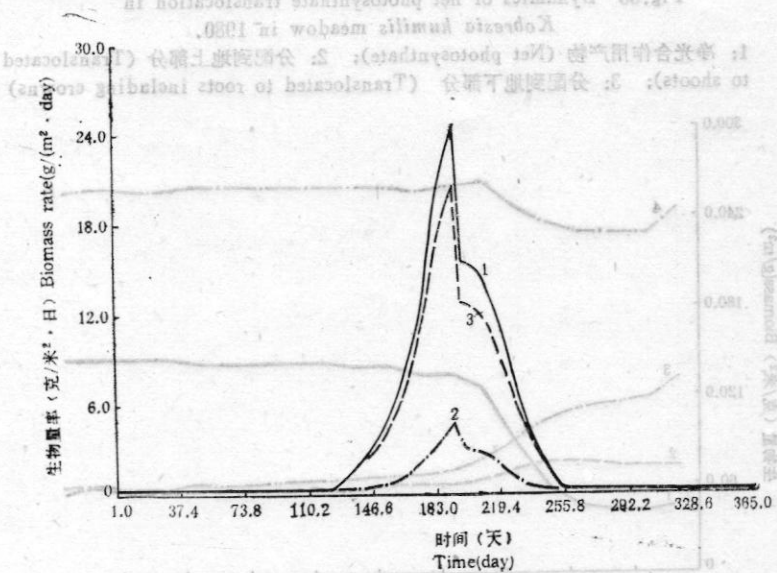


图 35 矮嵩草草甸 1980 年光合作用率和呼吸率动态

Fig.35 Dynamics of photosynthesis and respiration rate in *Kobresia humilis* meadow in 1980.

1: 粗光合作用率 (Gross photosynthesis rate); 2: 呼吸率 (Respiration rate);
3: 净光合作用率 (Net photosynthesis rate)

9. 植物群落的自然演替

利用本模型在历年平均气候 (1980 年气候，见图 5—图 8) 条件下和随机气候下，分别模拟矮嵩草草甸植物群落的全封育自然演替过程，继而探讨其演替规律。模拟从 1980 年开始，初始值不变。

在平均气候条件下群落 20 年的自然演替过程如图 37。经过 10 年的演替达到顶极群落，在顶极群落中，以高大的禾草类群为主，矮小的莎草和杂草为辅，群落组成种类不变。顶极群落的稳定生物量结构为：在群落绿色生物量达到峰值时，禾草的绿色生物量

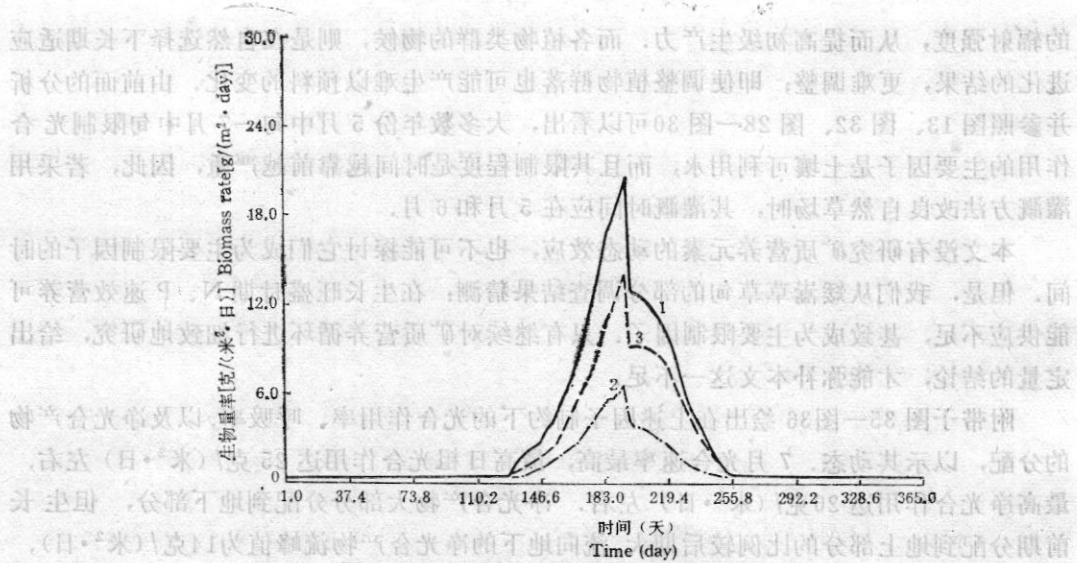


图36 矮嵩草草甸1980年净光合产物分配动态
 Fig.36 Dynamics of net photosynthate translocation in *Kobresia humilis* meadow in 1980.

1: 净光合作用产物 (Net photosynthate); 2: 分配到地上部分 (Translocated to shoots); 3: 分配到地下部分 (Translocated to roots including crowns)

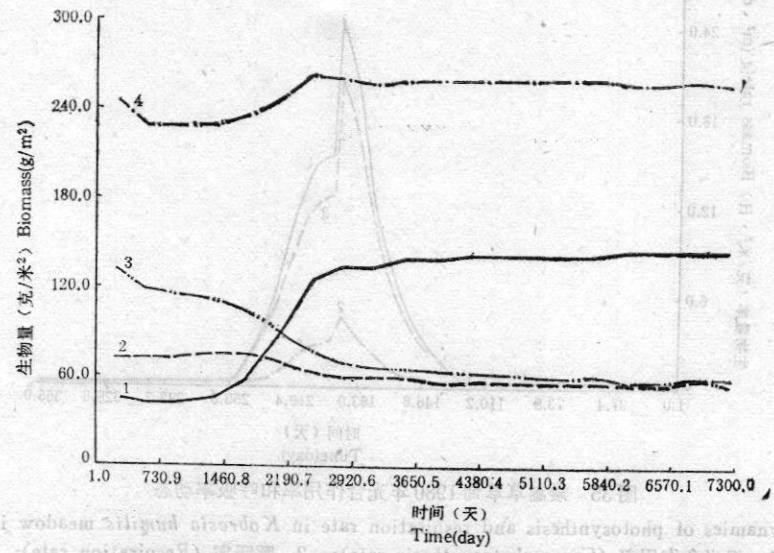


图37 矮嵩草草甸在历年平均气候条件下20年自然演替
 Fig.37 Natural succession of *Kobresia humilis* meadow for 20 years under the conditions of average climate over the years.

1: 活的禾草峰值 (Peak of living grasses); 2: 活的莎草峰值 (Peak of living sedges); 3: 活的杂草峰值 (Peak of living forbs); 4: 全部活的植物峰值 (Peak of total living plant)

约占群落的57%，莎草约占24%，杂草约占19%，因此，顶极群落为二层垂直结构：高30—50厘米的茂密禾草上层和高10—30厘米的莎草及杂草混合下层。顶极群落的地上净初级生产力为325克/(米²·年)左右，绿色最大生物量为260克/米²左右，现存最大生物量为327克/米²左右，波动很微小。与初始的1980年比较，地上净初级生产力仅提高15克/米²多。

矮嵩草草甸在演替过程中之所以三类草得以共存，在竞争中禾草不能排斥掉矮小的莎草和杂草，其基本原因是它们的物候期在时间上不完全重叠，峰值出现时间不同和形态上的不同。莎草生长发育最早，主要的杂草次之，禾草最迟，莎草和杂草出现峰值的时间早于禾草，当禾草生长茂盛形成群落的上层时，莎草和杂草较早的生长发育和较快的生长使它们已经占领了一定空间，因此，在竞争中禾草只能在生长期稍后的时间抑制莎草和杂草的生长，三者都能完成生活周期。此外，在固定的气候条件下，矮嵩草草甸摆脱放牧压力后经过20年的封育演替，尽管群落结构发生了变化，但地上净初级生产力较开始封育时提高幅度甚微，证明群落的生产力是与气候模式相适应的，亦即是与物理环境的能量供应相平衡的。如果不输入辅助能量，在固定气候模式下初级生产力变化微小，因此初级生产力可以看作物理环境的函数。在封育演替过程中土壤含水量提高，并且最后达到稳定分布，恰是植物群落对物理环境加强控制、为植物群落提供免受环境扰动的最大保护力的演替对策。从图 37 还可看出，封育最初几年的过渡时期初级生产力有所下降，这是因为封育的第1年初(初始值)没有立枯，从第2年起前1年末立枯的存在减慢了春天返青速度，进而降低了初级生产量。反过来看，立枯的存在又减少了土壤水的散失，土壤有效水的增加促使初级生产力的恢复和提高。作为抑制和提高生产力因素的平衡结果，最终达到一个略高于第1年的稳定生产力。顶极群落稳定组成和结构的形成过程类似于初级生产力。演替的过渡阶段恰是群落在各种因素作用下的自我调控过程。总之，群落的演替是非生物因素与生物因素共同作用的结果，群落自身的调节控制在演替中起着主导作用。群落在演替过程中既存在正反馈，又有负反馈，负反馈是使群落达到与环境相平衡的主要调控机制。

在随机气候条件下模拟的群落 10 年自然演替(图 38) 类似于平均气候条件下的演

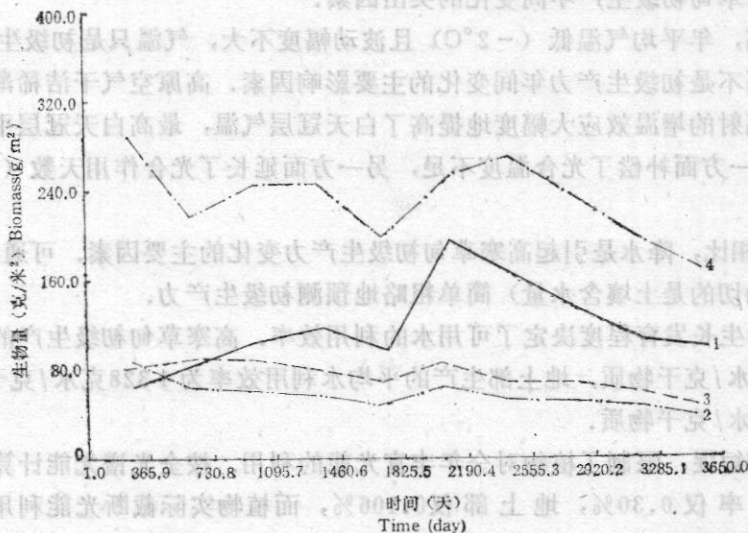


图 38 矮嵩草草甸在随机气候条件下 10 年自然演替

Fig. 38 Natural succession of *Kobresia humilis* meadow for 10 years under the conditions of stochastic climate.

- 1: 活的禾草峰值 (Peak of living grasses); 2: 活的莎草峰值 (Peak of living sedges); 3: 活的杂草峰值 (Peak of living forbs); 4: 全部活的植物峰值 (Peak of total living plant)

替过程,顶极群落的组成、结构都是一样的;只不过演替过程中在气候的扰动下,受环境供应能量的制约,初级生产力随之波动。显然,群落到达顶极过渡时期的长短决定于随机气候序列。

综合以上分析,海北高寒草甸的主要植被类型——矮嵩草草甸的气候顶极群落是以禾草类为主、高草和低草混合、以高草为主的混合型草甸。由此推测其原生植被也应是该类型草甸。目前的以矮小的矮嵩草为主的矮嵩草草甸,是在长期的放牧压力下植被后退演替的变动顶极群落,这就是说,该草甸仍处于演替之中,其演替方向取决于人们的管理策略。如果放牧适度有可能维持现状,甚至发展到气候顶极群落,改善畜牧业生产的环境,并为之提供一个长期稳定的资源环境,获得最大的以经济效益、生态效益和社会效益协调统一起来的经济生态效益。若只着眼于短期经济利益而进行掠夺式的过度放牧,则可能继续后退演替,鼠、虫害猖獗,出现大面积的次生裸露地(黑土滩),甚至土壤被侵蚀、沙化变成不毛之地,完全破坏畜牧业生产环境。

(三) 小 结

以矮嵩草草甸为代表的高寒草甸初级生产有以下特点:

(1) 受季风影响,降水分配不均匀且变化较大。年降水量为500毫米左右,相对波动幅度较小。冷暖季交替的5月空气干燥,土壤水损失大,降水补给少,通常有不同程度的春旱现象。若5、6月降水过少,旱象加重,明显地降低初级生产力。通常7—9月降水较充沛,对初级生产影响不大。因此,降水分配,尤其是5、6月的降水分配,是与年降水量同样重要的影响初级生产的因素。由于年降水相对波动较小,在水分条件中降水分配是引起高寒草甸初级生产年间变化的突出因素。

(2) 海拔高,年平均气温低(-2°C)且波动幅度不大,气温只是初级生产者的主要限制因素,而不是初级生产力年间变化的主要影响因素。高原空气干洁稀薄,太阳辐射强烈,直接辐射的增温效应大幅度地提高了白天冠层气温,最高白天冠层平均气温可达 20°C 左右;一方面补偿了光合温度不足,另一方面延长了光合作用天数(生长天数达148天)。

(3) 与气温相比,降水是引起高寒草甸初级生产力变化的主要因素。可通过5、6月的降水量(更确切的是土壤含水量)简单粗略地预测初级生产力。

(4) 群落的生长发育程度决定了可用水的利用效率。高寒草甸初级生产的平均水利用效率为422克水/克干物质,地上部生产的平均水利用效率为1328克水/克干物质。蒸腾系数为678克水/克干物质。

(5) 生长期短促,限制了植物对全年丰富光能的利用。按全光谱光能计算,初级生产年光能利用率仅0.30%,地上部仅0.106%,而植物实际截断光能利用率并不低(1.29%)。

(6) 全年气温低,昼夜温差大,呼吸消耗少。平均计算呼吸仅占粗光合作用的17%、净光合作用的20%左右。年平均地上、地下光合产物分配比为3:7。

(7) 封育下矮嵩草草甸的净初级生产力平均为1113克/($\text{米}^2 \cdot \text{年}$) (干重,下同),其中地上部为358克/($\text{米}^2 \cdot \text{年}$),干旱和湿润年景分别可能降低和提高35%左右。按生

长期天数平均计算, 净初级生产速率为 $7.48 \text{ 克}/(\text{米}^2 \cdot \text{日})$, 地上部生长速率为 $2.41 \text{ 克}/(\text{米}^2 \cdot \text{日})$, 地下部为 $5.08 \text{ 克}/(\text{米}^2 \cdot \text{日})$. 生长高峰通常出现在水、热条件都较好的7月, 最高净光合速率达 $20 \text{ 克}/(\text{米}^2 \cdot \text{日})$ 左右. 根系累计死亡生物量为 $703 \text{ 克}/(\text{米}^2 \cdot \text{年})$ 左右, 活根系周转期约为2年.

(8) 分布于世界各地、年降水量为500毫米左右的温带草地上, 其地上净初级生产均在 $300 \text{ 克}/(\text{米}^2 \cdot \text{年})$ 左右 (Lauenroth, 1979), 与之相比, 高寒草甸地上净初级生产力并不低.

(9) 限制植物光合速率的最低量因子, 在生长早期是温度和土壤可利用水, 中期是叶片太阳辐射强度 (或许还有矿质营养元素), 末期是物候.

(10) 在封育条件下自然演替, 植物群落将达到以禾草为主的气候顶极群落: 组成类群不变, 以禾草为主的生物量结构, 上层为高30—50厘米茂密禾草、下层为高10—30厘米的莎草和杂草的二层垂直几何结构, 以高草为主的混合型草甸. 由此推测其原生植被也应是该类型草甸.

(11) 目前以矮嵩草为主的矮嵩草草甸, 是在长期放牧压力下植被后退演替的变动顶极群落. 该草甸仍处于演替之中, 如果放牧适度有可能维持现状, 甚至发展到气候顶极群落; 若长期过度放牧, 则可能继续后退演替, 恶化畜牧业生产的环境.

五、模型的改进方向

初级生产过程的观测数据和试验数据, 无论在数量上或质量上均显得不足, 是本模型的最大弱点. 这使得既难以验证每一个经典机制关系在高寒草甸的适用性, 也难以获得更多的体现高寒草甸特殊性的机制关系. 尽管通过对模型的验证从整体上说明了模型采用的机制关系的基本适用性, 但通用性偏强、突出高寒草甸特色不够. 由于植物生理生态方面过去积累的工作不多, 有些几乎是刚刚开展, 采用的生理参数大部分是从宏观数据推导出来的, 有必要通过试验予以订正和精确化. 因此, 本模型只是一个初步的模型, 有待于在有计划的、系统的试验和观测的基础上进行改进和精确化. 限于篇幅, 模型的灵敏度分析拟另文报道.

六、应用程序简介

本程序是非生命亚系统模拟程序的扩充. 在非生命亚系统部分中, 对作为全生态系统模拟模型骨架的主程序的结构、主要子程序、流编码解码、输入输出、绘图、程序运行的软硬件环境及程序使用已做了简要地说明, 这些说明继续适用, 此处不再赘述. 主程序是针对全生态系统模型设计的, 其结构设计得便于陆续填充各亚系统模块和程序段, 而已有程序基本不必改动. 因各亚系统是耗散结构, 每增加一个亚系统除增加相应的功能模块外, 还须补充流计算程序段和流编码.

初级生产者亚系统功能模块作为一个二级子程序 (PRODUCER) 组织在一级子程序 LOOP1 之下, 同一级别的非生命亚系统功能模块 ABIOTIC 之后. 初级生产者内部及其与非生命亚系统之间的物质 (能量) 交换流计算, 在集中全系统流计算的一级子程序

XFLOW 中以程序段描述，并将这些流以状态变量之间的流编码形式补充到流编码表之中，标识流的源和目的状态变量。初级生产者亚系统是由非生命亚系统驱动的，故二者在主程序的调度下紧密有序地结合在一起。从主程序结构来看，除增加一个二级子模块外无显著变动，因此这里不再重绘主程序结构框图（参见非生命亚系统主程序框图），只以框图形式简要地介绍初级生产者功能模块的结构和流计算程序段。

初级生产者功能模块（图 39）模拟光合作用过程，计算粗、净光合作用和呼吸。而位于子程序 XFLOW 中初级生产者流计算程序段（图 40），则用于计算与初级生产有关的各状态变量之间的物质（能量）流。根据这些流通过求解常微分方程组可获得下一时

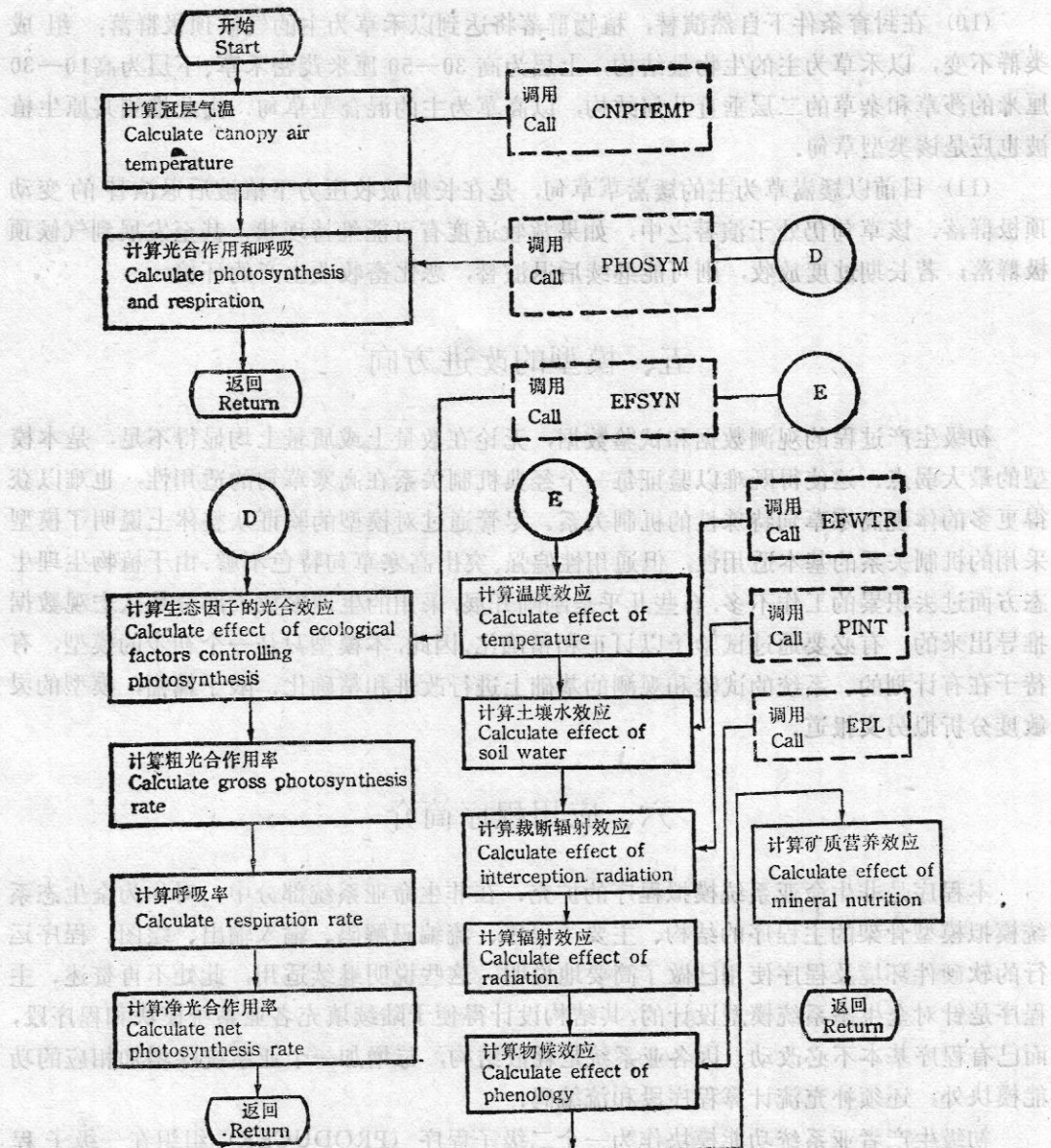


图 39 初级生产者子程序框图

Fig.39 Flow diagram of the primary producer subroutine.

间步长状态变量的数值。

因程序清单篇幅过大难以载出，新增加的各级子程序以及输入输出、中间变量的描述说明意义不大，故省略之，计划将这些描述说明收集在专门为使用本应用程序用户服务的软件手册之中。

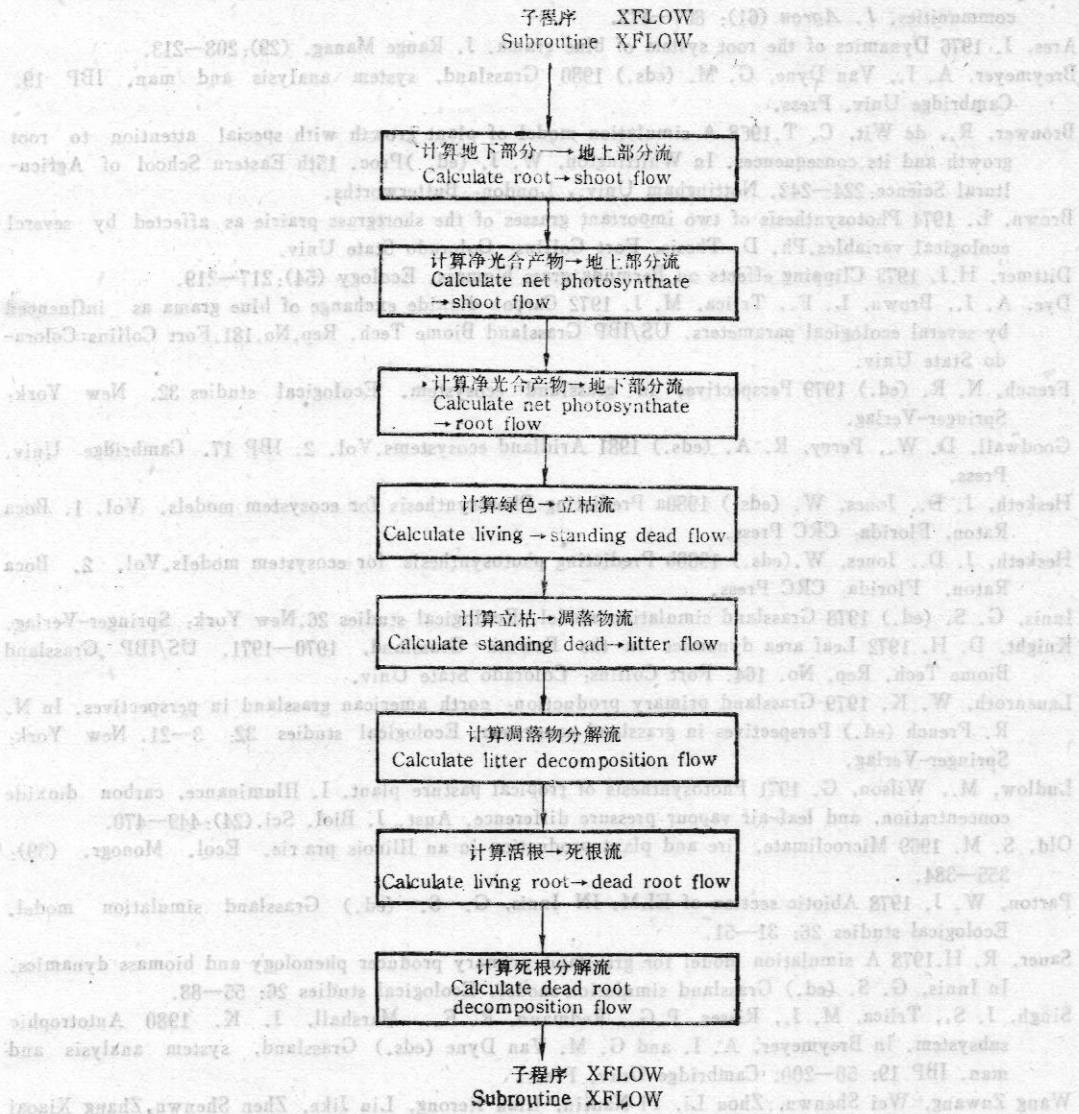


图 40 初级生产者流计算程序段框图

Fig. 40 Flow diagram of the program segment calculating flows for primary producer.

参 考 文 献

- 王启基, 杨福圃 1985 高寒草甸 C_3 、 C_4 植物叶片解剖特征的初步研究. 高原生物学集刊(4): 1—12.
- 乐炎舟, 左克成, 张金霞, 赵宝莲, 王在模, 郭建华 1982 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: 19—33.
- 李家藻, 朱桂茹, 杨涛, 唐诗声 1984 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(2): 107—114.
- 杨福圃, 陆国泉, 史顺海 1985 高寒矮嵩草草甸结构及其生产量. 高原生物学集刊(4): 49—56.
- 周立 1986 高寒草甸鸟类群落能流计算机模拟模型及应用程序. 高原生物学集刊(5): 129—174.

- 周兴民, 张松林 1986 矮嵩草草甸在封育条件下群落结构和生物量变化的初步观察. 高原生物学集刊(5): 1—6
- 张松林, 周兴民 1986 施肥对矮嵩草草甸草场地上生物量的影响. 高原生物学集刊(5): 7—12.
- 张树源, 马章英 1982 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: 52—57.
- 黄策, 王天铎 1986 水稻群体物质生产过程的计算机模拟. 作物学报(12)1: 1—8.
- 夏武平 1982 高寒草甸生态系统. 甘肃人民出版社.
- Anderson, M. C., Denmead, O. T. 1969 Shortwave radiation on inclined surfaces in model plant communities. *J. Agron* (61): 867—872.
- Ares, J. 1976 Dynamics of the root system of blue grama. *J. Range Manag.* (29): 208—213.
- Breymeyer, A. I., Van Dyne, G. M. (eds.) 1980 Grassland, system analysis and man. IBP 19. Cambridge Univ. Press.
- Brouwer, R., de Wit, C. T. 1968 A simulation model of plant growth with special attention to root growth and its consequences. In Whittington, W. J. (ed.) Proc. 15th Eastern School of Agricultural Science: 224—242. Nottingham Univ., London: Butterworths.
- Brown, L. 1974 Photosynthesis of two important grasses of the shortgrass prairie as affected by several ecological variables. Ph. D. Thesis, Fort Collins: Colorado State Univ.
- Dittmer, H.J. 1973 Clipping effects on Bermuda grass biomass. *Ecology* (54): 217—219.
- Dye, A. J., Brown, L. F., Trlica, M. J. 1972 Carbon dioxide exchange of blue grama as influenced by several ecological parameters. US/IBP Grassland Biome Tech. Rep. No. 181. Fort Collins: Colorado State Univ.
- French, N. R. (ed.) 1979 Perspectives in grassland ecosystem. Ecological studies 32. New York: Springer-Verlag.
- Goodwall, D. W., Perry, R. A. (eds.) 1981 Aridland ecosystems. Vol. 2. IBP 17. Cambridge Univ. Press.
- Hesketh, J. D., Jones, W. (eds.) 1980a Predicting Photosynthesis for ecosystem models. Vol. 1. Boca Raton, Florida: CRC Press.
- Hesketh, J. D., Jones, W. (eds.) 1980b Predicting photosynthesis for ecosystem models. Vol. 2. Boca Raton, Florida: CRC Press.
- Innis, G. S. (ed.) 1978 Grassland simulation model. Ecological studies 26. New York: Springer-Verlag.
- Knight, D. H. 1972 Leaf area dynamics on the Pawnee Grassland, 1970—1971. US/IBP Grassland Biome Tech. Rep. No. 164. Fort Collins: Colorado State Univ.
- Lauenroth, W. K. 1979 Grassland primary production: north american grassland in perspectives. In N. R. French (ed.) Perspectives in grassland ecosystem. Ecological studies 32: 3—21. New York: Springer-Verlag.
- Ludlow, M., Wilson, G. 1971 Photosynthesis of tropical pasture plant. I. Illuminance, carbon dioxide concentration, and leaf-air vapour pressure difference. *Aust. J. Biol. Sci.* (24): 449—470.
- Old, S. M. 1969 Microclimate, fire and plant production in an Illinois prairie. *Ecol. Monogr.* (39): 355—384.
- Parton, W. J. 1978 Abiotic section of ELM. In Innis, G. S. (ed.) Grassland simulation model. Ecological studies 26: 31—51.
- Sauer, R. H. 1978 A simulation model for grassland primary producer phenology and biomass dynamics. In Innis, G. S. (ed.) Grassland simulation model. Ecological studies 26: 55—88.
- Singh, J. S., Trlica, M. J., Risser, P.G., Redmann, R. E., Marshall, J. K. 1980 Autotrophic subsystem. In Breymeyer, A. I. and G. M. Van Dyne (eds.) Grassland, system analysis and man. IBP 19: 50—200. Cambridge Univ. Press.
- Wang Zuwang, Wei Shenwu, Zhou Li, Pi Nanlin, Lian Jierong, Liu Jike, Zhen Shenwu, Zhang Xiaoi 1989 Studies on the simulation model of biomass dynamics for consumer subsystem in the alpine meadow ecosystem. I. The main components of consumer subsystem and the selection of modeling species. The proceedings of international symposium of alpine meadow ecosystem.
- Wei Shenwu, Zhou Li, Wang Zuwang, Pi Nanlin, Lian Jierong, Liu Jike, Zhen Shenwu, Zhang Xiaoi 1989 Study on the biomass dynamic model of consumer subsystem in the alpine meadow ecosystem. II. A structure of the biomass dynamic model. The proceedings of international symposium of alpine meadow ecosystem.
- Zhou Li 1989b A simulation model and the model program for abiotic subsystem in the alpine meadow ecosystem. The proceedings of the international symposium of alpine meadow ecosystem.
- Zhou Li, Wang Zuwang, Wei Shenwu, Pi Nanlin, Lian Jierong, Liu Jike, Zhen Shenwu, Zhang Xiaoi 1989c Study on the biomass dynamic model of consumer subsystem in the alpine meadow ecosystem. III. The simulating process, simulated results and discussion. The proceedings of international symposium of alpine meadow ecosystem.

A SIMULATION MODEL FOR PRIMARY PRODUCER SUBSYSTEM IN THE ALPINE MEADOW ECOSYSTEM.

VERSION 1.0

Zhou Li and Wang Qiji

(Northwest Plateau Institute of Biology, Academia Sinica)

The simulation model in this paper includes two primary producer submodels: plant phenology and biomass (carbon) dynamics, being components of the ecosystem level model further developing in the alpine meadow. These submodels represent our current understanding of primary production processes. The objectives of these submodels are to simulate biologically phenology and growth responses to environmental varying conditions.

For modeling purpose, total plant species in the Haibei Station are divided into four ecological groups as follows: (a) grasses, (b) sedges, (c) forbs, and (d) shrubs.

The phenology submodel is to simulate plant development through a complete growth cycle in each producer group. Plant development is divided into nine phenophases (Fig.3). In phenophase 1, initiation of germination is determined by soil temperature. Initiation of regrowth occurs when the average of soil temperature in the top 20 cm is more than a critical minimum (3°C). Phenophase 2 and 3 represent progressive leaf expansion. Phenophase 4 is a flowering phenophase with much numerous flowers. Phenophase 5 represents a fruiting phenophase having much numerous green and ripe fruits. Phenophase 6 describes senescence with shoot death of perennials. Because Palatability and nutrient values of standing-dead continually decreases through the cold half year, standing-dead phenophases (7—9) is used to indicate the extent of change of standing-dead forage quality from recently dead material for requirement of consumer sections. Phenophase 1, 2 and 3 represent vegetative period; phenophase 4 and 5 represent reproductive period; phenophase 7, 8 and 9 represent winter quiescence period.

Phenology submodel basically is static due to inadequate observed data. A dynamic phenology submodel will further be developed after the relationship between indicator of plant development and a combination of weather factors are carefully studied.

The biomass submodel (Fig.3) simulates the dynamics of live shoots, live

roots (including crowns), standing dead shoots and litter for each producer group, and of recently and old dead roots for all producers. The processes modeled for each producer group are gross photosynthesis, respiration, net photosynthesis, translocation, the growth and death of shoots and roots, the fall of standing dead shoots, and germination. The decomposition processes of dead roots and litter for all producers also are simply simulated in the submodel for achieving realistic dynamics of dead roots and litter.

Shoot growth of perennials in germinating period is supported by carbohydrate translocated from live roots (including crowns) to young shoots. This process for each producer group is regulated by both soil temperature and available soil water. The gross photosynthesis rate for each producer group is controlled by soil water potential, photoperiod canopy air temperature, mineral nutrient, intercepted radiation, shading between leaves, light saturation level, maximum gross rate of photosynthesis, and phenology. A maximum gross rate of photosynthesis is exhibited under optimal environmental conditions. Respiration rate is a temperature dependent function of gross rate of photosynthesis. The fraction of net photosynthate transferred to roots (including crowns), about which there was little information, is mainly regulated by phenology. Shoot death is simulated as a function of soil water potential, phenology and temperature. While root death for perennials is controlled by available soil water.

The primary producer model was verified using climate records in 1980—1984 as input to drive the model and to compare simulated values with observed producer data. Most output from the model compare well with observations, and the response of the model to environmental variables is reasonable. Improvements will be incorporated in later versions of the model for sections of significant difference between observed and simulated values.

The model was run under conditions of the average and stochastic weather, respectively, through 20 years. Simulated results indicate that primary production in alpine meadow has many characteristics determined by special geography and climate as follows:

(1) Annual precipitation is about 500 mm, but the distribution of rainfall in a year is not uniform. Approximately 88% of annual precipitation occurs in the warm half year from May through October, especially, the distribution of rainfall in the warm half year sometimes significantly varies between years, therefore, distribution of rainfall and annual precipitation are the same important to primary production.

(2) Comparing with air temperature, rainfall (amount and distribution) is of great importance to the variance of primary production between years.

(3) The water-use efficiency is determined by the development degree of

communities. The transpiration coefficient in *Kobresia humilis* meadow is 678 g H₂O/g dry wt. for aboveground net primary production.

(4) Radiation utilization is limited by short growth period (on the average, 148 days). On the basis of all solar spectrum, the average utilization rate of solar radiation energy is only 0.30% for net primary production, and 0.106% for aboveground net primary production in a year, but the utilization rate of radiation intercepted by plant is high (1.29%).

(5) Respiration cost is low. It is only 17% of gross photosynthate, 20% of net photosynthate in a year because of low air temperature throughout the year and the significant difference of air temperature between the daytime and night.

The average translocation ratio to aboveground and underground part is 3:7 for net primary photosynthate in a year.

(6) Average net primary productivity under ungrazed condition in *Kobresia humilis* meadow is 1113 g/(m²·year) (dry wt., the same below), in which aboveground part is 358 g/(m²·year). The productivity may increase or decrease about 35% in a wet or drought year, respectively. The average daily rate of net primary production in the growing period is 7.48 g/(m²·day) in which aboveground part is 2.41 g/(m²·day). Growing peak occurs in July in which water and heat are simultaneously favourable to photosynthesis. The maximum rate of net photosynthesis is about 20 g/m²/day.

Death biomass for roots in the whole year is about 703 g/m², approximate a half of total live roots, so the turnover period of live roots is about 2 years.

(7) Comparing with temperate zone grassland in the world where precipitation is about 500 mm, aboveground net primary productivity in the alpine meadow is not low.

(8) The smallest factor limiting photosynthesis is temperature, and available soil water after it in early growing period, the radiation intensity intercepted by leaves in middle growing period, and phenology in late growing period, respectively.

(9) The plant communities in *Kobresia humilis* meadow under natural succession will achieve a climax for about 10 years, in which the components are the same, but grasses are main producer group in biomass structure, so the climax is grassland mixed by tallgrass and shortgrass.

(10) Current *Kobresia humilis* meadow in which sedges and forbs are main is result of degeneration succession under grazed stress for a long time.