

# 高寒藏嵩草沼泽化草甸植物群落 结构及其利用\*

王启基 周兴民 沈振西 张堰青

(中国科学院西北高原生物研究所)

## 摘 要

藏嵩草 (*Kobresia tibetica*) 沼泽化草甸植物群落主要由23种植物组成, 隶属9科21属。藏嵩草为优势种。次优势种植物有华扁穗草 (*Blysmus sinocompressus*)、二柱头藨草 (*Scirpus distigmaticus*)、星状风毛菊 (*Saussurea stilla*) 等; 生活型以地面芽植物为主 (52.18%), 其次为地下芽植物 (47.82%), 地上、地下生物量垂直分布呈典型的金字塔模式。生长季节各类群生物量的季节动态可由 Logistic 生长模型表示:

$$W_t = K_t / [1 + \exp(A_t - B_t t)]$$

年地上净生产量为518.4克/平方米。其中莎草类占77.60%、杂类草占2.51%、禾草类占1.80%、枯枝落叶占18.09%。所测定的太阳能参数为9488.8千焦/(平方米·年), 光能利用率为0.1568%。

**关键词:** 藏嵩草沼泽化草甸; 结构特征; 生物量动态

沼泽化草甸属隐域性植被, 由湿中生多年生草本植物为优势种, 或混生有湿生多年生草本植物的草甸植被类型 (周兴民, 1982)。主要分布在地势低洼, 排水不畅、土壤潮湿和通透性差的河畔、湖滨、山间盆地、碟形洼地、高山鞍部、坡麓潜水溢出带和高山冰雪带的下缘。海拔3 200—4 800米。分布地区的气候寒冷, 地形平缓, 地下有多年冻土形成的不透水层, 使降水和冰雪消融水汇集于此而不能外泄和下渗, 使土壤过湿和地表有终年或季节性积水的沮泥地。在寒湿的生境条件下, 发育形成沼泽土, 上层为泥炭层, 下部为潜育层, 因土壤通透性不良, 微生物活动微弱, 有机质分解缓慢、含量丰富 (20%—28%)。

此类型草地集中分布于川西若尔盖、青南高原的莫云滩、旦云滩、星宿海、黄河源头、大通河上游和藏北高原。仅青海省有可利用草地446.0万公顷, 约占全省可利用草地

\* 中国科学院重点项目和中国科学院海北定位站基金资助项目。

面积的14.40%，占高寒草甸草地的20.75%，沼泽草甸的93.85%。它是高寒草甸生态系统初级生产者不可缺少的组成成分。因此，研究其植物群落结构特征和生物量的动态变化，不仅对高寒草甸生态系统的结构功能、物质循环和能量流动的研究具有重要意义，而且为此类型草地的开发利用和优化管理提供科学依据。有关藏嵩草沼泽化草甸植物群落的结构特征、干物质积累动态等定量研究的报道目前尚缺。

## 研究方法

本研究于1989年在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站地区进行。有关该站的地理位置、气候和植被类型已有报道（王启基等，1991），在此不再赘述。

试验样地设在定位站附近的鱼儿山山麓的地下水溢出带与河畔之间。样地面积为30×30平方米。植物生长季（5—9月），每月月底测定地上生物量，样方面积为50×50平方厘米，5次重复。并按莎草类、禾草类、杂类草和枯枝落叶分类，称取鲜重后在80℃的恒温箱内烘干至恒重。同步测定土壤含水量等环境因子参数。

于8月下旬（生物量高峰期）用固定样方测定植物群落的种类组成及其特征值（频度、盖度、密度、株高和个体生物量），将50×50平方厘米的样方分为10×10平方厘米的25个子样方按顺序计数，2次重复，计50个子样方。同时观察植物种群的生活型和测定群落地上、地下生物量的垂直分布特征。并计算重要值<sup>1)</sup>、分布系数（方差与均值的比值。姜恕等，1988）、群聚度指数<sup>2)</sup>（Rexford, 1982），以分析它们在群落中的分布格局及其地位和作用。

## 结果与分析

### 1. 植物群落的结构特征

(1) 种类组成及其数量特征 藏嵩草 (*Koeleria tibetica*) 沼泽化草甸植物群落生长茂密，外貌整齐，但种类组成较少，平均每平方米有10—18种植物，总盖度约95%，草层高度为15—25厘米。藏嵩草为优势种，次优势种和主要伴生种有华扁穗草 (*Blysmus sio-compressus*)、二柱头藨草 (*Scirpus distigmaticus*)、黑褐苔草 (*Carex atro-fusca*)、星状风毛菊 (*Saussurea stella*)、微药羊茅 (*Festuca nitidula*) 等。其种类组成和数量特征见表1。

由表1可知，该区藏嵩草沼泽化草甸主要由23种植物组成，隶属9科21属。若以主要科属的重要值计，它们依次为莎草科 (56.84) > 菊科 (18.47) > 禾本科 (14.45) > 龙胆科 (3.34)。其余5科6种植物的重要值为 6.81。若以种群的平均值计，依次为莎草科

1) 重要值 =  $\frac{\text{相对频度}(\%) + \text{相对盖度}(\%) + \text{相对密度}(\%) + \text{相对株高}(\%) + \text{相对生物量}}{5}$

2) 群聚度指数 =  $\frac{\text{每个小区的平均密度}}{\text{大小相同小区的种的频度 (用小数表示)}}$



表1 藏嵩草沼泽化草甸植物种类组成及特征值

Table 1 The compose of plant species and value of characteristic in *Kobresia tibetica* swamp meadow

植物种群 Population of plant	相对频度 Relative frequency (%)	相对盖度 Relative coverage (%)	相对密度 Relative density (%)	相对株高 Relative height (%)	相对生物量 Relative biomass (%)	重要值 Important value
<i>Kobresia tibetica</i>	19.30	72.74	74.39	7.62	3.98	35.61
<i>Carex atro-fusca</i>	8.49	1.28	1.83	10.04	3.88	5.11
<i>Scirpus distigmaticus</i>	13.51	4.70	6.92	3.99	0.64	5.96
<i>Blysmus sinocompressus</i>	16.21	4.70	10.38	6.30	1.75	7.87
<i>K. capillifolia</i>	1.93	3.42	2.02	3.69	0.38	2.29
<i>Elymus nutans</i>	0.77	0.42	0.05	12.81	6.70	4.15
<i>Ptilagrostis concinna</i>	0.38	0.59	0.10	5.21	0.60	1.38
<i>Festuca nitidula</i>	0.38	2.56	0.10	13.00	6.31	4.48
<i>Poa alpigena</i>	1.15	0.64	0.07	5.03	1.67	1.72
<i>Koeleria cristata</i>	1.15	0.42	0.13	8.55	3.34	2.72
<i>Aster diplostephioides</i>	3.08	1.71	0.34	0.91	1.14	1.44
<i>Saussurea stella</i>	5.79	0.68	0.42	1.80	49.74	11.69
<i>S. kokonorensis</i>	4.63	0.77	0.58	5.29	10.94	4.45
<i>Taraxacum mongolicum</i>	1.15	0.59	0.07	1.21	1.40	0.89
<i>Gentianopsis paludosa</i>	1.54	0.51	0.15	0.24	0.10	0.51
<i>Swertia przewalskii</i>	2.70	0.85	0.18	4.60	2.85	2.24
<i>Gentiana farreri</i>	0.38	0.42	0.02	2.27	0.28	0.68
<i>Lancea tibetica</i>	1.15	0.42	0.07	0.64	1.48	0.76
<i>Pedicularis longiflora</i>	1.93	0.42	0.34	1.62	1.20	1.11
<i>Thalictrum alpinum</i>	0.77	0.42	0.18	0.79	0.12	0.46
<i>Primula sibirica</i>	9.26	0.85	1.22	1.15	0.60	2.62
<i>Polygonum viviparum</i>	0.38	0.34	0.10	0.70	0.10	0.33
<i>Saxifraga montana</i>	3.86	0.42	0.19	2.43	0.70	1.53

(11.37) > 菊科 (4.62) > 禾本科 (2.89) > 龙胆科 (1.14)。其余5科6种的平均值为1.13。在23个种群中藏嵩草的重要值最大 (35.61)，在群落中占绝对优势。其次是星状风毛菊 (11.69)、华扁穗草 (7.87)、二柱头藨草 (5.96)、黑褐苔草 (5.11)。伴生种依次为微药羊茅、青海风毛菊 (*S. kokonorensis*)、垂穗披碱草 (*Elymus nutans*) 等。其余15种的重要值均小于3，在群落中处于次要地位。

(2) 群落的层片结构 藏嵩草沼泽化草甸植物群落的层片结构简单，以地面芽植物为主，其次为地下芽植物，分别占群落总种数的52.18%和47.82%，其层片组成列表2。

表2 藏嵩草沼泽化草甸植物生活型谱

Table 2 The table of life-form of plant in *K. tibetica* swamp meadow

生活型 Life-form	地面芽植物 Hemicryptophytes			地下芽植物 Geophytes			
	密丛禾草 Close grasses	莲座状植物 Rosulate herbage	直立茎植物 Erect stem	密丛莎草 Close sedges	疏丛莎草 Bunch sedges	疏丛禾草 Bunch grasses	根茎植物 Rhizome- geophyte
种数 No. of species	2	4	6	3	2	3	3
百分率(%) Percentage(%)	8.70	17.39	26.09	13.04	8.70	13.04	13.04
合计 Total	52.18			47.82			

地面芽植物中的密丛禾草层片,由耐寒的中生植物组成。由于土壤潮湿,透水通气性不良,因而分布稀少,为该群落的辅助层片,如微药羊茅、细柄茅(*Ptilagrostis concinna*)。莲座状植物层片由耐寒湿中生或中生植物组成,茎极短,根出叶簇生或呈莲座状丛生而匍匐于地面,如星状风毛菊、斑唇马先蒿(*Pedicularis longiflora*)、线叶龙胆(*Gentiana farreri*)、蒙古蒲公英(*Taraxacum mongolicum*)等。直立茎植物层片由耐寒中生植物组成,这类植物数量很少,零散分布在群落中。如重冠紫菀(*Aster diplostephioides*)、青海风毛菊、湿生扁蕾(*Gentianopsis paludosa*)、大通獐牙菜(*Swertia przewalskii*)、山地虎耳草(*Saxifraga montana*)、天山报春(*Primula sibirica*)等。

地下芽植物中的短根茎密丛莎草层片由耐寒湿中生或中生植物组成。根茎极短,常形成稠密的草丛,多分布于因冻融作用形成高出地面10—20厘米,直径40—80厘米的冻胀草丘上,为该群落的优势种和次优势种。如藏嵩草、华扁穗草、线叶嵩草(*K. capillifolia*)等。根茎疏丛莎草层片由湿中生植物组成,如黑褐苔草、二柱头蒿草等。根茎疏丛禾草层片中的植物适应于土壤疏松,通气良好的环境,因而分布极少,为该群落的辅助层片。如垂穗披碱草、洽草(*Koeleria cristata*)等。根茎植物层片由中生或湿中生植物组成。此类植物具较强的繁殖能力,适于土壤疏松,通气较好的环境,多分布在草丘上。如高山唐松草(*Thalictrum alpinum*)、兰石草(*Lancea tibetica*)、珠芽蓼(*Polygonum viviparum*)等。

(3) 群落的垂直结构与水平结构 藏嵩草沼泽化草甸植物群落结构简单,层次分化不明显,冠层平均高度约21.4厘米。植物地上、地下部分生物量垂直分布呈典型的金字塔模式(图1)。地上生物量主要分布在0—10厘米的冠层中,约占地上总生物量的71.70%。10—20厘米、20—30厘米、30—40厘米和大于40厘米冠层中的生物量分别占20.73%、5.31%、1.78%和0.47%。

地下生物量主要分布在0—10厘米的草皮层中,约占地下总生物量的45.51%。10—20厘米、20—30厘米、30—50厘米土层中的生物量分别占26.40%、23.16%、4.93%,其



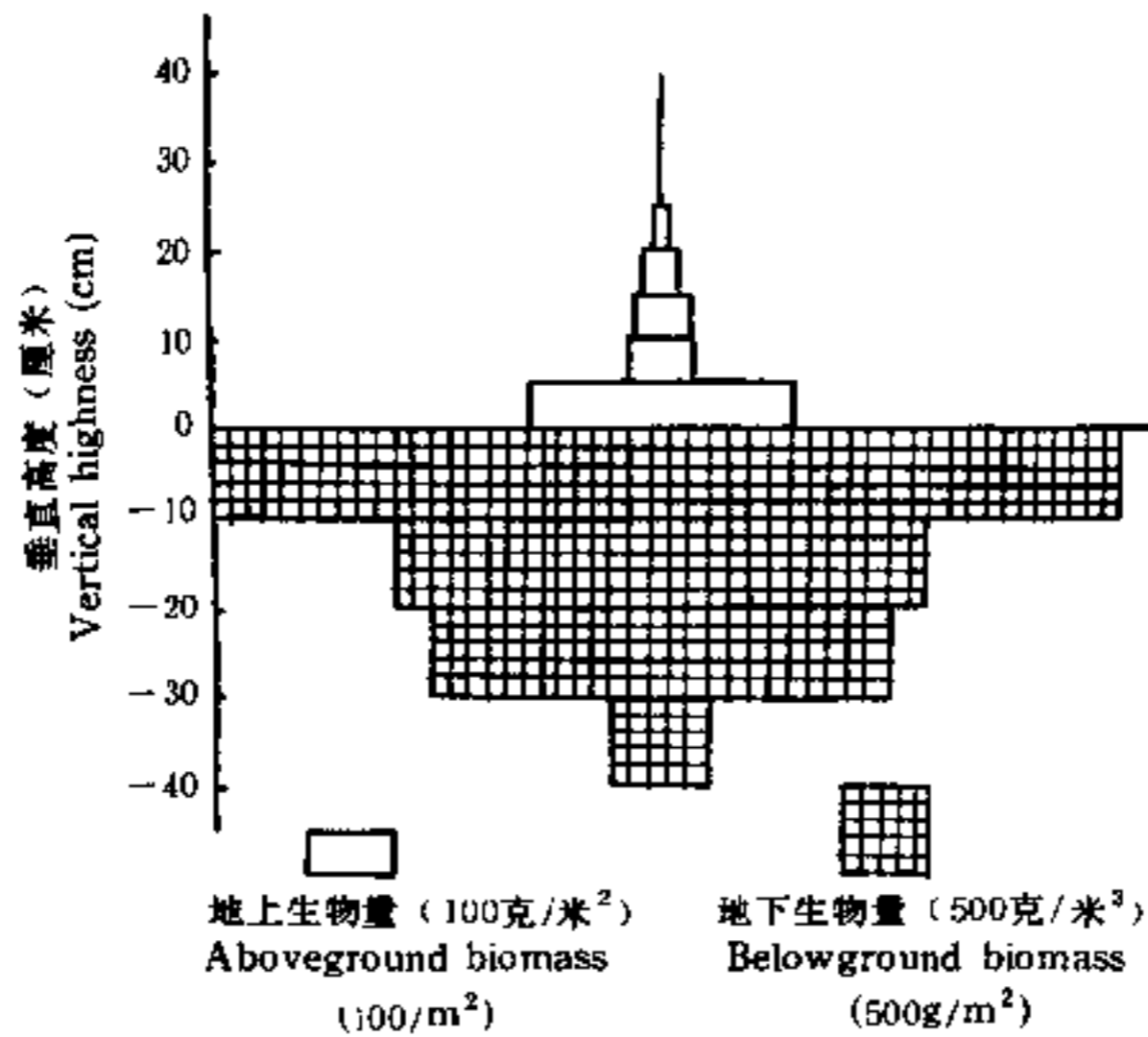


图1 藏嵩草沼泽化草甸地上、地下生物量垂直分布

Fig. 1 The vertical distribution of Above-belowground biomass *Kobresia tibetica* swamp meadow

地下生物量 (11183.2克/平方米) 和地上生物量的比值为21.57。这种分布特征充分反映了高寒藏嵩草沼泽化草甸植物的生物—生态学特性及植物对高寒环境的适应对策。

从种群的水平格局分析, 优势种藏嵩草的绝对频度 (100%)、盖度 (85%)、密度 (5588枝/平方米) 最大, 方差/均值=22.80>1, 呈集中分布格局。常形成较大的、均匀分布的草丘, 是组成该群落外貌的主要成分。次优势种和伴生种, 如华扁穗草、二柱头蒿草等种群虽有较大的频度 (84%、70%), 但密度不大 (780枝/平方米、520枝/平方米), 方差/均值分别为8.16和5.65。黑褐苔草、天山报春等种群的频度 (44—48%) 和密度 (92—138株/平方米) 较小, 方差/均值分别为2.98和2.17, 这些种的方差/均值大于1, 均呈集中分布的格局。线叶嵩草的密度较大 (152株/平方米), 但频度很小 (10%), 其方差/均值为17.65, 大于1, 亦呈集中分布格局。经  $t$  值显著性检验, 当  $n=50$  时,  $t_{40}^{0.01}=3.55$ ,  $t_{40}^{0.05}=2.021$ ,  $P<0.001$  或  $P<0.05$ , 差异显著。禾本科植物和其它双子叶植物不仅频度小 (2—30%), 而且密度也很小 (2—44枝、株/平方米), 多分布在藏嵩草斑块的周围, 如星状风毛菊、微药羊茅、细柄茅等。若以植物种群的群聚度指数分析, 其序列依次为藏嵩草 (55.88) > 线叶嵩草 (15.20) > 华扁穗草 (9.28) > 细柄茅 (4.00)、微药羊茅 (4.00)、珠芽蓼 (4.00) > 高山唐松草 (3.50) > 黑褐苔草 (3.14) > 斑唇马先蒿 (2.60), 其余各种群的群聚度指数均小于2。由此可见, 群聚度指数亦是反映植物种群水平分布的一个量度指标

## 2. 地上生物量季节动态

由于潮湿和低温的影响, 藏嵩草沼泽化草甸植物返青较晚。干物质积累从返青 (4月

21日左右)开始逐渐增加,其峰值一般出现在8月底或九月初。当各类群生物量达到最大值后相对稳定一段时间,此后随气温的下降而下降。在生长季节,群落生物量变化呈单峰式曲线。植物群落和各类群地上生物量 ( $W_i$ ) 与生长时间 ( $t$ ) 的函数关系可用 Logistic 生长模型表示 (图2), 其通式为

$$W_i = K_i / [1 + \exp(A_i - B_i t)]$$

式中:  $W_i$  为群落和各类群的地上生物量 (克/平方米)。

$t$  为自4月21日起的天数 ( $0 < t < 150$ )。

$K_i$  为群落和各类群地上生物量的可能最大值 (克/平方米)。

$i=1, 2, 3, 4, 5$ 。

$A_i, B_i$  为常数。

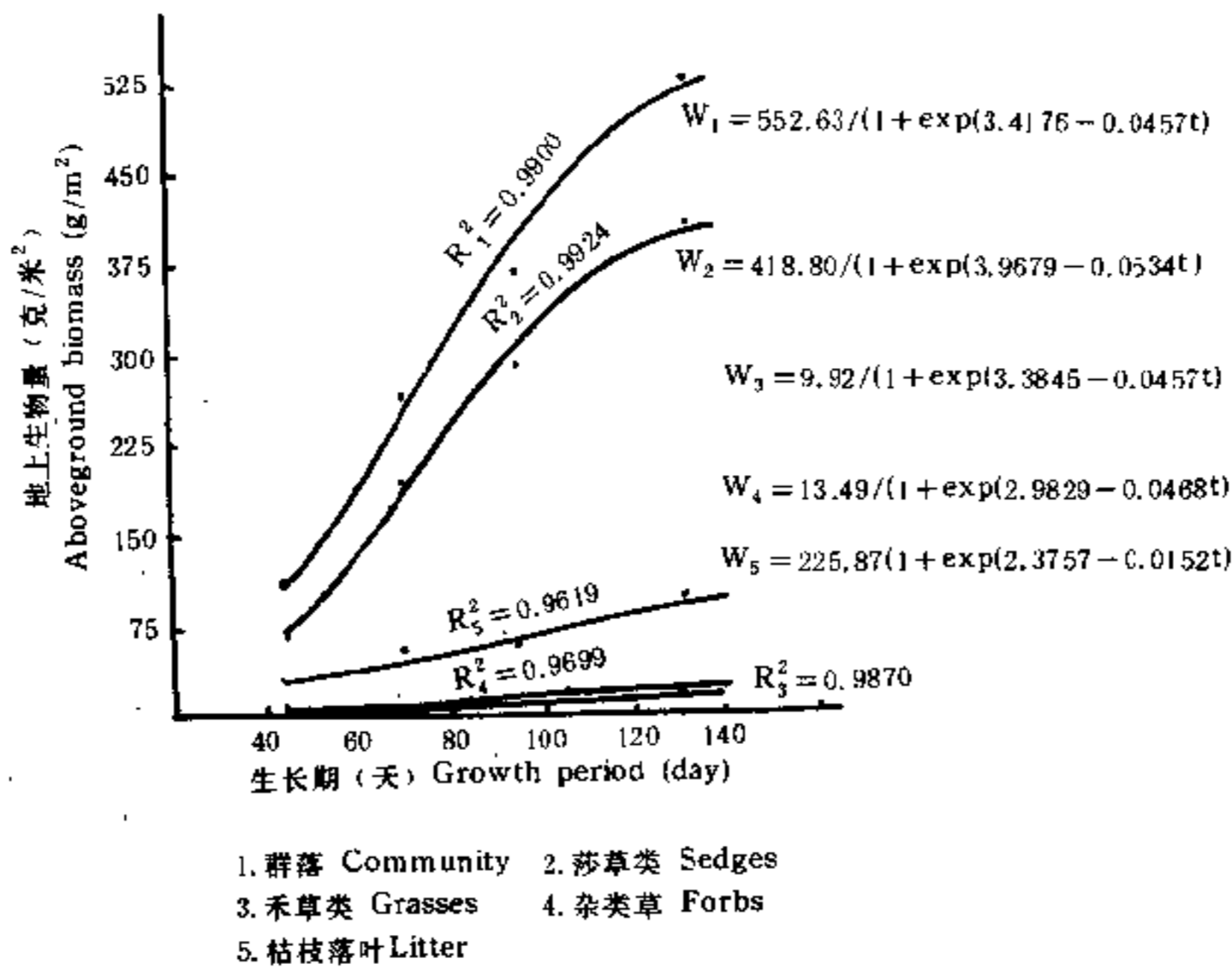


图2 藏嵩草沼泽化草甸地上生物量季节动态

Fig. 2 Seasonal dynamics of aboveground biomass in *Kobresia tibetica* swamp meadow

由图2可以看出,藏嵩草沼泽化草甸各类群的地上生物量季节动态具有明显差异,干物质积累过程各不相同。其群落生物量主要取决于莎草科植物的生物量。由于禾草类和杂类草的生物量所占比例很小,因此对群落生物量影响甚微。枯枝落叶生物量自返青开始逐渐增多,直至枯黄期达到最大值。这种变化趋势有别于金露梅灌丛和矮嵩草草甸枯枝落叶的季节变化(王启基等,1991;杨福囤等,1987)。这是由于藏嵩草沼泽化草甸的土壤含水量高,冠层相对湿度大,温度低,不利于微生物的活动和枯枝落叶的分解。在生长季内枯枝落叶的积累大于分解。

### 3. 地上生物量增长速率的季节变化

由图3可知,藏嵩草沼泽化草甸各类群的地上生物量绝对增长速率的季节变化各不相同。群落、莎草类、禾草类和杂类草的绝对增长速率在生长季呈单峰式曲线。返青初期由于低温的影响,绝对增长速率较低,6、7月份较高,峰值一般出现在6月。植物群落、莎草类、禾草类和杂类草的峰值分别为5.88、4.74、0.11、0.20克/(平方米·天)。此后随植物生长发育节律的进程和环境因子的变化逐渐下降,至9月中旬出现负值。可见该类型干物质积累主要在6、7月份,平均每天每平方米积累干物质5.06克。而且以莎草科植物为主,平均每天每平方米积累干物质4.35克。这段时间仅占整个生长天数的37.88%,而植物群落和莎草类植物所积累的干物质分别占地上总生物量的49.11%和42.05%。

各类群相对增长速率在返青期最大。它随时间和物候进程逐渐减少。植物群落、莎草类、禾草类和杂类草的相对增长速率的变化趋势相似,5、6、7、8月份的平均值分别为0.0477、0.0329、0.0127、0.0081克/(克·天)。经相关分析表明,群落、莎草类和禾草类植物的绝对增长速率与 $\geq 3^{\circ}\text{C}$ 、 $\geq 5^{\circ}\text{C}$ 、 $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 的积温、日均温、降水量呈正相关。杂类草的绝对增长速率与上述环境因子呈弱的负相关。说明植物绝对增长速率不仅与环境因

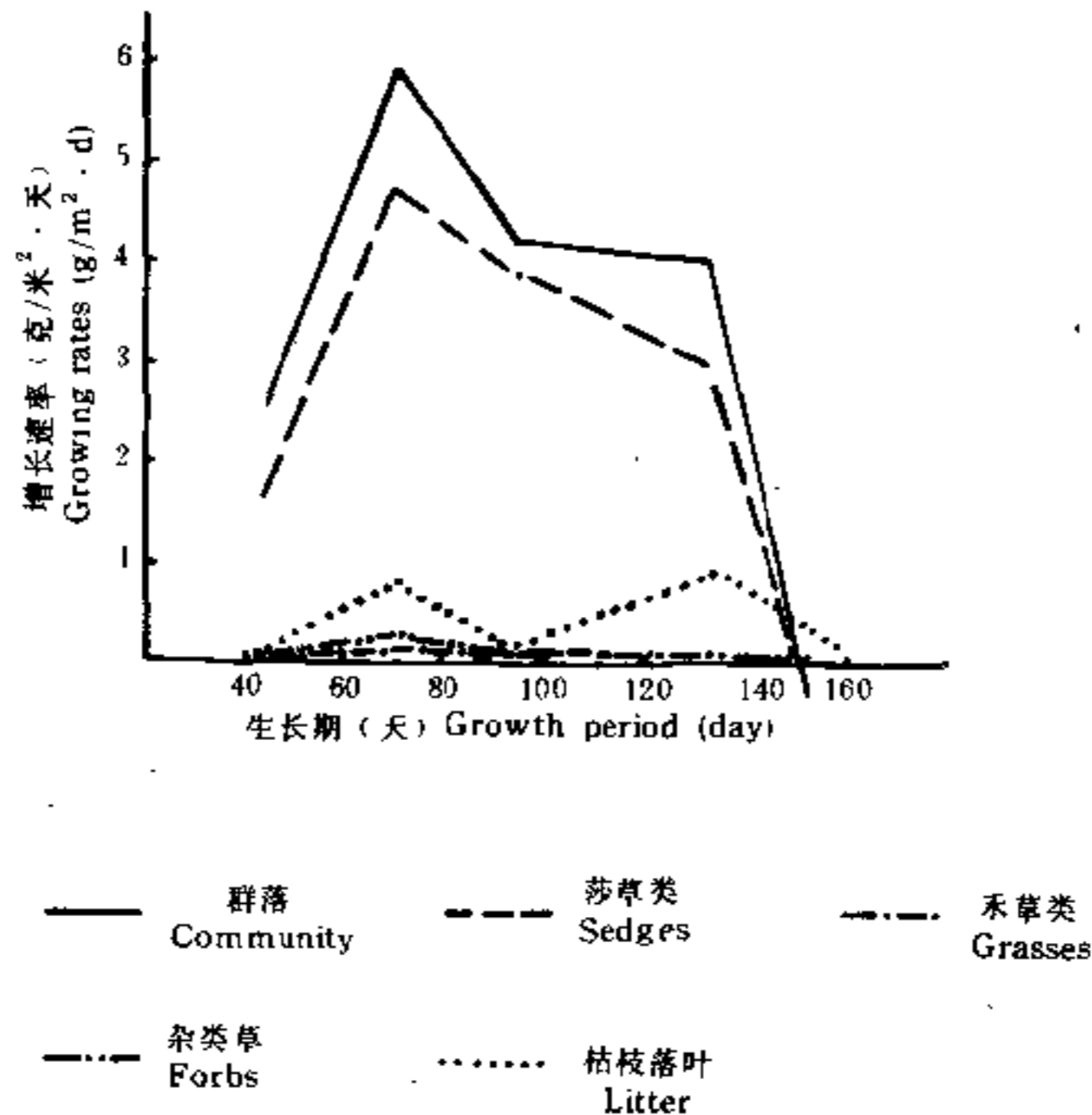


图3 藏嵩草沼泽化草甸地上生物量绝对增长速率季节动态  
Fig. 3 Seasonal dynamics of absolute growing rate for aboveground biomass in *Kobresia tibetica* swamp meadow



子有关,而且与其生长发育节律有关。各类群落绝对增长速率与土壤含水量呈负相关,而以10—20厘米土层的含水量最为显著 ( $P < 0.05$ )。

枯枝落叶生物量的变化速率呈双峰曲线。第一个高峰期在6月 (0.83克/(平方米·天)),从7月初到8月初明显下降 (0.15克/(平方米·天))。说明在这段时间内枯枝落叶的分解率增大,积累速率相对减小。从8月初开始随气温下降,植株的成熟和衰老,枯枝落叶的增长速率增大。到8月底为第二个高峰期 (0.93克/(平方米·天))。但从生长季总的趋势看,积累速率大于分解速率,绝对增长速率呈正值,而6、7月份金露梅灌丛、矮嵩草草甸的增长速率呈负值。这就最沼泽草甸土壤腐殖质含量高,以及形成泥炭层的主要原因之一。其相对增长速率的季节变化与绝对增长速率的变化趋势相似,呈双峰曲线。枯枝落叶生物量增长速率的这种变化与藏嵩草沼泽化草甸植物群落组成和土壤含水量较高 (45.77%—76.05%) 等特殊生境有关。

#### 4. 地上净生产量及能量分配

本研究由于是在无放牧采食条件下进行,因此,植物群落地上净生产量为各类群在生长季的最大增重与枯枝落叶的总和 (表3)。

表3 藏嵩草沼泽化草甸净初级生产量及能量分配  
Table 3 The net primary production and allocation of energy  
in *Kobresia tibetica* swamp meadow

植物类群 Plant group	莎草类 Sedges	禾草类 Grasses	杂类草 Forbs	枯枝落叶 Litter	总计 Total
净初级生产量(克/(米 <sup>2</sup> ·年)) Net primary production (g/m <sup>2</sup> ·y)	402.3	9.3	13.0	93.8	518.4
干物质热值(焦耳/克) Caloric value(J/g)	18076.07	17789.43	17368.47	19462.08*	—
所固定的太阳能数 (千焦耳/米 <sup>2</sup> ·年) Solar energy storage (KJ/(m <sup>2</sup> ·yr))	7272.00	165.44	225.79	1825.54	9488.77
光能利用率(%) Utilization rate of solar energy(%)	0.1200	0.0030	0.0037	0.0301	0.1568

\* 去灰分热值 Ash-free caloric.

从表3可知,藏嵩草沼泽化草甸地上净生产量为518.4克/(平方米·年),所固定的太阳能为9488.8千焦耳/(平方米·年)。其中,各类草的年地上净生产量依次为莎草类 (77.60%) > 枯枝落叶 (18.09%) > 杂类草 (2.51%) > 禾草类 (1.80%)。若以光能利



用率比较, 莎草类最高 (76.53%), 枯枝落叶居中 (19.20%), 杂类草 (2.36%) 和禾草类 (1.91%) 最低。地上部分总光能利用率为0.1568%。

### 5. 草地评价及其利用

藏嵩草沼泽化草甸是在长期湿冷的环境条件下, 发育形成的隐域性植被。植物的种类组成多为湿中生、中生和湿生植物。优势种藏嵩草为青藏高原特有成分, 是典型的湿中生短根茎地下芽植物, 不论从频度、盖度、密度和生物量分析, 在整个群落中占有绝对优势, 热值含量较高 (干重热值为17888.7焦耳/克, 去灰分热值为18888.1焦耳/克)。藏嵩草沼泽化草甸植物营养丰富 (表4), 草质柔软, 适口性良好, 耐牧性强, 是较为理想的放牧场。但因草地潮湿, 地表布满积水坑, 寄生虫和病原菌较多, 长期放牧家畜易患腐蹄病。该类型草地一个明显的特征是夏秋季牧草营养丰富, 适口性良好。但到枯黄期以后, 粗纤维剧增, 茎秆变的粗硬, 适口性下降, 甚至不被采食。仅适宜作牦牛的夏秋季草场, 不易放牧绵羊和马。因此, 合理、适时利用该类型草场, 是提高草地畜牧业经济效益和能量转换效率的关键所在。在有条件的地区开展寄生虫防治和排水工程等改良措施, 以扩大可利用面积和资源利用量, 使家畜品种从单一牦牛利用开发为多种家畜混合利用的优化组合。充分发挥该类型草地生产力水平较高, 生产潜力较大的优势。

表4 藏嵩草沼泽化草甸植物营养成分含量(%)

Table 4 The contents of plant nutrient element in *Kobresia tibetica* swamp meadow(%)

项 目 Item	粗蛋白质 Crude protein	粗脂肪 Crude fat	粗纤维 Crude cellulose	无氮浸出物 Extract free nitrogen	粗灰分 Crude ash	钙 Ca	磷 P
地上部分 Aboveground	10.49	3.48	27.24	52.65	6.14	0.877	0.110
地下部分 Belowground	5.46	1.85	27.70	55.08	9.91	1.019	0.094

### 参 考 文 献

- 王启基、周兴民、张耀青、赵新全, 1991, 青藏高原金露梅灌丛的结构特征及其生物量, 西北植物学报, 11(4): 333—340。
- 周兴民, 1982, 青藏高原嵩草 (*Kobresia*) 草甸的基本特征和主要类型, 高原生物学集刊 (1): 151—161。
- 姜恕等, 1988, 草地生态研究方法, 40—42, 农业出版社。
- 杨福国、王启基、史顺海, 1987, 青海海北地区矮嵩草草甸生物量和能量的分配, 植物生态学与地植物学学报, 11(2): 106—112。
- Rexford Daubenmire (陈庆诚译), 1982, 植物群落-植物群落生态学教程, 64—71, 人民教育出版社。

# THE STRUCTURE OF PLANT COMMUNITY AND UTILIZATION IN ALPINE *KOBRESIA* *TIBETICA* SWAMP MEADOW

Wang Qiji Zhou Xingmin Shen Zhenxi Zhang Yanqing

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

## Abstract

There are 23 spermatophyte species, among which belongs to 9 families and 21 genera in *Kobresia tibetica* swamp meadow. The dominant plant is *K. tibetica*, and the second dominant plants are *Blysmus sinocompressus*, *Scirpus distigmaticus* and *Saussurea stilla* et al. The main life form of plant is hemicryptophytes (52.18%) and then it is geophytes (47.82%). The vertical distribution of above-belowground biomass is pyramid model. The seasonal dynamics of each group biomass can be predicted by Logistic equation:

$$W_t = K_t / [1 + \exp(A_t - B_t t)]$$

The net aboveground production is 518.4g/m, yr. The solar energy storage is 9488.8kJ/m, yr. and the utilization rate of energy is 0.1568%.

**Key words:** *Kobresia tibetica* swamp meadow, Structure characteristics, Biomass dynamics, Utilization