

青藏高原高寒草甸生态系统稳定性研究

周华坤^{①②} 周立^① 赵新全^{①*} 刘伟^① 李英年^① 古松^① 周兴民^①

(^① 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001; ^② 中国科学院研究生院, 北京 100049. * 联系人, E-mail: xqzhao@nwipb.ac.cn)

摘要 青藏高原生态系统对全球气候变化较为敏感, 系统的行为能更早地预兆全球变化, 进而影响到邻近地区乃至全球气候. 因此, 青藏高原生态系统的行为研究具有特殊重要性. 利用中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站多年来积累观测的长时间序列数据, 运用生态系统稳定性直接分析方法, 定量分析高寒草甸生态系统的稳定性及其对环境变化的灵敏度. 结果表明, 高寒草甸生态系统的主要气候因子如年降水、年均气温都比较稳定(CV 值分别为 16.55% 和 28.82%), 而年度地上净初级生产量较降水和气温更为稳定(CV 值为 13.18%). 净初级生产量关于降水和气温的灵敏度或弹性分别为 $E = 0.0782$ 和 0.1113 , 即净初级生产量对降水和气温的波动均不敏感, 也说明高寒草甸生态系统具有较高的稳定性. 通过高寒草甸生态系统与世界其他地区 5 个草地生态系统的稳定性度量值横向比较, 也显示出该系统的稳定性程度较高. 结构相对比较简单的高寒草甸生态系统有较高的稳定性, 说明群落稳定性虽然与物种多样性和群落复杂性有关, 但未必成正比关系. 还有其他一些因素与生态系统稳定性密切相关, 如生物群落的外部环境稳定程度等. 高寒草甸生态系统的主要气候因子(年降水和年均气温)以 3~4 年的主周期随机低频振荡, 在其作用下生态系统的行为呈现同主周期、振幅比较稳定的随机波动. 高寒草甸生态系统的较高稳定性, 是较稳定的环境和系统适应环境的进化演替结果.

关键词 生态系统稳定性 稳定性度量 生态系统行为 生态系统多样性 高寒草甸生态系统

生态系统是地球生命系统的最基本的组成部分, 维持各类生态系统的相对稳定和良性循环, 是维持地球生命系统持续发展的关键. 青藏高原边界的动力和热力强迫作用改变了大气环流, 形成了高原季风, 对我国乃至欧亚大陆的气候产生了深刻影响. 因此, 青藏高原生态系统的变化必将影响到区域, 甚至全球的气候. 许多研究认为, 高原生态系统对全球气候变化更为敏感, 系统的行为往往比周围地区更早、更明显地预兆全球变化^[1~3]. 所以, 研究高原生态系统的行为具有重大的理论和实践意义.

生态系统的行为^[4]通常分为两大类: 一类称为稳定性, 另一类称为恢复能力. 按照 Holling^[5]的定义, 生态系统的稳定性表示系统在暂时扰动之后返回到平衡状态的能力, 返回的速度越快、波动越小, 稳定性越高. 生态系统运行于扰动的环境中, 这些扰动既包含宽广概率范围内的自然界随机事件(如气候的随机变化), 也包括人类活动所产生的扰动. 以往, 关于动态系统对扰动反应的数学分析已有大量的研究^[6~8], 属于经典的稳定性分析. 然而, 在随机环境之中的生态系统不大可能总是处于一种静止平衡状态, 即使未被扰动的系统也可能处于连续演化进程之中^[9]. 近年来, 人类对生态系统资源的开发利用力度不断加大, 即便原来系统处于平衡状态, 人类活动也将使系

统偏离平衡, 转而处于演化状态. 因此, 生态系统的确定性静态平衡观点是不符合实际的. 鉴于生态系统稳定性问题的复杂性, 缺少可继承的经典物理和数学理论与方法, 尽管上述稳定性分析技术的假设明显脱离生态系统实际, 但人们依然在一系列简化假设之下应用该技术在生态系统稳定性方面做了大量工作^[6,7,10]. 这些研究结果基本上可以陈述简单系统的主要稳定性行为, 如中性稳定环、稳定平衡、引力区域和稳定点等, 也开阔了人们对生态系统稳定性的认识.

Connel 等人^[11]回顾了 49 年的生态系统稳定性研究结果, 并没有发现自然生态系统中存在单一稳定平衡状态和多重稳定平衡状态的明显例证. 而 Holling 关于生态系统稳定性的定义在某种程度上继承了数学和物理学中的稳定性定义. 此外, 生态系统是非线性系统^[1], 由于数学上对非线性系统行为分析的困难性, 在进行稳定性数学分析时还总是假定系统的状态充分接近平衡点, 而生态系统的瞬时状态很可能并不接近平衡状态. 可见, Holling 关于生态系统稳定性的定义似乎不够符合生态系统的实际, 而且这个定义在实际应用中也难以操作. 因此, 本研究采用的生态系统稳定性定义可能更合适, 并兼具可

操作性,即生态系统的稳定性,表示外部条件发生变化或存在扰动时系统维持不变的能力,系统波动程度越小稳定性越高。稳定性既表示生态系统的动态特征,也表示生态系统自我调控能力的一个侧面,而另一个侧面则是由系统的恢复能力所表现。

关于草地生态系统的稳定性研究,已经成为目前生态学研究的前沿议题^[12]。以 Tilman 为代表的生态学家利用大规模的草地植物群落受控实验,对物种多样性与生态系统功能的诸多方面进行了研究^[13-17],认为生态系统的稳定性不仅与群落组成有关,还与气候条件、外界干扰和养分供给等有关系。Bai 等人^[18], Wang 等人^[19], Guo^[20]及 Wu 等人^[21]利用中国科学院内蒙古草原生态系统定位站积累的长时间序列数据,对天然羊草(*Leymus chinensis*)草原和大针茅(*Stipa grandis*)草原生态系统的稳定性与气候因子、物种和功能群多样性之间的关系进行了分析和讨论。然而对青藏高原高寒草地的相关研究尚未见任何报道。所以,本研究以稳定性的定义出发,采用定量方法探讨自然状态下高寒草甸生态系统的稳定性及对环境变化的敏感程度。鉴于青藏高原在全球系统中的特殊地位,高寒草甸生态系统又是其最主要的生态系统类型^[22,23],本研究无论对于研究全球变化和生态系统稳定性机制,还是保护高原生态环境都有重大的理论和实践意义。

1 研究方法

1.1 研究地点与观测数据

本研究在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站(简称海北站)内进行。该站位于青藏高原东北隅的青海省海北地区,祁连山北支冷龙岭东段南麓的平缓滩地,地理位置为 37°29'~37°45'N, 101°12'~101°33'E, 平均海拔 3200 m^[22]。该地区气候属典型的高原大陆性气候特点,无四季之分,仅有冷暖二季之别,冷季漫长、干燥而寒冷,暖季短暂、湿润而凉爽。温度年差较小而日差较悬殊,太阳辐射强烈^[24]。土壤为高山草甸土和高山灌丛草甸土,土壤表层和亚表层有机质含量丰富。植被类型主要有高寒草甸、高寒灌丛和高寒沼泽化草甸,分别以矮嵩草草甸、金露梅灌丛和藏嵩草草甸为代表群系,并以矮嵩草草甸分布最为广泛,其中包括矮嵩草(*Kobresia humilis*)、小嵩草(*Kobresia pygmaea*)、二柱头蔗草(*Scirpus distigmaticus*)、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、早熟禾

(*Poa* spp)、异针茅(*Stipa aliena*)、短穗兔耳草(*Lagotis brachystachya*)、矮火绒草(*Leontopodium nanum*)、细叶亚菊(*Ajania tenuifolia*)、兰石草(*Lancea tibetica*)、美丽凤毛菊(*Saussurea superba*)、三裂叶碱毛茛(*Halerpestes tricuspis*)等主要牧草^[23]。

用常规方法观测气温和降水量,用收获法测定地上部分年度净初级生产量。海北站 1957~2000 年的年降水量和年平均气温,以及矮嵩草草甸 1980~2000 年的地上净初级生产量动态变化见图 1 和图 2。该三类观测数据的起始年代不一致,是由于海北站从 1980 年方有正式观测记录数据。1980 年以前的数据是根据海北州气象局的观测结果订正而来,具体订正方法可以参阅李英年等人^[24]的研究报告。地上净初级生产量的测定是在海北站长期综合观测场内的矮嵩草草甸定点进行的,测定时间均选择在 9 月上旬^[22,23]。

1.2 生态系统稳定性的度量方法

大多数生态学家都感到,稳定性与生态系统食物网结构的多样性和复杂性有关,并且努力寻找它们之间的定量关系。MacArthur^[25]根据系统中流过每个能量路径的能量百分比,提出一个基于能量路径选择的指标作为系统稳定性度量。Mulholland^[26]基于信息论导出了一个将稳定性与多样性、复杂性明显联系起来稳定性度量指标。Holling^[5]建议构造生态系统模型,在相位空间中分析模型系统的行为。而 May^[6]则仍然采用稳定性经典数学分析方法,确定受扰动生态系统的稳定性。岳天祥和马世骏^[7]将热力学稳定性理论引入了生态系统的相应研究,讨论了一般意义下 K 型增长种群的趋定性。上述各种度量生态系统稳定性的方法都需要建立系统数学模型,称其为模型方法。但是,生态系统数学模型的构造通常十分困难,需要长时间的工作积累和充分的数据,还要多学科的交叉渗透等等,因而上述各种度量方法在实际应用中受到一定限制。

度量生态系统稳定性的另一途径是观测数据的直接分析方法。根据在自然或试验条件下生态系统动态行为的观测数据,直接从生态系统稳定性定义出发,采用数理统计手段定量地确定标志生态系统稳定性的参数。Noy-Meir 和 Walker^[27]曾用这种方法度量了以色列和南非一些草地生态系统的稳定性,并研究了同一生态系统的稳定性随时间的变化。

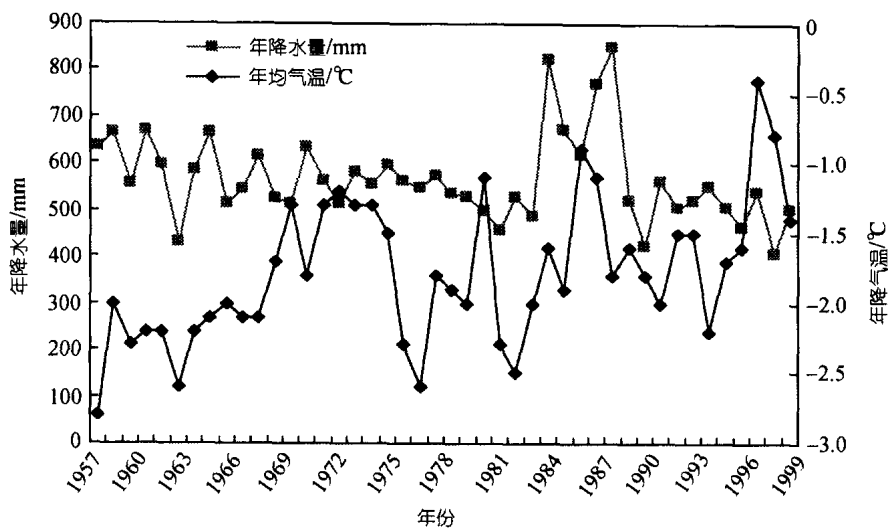


图 1 海北站 1957~2000 年年均气温及年降水量的年际变化

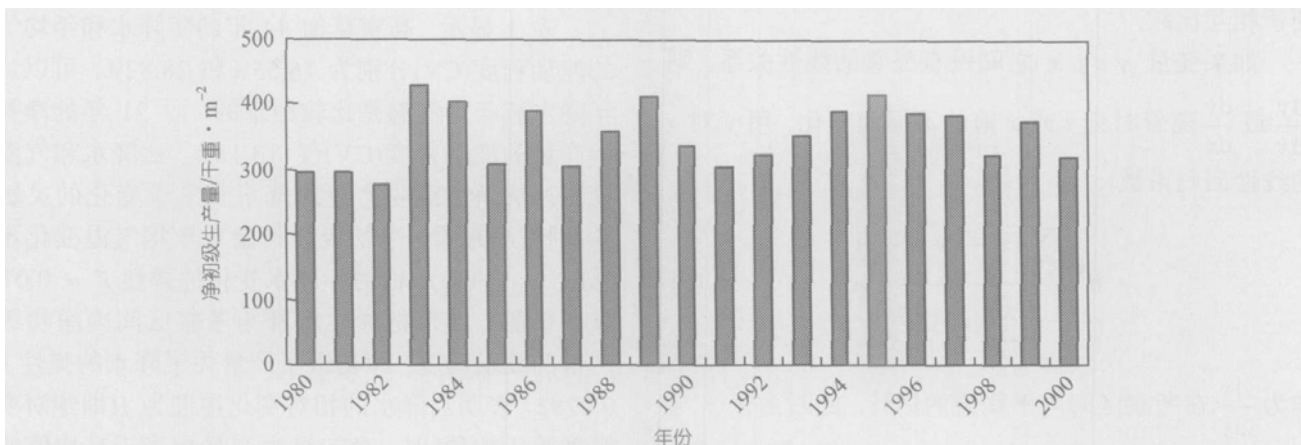


图 2 海北高寒嵩草草甸 1980~2000 年地上净初级生产量动态

参照本研究采用的稳定性定义, 系统的主要状态变量随时间变化的程度, 可以作为系统稳定性的一个简单度量. 变化程度小, 称其为稳定性强; 反之, 稳定性弱. 众所周知, 变异系数是描述变量相对其均值变化程度的统计量:

$$Cv = \frac{S}{\bar{y}} \quad (1)$$

式中 Cv 表示状态变量 y 的变异系数, S 表示标准差, \bar{y} 表示其均值, 是由状态变量 y 的一组观测值(时间序列 $y_i, i = 1, 2, \dots, n$) 平均而得. 为了消除符号所引起的差异, 令

$$CV = |Cv| = \left| \frac{S}{\bar{y}} \right| \quad (2)$$

即用 CV 来度量状态变量 y 的变化程度.

研究生态系统的稳定性, 应选取系统内最关键、

最有代表性的生物状态变量作为度量对象. 而生物状态变量的变化程度还受非生物变量的变化幅度大小的影响. 生物变量的 CV 值只表明该变量在一段时间内的变化程度, 并没有考虑影响其变化的诸因子的变化幅度. 只根据 CV 值判定系统的稳定性强弱, 可能欠准确^[19,20]. 更为精确的度量应该将影响生物变量的主要非生物因子的变化幅度考虑进去.

假设影响生物状态变量 y 变化的主要非生物因子是 x , 那么 $\Delta y/\Delta x$ 就表示 x 变化一个单位时 y 的变化幅度. 为了消除量纲对 $\Delta y/\Delta x$ 数值大小的影响, x 和 y 的变化量 Δx 和 Δy 取成相对变化量 $\Delta x/\bar{x}$ 和 $\Delta y/\bar{y}$, 于是 $\Delta y/\Delta x$ 变成 $\left(\frac{\Delta y}{\bar{y}} \right) / \left(\frac{\Delta x}{\bar{x}} \right)$, 令

$$E = \left| \left(\frac{\Delta y}{\bar{y}} \right) / \left(\frac{\Delta x}{\bar{x}} \right) \right| = \left| \left(\frac{\Delta y}{\Delta x} \right) / \left(\frac{\bar{y}}{\bar{x}} \right) \right| \quad (3)$$

则 E 表示相对均值意义下消除 x 变化幅度差异的影响后 y 的变化程度度量, 称之为系统的弹性. E 实际上是在相对变化意义下 y 对 x 变化的灵敏度. 从(3)式容易看出, 系统的灵敏度越高稳定性越差, 即弹性 E 值越大, 系统稳定性越差; 反之亦然.

如果变量 y 与 x 之间存在线性关系 $y = a + bx$ (a, b 为系数), 则 $\frac{\Delta y}{\Delta x} = \frac{dy}{dx} = b$, 即 y 对 x 变化的灵敏度是不随时间变化的常数. 此时(3)式变为

$$E = \left[\left(\frac{\Delta y}{\Delta x} \right) / \left(\frac{\bar{y}}{\bar{x}} \right) \right] = \left| b / \left(\frac{\bar{y}}{\bar{x}} \right) \right|. \quad (4)$$

系统的弹性 E 在考察的时间段内也不随 x 值或时间 t 的变化而变. 此时, 常数 E 是计入非生物因子变化幅度的系统稳定性的一个度量, 并且由于其无量纲而便于相互比较.

如果变量 y 与 x 之间没有显著的线性关系, 则 $\frac{\Delta y}{\Delta x}$ 或 $\frac{dy}{dx}$ 随着时刻 t 或 x 值的不同而变化. 用 y 对 x 的线性回归系数

$$B = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2} \quad (5)$$

作为 $\frac{\Delta y}{\Delta x}$ 在考察区间内平均值的估计. 此时由于 y 与 x 线性关系不显著, 根据(4)式获得的 E 值精度下降.

2 结果

采用观测数据直接分析方法来度量高寒草甸生态系统的稳定性. 净初级生产量是生态系统内一切生物的基本食物来源, 因而是系统内最重要的状态变量, 本研究选其作为生态系统稳定性的度量变量. 高寒草甸生态系统中降水和气温是最主要的非生物因子^[23]. 年际降水量的波动及其季节分配的差异是引起净初级生产量年间变化的主要原因之一. 而气温则是高寒草甸生态系统净初级生产量的主要限制

因子, 即通过影响植物生长天数、光能利用等限制净初级生产量^[24]. 因此, 本研究选取年降水量和年均气温作为影响净初级生产量年际变化的主要非生物因子.

对于年度净初级生产量、年降水量和年均气温, 分别利用(2)式就其全部观测值计算其变化程度 CV . 由于净初级生产量只有 1980~2000 年这 21 年的观测数据, 而降水和气温均有 40 年以上的观测数据, 为了计算系统的弹性 E (4)式), 截取相应的 1980~2000 年年降水量和年均气温作为影响净初级生产量的非生物因子观测值. 首先根据(5)式分别计算净初级生产量关于年降水量和年均气温的回归系数 B , 并进行显著性检验, 然后根据(4)式计算 E . 计算结果列于表 1.

表 1 显示, 高寒草甸 44 年的年降水和年均气温的波动程度(CV)分别为 16.55%和 28.82%, 可以认为年降水和年均气温是比较稳定的. 而 21 年的净初级生产量的波动程度(CV)仅 13.18%, 比降水和气温更稳定. 从净初级生产量对降水和气温变化的灵敏度和弹性(E)来看, 净初级生产量对年均气温变化不敏感($E = 0.1113$), 而对年降水变化的弹性 $E = 0.0782$, 极不敏感. 如果把弹性解释为考察区间内净初级生产量的波动程度, 净初级生产量关于降水的弹性 $E = 0.0782$, 表明当降水的相对变化幅度为 1(即绝对变化幅度等于均值)时, 净初级生产量相当于其均值的变化幅度仅为 0.0782. 可见高寒草甸生态系统净初级生产量在计入降水的变化后, 其波动程度仍相当小. 类似的, 净初级生产量关于年均气温的弹性($E = 0.1113$)表明, 高寒草甸生态系统在考虑气温的变化后仍具有较高的稳定性. 高寒草甸自然生态系统主要非生物因子(年降水和年均气温)的波动幅度不大, 而生物群落的主要状态变量(净初级生产量)对这些波动并不敏感且波动幅度更小, 说明高寒草甸自然生态系统有较高的稳定性. 由于净初级生产量对降水和气温的线性相关性均不太显著, 用回归系数 B 表示考察

表 1 高寒草甸生态系统稳定性度量

观测时间区间	变量	$CV(\%)^{1)}$	$B^{2)}$	$E^{3)}$
1957~2000 年	年降水量	16.55	0.05(n.s) ⁴⁾	0.0782
1957~2000 年	年均气温	28.82	-24.45(n.s) ⁴⁾	0.1113
1980~2000 年	净初级生产量	13.18		

1) CV : 变异系数的绝对值; 2) 净初级生产量关于降水或气温的线性回归斜率系数; 3) 净初级生产量关于降水或气温的弹性; n.s.: 不显著

区间内的平均 $\frac{Dy}{Dx}$ 有一定误差, 因而灵敏度或弹性 E 的计算结果也不够很精确, 据此获得的灵敏度或稳定性结果只能作为相对粗略的评估.

3 分析与讨论

为了横向地评价高寒草甸自然生态系统的稳定性, 将其与世界其他地区的天然草地生态系统稳定性进行比较. 比较材料取自 Noy-Meir 和 Walker^[27] 采用相似方法对以色列和南非 5 个牧场试验站的稳定性研究结果. 为了直观, 将高寒草甸自然生态系统与这五个站自然生态系统的稳定性度量结果一并列于表 2. 其中 Midga 是年均降水 250 mm 的半干旱草地, 而 Kare-Deshe 是年降水量 600 mm 的内陆混合草地, 它们位于以色列境内. 3 个南非草地分别为: Matopos 是年降水 605 mm 的亚湿润稀树草原, Tuli 是年降水量 425 mm 的半干旱稀树草原, 而 Towoomba 则是年降水 614 mm 的亚湿润稀树草原. 从表 2 可以看出, 与 5 个对照草地生态系统相比, 海北高寒草甸生态系统的年降水波动幅度(CV = 16.55%)最小, 表明海北站的年降水最稳定. 而其净初级生产量的波动程度(CV = 13.18%)低于 5 个对照草地生态系统, 其中与降雨量比较接近的 Kare-Deshe 内陆混合草地相比, 也略低一些. 若以 CV 值评价生态系统的稳定性, 高寒草甸生态系统的净初级生产量的稳定性高于其他 5 个生态系统. 海北高寒草甸生态系统的净初级生产量对年降水的灵敏度或弹性($E = 0.0782$)均低于其他

5 个草地生态系统, 相对而言, 与 Kare-Deshe 比较接近. 若以 E 值评价生态系统的稳定性, 高寒草甸生态系统均高于其他 5 类草地生态系统, 是一个稳定性程度相对较高的天然草地生态系统.

从表 2 还可以看出, 半干旱草地(Midga 和 Tuli)对降水十分敏感(E 接近 1). 该草地中由于降水不足, 其初级生产量与降水量近似等比例增减, 因而稳定性较差. 这与内蒙古科尔沁沙地植被和锡林郭勒盟典型草原植被的稳定性有相似之处, 其降水量波动对草场植被组成和初级生产量的影响显著^[18,28]. 在 3 个亚湿润草地中, Kare-Deshe 稳定程度较高, Matopos 中等, 而 Towoomba 较差, 可见比较湿润的草地其稳定性能未必一定就好. 海北高寒草甸生态系统的年均降水量为 567.10 mm(图 1), 其中 80% 以上的降水分布在暖季, 该季节的气候接近于亚湿润, 但冷季气候还是相对干旱^[24], 而其稳定性高于 Kare-Deshe.

MacArthur^[25], Mulholland^[26]和 Tilman 等人^[15]从实验和理论观点阐明, 增加生态系统的生物多样性可以提高系统的稳定性, 或者说食物链结构越复杂的系统其稳定性能越高. 但 May^[6]通过分析存在大量相互作用种群的数学模型表明, 对于随机组合起来的复杂生态系统, 系统越复杂其稳定性能越差, 即增加多样性反而降低稳定性. Lawlor^[29]指出, 实际的生物群落不可能是随机组合的, 存在着种种约束. 并且 May 的随机系统并不类似于实际生态系统, 因而其结论对实际生态系统也未必完全适用. 迄今为止, 生

表 2 不同草地生态系统稳定性的比较

地点	观测时间区间(年)	变量	CV(%) ¹⁾	B ²⁾	E ³⁾
海北	1957~2000	年降水量	16.55	0.05(n.s) ⁴⁾	0.0782
	1980~2000	净初级生产量	13.18		
Midga	1963~1980	年降水量	37	8.3	0.96
	1963~1980	净初级生产量	40		
Kare-Deshe	1969~1977	年降水量	24	1.1(n.s) ⁴⁾	0.20
	1969~1972	净初级生产量	14		
Tuli	1964~1977	年降水量	47	1.4	0.98
	1964~1977	净初级生产量	59		
Matopos	1963~1977	年降水量	38	0.96	0.46
	1963~1977	净初级生产量	27		
Towoomba	1949~1979	年降水量	27	2.36	0.98
	1949~1979	净初级生产量	59		

1) CV: 变异系数的绝对值; 2) 净初级生产量关于降水的线性回归斜率系数; 3) 净初级生产量关于降水的弹性; n.s.: 不显著

物群落的多样性和稳定性之间的关系,仍然是群落生态学中至关重要但尚未彻底解决的问题^[12,30]。海北高寒草甸自然生态系统的结构比较简单,植被优势种和主要伴生种约 20 多种,各级消费者中优势种只有几种,整个系统的营养层次大致为四级,三级以上的消费者基本没有^[23,31]。然而,这样一个食物链和食物网结构并不十分复杂、多样性水平并不很高的系统,却有较高的稳定性。由此看来,生态系统的稳定性与多样性、复杂性有关,但未必成比例关系。可能还与其他一些因素密切相关,如物种组成、生物群落的外部环境稳定程度和动态特性、受外界干扰的类型和程度等等。在海北站、甘肃玛曲县和江河源高寒草甸地区进行的许多过程研究¹⁾和植被调查²⁾都可以证明这一点。对高寒草甸天然草地进行的施肥^[32]、围栏封育²⁾、放牧²⁾、增温^[2,33]、增减雨量^[32]、增加 UV-B^[1,20]、翻耕^[1,20]、松耙^[1,20]等许多控制性实验表明,不同干扰类型和程度对高寒草地植物群落的物种组成、多样性格局及系统功能等方面产生了影响,通过影响资源的转换和生物组分之间的功能补偿作用而影响生产力水平和生态系统稳定性。杜国祯等人^[34]和王长庭等人^[35]对不同类型高寒草甸的调查研究也表明生态系统稳定性和群落生产力除受物种多样性的影响外,也受功能群内物种密度和均匀度的影响,并受到物种本身特征和外部环境资源的影响。这些研究同时也说明生态系统的稳定性是一个非常复杂的问题,所涉及的内容包括了生态系统的组成、生态功能和一切干扰因素。

象高寒草甸这样的自然生态系统,近几十年来其主要气候因子年降水和年均气温以 3~4 年的主周期随机低频振荡。尽管海北高寒草甸的气候随机波动有变干变暖的趋势^[24],但其运动行为有统计规律且较平稳。在此气候条件下,初级生产量也呈现随机周期波动,并且其波动的主周期与年降水相同,同为 3.60 年/周期(主频率为 0.2778 周期/年),甚至食草动物种群也如此^[1]。高寒草甸生态系统的周期性随机振荡行为,其本身就表示了系统的一种具有较高稳定性能的稳定形式,在相位平面上其行为轨迹类似于中性稳定环。只是由于存在着随机性,系统的行为轨

迹不会那么规则。高寒草甸生物群落的周期性随机振荡行为,既是主要气候因子周期性随机波动驱动的结果,也是生物群落适应环境的进化演替结果。

李英年等人^[24]统计分析了海北站近 40 多年的气温和降水的变化特征发现,各年代平均气温以 0.16 /10 年的速率升高,降水以 18.6 mm/10 年的倾向率递减。目前,从中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站多年来的连续观测试验来看,仅仅气候变化对高寒草甸群落结构和初级生产力的影响并不十分显著,并未呈现明显退化的态势¹⁾。然而,青海南部江河源地区广泛分布的高寒草甸却出现了严重的退化现象²⁾,高寒草甸固有的稳定性受到严重干扰。许多研究认为超载过牧等人为干扰因素是主要原因^[23],也有少量研究认为与江河源地区近年来的典型暖干化气候有关²⁾。可以看出,高寒草甸可以承受一定范围内的外界人为干扰和气候波动,但如果人为干扰程度过大,气候波动明显,稳定性较高的高寒草甸也会因为受干扰程度超过了其稳定程度阈值而退化,并且难以恢复。

致谢 本工作受中国科学院生态系统研究网络(CERN)长期监测项目、中国科学院西部之光人才培养基金项目(批准号: cjc050175)、中国科学院知识创新工程重要方向项目(批准号: KZCX3-SW-339-04)、国家“十五”科技攻关项目(批准号: 2001BA606A-02)、国家重点基础研究发展计划(批准号: 2005CB422005)和青海省重点科技攻关项目(批准号: 2005-N-117)资助。

参 考 文 献

- 1 李文华,周兴民. 青藏高原生态系统及优化利用模式. 广州: 广东科技出版社, 1998
- 2 Zhang Y, Welker J M. Tibetan alpine tundra response to simulated changes in climate: Aboveground biomass and community responses. *Arct Alp Res*, 1996, 128(2): 203~209
- 3 郑度,林振耀,张雪芹. 青藏高原与全球环境变化研究进展. *地学前缘*, 2002, 9(1): 95~102
- 4 Folke C, Carpenter S, Walker B, et al. Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 2004, 35: 557~581
- 5 Holling C S. Resilience and stability of ecological systems. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 1973, 4:1~24

1) 沈振西. 高寒草甸植物群落的扰动生态学研究. 中国科学院植物研究所博士学位论文, 2002

2) 周华坤. 江河源区高寒草甸退化成因、生态过程与综合治理研究. 中国科学院西北高原生物研究所博士学位论文, 2004

- 6 May R M. Stability and complexity in model ecosystems. Population biology monographs. New Jersey: Princeton University Press, 1973. 21~38
- 7 岳天祥, 马世骏. 生态系统稳定性研究. 生态学报, 1991, 11(4): 361~366
- 8 韩博平. 生态系统稳定性: 概念及其表征. 华南师范大学学报(自然科学版), 1994, (2): 37~45
- 9 Botkin D B, Sobel M J. The complexity of ecosystem stability. In: Levin S A, ed. Ecosystem Analysis and Prediction. Philadelphia: Society for Industrial and Applied Mathematics, 1974. 144~150
- 10 周集中, 马世骏. 生态系统稳定性. 见: 马世骏, 主编. 现代生态学透视. 北京: 科学出版社, 1990. 54~71
- 11 Connell J H, Sousa W P. On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. Am Naturalist, 1983, 121(6): 789~824
- 12 贺金生, 方精云, 马克平, 等. 生物多样性与生态系统生产力: 为什么野外观测和受控实验结果不一致? 植物生态学报, 2003, 27(6): 835~843
- 13 Naeem S, Li S. Biodiversity enhances ecosystem reliability. Nature, 1997, 390: 507~509
- 14 Tilman D, Downing J A. Biodiversity and stability in grasslands. Nature, 1994, 367: 363~365
- 15 Tilman D, Reich P B, Knops J, et al. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. Science, 2001, 294: 843~845
- 16 Wardle D A, Bonner K I, Barker G M, et al. Plant removals in perennial grassland: Vegetation dynamics, decomposers, soil biodiversity, and ecosystem properties. Ecol Monographs, 1999, 69: 535~568
- 17 Hooper D U, Vitousek P M. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. Science, 1997, 277: 1302~1305
- 18 Bai Y F, Han X G, Wu J G, et al. Ecosystem stability and compensatory effects in Inner Mongolia grassland. Nature, 2004, 431: 181~184
- 19 Wang S P, Niu H S, Cui X Y, et al. Plant communities: Ecosystem stability in Inner Mongolia. Nature, 2005, 435(7045): E5~E6
- 20 Guo Q F. Plant communities: Ecosystem maturity and performance. Nature, 2005, 435(7045): E6
- 21 Wu J G, Bai Y F, Han X G, et al. Plant communities: Ecosystem stability in Inner Mongolia(reply). Nature, 2005, 435(7045): E6~E7
- 22 Zhao X Q, Zhou X M. Ecological basis of alpine meadow ecosystem management in Tibet: Haibei. Alpine Meadow Ecosystem Research Station. Ambio, 1999, 28: 642~647
- 23 周兴民, 王启基, 赵新全. 中国嵩草草甸. 北京: 科学出版社, 2001
- 24 李英年, 赵新全, 曹广民, 等. 海北高寒草甸生态系统定位站气候、植被生产力背景分析. 高原气象, 2004, 28(4): 558~567
- 25 MacArthur R. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. Ecology, 1955, 36: 533~536
- 26 Mulholland R J. Stability analysis of the response of ecosystem to perturbations. In Levin S A, ed. Ecosystem Analysis and Prediction. Philadelphia: Society for Industrial and Applied Mathematics, 1974. 166~181
- 27 Noy-Meir I, Walker B H. Stability and resilience of rangelands. In: Joss P J, Lynch P W, Williams O B, eds. Rangelands: A Resource Under Siege. Proceedings of the Second International Rangelands Congress, Adelaide, Australia, 1984. Australian Academy of Science, Canberra. 1986. 21~25
- 28 常学礼, 杨持. 科尔沁沙地降水量波动对草场植被组成和初级生产力影响的研究. 中国草地, 2000, 22(3): 7~11, 16
- 29 Lawlor L R. A comment on randomly constructed model ecosystem. Am Naturalist, 1978, 112: 445~447
- 30 孙儒泳. 动物生态学原理(第三版). 北京: 北京师范大学出版社, 2001
- 31 周立, 王祖望. 高寒草甸生态系统研究的若干数学模拟模型. 北京: 科学出版社, 1991
- 32 沈振西, 周兴民, 陈佐忠, 等. 高寒矮嵩草草甸植物类群对模拟降水和施氮的响应. 植物生态学报, 2002, 26(3): 288~294
- 33 周华坤, 周兴民, 赵新全. 模拟增温效应对矮嵩草草甸影响的初步研究. 植物生态学报, 2000, 24(5): 547~553
- 34 杜国祯, 覃光莲, 李自珍, 等. 高寒草甸植物群落中物种丰富度与生产力的关系研究. 植物生态学报, 2003, 27(1): 125~132
- 35 王长庭, 龙瑞军, 丁路明. 高寒草甸不同草地类型功能群多样性及组成对植物群落生产力的影响. 生物多样性, 2004, 12(4): 403~409

(2005-05-08 收稿, 2005-11-22 接受)