

# 小嵩草群落——高寒草甸地带性植被放牧 压力下的偏途顶极群落

李以康<sup>1</sup>, 林丽<sup>1</sup>, 张法伟<sup>1</sup>, 梁东营<sup>1,2</sup>, 王溪, 曹广民<sup>1</sup>

(1. 中国科学院西北高原生物研究所, 青海 西宁 810001; 2 中国科学院研究生院, 北京 100039)

**摘要:** 采用以空间代时间的方法, 研究了高寒草甸小嵩草群落的发生、发育、演化, 处于不同退化阶段小嵩草群落在自然与人工干预恢复过程中, 植被、地表特征的变化, 探索小嵩草群落在高寒草甸生态系统中的地位及其对系统稳定性的作用。结果表明, 青藏高原上小嵩草群落的大面积发育是高原地带性植被禾草矮嵩草群落在长期超载放牧下退化演替的结果, 它逆向演替经历了矮嵩草群落后退化为小嵩草群落; 而对不同退化程度小嵩草群落采取封育措施后, 小嵩草群落可以恢复为禾草矮嵩草群落(或者向着以禾草为优势种的群落演替); “黑土滩”上人工建植禾草草地经过 11 a 的发展, 杂类草进入, 矮嵩草斑块发展, 向着顶极植被——禾草矮嵩草群落的方向发展。禾草矮嵩草群落是青藏高原的地带性植被, 而小嵩草群落是地带性植被超载放牧下的偏途顶极群落。

**关键词:** 地带性植被; 偏途演替; 青藏高原; 小嵩草群落

**中图分类号:** Q948

**文献标识码:** A

群落演替是指在一定区域内, 群落随时间而变化, 由一种类型转变为另一种类型的生态过程<sup>[1]</sup>; 而随着群落演替的进展, 最后出现一个相对稳定的群落阶段, 称之为顶极群落。依演替趋向可分为进展演替和逆行演替。在青藏高原上, 放牧和气候变化等因素导致高寒草甸不断退化<sup>[2,3]</sup>。Tansley (1935)认为, 放牧可导致一个亚演替顶极, 放牧条件下的演替可以完全沿着固定的系列进行到偏途顶极群落<sup>[4]</sup>。小嵩草 (*Kobresia pygmaea*) 群落集中分布在海拔 3 500 m 以上的干旱地带<sup>[5]</sup>, 被认为是分布于高原山地阳坡的地带性植被<sup>[2]</sup>, 占青海省草地面积的 12.3%。禾草矮嵩草群落占据着高原广大区域的山间滩地、山地偏阳坡, 是青藏高原高寒草甸的顶极演替植被<sup>[2,3]</sup>。然而, 现今小嵩草群落已经成为高原上的优势植物种群, 原本禾草矮嵩草群落分布的草甸也大多演变成了小嵩草群落, 这与现有

的青藏高原植被分布规律相悖。造成此植被分布格局的演替动力是什么? 会对高寒草地的可持续利用与生产力产生怎样的影响? 为此, 2008年, 我们在青海省北部的祁连山区和南部的三江源腹地, 进行了有关高寒草地植物群落正逆向演替过程与趋势的研究, 拟为高寒草地的可持续管理提供理论依据。

## 1 研究地区与方法

### 1.1 样地概况

将高寒草甸植被的演替划分为逆向(退化)和正向(进展)演替两个过程, 逆向演替过程分为禾草—矮嵩草群落、矮嵩草群落、小嵩草群落和杂类草—黑土型次生裸地 4 个阶段<sup>[3]</sup>。同时把小嵩草群落依据退化程度的不同进一步划分为正常小嵩草群落、草毡表层加厚期、草毡表层裂缝期和草毡表层剥

收稿日期 (Received date): 2009-09-20; 改回日期 (Accepted): 2010-01-21.

基金项目 (Foundation item): 国家自然科学基金重点基金 (30730069)、中国科学院知识创新重要方向性项目 (KZCX2-YW-Q1-06)、国家自然科学基金面上项目 (30970520) 资助。 [Key Projects supported by National Natural Science Foundation of China (30730069) the Important Directive Innovative Found of Chinese Academy of Sciences (KZCX2-YW-Q1-06), National Natural Science Foundation of China (30970520).]

作者简介 (Biography): 李以康 (1973-) 男, 山东临沂人, 工程师, 主要从事草地生态学研究。 [Li Yikang (1973-) male born in Linyi Shandong, engineer, mainly in the research of grassland ecology. E-mail: liykang501@163.com.]

蚀期。样地分别设置于青海省果洛藏族自治州(简称果洛州)玛沁县、达日县;玉树藏族自治州(简称玉树州)玉树县和海北州祁连县、门源县。

高寒草甸的逆向演替,指草甸在长期超载放牧作用下的演替过程。包括:

1. 门源县皇城乡桌子掌和门源种马场风匣口样地:相距 5 km,植被由禾草—矮嵩草群落向矮嵩草群落、再接着向小嵩草群落的演替,代表了高寒嵩草草地超载放牧演替的完整序列。草地作为冬春草场进行正常放牧。

2. 玉树县巴塘滩样地:位于山间滩地,代表了超载放牧作用下,植被由矮嵩草群落向小嵩草群落演替的过渡期。草地作为冬春草场进行正常放牧。

高寒草地的正向演替,指草地在放牧压力减轻、祛除或通过人为手段对退化高寒草地进行人工重建后,草地的演替过程。包括:

1. 玛沁县大武镇样地:设置于山间滩地,为正常小嵩草群落,退化轻。围栏封育,仅冬春季节进行放牧。设置围栏封育与对照两种处理。围栏区放牧时间约 3 个月,对照区放牧时间约 7 个月。

2. 门源县扣门子样地:设置于山地阳坡,代表了典型高寒小嵩草植被分布类型,自然草地处于小嵩草群落草毡表层加厚期。设置了围栏封育与对照处理,围栏区放牧时间约 4 个月,对照区放牧时间约 6 个月。

3. 祁连县俄博乡样地:设置于山间滩地,自然草地处于小嵩草群落草毡表层裂缝期,通过围栏封育,进行了为期 4 a 的禁牧,设置围栏封育与对照处理。

4. 达日县窝塞乡样地:位于山地阳坡,自然草地处于小嵩草群落草毡表层剥蚀期,草地极度退化,形成了大小不一的剥蚀坑,剥蚀面积 60%~70%。设置了多年生人工草地与对照处理。将退化草地经过人工翻耕,建植多年生人工草地,经过 11 a 演变为自然地帶性植被。

各样地处理均利用牧户不同生产方式形成的自然梯度设立,处理草地位于同一地理单元,具有相同的地形、土壤,仅由于放牧强度或人为管理措施的不同而呈现不同的演化趋势(表 1)。

## 1.2 研究内容与方法

于 2008—08 进行群落特征调查和采样工作。

群落特征:采用样方法,随机选取 6 个面积为 25 cm×25 cm 样方进行植物群落特征(植物种分盖

度以及群落盖度)调查;然后齐地面分种剪草,烘干称量;重要值(IV)=(相对盖度+相对生物量)/2<sup>[6]</sup>;物种多样性采用 Patrick(1949)指数<sup>[7]</sup>。

地表特征:采用样带法,平行设置 3 条 50 m 长的样带(带间间隔 10 m),每条样带上隔 10 m 沿线的两侧各设置一个 50 cm×50 cm 的样方,调查内容包括禾草、矮嵩草、小嵩草、地表黑斑、秃斑、群落总盖度等。

功能群划分:根据植物的科属特征,将植物划分为禾草、杂类草和莎草科植物,由于莎草科植物中的矮嵩草、小嵩草在群落中的重要地位而分别单立为功能群。数据使用 SPSS13.0 和 SigmaPlot 0.0 进行分析处理。

## 2 结果与分析

### 2.1 放牧干扰下禾草矮嵩草群落逆向演替过程

放牧牲畜的选择性啃食和践踏对草原植物的影响较大,过度放牧导致青藏高原高寒草甸发生逆向演替,引起物种更替和植被变化。本研究发现,随着放牧强度的加大,群落盖度、地上生物量和 Patrick 多样性指数均不同程度降低(表 2)。草地在轻牧条件下,禾草矮嵩草为草地优势群落,随牧压增高,矮嵩草演替成为草地的优势种,如果牧压继续维持或加大,小嵩草则逐渐发展成为优势种,形成小嵩草群落。

草地退化表现为群落结构的变化<sup>[8,9]</sup>。放牧牲畜的选择性取食、践踏和牧草对放牧压力的响应策略及适应能力是产生这些变化的根本原因<sup>[10,11]</sup>。随着退化演替的进行,禾草在放牧压力下盖度极显著降低( $p<0.01$ ),地上生物量也显著下降,在小嵩草群落则进一步降低;矮嵩草的盖度和地上生物量也表现出了相同的趋势;小嵩草盖度大幅度显著升高,地上生物量增加;杂类草的盖度和生物量呈现出先降低后升高的趋势(图 1A、B)。过度放牧使禾草矮嵩草群落的禾草、矮嵩草生长受到抑制,小嵩草斑块增多、面积增大,小嵩草成为优势种。

群落演替,功能群重要值也随之发生相应的变化。禾草重要值在禾草矮嵩草群落和矮嵩草群落相近(图 1C),都显著高于小嵩草群落;矮嵩草的重要值随逆向演替的进行而逐渐降低;小嵩草和杂类草的重要值显著升高。退化最终导致禾草和矮嵩草在群落中的重要性降低,小嵩草和杂类草的重要值升高,群落成为以小嵩草为优势种的小嵩草群落。

表 1 样地基本情况  
Table 1 Description of the experiment sites

演替类型	地点	处理	地理位置	草地状况	演替趋势
逆向演替	青海省种马场风匣口	轻牧	37°45'N 101°33'E 3 200 m	冬春草场, 放牧较轻, 放牧藏羊。优势植物为垂穗披碱草 ( <i>Elymus nutans</i> ) 和矮嵩草 ( <i>Kobresia humilis</i> )	草矮嵩草群落 ↓ 矮嵩草群落 ↓ 小嵩草群落
	门源县皇城乡桌子掌	中牧	37°39.876'N 101°10.748'E 3 227 m	冬春草场, 时间 6 个月左右, 藏羊为主。优势植物为矮嵩草	
		重牧	37°40.051'N 101°10.661'E 3 255 m	冬春草场, 放牧时间长, 放牧牦牛。小嵩草占据绝对优势, 杂类草较多	
	玉树县巴塘滩	放牧	35°51.210'N 96°59.656'E 3 907 m	冬春草场, 处于矮嵩草向小嵩草过渡阶段, 地表呈现禾草—矮嵩草、矮嵩草和小嵩草群落斑块的镶嵌分布	
正向演替	果洛州大武镇	封育	34°27.843'N 100°12.477'E 3 744 m	2003 年封育, 仅冬春季节放牧, 约 4 个月。垂穗披碱草为优势植物	小嵩草群落 ↓ 禾草矮嵩草群落
		放牧	34°27.865'N 100°12.373'E 3 751 m	冬春草场放牧时间长, 放牧藏羊。小嵩草占据绝对优势, 没有黑斑和秃斑出现, 退化轻	
	门源县马场扣门子	封育	37°35.018'N 101°16.578'E 3 280 m	2003 年封育, 冬春草场放牧较轻。禾本科为优势功能群, 并将裂隙填满	
		放牧	37°35.018'N 101°16.578'E 3 280 m	冬春草场, 放牧时间在 7~8 个月。小嵩草有优势种, 地表开始有裂缝出现, 黑斑和秃斑多	
	祁连县俄博乡	封育	37°56.342'N 100°57.875'E 3 428 m	2004 年开始封育, 冬春草场, 放牧时间在 4 个月左右。禾本科植物为优势功能群, 特别在裂缝中生长较多	
		放牧	37°56.288'N 100°57.944'E 3 435 m	冬春草场, 主要放牧牦牛, 放牧时间在 6 个月左右, 小嵩草为优势种, 地表裂缝宽且长, 黑斑和秃斑严重	
人工草地	达日县窝塞乡	黑土滩 人工草地	33°34.411'N 99°54.251'E 4 086 m	土壤表层剥蚀, 原生植被西藏忍冬 ( <i>Lonicera tibetica</i> )、羊茅 ( <i>Festuca ovina</i> ) 呈斑块状分布, 细叶亚菊 ( <i>Ajania tenuifolia</i> ) 伴生, 鼠洞穴多但鼠类退出, 地面土壤及小石子为原生植被 30 cm 以下的心土	人工草地 ↓ 地带性植被
				11 a 人工草地, 主要植物为垂穗披碱草, 经过多年演替, (禾草矮嵩草群落) 出现了矮嵩草斑块, 杂类草入侵	

表 2 逆向演替过程群落特征变化  
Table 2 Plant community characteristics change of alpine meadow in the course of regressive succession

类型	盖度 Coverage(%)	地上生物量 Biomass Aboveground (g/m <sup>2</sup> )	物种多样性 Biodiversity
Z	96.6±0.6a	347.4±15.8a	22.8±1.77a
L	83.2±3.6b	300.5±18.1a	16.5±0.5b
S	68±3.7c	199.7±12.3b	17±0.63b

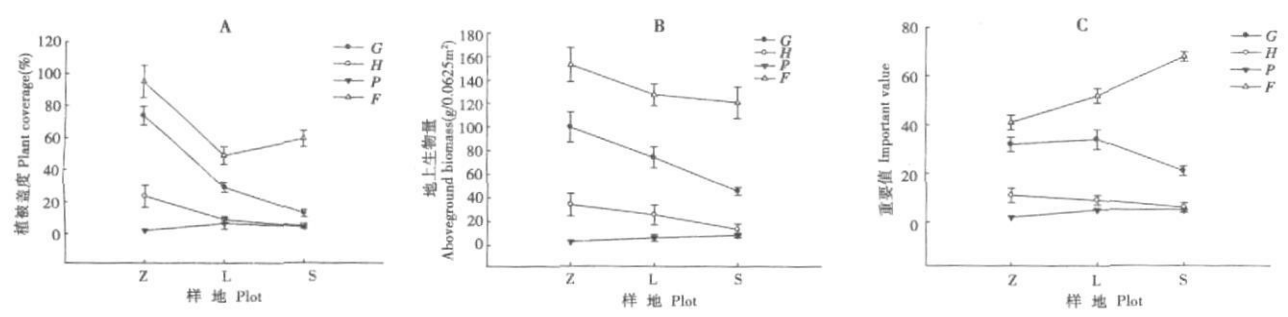
Z 代表禾草矮嵩草群落, L 代表矮嵩草群落, S 代表小嵩草群落。同一列字母不同表示差异显著 (p<0.05) 下同。

2.2 放牧干扰下矮嵩草群落逆向演替过程中的植被和地表特征变化

野外调查表明, 玉树县巴塘滩样地处于矮嵩草

群落向小嵩草群落的转化阶段, 样地的部分地段矮嵩草斑块分布多, 处于矮嵩草阶段; 而退化较重的地段则以小嵩草为绝对优势种, 处于小嵩草阶段。黑斑发育, 小黑斑面积为 50 cm<sup>2</sup> 左右, 大片黑斑在 11×11 m<sup>2</sup> 左右。

分别在矮嵩草和小嵩草占优势的地段进行样方调查 (表 3), 结果表明: 与矮嵩草样带相比, 在小嵩草样带矮嵩草盖度大幅度缩小 (缩小了近 3/4); 小嵩草样带上黑斑面积扩大近一倍, 地表出现了菌斑, 使雨水的渗入更困难, 同时植物生长稀疏, 蒸发增大, 土壤干旱化。退化后小嵩草斑块出现的几率更加普遍 (100% 出现) 而矮嵩草斑块的出现几率为 1/3 远低于退化之前, 斑块退缩。矮嵩草斑块退缩, 小嵩草斑块扩展, 黑斑扩大, 样地在放牧压力下向着



注：G代表禾草，H代表矮嵩草，P代表小嵩草，F代表杂类草。下同。  
图 1 逆行演替过程植物盖度、地上生物量和重要值的变化

Fig 1 Changes of plant coverage aboveground biomass and important value in the course of regressive succession

表 3 矮嵩草群落退化过程中矮嵩草样带和小嵩草样带的调查结果

Table 3 Comparative of *K. humilis* and *K. pygmaea* path during the alpine Kobresia meadow degradation (%)

类型	小嵩草盖度	矮嵩草盖度	杂类草盖度	黑斑盖度	小嵩草出现几率	矮嵩草出现几率	菌斑几率
	C (%)	C (%)	C (%)	C (%)	E R (%)	E R (%)	E. R (%)
矮嵩草样带 (H)	12.9	39.9	7.2	38.6	86	100	0
小嵩草样带 (P)	14	9.7	7.1	73.4	100	33.3	25%

注：H代表矮嵩草样带，P代表小嵩草样带，C代表盖度，E R代表出现几率。

小嵩草群落演替。

## 2.3 封育下不同退化程度高寒小嵩草群落的演替过程

### 2.3.1 对正常小嵩草群落 (S1) 进展演替的影响

对正常小嵩草群落封育后，植被盖度、地上生物量显著提高；物种多样性下降 ( $p < 0.05$ ) (表 4)。这一样地退化程度轻，植被盖度高，分布均匀，地表黑斑没有形成，矮嵩草和小嵩草呈现斑块状分布，斑块的面积不大，禾草在样地中分布多，封育后植被很快得到恢复。

表 4 封育对小嵩草群落特征的影响

Table 4 Influence of fencing on plant community characteristics of *K. pygmaea* meadow

类型	盖度 (%)	地上生物量	物种多样性
	Coverage	Biomass Aboveground (g/m <sup>2</sup> )	Biodiversity
S1	93.3 ± 1.67b	124.2 ± 12.5b	18 ± 1.16a
F	100a	237.9 ± 36.8a	13.3 ± 0.9b

功能群的结果表明，地上生物量的变化趋势与植被盖度的变化趋势一致 (表 5)。封育样地禾草盖度显著提高 (高出对照 2.95 倍)、地上生物量显著提高；矮嵩草和杂类草盖度、地上生物量变化不大；

小嵩草盖度大幅度缩小、生物量相应显著降低 (见表 5)。禾草为主要以种子繁殖的植物，种子的传播迅速扩大了禾草的生长范围，小嵩草斑块在禾草等较高植物的遮蔽和生长挤压之下，分布减少，斑块退缩，呈现出零星分布的状态，封育对各功能群影响最大的就是禾草和小嵩草的生长。草地被较高的禾草遮蔽，恢复成为以禾草为优势植物的典型禾草嵩草草甸。

生长的改变使功能群的重要值发生变化 (见表 5)，封育样地禾草重要值大幅度提高；矮嵩草重要值变化不大；小嵩草重要值大幅度降低，由小嵩草群落的绝对优势种成为封育样地的偶见种；杂类草的重要值在封育后降低了 15.4%。说明封育是使小嵩草生长减退、禾草恢复、草甸类型发生转化的有效措施。退化不严重的小嵩草群落在封育后，这两类植物的兴衰更替使群落的性质发生变化，由小嵩草群落正向演替成为禾草矮嵩草群落。

### 2.3.2 对草毡表层加厚期 (S2) 小嵩草群落进展演替的影响

高寒草甸随着退化的严重草毡表层厚度会逐渐加厚<sup>[12]</sup>，草毡表层加厚期的草甸植被盖度降低，地表出现了比较严重的黑斑和秃斑，有裂缝出现，禾草零星分布，长势低矮。对这一时期小嵩草草甸封育后，植被盖度、地上生物量得到显著提高；但对物种

表 5 封育对小嵩草群落植被的影响  
Table 5 Influence of fencing on K. pygmaeameadow plant

类型	盖度 Coverage(%)		地上生物量 Biomass(g/m <sup>2</sup> )		重要值 IV(%)	
	F	S1	F	S1	F	S1
禾草 Gramineous	54.0±9.0a	13.7±2.2b	88.9±11.2a	14.6±4.8b	36.8±4a	12.0±6.0b
矮嵩草 K. humilis	6.0a	6.3±0.9a	12.0a	6.7±1.6a	5.4a	5.5±1.0a
小嵩草 K. pygmaea	3.0±0.5b	51.0±2.0a	4.5±1.6b	29.9±6.4a	1.7b	32.0a
杂类草 Forbs	77.8±8.4a	53.3±6.4a	78.9±16a	66.7±16a	41.6±3a	48±1.0a

同一项目同一行字母不同表示差异显著。

多样性影响不大(表 6)。封育对物种更替影响与封育时间和退化程度有关,物种演替需要更长的时间,短期封育对植被生长恢复影响更明显。

表 6 封育和未封育样地草甸群落特征比较  
Table 6 Plant community characteristics of alpinemeadow in fencing and non-fencing

类型	盖度 (%)	地上生物量	物种多样性
	Coverage	Biomass Aboveground (g/m <sup>2</sup> )	Biodiversity
S2	80.75±0.8b	209.1±14.4b	16.5±1.9a
F	89±3.8a	278.4±22.1a	17.67±1.2a

封育后主要功能群的变化见表 7。禾草盖度和地上生物量显著提高;矮嵩草和杂类草的盖度、生物量没有出现显著变化;小嵩草斑块在封育样地中基本消失,地上生物量显著降低(降低了 83%)(表 7)。禾草为牛羊喜食的牧草,封育后,牧压减轻,能够正常的完成生殖生长,繁殖迅速,分布更广泛;矮嵩草斑块逐渐缩小,小嵩草斑块数量减少、面积退缩,生长受到限制最大。草地进展演替成为以禾草为主的群落。

封育样地禾草和矮嵩草的重要值分别降低了 33%、39%;杂类草重要值变化不大;小嵩草重要值

显著降低(见表 7)。小嵩草退出群落的优势种地位,小嵩草群落进展演替成为以禾草为优势功能群的群落。处于草皮层加厚期的小嵩草草甸退化不是很严重,禾草分布还算普遍,虽然这一时期的地表出现了黑斑和秃斑,生长条件变差,但是禾草从裂缝中和原来存在的地方逐渐发展,经过一段时间的恢复,裂缝中逐渐填满禾草,同时逐渐改善草甸的生长条件,可以恢复到禾草占优势的群落。

2.3.3 对草毡表层裂缝期(S3)小嵩草群落进展演替的影响

小嵩草草甸在持续重度放牧下,草皮层不断增厚,草甸表层季节性融化与冻结交替进行使草皮层产生裂缝,特别是放牧牦牛的条件下,放牧越重,裂缝产生的越多、长并且宽,鼠类容易从裂缝处侵入,使草甸有进一步退化成为杂类草“黑土滩”的危险。封育对裂缝期小嵩草群落的恢复效果明显(表 8),盖度、生物量和物种多样性都得到显著提高。封育样地盖度比前面两个封育样地的盖度要低,这与小嵩草群落退化的比较严重有关。退化的越严重,恢复的效果更慢,需要的时间更长。

封育样地禾草盖度、地上生物量显著提高(分别提高 1.7倍和 0.84倍),重要值提高了 65%;矮嵩草盖度、生物量和重要值都比未封育样地显著提

表 7 封育对小嵩草草甸植被的影响  
Table 7 Influence of fencing on K. pygmaeameadow plant

类型	盖度 Coverage(%)		地上生物量 Biomass(g/m <sup>2</sup> )		重要值 IV(%)	
	F	S2	F	S2	F	S2
禾草 Gramineous	30.7±2.3a	21.3±1.7b	92.8±16a	48.8±8b	30.6±6a	23±2a
矮嵩草 K. humilis	11±1.7a	15.3±5.3a	26.7±3.2a	31.5±11a	9.4±0.2a	15.3±5.6a
小嵩草 K. pygmaea	1.1±0.3b	7.75±1.6a	3.2±0.6b	18.7±6.4a	1.4±0.3b	9±2a
杂类草 Forbs	72.2±6.1a	47.3±3.9a	109.3±35a	107±12.8a	48.6±8a	50.5±3a

表 8 封育对草甸群落特征的影响  
Table 8 Plant community characteristics of alpine meadow in  
fencing and non-fencing

类型	盖度 (%)	地上生物量	物种多样性
	Coverage	Biomass Aboveground (g/m <sup>2</sup> )	Biodiversity
S3	45.7 ±4b	91.5 ±4.8b	8 ±0.6b
F	83.7 ±3.8a	226.1 ±12.8a	11.3 ±0.7a

高;小嵩草和杂类草的盖度、生物量也有提高(表9)。封育后样地牧压降低,而裂缝中土质疏松更易于水分的流入渗透使土壤潮湿,适于禾草种子的萌发和生长,所以禾草首先从裂缝处恢复生长而逐渐向样地的其他部分进一步扩展,逐渐缩小黑斑改善样地植物生长环境,生长条件的改善使小嵩草和杂类草在封育后也得到了恢复。重要值的结果表明,封育样地小嵩草重要值显著降低,杂类草重要值也下降,说明虽然小嵩草和杂类草的生长得到恢复,但是在整个群落中的地位在下降,群落向着恢复为禾草矮嵩草群落的方向演替。

样方调查结果表明(表10),封育后禾草分布更加普遍(100%);矮嵩草盖度和出现的几率都增加了一半;小嵩草盖度和出现的几率还比较高,这与小嵩草群落处于裂缝期、退化严重、小嵩草的广泛分布

有关,有限的恢复时间使植被还没有完全恢复到禾草矮嵩草群落。严重的退化还导致草甸的表面产生了较多的黑斑和秃斑等。封育后,黑斑面积大幅度缩小;秃斑面积增大,出现几率也高,这可能与黑斑的转化有关,秃斑也为以种子繁殖为主的禾本科类植物入侵定植创造了条件。

2.4 草地草毡表层剥蚀期人工干预恢复的植被演替过程

草毡表层剥蚀期的小嵩草草甸是高寒草甸退化的严重阶段,草甸凸凹不平;老化草皮存在的斑块矗立,上面黑斑和秃斑发展;周围塌陷,草毡表层破坏,原生植被不存在,底土翻出,毒杂草丛生,已经没有利用价值和自行恢复的可能。为更好利用这类草地,通常采取种植禾草的恢复措施。窝塞草毡表层剥蚀期草甸上建立的人工草地经过11a的恢复生长,杂类草侵入,禾本科植物所占的比例和重要性降低,样地中已经出现了矮嵩草的斑块分布,新生长的矮嵩草斑块相对较小,丛径在3cm左右,但在群落中已经占据了重要地位(表11)。矮嵩草斑块的出现和杂类草在多年人工草地中所占比例的增大是人工草地发展趋势,经过多年的自然演替,群落由种植初期的纯粹人工草地慢慢向着当地的地带性植被—禾草矮嵩草群落演变。

表 9 封育对小嵩草草甸植被的影响  
Table 9 Influence of fencing on K. pygmaea meadow plant

类型	盖度 Coverage(%)		地上生物量 Biomass(g/m <sup>2</sup> )		重要值 IV(%)	
	F	S3	F	S3	F	S3
禾草 Gramineous	16.3 ±3.2a	6 ±0.6b	52.2 ±6.4a	11.7 ±3.2b	19.5 ±3.6a	11.8 ±2a
矮嵩草 K. humilis	2.7 ±0.2a	0.7 ±0.1b	4.3 ±0.6a	1.6 ±0.6b	2.3 ±0.4a	0.6 ±0.1b
小嵩草 K. pygmaea	34.3 ±1.4a	26 ±3a	43.4 ±9.6a	29.1 ±4.1a	25.6 ±2b	38.8 ±2.8a
杂类草 Forbs	53 ±4a	23.7 ±3.2b	87.4 ±12.8a	49.9 ±4.8a	44.1 ±3.4a	48.2 ±4.7a

表 10 封育与未封育草甸地表特征变化  
Table 10 Variation of soil surface characteristics in fencing and non-fencing meadow(%)

类型	小嵩草	禾草	矮嵩草	黑斑	秃斑	塌陷
	K. pygmaea	Gramineous	K. humilis	Black patch	Bald patch	Dent
F 盖度 Coverage(%)	17.7	64	7.3	1.7	4.3	20
出现几率 E. R(%)	73	100	20	27	60	20
S3 盖度 Coverage(%)	30	6.3	5	47.3	1	19
出现几率 E. R(%)	100	46.7	13.3	86.7	13.3	26.7

E R代表出现几率。

表 11 人工干预恢复的植被演替  
Table 11 Vegetation succession under the manual intervention of restoration

类型	盖度 Coverage(%)		地上生物量 Biomass(g/m <sup>2</sup> )		重要值 IV(%)	
	M	B	M	B	M	B
禾草 Gramineous	24 ±4 a	7 ±2. 1b	2. 27±0. 4 a	0. 33 ±0. 1b	22 ±3 a	6 ±2b
矮嵩草 K. humilis	14	0	0. 65	0	10	0
小嵩草 K. pygmaea	0	0	0	0	0	0
杂类草 Forbs	79 ±12. 2 a	69. 2 ±9. 8a	6. 2 ±0. 9a	9. 3 ±1. 4 a	66 ±2b	94 ±4a

注: M代表人工草地, B代表草毡表层剥蚀期草甸。

3 讨论

在群落的逆向、正向演替和人工草地恢复系列中, 为避免样地选取不当对演替系列的干扰, 所选样地基本直接相邻, 尽可能减少空间因素对时间因素干扰<sup>[13]</sup>。草地退化是生态系统逆行演替的一种过程, 在这一过程中, 打破原有的稳态和有序性, 系统向低能量级转化, 或在低能量级水平上形成偏途顶极, 建立新的亚稳态<sup>[14]</sup>。在关于群落演替的理论中, 多关注演替过程、演替类型和顶极群落<sup>[15]</sup>, 而较少对偏途顶极的研究。偏途顶极不稳定, 当外力影响消失后, 可以向真正的顶极方向演替。

青藏高原的草地退化过程中, 草甸退化导致土壤干旱化。Kobayashi<sup>[16]</sup>等研究发现, 放牧家畜践踏能够显著减少阳坡地土壤水分并导致物种丰富度的降低, 增加土壤紧实度、降低土壤透气性和透水性<sup>[10]</sup>; 蔡晓布等<sup>[17]</sup>发现退化使藏北高寒草原 0~10 cm 土层土壤含水量呈显著减少趋势; 郭正刚等<sup>[18]</sup>也发现退化使土壤含水量下降, 植被类型发生转化; 高寒草甸随着退化程度加大, 土壤湿度逐渐减小<sup>[19]</sup>。果洛州和玉树州等地的气象资料表明, 这些地区年均降水量在 600 mm 左右, 多集中在 5~9 月, 雨热同期<sup>[19-20-22]</sup>, 水分并不是限制植物生长的环境因子。那么很可能小嵩草群落不是原本就存在于山地阳坡的地带性植被, 而是禾草矮嵩草群落放牧演替的结果, 特别是小嵩草草甸表层形成的黑斑, 犹如一层坚硬外壳, 使水分渗入困难; 而随着退化导致的植被盖度降低, 草甸表面蒸发增大, 持水能力降低, 加剧了土壤干旱。而小嵩草对这种干旱环境的适应, 也使其成为放牧压力下的偏途顶极成为可能。

围栏封育能够改变退化草地的群落结构<sup>[20-23-24]</sup>, 李青云<sup>[25]</sup>通过对不同退化程度小嵩草群

落 3 a 的封育结果表明, 植物群落都朝着未退化的方向发展; 马玉寿等<sup>[20]</sup>认为轻度退化草地的恢复改良应以封育为主, 一般封育 2~3 a 后草地即可恢复到初始状态, 中度退化草地约需要 5~8 a 时间。小嵩草群落在减轻放牧压力后可以恢复为禾草矮嵩草群落, 与原来认为小嵩草是地带性植被相矛盾, 小嵩草群落在合适的条件下能够重建顶极群落。说明小嵩草群落并不属于原本就存在的地带性植被, 而是禾草矮嵩草群落在放牧压力下偏途演替的结果。

物种对干扰的响应不同而通常被分为耐牧种和不耐牧种<sup>[26]</sup>, 放牧牛羊的选择性取食也促进了群落物种的兴替。通常认为矮嵩草群落是青藏高原的放牧演替顶极<sup>[27]</sup>, 而在现今的青藏高原矮嵩草群落很少存在。禾草矮嵩草群落在放牧压力下退化为矮嵩草群落, 但矮嵩草群落存在的时间很短 (大致 4 a 左右的时间), 在放牧压力下进一步退化为小嵩草群落。放牧加重下, 矮嵩草无性系分蘖生物量呈下降趋势<sup>[9]</sup>; 退化越严重越不利于矮嵩草的营养生长<sup>[28]</sup>。草原群落在长期过度放牧作用下植物个体小型化, 是植物抵御过度放牧的行为<sup>[29]</sup>。小嵩草植株更低矮, 主要靠营养繁殖<sup>[30]</sup>, 更适于抵抗牛羊的过度啃食, 同时小嵩草纤细和三钝棱的秆有利于减少水分的过度蒸发。从矮嵩草和小嵩草生理特征来说, 小嵩草具有比矮嵩草更耐牧的生理优势, 从而小嵩草群落具有更稳定耐牧的特点, 使其成为演替顶极群落。

青藏高原高寒草甸的退化是一个复杂的过程, 曹广民<sup>[3]</sup>认为禾草矮嵩草群落经过小嵩草群落的演替过程更为普遍。禾草矮嵩草群落经过偏途演替成为小嵩草群落, 既有小嵩草本身耐牧耐践踏抗干旱的特点决定的, 也是高寒草甸在持续的放牧压力下的结果, 如果持续长时间的过度放牧, 超过了小嵩草草甸的自我维持和恢复能力, 将导致草甸的严重

退化。认识清楚这一点,深化对高寒草甸植物群落演替规律的认识,对于更好的利用高寒草甸具有重要的理论和实践意义。

## 参考文献 (References)

- [ 1 ] Ge Feng Modern Ecology[ M]. Beijing Science Press 2002 [ 戈峰. 现代生态学[ M]. 北京: 科学出版社, 2002]
- [ 2 ] Zhou Xingmin Zhao Xinquan Cao Guangmin et al Chinese Kobresia Meadow[ M]. Beijing Science Press 2001: 62 ~ 68 [ 周兴民, 赵新全, 曹广民, 等. 中国嵩草草甸[ M]. 北京: 科学出版社, 2001: 62 ~ 68]
- [ 3 ] Cao Guangmin Du Yangong Liang Dongying et al Character of passive-active degradation process and its mechanism in alpine Kobresia meadow[ J]. Journal of Mountain Science 2007 25(6): 641 ~ 648 [ 曹广民, 杜岩功, 梁东营, 等. 高寒嵩草草甸的被动与主动退化分异特征及其发生机理[ J]. 山地学报, 2007 25(6): 641 ~ 648]
- [ 4 ] Sun Haiqun Zhou He Wang Pei Progress on grassland degenerated succession[ J]. Grassland of China 1999 1: 51 ~ 56 [ 孙海群, 周禾, 王培. 草地退化演替研究进展[ J]. 中国草地, 1999 1: 51 ~ 56]
- [ 5 ] Ma Yushou Lang Baining Li Qingyun et al Effect of fertilizing nitrogen rate and time on Kobresia pygmaea meadow grassland[ J]. Pratacultural Science 2003 20(3): 47 ~ 50 [ 马玉寿, 郎百宁, 李青云, 等. 施氮量与施氮时间对小嵩草草甸草地的影响[ J]. 草业科学, 2003 20(3): 47 ~ 50]
- [ 6 ] Ren Jizhou Research Method of Pratacultural Science[ M]. Beijing China Agriculture Press 1998 1 ~ 29 [ 任继周. 草业科学研究方法[ M]. 北京: 中国农业出版社, 1998 1 ~ 29]
- [ 7 ] Zhang Jintun Quantitative Ecology[ M]. Beijing Science Press 2004 86 ~ 87 [ 张金屯. 数量生态学[ M]. 北京: 科学出版社, 2004 86 ~ 87]
- [ 8 ] Dong Quamin Zhao Xinquan Ma Yushou et al Effects of Grazing on the major plant populations Niche in alpine Kobresia parva meadow cold-season pastureland[ J]. Chinese Journal of Grassland 2006 28(6): 10 ~ 17 [ 董全民, 赵新全, 马玉寿, 等. 放牧对高寒小嵩草草甸冷季草场主要植物种群生态位的影响[ J]. 中国草地学报, 2006 28(6): 10 ~ 17]
- [ 9 ] Dong Quamin Zhao Xinquan Ma Yushou et al Niche of main plant populations on a warm-season pastureland of alpine Kobresia parva meadow[ J]. Chinese Journal of Ecology 2006 25(11): 1323 ~ 1327 [ 董全民, 赵新全, 马玉寿, 等. 高寒小嵩草草甸暖季草场主要植物种群的生态位[ J]. 生态学报, 2006 25(11): 1323 ~ 1327]
- [ 10 ] Hou Fujiang Chang Shenghua Yu Yingwen et al A review on trampling by grazed livestock[ J]. Acta Ecologica Sinica 2004 24(4): 784 ~ 789 [ 侯扶江, 常生华, 于应文, 等. 放牧家畜的践踏作用研究评述[ J]. 生态学报, 2004 24(4): 784 ~ 789]
- [ 11 ] Wang Shiping Li Yonghong Degradation mechanism of typical grassland in Inner Mongolia[ J]. Chinese Journal of Applied Ecology 1999 10(4): 437 ~ 441 [ 汪诗平, 李永宏. 内蒙古典型草原退化机理的研究应用[ J]. 生态学报, 1999 10(4): 437 ~ 441]
- [ 12 ] Du Yangong Cao Guangmin Wang Qilan et al Effect of Grazing on Surface Character and Soil Physical Property in Alpine Meadow[ J]. Journal of Mountain Science 2007 25(3): 338 ~ 343 [ 杜岩功, 曹广民, 王启兰, 等. 放牧对高寒草甸地表特征和土壤物理性状的影响[ J]. 山地学报, 2007 25(3): 338 ~ 343]
- [ 13 ] Liu Meizhen Jiang Gaoming Yu Shunli et al Dynamics of plant community traits during an 18-year natural restoration in the degraded sandy grassland of Hunshandak Sandland[ J]. Acta Ecologica Sinica 2004 24(8): 1731 ~ 1737 [ 刘美珍, 蒋高明, 于顺利, 等. 浑善达克退化沙地恢复演替 18 年中植物群落动态变化[ J]. 生态学报, 2004 24(8): 1731 ~ 1737]
- [ 14 ] Li Bo The rangeland degradation in north China and its preventive strategy[ J]. Scientia Agricultura Sinica 1997 30(6): 1 ~ 9 [ 李博. 中国北方草地退化及其防治对策[ J]. 中国农业科学, 1997 30(6): 1 ~ 9]
- [ 15 ] Ma Ming Dou Fei Liu Zhongkuan et al Theoretical analysis on ecological succession[ J]. Journal of Hebei Agricultural Science 2009 13(8): 68 ~ 70 [ 马铭, 窦菲, 刘忠宽, 等. 生态演替的理论分析[ J]. 河北农业科学, 2009 13(8): 68 ~ 70]
- [ 16 ] Kobayashi T Hori Y, Nomoto N Effects of trampling and vegetation removal on species diversity and micro-environment under different shade conditions[ J]. Journal of Vegetation Science 8: 873 ~ 880 1997
- [ 17 ] Cai Xiaobu Zhang Yongqing Shao Wei Characteristics of soil fertility in alpine steppes at different degradation grades[ J]. Acta Ecologica Sinica 2008 28(3): 1034 ~ 1044 [ 蔡晓布, 张永青, 邵伟. 不同退化程度高寒草原土壤肥力变化特征[ J]. 生态学报, 2008 28(3): 1034 ~ 1044]
- [ 18 ] Guo Zhenggang Niu Fujun Zhan Hu et al Changes of grassland ecosystem due to degradation of permafrost frozen soil in the Qinghai-Tibet Plateau[ J]. Acta Ecologica Sinica 2007 27(8): 3294 ~ 3301 [ 郭正刚, 牛富俊, 湛虎, 等. 青藏高原北部多年冻土退化过程中生态系统的变化特征[ J]. 生态学报, 2007 27(8): 3294 ~ 3301]
- [ 19 ] Zhou Huakun Zhao Xinquan Zhou Li et al A study on correlations between vegetation degradation and soil degradation in the 'Alpine Meadow' of the Qinghai-Tibetan Plateau[ J]. Acta Pratacultural Sinica 2005 14(3): 31 ~ 40 [ 周华坤, 赵新全, 周立, 等. 青藏高原高寒草甸的植被退化与土壤退化特征研究[ J]. 草业学报, 2005 14(3): 31 ~ 40]
- [ 20 ] Ma Yushou Lang Baining Li Qingyun et al Study on rehabilitating and rebuilding technologies for degenerated alpine meadow in the Changjiang and Yellow river source region[ J]. Pratacultural Science 2002 19(9): 1 ~ 5 [ 马玉寿, 郎百宁, 李青云, 等. 江河源区高寒草甸退化草地恢复与重建技术研究[ J]. 草业科学, 2002 19(9): 1 ~ 5]
- [ 21 ] Wang Changting Long Ruijun Cao Guangmin et al Soil carbon and nitrogen contents along elevation gradients in the source region of Yangtze Yellow and Lancang rivers[ J]. Journal of Plant Ecology 2006 30(3): 441 ~ 449 [ 王长庭, 龙瑞军, 曹广民, 等. 三江源地区主要草地类型土壤碳氮沿海拔变化特征及其影响因素[ J]. 植物生态学报, 2006 30(3): 441 ~ 449]



- [ 22] Li Dongming Guo Zhenggang An Lizhe Assessment on vegetation restoration capacity of several grassland ecosystems under destroyed disturbance in permafrost regions of Qinghai-Tibet Plateau [ J ]. Chinese Journal of Applied Ecology 2008 19( 10 ): 2182 ~ 2188 [ 李东明, 郭正刚, 安黎哲. 青藏高原多年冻土区不同草地生态系统恢复能力评价 [ J ]. 应用生态学报, 2008 19( 10 ): 2182 ~ 2188 ]
- [ 23] Shao Xinqing Wang Kua Wang Yunwen Dynamics of plant community during natural restoration and succession of the Inner-Mongolia Steppe [ J ]. Acta Ecologica Sinica 2008 28( 2 ): 855 ~ 861 [ 邵新庆, 王喆, 王赞文, 等. 典型草原自然恢复演替过程中植物群落动态变化 [ J ]. 生态学报, 2008 28( 2 ): 855 ~ 861 ]
- [ 24] Li Yonghong Restoration dynamics of degraded grasslands in the typical steppe zone of Inner Mongolia [ J ]. Chinese Biodiversity 1995 3( 3 ): 125 ~ 130 [ 李永宏. 内蒙古典型草原地带退化草原的恢复动态 [ J ]. 生物多样性, 1995 3( 3 ): 125 ~ 130 ]
- [ 25] Li Qingyun Li Jianping Dong Quamin et al Study on the effect of fencing on Kobresia pygmaea alpine meadow pasture at different degrading stages in Yangtze and Yellow River Headwaters [ J ]. Pratacultural Science 2006 23( 12 ): 16 ~ 21 [ 李青云, 李建平, 董全民, 等. 江河源头不同程度退化小嵩草高寒草甸草场的封育效果 [ J ]. 草业科学, 2006 23( 12 ): 16 ~ 21 ]
- [ 26] Bai Yongfei Zhang Lixia Zhang Yan et al Changes in plant functional composition along gradients of precipitation and temperature in the Xilin river basin Inner Mongolia [ J ]. Acta Phytocologica Sinica 2002 26( 3 ): 308 ~ 316 [ 白永飞, 张丽霞, 张焱, 等. 内蒙古锡林河流域草原群落植物功能群组成沿水热梯度变化的样带研究 [ J ]. 植物生态学报, 2002 26( 3 ): 308 ~ 316 ]
- [ 27] Zhou Xingmin Wu Zhenlan Index of Vegetation and Plant [ M ]. Xining Qinghai People's Publishing House 2006 46 ~ 48 [ 周兴民, 吴珍兰. 植被与植物检索表 [ M ]. 西宁: 青海人民出版社, 2006 46 ~ 48 ]
- [ 28] Li Yonghong Research on the grazing degradation model of the main steppe rangelands in Inner Mongolia and some considerations for the establishment of a computerized rangeland monitoring system [ J ]. Acta Phytocologica Sinica 1994 18( 1 ): 68 ~ 79 [ 李永宏. 内蒙古草原草场放牧退化模式研究及退化监测专家系统雏议 [ J ]. 植物生态学报, 1994 18( 1 ): 68 ~ 79 ]
- [ 29] Wang Wei Liang Cunzhu Liu Zhongling et al Mechanism of Degradation Succession in Leymus Chinensis + Stipa Grandis steppe community [ J ]. Acta Phytocologica Sinica 2000 24( 4 ): 468 ~ 472 [ 王伟, 梁存柱, 刘钟龄, 等. 羊草+大针茅草原群落退化演替机理的研究 [ J ]. 植物生态学报, 2000 24( 4 ): 468 ~ 472 ]
- [ 30] Deng Zifa Xie Xiaoling Zhou Xingmin et al Study on reproductive ecology of Kobresia pygmaea population in alpine meadow [ J ]. Acta Bot Boreo-Occident Sin, 2002 22( 2 ): 344 ~ 349 [ 邓自发, 谢晓玲, 周兴民, 等. 高寒草甸小嵩草种群繁殖生态学研究 [ J ]. 西北植物学报, 2002 22( 2 ): 344 ~ 349 ]

## Kobresia pygmaea Community-disclimax of Alpine Meadow Zonal Vegetation in the Pressure of Grazing

LI Yikang LIN Li ZHANG Fawei LIANG Dongying WANG Xi CAO Guangmin

( 1 Northwest Institute of Plateau Biology Chinese Academy of Sciences Xining 810008 China

2 Graduated University of Chinese Academy of Sciences Beijing 100039 China )

**Abstract:** The method of spatial-temporal substitution was used to investigate the occurrence, development and evolution of alpine meadow *Kobresia pygmaea* community, the change process of vegetation characteristics of land surface in the course of natural and human intervene recovery of *Kobresia pygmaea* community in different degraded stage. We attempt to probe into the status of *Kobresia pygmaea* community in the alpine meadow and its effect on the system stability. Results showed that the extensive occurrence of *Kobresia pygmaea* meadow was the result of long term overgrazing in the Gramineae-*Kobresia humilis* community, and undergo *Kobresia humilis* community converse succession into *Kobresia pygmaea* community. Fencing the different degraded stage of *Kobresia pygmaea* community, *Kobresia pygmaea* community can restored to Gramineae-*Kobresia humilis* community (or succession toward the community of herb dominated); Forbs invaded *Kobresia humilis* patch developed and community developed to the climax community- Gramineae-*Kobresia humilis* community after the artificial grassland founded on the "Black beach" for 11 years. Gramineae-*Kobresia humilis* community is the zonal vegetation on Qinghai-Tibet plateau, and *Kobresia pygmaea* community is the disclimax of alpine meadow zonal vegetation in the pressure of overgrazing.

**Key words:** zonal vegetation, deflected succession, Tibetan plateau, *Kobresia pygmaea* community