

高寒矮嵩草草甸结构特征及其生产量

杨福圃 陆国泉 史顺海

(中国科学院西北高原生物研究所)

高寒矮嵩草草甸是青藏高原大面积分布的草甸类型之一。它具有草质优良、营养丰富、耐牧性强等特点,是优良的天然放牧场。研究它的群落结构特征和生产量,可为高寒草甸生态系统物质循环和能量流动,预测整个系统的发展方向,建立合理的最佳利用方案提供科学依据。

1980年5—9月生长季节,作者在青海海北高寒草甸生态系统定位站,对矮嵩草草甸的结构特征及其生产量进行了研究。定位站的自然地理概况已有专题论述(杨福圃,1982)。

一、矮嵩草草甸群落结构特征及其生态条件

矮嵩草草甸是在特殊的高寒生境条件下形成的以莎草科多年生密丛短根茎植物为主的植物群落。它广布于青藏高原,分布的海拔高度在3200—5200米,自南向北而有规律的降低。在本区主要分布在海拔3200—3400米较平缓的滩地、坡麓地带或山地半阴半阳坡,总面积3万亩占本区草场植被总面积6%。

1. 群落的种类组成和种群分析

矮嵩草草甸群落的种类成分较为丰富,种的饱和度为20—25种/米²,有时可达30余种,总盖度80—90%。优势种是中亚高山成分的矮嵩草(*Kobresia humilis*),高5—8厘米,分盖度30—35%,多度Cop²,频度100%,在群落中均匀分布。次优势种以异针茅(*Stipa aliena*)、羊茅(*Festuca* sp.)为主。典型的矮嵩草草甸常伴生一些耐冷中生的禾草,如早熟禾(*Poa* sp.)、落草(*Koeleria liouwinow*)、藏异燕麦(*Helictotrichon tibeticum*)、垂穗披碱草(*Elymus nuans*);喜冷湿的莎草科植物有小嵩草(*Kobresia pygmaea*)、二柱头蘆草(*Scirpus distigmaticus*)、苔草(*Carex* sp.);杂类草多为一些北温带广布的双子叶植物属,如黄芪(*Astragalus* spp.)、棘豆(*Oxytropis* spp.)、龙胆(*Gentiana* spp.)、风毛菊(*Saussurea* spp.)、委陵菜(*Potentilla* spp.)、火絨草(*Leontopodium* spp.)、香青(*Anaphalis* spp.)等。

矮嵩草草甸是优良的高山放牧场，也是啮齿类动物高原鼠兔猖獗活动的主要场所之一。它们不仅啃食牧草，也掘洞穴居，破坏草皮，因而常常在鼠洞周围形成面积大小不等，形状不一的群落镶嵌体。因破坏时间不同，群落处于不同演替阶段。鼠类破坏初期，植被稀疏，不连续成片，覆盖度在8—10%以下，生长着具有繁殖力很强的二裂委陵菜 (*Potentilla bifurca*)、兰石草 (*Lancea tibetica*) 等杂类草；稍后，以根茎性杂类草为主，优势种为蕨麻 (*Potentilla anserina*)，伴生有细叶阿加菊 (*Ajaria stenoloba*)、西伯利亚蓼 (*Polygonum sibiricum*)、忽布筋骨草 (*Ajuga lupulina*) 等。

在过度放牧地上，加之鼠害的危害，矮嵩草草甸遭受到严重的破坏。优良牧草数量减少且生长不良，给繁殖力很强的杂类草以滋生繁衍之机，牲畜不食或很少采食的杂类草如摩苓草 (*Morina chinensis*)、阿加菊、火绒草几乎成为较纯而大的斑块镶嵌在群落之中；随后，逐渐出现了密丛性的禾草——垂穗披碱草和杂类草相间而生。

矮嵩草草甸的植物，随着气候条件的变化，而反映在物候期的不同和群落季相的差异。在刚返青的5月中，群落仅有13种植物，而呈现出草色遥看近却无的季相，一些早春植物相继萌发生长，如矮嵩草、二柱头蕨草、高山唐松草 (*Thalictrum alpinum*)、高原马蔺 (*Iris potaninii*) 含苞待放，给长期枯黄的草甸带来了生机；进入6月中，植物种类增加到近20种，群落生长旺盛，呈现出鲜绿季相，一些植物进入盛花期，如矮嵩草、小嵩草、苔草 (*Carex atro-fusca*)、二柱头蕨草、高山唐松草等；7月中，植物生长旺盛，草茂花鲜，各色的花草将草甸打扮得绚丽多彩；红色的甘肃马先蒿 (*Pedicularis kansuensis*)、蓝色的纤毛婆婆纳 (*Vionica vicineata*)、蓝紫色的龙胆花 (*Gentiana grumii*)、鲜黄色的雪白委陵菜 (*Potentilla nivea*)、簇生柴胡 (*Bupleurum condensatum*)、白色的香青花 (*Anaphalis lactea*)、金箍棒状的摩苓草、宝塔状的筋骨草都点缀在群落之中，而一些早期开花的植物已进入果期。8月中，群落呈现出深绿色的背景，大部分杂类草植物花已凋零，进入花后营养期；禾草如垂穗披碱草、早熟禾、异针茅进入成熟阶段，穗头飘拂在草地上；只有少数的植物如草黄龙胆 (*Gentiana straminea*) 进入花盛期，淡黄色的喇叭花点缀在草丛之中，清晰可见。9月中旬，秋高气爽，大部分植物已进入枯黄阶段，唯独细叶龙胆 (*Gentiana farreri*) 深蓝色花朵大而醒目，宣告矮嵩草草甸生长季节的结束。从返青到枯黄，经历了130—140天生长长期，而枯黄期却长达220—235天。

2. 群落的层片分析

植物种群分布格局和不同季相，主要取决于各种植物的遗传特征和它的生态习性，反映在它的层片结构上。矮嵩草草甸由如下层片所组成：

(1) 地面芽密丛莎草层片：分蘖节位于地表以上或接近地表，是寒冷中生和冷旱中生动物的生态学特点，常形成稠密的草丛，如小嵩草、矮嵩草、二柱头蕨草。

(2) 地面芽莲座状植物层片：茎极短，根出叶簇生或莲座状丛生而铺于地面，它能由地面获得较多的热量而有利于生长。此层片多为一些杂类草，如棘豆、黄芪、龙胆、风毛菊、簇生柴胡、摩苓草等。

(3) 地面芽匍匐植物层片：茎匍匐状，如蕨麻。

(4) 地面芽密丛禾草层片：分蘖节位于土层表面，形成密集的植丛，如垂穗披碱草、羊茅、落草、异针茅等。

(5) 地下芽根茎密丛莎草层片：由地下根茎形成的稠密草丛，如苔草。
 (6) 地下芽根茎植物层片：这类植物喜通气良好的疏松土壤，具有很强的繁殖能力，如西伯利亚蓼、高山唐松草、二裂委陵菜、兰石草、忽布筋骨草、矮火绒草、阿加菊等。

3. 群落的成层结构

植物为了充分利用空间的生境条件（如光、温、水分、土壤营养等）而形成了群落在空间的垂直分布特征。空间的垂直分布特征反映在地上和地下成层结构两个方面。

矮嵩草草甸地上层次较为简单，一般仅有二层，上层以禾草为主，高20—30厘米；下层以莎草科植物和杂类草为主，高5—8厘米。较简单的地上成层现象，有利于植物充分地利用丰富的日光能，而制造有机物质；较低的植物高度生长，可避免高原强风的影响，同时地表温度较高而有利于植物生长。

地下根系的成层现象较为明显，以7月份根系生物量为例，在不同土层深度的根系所占总根系生物量比例是不同的。

表1 不同土壤深度根系生物量占总根系生物量的百分比

Table 1 Biomass of roots and its percentage in total root biomass in different soil deep

土壤深度(厘米) Soil deep (cm)	0—5	5—10	10—15	15—20	20—25	25—50
占总根生物量(%) Percentage in total root biomass (%)	81.81	8.87	4.95	2.57	0.95	0.82

表1说明，矮嵩草草甸根系主要分布于0—10厘米的土层内，它占总根系生物量的90.68%；10—20厘米内，占总根系生物量的7.52%；其余的少量根系分布于20厘米以下的土层内，它们且多为一些轴根型的杂类草。

根系的地下成层分布与土壤的温度、含水率及通气条件密切相关。仍以7月份不同土壤深度的温度及土壤含水率为例来说明。

表2 不同土壤深度温度及土壤含水率

Table 2 The temperature and percentage of soil moisture in different soil deep

土壤深度(厘米) Soil deep (cm)	0—5	5—10	10—15	15—20	20—25	25—50
土壤温度(°C) Soil temperature (°C)	11.0	10.0	9.6	9.5	9.4	9.0
土壤含水率(%) Soil moisture (%)	31.3		29.6		23.8	

表2说明，随着土壤深度的增加，土壤温度和含水率逐渐降低和减少，土壤通气条件也逐渐不良，根系生物量也相应减少。地表土温较高，土壤含水率也较高，这样，植物可以充分利用水热条件而有利根系的生长。

二、矮嵩草草甸群落的生产量

群落的结构特征决定了群落的生产量，生产量的高低反映了群落的结构特征。群落

的生产量是以单位时间内(年或月、天)在单位面积上(米²或亩)所生产的绿色物质的数量(克或公斤)或所固定的太阳能的数量(卡或千卡)。它既包括地上枝、茎、叶的生产量,也包括了地下根系的生产量。

生产量是通过下列方法而获得的:在返青前,布置样地6块,每块面积为2×3米²,样地用铁丝网围圈;在每块样地内,再划分成24个0.5×0.5米²样方。在5—9月的生长季节期间,用定期(每月月初、月中)收割法测定地上生物量,每次在每一样地中取2个0.5×0.5米²的样方,共取12个样方,自地表割齐,按禾本科、莎草科、杂类草3大草类分别称重,然后风干。

地下生物量用挖根法测定,在返青期、生长旺盛期、枯黄初期进行测定,每次挖50×50×50厘米³的土坑6个,用36目铁筛将根筛出,用水洗净,捡净杂质,称重,然后风干。挖根时同时挖5×5×5厘米³的小土样3处,自地表每5厘米挖一次直挖至50厘米深处,将根筛出,用目测法将死、活根分开,分别称量,算出死、活根的比例。

风干的植物材料在65℃烘箱中烘干至恒重,最后生物量均以烘干重计。

植物热值是用国产JR-2800型绝热式热量计进行测定。

1. 矮嵩草草甸地上生物量的动态变化及净初级生产量

从表3可以看出,在不同生长时期矮嵩草草甸主要草类生物量的动态变化及它们所占总生物量的百分比例。

表3 矮嵩草草甸主要草类地上生物量的动态变化

Table 3 The dynamic of aboveground biomass of main herb in *Kobresia humilis* meadow

取样时间 Sampling date	主要草类的生物量 (g/0.25m ²) 及所占百分比 The biomass of main herb(g/0.25m ²) and percentage						生 物 量 Biomass		
	禾草类% Grasses Percentage		莎草类% Sedges Percentage		杂草类% Forbes Percentage		克/0.25米 ² g/0.25m ²	克/米 ² g/m ²	公斤/亩 kg/mu
1980, V,1	—		—		—		3.50	14.00	9.33
V,15	—		—		—		5.75	23.00	15.33
VI,1	1.54	12.13	7.00	55.12	4.16	32.75	12.70	50.80	33.87
VI,15	2.54	10.43	11.61	47.68	10.20	41.89	24.35	97.40	64.93
VII,1	4.48	13.65	11.52	35.09	16.83	51.26	32.83	131.32	87.55
VII,15	6.79	15.28	17.46	39.32	20.16	45.40	44.41	177.64	118.43
VIII,1	7.11	13.93	18.92	37.08	25.00	48.99	51.03	204.12	136.08
VIII,15	10.53	17.85	18.72	31.73	29.75	50.42	59.00	236.00	157.33
IX,1	12.80	17.26	22.77	30.71	38.58	52.03	74.15	296.60	197.73
IX,15	11.21	17.67	19.94	31.43	32.30	50.90	63.45	253.80	169.20

矮嵩草草甸地上生物量从5月初的返青期的零值开始积累,随着生长发育而逐渐增加,到9月1日达到最大值,以后因植株枯黄而停止生长,地上生物量开始下降。我们以9月1日最大生物量作为地上净初级生产量,它的净初级生产量为296.6克干重/米²·年,折合197.73公斤/亩·年。

2. 矮嵩草草甸地下根系生物量的动态变化及净生产量

矮嵩草草甸地上生物量变化的同时, 地下根系生物量也相应变化。植物根系发育的状况, 决定了地上生物量, 地上生物量的多少, 也影响到地下根系的发育和生产量。

表 4 矮嵩草草甸地下根系生物量的动态变化

Table 4 The dynamic of underground root biomass in *Kobresia humilis* meadow

物 候 期 Phenological phase		返 青 期 Green up period	旺盛生长期 Exuberance period	枯 黄 期 Withering period
根系生物量 Biomass of roots	克/0.25米 ² g/0.25m ²	310.8	296.5	460.0
	克/米 ² g/m ²	1243.2	1186.0	1840.0

表 4 说明, 矮嵩草草甸地下根系生物量在返青期较低, 生长旺盛期最低, 枯黄初期最高。因为在返青期, 植物依靠根系所贮存的营养物质开始萌发生长; 随着地上部分的旺盛生长, 大部分植物进入拔节-抽穗阶段, 此时光合作用虽较旺盛, 所制造的有机物大部分用于建造地上营养——生殖器官, 所贮存的有机物剩余无几, 因而根系生物量最低; 到了枯黄期, 大部分营养物质运转地下, 为翌年生长创造条件, 根系生物量达到最大值。

根据根系生物量的变化, 用差分法算出地下根系净生产量, 从最大生物量中减去最小生物量, 即为矮嵩草草甸地下根系年净生产量 654.0 克/米²·年。

这一数值包括了死、活根在内的根系总净生产量。究竟死、活根占多大比例? 我们通过取 5 × 5 × 5 厘米³ 小土样, 用目测法加以分离, 计算出它们所占的比例。

表 5 不同时期不同土壤深度活根占总根系生物量的百分比(%)

Table 5 The percentage of alive roots in total root biomass in different time and in different soil deep (%)

取样日期 Sampling date	土壤深度(厘米) Soil deep (cm)	0—5	5—10	10—15	15—20	20—25	25—50	平均 Average
		1980, V, 5	74.0	61.0	73.0	71.0	51.0	
VI, 5	63.0	70.0	78.0	62.0	—	64.0	67.40	
VII, 5	82.0	61.0	67.0	77.0	—	69.0	71.20	
VIII, 5	74.0	66.0	70.0	69.0	74.0	69.0	70.33	
IX, 5	44.0	39.0	39.0	36.0	30.0	26.0	35.67	
平均 Average	67.4	59.4	65.4	63.0	51.7	58.4	62.05	

从表 5 可以看出, 在不同时期不同土壤层次中活根所占的比例。随着植物的生长发育, 活根的比例逐渐增加, 7—8 月间生长旺盛时期, 活根的比例达到最高值。枯黄前, 活根比例减到最低, 这与根系的活力减少有关。在不同土层内, 随着土壤深度的增加, 活根的比例出现了减少的趋势, 从 0—5 厘米的 67.4%, 减到 25 厘米以下的 58.4%。活根比例的下降同土壤的降低、含水率的减少、通气条件差有关。

在 0—5 厘米土层内, 活根占 67.4%, 即活根占总根量的 2/3, 而死根占 1/3, 这意味着, 矮嵩草草甸根系在 3 年时间内要更新一次, 也即大部分植物根系的寿命为 3 年左右的时间, 当然这一更新过程是逐渐交替进行的。

知道了根系的寿命或周转时间,可按照 Milner & Hughes (1968) 所介绍的公式来计算根系的年净生产量:

$$\text{根系年净生产量} = \frac{\text{最大现存量 (克/米}^2\text{)}}{\text{周转时间(年)}}$$

从上可知,根系的最大生物量即最大现存量 1840 克/米²是植物在结束生长的枯黄期出现的,这是在 3 年时间内所积累的生物量,那么根系年净生产量即为 613 克/米²·年。同用差分法计算的根系年净生产量 654 克/米²·年相比,两者仅相差 41 克/米²·年,其误差为 6.2%,在可允许的 10% 误差内。两种不同的方法,得到了十分近似的结果,从侧面反映了矮嵩草草甸根系的净生产量。

3. 地上枯枝落叶的生产量

矮嵩草草甸植物在生长的同时,部分枝叶逐渐老化而枯黄,以枯枝落叶的形式凋落在地表。这些凋落物在整个系统物质循环和能量流动中起着重要的作用。我们在测定地上生物量的同时,用收集法小心的用手捡起地上枯枝落叶,来观察枯枝落叶生物量的变化。

表 6 矮嵩草草甸地上枯枝落叶生物量的变化

Table 6 The biomass dynamic of aboveground litter in *Kobresia humilis* meadow

调查时间 (月,日) Survey date (month, day)		V,5	V,15	VI,5	VI,15	VII,5	VII,15	VIII,5	VIII,15	IX,5
生物量 Biomass	克/0.25 米 ² g/0.25m ²	5.00	4.00	3.50	1.63	1.50	0.96	1.91	2.24	2.67
	克/米 ² g/m ²	20.00	16.00	14.00	6.52	6.00	3.84	7.64	8.96	10.68

由表 6 可以看出,在返青时,枯枝落叶生物量最高。随着生长发育的进程,枯枝落叶生物量也在变化之中,到 7 月中旬植物生长旺盛时期,枯枝落叶生物量减少到最低量,以后又逐渐增加。原因是,植物返青时,经过了漫长而寒冷的冬季,部分立枯物转变成枯枝落叶而凋落在地上;返青后,随着气温和降水量的增加,土壤微生物也开始活跃,凋落的枯枝落叶逐渐被分解,同时在旺盛的生长期,也很少有凋落物落在地表上,所以此时枯枝落叶生物量最低;此后不断有新的枯老的茎叶凋落在地面上,使枯枝落叶量又不断上升。

根据枯枝落叶最大和最小生物量,同样可用差分法算出枯枝落叶的年净生产量为 16.16 克/米²·年。

4. 矮嵩草草甸总净初级生产量

草地生态系统生产力的高低,最终取决于初级生产者的生产力。究竟矮嵩草草甸生产力是多少?它能生产多少干物质?固定多少太阳能?了解这些数值对正确评价整个草地生态系统能量流动和物质循环,对科学合理地利用草地资源,发展畜牧业生产都有着重要的意义。

矮嵩草草甸总的净初级生产量可用下列公式来计算: $P_n = \Delta B + G + L$

式中: P_n 为净初级生产量

ΔB 为生物量的增量

研究样地用铁丝网围圈,整个试验在无放牧的条件下进行,因此家畜所食的生物量为零。实际上,矮嵩草草甸总净生产量(P_n)为地上(茎、叶)和地下(根系)净生产量(ΔB)和枯枝落叶量(L)的总和。

表7 矮嵩草草甸总净初级生产量
Table 7 The gross net primary production of *Kobresia humilis* meadow

	地上茎、叶 Stem and leaves of aboveground	地下根系 Roots of under-ground	枯枝落叶 Litter	总净初级生产量 Gross net primary production
净初级生产量(克/米 ² ·年) Net primary production (g/m ² ·yr.)	296.60	654.00	16.16	966.76
生长期平均每天净生产量*(克/米 ² ·天) Average net production each day during growth (g/m ² ·d)	2.197	4.844	0.119	7.160
每克干物质去灰分热值(千卡/克) Calorific value (Kcal/g, ash-free)	4.627	4.537	4.656	—
固定的太阳能数(千卡/米 ² ·年) Solar energy storage (Kcal/m ² · yr., ash-free)	1369.592	2967.198	75.240	4412.03
光合作用效率(%) Efficiency of photosynthesis (%)	0.094	0.205	0.005	0.304

* 矮嵩草草甸生长期按 135 天计算

The growth period is 135 days in *Kobresia humilis* meadow

由表 7 可以看出,矮嵩草草甸净生产量为 966.76 克/米²·年,折合 644.51 公斤/亩·年,其中地上茎叶净生产量为 296.6 克/米²·年,折合 197.70 公斤/亩·年;地下根系净生产量为 654 克/米²·年,折合 436.00 公斤/亩·年,地上、地下净生产量比例为 1:2.2;枯枝落叶生产量为 16.16 克/米²·年,折合 10.77 公斤/亩·年。实际上,只有地上绿色部分净生产量才能被家畜所食,地下净生产量仅为地下草食性动物所食。矮嵩草草甸地上净初级生产量和美国华盛顿奥林匹克山的中生禾草草甸近似(259.0±53 克/米²·年),而较同地的矮莎草草甸为高(154±31 克/米²·年)(R. T. Kuramoto & Bliss, 1970)。

矮嵩草草甸净初级生产量还可用在单位时间内,单位面积上所固定的太阳能的数值来表示,即用净初级生产量乘每克干物质所含的热值(去灰分热值,千卡/克)的积(表 7)。

矮嵩草草甸光能利用效率是用被植物所固定的太阳辐射能和由试验区单位地表面积所接收的有效太阳年总辐射量两者的比率来计算的。由上我们已知被矮嵩草草甸所固定的太阳能,由海北气象站得知试验区太阳年总辐射量为 145 千卡/厘米²·年,则我们可算出它的光能利用效率(表 7)。

由表 7 我们可以看出,矮嵩草草甸群落的光能利用率为 0.304%,而地上绿色茎叶的光能利用率仅为 0.094%,低于一般陆生植物光能利用率 0.1—0.5%。

三、小 结

(1) 矮嵩草草甸是青藏高原上分布较广的一种高寒草甸类型,它具有营养丰富、草质

优良、耐牧性强等特点,研究它的群落结构特征和初级生产量,对高寒草甸生态系统结构和功能的研究,对发展高原畜牧业生产都有一定的意义。

(2) 矮嵩草草甸是以莎草科多年生密丛短根茎的矮嵩草为主的草本植物群落,群落种类组成较为丰富,种的饱和度为 20—25 种/米²,多属一些寒冷中生或冷旱中生植物,由于种的生态——生物学特性不同,反映在物候期不同,具有空间(层片、成层)结构特征。

(3) 矮嵩草草甸群落结构上的差异,反映在它的生物生产量上(地上、地下两部分)。采用定期收割法研究生物量的变化,用差分法可算出它的净生产量,它的总净生产量为 966.76 克/米²·年,地上、地下、枯枝落叶生产量分别为 296.6 克/米²·年、654.0 克/米²·年、16.16 克/米²·年。

(4) 在畜牧业生产上真正有价值的是矮嵩草草甸地上净初级生产量,如何更充分利用丰富的太阳能资源,来提高矮嵩草草甸地上净初级生产量,为我们提出了新的研究课题。

参 考 文 献

- 杨福国, 1982, 青海高寒草甸生态系统定位站的自然地理概况。夏武平主编, 高寒草甸生态系统, 1—8, 甘肃人民出版社。
- Chapman, S. B, 1976, Methods in plant Ecology, p. 166, Blackwell Scientific Publications.
- Kuramoto, S. T. and Bliss, L. C. 1970 Ecology of subalpine meadows in the Olympic Mountains, Washington, *Ecological Monographs*, Vol 40, (3) p. 334.
- Milner, C. and Hughes R. E. 1968 IBP No 6, Methods for the measurement of the primary production of grassland, Oxford, Blackwell.

THE STRUCTURE CHARACTERISTICS AND PRODUCTION OF ALPINE *KOBRESIA HUMILIS* MEADOW

Yang Futun Lu Guoquan Shi Shunhai

(Northwest Plateau Institute of Biology, Academia Sinica)

This work was carried out at Haibei research station of alpine meadow in Men-Yuan Autonomous county, Qinghai province.

Dominant species of alpine *Kobresia humilis* meadow are perennial cluster root-stock herbosa. Species composition are more abundant. Species saturation are 20—25 species/m². Most species are cool-mesic and cool-xero-mesic plants. Aboveground-underground stratification are more obvious. Aboveground and underground biomass were measured at periodic harvest. Gross net primary production of alpine *Kobresia humilis* meadow are 966.76 g/m²·yr.. Photosynthetic efficiency are 0.304%. Aboveground, underground, litter biomass are 296.6 g/m²·yr., 654.0 g/m²·yr., 16.16 g/m²·yr., respectively.