

青藏高原高寒草甸植物群落物种组成和生物量 沿环境梯度的变化

王长庭^{①③} 曹广民^① 王启兰^① 景增春^① 丁路明^① 龙瑞军^{②*}

(① 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001; ② 兰州大学草地农业科技学院, 兰州 730070;
③ 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要 生物多样性与生态系统功能的关系及其机制是生态学领域的重大科学问题. 人们越来越关注环境因子对多样性-生产力关系的影响. 植物群落组成、物种丰富度、物种特征、生物量的分布结构和植物枯枝落叶对高寒草甸物种多样性和生产力有着重要的影响. 因此, 我们利用 2001~2004 年中国科学院海北生态系统定位站高寒草甸群落的实测资料, 研究了不同环境梯度(土壤含水量和营养)下, 植物群落生物量, 物种丰富度及组成的变化. 结果表明, 植物群落物种组成的不同反应在生物量的分布上, 以藏嵩草为优势种的藏嵩草沼泽化草甸群落总生物量(地上、地下)最高(13196.96±719.69 g/m²), 次之是以杂类草和莎草科为主的小嵩草草甸(2869.58±147.52 g/m²), 以禾本科和杂类草为主的矮嵩草草甸最低(2153.08±141.95 g/m²). 藏嵩草沼泽化草甸中, 草本植物枯枝落叶显著高于小嵩草、矮嵩草草甸, 土壤含水量对草本植物枯枝落叶有较大的影响. 不同类型草甸群落中, 地上生物量与土壤有机质、全氮和群落盖度之间均呈显著正相关($P < 0.05$); 藏嵩草沼泽化草甸中, 总生物量与物种丰富度呈负相关($r_s = -0.907, P < 0.05$), 地下生物量与土壤含水量呈正相关($r_s = -0.900, P < 0.05$); 而在小嵩草和矮嵩草草甸中它们之间均没有达到显著水平, 说明不同类型高寒草甸群落生产力除受物种多样性、功能群内物种密度和均匀度的影响, 同时也受物种本身特征和外部环境资源的影响. 不同类型草甸群落生物量的分布与土壤含水量和土壤养分的变化相一致.

关键词 物种丰富度 枯枝落叶 地上生物量 地下生物量 土壤含水量 高寒草甸

植物群落对环境梯度的反映包括物种组成、物种丰富度、生长特征和生物量结构(例如: 生物量在地上、地下部分的分布情况)^[1]. 以前有关生物量的研究集中在河边地带等湿地莎草科物种的碳吸收, 这些物种分布广泛、群落结构单一且生产力水平高^[2]. 地下生物量影响地下生物地球化学过程、湿地土壤的发展, 为水生有机体提供生活环境^[3]. 高寒草甸植被类

型的分布与土壤水分和温度密切相关, 同一地区不同小尺度范围的地形部位, 由于区域环境条件限制及土壤类型分布的复杂多样, 造就了适应寒冷湿中生的多年生草本植物群落-高寒草甸植被类型, 形成了在土壤湿度适中的平缓滩地、山地阳坡多以矮嵩草(*Kobresia humilis*)草甸为主; 土壤湿度较高的山地阴坡和滩地多为金露梅灌丛(*Potentilla fruticosa* shrub)

收稿日期: 2006-07-21; 接受日期: 2007-02-13

国家自然科学基金(批准号: 30371021)和中国科学院“百人”计划资助项目

* 联系人, E-mail: wct@nwipb.ac.cn

草甸; 在土壤湿度较低的山地阳坡还发育有小嵩草 (*Kobresia pygmaea*) 草甸; 而在高山冻土集中分布的地势低洼, 地形平缓, 排水不畅, 土壤潮湿, 通透性差的河畔、湖滨、山间盆地, 以及坡麓潜水溢出和高山冰雪下缘等低洼的潮湿地带多分布有藏嵩草 (*Kobresia tibetica*) 沼泽草甸为主的各种不同植被类型。然而对广袤分布于青藏高原高寒草甸生态系统的功能, 特别是以嵩草为优势种的嵩草草甸植物群落生物量结构沿环境梯度(土壤水分、土壤养分)变化规律的研究则鲜有报道。

作为世界第三极的青藏高原, 其草地生态系统的面积约为 $2.5 \times 10^6 \text{ km}^2$, 其中以嵩草属植物为优势种的高寒草甸是青藏高原典型植被类型之一^[4]。高寒草地主要由 49.3% 的高寒草甸和 44.9% 的高山草原组成^[5]。该地区具有典型的高原大陆性气候特点, 无四季之分, 仅有冷暖季之别, 冷季漫长、干燥而寒冷, 暖季短暂、湿润而凉爽, 植物生长季仅为 90~150 天, 因而其初级生产力较低, 但其草地资源丰富, 牧草品质优良, 具有发展草地畜牧业的物质基础^[6]。寒冷地区草地生态系统功能(初级生产力)受到短暂生长季的限制^[7]且土壤养分的有效性下降^[8,9]。寒冷地区草地生态系统植物的生长发育受土壤水分的影响, 特别是高寒地区土壤水资源有效性的差异性与局部微环境有关^[10]。

有关高寒草甸地上、地下生物量变化的研究报道较多^[11~14], 其结果表明植物生长季, 不同草甸类型植物地上生物量季节变化和组成成分各不相同; 不同植被类型的嵩草草甸地下生物量具有明显的季节变化规律和垂直分布特征, 其地下生物量主要分布在 0~10 cm 深的土层中。本研究在矮嵩草草甸、小嵩草草甸和藏嵩草沼泽化草甸, 调查植被盖度、植物枯枝落叶、植物类群生物量和物种丰富度等的变化, 探讨不同草甸类型植物群落生物量结构(地上生物量、地下生物量的分布特征)沿环境梯度(土壤水分、土壤养分)变化规律。旨在比较三种高寒草甸类型植物群落地上、地下生物量结构; 分析在环境梯度上不同草甸类型植物物种丰富度、生物量、土壤水分和养分的关系。

1 材料与方法

1.1 研究地区概况

本研究于 2001~2004 年 8 月在中国科学院海北高

寒草甸生态系统开放实验站进行。地处 $37^{\circ}37'N$, $101^{\circ}18'E$, 海拔 3240 m。从 1976~2001 年记录的年平均降雨量为 560 mm, 主要降水量集中在 5~9 月份, 约占年降水量的 85%。从 1976~2001 年记录的年平均气温 $-1.7^{\circ}C$, 1980~1990 年间夏季平均、最高和最低气温分别为 8.7, 15.6 和 $2.5^{\circ}C$; 冬季分别为 -13.2 , -2.2 和 $-22.1^{\circ}C$ ^[15]。主要植被类型有高寒草甸(alpine meadow)、高寒灌丛(Alpine shrub)和沼泽化草甸(swamp meadow)。土壤为高山草甸土、高山灌丛草甸土和沼泽土。

1.2 植物群落组成和生物量

实验样地选择在植被较为均匀的小嵩草草甸 (*Kobresia pygmaea* meadow), 该类型的植物种类比较贫乏, 种的饱和度一般为 20~30 种/ m^2 , 草层低矮, 分布均匀, 结构简单, 层次分化不明显, 仅为单层结构, 群落总覆盖度一般在 70%~90%, 土壤为草原化草甸土; 矮嵩草草甸 (*Kobresia humilis* meadow), 群落结构简单、种的饱和度一般为 25~30 种/ m^2 , 仅草本层一层, 群落总覆盖度一般在 60%~95%, 优势种主要是矮嵩草 (*Kobresia humilis*), 伴生种有线叶嵩草 (*Kobresia duthiei*)、异针茅 (*Stipa aliena*)、高山唐松草 (*Thalictrum alpinum*) 等, 土壤为高山草甸土; 藏嵩草沼泽化草甸 (*Kobresia tibetica* of swamp meadow), 群落结构简单, 仅有草本一层, 群落平均高度 10~25 cm, 群落总覆盖度 80%~95%, 优势种主要是藏嵩草 (*Kobresia tibetica*), 伴生种有小金莲花 (*Trollius pumilus*)、甘青报春 (*Primula tangutica*)、星状风毛菊 (*Saussurea stella*) 等, 土壤为沼泽化草甸土, 面积分别为 $50 \text{ m} \times 50 \text{ m}$ 。用对角线法设置 10 个 $1 \text{ m} \times 1 \text{ m}$ 的观测样方, 草本植物齐地面刈割并按禾本科、莎草科、豆科、杂类草和枯枝落叶分类, 烘干称取生物量。在植物生物量高峰期(8 月底)测定植物群落的种类组成及其特征值(盖度、高度、频度)。

在测定过地上生物量的同时, 采用 $25 \text{ cm} \times 25 \text{ cm}$ 的样方, 分层(0~10, 10~20, 20~30 cm)测定地下生物量, 5 次重复。用细筛(1 mm)筛去土, 再用细纱布包好不同层的根系清水洗净, 并捡去石块和其他杂物, 在 $80^{\circ}C$ 的烘箱内烘干至恒重并称重。

1.3 土壤含水量和土壤特征

近地表层 0~1, 10~20 和 20~30 cm 的含水量用土

钻法取土并称鲜重,然后在 105℃的烘箱内烘干至恒重并称重,计算出土壤含水量,本文中土壤含水量是指土壤水重量与干土重量的百分数。用土钻(直径为 5 cm)分层钻取 10 个样点(采用“V”字形法)混合为一个土壤样品,即 0~10, 10~20, 20~30 cm 土壤样品,5 次重复,风干后测定土壤基本成分。土壤中的测试项目为土壤样品的全磷(钼锑抗比色法)、速效磷(碳酸氢钠浸提-钼锑抗比色法)、全氮和速效氮(凯氏法和康维皿法)^[16,17]及有机质含量(丘林法)^[18]。

1.4 数据分析

运用单因子方差分析分析土壤含水量、土壤特征、植物群落盖度和生物量在不同草甸类型群落间的差异性;运用单因子方差分析探讨不同草甸类型群落不同土层地下生物量的变异性;运用 Kruskal-Wallis 分析法分析不同草甸类型植物类群、土壤特征、地上地下生物量比例变化及地上、地下生物量结构特征和群落在物种组成、物种丰富度等方面的差异性。所有数据分析均用 SPSS 统计软件进行^[19]。

2 结果

2.1 地上、地下生物量和凋落物的变化

矮嵩草草甸、小嵩草草甸和藏嵩草沼泽化草甸群落地上生物量存在显著差异(表 1)。而且不同植物功能群生物量的分布特征表明了群落在物种组成上的差异性(表 2, 图 1)。以藏嵩草为主要优势种的藏嵩草沼泽化草甸群落盖度最低(表 2);主要由禾本科和杂类草植物组成的矮嵩草草甸群落盖度最高,而群落

盖度居于中间水平的小嵩草草甸则以杂类草和小嵩草为主要优势类群。藏嵩草沼泽化草甸群落物种丰富度最低,地上生物量由莎草科为优势种的植物组成,占群落生物量的 70%~80%;其次是小嵩草草甸、矮嵩草草甸群落物种丰富度最高,其群落生物量由杂类草、禾本科和莎草科类群组成,所占比例分别为 38%~42%, 20%~24%, 15%~22%和 21%~26%, 42%~46%, 20%~25%。

不同草甸类型群落地下生物量之间明显不同(表 1),藏嵩草沼泽化草甸群落地下生物量极显著地高于其他两个群落($P<0.0001$),藏嵩草沼泽化草甸、小嵩草草甸和矮嵩草草甸群落地下生物量分别占总生物量 96%, 90%, 87%, 群落地下生物量与地上生物量比率分别是 35.31, 10.31, 6.94(表 1)。

不同草甸类型群落地下生物量具有明显的垂直分布规律(图 2),特别是 0~10 cm 土层地下生物量存在显著差异性($P<0.01$)。在藏嵩草沼泽化草甸群落中,52%~57%的地下生物量分布在 0~10 cm 土层、22%~30%的地下生物量分布在 10~20 cm 土层和 15%~21%分布在 20~30 cm 土层;小嵩草草甸和矮嵩草草甸群落地下生物量在 0~10, 10~20 及 20~30 cm 土层的分布量分别为 86%~88%, 8%~10%和 3%~4%, 88%~91%, 6%~8%和 2%~4%,而且藏嵩草沼泽化草甸群落 0~10 cm 土层地下生物量分布明显高于小嵩草草甸和矮嵩草草甸(图 2)。

不同草甸类型群落间凋落物量差异极显著($P<0.0001$),藏嵩草沼泽化草甸群落凋落物量最高(约占地上生物量的 18%~21%)(表 1)。

表 1 不同草甸类型群落物种丰富度、生物量变化(平均值±SD)

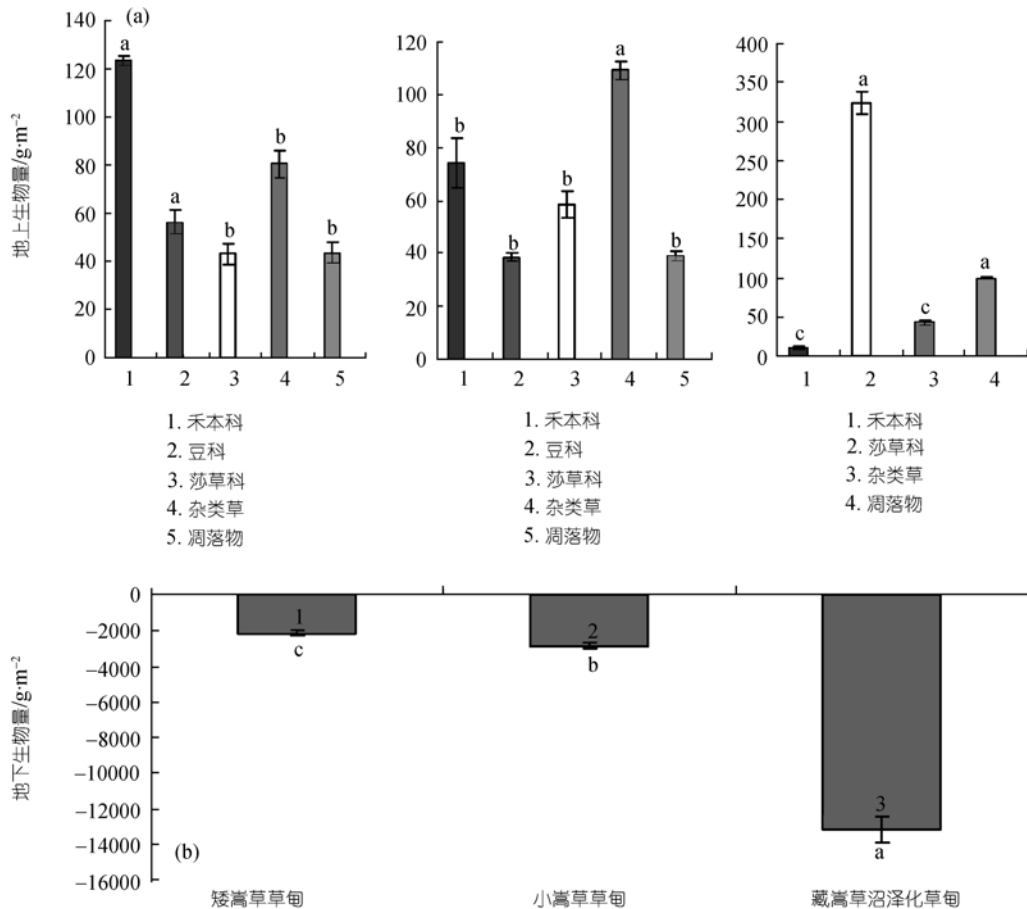
群落类型	年份	物种丰富度	生物量/g·m ⁻²		地下/地上生物量	总生物量/g·m ⁻²	凋落物/g·m ⁻²
			地上 (AG)	地下 (BG)			
小嵩草草甸	2001	21±3 ^b	283.61±9.28 ^b	2790.24±171.50 ^b	9.84±0.62 ^b	3073.85±200.04 ^b	38.06±1.89 ^b
	2002	25±3 ^b	283.88±33.06 ^b	3055.34±140.14 ^b	10.85±0.96 ^b	3339.22±188.08 ^b	37.75±1.58 ^b
	2003	24±3 ^b	280.89±28.23 ^b	2744.16±137.44 ^b	9.87±1.40 ^b	3025.05±126.22 ^b	38.90±2.30 ^b
	2004	23±4 ^b	283.39±14.66 ^b	3023.68±204.32 ^b	10.68±1.40 ^b	3307.07±407.88 ^b	41.94±3.25 ^b
矮嵩草草甸	2001	22±3 ^a	326.00±29.72 ^{ab}	2245.92±80.96 ^c	6.93±0.58 ^c	2571.92±95.57 ^c	37.63±2.13 ^b
	2002	31±2 ^a	315.44±20.75 ^{ab}	2232.16±159.52 ^c	7.08±0.37 ^c	2547.60±175.06 ^c	45.67±4.09 ^b
	2003	30±4 ^a	289.21±37.34 ^{ab}	1911.68±114.08 ^c	6.67±0.96 ^c	2200.89±229.54 ^c	43.11±2.14 ^b
	2004	30±2 ^a	303.09±23.76 ^{ab}	2139.68±153.28 ^c	7.09±0.72 ^c	2442.77±157.85 ^c	48.21±3.20 ^b
藏嵩草草甸	2001	17±2 ^c	365.51±29.25 ^a	12605.56±537.12 ^a	34.41±1.56 ^a	12971.07±548.60 ^a	99.66±5.43 ^a
	2002	18±2 ^c	393.22±66.69 ^a	13090.24±338.88 ^a	34.22±6.86 ^a	13483.46±279.62 ^a	99.79±7.48 ^a
	2003	18±1 ^c	357.48±15.81 ^a	12856.16±795.84 ^a	36.04±3.04 ^a	13213.64±792.41 ^a	99.80±9.08 ^a
	2004	18±2 ^c	379.76±80.48 ^a	13915.04±652.00 ^a	36.55±8.62 ^a	14294.80±136.74 ^a	100.55±9.51 ^a

不同草甸类型同一年份数据,相同字母表示数据间差异不显著(DMRT法 $P=0.05$), a, b, c 表示不同处理数两两间差异的显著性

表 2 不同草甸类型群落植物优势种盖度及各功能群生物量变化(平均值±SD)

群落类型	年份	群落盖度 /%	植物优势种盖度 /%	禾本科生物量 /g·m ⁻²	豆科生物量 /g·m ⁻²	莎草科生物量 /g·m ⁻²	杂类草生物量 /g·m ⁻²	群落地上生物量 (AG)/g·m ⁻²
小嵩草草甸	2001	156±4 ^b	63.20±2.58 ^b	72.11±12.33 ^b	40.17±5.96 ^b	62.77±10.85 ^b	108.56±14.33 ^a	283.61±9.28 ^b
	2002	157±14 ^b	66.90±3.29 ^b	70.69±19.95 ^b	39.00±6.68 ^b	61.94±12.42 ^b	112.25±14.84 ^a	283.88±33.06 ^b
	2003	152±11 ^b	56.60±2.91 ^b	87.33±28.18 ^b	37.85±12.34 ^b	51.12±12.75 ^b	104.59±19.84 ^a	280.89±28.23 ^b
	2004	155±6 ^b	65.60±3.61 ^b	74.29±21.03 ^b	36.60±5.20 ^b	61.06±12.28 ^b	111.45±13.72 ^a	283.39±14.66 ^b
矮嵩草草甸	2001	189±5 ^a	55.30±2.27 ^c	122.55±16.22 ^a	68.21±6.74 ^a	46.78±11.56 ^c	88.46±15.28 ^b	326.00±29.72 ^{ab}
	2002	183±13 ^a	55.50±1.93 ^c	125.86±16.41 ^a	54.31±4.55 ^a	47.00±6.73 ^c	88.28±10.16 ^b	315.44±20.75 ^{ab}
	2003	186±12 ^a	56.20±2.35 ^c	121.83±23.98 ^a	50.21±6.62 ^a	42.81±9.57 ^c	74.36±19.00 ^b	289.21±37.34 ^{ab}
	2004	185±7 ^a	50.20±1.39 ^c	123.27±26.85 ^a	61.85±13.07 ^a	37.26±19.33 ^c	80.71±12.31 ^b	303.09±23.76 ^{ab}
藏嵩草草甸	2001	104±4 ^c	87.52±1.54 ^a	11.88±3.35 ^c		311.50±35.26 ^a	42.13±14.31 ^c	365.51±29.25 ^a
	2002	105±5 ^c	88.60±2.04 ^a	8.06±1.41 ^c		340.85±71.14 ^a	44.47±17.03 ^c	393.22±66.69 ^a
	2003	107±3 ^c	87.40±0.61 ^a	13.26±7.35 ^c		304.84±16.60 ^a	39.38±10.60 ^c	357.48±15.81 ^a
	2004	104±6 ^c	88.20±2.20 ^a	7.90±1.42 ^c		328.34±83.59 ^a	43.52±15.61 ^c	379.76±80.48 ^a

不同草甸类型同一年份数据, 相同字母表示数据间差异不显著(DMRT法 $P=0.05$). a, b, c 表示不同处理数两两间差异的显著性

图 1 不同草甸类型群落生物量(平均值±SD, g/m²)的分布规律

(a) 地上生物量的分布规律, (b) 地下生物量分布规律; 不同草甸类型同一功能群生物量数据, 相同字母表示差异不显著(DMRT法 $P=0.05$)

2.2 土壤含水量和土壤养分特征

在湿地生态系统中, 水分有效性影响植物定居、分布 [20,21] 和生态位大小 [22]. 平均土壤含水量和土壤

养分在 3 个草甸类型中存在明显差异(表 3). 藏嵩草草甸 0~30 cm 土层土壤含水量显著高于小嵩草草甸和矮嵩草草甸群落土壤含水量, 土壤有机质和土壤

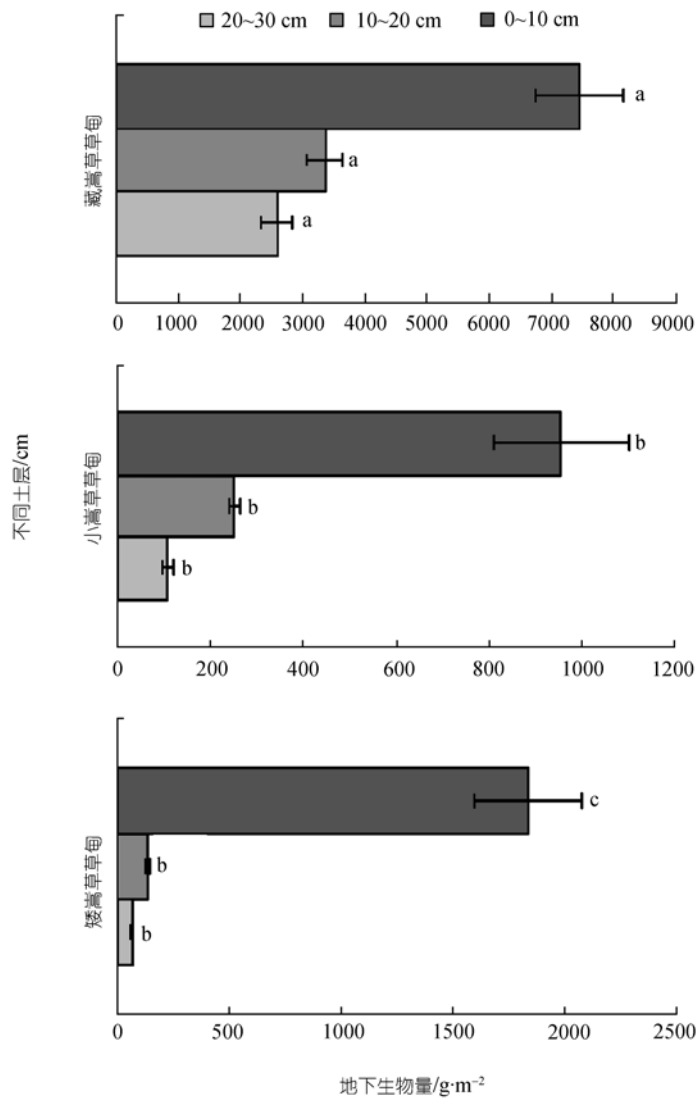


图 2 不同草甸类型地下生物量的垂直分布规律(平均值±SD)

不同草甸类型同一土层地下生物量数据, 相同字母表示差异不显著(DMRT 法 $P=0.05$)

表 3 不同草甸类型土壤含水量和土壤养分特征在 0~30 cm 土层的变化(平均值±SD)

群落类型	年份	土壤含水量/%	土壤有机质/%	全氮/%	全磷/%
小嵩草草甸	2001	32.03±0.04 ^b	11.49±0.60 ^b	0.57±0.02 ^b	0.08±0.01 ^a
	2002	33.09±0.04 ^b	10.76±0.75 ^b	0.53±0.03 ^b	0.06±0.01 ^a
	2003	35.24±0.03 ^b	11.56±0.99 ^b	0.58±0.06 ^b	0.06±0.01 ^a
	2004	36.97±0.04 ^b	11.80±0.73 ^b	0.53±0.03 ^b	0.06±0.01 ^a
矮嵩草草甸	2001	34.85±0.05 ^b	9.88±0.64 ^b	0.51±0.05 ^b	0.08±0.01 ^a
	2002	35.57±0.10 ^b	10.03±0.38 ^b	0.53±0.02 ^b	0.07±0.02 ^a
	2003	37.82±0.04 ^b	10.95±0.27 ^b	0.55±0.04 ^b	0.07±0.01 ^a
	2004	39.33±0.06 ^b	10.42±0.56 ^b	0.54±0.02 ^b	0.06±0.02 ^a
藏嵩草草甸	2001	67.09±0.02 ^a	25.29±0.83 ^a	1.31±0.06 ^a	0.08±0.01 ^a
	2002	71.57±0.04 ^a	24.77±1.22 ^a	1.24±0.06 ^a	0.06±0.01 ^a
	2003	72.84±0.05 ^a	25.34±1.13 ^a	1.28±0.03 ^a	0.06±0.01 ^a
	2004	75.91±0.06 ^a	24.76±1.22 ^a	1.34±0.04 ^a	0.07±0.01 ^a

不同草甸类型同一年份数据, 相同字母表示数据间差异不显著(DMRT 法 $P=0.05$). a, b, c 表示不同处理数两两间差异的显著性

全氮含量也有同样的变化规律. 但土壤全磷含量在 3 个草甸类型中没有明显差异(表 3).

2.3 生物量和物种丰富度与土壤理化特征

在藏嵩草沼泽化草甸群落中, 地上生物量与物种丰富度呈负相关($r_s = -0.900$, $P = 0.037$); 地上生物量与土壤有机质含量、土壤含水量和群落盖度呈正相关关系($r_s = 0.982$, $P = 0.003$; $r_s = 0.921$, $P = 0.026$; $r_s = 0.882$, $P = 0.048$); 在小嵩草草甸和矮嵩草草甸群落中, 地上生物量与土壤有机质和土壤全氮含量呈正相关关系($r_s = 1.000$, $P = 0.000$; $r_s = 0.900$, $P = 0.037$; $r_s = 0.975$, $P = 0.005$, $r_s = 0.900$, $P = 0.037$), 地上生物量与物种丰富度之间不存在显著相关关系. 但在矮嵩草草甸群落中, 土壤含水量与物种丰富度之间存在显著相关关系($r_s = 0.895$, $P = 0.040$).

在藏嵩草沼泽化草甸群落中, 地下生物量与物种丰富度呈负相关关系($r_s = -0.907$, $P = 0.034$), 与土壤含水量呈正相关关系($r_s = 0.900$, $P = 0.037$). 然而, 在小嵩草草甸和矮嵩草草甸群落中, 地下生物量与物种丰富度和土壤含水量之间不存在显著相关关系.

3 讨论

不同草甸类型植物生物量分布存在明显差异, 特别是地下生物量的分布(图 1, 2), 草甸类型间土壤含水量和土壤养分特征的差异, 反映了土壤微环境的变化. 研究表明, 土壤含水量、土壤有机质、全氮和全磷含量之间具有显著的相关关系, 这种相关关系解释了生物量的分布特征是对环境梯度的响应(表 2). 以莎草科植物为优势种的藏嵩草沼泽化草甸群落总生物量最高, 而以杂类草和禾本科植物为优势种的矮嵩草草甸群落总生物量最低. 土壤含水量较高的草甸群落地下生物量与地上生物量比率是土壤含水量较低的草甸群落的 4~6 倍, 此结果说明了植物群落在物种组成上的差异性, 而且每个群落地下生物量具有明显的垂直分布结构也反映了群落在物种组成上的差别(图 2).

在以莎草科植物为优势种的湿地草甸群落中, 这些莎草科植物形成良好的通气组织, 而且在低氧和缺氧环境下能够提高地下生物量的生产^[23,24], 我们的结果也证明藏嵩草草甸地下生物量大量分布在 20~30 cm 土层(图 2); 相反, 小嵩草草甸和矮嵩草草甸地下生物量主要分布于 0~10 cm 土层(图 2). 由于

小嵩草草甸和矮嵩草草甸群落主要以杂类草和禾本科植物为优势种, 因而形成了这种分布特征. 因为这些植物根系浅而短且分布在表层土壤^[25]. 另外, 杂类草植物在土壤含水量较低的草甸群落中无法形成密集的地下根系组织^[26]. 植物为了充分利用高寒草甸区水热同季的有利条件, 将大部分根系分布在 0~10 cm 的表土层中, 获取更多的热量、水分和矿质营养, 同时表层土壤通气条件较好, 这些都为根系的生长发育创造了较为有利的条件, 随着土壤深度的增加, 土壤温度、含水量和通气条件逐渐恶劣, 根量也随之减少, 这是高寒草甸植物对生态环境的适应策略.

高寒草甸群落物种组成和生长特征的不同表现在群落地上生物量的组成上(图 1). 藏嵩草沼泽化草甸群落莎草科地上生物量($324.13 \pm 14.97 \text{ g/m}^2$)是矮嵩草草甸($43.23 \pm 4.36 \text{ g/m}^2$)和小嵩草草甸($58.49 \pm 4.99 \text{ g/m}^2$)的 4~6 倍, 而小嵩草草甸和矮嵩草草甸群落杂类草地上生物量分别为 109.21 ± 3.46 和 $80.45 \pm 5.84 \text{ g/m}^2$; 禾本科地上生物量分别为 74.10 ± 9.16 和 $122.38 \pm 1.75 \text{ g/m}^2$. 植物群落物种丰富度和生物量关系的研究是陆地生态系统的热点之一^[27], 养分有效性限制植物群落物种数量是生态学理论的基础, 但对养分分布度的不确定性, 使得限制性养分的空间分布与物种多样性的关系不易确定^[28]. 限制性资源的空间分布和植物多样性类型是困惑植物生态学家的问题之一. 在小尺度上, 植物通过分布在不同土层的根系系统、根系形态可塑性或生长来吸收养分^[29]. 在一些草甸生态系统, 群落物种数高但其生物量低, 这与其他草本植物群落沿环境梯度变化规律相一致^[30,31]. 小嵩草草甸和矮嵩草草甸群落由于杂类草数量较多, 其物种丰富度高; 虽然杂类草增加了小嵩草草甸和矮嵩草草甸群落物种数和盖度, 但对地上生物量和地下生物量的贡献不大. 由于根系取样的技术限制, 到目前为止, 对野外生物多样性—生态系统功能的研究多限于地上部分生产力或地上生物量. 我们对于地上和地下部分是否对生物多样性有不同反应仍然了解很少, 这也许在一定程度上阻碍了对生物多样性—生态系统功能的深入了解.

土壤含水量微小差异也能引起种子萌发的显著差异和湿地群落的植物多样性^[32]. Morse 等人^[33]认为物种多样性随资源分布类型的不同而变化, 而资源分布类型依生物有机体大小和生活环境的需求而改

变. 生物量(地上、地下生物量)与土壤含水量(0~30 cm)、土壤养分(土壤有机质、土壤全氮)显著相关表明了土壤含水量和土壤养分(特别是表土层)的波动影响群落生物量的分布. 在大部分生态系统中优势植物种控制着生态系统过程, 如生产力、物质分解和营养循环^[34]. 不同植物种有着不同根系深度^[35], 不同方式的养分吸收能力^[36]或不同类型的氮的相对吸收率^[37]. 在高寒草甸特别是藏嵩草沼泽化草甸群落, 其地下生物量大部分集中在0~10 cm土层, 土壤养分同样也分布在0~10 cm^[5,38], 土壤提供于植物群落的土壤碳氮含量增加, 植物群落生产力随之提高. 换言之, 物种数较为贫乏的自然群落, 物种特征(高水平养分的反映能力)与竞争作用一样决定生态系统过程(如生产力), 优势种(嵩草属)影响多样性和生产力之间的关系. 同样在单优势种植物群落中, 优势种对其他不同的限制性资源(光、水分及其他养分)的吸收能力增强, 植物生长发育因根系量摄取的C及N量的增加而加快.

以前的研究表明, 植物凋落物的积累减少群落物种丰富度^[39]. 一般来说, 植物凋落物本身比植被盖度更能影响总的物种丰富度和实生苗(seedling)物种丰富度, 因为增加的凋落物量作为一个过滤器, 仅允许某些物种萌发而且穿过凋落物层^[40], 遮阴作用同样也影响种籽萌发和实生苗的存活^[41,42]. 我们的研究发现, 藏嵩草草甸(99.95±0.41 g/m²)、小嵩草草甸(39.17±1.91 g/m²)和矮嵩草草甸(43.65±4.52 g/m²)群落植物凋落物量存在明显差异, 且与土壤含水量的变化相一致, 也许植物凋落物和植被盖度的相对重要性随土壤有效水分量的变化而变化. 在藏嵩草沼泽化草甸群落, 嵩草属优势植物种能耐水分和厌氧土壤环境, 而这种环境条件限制其他高寒草甸植物种, 使物种间(种内和种间)竞争增加, 物种多样性降低而群落生产力逐渐提高; 小嵩草草甸和矮嵩草草甸群落由不同生活型的物种组成, 物种多样性较高. 群落物种丰富度在很大程度上取决于生物间的交互作用, 特别是物种间的竞争作用^[43]. 植物群落组成上许多表面上看起来冗余的物种当竞争同一资源时实现共存^[44].

地上生物量和地下生物量的分布很大程度上受到物种特征、生长类型的影响, 而空间梯度上土壤含水量和土壤条件的变化决定物种特征及其生长类型,

这有助于更好地理解资源的空间分布影响物种数量及其生活型, 从而实现一个群落中物种共存、定居和繁殖.

致谢 感谢青海省畜牧兽医科学院草原研究所施建军副研究员、董全民博士在野外工作上的帮助.

参 考 文 献

- 1 Dwire K A, Kauffman J B, Brookshire E N J, et al. Plant biomass and species composition along an environmental gradient in montane riparian meadows. *Oecologia*, 2004, 139: 309—317[DOI]
- 2 Brinson M M, Lugo A E, Brown S. Primary production, decomposition and consumer activity in freshwater wetlands. *Annu Rev Ecol Syst*, 1981, 12: 123—161[DOI]
- 3 Schipper L A, Cooper A B, Harfoot C G, et al. Regulators of denitrification in an organic soil. *Soil Biol Biochem*, 1993, 25: 925—933 [DOI]
- 4 China vegetation edit commission. *China vegetations*. Beijing: Science Press, 1980
- 5 周兴民. 中国嵩草草甸. 北京: 科学出版社, 2001
- 6 王启基, 王文颖, 邓自发. 青海海北地区高山嵩草草甸植物群落生物量动态及其能量分配. *植物生态学报*, 1998, 27(3): 222—230
- 7 Billings W D, Mooney H A. The ecology of arctic and alpine plants. *Biol Rev*, 1968, 43: 481—529
- 8 Parsons A N, Welker J M, Wookey P A, et al. Growth responses of four sub-Arctic dwarf shrubs to simulated environmental change. *J Ecol*, 1994, 82: 307—318[DOI]
- 9 Press M C, Potter J A, Burke M J V, et al. Responses of a subarctic dwarf shrub heath community to simulated environmental change. *J Ecol*, 1998, 86: 315—327[DOI]
- 10 Fisk M C, Schmidt S K, Seastedt T R. Topographic patterns of above- and belowground production and nitrogen cycling in alpine tundra. *Ecology*, 1998, 79: 2253—2266
- 11 王启基, 周兴民, 张堰青, 等. 高寒小嵩草草原化草甸植物群落结构特征及其生物量. *植物生态学报*, 1995, 19: 225—235
- 12 王启基, 周立, 王发刚. 放牧强度对冬春草场植物群落结构及功能的效应分析. 高寒草甸生态系统(第4集). 北京: 科学出版社, 1995. 353—364
- 13 李英年, 王勤学, 古松, 等. 高寒植被类型及其植物生产力的监测. *地理学报*, 2004, 59: 40—48
- 14 李英年, 赵新全, 王勤学, 等. 青海海北高寒草甸五种植被生物量及其环境条件比较. *山地学报*, 2003, 21: 257—264
- 15 Wang D, Sun R, Wang Z, et al. Effects of temperature and photoperiod on thermogenesis in plateau pikas (*Ochotona curzoniae*) and root voles (*Microtus oeconomus*). *J Compara Physiol B*, 1999, 169: 77—83[DOI]
- 16 FAO. The Euphrates Pilot Irrigation Project. Methods of Soil analysis, Gadeb Soil Laboratory (A laboratory manual). Rome: Food and Agriculture Organization, 1974
- 17 Bremner J M, Mulvaney C S. Nitrogen total. p.595-624. In: Page A L ed. *Methods of Soil Analysis*. Agronomy. No.9, Part 2: chemical and microbiological properties, 2nd ed. Madison W Z: American

- Society Agronomy, 1982
- 18 Olsen S R, Sommers L E. Phosphorus. p.403-430. In: page A L ed. *Methods of Soil Analysis*. Agronomy. No.9, Part 2: Chemical and microbiological properties, 2nd ed. Madison W Z: American Society Agronomy, 1982
 - 19 SPSS Incorporated SPSS for Windows, Version 10.0. SPSS Incorporated, Chicago, Illinois. 2000
 - 20 Johansson M E, Nilsson C. Responses of riparian plants to water-level variation in free-flowing and regulated boreal rivers: An experimental study. *J Appl Ecol*, 2002, 39: 971—986[DOI]
 - 21 Kellogg C H, Bridgman S D, Leicht S A. Effects of water level, shade and time on germination and growth of freshwater marsh plants along a simulated successional gradient. *J Appl Ecol*, 2003, 91: 274—282
 - 22 Silvertown J, Dodd M E, Gowing D J G, et al. Hydrologically defined niches reveal a basis for species richness in plant communities. *Nature*, 1999, 400: 61—63[DOI]
 - 23 Fagerstedt K. Development of aerenchyma in roots and rhizomes of *Carex rostrata* (Cyperaceae). *Nor J Bot*, 1992, 12: 115—120
 - 24 Perata P, Alpi A. Plant responses to anaerobiosis. *Plant Sci*, 1993, 93: 1—17[DOI]
 - 25 Tilman D, Wedin D. Plant traits and resource reduction for five grasses growing on a nitrogen gradient. *Ecology*, 1991, 72: 685—700[DOI]
 - 26 Dwire K A. Relationship among hydrology, soils, and vegetation in riparian meadows: Influence in organic matter distribution and storage. PhD thesis. Oregon State University, Corvallis, Oregon. 2001
 - 27 Mittelbach G G, Steiner C F, Scheiner S M, et al. What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology*, 2001, 82: 2381—2396
 - 28 Anderson T M, McNaughton S J, Ritchie M E. Scale-dependent relationships between the spatial distribution of a limiting resource and plant species diversity in an African grassland ecosystem. *Oecologia*, 2004, 139: 277—287[DOI]
 - 29 Casper B B, Jackson R B. Plant competition underground. *Annu Rev Ecol Syst*, 1997, 28: 545—570[DOI]
 - 30 Gough L, Grace J B, Taylor K L. The relationship between species richness and communities: the importance of environmental variables. *Oikos*, 1994, 70: 271—279[DOI]
 - 31 Grace J B. The factors controlling species density in herbaceous plant communities: An assessment. *Perspec Plant Ecol Evol Syst*, 1999, 2: 1—28[DOI]
 - 32 Vivian-Smith G. Microtopographic heterogeneity and floristic diversity in experimental wetland communities. *J Ecol*, 1997, 85: 71—82[DOI]
 - 33 Morse D R, Lawton J H, Dudson M M, et al. Fractal dimension of vegetation and the distribution of arthropod body lengths. *Nature*, 1985, 314: 731—732[DOI]
 - 34 Schlesinger W H, Raikes J A, Hartley A E, et al. On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems. *Ecology*, 1996, 77: 364—374[DOI]
 - 35 Berendse F. Interspecific competition and niche differentiation between *Plantago Lanceolata* and *Anthoxanthum odoratum* in a natural hayfield. *J Ecol*, 1983, 71: 379—390[DOI]
 - 36 Fayley R A, Fitter A H. The responses of seven co-occurring woodland herbaceous perennials to localized nutrient-rich patches. *J Ecol*, 1999, 87: 849—859[DOI]
 - 37 Nordin A, Högberg P, Näsholm T. Soil N form availability and plant N uptake along a boreal forest productivity gradient. *Oecologia*, 2001, 129: 125—132[DOI]
 - 38 Wang Q J, Wang W Y, Deng Z F. The dynamics of biomass and the allocation of energy in alpine *Kobresia* meadow communities, Haibei region of Qinghai province. *Acta Phytoecol Sin*, 1998, 22(3): 222—230
 - 39 Xiong S, Nilsson C. Dynamics of leaf litter accumulation and its effects on riparian vegetation: A review. *Bot Rev*, 1997, 63: 240—264
 - 40 Xiong S, Nilsson C, Johansson M E, et al. Responses of riparian plants to accumulation of silt and plant litter: The importance of plant litter. *J Veg Sci*, 2001, 12: 481—490[DOI]
 - 41 Tilman D. Species richness of experimental productivity gradients: How important is colonization limitation? *Ecology*, 1993, 74: 2179—2191[DOI]
 - 42 Juttila H M, Grace J B. Effects of disturbance on germination and seedling establishment in a coastal prairie grassland: A test of the competitive release hypothesis. *J Ecol*, 2002, 90: 291—302[DOI]
 - 43 Tilman D. Secondary succession and pattern of plant dominance along experimental nitrogen gradients. *Ecol Monogr*, 1987, 57: 189—214 [DOI]
 - 44 Walker B H. Biodiversity and ecological redundancy. *Conserv Biol*, 1992, 6: 18—23[DOI]