

THE CHARACTERS OF ENVIRONMENTAL HETEROGENEITY OF ALPINE MEADOW ECOSYSTEM

高寒草甸生态系统结构的初步分析*

张晓爱 赵 亮 刘泽华

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁, 810001)

摘 要

本文首先按植物群落类型、层次结构及建群种的生态型将高寒草甸的植被分为 3 级水平结构, 然后讨论了动物对斑状环境的响应方式, 最后将草甸、灌丛及沼泽 3 种植被类型中的 31 种动、植物按吃与被吃的营养关系分成草—畜; 草—鼠; 虫—鸟及蚁—蛙等为骨干的 4 种亚系统组成的垂直结构。

关键词: 高寒草甸; 生态系统; 植被结构; 食物网

为了简单、明确地展示高寒草甸生态系统的结构, 可将不同植被类型组成的斑状结构定义为系统的水平结构; 食物网结构定义为系统的垂直结构。

植被的水平结构

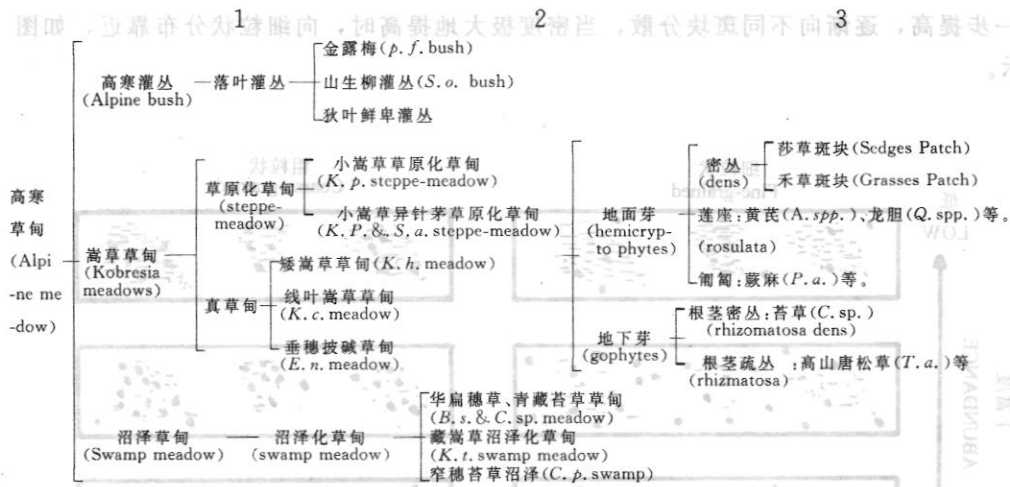
(1) 一级结构 根据周兴民等 (1982) 及杨福圃等 (1985) 的研究结果, 按海北站的景观、地貌及植被类型将系统分成嵩草草甸、高寒灌丛及沼泽草甸 3 大类形式, 为一级结构。

(2) 二级结构 以嵩草草甸为例进一步说明。嵩草草甸植物种类最多的为地面芽和地下芽植物, 其中多数种类是嵩草草甸的建群种或优势种。属于地上芽植物仅为一些垫状植物。据此, 嵩草草甸又可分成草原化草甸和真草甸两类。而草原化草甸还可再分为小嵩草草原化草甸和小嵩草、异针茅草原化草甸; 真草甸包括矮嵩草草甸、线叶嵩草草甸及垂穗披碱草草甸, 为 2 级结构。

(3) 三级结构 再按植物的生活型和越冬芽着生部位将矮嵩草草甸划分为地面芽和地下芽两类。地面芽包括密丛、莲座及匍匐 3 种类型。其中密丛又可分为莎草 (sedges) 和禾草 (grasses) 两种类型, 为 3 级结构。其余类型的划分见表 1。

* 本项工作为中科院海北高寒草甸生态系统开放站基金项目。
本文于 1997 年 10 月 5 日收到。

表 1 植被的等级状结构
Table 1 Hierarchy structure of the vegetation



(note):
P. f. : *Potenilla fruticosa*; *S. o.* : *Salix oritrepha*; *K. p.* : *Kobresia pymaea*; *S. a.* : *Stipa aliena*; *K. h.* : *Kobresia humilis*; *K. c.* : *K. caillifolia*; *E. n.* : *Elymus nutens*; *B. s.* : *Blymus sinocompressus*; *C. sp.* : *Carex* sp.; *K. t.* : *K. tibetica*; *C. p.* : *C. pamirenis*; *A. spp.* : *Astragalus* spp.; *G. spp.* : *Gentiana* spp.; *P. a.* : *Potentilla anserina*; *T. a.* : *Thalictrum alpinum*.

陆国泉等 (1986) 研究了植物种群的空间分布格局。认为矮嵩草 (*Kobresia humilis*)、二柱头蕨草 (*Scipus distigmaticus*)、垂穗披碱草 (*Elymus nutans*) 及羊茅 (*Festuca ovina*) 等 4 种莎草、禾草植物都是属于非随机的小斑块群聚分布型。小斑块的再分布趋向于随机分布。

动物对斑状植被的响应

在异质环境中，植物的斑状分布规律直接影响动物对资源的利用方式。由于斑块质量差异显著，不同的有机体被特化为只使用不同的斑块类型。然而，当斑块之间的差异度降低时，则普化的优点增加。这种选择响应是通过增加种群个体扩散的不连续性或非随机性加大了栖息地结构对种群属性的影响，这种影响的大小与个体的响应行为有密切关系。科学家们认为用颗粒 (grain) 概念解释最为方便 (Wiens, 1976)。粗粒状 (coarse-grained) 和细粒状 (fine-grained) 两种极端，分别代表非随机的和随机的利用方式。所有动物都在这两种方式之间变化。粗粒式响应是因偏爱某些资源或逃避天敌而相对紧密追踪栖息地结构或频率变化的“机会主义”方式，在不同斑块中花费的时间比例明显不同。Bryant (1973) 模拟分析表明，如果环境斑块有质量差异，但是相对稳定的或可以预报时，粗粒应答是最适的。随着环境变化的增加，栖息地选择逐渐朝细粒状的响应方式转变 (个体在栖息地之间随机扩散)，如果斑块变化是相对可以预报的，那么这种过程则得以加强。细粒式应答种群中的个体最初随机地在斑块间均匀分布，在所有能到达的地方实际出现的频率与遇到和使

用资源的比例相同。当密度增加时，仍然随机地分散在几种斑块类型间聚群。粗粒应答种群中的个体一般具有发育良好的扩散行为，最初是高度聚集在有利的斑块中，随着密度进一步提高，逐渐向不同斑块分散，当密度极大地提高时，向细粒状分布靠近，如图 1 所示。

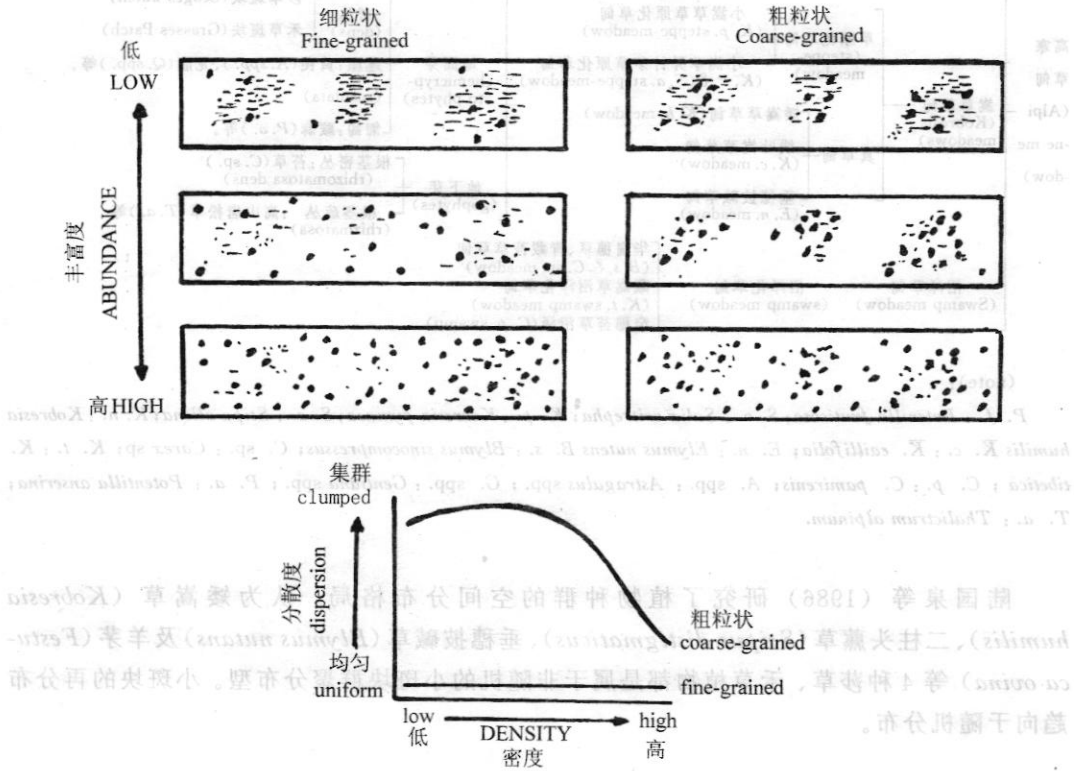


图 1 动物种群的细粒与粗粒响应方式示意图 (引自 Wiens, 1976)

Fig. 1 Responses pattern for a fine-grained (left) and a coarse-grained (right) of animals

“粗”和“细”在大小上是相对的，对大动物来说是细粒状的，对小型动物则是粗粒状的。在所有其它条件都相同时，大型动物倾向于以细粒方式利用环境；小型的和相对不运动的动物可能表现出更多的粗粒应答倾向。这两种应答方式在高寒草甸生态系统中都存在，并且随生活史周期和种群密度的变化而变化。

下面我们根据已发表的有关动物资料，将高寒草甸生态系统的主要脊椎动物按上述概念或标准，从植被的一级斑块尺度和繁殖与非繁殖两个时间段来划分“粗”、“细”粒响应方式。在草甸、灌丛及沼泽 3 种斑块中都有分布的种，定为 F，在草甸和灌丛 2 种斑块中生存的种定为 1 级中的 C，只在沼泽斑块中生活的种定为 2 级中的 C，在 3 级结构中分散活动的定为 F，集群活动的定为 C。其结果示于表 2。

从表 2 看，除大鸮是绝对的细粒应答（所有斑块中随机分布），树麻雀是绝对的粗粒应答（仅在人房、帐篷周围集群）外，其余种类都有等级和季节变化。赤狐是表中最大的食肉动物，应属 F 应答，但因草原隐蔽条件差，故选择干扰距离远而又隐蔽的灌丛作

为繁殖和活动场所,产仔洞穴相对稳定,可连续使用数年(周文扬等,1995)。高原鼠兔在中、高密度时,是细粒应答,低密度时是粗粒应答。高原鼯鼠虽是高度特化的地下动物,但除沼泽外的所有生境都有分布,因此从垂直维上讲,是粗粒的,从水平维上讲是细粒的。大多数留鸟在繁殖季节是随机分布,在非繁殖季节集群活动。

Table 2. Response patterns to patchy environments of vertebrate animals

种 类 Species	繁殖期 Breeding phase			非繁殖期 Inbreeding phase			来源 Source
	斑块等级 P. h						
	1	2	3	1	2	3	
赤 狐 <i>Vulpes vulpes</i>	C	C	F	F	F	F	(1)
艾 虎 <i>Mustela eversmanni</i>	C	C	F	F	F	F	(2)
香 鼬 <i>Mustela altaica</i>	C	F	F	F	F	F	(3)
高原鼠兔 <i>Ochotona curzoniae</i>	C	F	F	C	C	C	(4)
甘肃鼠兔 <i>Ochotona cansa</i>	C	C	F	C	C	F	(4)
高原鼯鼠 <i>Myospalax fontanierii</i>	C	F	F	C	F	F	(4)
根田鼠 <i>Microtus oeconomus</i>	C	C	F	C	F	F	(4)
大 鸮 <i>Buteo hemilasius</i>	F	F	F	F	F	F	(5)
角百灵 <i>Eremophila alpestris</i>	C	F	F	C	C	C	(5)
小云雀 <i>Alauda gulgula</i>	C	C	F	C	C	F	(5)
长嘴百灵 <i>Melanocorypha maxima</i>	C	C	F	C	C	F	(5)
黄头鹌鹑 <i>Motacilla calcarata</i>	C	C	F	—	—	—	(5)
褐背拟地鸦 <i>Pseudopodoces humilie</i>	C	F	F	C	C	C	(5)
棕颈雪雀 <i>Montifringilla ruficollis</i>	C	C	F	C	C	C	(5)
鹧岩鹑 <i>Prunellidae rubeculoidae</i>	C	C	F	C	C	C	(5)
树麻雀 <i>Passer montanus</i>	C	C	C	C	C	C	(5)
林 蛙 <i>Rana temporaria</i>	C	C	F	C	—	—	(6)

C: 粗粒状 (coarse-grained) 分布; F: 细粒状 (fine-grained) 分布。P. h (patchy hierarchies)
 (1) 周文扬等 (1995); (2) 周文扬等 (1994); (3) 魏万红等 (1994); (4) 魏万红等 (1996);
 (5) 张晓爱 (1986); (6) 郑生武等 (1983)。

食物网结构

食物网是多种生物及其取食关系的集合。为了分析方便,同时也为了简化食物网结构,一般把营养级别相同的不同物种或相同物种的不同发育阶段归并作为一个物种对待,在这种意义上的物种称为营养物种。它不同于纯生物学意义上的种,它是由取食同样猎物,和被相同捕食者猎食的、在营养级别上完全相同的一类生物所组成。所谓捕食者是

指至少取食一种生物的物种；被食者是指至少被另一种生物取食的物种。食物网结构直接反映生态系统的结构和功能，因此是一个十分重要而复杂的问题，尤其是涉及到无脊椎以下的低等动物和地下动物时，不但种类繁多而且时一空变化很大，因而是生态系统生态学的一大难题。幸运的是，近十年来许多学者（Pimme, 1982; Cohen, 1990; 赵志模等, 1990）的几部著作作为食物网结构的分析提供了理论基础和方法依据。然而，高寒草甸生态系统虽已研究 20 余年，但还未对食物网进行专门立项研究，因而缺乏定量分析的资料。现仅从一级水平结构的基础上，将主要的脊椎动物和昆虫的食物关系示于图 2。

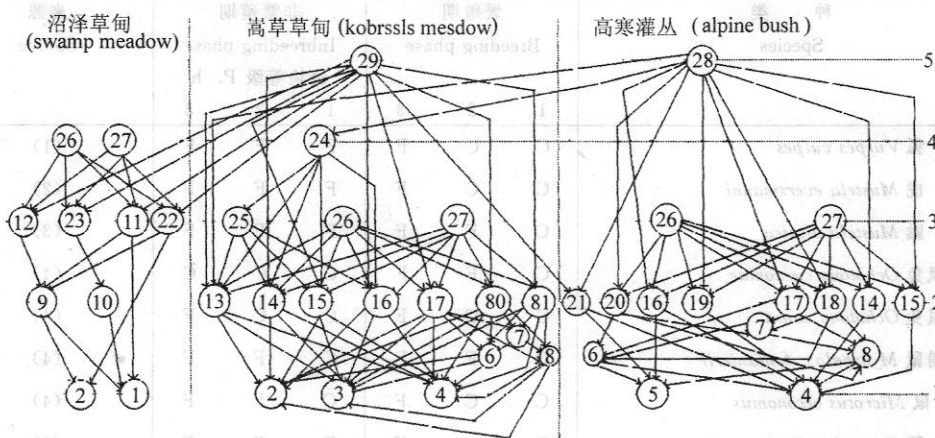


图 2 3 种植被类型中的食物网关系

Fig. 2 The relationship of food webs in three kinds vegetation

1. 浮游生物 (plankton); 2. 莎草 (sedges); 3. 禾草 (grasses); 4. 杂草 (forbes); 5. 金露梅 (*Potentilla fruticosa*); 6. 蝗科 (*Locustidae* sp); 7. 蚂蚁 (*Formica*); 8. 门源草原毛虫 (*Gynaephora mengyuansis*); 9. 蝇科 (*Muscidae*); 10. 泥鳅 (*Misgurnus anguillicaudatus*); 11. 黄头鹌鹑 (*Motacilla calcarata*); 12. 林蛙 (*Rana temporaria chensinensis*); 13. 高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*); 14. 甘肃鼠兔 (*O. cansa*); 15. 根田鼠 (*Microtus oeconomus*); 16. 小云雀 (*Alauda gulgula*); 17. 地鸦 (*Pseudopodoces humilis*); 18. 黄嘴朱顶雀 (*Carduelis flavirostris*); 19. 朱鹀 (*Urocynchramus pylzowi*); 20. 棕颈雪雀 (*Montifringilla ruficollis*); 21. 灰尾兔 (*Lepus oiostolus*); 22. 长嘴百灵 (*Melanocorypha maxima*); 23. 红脚鹬 (*Tringa totanus*); 24. 艾虎 (*Mustela eversmanni*); 25. 香鼬 (*M. altaica*); 26. 猎隼 (*Falco cherrug*); 27. 红隼 (*F. tinnunculus*); 28. 赤狐 (*Vulpes vulpes*); 29. 大鸮 (*Buteo hemilasius*); 30. 角百灵 (*Eremophila alpestris*); 31. 鹁岩鹀 (*Prunellidae rubeculoidea*)

图 2 所示的食物网结构中包括的 31 个种可分属于以下 4 种亚系统：

(1) 草—畜二环节链系统 高寒草甸生态系统是人工控制下的半天然牧场，畜群，包括马、牛及羊在人类的保护下很少受狼群和大型猛兽的威胁，基本上没有天敌，因而牧草—家畜两个“节”构成的 2 环节是主要的食物链，是受人工选择控制的系统。如果把“草”看成一个整体，那么，该链虽然地位重要，但网内关系简单。然而，生态系统的复杂性和稳定性在很大程度上是由自然环境和天然物种的相互关系决定的，因此，野生动物间的食物网关系则是最复杂的部分，是自然选择决定的。

(2) 植物—哺乳类动物—食肉兽构成的 3 环节系统 主要的食肉兽有赤狐、艾虎、

香鼬；主要的食草兽是高原鼠兔、甘肃鼠兔、高原鼯鼠、根田鼠、灰尾兔及早獭等。

(3) 植物(种籽)—虫—小鸟—猛禽构成的4环链系统。主要的食籽鸟有黄嘴朱顶雀、朱鹀等，杂食鸟有角百灵、小云雀、高山岭雀、鹁岩鹑、朱鹀、雪雀等及食虫鸟，赭红尾鹟、黄头鹡鸰、褐背拟地鸦等。本链包括的昆虫类见吴亚等(1980)的报道。

(4) 植腐—蚂蚁—林蛙—猛禽、兽多环链系统。以上4种食物链分别代表了高寒草甸生态系统的每种类型中的4种亚系统，它们是为人为划分的，并非独立存在。它们从链的顶部到底部相互交织、相互依赖、互相制约，具有时空变化的复杂动态系统，构成了本系统的基本框架结构。这些链若按种展开，则每种链都是非常庞大的食物网。系统的所有功能也将在这种网状结构的基础上展现。

参 考 文 献

- 吴亚、金翠霞, 1980, 草甸昆虫群落及其空间与时间结构. 昆虫学报, 23 (2): 156~165.
- 杨福园、陆国泉、史顺海, 1985, 高寒矮嵩草草甸结构特征及生产量. 高原生物学集刊, (4): 49~56.
- 陆国泉、杨福园、史顺海, 1986, 矮嵩草草甸四种莎草、禾草种群空间分布格局的初步研究. 高原生物学集刊, (5): 13~20.
- 郑生武、曾缙祥、崔瑞贤, 1983, 青海海北地区艾虎的某些生态学特征及种群能量动态资料. 兽类学报, 3 (1): 35~49.
- 周兴民、李建华, 1982, 海北高寒草甸生态系统定位站的主要植被类型及地理分布规律. 高寒草甸生态系统, (1): 9~18.
- 周文扬、魏万红, 1995, 赤狐的活动节律与产仔洞穴的选择. 兽类学报, 15 (4): 267~272.
- 周文扬、魏万红、Dean E. Biggins, 1994, 艾虎种群动态及其影响因素的研究. 高原生物学集刊, (12): 161~171.
- 张晓爱、邓合黎, 1986, 青海省北部高原鸟类群落结构及季节动态. 动物学报, 32: 180~188.
- 赵志模、郭依泉, 1990, 群落生态学原理与方法. 科学技术文献出版社重庆分社, P49~51.
- 魏万红、周文扬、樊乃昌、Dean E. Biggins, 1994, 香鼬的栖息地选择、觅食和育幼行为. 兽类学报, 14 (3): 184~188.
- 魏万红、周文扬、王权业、樊乃昌, 1996, 高原鼯鼠繁殖期与非繁殖期的行为比较. 兽类学报, 16 (3): 194~201.
- 翟志刚, 1986, 高寒草甸赤胸林蚁 (*Formica* sp.) 生态生物学的初步研究. 高原生物学集刊, 5 (5): 99~114.
- Bryant E. H., 1973, Habitat selection in a variable environment. *J. Theor. Biol.* 41: 421~429.
- Conhen J., 1990, *Community Food Webs: data and theory.* Springer Verlag, New York, NY.
- Pimm S. L., 1992, *Food Webs.* Chapman & Hall, New York.
- Wiens J. A., 1976, Population responses to patchy environments. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 7: 81~120.

A PRIMARY ANALYSIS OF STRUCTURE IN ALPINE MEADOW ECOSYSTEM

Zhang Xiaoi Zhao Liang Liu Zehua

(Northwest Plateau Institute of Biology, The Chinese Academy of Sciences, Xining, 810001)

Abstract

This paper reported the horizontal and vertical structures of alpine meadow ecosystem in

Haibei research Station, QinHai Province.

Firstly, the alpine meadow ecosystem is divided into three horizontally hierarchical structure, according to the types of vegetational community, layers of plant and ecotypes of established species. We next discussed the reponse patterns of animal to patchy environment. Finally, based on the relationship of prey-predater, 31 specieses of animal and plant from meadow, shrub and swamp were placed into 4 subsystem, and the main chain of them are grass-livestock, grass-rodent, insect-bird and ant-frog, respectively, all of which form a vertical structure.

Key words: Alpine Meadow; Ecosystems; Vegetation structure; Food webs

摘 文 要 卷

吴亚金等, 1980. 草甸昆虫群落及其空间时间结构. 昆虫学报, 23 (2): 188-193.

陈福刚, 陈国泉, 1982. 高寒草甸植物群落特征及其与气候. 高原生物学报, (4): 40-50.

陈国泉, 陈福刚, 1986. 高寒草甸植物群落空间格局的初步研究. 高原生物学报, (2): 13-20.

陈生武, 曹德祥, 崔耀发, 1983. 青海祁连山区艾蒿的某些生态特征及种群动态资料. 兽类学报, 3 (1): 35-49.

周兴民, 李惠平, 1982. 高寒草甸生态系能量流动的主要途径及其生态意义. 高原生物学报, (1): 9-18.

周文斌, 魏乃红, 1992. 藏鼠的摄食与气态代谢. 兽类学报, 12 (4): 287-292.

周文斌, 魏乃红, Dean E. Biggins, 1994. 艾蒿种群动态及其影响因素的研究. 高原生物学报, (12): 181-187.

张淑莹, 邓合善, 1986. 青海省北部高寒草甸植物及季节动态. 动物学报, 32: 180-188.

魏志毅, 郭成泉, 1990. 种群生态学原理与方法. 科学出版社, 199-211.

魏乃红, 周文斌, Dean E. Biggins, 1994. 羊群的栖息地选择. 兽类学报, 14 (3): 184-188.

魏乃红, 周文斌, 王效业, 魏乃昌, 1995. 高寒草甸鼠兔种群与非鼠兔种群的比较. 兽类学报, 16 (3): 194-201.

魏志毅, 1986. 高寒草甸赤腹林蛙 (*Rhinophrynus* sp.) 生态生物学的初步研究. 高原生物学报, 2 (5): 99-114.

Brant E. H., 1973. Habitat selection in a variable environment. *J. Theor. Biol.* 41: 421-439.

Goheen J., 1990. *Community Food Webs: data and theory*. Springer Verlag, New York, NY.

Pimm S. L., 1982. *Food Webs*. Chapman & Hall, New York.

Wiens J. A., 1976. Population responses to patchy environments. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 7: 81-120.

A PRIMARY ANALYSIS OF STRUCTURE IN ALPINE MEADOW ECOSYSTEM

Zhang Xiaosi Zhao Liang Lin Zehua

(Northwest Institute of Biology, The Chinese Academy of Sciences, Xining, 810001)

Abstract

This paper reported the horizontal and vertical structures of alpine meadow ecosystem in