

高原鼠兔对垂穗披碱草及豆科植物生长特性的影响

许华磊^{1 3} 严红宇² 邓腾² 张瑞^{1 3} 刘伟^{1*}

(1 中国科学院西北高原生物研究所, 青海省青藏高原特色生物资源研究重点实验室, 西宁 810001)

(2 中国科学院动物研究所, 北京 100101) (3 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 高原鼠兔通过取食对高寒草甸产生广泛的影响, 从而影响高寒草甸植物的个体生长特征。2012 年在青海省果洛州矮嵩草草甸, 以高原鼠兔喜食植物 (豆科和垂穗披碱草) 为研究对象, 通过小区控制研究不同高原鼠兔取食 (对照组、低密度处理组、中密度处理组、高密度处理组) 对植物个体生长特征的影响。研究显示: (1) 在实验前期 (5 月和 6 月), 喜食植物个体特征基本上无明显规律; 在实验后期 (7 月和 8 月), 随着高原鼠兔取食强度增大, 高原鼠兔喜食植物的地上生物量、平均高度、分蘖枝数、分蘖枝长度、丛幅均呈下降趋势; 叶片长度和叶片数均呈先上升后下降态势; (2) 高原鼠兔喜食植物个体特征的增长率对照组显著高于高密度处理组 ($P < 0.05$)。以上结果表明 (1) 高寒草甸豆科植物在其生长后期与高原鼠兔的取食强度呈一定的负相关关系; 高原鼠兔取食强度在阈值 (中、低密度) 内有利于垂穗披碱草的生长, 但超过其阈值的取食强度不利于其生长; (2) 高原鼠兔高强度的取食对其喜食植物个体的生长率有明显的抑制作用。

关键词: 高原鼠兔; 高寒草甸; 取食干扰; 植物个体特征

中图分类号: Q958.12

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050 (2018) 02-0148-10

Impact of plateau pikas (*Ochotona curzoniae*) on *Elymus nutans* and legume plant physiological properties in alpine meadow

XU Hualei^{1 3}, YAN Hongyu², DENG Teng², ZHANG Rui^{1 3}, LIU Wei^{1*}

(1 Northwest Institute of Plateau Biology, Qinghai Key Laboratory of Qinghai-Tibet Plateau Biological Resources, Chinese Academy of Science, Xining 810001, China)

(2 Institute of Zoology, Chinese Academy of Science, Beijing 100101, China)

(3 University of Chinese Academy of Science, Beijing 100049, China)

Abstract: Activities of plateau pikas (*Ochotona curzoniae*) affect physiological properties of different plant in alpine meadow communities by foraging. From May to August of 2012, a controlled experiment was conducted to determine the effects of disturbance of different by plateau pikas (control, low density, middle density, high density treatment) on physiological properties of legume and *Elymus nutans* in Guoluo, Qinghai Province. The results showed that (1) There were no significant differences among the treatments in May and June. The aboveground biomass, plant height, tillers number, tillers length, canopy coverage all decreased, but the lengths and the number of *Elymus nutans* leaflets all increased initially, and then decreased with increased disturbance levels by plateau pikas foraging in July and August. (2) The increasing range of plants which were preferred by plateau pikas in control (CK) was significantly higher than that in high density treatments (HD) ($P < 0.05$). (1) Plateau pikas foraging intensity showed a negative correlation during legume late growth stage. The foraging intensity in the middle and low densities is beneficial to the growth of *Elymus nutans*, but it is not conducive once exceeding it. (2) Higher plateau pikas foraging intensity has obvious inhibitory effects on the increasing range of plants which were preferred by plateau pikas.

Key words: Alpine meadow; Foraging disturbance; Plateau pikas; Plant physiological properties

动物与植物之间的互作关系一直是生态学研究态系统结构与功能起关键作用的一种“双向反馈的热点之一, 动植物之间的这种关系可能形成对生环” (Wang *et al.*, 2010; 王德利和王岭, 2011)。

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30970498); 国家科技支撑计划项目 (2012BAC08B03); 青海省重点实验室发展建设专项 (2017-ZJ-Y10)

作者简介: 许华磊 (1990-), 男, 硕士, 主要从事动物生态学研究。

收稿日期: 2017-02-15; 修回日期: 2017-06-06

* 通讯作者, Corresponding author, E-mail: liuwei@nwipb.cas.cn

动物对植物的取食是动植物互作关系的核心特征, 是动物对植物群落最直接的作用因子 (Hodgson and Illius, 1997; Lawler *et al.*, 1999; 刘伟等, 2008)。一些研究表明植物能对动物的取食做出反应, 产生如有毒非蛋白氨基酸、氰化物、单宁、皂角苷、抑制酶蛋白、植物血球凝集素等次生物质, 使其被取食的强度大大降低 (Karban and Carey, 1984; Pech *et al.*, 2007; Rogosic *et al.*, 2007), 但也有研究表明植物种群遭受动物取食时会产生补偿性生长 (Huhta *et al.*, 2003; Pech *et al.*, 2007; 马红彬和谢应忠, 2008)。

植食者的取食会造成植物大量损失新鲜叶片, 降低植物的叶面积指数, 造成碳素和氮素的流失 (Belsky, 1986; Verkaar, 1986; Painter and Belsky, 1993), 干扰碳水化合物合成与供给以及可贮藏性营养物质的积累, 从而引起植物个体生长特征的变化。植物在长期的进化过程中, 也产生了诸多适应机制, 例如植物会对植食者的行为做出响应, 调整叶片的形态、叶生长速率、叶死亡和叶出生周期 (McIntire and Hik, 2002)、叶片的光合速率以及生物量的分配格局 (任海彦等, 2009), 以降低干扰带来的不利影响。但目前研究主要集中在放牧家畜对植物个体及群落的影响, 而关于高原鼠兔对植被的影响却主要集中在群落方面 (Bullock *et al.*, 2001; Adler *et al.*, 2005; 马红彬等, 2008; 赵国琴等, 2013; 道日娜等, 2016)。

高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 广泛分布于青藏高原, 是高寒草甸生态系统中的“关键种” (Smith and Foggin, 1999), 其通过取食、挖掘、排泄等活动以及鼠尸分解参与草地生态系统的能量流动和物质循环 (Wu *et al.*, 2015), 在生态系统中扮演着工程师的角色 (Lai and Smith, 2003)。另外, 高原鼠兔栖息环境海拔高、气温低, 相较于平原上同质量的小哺乳动物, 其需要更多的能量来维持正常的生理活动, 具有较高的基础代谢率 (王德华和王祖望, 1990; Li *et al.*, 2001), 取食频率与取食量均处在较高水平。在高原鼠兔食物资源谱中, 垂穗披碱草 (*Elymus nutans*)、甘肃棘豆 (*Oxytropis kansuensis*) 及蓝花棘豆 (*O. coerulea*) 占有较高的比例 (刘伟等, 2008), 关于取食率高的植物个体特征是否受到明显影响仍然缺乏相关研究及基础资料支持。本文通过围笼实

验, 测定垂穗披碱草和豆科植物个体生长特征在高原鼠兔不同取食下的变化, 以探讨高原鼠兔取食对其喜食植物个体特征的影响, 为进一步揭示高原鼠兔与被取食植物之间的关系提供理论依据。

1 研究方法

1.1 研究地区自然状况

研究区位于青海省果洛藏族自治州玛沁县大武乡, 地理位置为北纬 $34^{\circ}24'$, 东经 $100^{\circ}21'$, 平均海拔 4 120 m。该地区属典型的高原大陆性气候, 无明显的四季, 仅有冷暖季之分, 冷季长达 8 个月, 暖季仅 4 个月。年平均气温 4°C , 最热月 8 月平均气温 10°C ; 平均降水量 513.2 mm, 主要集中于 6-9 月; 日照时数 2450.8 h; 全年无绝对无霜期, 冰雹、霜冻、雪灾等气象灾害频发, 土壤有机质含量较低 (严红宇等, 2013; 刘伟等, 2014)。

研究区植被类型为高寒嵩草草甸。其中优势物种为矮嵩草 (*Kobresia humilis*), 主要的伴生种有二柱头薹草 (*Scirpus distigmaticus*)、垂穗披碱草、早熟禾 (*Poa annua*)、弱小火绒草 (*Leontopodium pusillum*)、短穗兔耳草 (*Lagotis brachystachya*)、甘肃棘豆、蓝花棘豆、黄芪 (*Astragalus lithophilus*) 等。高原鼠兔为该地区主要小型哺乳动物。

1.2 样地设置

研究样地位于青海省果洛州玛沁县大武乡草籽场, 样地规格为 $150\text{ m} \times 220\text{ m}$ 。样地内无高原鼠兔分布。为避免放牧动物的干扰, 四周用网围栏围封。在样地内随机布置 20 个围笼, 孔径为 1 cm, 大小为 $2.0\text{ m} \times 2.0\text{ m} \times 0.5\text{ m}$ 。

根据对矮嵩草草甸 3 个不同高原鼠兔密度实验样地的观察, 高原鼠兔的数量分别为低密度样地 $0-50\text{ 只}/\text{hm}^2$, 中密度样地 $50-100\text{ 只}/\text{hm}^2$, 高密度样地大于 $100\text{ 只}/\text{hm}^2$ (严红宇等, 2013)。参考自然状态下高原鼠兔的密度、高原鼠兔理论采食量以及实验样地面积和高原鼠兔取食时间 (理论取食和实验取食时间), 将围笼内高原鼠兔的数量分别设置为 0 只 (对照组, CK)、1 只 (低密度处理组, LD)、3 只 (中密度处理组, MD)、6 只 (高密度处理组, HD) 4 个处理, 每个处理设置 5 个重复, 共 20 块样地。

1.3 方法

1.3.1 高原鼠兔取食实验

每月用绳套法在样地附近捕捉 80 只以上高原鼠兔带回室内以各个重复为单元分别饲养在 45 cm × 30 cm × 20 cm 的饲养笼内, 每天供给足量的禾草和豆科植物, 自由饮水, 在饲养笼内适应 3 d。根据高原鼠兔昼夜活动节律 (曾绍祥等, 1981; 叶润蓉和梁俊勋, 1988) 选择 50 只体重 150 g 左右的健康个体, 于每月 1-5 日 08: 30-12: 00, 17: 00-20: 30 放入围笼内。

1.3.2 植物个体特征测定

2012 年 5 月中旬于各个围笼内随机选取垂穗披碱草和豆科植物各 10 株, 进行标记 (考虑到自然死亡、被高原鼠兔齐地面咬断以及实验的重复性), 并测量植物高度、叶片长度、分蘖枝长度、植株上存活和死亡的叶片数量、丛幅面积。6-8 月中旬继续测量上述指标, 并在 8 月测量完毕后, 采用齐地刈割收获法采集标记植株, 按种分类带回实验室 65℃ 烘干 48 h, 称重, 精确到 0.01 g。

1.4 数据分析

1.4.1 指标计算

生长率是衡量生物量净积累的量。绝对生长率, 即单位时间内单位面积上生物量的净积累量 (张宏, 1999)。

$$\text{绝对生长率 } (R) = \frac{w_2 - w_1}{t_2 - t_1}$$

式中, R 为绝对生长率, w_1 为取食前植物的高度 (或叶片长度、叶片数、丛幅面积), w_2 为取食一个月后植物的高度 (或叶片长度、叶片数、丛幅面积), $t_2 - t_1$ 为调查间隔的天数。

1.4.2 统计分析

文中数据的处理和统计分析分别在 SPSS Statistics 19.0 (SPSS Inc, USA)、Origin Pro 2016 中进行。用 One-Way ANOVA 检验豆科植物和垂穗披碱草同一处理不同月份及同一月份不同处理下个体特征的差异, 若有显著性差异, 使用 LSD 法对平均值进行多重比较。结果以平均值 ± 标准误 (mean ± SE) 表示, 显著性水平 $\alpha = 0.05$ 。

2 结果

2.1 高原鼠兔取食对豆科植物影响

2.1.1 高原鼠兔取食对豆科植物平均高度的影响

各处理组豆科植物平均高度在 7 月达到最大值, 其中对照组最高, 高密度处理组最低。5-6 月中密度处理组增长率最大, 高密度处理组最小; 6-7 月低密度处理组增长率最大, 高密度处理组最小; 7-8 月各处理均呈负增长, 对照组降低量最小, 中密度处理组最大 (图 1a, 图 2a)。5 月, 中密度处理组显著高于对照组、高密度处理组 ($P < 0.05$); 6 月, 对照组显著低于中密度处理组 ($P < 0.05$), 高密度处理组显著低于其它处理 ($P < 0.01$); 7 月, 对照组与低密度处理组、中密度处理组差异不显著 ($P > 0.05$), 高密度处理组显著低于其它处理 ($P < 0.01$); 8 月, 中密度处理组显著低于对照组、低密度处理组 ($P < 0.05$), 高密度处理组显著低于其它处理 ($P < 0.01$)。

2.1.2 高原鼠兔取食对豆科植物分蘖枝数的影响

由图 1b, 图 2b 可以看出, 对照组、低密度处理组植物分蘖枝数呈上升趋势; 中密度处理组在 6-7 月减少, 6 月与 8 月基本持平; 5-6 月高密度处理组减少后持续增加, 但波动相对其余组较小; 最大值均出现在 8 月, 其中对照组最高, 高密度处理组最低。5-6 月中密度处理组增长率最大, 而高密度处理组出现负增长; 6-7 月对照组、低密度处理组增长率最大, 高密度处理组最小; 7-8 月对照组增长率最大, 中密度处理组最小。5 月, 中密度处理组显著高于对照组、高密度处理组 ($P < 0.05$); 6 月, 中密度处理组显著高于其它处理 ($P < 0.05$); 7 月, 高密度处理组显著低于其它处理 ($P < 0.05$); 8 月, 高密度处理组显著低于对照组、低密度处理组 ($P < 0.05$)。

2.1.3 高原鼠兔取食对豆科植物分蘖枝平均长度的影响

各处理组豆科植物分蘖枝长度基本呈先上升再下降的趋势, 7 月、8 月值较大。8 月对照组达到最大, 而其它处理组在 7 月达到最大。5-7 月中密度处理组增长率最大, 高密度处理组最小。7-8 月对照组增长率最大, 其它处理呈负增长, 其中高密度处理组降低量最大 (图 1c, 图 2c)。5 月, 对照组显著高于低密度处理组、高密度处理组 ($P < 0.05$); 6-7 月高密度处理组显著低于其它处理 ($P < 0.01$)。8 月, 高密度处理组显著低于其它处理 ($P < 0.01$), 而中密度处理组显著低于对照组、低密度处理组 ($P < 0.05$)。

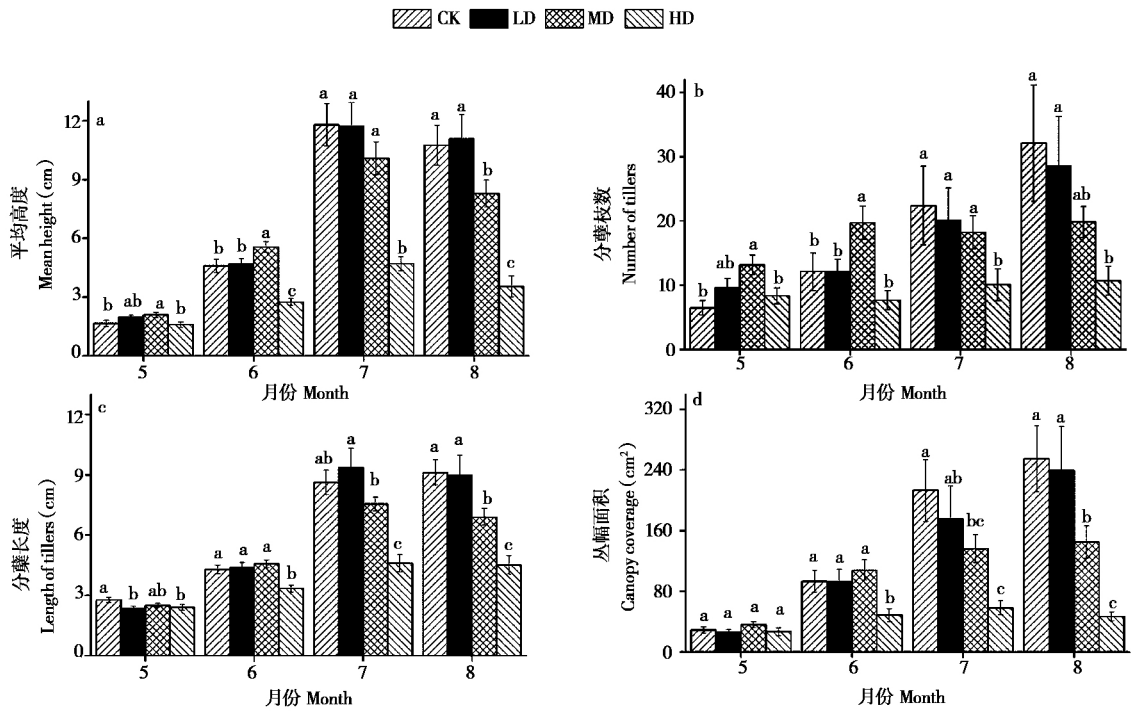


图1 不同处理豆科植物的特征分析. CK: 对照组; LD: 低密度组; MD: 中密度组; HD: 高密度组. 数据以平均值 ± 标准误差表示. 图中同一月份内不同小写字母表示不同处理间在 0.05 水平存在显著性差异

Fig. 1 Physiological properties of legumes in different treatments. CK: control; LD: low density; MD: middle density; HD: high density. Values are presented as mean ± SE. Different normal letters within the same month indicate significant difference among treatments at 0.05 level

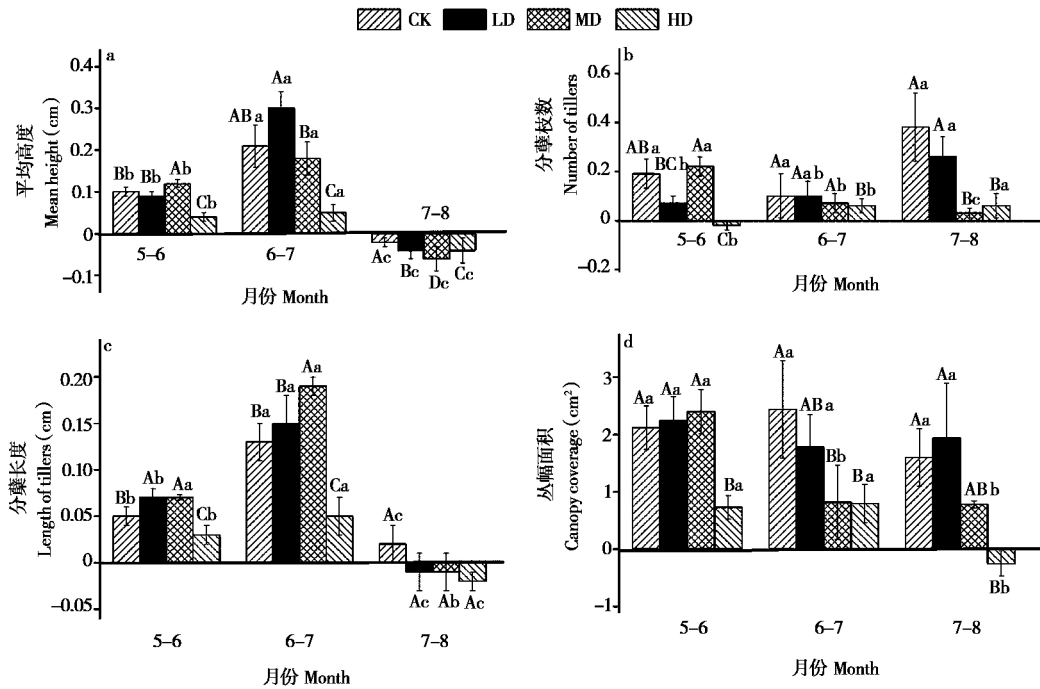


图2 豆科植物特征增长率. CK: 对照组; LD: 低密度组; MD: 中密度组; HD: 高密度组. 数据以平均值 ± 标准误差表示. 标有不同字母表示差异性显著 (小写字母表示同一处理不同月份下差异, 大写字母表示同一月份不同处理下差异)

Fig. 2 Growth rates of legumes in different treatments. CK: control; LD: low density; MD: middle density; HD: high density. Values are presented as mean ± SE. Means with different letters are significantly different (lowercase letters represent difference in the same treatment and the different month, uppercase letters represent vertical difference in the same month and the different treatment)

2.1.4 高原鼠兔取食对豆科植物丛幅面积的影响

对照组、低密度处理组和中密度处理组豆科植物丛幅面积呈上升趋势,8月值最大;高密度处理组呈先上升再下降的趋势,7月值最大。5-6月中密度处理组增长率最大,高密度处理组最小;6-8月对照组、低密度处理组增长率最大,高密度处理组最小,出现负增长(图1d,图2d)。5月,各处理组差异不显著(P>0.05);6月,高密度处理组显著低于对照组和低密度处理组(P<0.05);7月,对照组显著高于中密度处理组(P<0.05),高密度处理组显著低于其它处理(P<0.01);8月,高密度处理组和中密度处理组均显著低于对照组、低密度处理组(P<0.05)。

2.1.5 高原鼠兔取食对豆科植物单株生物量的影响

随高原鼠兔密度增加,单株地上生物量呈下降趋势,对照组为1.61g/株,低密度处理组为1.47g/株,中密度处理组为0.66g/株,高密度处理组为0.20g/株。高密度处理组和中密度处理组显著低于对照组、低密度处理组(P<0.05),而对照组与低密度处理组、中密度处理组与高密度处理组差异不显著(P>0.05)(图3)。

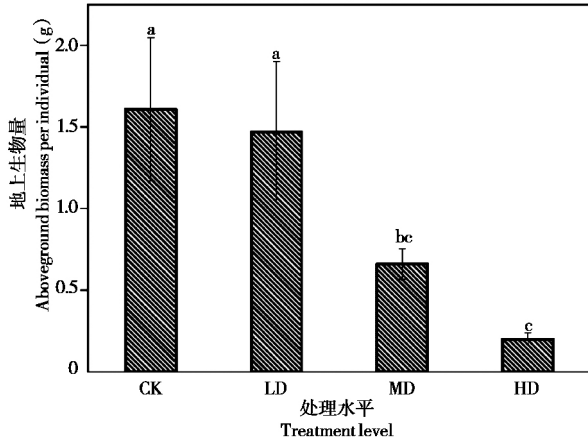


图3 豆科植物单株地上生物量. CK: 对照组; LD: 低密度组; MD: 中密度组; HD: 高密度组. 数据以平均值±标准误表示. 图中不同小写字母表示不同处理间在0.05水平存在显著性差异

Fig. 3 Aboveground biomass per legume. CK: control; LD: low density; MD: middle density; HD: high density. Values are presented as mean ± SE. Different normal letters indicate significant difference among treatments at 0.05 level

2.2 高原鼠兔取食对垂穗披碱草的影响

2.2.1 高原鼠兔取食对垂穗披碱草平均高度的影响

从图4a、图5a可以看出,垂穗披碱草平均高

度各处理均呈上升趋势,8月最大,其中对照组最高,高密度处理组最低。5-8月对照组的生长率最大,高密度处理组最小。5月,对照组显著高于其它处理(P<0.01);6月和7月,对照组显著高于其它处理(P<0.05);8月,对照组显著高于其它处理(P<0.01),低密度处理组显著高于高密度处理组(P<0.01)。

2.2.2 高原鼠兔取食对垂穗披碱草叶片数的影响

从图4b、图5b可以看出,垂穗披碱草叶片数基本在3片左右,各处理均呈先下降后上升的趋势,7月达到最低;叶片数增长率都很小,叶片数比较稳定。5-6月各处理均呈负增长;6-7月低密度处理组增长率最大,其余均为负增长;7-8月低密度处理组增长率最大,高密度处理组最小。5-6月,叶片数各处理差异性不显著(P>0.05);7-8月,低密度处理组叶片数显著高于高密度处理组(P<0.05)。

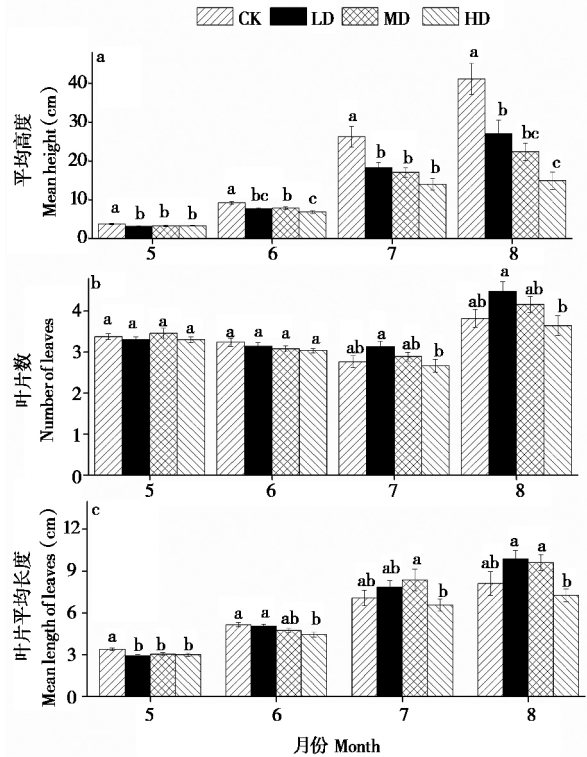


图4 不同处理垂穗披碱草的特征分析. CK: 对照组; LD: 低密度组; MD: 中密度组; HD: 高密度组. 同一月份内不同小写字母表示不同处理间的0.05水平存在显著性差异

Fig. 4 Physiological properties of Elymus nutans in different treatments. CK: control; LD: low density; MD: middle density; HD: high density. Different normal letters within the same month indicate significant difference among treatments at 0.05 level

2.2.3 高原鼠兔取食对垂穗披碱草叶片平均长度的影响

从图 4c、图 5c 可以看出, 垂穗披碱草叶片数平均长度, 各处理均呈上升趋势, 8 月最大, 其中低密度处理组最高, 高密度处理组最低。5-8 月低密度处理组增长率最大, 而高密度处理组最小; 增长率均呈先上升再下降的趋势。5 月叶片数平均长度对照组显著高于其它处理 ($P < 0.05$); 6 月高密度处理组显著低于对照组、低密度处理组 ($P < 0.01$), 而对照组与低密度处理组、中密度处理组无显著差异 ($P > 0.05$); 7 月仅中密度处理组显著高于高密度处理组 ($P < 0.05$); 8 月高密度处理组显著低于低密度处理组、中密度处理组 ($P < 0.01$)。

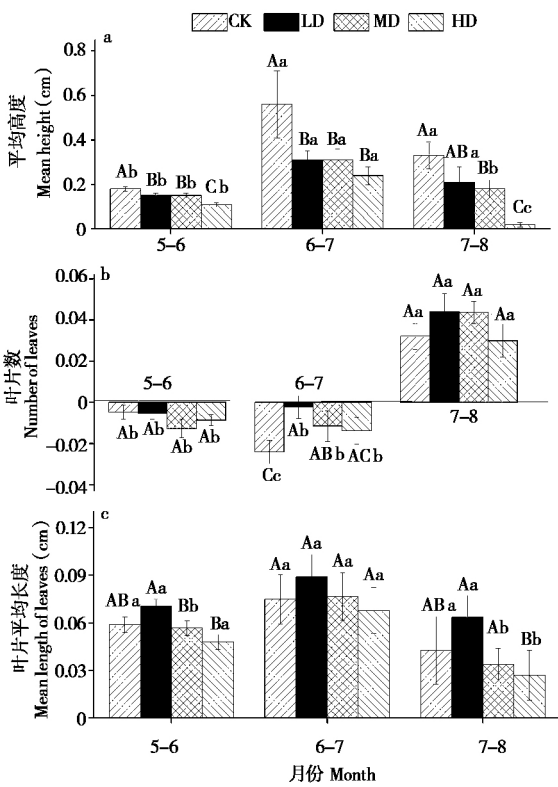


图5 不同处理组垂穗披碱草特征增长率. CK: 对照组; LD: 低密度组; MD: 中密度组; HD: 高密度组. 标有不同字母表示差异性显著 (小写字母表示同一处理不同月份下差异, 大写字母表示同一月份不同处理下差异)

Fig. 5 Growth rates of *Elymus nutans* leaves in different treatments. CK: control; LD: low density; MD: middle density; HD: high density. Means with different letters are significantly difference (lowercase letters represent difference in the same treatment and the different month, uppercase letters represent vertical difference in the same month and the different treatment)

2.2.4 高原鼠兔取食对垂穗披碱草单株生物量的影响

随高原鼠兔密度增加, 垂穗披碱草单株地上生物量呈下降趋势, 对照组为 0.23 g/株, 低密度处理组为 0.17 g/株, 中密度处理组为 0.12 g/株, 高密度处理组为 0.07 g/株。对照组显著高于高密度处理组和中密度处理组 ($P < 0.05$), 低密度处理组显著高于高密度处理组 ($P < 0.05$), 而相邻处理之间差异不显著 ($P > 0.05$) (图 6)。

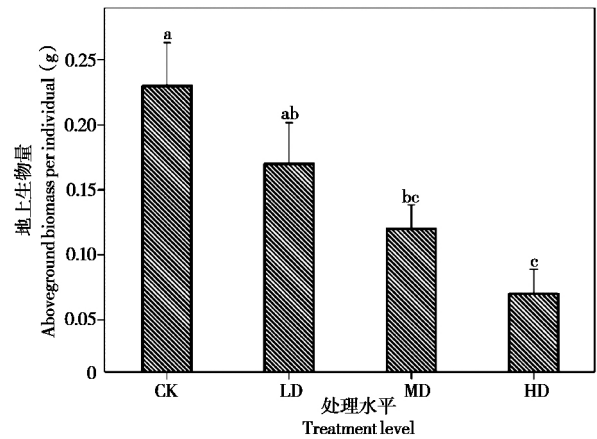


图6 不同处理组垂穗披碱草单株地上生物量. CK: 对照组; LD: 低密度组; MD: 中密度组; HD: 高密度组. 图中不同小写字母表示不同处理间在 0.05 水平存在显著性差异

Fig. 6 Aboveground biomass of single *Elymus nutans*. CK: control; LD: low density; MD: middle density; HD: high density. Different normal letters indicate significant difference among treatments at 0.05 level

3 讨论

3.1 高原鼠兔取食对植物个体特征的影响

高原鼠兔具有迁徙性、选择性采食和营家族式生活的特征 (Arthur *et al.*, 2008; 于成等, 2016), 其通过日常掘洞和取食植物对青藏高原高寒草甸植物产生广泛的干扰作用 (Guo *et al.*, 2012), 使单位面积内的裸斑增加, 生境逐渐旱化 (Liu *et al.*, 2013)。

研究结果表明, 随着高原鼠兔取食强度增大, 其喜食植物的地上生物量、平均高度均呈下降趋势。这主要是因为垂穗披碱草、甘肃棘豆及蓝花棘豆在高原鼠兔食物资源谱中占有较高的比例 (刘伟等, 2008), 高原鼠兔密度增加, 对禾草植物和豆科植物的采食量增加, 因而平均高度和生物量降低。另外, 高原鼠兔喜欢低矮开阔的环境 (李叶

等, 2014), 存在对高大植物进行刈割的行为(刘伟等, 2009), 高原鼠兔喜食性植物的补偿性增长速率不及高原鼠兔对其的啃食与刈割速率。这一结果与其他一些学者的报道一致(Guo *et al.*, 2012; 刘伟等, 2014; 张永超等, 2016)。

7-8月, 随着高原鼠兔取食强度的增大, 豆科植物的个体特征呈下降态势, 但垂穗披碱草在中低密度下达到最大值, 而后下降。其主要原因是高原鼠兔适度的干扰作用增加了土壤通透性及土壤养分, 刺激了植物的分蘖、生长以及再生长、超补偿生长等(Huhta *et al.*, 2003; Pech *et al.*, 2007; 马红彬和谢应忠, 2008), 而过量的高原鼠兔干扰作用会使禾草和豆科植物生物量降低、草地植物大量死亡、草甸退化(赵国琴等, 2013)。这一结果与王倩等(2015)高原鼠兔干扰对杂草繁殖特征影响的研究结果一致。

动物的取食行为是在不同空间尺度上采食策略相互交织的结果(Bailey *et al.*, 1996)。时间梯度和密度水平是衡量高原鼠兔取食对植物的个体特征干扰强度的两个重要指标。研究表明, 较高密度下高原鼠兔取食造成其喜食植物生长率的下降, 主要是因为高原鼠兔密度增加, 裸露鼠斑面积增加, 高寒草甸生境异质性增加, 造成其喜食物种的生态优势度降低, 而杂草类植物则发生相反的变化, 在原有的优势物种被取食的情况下, 杂草获得更多资源而迅速发展, 同时造成土壤有机碳和速效氮的降低(Holt, 1984; 于成等, 2016), 这就加剧了高原鼠兔喜食性植物生境的恶化。当高原鼠兔种群密度继续增加, 加上杂类草植物对阳光、水分竞争而影响植物的生长, 最终导致一些劣势植物受压迫死亡而出现自疏(Zhang *et al.*, 2011; Deng *et al.*, 2012)。

3.2 高原鼠兔取食对植物个体特征影响的繁殖机制分析

在自然界协同进化过程中, 关于植物的适应特征与表型可塑性的分析, 可以解释植物在不同生存环境中的生态适应对策(Brown *et al.*, 2001)。研究表明, 高原鼠兔干扰水平的增加使植物群落生物量大大降低, 高原鼠兔的活动显著降低了植物盖度和平均高度。植物群落对高原鼠兔取食的响应与植物个体特征的变化密切相关, 植物个体特征与群落生物量的变化说明高原鼠兔的高强度取食加速了草

地退化演替, 恢复演替速率降低。

从遗传角度看, 繁殖器官是体现植物繁殖特征的重要指标, 植物的繁殖构件与种群密度和繁殖投资格局紧密相关(何维明和钟章成, 1997)。繁殖对策是植物种群适应变化后生境的主要策略之一(王倩等, 2015)。高原鼠兔也会对其喜食植物的花进行刈割, 使植物种子成熟率降低, 种子的形态生长也受到影响, 植物的繁殖能力降低, 种群的竞争力也随之下降, 植物子代的生长也会低于亲本, 群落的平均高度下降, 这种植物个体生长不良会导致草地的退化加剧, 对整个生态系统带来不利影响。另外, 不同性状差异的大小可以反映植物对生境条件变化的敏感程度(李西良等, 2014)。

近年来关于植物性状与环境的权衡机制受到广泛关注(Bullock *et al.*, 2001; Mooney *et al.*, 2010; Bernard-Verdier *et al.*, 2012)。性状指标穗重、茎重、全株重、分蘖数、茎长、株高等可塑性幅度较大, 为放牧响应的敏感指标; 叶片数、叶宽、茎粗、根粗的可塑性变化幅度较小, 为情性性状(石红霄等, 2016)。高原鼠兔对植物叶片的啃食造成植物叶片数下降, 叶面积指数降低, 从而使其本身的光合作用能力得到抑制, 最终造成叶片的生活力减弱, 叶片生物量降低(Smith, 1998)。植物在有限资源获取支配等方面, 可通过性状间的相互关系调节外界干扰的压力(道日娜等, 2016), 植物功能性状及其组合变化为预测干扰机制对不同草地生态系统结构和功能的影响提供了有效工具(Adler *et al.*, 2005)。

目前干扰机制研究集中在放牧方面(Adler *et al.*, 2005; 道日娜等, 2016), 在长期放牧的退化草原群落中, 植物个体表现出植株变矮、节间缩短、叶片变小变窄、丛幅面积降低, 这些性状的集合称之为个体小型化(Cruz *et al.*, 2010)。而植物的个体矮小化是草原生态系统结构与功能变化的重要触发机制(李西良等, 2014; 石红霄等, 2016)。但是, 关于高原鼠兔取食干扰是否与放牧干扰机制一样造成植物个体的矮小化现象仍有待研究。另外, 高寒草甸区域植物群落的草层高度是决定鼠密度的重要因子(张永超等, 2016), 中低密度下豆科植物和垂穗披碱草的不同变化趋势是否说明其与高度、补偿性生长机制有关仍有待研究。再者, 虽然高原鼠兔喜食性植物个体对其不同取食干

扰水平做出响应,相应地也改变了高原鼠兔原有生境。虽然优势种群的生态生物学特征以及发生发展的动态对群落的外貌、结构和演替方向有重要影响,但由于时间和区域尺度限制,是否迫使植物的群落结构做出相应的修饰效应还有待进一步研究。

参考文献:

- Adler P B, Milchunas D G, Sala O E, Burke I C, Lauenroth W K. 2005. Plant traits and ecosystem grazing effects: comparison of U. S. sagebrush steppe and patagonian steppe. *Ecological Application*, **15** (2): 774–792.
- Arthur A D, Pech R P, Davey C, Jiebu, Zhang Y M, Lin H. 2008. Livestock grazing, plateau pikas and the conservation of avian biodiversity on the Tibetan Plateau. *Biological Conservation*, **141** (8): 1972–1981.
- Bailey D W, Gross J E, Laca E A, Rittenhouse L R, Coughenour M B, Swift D M, Sims P L. 1996. Mechanisms that result in large herbivore grazing distribution patterns. *Journal of Range Management*, **49** (5): 386–400.
- Belsky A J. 1986. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *American Naturalist*, **127** (6): 870–892.
- Bernard-Verdier M, Navas M L, Vellend M, Violle C, Fayolle A, Garnier E. 2012. Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. *Journal of Ecology*, **100** (6): 1422–1433.
- Brown J H, Whitham T G, Ernest S K M, Gehring C A. 2001. Complex species interactions and the dynamics of ecological systems: long-term experiments. *Science*, **293** (5530): 643–650.
- Bullock J M, Franklin J, Stevenson M J, Silvertown J, Coulson S J, Gregory S J, Tofts R. 2001. A plant trait analysis of responses to grazing in a long-term experiment. *Journal of Applied Ecology*, **38** (2): 253–267.
- Cruz P, Quadros F L F, Theau J P, Frizzo A, Jouany C, Duru M, Carvalho P C F. 2010. Leaf traits as functional descriptors of the intensity of continuous grazing in native grasslands in the south of Brazil. *Rangeland Ecology and Management*, **63** (3): 350–358.
- Dao R N, Wu Y N, Huo G W, Wang X M, Xu Z C. 2016. Response of plant leaf traits to grazing intensity in *Stipa krylovii* steppe. *Chinese Journal of Applied Ecology*, **27** (7): 2231–2238. (in Chinese)
- Deng J M, Zuo W Y, Wang Z Q, Fan Z X, Ji M F, Wang G X, Ran J Z, Zhao C M, Liu J Q, Niklas K J, Hammond S T, Brown J H. 2012. Insights into plant size-density relationships from models and agricultural crops. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **109** (22): 8600–8605.
- Guo Z G, Li X F, Liu X Y, Zhou X R. 2012. Response of alpine meadow communities to burrow density changes of plateau pika (*Ochotona curzoniae*) in the Qinghai-Tibet Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, **32** (1): 44–49.
- He W M, Zhong Z C. 1997. The concept of plant breeding strategies and its research content. *Journal of Biology*, **14** (6): 25–28. (in Chinese)
- Hodgson J, Lliuis A W. 1997. The Ecology and Management of Grazing Systems. UK Oxford: Oxford University Press.
- Holt R D. 1984. Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species. *American Naturalist*, **124** (3): 377–406.
- Huhta A P, Hellstrom K, Rautio P, Tuomi J. 2003. Grazing tolerance of *Gentianella amarella* and other monocarpic herbs: why is tolerance highest at low damage levels? *Plant Ecology*, **166** (1): 49–61.
- Karban R, Carey J R. 1984. Induced resistance of cotton seedlings to mitis. *Science*, **225** (4657): 53–54.
- Lai C H, Smith A T. 2003. Keystone status of plateau pikas (*Ochotona curzoniae*): effect of control on biodiversity of native birds. *Biodiversity and Conservation*, **12** (9): 1901–1912.
- Lawler I R, Stapley J, Foley W J, Eschler B M. 1999. Ecological example of conditioned flavor aversion in plant-herbivore interactions: effects of terpenes of *Eucalyptus* leaves on feeding by common ringtail and brushtail possums. *Journal of Chemical Ecology*, **25** (2): 401–415.
- Li Q F, Sun R Y, Huang C X, Wang Z K, Liu X T, Hou J J, Liu J S, Cai L Q, Li N, Zhang S Z, Wang Y. 2001. Cold adaptive thermogenesis in small mammals from different geographical zones of China. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **129** (4): 949–961.
- Li X L, Hou X Y, Wu X H, Sa R L, Ji L, Chen H J, Liu Z Y, Ding Y. 2014. Plastic responses of stem and leaf functional traits in *Leymus chinensis* long-term grazing in a meadow steppe. *Chinese Journal of Plant Ecology*, **38** (5): 440–451. (in Chinese)
- Li Y, Wang Z Y, Zhang X, Shi L. 2014. Analysis of dominant factors affecting microhabitat selection of plateau pika (*Ochotona curzoniae*) during summer in Altun Mountain in National Nature Reserve, Xinjiang Uygur Autonomous Region, China. *Chinese Journal of Vector Biology and Control*, **25** (1): 28–31. (in Chinese)
- Liu H, Chen Y, Zhou L, Jin Z. 2013. The effects of management on population dynamics of plateau pika. *Mathematical and Computer Modeling*, **57** (s3–4): 525–535.
- Liu W, Zhang Y, Wang X, Zhao J Z, Xu Q M, Zhou L. 2008. Food selection by plateau pikas (*Ochotona curzoniae*) in different habitats during plant growing season. *Acta Theriologica Sinica*, **28** (4): 358–366. (in Chinese)
- Liu W, Xu Q M, Wang X, Zhao J Z, Zhou L. 2009. The relationship of the harvesting behavior of plateau pikas with the plant community. *Acta Theriologica Sinica*, **29** (1): 40–49. (in Chinese)
- Liu W, Yan H Y, Wang X, Wang C T. 2014. Effects of plateau pikas on restoring succession of degraded grassland and plant community structure. *Acta Theriologica Sinica*, **34** (1): 54–61. (in Chinese)
- Ma H B, Xie Y Z. 2008. Plant compensatory growth under different grazing intensities in desert steppe. *Scientia Agricultura Sinica*, **41** (11): 3645–3650. (in Chinese)

- McIntire E J, Hik D S. 2002. Grazing history versus current grazing: leaf demography and compensatory growth of three alpine plants in response to a native herbivore (*Ochotona collaris*). *Journal of Ecology*, **90** (2): 348–359.
- Mooney K A, Halitschke R, Kessler A, Agrawal A A. 2010. Evolutionary trade-offs in plants mediate the strength of trophic cascades. *Science*, **327** (5973): 1642–1644.
- Painter E L, Belsky A J. 1993. Application of herbivore optimization theory to rangelands of the Western United States. *Ecological Applications*, **3** (1): 2–9.
- Pech R P, Arthur A D, Zhang Y M, Lin H. 2007. Population dynamics and responses to management of plateau pikas (*Ochotona curzoniae*). *Journal of Applied Ecology*, **44** (3): 615–624.
- Ren H Y, Zheng S X, Bai Y F. 2009. Effect of grazing on foliage biomass allocation of grassland communities in Xilin River Basin, Inner Mongolia. *Chinese Journal of Plant Ecology*, **33** (6): 1065–1074. (in Chinese)
- Rogosic J, Estell R E, Skobic D, Stanic S. 2007. Influence of secondary compound complementarity and species diversity on consumption of Mediterranean shrubs by sheep. *Applied Animal Behaviour Science*, **107** (1): 58–65.
- Shi H X, Hou X Y, Shi S L, Wu X H, Yang T T, Li P. 2016. *Poa alpigena* response traits affected by grazing and enclosures in an alpine meadow on the Qinghai-Tibet Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, **36** (12): 3601–3608. (in Chinese)
- Smith A T, Foggin J M. 1999. The plateau pika (*Ochotona curzoniae*) is a keystone species for biodiversity on the Tibetan Plateau. *Animal Conservation*, **2** (4): 235–240.
- Smith S E. 1998. Variation in response to defoliation between populations of *Bouteloua curtipendula* var. *caespitosa* (*Poaceae*) with different livestock grazing histories. *American Journal of Botany*, **85** (9): 1266–1272.
- Verkaar H J. 1986. When does grazing benefit plants? *Trends in Ecology & Evolution*, **1** (6): 168–169.
- Wang D H, Wang Z W. 1990. Strategies for survival of small mammals in a cold alpine environment. *Acta Theriologica Sinica*, **10** (1): 40–53. (in Chinese)
- Wang D L, Wang L. 2011. Interactions between herbivores and plant diversity (review). *Acta Agrestia Sinica*, **19** (4): 699–704. (in Chinese)
- Wang L, Wang D L, Bai Y G, Jiang G T, Liu J S, Huang Y, Li Y X. 2010. Spatial distributions of multiple plant species affect herbivore foraging selectivity. *Oikos*, **119** (2): 401–408.
- Wang Q, Jia T T, Pang X P, Jin S H, Chen C W, Guo Z G. 2015. Effects of disturbance of plateau pika (*Ochotona curzoniae*) on reproductive characteristics of *Gentiana dahurica* in the Qinghai-Tibetan Plateau. *Pratacultural Science*, **32** (5): 796–801. (in Chinese)
- Wu R X, Chai Q, Zhang J Q, Zhong M Y, Liu Y H, Wei X T, Pan D, Shao X Q. 2015. Impacts of burrows and mounds formed by plateau rodents on plant species diversity on the Qinghai-Tibetan Plateau. *The Rangeland Journal*, **37** (1): 117–123.
- Yan H Y, Zhang Y, Zhao J Z, Xu Q M, Li L, Liu W. 2013. Effects of plateau pika (*Ochotona curzoniae*) on plant community biomass in alpine meadow. *Acta Theriologica Sinica*, **33** (4): 333–343. (in Chinese)
- Ye R R, Liang J X. 1988. Studies on the relationships between environmental factors and the daily ground activity of plateau pika. *Acta Theriologica Sinica*, **8** (4): 314–315. (in Chinese)
- Yu C, Jia T T, Pang X P, Guo Z G. 2016. Intensity of plateau pika (*Ochotona curzoniae*) interference effect on the distribution of the alpine meadow soil carbon and nitrogen. *Acta Pedologica Sinica*, **53** (3): 333–343. (in Chinese)
- Zhang H. 1999. Study on dynamics of aboveground biomass and conversion efficiency to the total solar radiation of grass forbs steppe in southern fringe of Mu Us Sandland. *Pratacultural Science*, **16** (5): 9–14. (in Chinese)
- Zhang W P, Jia X, Bai Y Y, Wang G X. 2011. The difference between above-and below-ground self-thinning lines in forest communities. *Ecological Research*, **26** (5): 819–825.
- Zhang Y C, Yuan X B, Niu D C, Wu S J, Zhang D Y, Zong W J, Fu H. 2016. Response of plateau pika burrow density to vegetation management in an alpine meadow, Maqu County, Gansu. *Acta Pratacultural Sinica*, **25** (2): 87–94. (in Chinese)
- Zhao G Q, Li G Y, Ma W H, Zhao D Z, Li X Y. 2013. Impacts of *Ochotona pallasi* disturbance on alpine grassland community characteristics. *Chinese Journal of Applied Ecology*, **24** (8): 2122–2128. (in Chinese)
- Zeng J X, Wang Z W, Han Y C. 1981. On the daily activity rhythm of five small mammals. *Acta Theriologica Sinica*, **1** (2): 189–197. (in Chinese)
- 于成, 贾婷婷, 庞晓攀, 郭正刚. 2016. 高原鼠兔干扰强度对高寒草甸土壤碳氮分布的影响. *土壤学报*, **53** (3): 333–343.
- 马红彬, 谢应忠. 2008. 不同放牧强度下荒漠草原植物的补偿性生长. *中国农业科学*, **41** (11): 3645–3650.
- 王倩, 贾婷婷, 庞晓攀, 金少红, 陈传武, 郭正刚. 2015. 高原鼠兔干扰对达乌里秦艽繁殖特征的影响. *草业科学*, **32** (5): 796–801.
- 王德华, 王祖望. 1990. 小哺乳动物在高寒环境中的生存对策. *兽类学报*, **10** (1): 40–53.
- 王德利, 王岭. 2011. 草食动物与草地植物多样性的互作关系研究进展. *草地学报*, **19** (4): 699–704.
- 石红霄, 侯向阳, 师尚礼, 吴新宏, 杨婷婷, 李鹏. 2016. 高寒草甸高原早熟禾个体性状对放牧与围封的响应. *生态学报*, **36** (12): 3601–3608.
- 叶润蓉, 梁俊勋. 1988. 高原鼠兔地面活动与光温关系的初步观测. *兽类学报*, **8** (4): 314–315.
- 任海彦, 郑淑霞, 白永飞. 2009. 放牧对内蒙古锡林河流域草地群落植物茎叶生物量资源分配的影响. *植物生态学报*, **33** (6): 1065–1074.

- 刘伟,张毓,王溪,赵建中,许庆民,周立. 2008. 植物生长季节不同栖息地高原鼠兔的食物选择. 兽类学报, **28** (4): 358-366.
- 刘伟,张毓,王溪,赵建中,许庆民,周立. 2009. 高原鼠兔刈割行为与栖息地植物群落的关系. 兽类学报, **29** (1): 40-49.
- 刘伟,严红宇,王溪. 2014. 高原鼠兔对退化草地植物群落结构及恢复演替的影响. 兽类学报, **34** (1): 54-61.
- 严红宇,张毓,赵建中,许庆民,李里,刘伟. 2013. 高原鼠兔对高寒草甸植物群落生物量的影响. 兽类学报, **33** (4): 768-777.
- 李叶,王振宇,张翔,时磊. 2014. 阿尔金山自然保护区高原鼠兔夏季微生境选择的主导因子分析. 中国媒介生物学及控制杂志, **25** (1): 28-31.
- 李西良,侯向阳,吴新宏,萨茹拉,纪磊,陈海军,刘志英,丁勇. 2014. 草甸草原羊草茎叶功能性状对长期过度放牧的可塑性响应. 植物生态学报, **38** (5): 440-451.
- 何维明,钟章成. 1997. 植物繁殖对策的概念及其研究内容. 生态学杂志, **14** (6): 25-28.
- 张永超,袁晓波,牛得草,吴淑娟,张典业,宗文杰,傅华. 2016. 玛曲高寒草甸高原鼠兔种群数量对植被调控措施的响应. 草业学报, **25** (2): 87-94.
- 张宏. 1999. 毛乌素沙地南缘禾草杂类草草地上部生物量动态及光能转化率的研究. 草业科学, **16** (5): 9-14.
- 赵国琴,李广泳,马文虎,赵殿智,李小雁. 2013. 高原鼠兔扰动对高寒草地植物群落特征的影响. 应用生态学报, **24** (8): 2122-2128.
- 道日娜,宋彦涛,乌云娜,霍光伟,王晓滕,徐志超. 2016. 克氏针茅草原植物叶片性状对放牧强度的响应. 应用生态学报, **27** (7): 2231-2238.
- 曾缙祥,王祖望,韩友才. 1981. 五种小哺乳动物活动节律的初步研究. 兽类学报, **1** (2): 189-197.