草地植被生物量动态研究视角与研究方法评述*

张彩琴^{1**} 张 军¹ 李茜若²

(¹内蒙古农业大学理学院, 呼和浩特 010018; ²内蒙古农业大学生态环境学院, 呼和浩特 010018)

摘 要 草地生物量动态是群落结构和功能的综合体现,也是生态学的重要研究方向。本文就影响草地生物量动态的主要干扰因素进行了阐述。从定性论述和定量证明两方面论证了个体动态与种群动态的关系。就生物量的测定指标与估算方法提出了复合生物量与复合生长动态的新概念,并阐述了复合生物量动态对群落生产力及稳定性的影响机制,指出应加强环境因子干扰对生物量动态及植被稳定性影响的研究,针对具体群落面临的主要限制因子或干扰形式,研究层面应深入到对群落内部生物生态学过程变化的认识上,而研究的状态变量应涉及到生物量和高度等多个变量的综合作用,即以复合生物量为状态变量,从个体水平上认识和揭示种群、群落生物量的动态变化及其与环境因子的关系,有助于深入了解环境干扰对植物群落动态及其稳定性的影响机制,为草地生产力的维持提供理论依据。

关键词 草地生物量; 复合生物量; 复合生长; 植被稳定性; 状态变量

中图分类号 S812 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2015)4-1143-09

A review on the research perspectives and methods for grassland vegetation biomass dynamics. ZHANG Cai-qin^{1**}, ZHANG Jun¹, LI Xi-ruo² (¹College of Science, Inner Mongolia Agricultural University, Huhhot 010018, China; ²College of Ecology and Environmental Science, Inner Mongolia Agricultural University, Huhhot 010018, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2015, **34**(4): 1143-1151.

Abstract: Grassland biomass dynamics is a comprehensive reflection of community structure and function, and also an important research direction of ecology. The main interference factors that affect the grassland biomass dynamics were described and the relationships between the individual and population dynamics from qualitative and quantitative respects were demonstrated in this paper. The new concepts of composite biomass and composite growth dynamics based on the measurement indicators and estimation methods were given here, which may explain the influencing mechanism of the composite biomass dynamics for community productivity and stability. The research efforts on the interference effects of environmental factors on biomass dynamics and vegetation stability should be strengthened. In terms of major limiting factors or interference forms faced by specific communities, the research should cover the inner biological and ecological changes of the communities. The state variables studied should consider the comprehensive effects of multiple variables such as biomass and height. Revealing population and community biomass dynamic changes and their relationship with environmental factors at the individual level contributes to understanding the influencing mechanisms of environmental disturbances for plant community dynamics and stability, and thus providing a theoretical basis for the maintenance of grassland productivity.

Key words: grassland biomass; composite biomass; composite growth; vegetation stability; state variable.

* 国家自然科学基金项目(31160091)资助

** 通讯作者 E-mail: zcq8286@163.com

收稿日期: 2014-08-10 接受日期: 2014-10-29

草地是中国分布最广的陆地生态系统类型之一,草地面积 $3.55 \times 10^8 \text{ hm}^2$, 占国土面积的 41.7%, 占世界草地面积的 6% ~ 8% (李博, 1992), 其中 21.1% 分布在内蒙古自治区境内(朴世龙等, 2004)。草地在水土保持、荒漠化防治、维持生物多样性和畜牧业可持续发展诸多方面发挥着重大作用, 其功能与结构的变化会直接或间接影响到人类赖以生存的生态环境和社会环境。自 20 世纪 60 年代国际生物学计划 (IBP) 实施以来, 有关生态系统生物量和生产力的研究始终是生态学的重要研究方向 (Flanagan *et al.*, 2005; Kammann *et al.*, 2005), 围绕该方面的研究已成为各国草原生态专家研究的焦点问题。其中作为群落结构和功能的综合反映, 围绕生物量的研究内容也更加丰富, 特别是随着全球温室效应的加剧, 又将其与碳循环紧密结合, 生物量研究被赋予了更广泛的意义。草地生物量作为表征群落结构和功能的综合信息载体, 因而可以通过研究其在环境因子影响下的动态变化, 来揭示草地结构和功能的变化规律, 为草地管理和可持续利用提供理论依据。

有关生物量动态相关问题的讨论, 因不同类型的草原群落或生态系统的具体情况, 采用不同视角和方法研究群落的生物量动态, 甚至与之相联系的群落生产力、结构、功能和稳定性等。国内诸多学者对几种不同草地类型的生物量变化进行了相关研究 (王义凤, 1989; 邢福等, 1992; 多立安等, 1995; 肖向明等, 1996; 白永飞, 1997; 蔡学彩等, 2005)。其中生物量估算在较大尺度上的研究较多 (朴世龙等, 2004), 区域尺度生物量变化与环境因子关系的研究相对较少 (肖向明等, 1996)。综合生物量动态的研究文献, 可以归纳为以下 5 个代表层面: ① 基于生态系统层面的研究, ② 基于群落动态的研究, ③ 基于种群动态的研究, ④ 基于个体动态的研究, ⑤ 基于组织、细胞、植化等层面的研究。其中基于种群或群落方面的研究文献最为丰富和相对成熟, 在理论和方法上均取得了显著的成果: 就草地生态系统而言, 在空间尺度上, 降水被认为是影响生物量变化的主要因素 (李育中等, 1991; 李镇清等, 2003; 刘正恩等, 2004; 袁文平等, 2005)。但是, 在时间尺度上, 有关植物群落生物量的年际变化与降水变化二者之间有无显著的相关性, 目前仍因不同结论存有争议。Knapp 等 (2001) 根据北美 11 个生态观测地点 12 a 的观测数据分析证实, 在大陆尺度上, 植物群落地上净初级生产力的年际波动与降水年际变化之间没有

显著的相关性。上述诸多研究取得的共识及某些差异, 均以种群或群落动态为研究视角, 以不同时空尺度为研究模式的相对宏观层面上的结果。事实上, 仅从种群或群落角度的研究还难以揭示这些现象结果产生的根源及其内在联系, 特别是要弄清这些不同结果对群落生产力及结构的稳定性将产生何种影响, 还需从微观层面上进一步探究。其中对同一群落类型, 基于不同植物种个体动态视角研究是一种可能途径, 特别是通过建立数学模型, 从个体水平上, 认识并揭示种群和群落生物量的动态变化及其与环境因子的相互关系, 模拟不同植物种对有限资源的利用能力, 从植物个体角度揭示群落生物量动态尚未被认识的内在规律性问题, 揭示生物量动态对群落生产力及稳定性的影响机制。本文对影响草地生物量动态的主要干扰因素进行了阐述, 从定性论述和定量证明两方面论证了个体动态与种群和群落动态的关系, 就生物量的测定指标与估算方法提出了复合生物量与复合生长动态的新概念, 阐述了复合生物量动态对群落生产力及稳定性的影响机制, 并就草地生物量动态今后的研究重点和方向趋势提出了建议。

1 环境干扰对草地生物量动态的影响

1.1 环境因素

就草地植被类型而言, 植物生长离不开其内部环境和气候环境。其中, 内部环境是植物生长和繁殖的直接影响因素, 气候环境是影响群落结构与动态的重要外部因素。可以认为, 群落内部的小环境和区域尺度的气候环境等因素, 构成了影响草地植物个体生长繁殖、种群生存和群落形成以及持续存在的内外统一体。对陆地植被影响最大的环境条件是水热组合和土壤环境 (王伯荪等, 1997)。环境变化必然引起群落结构和功能的变化, 直接影响群落动态和稳定性 (张继义等, 2003)。对草原群落这一代表性陆地植被类型, 土壤有效水分的含水量是影响植物生长和产量形成的直接因素, 它主要是由降水量的分配、气温、相对湿度及蒸发量等相关气候因素决定的。Fang 等 (2001) 根据有关遥感数据和气象资料分析指出, 在中国陆地生态系统, 生产力与降水的年际波动间存在密切关系, 一定程度上, 群落初级生产力随着年降水的增多也相应愈高。Oesterheld 等 (2001) 利用科罗拉多草原 52 a 的资料, 指出生物量除与降水之间具有正相关关系外, 还与前一

年的生产力变化有关。有研究表明,内蒙古典型草原大针茅群落类型,其生物量的年际变化与年降水、月降水、生长季内关键时期的降水变化不存在显著的相关性;甚至在年降水量接近的年份,群落的地上生物量之间存在显著差异等现象(蔡学彩等,2005)。可见,降水是否为草原群落生产力波动的主要影响因子还有待从不同角度作深入研究。但诸多研究结果证实,在干旱和半干旱地区,水分是群落和植物种群地上生物量年度波动的限制因子(白永飞等,1994,1997;袁文平等,2005)。植物群落的初级生产力通常表现为随着降水量的增加而增加,但是二者的变化并不总是同步的,其中种群地上生物量的形成很大程度上还取决于降水量的季节分配(李德新等,1996)。另有资料证实,降水、温度均对内蒙古典型草原植物生长产生重要影响,其中,植物单株生物量积累与降水量积累和 $\geq 0\text{ }^{\circ}\text{C}$ 积温累积均呈显著正相关,而尤其与降水量呈极显著相关关系(张彩琴等,2007)。针对内蒙古羊草群落类型,其功能群、物种变化及其与气候的关系研究表明,羊草群落生物量变化与当年主要生长季的降水、上年秋冬至当年生长季末累积降水和均温的共同影响有密切关系,不同时段的水热因子协同作用更大(谭丽萍等,2013),表明羊草群落生物量变化更具有气候累积效应。内蒙古大针茅草原地上生物量形成的规律与特点表明,每一年的地上生物量的季节变化,不仅与当年的气温和降水的变化呈明显的正相关,而且与土壤贮水量的变化呈明显的正相关(王义凤,1989)。返青期土壤含水量的多少,对植物生物量的影响也是至关重要的(杨持等,1985)。事实上,牧草返青初期,土壤逐渐解冻,随着融冻作用,土壤会有一个较短的返润期,这对于牧草返青十分有利,但由于这一时期含水量状况主要取决于前一年秋冬季节雨雪情况,研究起来相当复杂。由此看来,研究植被生物量动态与环境因子的关系因研究视角和方法而异会有不同结论,如上述结论分别是针对不同的草地类型、不同时空尺度、特定的环境梯度等的研究结果。但有一个共识是确定无疑的:环境因子的波动直接影响草地生物量的变化,并且多数情况下,对生物量的影响并不只取决于某单一因子的作用,而是表现为多种环境因子综合作用的结果,其中水热因子组合和土壤环境起着至关重要的作用(Li,1990;郑晓翮等,2007;张彩琴等,2009;谭丽萍等,2013)。

1.2 人为因素

随着人类活动范围的加大以及对资源的不合理利用,陆地植被不断受到干扰和破坏,物种多样性减少,栖息地破碎化,生态系统功能下降。人类活动已成为影响植被生物量及其稳定性最重要的外部因素(任海等,2001)。草地退化是构成陆地植被和生态系统功能下降的主要表现之一,草原退化则是因人为过度扰动下,使其物质与能量流动平衡失调、系统由自我调控的相对稳态走向更低一级状态致使草原生产力下降乃至丧失的群落类型。

其中主要的干扰形式有放牧、采食、土地开垦和火烧等(傅伯杰等,1998)。过度的人为干扰不仅改变群落的物理环境,还会造成群落的物种组成及结构发生改变,从而使生物量、群落生产力和稳定性受到威胁(Pickett *et al.*,1989)。人为活动使得草地生物量受到直接或间接性影响,这对过度利用的草场尤其如此。其中,刈割减少了牧草间的竞争,对草地凋落物积累的影响显著(Box,1995)。特别是早期刈割通过阻止种子形成降低了生育力,对生物量的形成产生直接影响。人为干扰对于植被的作用和影响还与干扰的形式和强度有关。比如森林皆伐可使林地环境发生显著变化,水分及土壤养分循环功能丧失1/2,群落生物量丧失80%~90%(李景文,1995),而择伐的影响则小得多。火烧会导致温带森林和草原植被的生物量损失70%~80%(Kimmins,1987),土壤有机质下降1/3~1/2,微生物数量减少2/3,群落的结构和功能基本丧失。

地上生物量是判断初级生产潜力的主要指标,其大小可用于评价草地生态环境状况。放牧对草原植物生产力有重要影响,一般认为,放牧不但能改变草地的土壤环境(王仁忠,1997),还使植物光合作用面积减少,导致植被营养物质生产和积累缺失,降低了草地生产力,从而影响地上生物量的形成(Parsons *et al.*,1983)。但也有学者认为,放牧能促进草地植物的生长(韩国栋等,1999;汪诗平等,2001;李金花等,2002;刘颖等,2002),并且提出适度放牧可改善植物未被采食部分的光照、水分等条件,增加单位植物量的光合速率,有助于繁殖性能的提高,使植物具有超补偿性生长。轻牧、中牧使群落的物种组成和生产力基本维持稳定,适度的人为干扰对某些植被类型的稳定有积极作用。张新时(1994)对毛乌素沙地灌木群落的研究表明,适度放牧对油蒿(*Artemisia ordosica*)群落生产力和稳定性的维持是

有利的。多数学者的研究支持这一观点,从机制上讲,放牧对草地植物的促进和抑制作用与放牧强度有关(汪诗平等,1998;王静等,2005),其中促进与抑制间的净效果对草地生物量的影响起决定作用。初级生产力的衰退是草原退化的基本特征,究其原因主要是过度利用,过度放牧其结果首先导致优质牧草的更新再生受到抑制,使高大禾草趋于衰退,而劣质牧草得以增长,植物生物量和生产力下降,从而造成草原退化。生产力下降包含植物生物量下降和植物饲用品质劣化。高大草本植物的减少使群落中可利用资源空间缩小,相反低矮植物的相对繁盛,不能充分扩大资源利用空间,这是导致草原初级生产力衰退的重要机制。重牧则可使群落物种组成减少,优势种下降,甚至被劣质杂草替代,从而使草地生产力下降(张继义等,2003)。王伟等(2000)研究表明,草原过度放牧条件下,个体植株高度普遍下降,节间缩短,叶片变窄,变稀疏,甚至呈现根系分布变浅等诸多性状,这些都是植物个体小型化的特征。个体小型化集中表现在单株生物量的大幅度下降,目前尚缺少足够揭示个体小型化的机理证据,但是研究表明,牧压是个体小型化的导因,这也是导致退化草原群落生产力下降的重要因素之一。随着放牧程度加剧,使内蒙古羊草原生群落中丛生禾草等优势种大幅度下降,在很大程度上被冷蒿等地上芽植物替代(李永宏等,1999)。在群落由中度退化向重度退化的过程中,冷蒿等小半灌木的生物量迅速上升,成为群落中生物量最高的生活型(王静等,2005)。退化群落中使得一些植株矮小,生产能力较低,难以形成较大生物量的种群演替为主要优势物种,这些种群不能充分占据和利用原有的资源空间,使得生物生产能力受到了一定限制。因此,群落中植物组分的改变,优势种的演替,特别是优势种的下降,某种程度上可以认为是导致群落生产力下降的主要原因之一。总之,人类对草原的利用必须限制在生态系统生产效率的低限之内,任何超越草原气候与环境的限制因素的过度利用,都是违背草原生态规律的盲目行动,有悖于草原的科学管理及可持续利用。

2 个体动态与种群和群落动态的关系

由于草原群落中植物个体在空间分布上的异质性,加之种群生物学及生态适应特性的差异,一般来说,某些植物种群的个体生物量动态未必能构成光

滑曲线,因此,在描述状态变量的选取上,对于一个生长季中,有时根据研究具体情况,需要区分最大个体生物量和一个达到最大种群生物量时的个体生物量。事实上,这2个状态变量值不完全对等。杨持等(1985)对草原植物群落野外实地调查的研究结果已证实了这点。不同植物种对相同影响因子的响应程度有所不同,甚至有的差异很大。即使在同一群落类型中,由于其生长发育节律不同,同期测定的最大个体生物量未必是达到最大种群生物量时的个体生物量,这种“一刀切”的做法,无法准确反映所测群落的年最大收获量,进而会直接影响到整体植被生物量的预测。白永飞等(1994)对内蒙古典典型草原9种牧草生长规律的研究表明,植物种的发育节律主要受温度和水分条件的影响,就平均高度增长而言,主要与降水量积累、土壤含水量和 $\geq 0^{\circ}\text{C}$ 积温积累有显著相关关系。但植物对温度和水分的需求因种而异,内蒙古草原上生长有数百种植物,每种植物从萌发生长到开花结籽都有其各自的生长发育规律。不同植物的物候期和生长速度各有不同,这就决定了草地生物量的变化始终处在一个动态过程中。张彩琴等(2007)选取内蒙古典典型草原羊草+大针茅退化恢复样地,就不同生活型的4种代表性植物羊草(*Leymu chinensis*)、大针茅(*Stipa grandis*)、米氏冰草(*Agropyro michnoi*)和冷蒿(*Artemisia frigida*),从植物个体视角,模拟不同植物在一个生长季内的生长动态差异。结果表明,绝对生长率AGR、相对生长率RGR的最大值一致表现为冷蒿>大针茅>羊草>米氏冰草,说明冷蒿具有较大的产量潜力;不同的生活型,其生长曲线、生长速率都存在较大差异,但相同生活型的植物生长动态却明显相似;就生活型方面,与高贤明等(1998)的研究结果基本一致。一定程度上说明,同一生活型的植物不但体态相似,而且适应特点上也是相似的。通过建立含有降水和积温因子的植物个体生长动态模型(张彩琴等,2009),进一步模拟表明,降水和积温因子是4种植物生物量形成的重要因素,但降水较积温因子的影响更大,植物单株生物量随降水量变化、积温变化以及水热因子共同变化的潜在最大值一致表现为冷蒿>大针茅>羊草>米氏冰草。由此看来,对比植物生物量动态研究方法,只从群落或种群动态角度研究还不够深入,容易忽视不同植物的物候及个体生长速度差异以及对不同环境因子的响应差异给整个群落动态变化带来的影响,从而直接影响草地植

被动态的准确预测。这些尚未被定量分析的植物个体生长动态及其差异等薄弱层面,可能正是导致出现如前述文献中取得的研究共识及某些差异的因素之一,这种现象的内因及由此对群落生产力和稳定性产生的影响,还需要通过研究不同植物个体生长动态与环境因子的关系、植物种对有限资源利用的具体差异以及植物种间相互作用下的生长动态来揭示。而这些方面直接涉及到植物个体动态与群落动态的关系及其影响等相关问题的探讨。

2.1 定性理论

有研究表明,群落动态变化过程体现在各个层面上,伴随着大到种群的此消彼长,小至个体大小甚至组织、细胞、植化等微观层次的变化,植物个体以下的微观研究层次与群落动态及稳定性的变化关系,是近年来生态学研究更深层次的问题(王炜, 2000)。事实上,就种群生态学而言,植物个体(单株)和群体(种群)水平上的生长是密不可分的。这是由于细胞数量与种群中个体数量的变化相似,个体生长虽然主要表现为体积和重量上的增长,但是从微观层次看,也可以借助个体模型来模拟植物生长,进而描述种群或群落动态(常杰等, 2005),并且这一理论得到了如下文的数学证明。采用数学模型研究植被动态,是现代生态学研究的重要手段之一,不但可以定量地描述植物的生长、发育、产量形成的过程及其对环境的反应,模拟生长动态,而且可以预测生物量,并对这一过程做更精确的分析描述,揭示不同植物生物量形成的内在规律及其与环境因子的关系,因而从植物个体生长动态的视角进一步探究植物种群和群落生物量动态机理,可以更客观、更精确地描述其内在规律,在理论和实践中均有重要意义(张彩琴等, 2006)。由此可见,探讨群落动态不再是生态学单一学科能解决的问题,而是涉及到集统计学、生理生态、数学、计算机等多学科为一体的问题,因此研究起来还相当复杂艰巨。从这个意义上说,群落动态也是一种复杂、深刻的生命活动。而根据现有的认识,结合系统分析原理、计算机模拟手段及生态学理论,构建集多学科知识为一体的植物生长动态数学模型,从个体动态视角进一步探求植物种群和群落的生物量动态规律,也是一条可行的重要研究途径。

2.2 模型描述

Logistic 方程作为一个经典的生态学模型,可以描述资源种群变化这种非线性阻滞增长过程。根据

种群生态学理论,在无放牧并忽略其它人为干扰的天然草原,一般认为,草地植物在整个生长过程中基本是按 Logistic 曲线生长的(May, 1976; Lauenroth *et al.*, 1992; 马知恩, 1996)。

以下从数学上可以说明个体的平均生长(无论是生物量还是高度)水平仍符合 Logistic 规律,这点与种群生长规律是一致的。

个体生长规律的数学依据如下:

设某种群增长方程为:

$$\frac{dW}{dt} = RW \left(1 - \frac{W}{K} \right) \quad (1)$$

$$\text{其通解为: } W = \frac{K}{1 + e^{-Rt}}$$

式中, W 为种群生物量(或高度), R 为种群内禀增长率, K 为环境容纳量(最大种群生物量(或最大高度)), 假设该种群中的个体数目为 n , 若此处忽略其他因素影响, 则有:

$$\text{植物个体生物量(或植物个体高度)} w = \frac{W}{n};$$

分配到个体上的环境容纳量(最大个体生物量或最大个体高度) $k = \frac{K}{n}$;

此处,可近似认为个体与种群增殖水平是一致的,即个体内禀增长率 $r = R$,

于是由(1)得:

$$\frac{1}{n} \cdot \frac{dW}{dt} = r \cdot \frac{W}{n} \left(1 - \frac{W}{n} \cdot \frac{n}{K} \right),$$

$$\text{即: } \frac{dw}{dt} = rw \left(1 - \frac{w}{k} \right) \quad (2)$$

(2)式即为种群动态模型在个体中的表现形式,说明种群增长分配到个体的平均生长水平仍符合 Logistic 规律。

以上从数学理论证明,研究群落动态不仅可以从种群动态出发,还可从个体动态视角进行研究。而该推导结果相当于是对上述 2.1 定性理论从数学上的一个诠释与验证。

3 生物量的测定指标与估算方法

植被生物量研究中最基本的问题之一就是生物量的测定、估算与预测,包括不同时空尺度下对植物个体、种群、群落的生物量测定与估算,如某一时刻、某一个生长季、某一环境梯度、某一草地类型等。地上生物量测定多用传统的采集收割法,地下生物量

多用挖掘法采集。近年来,幂乘方法则解析法与二值出现次数调查法相结合,在日本草地植被的调查研究中被广泛使用,因为二值出现次数调查法克服了传统的刈割法测生物量对植被带来的直接破坏,降低了野外植被调查的难度,省时省力,与幂乘方法则解析法相结合,可定量地计算草地植被群落及其组成群落的各植物种群的空间异质性(Shiyomi, 2003; Chen *et al.*, 2006),然而,目前这种方法在草原面积辽阔的中国尚未得到推广。在涉及生长动态问题上,多数学者的研究结果仍以单一的地上生物量干重做判定指标,或单独研究高度动态、盖度、密度变化等,但综合考虑生物量和高度的耦合作用表示生长动态的研究尚未见报道。地上生物量固然是植物诸多性状的集中表现,无疑是表征地上生长动态的最主要状态变量,但与生物量动态变化相比,植株高度动态所反映的却是植株、节间叶片、枝丛枝叶、根系分布等多个性状的变化表现,这些单方面看似相对细微,但综合起来,也在一定程度上反映出植物生长的地上动态,这点也不容忽视。事实上,生物量测定中,由于主观或某种客观原因总是难以避免的带来某些不精确或取样代表性不足,对于高度的测定也同样会有类似的问题,这就会直接影响植被生物量的预测和估算。而这也正是多数模型描述因仅选择了单一的生物量干重作为状态变量,而对于一定程度上反映植物生长状况的高度和物候等因素尚未涉猎,使得模型预测和使用还有一定的偏差和局限性产生的原因。鉴于此方面考虑,笔者认为,为使建立相关的数学模型能够比较准确地模拟和预测群落动态,仅仅取其中单独哪一种状态变量都不能很客观的代表地上动态变化,应增加在一定程度上也能反映生长动态的更多辅助作用的高度这一状态变量,这不失为一个值得探讨的有效办法。当然,增加状态变量的个数,这会使参数个数也随之增加,一定程度上可能会给模型构建与模拟预测带来很多困难。

为此,可以尝试考虑把生物量和高度共同合并为一个建模用的综合参数或复合参数,用一个状态变量表示,这是一种技术处理的需要,也是构建模型需解决的关键问题。这样即可使建模方便,同时又能避免单纯以生物量或高度为状态变量的模型讨论可能带来的信息缺失。因此,基于上述两方面考虑,此处笔者提出2个新概念:一个是包含生物量和高度在内的所谓复合生物量,此处记为 W ,即期望通过

建立模型将两者的共同作用整合成一个大变量即 $W=f(w, h)$,它是包含生物量和高度这两个变量综合因素的状态变量,而另一个则是包含生物量和高度动态的所谓复合生长动态,即复合生物量的动态变化。通过该模型模拟的生长动态包含了生物量和高度两方面综合作用因素的结果,能够更客观更全面地反映地上生长动态,便于揭示生物量和高度在同一时间段(或同一生长季)内对地上生长动态的“贡献”,也便于分析二者的相互作用和耦合关联程度,因此,复合生物量较传统意义的生物量更具客观性和代表性,同时,笔者在另文中具体讨论并给出了复合生物量 $W=f(w, h)$ 模型的构建方法和理论依据, $W=f(w, h)$ 是某一个拟线性模型(可以线性化的模型),并指出该模型的优点在于,可以克服由单纯基于生物量动态模型或高度动态模型模拟结果的片面和易丢失的信息缺陷及不足,某种程度上起着一种“修正偏差”的作用,而且复合生物量是一个整合了生物量和高度的无单位无量纲的综合变量,对不同植物生长动态易于模拟和比较,在此基础上建立的具有微分方程形式的植物生长动态模型,也便于某种控制方面的运算、分析和预测。因此,需要考虑更多的状态变量甚至是这些变量的综合作用对模型的影响,及建立综合状态变量与环境因子关系的数学模型进行相关的估算与预测等,将是今后要研究的重点任务,因而后续研究中,对已往建立的模型尚有待于进一步修正和完善,而这方面还需做更细致的研究和大量的工作。

4 生物量动态对群落生产力及稳定性的影响机制

植被稳定性研究中,对于稳定性的判定,采用何种评价指标要看具体研究方法和视角而定。种群生态学家常用种群数量或大小变动作为评估种群稳定性的指标(Grimm *et al.*, 1992)。群落生态学家(Tilman *et al.*, 1994; McNaughton, 1997)则从相对多度、优势种的数量及物种组成、结构等方面评估群落生产力的大小和植被的稳定性。Godron (1972)以群落内各种植物的相对频度及种间数量变化关系作为稳定性的测度方法和判定依据。特别是与之相联系的诸如多样性(复杂性)与稳定性关系的研究中,多半以生物量变化作为植被稳定性的测度指标(Frank *et al.*, 1991; Tilman, 1996),并且生物量变化越小说明植被的稳定性越高,生物量变化越大说明植被的稳定性越差。近年来,众多学者还用数学模型方法

建立群落演替模型、微分方程模型、食物网模型等 (Gardner *et al.*, 1970; May, 1972; 阳含熙等, 1988), 旨在通过求解方程的平衡点来判定群落的稳定性。郑元润(2000)则把改进的 Godron 法与群落演替预测方法结合起来通过比较分析来判定群落的稳定性。可见,稳定性的判定指标、判定方法和认识水平因植被类型和研究视角而不同。其中以生物量和种类组成作为稳定性的测度指标具有代表性。当植被处于自我平衡的相对稳态时,生物量、物种组成、结构与功能也相对稳定,反之结构和功能发生较大变化时,在生物量与种类组成等方面必然有所反映(阳含熙等, 1988; 郑元润, 2000)。稳定性总是与其性质、结构和功能相联系的,生态系统的物种组成、物种之间及其与环境因子之间的相互作用发生改变直接影响其结构和功能的改变,进而影响系统的稳定性(韩国栋等, 2007)。

在内蒙古典型草原羊草群落围封样地中,通过分析羊草与大针茅植物绝对生物量变化的相关性表明,两者之间存在显著的生物量补偿作用(谭丽萍等, 2013),植物功能群组成对群落稳定性的影响表现在功能群间的这种补偿作用(白永飞等, 2000),优势种之间的补偿性很好地维持了羊草群落地上生物量的稳定性。补偿作用可以看成是优势种对环境变化和干扰的一种正向反馈机制。总之,资源和环境的改变伴随着植物种间发生竞争等相互作用,植物对资源改变后产生的反应将会影响个体形态、种群数量和群落结构等,进而影响群落的稳定性。刘钟龄等(1998)长期监测结果表明,退化的内蒙古典型草原围封后可以恢复。针对经历退化、演替、恢复 28 年的羊草+大针茅群落,其优势种经历了“冷蒿+糙隐子草+变蒿,冷蒿+冰草+变蒿,冰草+冷蒿+大针茅,冰草+羊草+大针茅,羊草+大针茅+冰草”的演替过程,目前与原生群落无明显差异。长期围封的原生群落则处于稳定状态,其结构和生产力在时间尺度上无剧烈变化,但表现出群落种群生产力受环境因子胁迫而波动,干旱的年份大针茅占第 1 位,羊草占第 2 位,湿润的年份则换位。任继洲等(2000)提出群落组织力的概念并以此描述草原植物群落中物种间的这种竞争-互补现象。究其内因和由此可能对群落生产力及稳定性产生的影响,还需要通过研究多种植物的个体生长动态与环境因子的关系、不同植物种对有限资源利用的具体差异以及共生环境下的植物生长动态来揭示。综上所述,不同植物生

长动态差异及其对环境干扰的响应差异直接关系到种群及群落生产力的动态变化、从而潜在影响物种间的相互作用,影响生态系统的结构、功能与稳定性。因此,在确定的时空尺度下,研究群落中不同植物生长动态差异及其对环境因子干扰的响应差异,也正是认识群落生物量动态变化规律的根本所在。特别是对内蒙古典型草原具有代表性的退化恢复群落类型,研究其不同生活型之间、同一生活型不同植物种对环境干扰的响应差异及其表现形式、生长动态与植物生活型的关系、植物种间相互作用以及与群落稳定性的关系,可以定量预测植被动态,探明群落的结构、功能与稳定性,有助于深入了解环境干扰对植物群落的影响机制,对草地生态系统可持续利用具有重要意义。

5 展 望

生物量动态是草地群落结构与功能的综合体现。群落或种群动态与个体变异总是密不可分的。生态系统的物种组成、种间相互作用及其对环境因子的反应将会影响植物个体生物量动态、高度动态、种群数量和群落结构等,进而影响群落的稳定性。加强环境因子干扰对植被生物量动态的影响研究,针对具体群落的主要限制因子,研究层面既要从生态系统、群落、种群到个体及以下,又要深入到群落内部生物生态学过程变化的认识上,将不同植物生长动态差异及相互作用对群落稳定性的影响联系起来,研究群落生物量动态与群落生产力和稳定性的关系及其在干扰下的变化程度和恢复进程,研究深度由定性描述上升到定量分析层面上,而研究的状态变量应涉及到生物量和高度的综合作用,即以复合生物量为状态变量,从个体水平上认识和揭示种群和群落生物量的动态变化及其与环境因子的关系,有助于深入了解环境干扰对植物群落的影响机制,对草地生态系统可持续利用具有重要意义,为草地生产力的维持提供理论依据,并对人工草地结构的优化配置也有借鉴作用。

参考文献

- 白永飞, 陈佐忠. 2000. 锡林河流域羊草草原植物种群和功能群的长期变异性及其对群落稳定性的影响. 植物生态学报, **24**(6): 641-647.
- 白永飞, 许志信. 1994. 典型草原 9 种牧草生长发育规律的研究. 中国草地, **6**(2): 21-27.
- 白永飞, 许志信. 1997. 降水量的季节分配对羊草草原群落

- 地上部生物量影响的数学模型. 草业学报, **6**(2): 1-6.
- 蔡学彩, 李镇清, 陈佐忠, 等. 2005. 内蒙古草原大针茅群落地上生物量与降水量的关系. 生态学报, **25**(7): 1657-1662.
- 常杰, 葛滢. 2005. 统合生物学纲要. 北京: 高等教育出版社.
- 多立安, 田德昌, 崔艳丽, 等. 1995. 羊草十杂类草原地上生物量增长动态的研究. 东北农业大学学报, **26**(3): 297-301.
- 傅伯杰, 陈利顶. 1998. 干扰的生态学意义. 生态学报, **18**(3): 351-356.
- 高贤明, 陈灵芝. 1998. 植物生活型分类系统的修订及中国暖温带森林植物生活型谱分析. 植物学报, **40**(6): 553-559.
- 韩国栋, 焦树英, 毕力格图, 等. 2007. 短花针茅草原不同载畜率对植物多样性和草地生产力的影响. 生态学报, **27**(1): 182-188.
- 韩国栋, 李博, 卫智军, 等. 1999. 短花针茅草原放牧系统植物补偿生长研究. 草地学报, **7**(1): 1-7.
- 李博. 1992. 我国草地生态研究的成就与展望. 生态学杂志, **11**(3): 1-7.
- 李德新, 白永飞, 赵虎生. 1996. 降水量的季节分配对羊草种群地上生物量影响的数学模型. 中国草地, (6): 1-5.
- 李金花, 李镇清, 任继周. 2002. 放牧对草原植物的影响. 草业学报, **11**(1): 4-11.
- 李景文. 1995. 森林生态学. 北京: 中国林业出版社.
- 李育中, 李博. 1991. 内蒙古锡林河流域羊草草原生物量动态的研究. 中国草地, (1): 5-8.
- 李永宏, 汪诗平. 1999. 放牧对草原植物的影响. 中国草地, (2): 11-19.
- 李镇清, 刘振国, 陈佐忠, 等. 2003. 中国典型草原区气候变化及其对生产力的影响. 草业学报, **12**(1): 4-10.
- 刘颖, 王德利, 王旭, 等. 2002. 放牧强度对羊草草地植被特征的影响. 草业学报, **11**(2): 22-28.
- 刘正恩, 王昱生, 潘介正, 等. 2004. 羊草草原地上生物量的预测. 生态学杂志, **23**(4): 179-183.
- 刘钟龄, 王炜, 梁存柱, 等. 1998. 内蒙古草原植被在持续牧压下退化演替的模式与诊断. 草地学报, **6**(4): 244-251.
- 马知恩. 1996. 种群生态学的数学建模与研究. 合肥: 安徽教育出版社.
- 朴世龙, 方精云, 贺金生, 等. 2004. 中国草地植被生物量及其空间分布格局. 植物生态学报, **28**(4): 491-498.
- 任海, 彭少麟. 2001. 恢复生态学导论. 北京: 科学出版社.
- 任继周, 南志林, 郝敦元. 2000. 草业系统中的界面论. 草业学报, **9**(1): 1-8.
- 谭丽萍, 周广胜. 2013. 内蒙古羊草群落、功能群、物种变化及其与气候的关系. 生态学报, **33**(2): 650-658.
- 汪诗平, 李永宏, 王艳芬. 1998. 不同放牧率对草原牧草再生性能和地上净初级生产力的影响. 草地学报, **6**(4): 275-281.
- 汪诗平, 王艳芬. 2001. 不同放牧强度下糙隐子草种群补偿性生长的研究. 植物学报, **43**(4): 413-418.
- 王伯荪, 彭少麟. 1997. 植被生态学. 北京: 中国环境科学出版社.
- 王静, 杨持, 王铁娟. 2005. 放牧退化群落中冷蒿种群生物量资源分配的变化. 应用生态学报, **16**(12): 2316-2320.
- 王炜, 梁存柱, 刘钟龄, 等. 2000. 草原群落退化与恢复演替中的植物个体行为分析. 植物生态学报, **24**(3): 268-274.
- 王仁忠. 1997. 放牧影响下羊草草地主要植物种群生态位宽度与生态位重叠的研究. 植物生态学报, **21**(4): 304-311.
- 王义凤. 1989. 大针茅草原地上生物量形成的规律与特点. 植物生态学报与地植物学报, **13**(4): 297-308.
- 肖向明, 王义凤, 陈佐忠. 1996. 内蒙古锡林河流域典型草原初级生产力和土壤有机质动态变化及其对气候变化的反应. 植物学报, **38**(1): 45-52.
- 邢福, 祝延成. 1992. 内蒙古东部线叶菊草地生物量与净第一性生产力的初步研究. 植物生态学与地植物学报, **16**(2): 149-157.
- 阳含熙, 潘渝的, 伍业钢, 等. 1988. 长白山阔叶红松林马氏链模型. 生态学报, **8**(3): 211-219.
- 袁文平, 周广胜. 2005. 中国东北样带三种针茅草原群落初级生产力对降水季节分配的响应. 应用生态学报, **16**(4): 605-609.
- 杨持, 李永宏, 燕玲. 1985. 羊草草原主要种群生物量与水热条件定量关系初探// 中国科学院内蒙古草原生态系统定位站. 草原生态系统研究(第1集). 北京: 科学出版社: 24-27.
- 张彩琴, 杨持. 2006. 植物生长模拟与数学模型研究. 内蒙古大学学报: 自然科学版, **37**(4): 435-440.
- 张彩琴, 杨持. 2007. 内蒙古典型草原几种不同植物的生长动态比较. 生态学杂志, **26**(11): 1712-1718.
- 张彩琴, 杨持. 2007. 内蒙古典型草原生长季内不同植物生长动态的模拟. 生态学报, **27**(9): 3618-3629.
- 张彩琴, 杨持. 2009. 生长季内草原植物生长动态与气象因子的相关分析及其模拟研究. 内蒙古农业大学学报, **30**(1): 91-96.
- 张继义, 赵哈林. 2003. 植被(植物群落)稳定性研究评述. 生态学杂志, **22**(4): 42-48.
- 张新时. 1994. 毛乌素沙地的生态背景及其草地建设的原则与优化模式. 植物生态学报, **18**(1): 1-16.
- 郑晓翾, 赵家明, 张玉刚, 等. 2007. 呼伦贝尔草原生物量变化及其与环境因子的关系. 生态学杂志, **26**(4): 533-538.
- 郑元润. 2000. 森林群落稳定性研究方法初探. 林业科学, **36**(5): 28-32.
- Box EO. 1995. Factors determining distributions of tree species and plant functional types. *Vegetatio*, **121**: 101-116.
- Chen J, Shiyomi M, Yamamura Y, et al. 2006. Distribution model and spatial variation of cover in grassland vegetation. *Grassland Science*, **52**: 167-173.
- Fang JY, Piao SL, Tang ZY, et al. 2001. Inter-annual variability in net primary production and precipitation. *Science*, **293**: 1723-1724.

- Flanagan LB, Johnson BG. 2005. Interacting effects of temperature, soil moisture and plant biomass production on ecosystem respiration in a northern temperate grassland. *Agricultural and Forest Meteorology*, **130**: 237–253.
- Frank DA, MacNaughton SJ. 1991. Stability increases with diversity in plant communities: Empirical evidence from the 1988 Yellowstone drought. *Oikos*, **62**: 360–362.
- Gardner MR, Ashby WR. 1970. Connectance of large dynamic (cybernetic) system: Critical for stability. *Nature*, **228**: 784–788.
- Godron M. 1972. Some aspects of heterogeneity in grasslands of Cantal. *Statistical Ecology*, **3**: 397–415.
- Grimm V, Schmidt E, Wissel C. 1992. On the application of stability concepts in ecology. *Ecological Modelling*, **63**: 143–161.
- Kammann C, Grühage L, Grüters U, *et al.* 2005. Response of aboveground grassland biomass and soil moisture to moderate long-term CO₂ enrichment. *Basic and Applied Ecology*, **6**: 351–365.
- Kimmins JP. 1987. *Forest Ecology*. New York: Macmillan.
- Knapp AK, Smith MD. 2001. Variation among biomes in temporal dynamics of aboveground primary production. *Science*, **291**: 481–484.
- Lauenroth WK, Sala OE. 1992. Long-term forage production of North America shortgrass Steppe. *Ecological Applications*, **2**: 397–403.
- Li DX. 1990. Fluctuations of *Stipa klemenzii* desert steppe community in Inner Mongolia plateau// Proceedings of the International Symposium on Grassland Vegetation. Beijing: Science Press: 433–438.
- May RM. 1972. Will a large complex system be stable. *Nature*, **238**: 413–414.
- May RM. 1976. Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature*, **261**: 456–467.
- McNaughton SJ. 1997. Diversity and stability of ecological community: A comment on the role of empiricism in ecology. *American Naturalist*, **111**: 515–525.
- Oosterheld M, Loreti J, Semmartin M, *et al.* 2001. Inter-annual variation in primary production of a semi-arid grassland related to previous-year production. *Journal of Vegetation Science*, **12**: 137–142.
- Pickett STA, Kolasa J, Armesto J, *et al.* 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos*, **54**: 129–136.
- Parsons AJ, Leafe Collett B, Stiles W. 1983. The physiology of grass production under grazing. 1. Characteristics of leaf and canopy photosynthesis of continuously grazed swards. *Journal of Applied Ecology*, **20**: 117–126.
- Shiyomi M, Yasuda T. 2003. New vegetation survey method of grassland (1). Vegetation survey using beta binomial distribution. *Animal Husbandry*, **57**: 171–175.
- Tilman D, Downing JA. 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, **367**: 350–362.
- Tilman D. 1996. Biodiversity: Population versus ecosystem stability. *Ecology*, **77**: 350–363.
-
- 作者简介 张彩琴,女,1963年生,博士,教授,主要从事数量生态学、生物统计及生态数学模型研究。E-mail: zcq8286@163.com
- 责任编辑 王伟
-