

# 高原鼠兔种群恢复过程中的洞穴分布动态

张瑞<sup>1 2</sup> 许华磊<sup>1 2</sup> 刘伟<sup>1\*</sup>

(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 中国科学院大学, 北京 100049)

**摘要:** 高原鼠兔洞穴系统的恢复是其种群恢复的关键指标之一, 洞穴分布的变化可以反映种群的动态。本研究于2014-2016年在青海省祁连县对2.79 hm<sup>2</sup>高寒草甸内高原鼠兔种群密度、洞穴密度和洞穴的相对位置进行跟踪观测。其中包括6个50 m×50 m的灭鼠堵洞处理、6个30 m×30 m的灭鼠处理和3个50 m×50 m的对照处理。分别采用平均最近邻指数和平均拥挤度指数分析洞穴系统中有效洞、弃洞、粪坑和嬉戏坑的分布模式及洞系表现面积, 并对各参数进行描述性和相关性分析。结果显示: 高原鼠兔种群密度恢复过程中(1)有效洞的空间格局由随机向离散分布转变, 弃洞由随机向聚集分布转变, 粪坑和嬉戏坑无明显变化趋势; 有效洞和弃洞分布格局的恢复都朝向灭鼠前状态, 但恢复的都不充分; (2)有效洞最近邻指数与其自身密度正相关; 弃洞最近邻指数与其自身密度负相关; 粪坑、嬉戏坑最近邻指数与其自身密度无显著相关性; 其中, 仅粪坑的分布最近邻指数与高原鼠兔种群密度呈显著负相关; (3)有效洞与粪坑、嬉戏坑表现面积的变化情况较为一致, 与弃洞呈互补态势; 洞系表现面积的变异性远小于洞穴密度。结果说明: (1)高原鼠兔洞穴分布格局和洞穴密度的恢复具有滞后性; (2)有效洞、弃洞的分布格局主要受洞穴密度的影响; (3)高原鼠兔种群的恢复过程中对洞系面积的需求优先于洞口数量。

**关键词:** 高原鼠兔; 高寒草甸; 种群恢复; 洞穴系统; 分布格局; 洞系表现面积

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050 (2018) 01-0046-10

## Dynamic of the burrows distribution during the restoration of plateau pika (*Ochotona curzoniae*) population

ZHANG Rui<sup>1,2</sup>, XU Hualei<sup>1,2</sup>, LIU Wei<sup>1\*</sup>

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

(2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

**Abstract:** The restorations of burrow systems is one of the key indices of the restoration of plateau pika (*Ochotona curzoniae*) populations, changes of burrows distribution can reflect population dynamic. We measured the density of plateau pika, the density of burrows and those burrows relative positions in a 2.79 hm<sup>2</sup> alpine meadow during 2014-2016 in Qilian county of Qinghai Province, in which six 50 m×50 m plots with lethal and block control, six 30 m×30 m plots with lethal control and three 50 m×50 m plots as control group. The average nearest neighbor and mean crowding index was used to analyze the distribution pattern and clump areas of available burrows, abandoned burrows, fecal pits and sportive pits respectively, and descriptive and correlation analyses were conducted between parameters. The results show that during the restoration of plateau pika (i) the distribution pattern of available burrows changed from random to dispersed, abandoned burrows changed from random to clustered, fecal pits and sportive pits displayed no obvious changing trends; the restoration of available and abandoned burrows toward its original distribution patterns before lethal control, but both of them restored inadequately. (ii) The average nearest neighbor index of available burrows was positively correlated with density, abandoned burrows were negatively correlated with density, fecal and sportive pits displayed no obvious correlation with density; and only fecal pits have a significant negative relationship with population density. (iii) The clump area changing trend of available burrows is well consistent with fecal pits and sportive pits, and in compensating situation with abandoned bur-

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (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: 张瑞 (1990-), 男, 硕士研究生, 主要从事动物生态学研究。

收稿日期: 2016-11-21; 修回日期: 2017-03-27

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

rows; and the variability of burrows clump area is much less than their density. It declared that: ( i ) Hysteresis exists in burrows distribution pattern and burrows density during the restoration of plateau pika. ( ii ) The distribution pattern of available and abandoned burrows are mostly decided by their density. ( iii ) Plateau pikas have more urgent demand for burrow system area than burrow numbers during restoration.

**Key words:** Alpine meadow; Burrow clump area; Burrow system; Distribution pattern; Plateau pika (*Ochotona curzoniae*); Population restoration

空间对动物种群动态的影响是空间生态学的重要研究内容之一 (Tilman and Kareiva, 1997)。以往研究多集中于空间对种群动态的影响 (Clark and Shutler, 1999; Lombardi *et al.*, 2003) 及种群动态在空间上的反应 (房继明和孙儒泳, 1991; 曲家鹏等, 2007), 但是, 空间在动物种群稳定性中的作用及其在种群不稳定状态下的动态鲜有报道。在各类生态系统中, 干扰导致动物种群偏离稳定状态的情况很普遍 (Körtner *et al.*, 2007; Brøseth and Pedersen, 2010)。因此, 探讨动物种群恢复稳定过程中的空间动态, 对明确种群恢复机理有重要意义。空间分布变化是动物种群空间动态的关键组分, 然而, 由于动物本身的活动性, 对种群空间分布的直接研究操作难度较大。现有报道多采用巢穴的分布动态来反映动物种群空间变化, 其广泛应用主要因为动物种群的活动一般都围绕其巢穴展开, 巢穴位置相对固定, 研究操作方便 (Soares and Schoereder, 2001; Holloran and Anderson, 2016)。此外, 动物活动一般在一定范围内开展, 在活动范围较小的情况下, 对巢穴的分布研究也有其合理性; 同时, 空间尺度的缩小进一步增强了实验的可操作性。对动物巢穴的研究多以有效巢穴为对象 (Soares and Schoereder, 2001; 卫万荣等, 2013; Holloran and Anderson, 2016), 而废弃巢穴和巢穴的辅助结构在空间动态上的作用往往被忽略。本文以高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 为对象开展相关研究。

高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 营家族式生活 (Smith and Gao, 1991; Dobson *et al.*, 1998), 相邻家群巢穴中心之间的距离约 24 m (Dobson *et al.*, 1998), 巢穴面积约 300 m<sup>2</sup> (曲家鹏等, 2007), 巢穴之间的重叠非常显著 (王学高和戴克华, 1990; Smith and Dobson, 1994)。巢穴核心区的洞穴系统是高原鼠兔繁殖及躲避天敌的场所, 对其生存和繁衍极为关键 (Brown *et al.*, 1988; 杨虎虎等, 2011; 卫万荣等, 2013)。高原鼠兔洞穴系统构成分明, 包括有效洞、弃洞和用于排便的粪坑及

作用暂不明确的嬉戏坑。有效洞分为栖息洞和隐藏洞。栖息洞一般有 6-10 个洞口, 并相互连通; 隐藏洞单独一体, 平均每个个体拥有 6 个隐藏洞 (Fan *et al.*, 1999; Wei *et al.*, 2007; 李娜娜等, 2013)。自然状态下高原鼠兔的有效洞多呈离散分布 (Smith and Wang, 1991); 弃洞常演变为有效洞而被重新利用 (Soares and Schoereder, 2001); 而粪坑和嬉戏坑分布模式及变异未见报道。此外, 灭鼠后, 高原鼠兔具有种群恢复快的特点 (Pech *et al.*, 2007)。为此, 我们对研究区域进行灭鼠和堵洞处理, 跟踪调查灭鼠和堵洞前后高原鼠兔洞穴系统 4 类构成的空间分布, 通过跟踪观测种群密度、洞穴密度和洞穴的相对位置, 旨在探讨高原鼠兔种群恢复过程中的空间分布反应。我们假设随着种群密度的恢复, 高原鼠兔对空间资源的竞争逐渐加剧, 其各类洞穴的空间分布会显示相应的时序特征; 并预测 (1) 有效洞作为宣示领域的主要手段之一, 其表现面积会逐渐增加, 其分布也将相应地由聚集向原始离散分布转变; (2) 弃洞作为有效洞的重要补充, 在表现面积上将有效洞呈互补态势, 分布格局由随机或离散向聚集状态转变; (3) 粪坑和嬉戏坑作为高原鼠兔活动的明显标志, 在表现面积上两者的变化将优先于有效洞, 分布格局及变化将与有效洞相一致。

## 1 研究方法

### 1.1 研究地区概况

研究区域位于青海省祁连县默勒镇 (北纬 37°58', 东经 100°14'), 海拔 3 660 m。该地区属于典型高原大陆性气候, 年平均气温约 -3℃, 年平均降水量约 420 mm, 年日照时数约 2 500 h, 全年无绝对无霜期。该地区高原鼠兔每年繁育 1 胎, 出窝时间为 5-7 月。植被类型为高寒草甸。实验区属冬季牧场, 实验期间受放牧干扰程度较小。

### 1.2 方法

#### 1.2.1 实验设计及样方调查

实验分为 3 种处理, 分别为灭鼠堵洞 (lethal

and block control)、灭鼠 (lethal control) 和对照 (control), 3种处理样地在下文分别简称为灭鼠堵洞区 (L&B)、灭鼠区 (L) 和对照区 (C)。灭鼠区设置6个30 m × 30 m的样方, 灭鼠堵洞区设置6个50 m × 50 m样方, 对照区设置3个50 m × 50 m的样方。样方设置至少包含3个家群巢区, 即900 m<sup>2</sup>。因堵洞初期有效洞密度极低, 对照区洞穴位置测量样方无重复, 故降低洞穴最近邻距离变异性, 将此两种处理样方面积增大 (Clark and Evans, 1954)。

洞穴分为4种类型, 采用目视法判别。有效洞: 洞道壁光滑且洞口有明显高原鼠兔活动痕迹, 如新鲜粪便、抓痕、新鲜草叶、新鲜土丘等; 弃洞: 洞口处有粪便、蛛网、杂草或洞口呈半封闭状态; 粪坑: 坑内有大量的新旧粪便、无杂草, 深度大于3 cm、直径大于5 cm; 嬉戏坑: 坑内有抓痕、无粪便、无杂草, 大小要求同粪坑。

于2015年2月采用C型肉毒素对高原鼠兔进行灭杀处理。2015年7月中旬完成洞坑封填, 其中洞穴用石块封堵并覆土夯实, 坑穴用鲜土填平并夯实。洞穴相对位置的测量每月1次, 灭鼠区于2014年8月、2015年9月、2016年5-9月进行, 灭鼠堵洞区于2015年7-9月、2016年4-9月进行, 对照区随机选择一块样方于2016年5-9月进行。以样方西南角为坐标原点, 用皮尺测量所有类型洞穴的相对位置 (堵洞区只测量有效洞相对位置), 精确到0.1 m。此外, 同期采用直接计数法对样方内高原鼠兔种群数量进行调查, 平均每月2次。采用望远镜观测法, 于晴天早上08:00-09:30在距离样地约25 m处对样地进行扫视, 扫视持续3 min, 取单次扫视到的最大个体数量作为一个取样, 连续计数3 d取平均值。

### 1.2.2 指标计算

平均最近邻指数  $R = r_A / r_E$  (Clark and Evans, 1954);

$$\text{实测平均最近邻距离 } r_A = \frac{E_r}{N};$$

$$\text{期望平均最近邻距离 } r_E = \frac{1}{2\sqrt{\rho}};$$

聚集度指数  $m^* / m$  (Lloyd, 1967);

平均拥挤度  $m^* = m + (V/m) - 1$ 。

洞系表现面积估算: 将样方划分为10 m ×

10 m的小样, 逐月统计小样中的各类型洞穴数量, 分别作  $m^* / m$  曲线图,  $m^* / m$  曲线下降最陡时样方单位大小视为洞系表现面积 (Iwao and Kuno, 1971)。

其中  $r$  表示相邻洞穴之间的距离,  $N$  表示样方洞穴数,  $\rho$  表示样方洞穴密度;  $V$  表示样方洞穴数方差,  $m$  表示样方洞穴平均数。

### 1.2.3 统计分析

洞穴最近邻分析及分布格局显著性检验采用 ArcMap 10.0, 分布格局的显著性分析采用  $Z$  检验。差异显著性分析采用 SPSS 23.0, 区域间差异性分析采用 Kruskal-Wallis 检验, 前后间差异性分析采用 Friedman 检验, 相关性分析采用 Pearson 检验, 显著性水平  $P < 0.05$ 。作图采用 Origin 2015。

## 2 结果

### 2.1 高原鼠兔洞穴系统的恢复

#### 2.1.1 高原鼠兔种群密度的恢复

高原鼠兔的种群恢复动态见图1。灭杀1个月后发现仅有高原鼠兔活动痕迹, 2个月后发现物种活体, 从而推算得灭杀率约为92%, 灭鼠效果较理想。从5月中旬开始高原鼠兔陆续迁入, 经过1个繁殖季, 种群密度已恢复至灭鼠前的约60%, 两个繁殖季过后, 灭鼠区和灭鼠堵洞区高原鼠兔种群密度均得到有效恢复。2015年全年灭鼠区和灭鼠堵洞区高原鼠兔种群密度在所有样方均未超过灭鼠前, 从2016年6月开始灭鼠区和灭鼠堵洞区种群密度与灭鼠前无显著性差异 ( $\chi^2 = 0.200, P = 0.655; \chi^2 = 0.667, P = 0.414$ )。灭鼠区和灭鼠堵洞区种群密度在2016年6-7月达到峰值, 从2016年8月开始略有下降趋势。灭鼠区和灭鼠堵洞区种群密度从灭鼠后第二年7月开始与对照区无显著性差异 ( $\chi^2 = 1.709, P = 0.191; \chi^2 = 3.101, P = 0.078$ )。对照区在种群密度在7月达到峰值后基本维持稳定。

#### 2.1.2 高原鼠兔洞穴密度的恢复

高原鼠兔各类型洞穴密度的恢复情况不一致 (图2)。分析结果显示从2016年7月开始有效洞密度在灭鼠区和灭鼠堵洞区均与灭鼠前无显著性差异 ( $\chi^2 = 0.000, P = 1.000; \chi^2 = 2.667, P = 0.102$ ), 从2016年6月开始灭鼠堵洞区与灭鼠区的有效洞密度已无显著性差异 ( $\chi^2 = 0.923, P = 0.337$ )。2016年8月弃洞、粪坑和嬉戏坑密度在

灭鼠区所有样方均未超过灭鼠前。整体上, 弃洞、粪坑、嬉戏坑密度的恢复呈波动态势。灭鼠区与对照区相比, 从 2016 年 8 月开始弃洞、粪坑、嬉戏

坑无显著差异 ( $\chi^2 = 0.000, P = 1.000; \chi^2 = 0.831, P = 0.362; \chi^2 = 0.151, P = 0.697$ ), 有效洞密度始终大于对照区 ( $\chi^2 = 5.400, P = 0.020$ )。

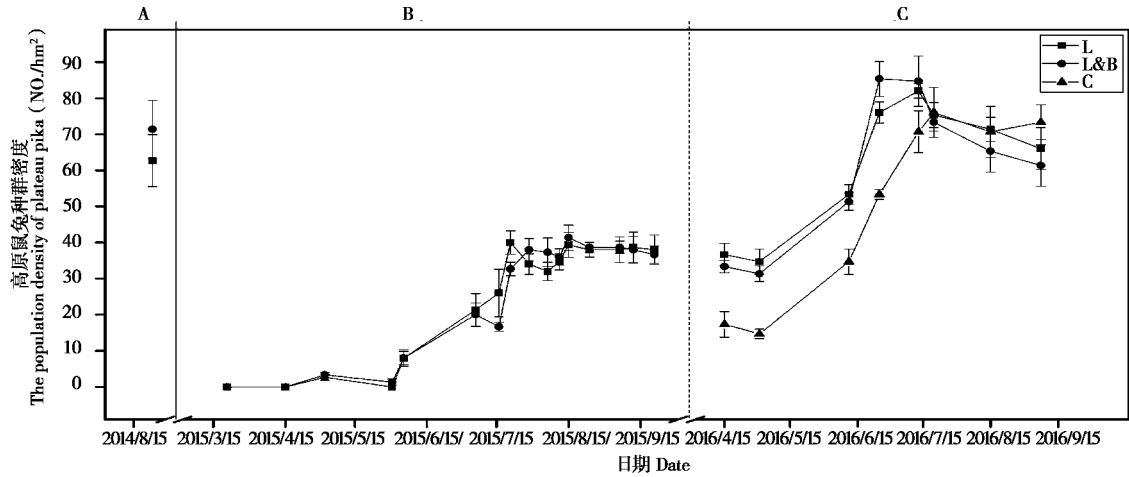


图 1 高原鼠兔种群密度的动态. 上边框 A, B, C 分别代表灭鼠前, 灭鼠后第一年和灭鼠后第二年. 图例中 L, L&B 和 C 分别表示灭鼠区, 灭鼠堵洞区和对照区

Fig. 1 Changes in plateau pika density. A, B, C on the top border stands for the time before lethal control, the first year and the second year after lethal control respectively. L, L&B and C in the legend stands for areas of lethal control, lethal & block control and control respectively

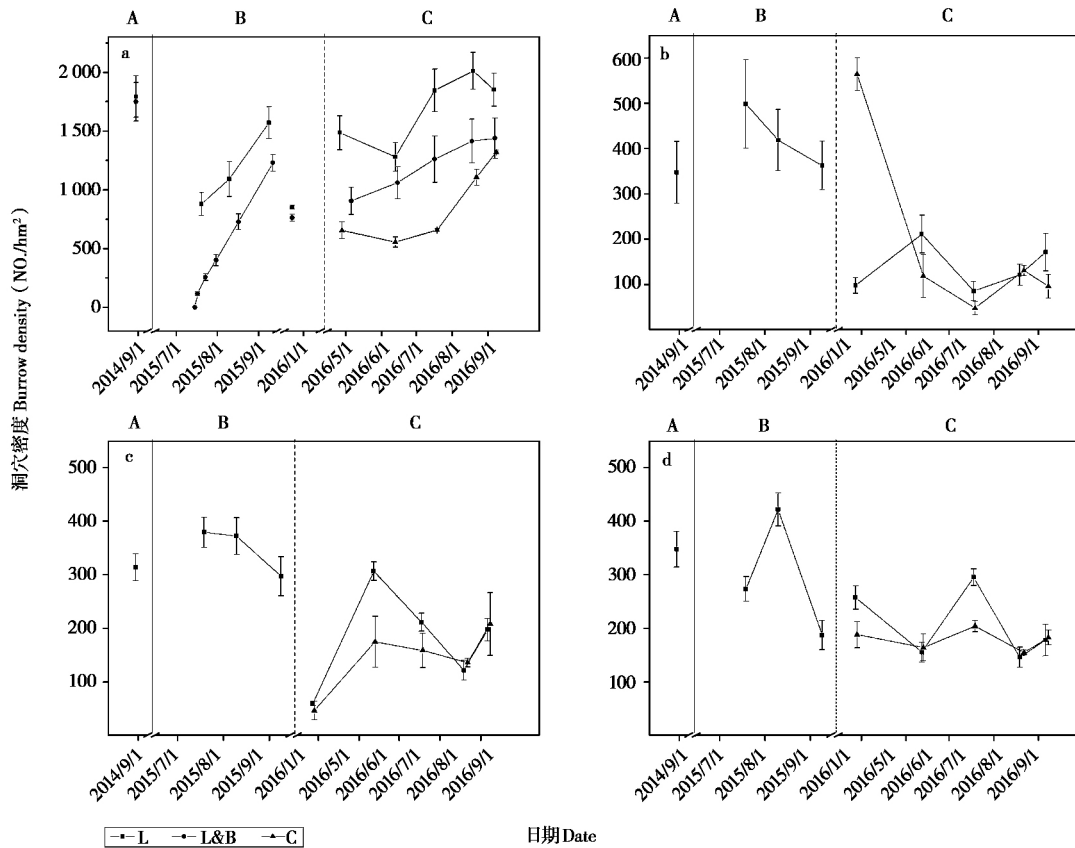


图 2 高原鼠兔洞穴密度的动态. 上边框 A, B, C 分别代表灭鼠前, 灭鼠后第一年和灭鼠后第二年. 图例中 L, L&B 和 C 分别表示灭鼠区, 灭鼠堵洞区和对照区. a: 有效洞; b: 弃洞; c: 粪坑; d: 嬉戏坑

Fig. 2 Changes in plateau pika burrows density. A, B, C on the top border stands for the time before lethal control, the first year and the second year after lethal control respectively. L, L&B and C in the legend stands for areas of lethal control, lethal & block control and control respectively. a: available burrow; b: abandoned burrow; c: fecal pit; d: sportive pit

### 2.1.3 高原鼠兔洞穴分布格局的恢复

以2016年8月中旬为恢复终点,各类洞穴分布格局的恢复情况不一致(图3)。灭鼠前有效洞随机分布占2/6,离散分布占4/6,恢复到灭鼠前

状态的占3/6。弃洞在灭鼠前均为随机分布,恢复到原状态的占5/6。粪坑在灭鼠前均为随机分布,恢复到原状态的占2/6。灭鼠前嬉戏坑聚集分布占1/6,随机分布占5/6,恢复到原状态的占3/6。

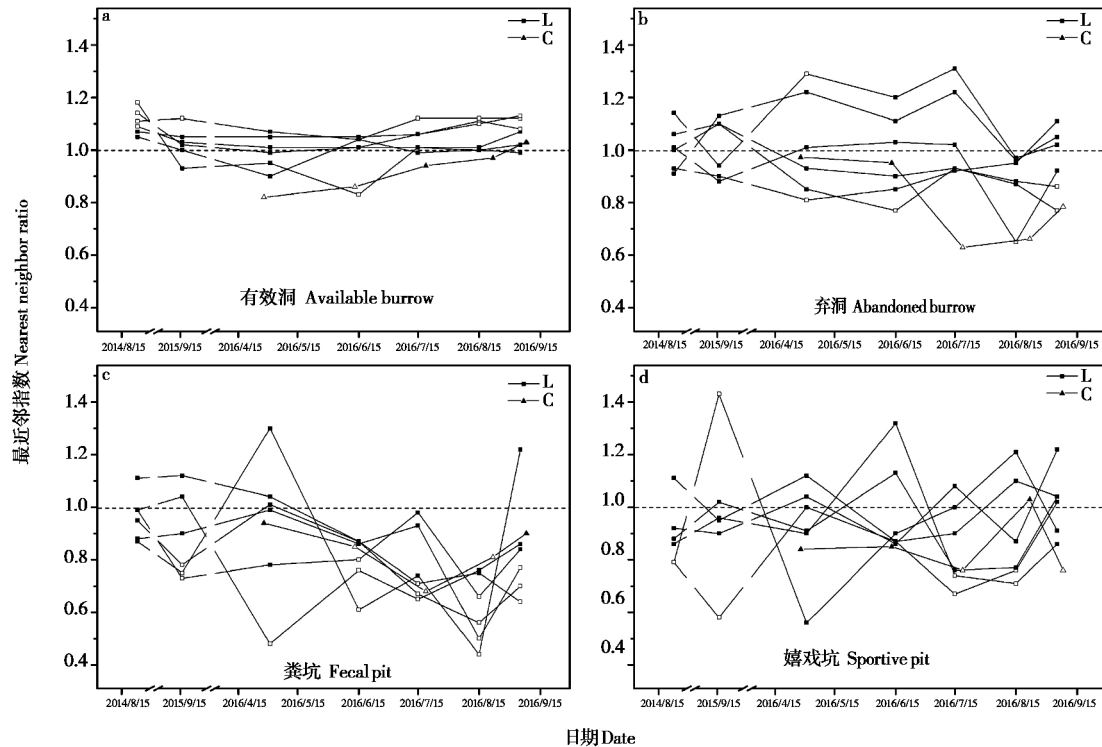


图3 灭鼠区和对照区洞穴最近邻指数随时间的变化。虚线以上的点表示离散分布,以下表示聚集分布,空心点表示显著。图例中L和C分别表示灭鼠区和对照区

Fig. 3 Changes in the nearest neighbor ratio of burrows through time in lethal control and control area. Points above the dashed line indicates dispersed distribution, below the dashed line indicates clustered distribution, open point means significant. L and C in the legend stands for lethal control and control area respectively

## 2.2 高原鼠兔洞穴分布格局动态

### 2.2.1 灭鼠区洞穴分布格局动态

洞穴系统的恢复过程中高原鼠兔洞穴系统4种构成的变化趋势不一致(图3)。从2015年9月至2016年9月,有效洞整体上由随机向离散分布转变,朝原始分布状态发展。其中1个样方由离散分布转变为随机分布,3个由随机分布转变为离散分布,1个始终保持随机分布,1个由随机经历聚集后恢复随机分布。弃洞主要由随机向聚集分布转变,偏离原分布状态。其中2个样方由随机转变为聚集分布,1个始终保持随机分布,1个由随机经历离散后恢复随机分布,2个由随机经历聚集后恢复随机分布。粪坑、嬉戏坑无明显变化趋势,且在随机与聚集分布之间有较频繁的转换。粪坑有2个

样方由聚集经历与随机间的反复后归于随机分布,1个由聚集经历与随机间的反复后归于聚集分布,1个由随机经历聚集后恢复随机分布,另外2个由随机转变为聚集分布。嬉戏坑由离散和聚集转变为随机分布各有1个样方,2个始终保持随机分布,另外2个由随机经历聚集后恢复随机分布。

### 2.2.2 对照区洞穴分布格局动态

对照区与灭鼠区的分布格局变化趋势较为一致(图3)。有效洞由聚集转变为随机分布,弃洞由随机转变为聚集分布,粪坑由随机经历聚集后恢复随机分布,嬉戏坑由随机经历聚集与随机的反复后归于聚集分布。与灭鼠区不同之处在于对照区分布格局整体上更加偏向聚集。

### 2.2.3 灭鼠堵洞区有效洞分布格局动态

堵洞后有效洞由聚集分布向离散分布转变 (图 4), 整体上与对照区和灭鼠区的变化一致, 且趋势更加清晰。从 2016 年 7 月开始呈现显著的离散分布。

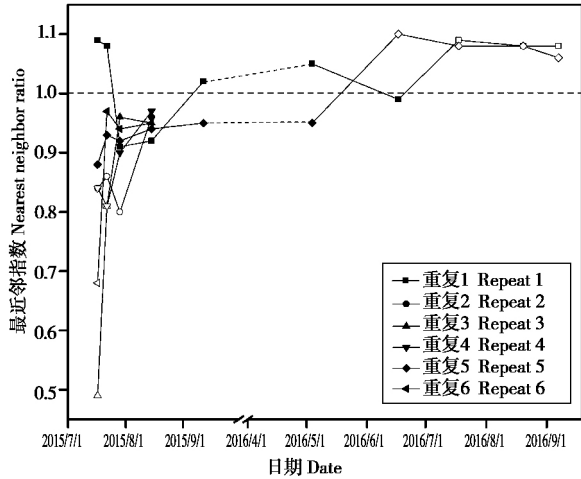


图 4 灭鼠堵洞区新增有效洞平均最近邻指数随时间的变化。虚线以上的点表示离散分布, 以下表示聚集分布, 空心点表示显著  
Fig. 4 Changes in the average nearest neighbor ratio of available burrows in the lethal and block control plots through time. Points above the dashed line indicates dispersed distribution, below the dashed line indicates clustered distribution, open point means significant

### 2.3 高原鼠兔洞穴分布格局与洞穴密度的关系

各类型洞穴分布格局随洞穴密度的变化关系不一致 (图 5)。灭鼠区有效洞密度与分布最近邻指数呈显著的对数关系 ( $r^2 = 0.401, F = 9.937, P = 0.003$ ), 随密度的增加由随机向离散分布转变。弃洞也呈显著对数关系 ( $r^2 = 0.318, F = 11.380, P = 0.002$ ), 但随密度的增加由随机向聚集分布转变。粪坑、嬉戏坑密度与洞穴分布指数均无显著对数相关关系 ( $r = -0.094, P = 0.554, N = 42; r = 0.052, P = 0.746, N = 42$ )。灭鼠堵洞区有效洞密度与分布最近邻指数呈显著对数相关 ( $r^2 = 0.352, F = 12.233, P = 0.001$ ), 有效洞由聚集向离散分布转变。对照区洞穴密度与分布最近邻指数的相关性与灭鼠区一致。有效洞、弃洞密度与最近邻指数呈显著对数相关 ( $r^2 = 0.773, F = 10.212, P = 0.049; r^2 = 0.799, F = 11.934, P = 0.041$ ), 粪坑、嬉戏坑密度与最近邻指数无显著对数相关关系 ( $r = -0.437, P = 0.462, N = 5; r = -0.478, P = 0.415, N = 5$ )。

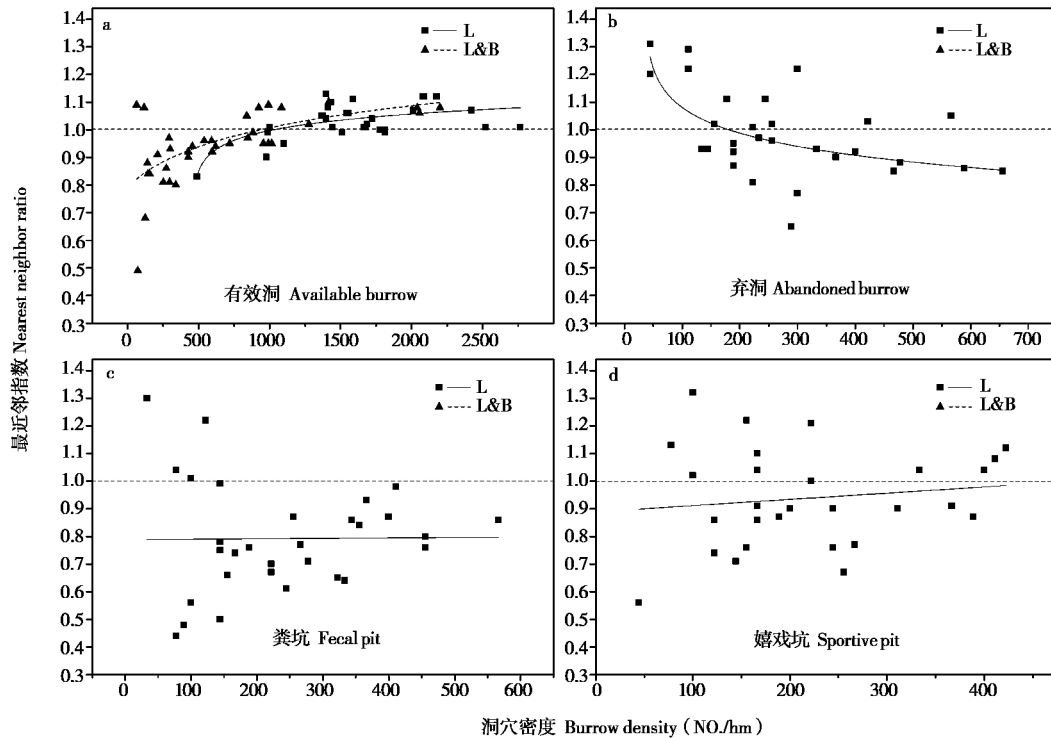


图 5 各类型洞穴平均最近邻指数随洞穴密度的变化。图例中 L 和 L&B 分别表示灭鼠区和灭鼠堵洞区  
Fig. 5 Changes in the average nearest neighbor ratio with variation of burrow densities. L and L&B in the legend stands for lethal control and lethal & block control area respectively

## 2.4 高原鼠兔种群密度与洞穴分布格局及洞穴密度的关系

灭鼠区高原鼠兔种群密度取对数后与洞穴系统中有效洞、弃洞、嬉戏坑分布最近邻指数均无显著线性相关关系 ( $r=0.199, P=0.206, N=42$ ;  $r=0.033, P=0.837, N=42$ ;  $r=-0.037, P=0.814, N=42$ ), 与粪坑分布最近邻指数呈显著线性负相关 ( $r=-0.326, P=0.035, N=42$ )。灭鼠区高原鼠兔种群密度与弃洞、粪坑、嬉戏坑密度均无显著线性相关关系 ( $r=-0.148, P=0.350, N=42$ ;  $r=0.113, P=0.478, N=42$ ;  $r=-0.121, P=0.445, N=42$ ), 与有效洞密度呈显著线性正相关 ( $r=0.348, P=0.024, N=42$ )。对照区高原鼠兔种群密度取对数后与有效洞、弃洞分布最近邻指数分别呈显著正、负线性相关 ( $r=0.904, P=0.035, N=5$ ;  $r=-0.902, P=0.036, N=5$ ), 与粪坑和嬉戏坑最近邻指数无显著线性相关关系 ( $r=-0.643, P=0.242, N=5$ ;  $r=-0.081, P=0.897, N=5$ )。对照区高原鼠兔

种群密度与有效洞、弃洞、粪坑、嬉戏坑密度均无显著线性相关关系 ( $r=0.583, P=0.302, N=5$ ;  $r=-0.816, P=0.092, N=5$ ;  $r=0.535, P=0.353, N=5$ ;  $r=0.840, P=0.075, N=5$ )。

## 2.5 高原鼠兔洞系表现面积的变化

灭鼠区各类型洞穴的表现面积随时间的变化不一致 (图6)。有效洞表现面积2014年8月与2016年9月为200-400 m<sup>2</sup>, 其他时间均小于200 m<sup>2</sup>。弃洞表现面积在2014年8月、2016年8月与2016年9月小于200 m<sup>2</sup>, 其他时间均为200-400 m<sup>2</sup>。粪坑在2014年8月与2016年5月表现面积为200-400 m<sup>2</sup>, 其他时间均小于200 m<sup>2</sup>。嬉戏坑在2014年8月、2016年5月与2016年9月表现面积为200-400 m<sup>2</sup>, 其他时间均小于200 m<sup>2</sup>。

灭鼠堵洞区有效洞表现面积动态与灭鼠区较一致 (图7)。除2015年9月、2016年5月、2016年9月有效洞表现面积为200-400 m<sup>2</sup>, 其它时段均小于200 m<sup>2</sup>。

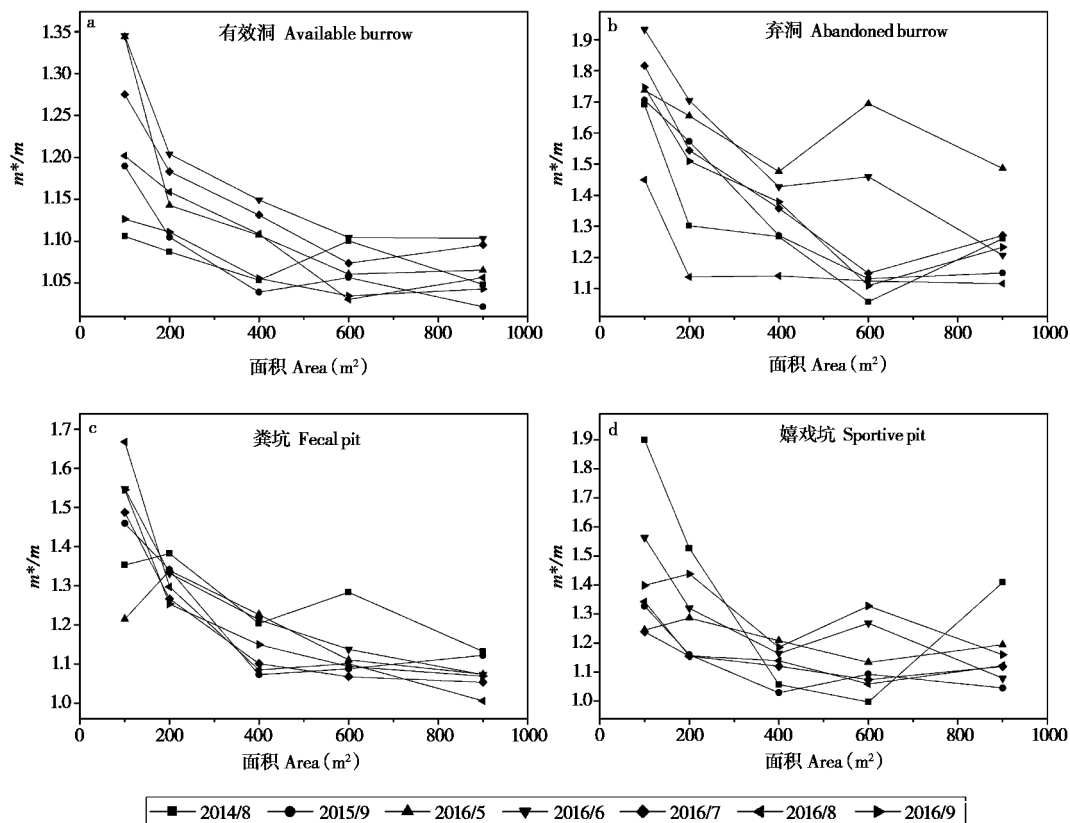


图6 灭鼠区聚集度指标 ( $m^*/m$ ) 曲线图

Fig. 6 Changes in the aggregation index ( $m^*/m$ ) of different quadrat sizes in lethal control plots

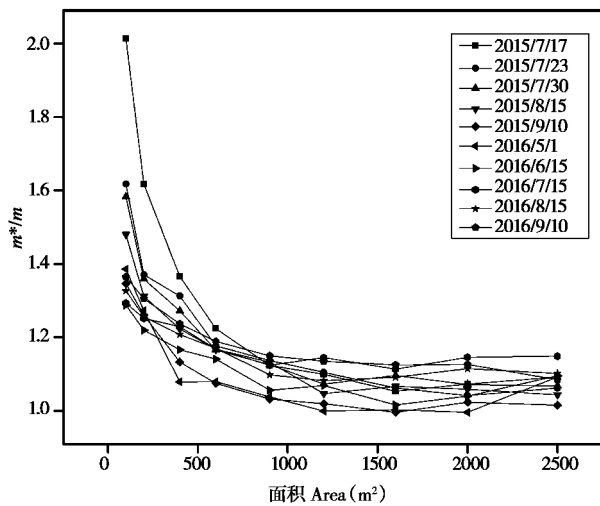


图7 灭鼠堵洞区聚集度指标 ( $m^*/m$ ) 曲线图

Fig.7 Changes in the aggregation index ( $m^*/m$ ) of different quadrat sizes in L&B plots

### 3 讨论

#### 3.1 高原鼠兔洞穴分布格局动态

动物的分布格局与栖息地特征, 如食物资源、微气候、捕食风险等有很大关联性 (Lima, 1990; Watts, 1991; Jonsson *et al.*, 2000; Stewart and Hurley, 2016), 且动物的分布与洞穴的空间分布密切相关。考虑到本研究区域植被类型一致, 食物资源分布较均匀; 地势平坦, 样地间不存在明显的微气候差异; 同时, 实验样地面积较小且距离较近, 故捕食风险差异不显著。由此我们认为栖息地特征对高原鼠兔在各类处理下的分布无太大影响。

高原鼠兔的冬季死亡率很高 (王学高和 Smith, 1988; Pech *et al.*, 2007), 会导致大量洞穴在冬季被遗弃。穴居小型哺乳动物在入冬前还有对洞口进行封堵的特性 (房继明和孙儒泳, 1989)。此外, 高原鼠兔主要靠增加身体散热来抵御严寒 (苏建平和刘季科, 2000), 家族成员聚集过冬可以更有效地维持体温。家群个体间的聚集以及对洞穴的遗弃和封堵导致冬季对照区有效洞系呈现聚集型分布; 随着气温回升以及种群密度的增加, 高原鼠兔个体间的排斥逐渐增强, 有效洞口的分布也逐渐向离散状态转变。高原鼠兔迁入灭鼠区初期种群密度极低, 巢区间距离相对更远, 各有效洞系不足以出现交叉重叠, 推测应呈聚集型分布。遗憾的是, 受条件限制没能从高原鼠兔迁入初期就对灭鼠区有

效洞的分布进行跟踪调查。但从灭鼠堵洞区高原鼠兔迁入初期有效洞的聚集状态也可推测灭鼠区有效洞应为聚集型分布。高原鼠兔迁入后会对残留洞穴进行修整, 并逐步构建自身的洞穴系统 (Pech *et al.*, 2007)。迁入初期高原鼠兔种群密度相对较低, 对残留洞穴的选择过程受干扰较少, 选择更加随机。随着高原鼠兔洞穴系统的扩张及种群密度升高, 残留洞穴逐渐得到利用, 巢区间的重叠逐渐增加, 个体间的排斥逐渐加强。有效洞分布格局便逐渐从迁入初期的聚集分布向自然状态下的离散分布转变。有效洞分布格局的变化与预测较为一致。此外, 有效洞密度与最近邻指数之间的正相关关系也得以说明。

有效洞的增加多以弃洞为补充 (Pech *et al.*, 2007), 弃洞分布格局的变化趋势整体上与有效洞相反, 与预测结果较为一致, 但在种群恢复后期仅少数样方出现了弃洞的聚集分布, 且偏离了自然状态下的随机分布。推测繁殖季末弃洞呈随机分布是由于高原鼠兔对弃洞的随机利用所致, 并不像预想的逐渐利用巢区内的所有弃洞。从2016年7月中旬开始, 弃洞最近邻指数开始呈现较明显的降低趋势, 同时弃洞密度有较明显的上升, 高原鼠兔种群密度有较明显下降。因此推测弃洞聚集分布的出现与个体死亡有关。个体死亡后洞穴系统不能被及时占据, 弃洞分布呈现聚集状态。

灭鼠后粪坑出现了较多的聚集分布, 与预测完全不相符, 且与灭鼠前的随机分布格局有较大出入。分析结果显示粪坑最近邻指数与高原鼠兔种群密度呈负相关, 而种群恢复末期高原鼠兔种群密度有较明显的下降。粪坑聚集分布的出现可能与高原鼠兔种群密度过高有关。从2016年8月开始灭鼠区粪坑整体上出现了向随机分布转变的态势, 对照区则于9月恢复到了随机状态。说明粪坑分布格局的恢复有一定的滞后性, 从而导致种群密度降低后部分样地粪坑的分布依然保持了较长时间的聚集状态。但即使粪坑分布格局完全恢复也应呈现灭鼠前的随机状态, 而非预测的离散状态, 其分布格局成因有待进一步研究。嬉戏坑的作用依然不明确, 且各时段分布格局的差异不明显, 也不存在与其密度之间相关性, 更无明显的变化趋势, 故在此不做过多分析。

高原鼠兔种群密度在灭鼠两年后基本得到恢



复,有效洞密度及有效洞分布格局也已基本恢复,但弃洞、粪坑和嬉戏坑各项指标与灭鼠前存在较大差异。说明高原鼠兔洞穴系统中此类辅助结构的恢复具有一定的滞后性。对照区高原鼠兔种群密度与有效洞、弃洞的最近邻指数有显著相关性,但在灭鼠区仅与粪坑呈显著相关。此外,灭鼠区高原鼠兔有效洞密度与种群密度有显著相关性,对照区却无此关系。说明洞穴分布格局及洞穴密度的恢复与种群密度的恢复节奏不一致。高原鼠兔种群密度的恢复相对较早,故认为洞穴分布格局与洞穴密度的恢复均具有滞后性。

### 3.2 高原鼠兔洞穴表现面积动态

四类洞穴的表现面积动态与预测结果相符。有效洞系在灭鼠前与恢复后表现面积较大,而在恢复期间表现面积较小,说明有效洞在高原鼠兔对领域的控制中起重要作用。弃洞的表现面积与有效洞相补充,呈此消彼长态势,说明高原鼠兔会对残留洞穴重新加以利用。粪坑和嬉戏坑的表现面积与有效洞整体上较为一致,不同之处在于2016年5月粪坑、嬉戏坑的表现面积大于有效洞。此时高原鼠兔正处于繁殖期(殷宝法等,2004),领域性更强(Dobson *et al.*, 1998),为更有效地控制领域,理应有更大的有效洞系面积相匹配。冬季高原鼠兔为抵御严寒会对多数洞口进行封堵,此时天气刚转暖,气温波动较大,挖开较多的洞口会对自身的生存构成一定威胁,且会耗费很大能量。此外据观察高原鼠兔在繁殖期6月也存在封堵洞口的现象,挖开洞口过多还会给随后对洞口的封堵增加能量消耗。此时靠有效洞系区控制领域以争夺交配资源有诸多不利。鼠兔多采用鸣叫、嗅味标记和驱逐等方式来保卫领域(Smith and Ivins, 1984; Smith *et al.*, 1986; 王学高和戴克华, 1990)。高原鼠兔通过排便的方式对领域进行标记,降低了保卫领域所消耗的能量,从而节省更多的能量竞争交配资源。此外,繁殖期5-6月有效洞密度降低的同时粪坑密度明显升高,也可以间接证明粪坑在领域标记中的作用。2016年入冬前的9月有效洞表现面积大于粪坑。此时家群内成员数量达到最大且食物资源充足,高原鼠兔采用更有效的方式来保卫领域。嬉戏坑的表现面积变化与有效洞和粪坑较为一致,推测高原鼠兔通过挖掘行为来展示实力,或者作为粪坑的前体用来排便。嬉戏坑的具体作用还有

待进一步研究。

灭鼠区高原鼠兔迁入后,有效洞密度持续升高,弃洞密度持续降低。残留洞穴在高原鼠兔洞穴系统的重建中起了关键作用。但在洞穴系统的重建中起到关键作用的似乎并非洞穴本身。灭鼠区与灭鼠堵洞区高原鼠兔种群密度在堵洞后仅1个月就恢复了一致,而有效洞密度恢复一致则用了13个月。高原鼠兔在有效洞密度不足的情况下生存了约一年时间,可见高原鼠兔对有效洞密度的需求并不紧迫。可能是由于洞穴系统构建以栖息洞优先,对隐藏洞需求不紧迫。灭鼠堵洞区和灭鼠区高原鼠兔有效洞密度和分布格局从2016年7月开始恢复一致,但有效洞的表现面积几乎始终保持一致。说明高原鼠兔种群恢复对洞系面积的要求优先于洞穴数量。

综上,高原鼠兔洞穴系统分布格局和洞穴密度的恢复滞后于种群密度的恢复;洞穴系统中有效洞的恢复优先于弃洞、粪坑和嬉戏坑;洞穴系统的恢复以残留洞穴为据点并逐渐扩张,并优先通过占据更大面积上的洞穴以有效控制领域,对低密度有效洞有一定的耐受性;有效洞、弃洞的分布格局主要受洞穴密度的影响,粪坑、嬉戏坑分布格局的变化暂未发现规律。

### 参考文献:

- Brøseth H, Pedersen H C. 2010. Disturbance effects of hunting activity in a willow ptarmigan *Lagopus lagopus* population. *Wildlife Biology*, **16** (3): 241-248.
- Brown J S, Kotler B P, Smith R J, Wirtz W O II. 1988. The effects of owl predation on the foraging behavior of heteromyid rodents. *Oecologia*, **76** (3): 408-415.
- Clark P J, Evans F C. 1954. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology*, **35** (4): 445-453.
- Clark R G, Shutler D. 1999. Avian habitat selection: pattern from process in nest-site use by ducks? *Ecology*, **80** (1): 272-287.
- Dobson F S, Smith A T, Wang X G. 1998. Social and ecological influences on dispersal and philopatry in the plateau pika (*Ochotona curzoniae*). *Behavioral Ecology*, **9** (6): 622-635.
- Fan N C, Zhou W Y, Wei W H, Wang Q Y, Jiang Y J. 1999. Rodent pest management in Qinghai-Tibet alpine meadow ecosystem. In: Singleton G R, Hinds L A, Leirs H, Zhang Z eds. *Ecologically Based Management of Rodent Pests*. Australian Centre for International Agricultural Research, Canberra, Australia. *Ecologically-Based Rodent Management*, 285-304.
- Fang J M, Sun R Y. 1989. Seasonal changes of Brandt's voles and their relation to burrows. *Acta Theriologica Sinica*, **9** (3): 202-209.

- ( in Chinese)
- Fang J M, Sun R Y. 1991. Seasonal dynamics of the spatial patterns of Brandt's voles. *Acta Ecologica Sinica*, **11** (2): 111–116. ( in Chinese)
- Holloran M J, Anderson S H. 2016. Spatial distribution of greater sage-grouse nests in relatively contiguous sagebrush habitats. *Condor*, **107**: 742–752.
- Iwao S, Kuno E. 1971. An approach to the analysis of aggregation pattern in biological populations. *International Symposium on Stat Ecol New Haven*, **48**: 269–275.
- Jonsson P, Koskela E, Mappes T. 2000. Does risk of predation by mammalian predators affect the spacing behaviour of rodents? Two large-scale experiments. *Oecologia*, **122** (4): 487–492.
- Körtner G, Pavey C R, Geiser F. 2007. Spatial ecology of the mulgara in arid Australia: impact of fire history on home range size and burrow use. *Journal of Zoology*, **273** (4): 350–357.
- Li N N, Li H, Lei G C, Zhou Y. 2013. Ecological function of plateau pika (*Ochotona curzoniae*). *Chinese Journal of Wildlife*, **34** (4): 238–242. ( in Chinese)
- Lima S L. 1990. Protective cover and the use of space: different strategies in finches. *Oikos*, **58** (2): 151–158.
- Lloyd M. 1967. 'Mean Crowding'. *The Journal Animal Ecology*, **36** (1): 1–30.
- Lombardi L, Fernandez N, Moreno S, Villafuerte R. 2003. Habitat-related differences in rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) abundance, distribution, and activity. *Journal of Mammalogy*, **84** (1): 26–36.
- Pech R P, Arthur 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.
- Qu J P, Li K X, Yang M, Li W J, Zhang Y M, Smith A T. 2007. Seasonal dynamic pattern of spacial territory in social groups of plateau pikas *Ochotona curzoniae*. *Acta Theriologica Sinica*, **27** (3): 215–220. ( in Chinese)
- Smith A T, Dobson F S. 1994. A technique for evaluation of spatial data using asymmetrical weighted overlap values. *Animal Behaviour*, **48** (6): 1285–1292.
- Smith A T, Wang X G. 1991. Social relationships of adult black-lipped pikas (*Ochotona curzoniae*). *Journal of mammalogy*, **72** (2): 231–247.
- Smith A T, Ivins B L. 1984. Spatial relationships and social organization in adult pikas: a facultatively monogamous mammal. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **66** (4): 289–308.
- Smith A T, Smith H J, Wang X G, Yin X C, Liang J X. 1986. Social behavior of the steppe-dwelling black-lipped pika (*Ochotona curzoniae*). *Acta Theriologica Sinica*, **6** (1): 13–14.
- Soares S M, Schoederer J H. 2001. Ant-nest distribution in a remnant of tropical rainforest in southeastern Brazil. *Insectes Sociaux*, **48** (3): 280–286.
- Stewart K M, Hurley M A. 2016. Spatial distributions of mule deer and North American elk: resource partitioning in a sage-steppe environment. *American Midland Naturalist*, **163** (2): 400–412.
- Su J P, Liu J K. 1999. Overwinter of small herbivorous mammals inhabiting alpine area. *Acta Theriologica Sinica*, **20** (3): 186–192. ( in Chinese)
- Tilman B D, Kareiva P. 1997. The role of space in population dynamics and interspecific interactions. *Journal of Physics G Nuclear & Particle Physics*, **31** (11): 1329–1343.
- Wang X G, Dai K H. 1990. A study on the breeding area and the territorial behavior in plateau pika (*Ochotona curzoniae*). *Acta Theriologica Sinica*, **10** (3): 203–209. ( in Chinese)
- Wang X G, Smith A T. 1988. On the natural winter mortality of the plateau pika (*Ochotona curzoniae*). *Acta Theriologica Sinica*, **8** (2): 152–156. ( in Chinese)
- Watts B D. 1991. Effects of predation risk on distribution within and between habitats in Savannah Sparrows. *Ecology*, **72** (4): 1515–1519.
- Wei W R, Zhang L F, Yang G R, Xu J W, Fan X D, Zhang W G. 2013. A study on the burrow features and functions of plateau pika. *Acta Prataculturae Sinica*, **22** (6): 198–204. ( in Chinese)
- Wei X H, Li S, Yang P, Cheng H S. 2007. Soil erosion and vegetation succession in alpine Kobresia steppe meadow caused by plateau pika – a case study of Nagqu County, Tibet. *Chinese Geographical Science*, **17** (1): 75–81.
- Yang H H, Qu J P, Liu L H, Li S Q, Zhang Y M. 2011. Effects of food supply and burrow density on mortality of the plateau pika (*Ochotona curzoniae*) in winter. *Acta Theriologica Sinica*, **31** (3): 257–264. ( in Chinese)
- Yin B F, Wang J L, Wei W H, Zhang Y M, Cao Y F. 2003. Population reproductive characteristics of plateau pika in alpine meadow ecosystem. *Acta Theriologica Sinica*, **24** (3): 222–228. ( in Chinese)
- 卫万荣, 张灵菲, 杨国荣, 徐吉伟, 范旭东, 张卫国. 2013. 高原鼠兔洞系特征及功能研究. *草业学报*, **22** (6): 198–204.
- 王学高, Smith A T. 1988. 高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 冬季自然死亡率. *兽类学报*, **8** (2): 152–156.
- 王学高, 戴克华. 1990. 高原鼠兔的繁殖空间及其护域行为的研究. *兽类学报*, **10** (3): 203–209.
- 曲家鹏, 李克欣, 杨敏, 李文靖, 张堰铭, Smith A T. 2007. 高原鼠兔家群空间领域的季节性动态格局. *兽类学报*, **27** (3): 215–220.
- 苏建平, 刘季科. 2000. 高寒地区植食性小哺乳动物的越冬对策. *兽类学报*, **20** (3): 186–192.
- 李娜娜, 李华, 雷光春, 周延. 2013. 高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 的生态功能. *野生动物学报*, **34** (4): 238–242.
- 杨虎虎, 曲家鹏, 刘力华, 李生庆, 张堰铭. 2011. 食物及洞道密度对高原鼠兔冬季死亡率的影响. *兽类学报*, **31** (3): 257–264.
- 房继明, 孙儒泳. 1989. 布氏田鼠种群数量的季节动态与鼠洞的关系. *兽类学报*, **9** (3): 202–209.
- 房继明, 孙儒泳. 1991. 布氏田鼠空间分布格局的季节动态. *生态学报*, **11** (2): 111–116.
- 殷宝法, 王金龙, 魏万红, 张堰铭, 曹伊凡. 2004. 高寒草甸生态系统中高原鼠兔的繁殖特征. *兽类学报*, **24** (3): 222–228.