

青藏高原纳木错水生植物多样性及群落生态学研究

李中强^{1,2,3} 张 萌² 徐 军²

(1. 湖北大学资源环境学院, 武汉 430062; 2. 中国科学院水生生物研究所, 东湖湖泊生态系统试验站, 淡水生态与生物技术国家重点实验室, 武汉 430072; 3. 武汉大学梁子湖湖泊生态系统国家野外科学观测研究站, 武汉 430072)

摘要: 野外采集和文献记载结果显示纳木错共有水生植物 34 种(变种), 隶属于 15 科 19 属。其中, 轮藻门植物 1 科 1 属 1 种、单子叶植物 7 科 8 属 16 种、双子叶植物 7 科 10 属 17 种。纳木错区水生植物区系整体上表现出鲜明的北温带性质。种联结分析表明纳木错水生植物种间相关性显著, 这些种组构成一个连续体。样地调查显示, 纳木错主要水生植物群落有 11 种, 以沉水植物群落类型为主, 兼有少量的浮叶植物群落。 β 多样性测度表明, 样地间种类组成随水环境差异变化明显。

关键词: 水生植物; 物种多样性; 群落; 数量特征; 联结度; 区系; 环境异质性; 纳木错

中图分类号: Q145⁺.2 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3207(2011)01-0001-13

青藏高原地区湖泊是世界上海拔最高、湖泊分布最为密集的湖群区, 大小湖泊 1500 多个, 湖泊总面积约占我国湖泊总面积的 30%。与我国低海拔地区湖泊生态系统相比, 青藏高原湖泊, 特别是高海拔湖泊, 现阶段受到人类活动直接影响较小。藏北地区的纳木错是世界上海拔最高的大湖, 同时也是我国仅次于青海湖的第二大咸水湖。纳木错作为冰川补给型湖泊其生态系统结构与功能的变化与气候环境变化表现出强烈的关联性。因此, 在全球气候变暖趋势得不到有效控制的情况下, 作为青藏高原地区湖泊生态环境演变的代表性湖泊, 深入研究和充分掌握这类生境中水生植物多样性和其群落学特点具有重要意义^[1]。然而, 由于历史原因, 这一地区未能经过系统地调查, 使得对这一地区的水生和湿生植物资源认识十分欠缺。因此纳木错水-陆交错区水生植物多样性及其群落生态学研究, 对于正确认识水生植物在水-陆交错区中的作用以及加强对纳木错保护区的水生植物资源的保护具有重要意义。

1 方 法

1.1 水生植物标本采集与数据收集

有关水生植物种多样性和分布数据来自于沿湖及流域的标本采集和相关文献。

野外调查 2009年8月在纳木错及其流域进行了大规模的水生植物多样性调查, 并用GPS在调查区域定位布设样地, 调查区域(图1)。调查区域水体包括部分流域河流、湖滨湿地、内湖、沼泽和纳木错大湖。水生维管植物包括那些光合作用部分永久地或一年中数月沉没水中或浮在水面的蕨类和种子植物^[2]。所采集的水生植物标本在实验室进行鉴定, 对一些存疑种请有关专家鉴定。地方新纪录种指纳木错流域未曾报道过的物种, 为纳木错流域新纪录。

资料收集 除野外调查所采集植物外, 一部分水生植物种类数据来自于文献。水生植物种类方面的数据主要来源于西藏自治区环境监测站的调查^[3]。另外一些重要数据来自于中国科学院昆明植物所、中国科学院青藏高原研究所多圈层综合观测研究站

收稿日期: 2009-12-10; 修订日期: 2010-10-11

基金项目: 国家自然科学基金“西藏纳木错湖水生生态系统结构与功能的初步研究(30870428)”、“水生植物生态化学计量学与多样性格局——以西北干旱区水生植物为例(30870260)”资助

作者简介: 李中强(1972—), 男, 湖北公安人; 副教授; 主要从事水生植物生态学研究。E-mail: lizhq@whu.edu.cn

通讯作者: 徐军(1978—), 男, 副研究员; 主要从事淡水生态学与稳定同位素生态学研究。E-mail: xujun@ihb.ac.cn

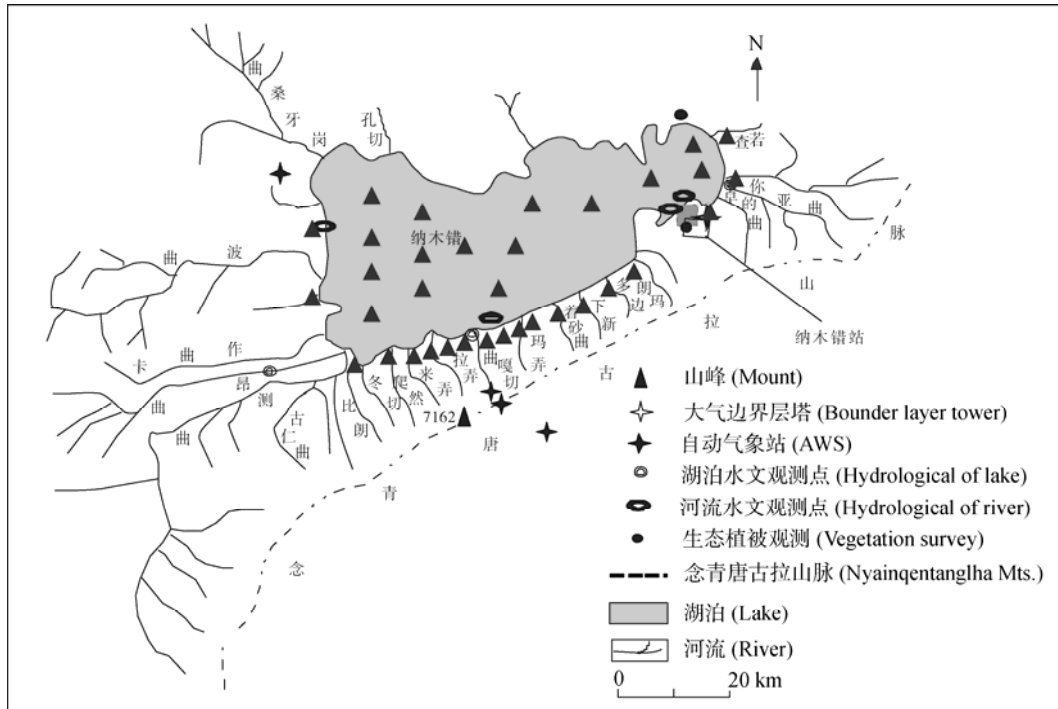


图 1 纳木错湿地植被调查样点分布(三角形表示采样点区域)

Fig. 1 The collection sites of aquatic plant in the Lake Nam Co, Tibetan Plateau (regular triangles represent sample sites)

多年来对纳木错野外调查尚未正规发表的一些资料。

1.2 水生植物群落分类与样方调查

依据水生植物外貌、结构和生态特征对水生植物群落进行分类。根据 Walker & Coupland^[4, 5]的标准, 沿湖岸周围选取样地的标准为: (1)优势种是乡土植物; (2)从植被方面来看, 表现均一, 没有明显的间断存在; (3)面积至少 100 m²。按照这些标准, 总共选择了 21 个样地, 它们分别位于纳木错的东、南、西湖滨草原与湖体交换的泻湖区等处。在每一样地采用随机方法进行取样, 根据样地大小, 样方数目为 10—20 不等。每一样方被分为 25 个 5 cm×5 cm 的方格, 记录每一物种的频度、盖度和多度。将每个样地的所有采集样方综合为一个大样方, 便于计算。群落盖度和多度的数量分级参照植物群落清查的主要内容、方法和技术规范^[6]。

1.3 数据分析

种关联度和相关性分析 在 21 个样地中, 共发现 25 种纳木错水生或湿生植物, 最终形成一个 25×21 的样地-物种原始数据矩阵。首先将原始数据矩阵转化为二元数据矩阵^[7], 然后利用列联表计算每一种对间的联结系数, 其显著性利用 χ^2 (Linear-by-Linear Association 线性联结校正) 进行双尾检验

和 2×2 列联表的 Fisher 精确检验。用原始数据矩阵计算不同种间的 Pearson 相关系数和秩相关系数, 并利用 t 检验来检验各自的显著性。所有的计算均采用 SPSS11.5 (SPSS Inc.) 完成。生态种组的划分依据为种间关联和种间协变分析结果显著 ($P < 0.05$), 而且正相关 ($R > 0$) 或正关联 ($ad > bc$); 同时也考虑物种间的生态习性和生境是否具有的一致性。

β -多样性分析 Wilson-Shmida β -多样性指数用于比较纳木错流域 21 个样方水生植物的差异程度及其相互关系; 因为 Wilson-Shmida 指数可以指示物种被生境分割的程度, 与 α -多样性一起构成整体多样性^[8-10]。其计算公式如下:

$$\beta T = \{g(H) + L(H)\} / (2a)$$

其中 $g(H)$ 是沿生境梯度 H 增加的物种数目; $L(H)$ 是沿生境梯度 H 丢失的物种数目, 即在上一个梯度中存在而在下一个梯度中没有的物种。 a 是各样方中平均物种数。不同环境梯度上共有种越少, β -多样性的值就越大。

重要值计算 根据某种植物的频度、多度和盖度决定其在某一特定群落中的重要值。重要值 = (相对频度 + 相对盖度 + 相对多度) / 3。

2 结 果

2.1 纳木错水生植物多样性

野外收集和文献记载结果显示纳木错共有水生植物 34 种(变种), 隶属于 15 科 19 属(附表 1)。其中, 轮藻门植物 1 科 1 属 1 种、单子叶植物 7 科 8 属 16 种、双子叶植物 7 科 10 属 17 种。

在所有的 15 科 19 属 34 种(变种)水生植物中, 共采集到的有 13 科 17 属 29 种(变种), 分别占科、属、种总数的 86.7%、89.5% 和 85.3%(表 1)。本次调查发现纳木错流域新纪录科 3 个: Characeae(轮藻科)、Callitrichaceae(水马齿科)和 Scrophulariaceae(玄参科)、新纪录属 3 个、新纪录种 7 个(表 1)。

纳木错水生植物优势科为莎草科(Cyperaceae)、毛茛科(Ranunculaceae)、眼子菜科(Potamogetonaceae)和小二仙草科(Haloragaceae), 这些科既具有较多的

物种同时又是群落中的优势类群。

在纳木错水生植物所有 15 科中毛茛科、莎草科种类最多, 所占比例分别为 26.47%和 20.59%。

考虑出现的相对频率, 眼子菜科、毛茛科、莎草科和角果藻科(Zannichelliaceae)是出现频率最高的科。最常见的属为眼子菜属(*Potamogeton*)、水毛茛属(*Batrachium*)、角果藻属(*Zannichellia*)和苔草属(*Carex*)。篦齿眼子菜(*P. pectinatus*)、角果藻(*Z. palustris*)、黄花水毛茛(*B. bungei* var. *flavidum*)和小水毛茛(*B. Eradicatum*)等是最常见的种类, 但生物量最大的种类为篦齿眼子菜、穗花狐尾藻(*Myriophyllum spicatum*)和黄花水毛茛。

纳木错水生植物特有类型较少, 在该地区没有特有的水生植物属和特有种的分布, 大部分种为广布种。

表 1 野外调查和文献记载的纳木错水生植物区系组成(科、属、种)

Tab. 1 Aquatic plant flora composition (families, genus and species) collected by field observation and described from the literature in the Lake Nam Co, Tibetan Plateau

	科 Families		属 Genus		种 Species	
	总数/文献记载 Total / Described	采集到/新纪录 Collected / New recorded	总数/文献记载 Total / Described	采集到/新纪录 Collected / New recorded	总数/文献记载 Total / Described	采集到/新纪录 Collected / New recorded
轮藻门 Charophyta	1/0	1/1	1/0	1/1	1/0	1/1
双子叶植物 Dicotyledon	7/5	7/2	10/8	10/2	17/12	15/5
单子叶植物 Monocotyledon	7/7	5/0	8/8	6/0	16/15	13/1
总数 Total	15/12	13/3	19/16	17/3	34/27	29/7

2.2 纳木错水生维管束植物属的分布区类型

纳木错地处藏北高原草原区的东南边缘, 属于高原亚寒带半干旱季风气候区, 气候寒冷。根据吴征镒先生^[11, 12]对中国种子植物属分布区类型的划分, 纳木错水生维管束植物区系属可以归入 2 个分布区类型和 1 个变型。

(1)世界分布属 这一成分本区共 14 属, 含 26 种, 归 13 科, 占纳木错种子植物总属数 77.78%。其中种类较多的属为苔草属 5 种、眼子菜属和毛茛属(*Ranunculus*)3 种, 其余的都只有 1—2 种。本类型中的绝大多数是多年生的草本植物, 是组成本区水生

植物区系的主要种类, 很多还是建群种, 如篦齿眼子菜、角果藻等。

(2)北温带分布及其变型 该分布类型在纳木错水生植物中共有 4 个属, 含 7 种, 归 2 科, 占纳木错种子植物总属数 22.22%。其中碱毛茛属(*Halerpestes*)为北温带分布, 水毛茛属、驴蹄草属(*Caltha*)和柳叶菜属(*Epilobium*)为北温带分布在本区的变型, 属北温带和南温带(全温带)间断分布。在北温带和南温带(全温带)间断分布类型中, 水毛茛属含 4 种, 该属植物中黄花水毛茛和小水毛茛是组成该区水生植物区系的重要种类, 在很多群落中为

建群种。

2.3 纳木错水生维管束植物种的联结和相关性分析

联结分析 根据联结分析中不同种间的联结显著性, 图 2 给出了一个星座图。分析结果表明, 除了篦齿眼子菜以外, 其他湿生植物间均存在不同显著度的关联性, 图的星座图清晰显示出种间联结的强弱性, 是一个连续性变异, 同时这些物种间均存在正相关的联结关系, 总的来看在纳木错湿地生境中不存在明显的间断。在星座图中, 除了篦齿眼子菜以外的 24 种湿地植物可以分为 2 组: I (3; 4; 6; 7; 9; 13; 20; 21; 24) 和 II (2; 5; 8; 10; 11; 12; 14; 15; 16; 17; 18; 19; 22; 23; 25)。很明显, I 组为沉水植物, II 组为挺水植物或湿生植物。

相关性分析 图 3 是不同种间相关系数的半

矩阵图。结果表明, Spearman 秩相关系数有 131 个种对呈正相关关系, 仅 1 个种对呈负相关关系, 其中正相关关系中, 10 个种对呈极显著正相关关系, 5 个呈极显著正相关关系, 其他 116 个种对为显著正相关关系。Pearson 相关关系和 Spearman 秩相关检验可以刻画种对间的数量变化关系, 与 Pearson 相关关系检验相比, Spearman 秩相关检验具有较高的灵敏度。根据显著的正相关关系可以看出, 三裂碱毛茛、批针叶毛茛、海韭菜、班戈毛茛、花萼驴蹄草、云生毛茛、细杆蘼草、展苞灯芯草、青藏苔草、双柱头蘼草、水湿柳叶菜、杉叶藻和青海苔草与其他物种间均存在高概率的相关关系, 这些物种均为

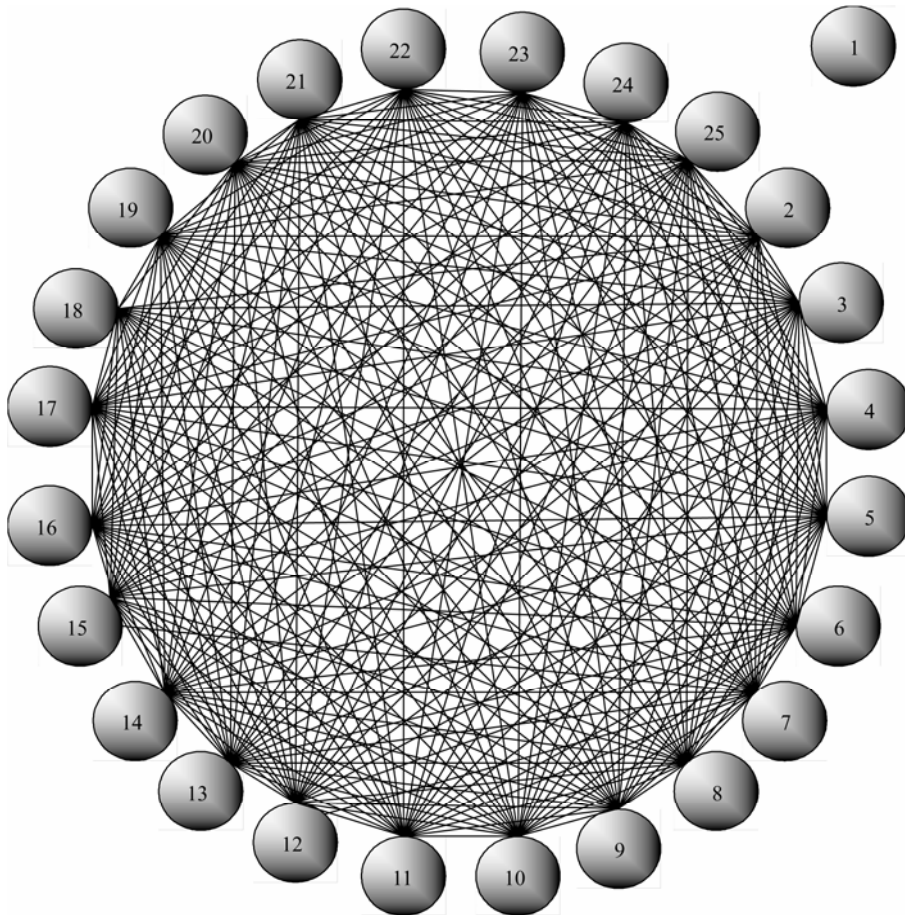


图 2 纳木错湖滨带常见水生植物种间关系的星座图(线段长度与 Chi-Square 值无关)

Fig. 2 The constellation diagram of species relationships showing the significant associations between the lake shore wetland species in Lake Nam Co, Tibet (The lengths of line segments are not related with Chi-Square values)

0.005 ≤ P < 0.025 用细实线表示显著正相关; 0.0005 ≤ P < 0.005 粗实线表示非常显著正相关; P < 0.0005 更粗实线和极显著正相关; 而 P ≥ 0.025 表示不存在关联性, 无线性连接; 序号代表物种, 其中 1. 篦齿眼子菜; 2. 三裂碱毛茛; 3. 黄花水毛茛; 4. 小水毛茛; 5. 水麦冬;

6. 毛柄水毛茛; 7. 沼生水马齿; 8. 西伯利亚蓼; 9. 角果藻; 10. 批针叶毛茛; 11. 海韭菜; 12. 班戈毛茛; 13. 轮藻; 14. 花葶驴蹄草; 15. 云生毛茛; 16. 细秆藨草; 17. 展苞灯芯草; 18. 青藏苔草; 19. 双柱头藨草; 20. 穗花狐尾藻; 21. 水茫草; 22. 水湿柳叶菜; 23. 杉叶藻; 24. 小眼子菜; 25. 青藏苔草

The fine solid line represents significant positive association, $0.005 \leq P < 0.025$; the thick solid line represents greatly significant positive association, $0.0005 \leq P < 0.005$; the thicker solid line represents extremely significant positive association, $P < 0.0005$ and no connecting line represents no association and $P \geq 0.025$. Numbers represent the species: 1. *P. pectinatus*; 2. *H. tricuspis*; 3. *B. bungei* var. *flavidum*; 4. *B. eradicatum*; 5. *T. palustris*; 6. *B. trichophyllum*; 7. *C. palustris*; 8. *P. sibiricum*; 9. *Z. palustris*; 10. *R. amurensis*; 11. *T. maritima*; 12. *R. banguensis*; 13. *Chara braunii*; 14. *C. scaposa*; 15. *Ranunculus longicaulis* var. *nephelogenes*; 16. *S. setaceus*; 17. *J. thomsonii*; 18. *C. moocroftii*; 19. *S. distigmaticus*; 20. *M. spicatum*; 21. *L. aquatica*; 22. *E. palustre*; 23. *H. vulgaris*; 24. *P. pusillus*; 25. *C. ivanovia*

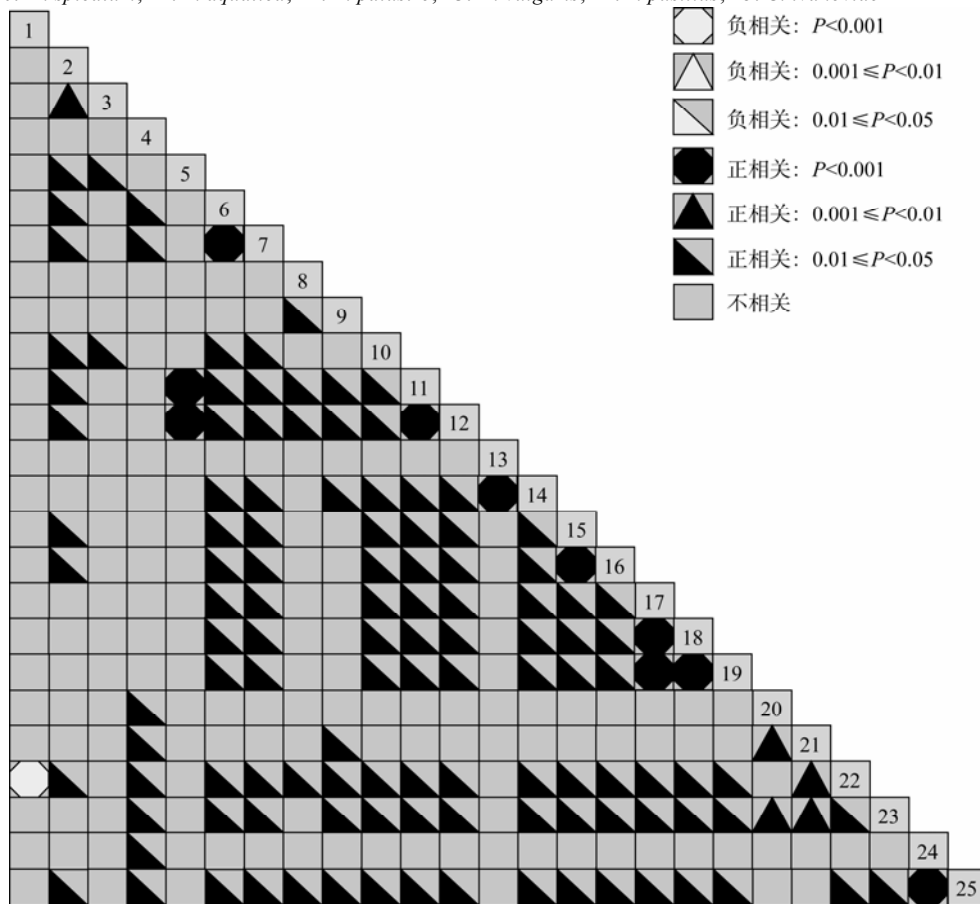


图 3 纳木错湿地植物常见种、优势种秩相关系数的半矩阵图

Fig. 3 The half-matrix diagram of Spearman correlation coefficient among lake shore wetland common species and dominant species in Lake Nam Co, Tibetan

序号代表物种: 1. 篦齿眼子菜; 2. 三裂碱毛茛; 3. 黄花水毛茛; 4. 小水毛茛; 5. 水麦冬; 6. 毛柄水毛茛; 7. 沼生水马齿; 8. 西伯利亚蓼; 9. 角果藻; 10. 批针叶毛茛; 11. 海韭菜; 12. 班戈毛茛; 13. 轮藻; 14. 花葶驴蹄草; 15. 云生毛茛; 16. 细秆藨草; 17. 展苞灯芯草; 18. 青藏苔草; 19. 双柱头藨草; 20. 穗花狐尾藻; 21. 水茫草; 22. 水湿柳叶菜; 23. 杉叶藻; 24. 小眼子菜; 25. 青藏苔草

Numbers represent the species: 1. *P. pectinatus*; 2. *H. tricuspis*; 3. *B. bungei* var. *flavidum*; 4. *B. eradicatum*; 5. *T. palustris*; 6. *B. trichophyllum*; 7. *C. palustris*; 8. *P. sibiricum*; 9. *Z. palustris*; 10. *R. amurensis*; 11. *T. maritima*; 12. *R. banguensis*; 13. *Chara braunii*; 14. *C. scaposa*; 15. *Ranunculus longicaulis* var. *nephelogenes*; 16. *S. setaceus*; 17. *J. thomsonii*; 18. *C. moocroftii*; 19. *S. distigmaticus*; 20. *M. spicatum*; 21. *L. aquatica*; 22. *E. palustre*; 23. *H. vulgaris*; 24. *P. pusillus*; 25. *C. ivanovia*

水陆交界面的湿生或挺水物种类群, 表明这些物种在纳木错流域对纳木错的高原和土质及水环境条件存在广泛的生态适应性, 生态位相互分离, 对维持

水陆界面的物种多样性起到重要的纽带作用。

2.4 纳木错水生植物群落分类及特征

群落分类 纳木错水生植物主要分布在其东

部沿湖的水陆交错区内, 其主要生境为小型水坑、沼泽、流速较缓的河流以及内湖等(表 2)。依据水生植物群落分类原则, 可将纳木错水生植物划分为 11 个群落类型: 篦齿眼子菜群落(Ass *P. pectinatus*); 篦齿眼子菜+黄花水毛茛群落(Ass *P. pectinatus* + *B. bungei* var *flavidum*); 篦齿眼子菜+角果藻群落(Ass *P. pectinatus* + *Z. palustris*); 篦齿眼子菜+轮藻群落(Ass *P. pectinatus* + *Chara braunii*); 穗花狐尾藻+篦齿眼子菜群落(Ass *P. pectinatus* + *M. spicatum*); 水茫草+小水毛茛群落(Ass *L. aquatica* + *B. eradicatum*); 穗花狐尾藻+小水毛茛群落(Ass *M. spicatum* + *B. eradicatum*); 水茫草群落(Ass *Limosella aquatica*); 穗花狐尾藻+篦齿眼子菜+黄花水毛茛群落(Ass *M.*

spicatum + *P. pectinatus* + *B. bungei* var *flavidum*); 篦齿眼子菜+小水毛茛群落(Ass *P. pectinatus* + *B. eradicatum*); 穗花狐尾藻+篦齿眼子菜+小水毛茛群落(Ass *M. spicatum* + *P. pectinatus* + *B. eradicatum*) (表 2)。

群落数量特征 纳木错水生植被中沉水植物篦齿眼子菜、穗花狐尾藻、小水毛茛、黄花水毛茛、角果藻等为其水生植物群落中的优势种。而如沼生水马齿、毛柄水毛茛、杉叶藻和大多挺水植物为偶见种。在纳木错水生植物群落中, 植物群落结构较为简单, 大多形成以篦齿眼子菜为主单优群落, 此外还有少量的多优种群落如: 穗花狐尾藻 + 水毛茛群落等。下面分别讨论纳木错 4 种主要水生植物群

表 2 纳木错水生植物群落样地基本情况
Tab. 2 Basic information of aquatic plant community in the Lake Nam Co, Tibetan Plateau

样地号 Quadrat No.	位置 Location	主要群落类型 Main community	物种数 Number of species	生境特征 Character of habitat
1	N 30°49.459' E 91°45.571'	篦齿眼子菜群落 <i>P. pectinatus</i> community	5	小型水塘 Ponds
2	N 30°49.889' E 91°04.482'	篦齿眼子菜群落 <i>P. pectinatus</i> community	5	小型河流、流速较缓 Streams with low water velocity
3	N 30°53.008' E 91°02.271'	篦齿眼子菜群落 <i>P. pectinatus</i> community	3	湖滨交错区, 水较浅 Ecotone with shallow water
4	N 30°48.698' E 91°04.346'	篦齿眼子菜+黄花水毛茛群落 <i>P. pectinatus</i> + <i>B. bungei</i> var <i>flavidum</i> community	4	滨湖小沼泽、水较浅 Swamp with shallow water beside the lake
5	N 30°46.340' E 91°58.879'	篦齿眼子菜+角果藻群落 <i>P. pectinatus</i> + <i>Z. palustris</i> community	7	沼泽、水较浅 Swamp with shallow water
6	N 30°46.470' E 91°59.071'	篦齿眼子菜+轮藻群落 <i>P. pectinatus</i> + <i>Chara braunii</i> community	4	沼泽 Swamp
7	N 30°30.257' E 90°22.590'	篦齿眼子菜群落 <i>P. pectinatus</i> community	4	沼泽 Swamp
8	N 30°33.257' E 90°30.856'	篦齿眼子菜+黄花水毛茛群落 <i>P. pectinatus</i> + <i>B. bungei</i> var <i>flavidum</i> community	4	滨湖小沼泽、水较浅 Swamp with shallow water beside the lake
9	N 30°34.400' E 90°35.856'	篦齿眼子菜群落 <i>P. pectinatus</i> community	4	滨湖小沼泽、水较浅 Swamp with shallow water beside the lake
10	N 30°34.622' E 90°37.490'	穗花狐尾藻+篦齿眼子菜群落 <i>M. spicatum</i> + <i>P. pectinatus</i> community	8	湖滨交错区, 水较浅 Swamp with shallow water beside the lake
11	N 30°35.557' E 90°39.778'	水茫草+小水毛茛群落 <i>L. aquatica</i> + <i>B. eradicatum</i> community	6	湖滨交错区, 水较浅 Swamp with shallow water beside the lake
12	N 30°36.383' E 90°41.488'	穗花狐尾藻+小水毛茛群落 <i>M. spicatum</i> + <i>B. eradicatum</i> community	6	湖滨交错区, 水较浅 Swamp with shallow water beside the lake
13	N 30°37.314' E 90°43.778'	水茫草群落 <i>L. aquatica</i> community	4	湖边浅水区 Littoral area with shallow water
14	N 30°38.124'	穗花狐尾藻+篦齿眼子菜+黄花水毛茛群落	7	湖边浅水区

	E 90°45.699'	<i>M. spicatum</i> + <i>P. pectinatus</i> + <i>B. bungei</i> var <i>flavidum</i> community		Littoral area with shallow wter
15	N 30°38.382' E 90°46.515'	穗花狐尾藻+小水毛茛群落 <i>M. spicatum</i> + <i>B. eradicatum</i> community	4	小水塘 Ponds
16	N 30°38.501' E 90°46.689'	篦齿眼子菜+小水毛茛群落 <i>P. pectinatus</i> + <i>B. eradicatum</i> community	7	小型河流, 流速较缓 Streams with low water velocity
17	N 30°39.248' E 90°48.046'	穗花狐尾藻+篦齿眼子菜+小水毛茛群落 <i>M. spicatum</i> + <i>P. pectinatus</i> + <i>B. eradicatum</i> community	5	湖边浅水区 Littoral area with shallow water
18	N 30°40.568' E 90°50.992'	篦齿眼子菜+黄花水毛茛群落 <i>P. pectinatus</i> + <i>B. bungei</i> var <i>flavidum</i> community	3	湖边浅水区 Littoral area with shallow water
19	N 30°42.458' E 90°53.371'	篦齿眼子菜+小水毛茛群落	2	湖边浅水区、内湖 Littoral area with shallow water and lake
20	N 30°44.680' E 90°56.314'	穗花狐尾藻+篦齿眼子菜+黄花水毛茛群落 <i>M. spicatum</i> + <i>P. pectinatus</i> + <i>B. bungei</i> var <i>flavidum</i> community	4	内湖 Lake
21	N 30°46.989' E 90°58.332	篦齿眼子菜+角果藻 <i>P. pectinatus</i> + <i>Z. palustris</i> community	2	内湖 Lake

落的组成及结构:

(1) 穗花狐尾藻+篦齿眼子菜+黄花水毛茛群落: 该群落由 5 种植物组成, 是由穗花狐尾藻、篦齿眼子菜和黄花水毛茛三个共建种为主所建成, 群落内部镶嵌分布一些角果藻, 在群落的水陆交错区边缘还具有以挺水或浮叶生长的三裂碱毛茛。群落的层片结构为沉水植物层和挺水植物层; 而群落层次结构分为水面层与水下层; 即本群落的层片与层次结构的划分相吻合, 但层次结构中沉水植物层又可以分为高沉水植物层和低沉水植物层。利用相对数量指标对本群落进行分析表明, 穗花狐尾藻因重要值大而成为本群落的优势种, 篦齿眼子菜和黄花水毛茛为亚优势种, 其重要值分别为 35.92%、28.53%和 23.74%(表 3); 伴生种角果藻和三裂碱毛茛对本群落的建成作用较小。该群落生物量平均可达 4400 g/m², 其生物量集中在高沉水植物层。

(2) 篦齿眼子菜+小水毛茛群落: 该群落是由篦齿眼子菜和小水毛茛组成的共优群落, 群落中共有

5 种植物; 群落中的篦齿眼子菜和小水毛茛的重要值分别为 35.06%和 31.19%(表 3), 二者之和达 66.25%(表 3)。除篦齿眼子菜和小水毛茛外, 水茫草在群落中占一定地位, 以浮叶和假挺水态占据群落边缘生境。根据群落生物量的分别可将群落在垂直方向分为浮叶植物层、高沉水植物层和低沉水植物层, 群落生物量约 3500 g/m², 约 85%集中在高沉水植物层。

(3) 穗花狐尾藻+黄花水毛茛群落: 该群落由 5 种水生植物组成, 包括 3 种沉水植物, 1 种浮叶植物和 1 种挺水植物, 浮叶植物和挺水植物分布在群落外围。在该群落中穗花狐尾藻占绝对优势, 其重要值为 41.40%; 黄花水毛茛为亚优势种, 其重要值为 27.95%(表 3)。其群落垂直层次在水环境中可以分为浮叶植物层、高沉水植物层和低沉水植物层。该群落生物量约为 4300 g/m², 约 75%集中在高沉水植物层。

(4) 篦齿眼子菜+角果藻群落: 该群落由 4 种植

表 3 纳木错 4 种主要水生植物群落的数量特征
Tab. 3 The quantitative features of the four dominant submerged communities (%)

	相对多度 Relative abundance	相对频度 Relative frequency	相对盖度 Relative coverage	重要值 Importance value
穗花狐尾藻+篦齿眼子菜+黄花水毛茛群落 <i>M. spicatum</i> + <i>P. pectinatus</i> + <i>B. bungei</i> var <i>flavidum</i> community				
穗花狐尾藻 <i>M. spicatum</i>	35.46	31.82	40.47	35.92
篦齿眼子菜 <i>P. pectinatus</i>	30.23	31.82	23.53	28.53
黄花水毛茛 <i>B. bungei</i> var. <i>flavidum</i>	25.47	25.04	20.72	23.74

角果藻 <i>Z. palustris</i>	6.43	7.96	8.74	7.71
三裂碱毛茛 <i>H. tricuspis</i>	2.41	3.36	6.54	4.10
篦齿眼子菜+小水毛茛群落 <i>P. pectinatus</i> + <i>B. eradicatum</i> community				
篦齿眼子菜 <i>P. pectinatus</i>	32.35	30.47	42.63	35.06
小水毛茛 <i>B. eradicatum</i>	32.35	30.47	30.76	31.19
水茫草 <i>L. aquatica</i>	18.63	17.69	8.94	15
毛柄水毛茛 <i>B. trichophyllum</i>	7.38	8.65	2.02	6.02
角果藻 <i>Z. palustris</i>	9.29	12.72	15.65	12.55
穗花狐尾藻+黄花水毛茛群落 <i>M. spicatum</i> + <i>B. bungei</i> var. <i>flavidum</i> community				
穗花狐尾藻 <i>M. spicatum</i>	55.45	33.76	35.00	41.40
黄花水毛茛 <i>B. bungei</i> var. <i>flavidum</i>	28.32	25.52	30.00	27.95
三裂碱毛茛 <i>H. tricuspis</i>	4.14	15.46	15.00	11.53
角果藻 <i>Z. palustris</i>	9.94	19.37	7.50	12.27
水茫草 <i>L. aquatica</i>	2.15	5.89	12.50	6.85
篦齿眼子菜+角果藻群落 <i>P. pectinatus</i> + <i>Z. palustris</i> community				
篦齿眼子菜 <i>P. pectinatus</i>	47.25	45.45	41.03	44.58
角果藻 <i>Z. palustris</i>	34.26	36.36	33.33	34.56
轮藻 <i>Chara braunii</i>	6.74	6.81	7.69	7.08
黄花水毛茛 <i>B. bungei</i> var. <i>flavidum</i>	11.75	15.9	17.95	15.20

物组成,均为沉水植物。群落中的优势种为篦齿眼子菜,亚优势种为角果藻,其重要值分别为 44.58% 和 34.56%。其二者和达 79.14%。群落中的伴生种轮藻和黄花水毛茛对群落的贡献较小,它们以成簇的形式镶嵌分布于群落当中。群落垂直结构简单,只有一个层次。群落生物量约为 3800 g/m²。

群落 β 多样性 在调查的 21 个典型样方中,运用 Wilson-Shmida 多样性指数(βT)测度的 210 个二元属性数据(表 4)显示, βT 多样性指数高于 0.7 以上的为 63 个,占总数的 30%; 高于或等于 0.5 的则有 156 个,占总数的 74.3%。 βT 低于 0.5 共有 54 个,集中出现在 1、3、4、10、13、14 号样地间。

3 讨 论

纳木错水生植物种相对贫乏,本次调查仅采集到水生植物 13 科 17 属 29 种,而且没有特有种类存在,这可能是由于本区地处青藏高原,地质年代年轻,生态环境恶劣,难以使更多种类的植物适应并分布到这里,所以种类缺乏^[13],同时该区水生植物在种类组成上缺乏古老原始类型,单型属和寡型属

较多,特有类型较少,表明本区水生植物区系是一个年青、衍生的区系^[13]。在本区水生植物区系中,世界分布属占绝对优势,但北温带及其变型也占有较高比例,因而本区水生植物区系表现出明显的北温带性质。

种关联度分析表明湿地植物的发育具有相似的生物学特性^[14],表明纳木错湿地植物群对高原生境具有相似的生态适应性和相互分离的生态位,这些物种在纳木错流域对纳木错的高原和土质及水环境条件存在广泛的生态适应性,生态位相互分离,对维持水陆界面的物种多样性起到重要的纽带作用^[15,16]。因此,在这个变化着的连续体中,不同的植物和植物种组仍然表现出不同的生态需求。篦齿眼子菜、穗花狐尾藻、黄花水毛茛、小水毛茛、青藏苔草、双柱头蘼草这些植物在纳木错湖滨湿地生境中占据着关键的位置。

在纳木错的不同区域,不同的水生植物群落中的优势种在水平方向表现为均匀分布和群聚分布。但群落垂直结构相对简单,在水环境中一般为两层。在群落中一般以篦齿眼子菜、穗花狐尾藻和水

毛茛为优势种。主要是因为这些种类生态幅较宽,能够适应不同的生境,对水质的耐受范围较宽、对水流也具有一定的耐受性,对风浪具有较强的抵抗力;同时这些植物一般没有明显的衰败死亡期,主要以营养繁殖方式进行种群的更新和扩散,受环境限制较小。

纳木错水生植物群落间 βT 值较大,说明群落中物种变化程度较高,其样地间种类组成差异较大,这表明这些样地间生境变化差异明显^[17]。这些结果都与调查区域内水体环境异质性高相关。调查区域内水体众多,水体类型齐全,包括深水生境、湖滨浅水生境、河口生境、湖滨沼泽生境和泻湖生境等类型^[18],其水体理化性质受地理条件的影响差别极大,水域环境异质性高,水系分布地域差异明显。

致谢:

本研究野外调查工作得到华中农业大学张敏副教授、中国科学院水生生物研究所邓绪伟博士以及中国科学院青藏高原研究所纳木错多圈层综合观测研究站的帮助,在此一并致谢!

参考文献:

- [1] Xu J, Kang S C. Aquatic ecology in Lake Nam Co, Tibetan Plateau: current awareness and perspective [J]. *Ecological Science*, 2010, **29**(3): 298—305 [徐军, 康世昌. 青藏高原纳木错水域生态学研究现状与展望. 生态科学, 2010, **29**(3): 298—305]
- [2] Cook C D K. Aquatic Plant Book [M]. SPB Academic Publishing. 1990, 228
- [3] Jin X C. Lake environment in China [M]. Beijing: Ocean Press. 1995, 316 [金相灿. 中国湖泊环境. 海洋出版社. 1995, 316]
- [4] Walker B H, Coupland R T. An analysis of vegetation environment relationships in Saskatchewan sloughs [J]. *Canadian Journal of Botany*, 1968, **46**: 509—522
- [5] Walker B H, Coupland R T. Herbaceous wetland vegetation in the aspen grove and grassland regions of Saskatchewan [J]. *Canadian Journal of Botany*, 1970, **48**: 1861—1878
- [6] Fang J Y, Wang X P, Shen Z H, *et al.* Methods and protocols for plant community inventory [J]. *Chinese Biodiversity*, 2009, **17**(6): 533—548 [方静云, 王襄平, 沈泽昊, 等. 植物群落清查的主要内容、方法和技术规范. 生物多样性, 2009, **17**(6): 533—548]
- [7] Moore P D, Chapman S B. Methods in plant ecology (2nd edition) [M]. Oxford: Blackwell Scientific Publications. 1986, 345
- [8] Ma K P, Liu C R, Liu Y M. Analysis of community diversity II: β -diversity [J]. *Chinese Biodiversity*, 1995, **3**(1): 38—43 [马克平, 刘灿然, 刘玉明. 生物群落多样性的测度方法 II: β -多样性的测度方法. 生物多样性, 1995, **3**(1): 38—43]
- [9] Wilson M V, Shmida A. Measuring beta diversity with presence-absence data [J]. *Journal of Ecology*, 1984, **72**(3): 1055—1064
- [10] Ayyad M A, Fakhry A M, Moustafa A. Plant biodiversity in the Saint Catherine area of the Sinai peninsula, Egypt [J]. *Biodiversity and Conservation*, 2000, **9**(2): 265—281
- [11] Wu Z Y. The areal types of Genera of seed plants in China [J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 1991, Supplement IV: 1—139 [吴征镒. 中国种子植物属的分布区类型. 云南植物研究, 1991, 增刊IV: 1—139]
- [12] Wu Z Y. The areal types of Genera of seed plants in China [J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 1993, Supplement IV: 141—178 [吴征镒. 中国种子植物属的分布区类型. 云南植物研究, 1993, 增刊IV: 141—178]
- [13] Wu Y H. The floristic characteristics in the source area of the Yellow River in China [J]. *Acta Botanica Boreali—Occidentalia Sinica*, 1995, **15**(1): 82—89 [吴玉虎. 黄河源头地区植物的区系特征. 西北植物学报, 1995, **15**(1): 82—89]
- [14] Li W, Zhong Y. Theory and methods in macrophyte studies [M]. Wuhan: Huazhong Normal University Press. 1992, 128 [李伟, 钟杨. 水生植被研究的理论与方法. 华中师范大学出版社. 1992, 128]
- [15] Yu D, Yu H X, Song L F, *et al.* Study on the structure and function of aquatic plant community of Hongqi Lake in Daqing Oil-field [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1994, **18**(1): 50—58 [于丹, 于洪贤, 宋连发, 等. 红旗泡水生植物群落结构与功能的研究. 水生生物学报, 1994, **18**(1): 50—58]
- [16] Zhan C W, Yu D, Wu Z H, *et al.* The community ecology of aquatic plant in the water-land ecotone of Liangzi Lake [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, **25**(5): 573—580 [詹存卫, 于丹, 吴中华, 等. 梁子湖水-陆交错区水生植物群落生态学研究. 植物生态学报, 2001, **25**(5): 573—580]
- [17] Qi D H, Wang L, Zhong Z C. Studies on the β -diversity analyses of aquatic plant community in Jiuzhaigou [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2006, **30**(4): 446—452 [齐代华, 王力, 钟章成. 九寨沟水生植物群落 β -多样性特征研究. 水生生物学报, 2006, **30**(4): 446—452]
- [18] Yuan J, Gao J X, Lü X G, *et al.* Assessment on wetland resources in Nam Co and countermeasures for conservation and rational use [J]. *Resources Science*, 2002, **24**(4): 29—34 [袁军, 高吉喜, 吕宪国, 等. 纳木错湿地资源评价及保护与合理利用对策. 资源科学, 2002, **24**(4): 29—34]

BIODIVERSITY AND COMMUNITY ECOLOGY OF AQUATIC PLANT IN LAKE NAM CO, TIBETAN PLATEAU

LI Zhong-Qiang^{1,2,3}, ZHANG Meng² and XU Jun²

(1. Faculty of Resources and Environment, Hubei University, The State Field Station of Freshwater Ecosystems of Liangzi Lake, Wuhan University, Wuhan 430062, China; 2. Donghu Experimental Station of Lake Ecosystems, State Key Lab of Freshwater Ecology and Biotechnology, Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, China; 3. The state Field Station of Freshwater Ecosystems of Liangzi Lake, Wuhan University, Wuhan 430072, China)

Abstract: The most crowded and highest lakes in the world distributes on the Tibetan Plateau, China. Lake Nam Co, in the North Tibet, is the highest great lake in the world, and is the second biggest salt water lake, only inferior to Lake Qinghai, in China. Biodiversity and community ecology of aquatic plant in this lake will have the important model and the demonstration significance to other lakes in the Tibetan Plateau.

Aquatic plants mainly distributes in the eastern part of Lake Nam Co, and its characters of habitat are diverse, including small puddles, ponds, swamps, streams, as well as connected lakes. The results obtained from the present field study and literature survey showed that a total of 34 species belonging to 19 genera and 15 families, among which, 1 species, 1 genera and 1 families belonged to Charophyta, 16 species, 8 genera and 7 families belonged to Monocotyledon, and 17 species, 10 genera and 7 families belonged to Dicotyledon. Three new recorded families, including Characeae, Callitrichaceae and Scrophulariaceae, three new recorded genera and seven new recorded species were found in Lake Namco and its catchment. The dominant families of aquatic plants in this lake were Cyperaceae, Ranunculaceae, Potamogetonaceae and Haloragaceae. Among all families of aquatic plants, Potamogetonaceae and Cyperaceae included the maximum number of species, accounting for 26.47% and 20.59%, respectively. Potamogetonaceae, Ranunculaceae, Cyperaceae and Zannichelliaceae were most frequently occurring families and the frequently occurring genus included *Potamogeton*, *Batrachium*, *Zannichellia* and *Carex*. The dominant species in frequency included *P. pectinatus*, *Z. palustris*, *B. bungei* var. *flavidum* and *B. Eradicatum* and in biomass is *P. pectinatus*, *Myriophyllum spicatum* and *B. bungei* var. *flavidum*.

According to the basis of community classification, there were eleven types of aquatic plant communities in Lake Nam Co in Lake Nam Co, including Ass *P. pectinatus*, Ass *P. pectinatus* + *B. bungei* var *flavidum*, Ass *P. pectinatus* + *Z. palustris*, Ass *P. pectinatus* + *Chara braunii*, Ass *P. pectinatus* + *M. spicatum*, Ass *L. aquatica* + *B. Eradicatum*, Ass *M. spicatum* + *B. Eradicatum*, Ass *Limosella aquatica*, Ass *M. spicatum* + *P. pectinatus* + *B. bungei* var *flavidum*, Ass *P. pectinatus* + *B. Eradicatum* and Ass *M. spicatum* + *P. pectinatus* + *B. eradicatorum*. The flora of aquatic vascular plants in the Lake Nam Co was fundamentally north temperate in nature.

The interspecific correlation coefficients exhibited by constellation diagram showed the significant associations between the lake shore wetland species in Lake Nam Co, Tibetan, indicating a continuum of the species groups. Quadrats investigation indicated that these types of aquatic plant communities were mainly composed of submersed macrophyte communities with few floating-leaved macrophytes. β -diversity analyses suggested significant variations in species assembly among different quadrats along the environment gradient.

Our research suggested that aquatic plants in the basin of Lake Nam Co possessed a wide range of ecological adaptation and niche separation, and played important roles in the linking of soil and water environment and in the maintenance of species diversity of land and water interface on the Tibetan Plateau.

Key words: Aquatic plants; Biodiversity; Community; Quantitative features; Association; Flora; Environment heterogeneity; Lake Nam Co, Tibetan Plateau, High altitude lakes

附表 1 纳木错水生植物名录
Appendix Tab. 1 List of aquatic plants in the Lake Nam Co

分类群 Taxa	生活型 Life-form ^a	相对数量 Abundance ^b	备注 Remark
轮藻门 Charophyta			
一、轮藻科 Characeae			
布氏轮藻 <i>Chara braunii</i> Gmelin	S	o	
被子植物门 Angiospermae			
双子叶植物纲 Dicotyledoneae			
二、蓼科 Polygonaceae			
蓼属 <i>Polygonum</i> L.			
西伯利亚蓼 <i>P. sibiricum</i> Laxm.	E	a	
珠芽蓼 <i>P. viviparum</i> L.	E	c	
三、毛茛科 Ranunculaceae			
毛茛属 <i>Ranunculus</i>			
批针叶毛茛 <i>R. amurensis</i> Kom.	E	o	
云生毛茛 <i>Ranunculus longicaulis</i> CA Mey. var. <i>nephelogenes</i> (Edgew.) L.Liou	E		文献记载、调查未见
班戈毛茛 <i>R. banguoensis</i> L. Liou	E	c	
驴蹄草属 <i>Caltha</i> L.			
花葶驴蹄草 <i>C. scaposa</i> Hook. f. et Thoms.	E	o	
碱毛茛属 <i>Halerpestes</i> Green			
三裂碱毛茛 <i>H. tricuspis</i> (Maxim.) Hand.-Mazz.	E	a	
水毛茛属 <i>Batrachium</i> S. F. Gray		a	
黄花水毛茛 <i>B. bungei</i> var. <i>flavidum</i> (Hand.-Mazz.) Linn.	S	a	
小水毛茛 <i>B. eradicatum</i> (Laest.) Frie	S	a	地方新纪录
毛柄水毛茛 <i>B. trichophyllum</i> (Chaix) Bossche ex Vill.	S	o	地方新纪录
长叶水毛茛 <i>B. kauffmanii</i> (Clerc.) Ovcz.	S	o	地方新纪录
四、水马齿科 Callitrichaceae			地方新纪录
水马齿属 <i>Callitriche</i> Linn.			地方新纪录
沼生水马齿 <i>C. palustris</i> L.	S	o	地方新纪录
五、柳叶菜科 Onagraceae			
柳叶菜属 <i>Epilobium</i> L.			
水湿柳叶菜 <i>E. palustre</i> L.	E	o	
六、小二仙草科 Haloragaceae			
狐尾藻属 <i>Myriophyllum</i> L.			
穗花狐尾藻 <i>M. spicatum</i> L.	S	a	
轮叶狐尾藻 <i>M. verticillatum</i> L.	S		文献记载、调查未见
七、杉叶藻科 Hippuridaceae			
杉叶藻属 <i>Hippuris</i> L.			
杉叶藻 <i>H. vulgaris</i> L.	S	o	
八、玄参科 Scrophulariaceae			地方新纪录
水苳草属 <i>Limosella</i> L.			地方新纪录
水苳草 <i>L. aquatica</i> L.	Fa	a	地方新纪录
单子叶植物纲 Monocotyledoneae			
九、香蒲科 Typhaceae			文献记载、调查未见
香蒲属 <i>Typha</i> Linn.			文献记载、调查未见
香蒲 <i>Typha</i> sp	E		文献记载、调查未见

分类群 Taxa	生活型 Life-form ^a	相对数量 Abundance ^b	备注 Remark
十、眼子菜科 Potamogetonaceae			
续附表 1			
分类群 Taxa	生活型 Life-form ^a	相对数量 Abundance ^b	备注 Remark
眼子菜属 <i>Potamogeton</i> L.			
篦齿眼子菜 <i>P. pectinatus</i> L.	S	va	
小眼子菜 <i>P. pusillus</i> L.	S	o	地方新纪录
浮叶眼子菜 <i>P. natans</i> Linn.	Fa		文献记载、调查未见
十一、角果藻科 Zannichelliaceae			
角果藻属 <i>Zannichellia</i> L.			
角果藻 <i>Z. palustris</i> L.	S	c	
十二、茨藻科 Najadaceae			
茨藻属 <i>Najas</i> Linn			
小茨藻 <i>N. minor</i> All	S		文献记载、调查未见
十三、水麦冬科 Juncaginaceae			
水麦冬属 <i>Triglochin</i> L.			
海韭菜 <i>T. maritima</i> L.	E	o	
水麦冬 <i>T. palustris</i> L.	E	c	
十四、莎草科 Cyperaceae			
藨草属 <i>Scirpus</i> Linn.			
双柱头藨草 <i>S. distigmaticus</i> L.	E	o	
细秆藨草 <i>S. setaceus</i> L.	E	o	
苔草属 <i>Carex</i> L.			
青海苔草 <i>C. ivanoviae</i> Egorova.	E	c	
青藏苔草 <i>C. moocroftii</i> Falc. ex Boott.	E	c	
坚果苔草 <i>C. stenophylla</i> Wahleub. var <i>longipedicellata</i> (Boeck.) Kük.	E	c	
白尖苔草 <i>C. oxyleuca</i> V. Krecz.	E	c	
窄叶苔草 <i>C. montis—everestii</i> Kük.	E	c	
十五、灯心草科 Juncaceae			
灯心草属 <i>Juncus</i> L.			
展苞灯心草 <i>J. thomsonii</i> Buchenau			

a. E: 挺水植物; Fa: 浮叶植物; F: 漂浮植物; S: 沉水植物; b. va: 极多; a: 丰富; c: 常见; o: 偶见; r: 稀少