

高寒草甸生态系统环境的异质性特征

张晓爱 赵亮 刘泽华

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁, 810011)

摘要

本文从地理位置、地质、地貌, 土壤、温度、降水、光照等方面描述了高寒草甸生态系统环境的异质性特征、斑块形成原因及气候对初级生产力的影响。

关键词: 高寒草甸; 生态系统; 异质性; 斑块

高寒草甸生态系统虽已研究了20余载, 并发表了许多有价值的论著, 但尚缺乏综合的、整体性的认识。本文运用生态系统生态学的原理, 由表及里地透视它的基本性质和组分间的关系, 旨在各学科研究的基础上尝试作一些整体性的分析, 提出自己的看法。当然难免会出现一些不妥当提法, 望同行专家尤其是参加过海北站研究工作的同事们指正并能引起讨论。

系统的整体关系

高寒草甸生态系统和所有生态系统一样, 是由特定的物理环境和生物因子组成的, 相互依赖、相互制约的生命实体。为了显示它们的整体关系, 将其主要成分绘于图1。图1中矩型代表组成成分, 连线代表相互作用过程, 通过大气(包括太阳辐射)和土壤两种界面在物理与生物因子之间发生着能量、物质及信息交换。地理位置的“高”, 决定了气候的“寒”。“高”与“寒”决定了该系统的低生产、低消费的基本性质。

环境的异质性特征

环境有异质与匀质之分。资源相似的或完全混合的环境是匀质的或同一的环境。一般把热带雨林, 看作匀质环境; 异质性环境即是由明显不连续及相对不同的资源斑块物组成的图形结构, 在自然界普遍存在。斑块物的大小和性质又随时间而变化, 故又叫季

· 本项目是中科院海北生态系统开放站基金支助项目。
本文于1997年10月5日收到。

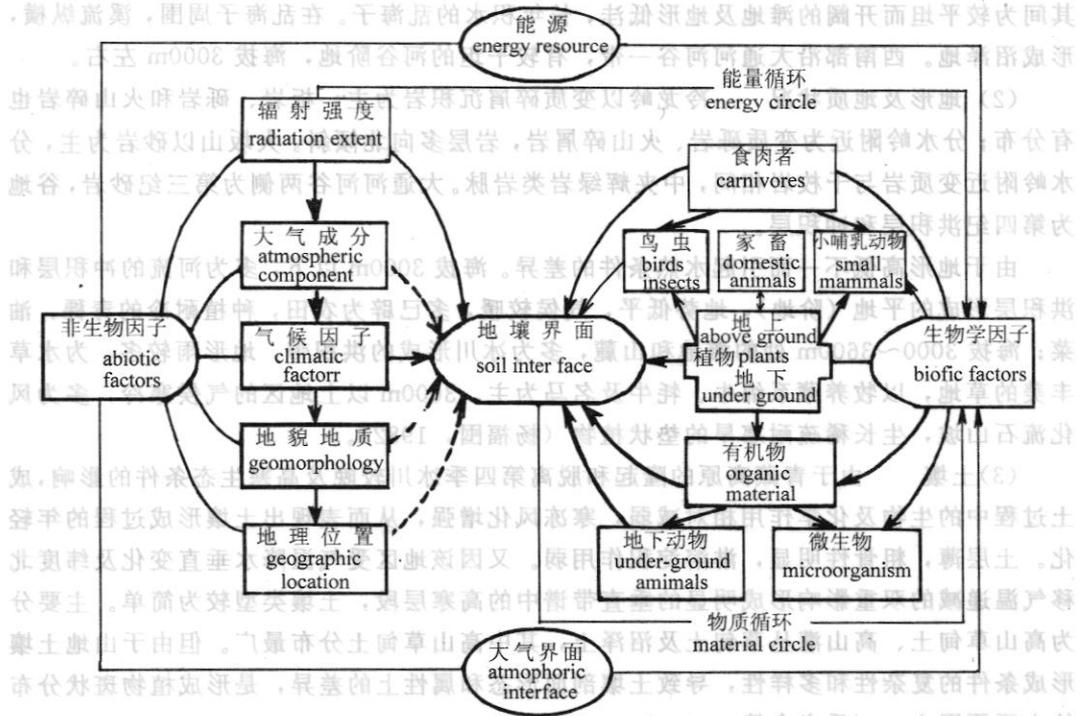


图1 高寒草甸生态系统基本结构示意图

——直接关系 ---- 间接关系 → 作用方向

Fig. 1 A sketch map showing the basic structure of alpine meadow ecological system

direct relation ---- indirect relation → action relation

节性环境。一般把从温带到北极的广大地区看作异质性环境。异质是绝对的，匀质是相对的，二者有时是可以互相转化的。

环境的图形结构 (patterning) 涉及到非匀质的空间、资源的时间分布及影响种或种间关系的非生物条件。它们影响着许多生态学过程和现象，包括种群动态、生活史、个体扩散、觅食行为、自然选择方式、种的共存、捕食作用及种的多样性 (Addicott et al., 1987)。因此，环境的图形结构及有机体如何相应的研究乃是现代生态学的首要问题，也是描述系统结构的基础。

高寒草甸生态系统的环境是典型的空间异质性环境。从而使动、植物在空间和时间分布格局上形成明显不连续的镶嵌型斑状结构。

1. 影响环境异质性的因子

空间异质性主要是由于地理位置、地质、地貌、水文及土壤性质等因子影响了不同栖息地的物理性质。气候条件和太阳辐射的变化又决定了异质性时间上的变化。

(1) 地理位置 海北高寒草甸生态系统定位站地处青海省北纬 $37^{\circ}29' \sim 37^{\circ}45'$ ，东经 $101^{\circ}12' \sim 101^{\circ}33'$ 。北以祁连山东段支脉冷龙岭为界，西、南面与永安河、大通河相隔与门源县皇城、苏吉滩乡相望；东以宁（西宁）张（掖）公路为界。冷龙岭山脊海拔 4600~4800m，主峰海拔 5076m，终年积雪。山地南麓滩地海拔多在 3200~3400m，相对高差 1200~1400m。定位站周围有鱼儿山、黑山、下圆山等几座小山包，低而平缓，山顶浑圆，

其间为较平坦而开阔的滩地及地形低洼，长年积水的乱海子。在乱海子周围，溪流纵横，形成沼泽地。西南部沿大通河河谷一带，有较平坦的河谷阶地，海拔 3000m 左右。

(2) 地形及地质状况 冷龙岭以变质碎屑沉积岩为主，板岩、砾岩和火山碎岩也有分布；分水岭附近为变质砾岩、火山碎屑岩，岩层多向北倾斜。大坂山以砂岩为主，分水岭附近变质岩与千枚岩相间，中夹辉绿岩类岩脉。大通河河谷两侧为第三纪砂岩，谷地为第四纪洪积层和冲积层。

由于地形高低不一而引起水热条件的差异。海拔 3000m 以下，多为河流的冲积层和洪积层形成的平地（阶地），地势低平，气候较暖，多已辟为农田，种植耐冷的青稞，油菜；海拔 3000~3600m 处的滩地和山麓，多为冰川形成的洪积带，地形雨较多，为水草丰美的草地，以牧养藏系绵牛、牦牛及名马为主。3600m 以上地区的气候寒冷，多为风化土石山坡，生长稀疏耐寒旱的垫状植物（杨福国，1982）。

(3) 土壤 由于青藏高原的隆起和脱离第四季冰川较晚及高寒生态条件的影响，成土过程中的生物及化学作用相对减弱，寒冻风化增强，从而表现出土壤形成过程的年轻化。土层薄，粗骨性明显，淋溶淀积作用弱。又因该地区受气温降水垂直变化及纬度北移气温递减的双重影响形成明显的垂直带谱中的高寒层段，土壤类型较为简单。主要分为高山草甸土、高山灌丛草甸土及沼泽土，其中高山草甸土分布最广。但由于山地土壤形成条件的复杂性和多样性，导致土壤剖面形态和属性上的差异，是形成植物斑状分布的主要原因之一（乐炎舟等，1982）。

(4) 气候的季节性变化 该地区温度属典型的高原大陆性气候，东南季风影响微弱，地形影响明显，一年无四季之分，仅有冷、暖之别。从 1980~1993 年 14 年的气象观测资料表明，气温年较差 24.9℃，平均日较差 15.7℃；日均气温稳定通过的 $\geq 0^{\circ}\text{C}$ 、 $\geq 3^{\circ}\text{C}$ 、 $\geq 5^{\circ}\text{C}$ 出现时间分别与植物开始萌动发芽、返青、生长期基本一致。年均气温 -1.7°C ，7 月最热平均气温 12.3°C ，最冷月平均气温 -15.1°C ；年极端高温为 23.7°C （1986-07-26），极端低温为 -36.0°C （1991-12-26）。极端最高气温 27.5°C （1969 年 7 月 30 日）。气温稳定通过 0°C 表示严冬的结束，终期是 4 月 13 日；气温稳定下降到 0°C 以下，表示严冬的开始，始期是 10 月 25 日，冷季长达 169.0 天， $\geq 0^{\circ}\text{C}$ 的积温为 780°C 。气温稳定通过 5.0°C 约在 5 月上旬，牧草开始返青生长；气温稳定下降到 5°C 以下，牧草停止生长，终期在 9 月底，牧草生长期 130~140 天， $\geq 5^{\circ}\text{C}$ 积温为 1176.0°C （杨福国，1982；李英年等，1995；）。

降水，海北站虽由于受东南海洋季风影响很弱，但因冷龙岭和大坂山东西走向，大通河河谷宽广、纵长，东南海洋季风仍可沿河谷直上，加之地势高，地形雨较多，因此比祁连山中西南潮湿多雨，且雨、暖与冷、旱同步。据门源气象站统计，年降水量 531.6mm，仅次于青海果洛地区，是青海次多降水区。降水集中于暖季的 5~9 月，占全年降水量的 79.5%，其中 6~8 月占全年降水量的 55%。冷季，10 月至翌年 4 月长达 7 个月，降水仅占年降水的 21%，特别是 11~2 月，不到年降水的 5%。此段时间，蒸发量（水面蒸发量为 240.6mm）大于降水量，蒸发速率远超过降水渗漏土壤的速率。

风速，风向频率中，以北南、北北西向风最多，其次为东或东南东向风，冬半年以西北西和西北北向风盛行，夏半年东或东南向风相对较多，平均风速 1.7m。每年 2~4 月午后至傍晚多大风，最大风速可达 17m/s。

(5)日照与太阳辐射 海北站位于中高纬度区,夏季昼长夜短,日照时间长,4~6月日照长达13小时。地处高寒,空气稀薄,能见度大,晴天多,全年日照2672.6小时,生长季节平均日照为7.2~8.5小时;日照率达60%,光利用率为0.089%。蓝紫光和红橙光成分分别占我国沿海地区的162.8%和76.9%,红橙光有利于碳水化合物的积累;蓝紫光促进蛋白质、脂肪和碳水化合物的形成;紫外线在高原地区较多,它使茎叶短粗,植株低矮,叶片厚,色泽加深。

高原短波辐射极强。太阳总辐射和光合有效辐射均以6月最强,其最大值通量密度分别为 1142.0Wm^{-2} 及 $2240.0\mu\text{mol量子m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。光合有效辐射与总辐射的比值为 0.41 ± 0.06 ;直接辐射占总辐射的60%~70%。6~8月间,矮嵩草草甸(*Kobresia humilis*)、半封育草场植物冠层光合有效辐射的反射系数为0.04~0.09;总辐射反射系数为 0.24 ± 0.03 。反射系数的季节变化与植物群落生长发育密切相关。植物生长盛期的中午前后,冠层消光系数为 0.45 ± 0.03 。生长期群落地上部分的光能利用率为0.65%左右(张树源,1987)。

年总辐射量 $140\sim 180\text{千卡}/\text{cm}^2$ 。比同纬度的黄土高原和华北平原高 $10\sim 40\text{千卡}/\text{cm}^2$ 。在生长旺季每天可形成碳水化合物 $71\text{g}/(\text{天}\cdot\text{m}^2)$,按 1g 碳水化合物可产生 0.65g 干物质计算,则每日最大干物质产量为 46.15g 。若按生长期150天计算,可以截获全部光量的时间为80天,只截50%的光量为30天,截获10%为40天。按此计算生育期,每平方米可生产干物质 4568.85g 。除去根内形成的15%外,则地上干物质产量应为 3530.48g ,而实际上天然草场每平方米产量仅 197.28g ,为理论产量的5.6%。因此,高原地区虽然辐射较强,但被截获的大部分辐射能用于植物与环境的热交换,被植物固定的只是极少部分(贾桂英等,1991)。

斑状环境的形成

上述所有因子的变化效应为形成栖息地格局提供了环境的斑块(patch)镶嵌图。斑块,是以匀质环境为背景在性质和外貌上与它们围绕环境的特征呈现不相同的、不连续的表面小区或小地块(Wiens,1976)。或是有机体或资源丰富度的高、低与周围不同地区(Roughgarden,1977),这种不连续性的格局是由于环境的斑状物(patchwork)对有机体的分布、它们的相互关系及其适应性产生强有力的影响,并对有机体有着重要的生物学意义。阐明斑块大小间差异的程度叫斑状度,是单个斑块与其他斑块之间差异大小的函数。环境斑状度的范围几乎从大到生物圈的大陆性的分布格局,小到无性系的生长或个体对资源分布格局的应答在空间尺度的系列谱变化。种内、栖息地内及栖息地间、群落多样性间或在一个领域内或家族范围内的个体移动方式都代表了斑块结构的尺度。因此,影响植被斑块状分布的因子可以分成物理因子和生物因子两类。

(1)物理学因子包括地理学效应、气候效应及土壤效应。生物学因子包括消费者的捕食效应、啮齿动物的挖掘活动及人类的践踏、开垦、种植等活动,其关系示于图2。这

些因子通过影响幼苗成活，掩护种籽及控制发育和成活概率等途径决定着植物的分布格局。在这个过程中，土壤湿度、重金属元素浓度的差异，微气候的变异可能影响生态系统内水文循环的营养格局，从而影响小范围的植被差异。

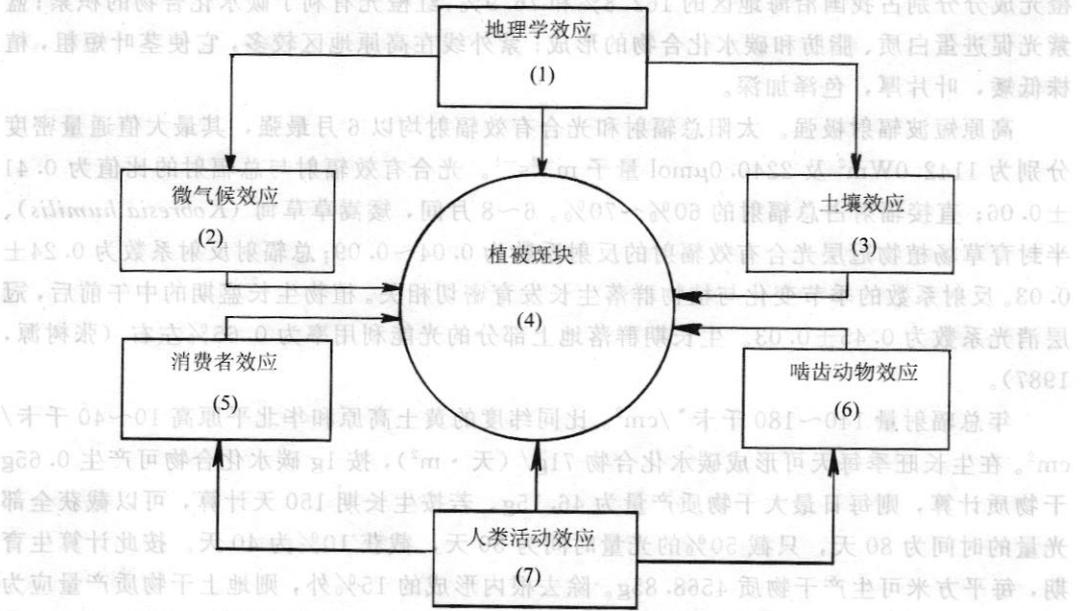


图 2 植被斑块形成关系示意图

Fig. 2 A diagram of Vegetative patch formation

Note: (1) Geographic effect; (2) Microclimatic; (3) Soil effect; (4) Patch of vegetation; (5) Consumer effect; (6) Rodent effect; (7) Human action effect

(2) 生物学因子包括：①植物种群相互作用。植被的斑状度反映了植物种群属性和相互关系的影响。不同种类的竞争关系（如遮阴、不同的植根格局）可导致对某些种的抑制。这种抑制的发展及次生化合物的产生，不仅影响优势种在植物群落中的结构，而且也影响植被复杂性的空间格局。例如，植物次生化合物的合成物释放到土壤中将加重微地形和小范围土壤质量的差异，增加了镶嵌潜力。如细叶亚菊 (*Ajania tenuifolia*) 的这种特性最明显，常常以植被性减少为代价产生无性系斑块。另外某些克隆植物如矮火绒草 (*Leontopodium nanum*) 的短根系向周围放射状扩展形成斑块。②动物行为的作用，食草动物对植被空间格局的影响也是微妙的。一般来说，动物对植被的破坏形成局部性的扰动。草食动物在取食过程中是有选择的，它们可能耗尽局部面积上最喜爱的食物（胡德福等，1991）在植被中形成空白及由单个植物种垄断空间的现象。另外，由于动物的掘洞、食物运送可以改变土壤的性质和地形，从而也改变了土壤的“质量”。尤其鼯鼠挖掘活动推出的大量土丘留下的许多大小不等的裸斑（黑土滩）最为明显。还有畜粪的局部积累明显地影响土壤的营养水平及植物群落的组成成分以及植被的生长格局。产生这种反复的、不可预测的干扰，便形成一种不同演替阶段发育单元的镶嵌系统，被称作“空白相” (gap phase) 过程。这种过程为其它种类的入侵提供了生态位，因而增加了群落的多样性，或者可能改变植物的种群数量和年龄分布（边疆晖等，1991）。另外，早期演替阶段的植物为种籽繁殖的杂类草，它们要么产生他感作用物来“联合抵抗”草食动

物，要么被食而不能留下后代。群落演替到后阶段，杂类草被禾草和莎草类替代，成为数量或丰富度长期持续占优势的斑块，这些斑块支持大型草食动物区系，但是这些草食动物很少能特化到只消耗某种特定植物的程度，也不能使普化的植物防御机制变得无效。因而，草食动物在演替的后期阶段对植被斑状度的产生中所起作用相对较小 (Root, 1975)。

③人类活动的干扰：人工开垦、种植、定期对牧草的收割、对动物的捕杀等现象的局部化可能形成比周围其它部分更加不成熟的演替状态的斑块。如人工种植的燕麦草、油菜等作物斑块，轮牧、草库围及不同放牧强度的影响。但是斑状结构与空间尺度之间，初级生产力与植被多样性之间的关系目前还没有搞清楚。

气候的季节性变化对初级生产力的影响

由于上述各种物理学环境因子综合作用的结果，高寒草甸最明显的异质性与冷、暖；旱、湿两季同步的植物休眠与生长的季节变化。一般植物生长期在4个月左右，休眠期时间远比生长期长，二者之比约为1:3。我们把这种变化用生产相(P)和消费相(C)两种过程表示，用植物地上生物量为指标示于钟面图上。12小时分别代表12个月(图3)，短针指向最高产量，长针指向最低产量。生产相是初级生产者发育阶段，消费相没有生产和分解过程只有动物的消耗过程存在。

从图3看出高寒草甸生态系统最明显的特征是一种低生产、低消耗的系统，温度是最主要的制约因子。

当日均气温 $\leq 0^{\circ}\text{C}$ 与地表面的日均温度 $\leq 3^{\circ}\text{C}$ 相一致时，地下冻土维持，而表层土在

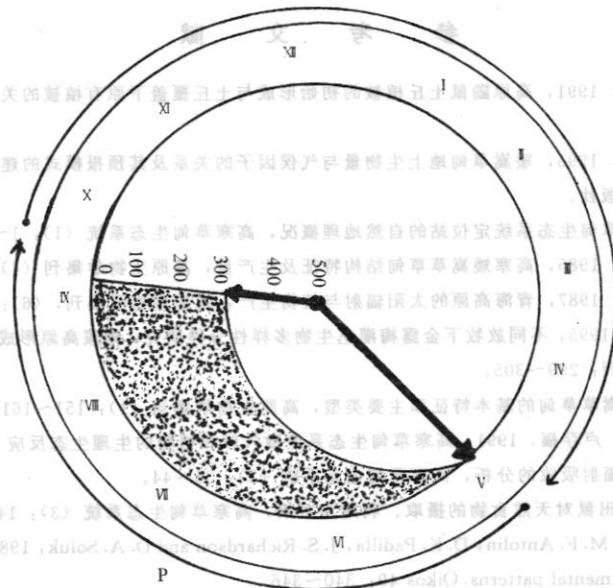


图3 系统中植物地上生物量季节变化示意图

生产相：P；消费相：C

Fig. 3 A diagram of season variation in above ground biomass of plants in AMES.

productive case, P; consumptive case, C

春秋二季出现日消夜冻。由于受低气温的影响,此时牧草处于休眠状态。4月下旬当日均气温稳定在 $\geq 0^{\circ}\text{C}$ 时,冻土消融,降水量也逐渐增多,植物才开始萌芽。到6月中旬以前的日均气温 $< 5^{\circ}\text{C}$ 期间,冷空气活动频繁,日最低气温常达 -7°C 左右。此时降水量不多,地表30厘米以下冻土维持,地温较低。植物生长受到“春旱”或“春寒”的威胁,加之牧草叶面积很小,对太阳光合有效辐射利用率很低。这时植物处于返青阶段,生长缓慢,限制了生物量的快速积累。

6月下旬到8月中旬,日均气温稳定 $\geq 5^{\circ}\text{C}$ 以上,此时太阳高度角大,太阳辐射在年内最为强烈。7月平均气温达 9.8°C ,7月下旬到8月上旬初可出现日均气温 $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 的天气,随着气温上升,这段时期的降水量也增加,旬均达87.4mm,占年总量的53%。此时的植物叶面积最大,蒸腾蒸散强烈,光合有效辐射利用率最高。有利的水热条件,促使植物生长,干物质积累迅速。这期间,微生物的活动也最活跃(李家藻等,1982)。

8月底到9月初,植物成熟,气温开始降低,降水逐渐减少,土壤表层冻融又交替出现。因受低气温、少降水的影响,植物开始枯黄。生物量不再积累,并相对稳定一段时间。9月下旬开始,日均气温稳定 $< 5^{\circ}\text{C}$,随时间推移,气温降到 0°C 以下。当日最低气温 $< -7^{\circ}\text{C}$ 以下时,植物完全停止生长,地上生物量随环境条件的改变逐渐减少,完成了整个生长发育阶段。虽然在生产相也同时进行着消费过程,但生产和储备过程是主要的。

在寒冷的11月至翌年2月,气温极低,月平均气温达 -10°C 以下,20cm深处的地温月平均为 -1.2°C 以下,地下100cm以内完全冻结。系统的生产过程完全停止,只有地上活动的动物消耗过程在进行。因而,温度在系统的运行过程中起着“开关”的作用。生长季节的短暂决定了高寒草甸生态系统是一种低生产、低消耗系统的基本性质。

参 考 文 献

- 边疆晖、王权业、施银柱, 1991, 高原鼯鼠土丘植被的初始形成与土丘覆盖下原有植被的关系, 高寒草甸生态系统 (3): 181~188.
- 李英年、王启基、周兴民, 1995, 矮嵩草甸地上生物量与气候因子的关系及其预报模式的建立, 高寒草甸生态系统 (4): 1~10, 科学出版社.
- 杨福园, 1982, 青海高寒草甸生态系统定位站的自然地理概况, 高寒草甸生态系统 (1): 1~7.
- 杨福园、陆国泉、史顺海, 1985, 高寒矮嵩草草甸结构特征及生产量, 高原生物学集刊 (4): 49~56.
- 张树源、马章英、白雪芳, 1987, 青海高原的太阳辐射与植物生产, 高原生物学集刊, (6): 155~163.
- 周兴民、王启基、周立, 1995, 不同放牧下金露梅灌丛生物多样性分异研究, 青藏高原形成演化、环境变迁与生态系统研究学术论文年刊: 299~305.
- 周兴民, 1982, 青藏高原嵩草草甸的基本特征和主要类型, 高原生物学集刊 (1): 151~161.
- 贡桂英、韩发、师生波、卢存福, 1991, 高寒草甸生态系统微气候和植物的生理生态反应 1. 定位站地区太阳辐射特征及植物冠层对辐射吸收的分析, 高寒草甸生态系统 (3): 35~44.
- 胡德夫、王祖望, 1991 根田鼠对天然食物的摄取、利用及对策, 高寒草甸生态系统 (3): 149~166.
- Addicott J. F., J. M. Aho, M. F. Antolin, D. K. Padilla, J. S. Richardson and D. A. Soluk, 1987, Ecological neighborhoods: scaling environmental patterns. *Oikos* 49: 340~346.
- Roughgarden, J. D., 1977, Patchiness in the spatial distribution of a population caused by stochastic fluctuations in resources, *Oikos* 29: 52~59.
- Winens, J. A., 1976, Population responses to patchy environments. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 7: 81~120.
- Root, R. B., 1975, Some consequences of ecosystem texture In *Ecosystem Analysis and Prediction*, ed. S. A. Levin pp. 83~97.

THE CHARACTERS OF ENVIRONMENTAL HETEROGENEITY OF ALPINE MEADOW ECOSYSTEM

Zhang Xiaoli Zhao Liang Liu Zehua

(Northwest Plateau Institute of Biology, The Chinese Academy of Sciences, Xining, 810001)

Abstract

The Haibei alpine meadow ecosystem (AMES) research station is located at Lat. 37°29' ~ 37°45' and Long. 101°12' ~ 101°33'E. in Menyuan Autonomous county, north of Qinghai province. Its altitude is 3200~3400m. Where the weather has only difference of cold and warm seasons without clear four seasons of one year.

The source of the environmental heterogeneity from physical and biotic aspects of AMES is analysed, and result is obtained that the most obvious framework of spatial patchy is created by vegetational patterns. As the climate is influenced, so the productive phase and the consumptive phase are commensurate (see table 3).

The character of alpine meadow ecosystem is low production and low consumption, its main reason is limited by low air temperature.

Key words: Alpine Meadow; Ecosystems; Heterogeneity Environments; Patch

高山草甸生态系统的异质性

张肖莉, 赵亮, 刘泽华 (1982) 等. 高原生物学杂志 (1982) 卷 5 期 1 页 1-5. (1)
张肖莉, 赵亮, 刘泽华 (1982) 等. 高原生物学杂志 (1982) 卷 5 期 1 页 1-5. (2)
张肖莉, 赵亮, 刘泽华 (1982) 等. 高原生物学杂志 (1982) 卷 5 期 1 页 1-5. (3)