

放牧压力条件下荒漠草原小型哺乳动物 群落多样性的空间格局

李俊生^{1,2}, 宋延龄^{1*}, 王学志¹, 曾治高¹

(1. 中国科学院动物研究所, 北京 100080; 2. 中国环境科学研究院, 北京 100012)

摘要:在植物生长期, 采用夹日法对放牧扰动下的祁连山北坡山地荒漠草地小型哺乳动物群落多样性空间分布格局进行测度, 结果表明: 在不同的放牧强度条件下, 小型哺乳动物群落物种组成、结构和多样性指数受相应影响, 物种丰富度和多样性指数随放牧压力增加而减小, 经 Whittaker 的相似性指数的聚类分析, 在相似性指数大于 0.4 的水平上, 可把研究区小型哺乳动物群落分为被家畜啃食和未被家畜啃食 2 个类群。研究结果进一步验证了大型食草动物放牧干扰对改变小型哺乳动物群落结构具有重要作用的假设。

关键词:物种多样性; 小型哺乳动物; 放牧压力; 山地荒漠草原

Spatial pattern of small mammals community diversity in different grazing pressure in montane desert-steppe

LI Jun-Sheng^{1,2}, SONG Yan-Ling^{1*}, WANG Xue-Zhi¹, ZENG Zhi-Gao¹ (1. Institute of Zoology, Chinese Academy of Science, Beijing 100080, China; 2. Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(1): 51~58.

Abstract: Selective grazing and high stocking rates of domestic animals have marked effects on the composition and shaping of plant communities in arid and semiarid ecosystems. Accordingly, vegetation changes superimposed by grazing might therefore also influence species diversity and the composition of small mammal communities. The composition of small mammals in many vegetation types in the northwestern arid regions of China is incompletely known. We also do not know what effect habitat changes caused by grazing have on small mammal communities. We investigated the species distribution and abundance of small mammals in different grazing gradients in a montane desert-steppe and used them as indicators for monitoring environmental changes by grazing, and to explore how these changes would affect spatial distribution patterns and local biodiversity in a more general sense.

The study was conducted in the Xishui Protection Station of Qilianshan Nature Reserve and its surrounding regions (N 38°33'~38°36', E 100°19'~100°33'), which is lying at 1950~2290 m elevation in the midsection of the northern slope of Range Qilianshan, located about 76 km south to Zhangye City, in northwest China. Temperatures range from a mean January minimum of -5.0~-8.5°C to a mean July maximum 19.0~23.0°C. Average annual precipitation in this region is 160 mm~230 mm, with about half occurring among June and September. The dominant plant formation is arid shrubland and herbaceous, shrubland dominated by the *Kalidium foliatum*, *Salsola passerina*, *Reaumuria soongorica*, *Potentilla parvifolia*, and the herbaceous layer is mostly comprised of perennial plant in the following species: *Sympegma regelii*, *Stipa breviflora*, *Suaeda glauca*, *Stellera chamaejasme*.

基金项目:中国科学院知识创新工程资助项目(KZCX1-10-06); 国家自然科学基金资助项目(30270210)

收稿日期:2003-11-22; **修订日期:**2004-06-10

作者简介:李俊生(1968~), 男, 副研究员, 博士, 主要从事生态学与保护生物学研究。E-mail: lijsh@craes.org.cn

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: songyl@ioz.ac.cn

Foundation item: Knowledge Innovation Program of Chinese Academy of Sciences (No. KZCX1-10-06) and National Natural Science Foundation of China (No. 30270210)

Received date: 2003-11-22; **Accepted date:** 2004-06-10

Biography: LI Jun-Sheng, Ph. D., Associate professor, mainly engaged in ecology & conservation biology. E-mail: lijsh@craes.org.cn

Grazing intensity along the gradient was quantified by dung collection from $10\ 1\times 1\ \text{m}^2$ plots at each of the six focal sites. Dung were dried for 48 h at 80°C and weighted. Accumulated dung data for all plots and collection dates were pooled for each focal sites, this indicated that the frequency of animal visitation decreased with distance from the village. To develop an effective and sufficient sampling protocol, the field study was conducted in July - August 2002 during the middle of the wet season when food for small mammal was plentiful and no species were estivated. Small mammals were trapped using snap-traps at six sites along a grazing gradient. At each site, we set two trap lines separated by about 100 m. Within each trap line, 100 snap-traps ($165\text{mm}\times 70\text{mm}$) were each set about 5 m apart for a total of 200 traps per site. Traps were baited with oil-fried peanuts. Traps were examined and rebaited each morning and late afternoon. Each site was surveyed for three days, for a total of 600 trap-nights per site, 3600 trap-nights in the study as a whole. Trap success was defined as the number of captures per 100 trap-nights. In order to uncover the responses of species diversity of site to grazing pressure, a measurement on species richness and α -diversity in each of these sites was conducted.

During the study 351 individuals of eight species of small mammals were captured. *Allactaga sibirica* (37.32%) was the most commonly trapped dessert rodent, and next was *Dipus sagitta* (27.35%) *Meriones meridianus* (19.37%). *Ochotona erythrotis* and *Cardioranus paradoxus* were rarely encountered, the trapping success was 0.57% and 0.28%, respectively. The result showed that the species composition, structure, and diversity of the small mammals were changes with the intensity of grazing pressure. The species richness and diversity of the small mammals were highest under un-grazing site and declined with increased grazing pressure and reached minimum under over-grazing pressure. The species richness and diversity of the small mammals showed significantly negatively correlations to grazing intensity, respectively. Based on similarity indices, six grazing sites can be clustered at the level of 0.2 with systematic clustering. When a threshold of 0.4 for the similarity index was considered, the six grazing sizes could be categorized into two groups: ungrazing habitats and grazing habitats. These results lead further support to the hypothesis that the general structure of grassland small mammal communities is greatly influenced by grazing of livestock.

Key words: species diversity; small mammals; grazing pressure; montane desert-steppe

文章编号:1000-0933(2005)01-0051-08 中图分类号:Q958 文献标识码:A

放牧动物的啃食和践踏对改变草地生态系统植物群落组成、结构、功能以及土壤理化性质等均发挥着重要的作用^[1~7]。而对栖息于草地生态系统中的动物而言,放牧引起的植被和土壤性质的变化将直接或间接地影响其群落的结构和物种多样性^[8],如家畜啃食明显改变了夏季鸟类群落中的物种组成和多样性,降低了物种的丰富度^[9,10],并使放牧区内啮齿类动物的物种多样性明显降低^[9,11~16]。但这些结果主要是基于对被啃食区和围栏内未被啃食区两个生境条件中研究工作。刘季科等^[17]和刘伟等^[4]根据高寒草甸生态系统中不同放牧强度下啮齿动物群落结构、功能群和种群数量的变化,认为探讨放压力牧梯度上草地动物群落物种多样性的变化规律,对进一步评价放牧的生态学影响、确定草地退化阶段和揭示退化机理均具有重要指示意义。因此,研究不同放牧压力梯度上生物多样性的变化规律已成为探讨草地退化的一个重要生态学指标^[6]。

祁连山山地荒漠草原位于绿洲和山地的交错区^[18],也是祁连山自然保护区的边缘地带,在维护区域生态安全和社会经济发展中发挥着重要作用。但由于过重的放牧压力,已使其脆弱的草地生态系统进一步退化,并出现明显的沙漠化斑块,这对保护区未来的发展将十分不利。小型哺乳动物因具有分布广、对微生境变化反应敏感以及取样相对简单等特点,而受到生态学者的普遍关注,其物种多样性变化常被用来作为环境变化的一个重要测度指标^[19~21]。因此假设:不同放牧压力梯度条件下,小型哺乳动物群落结构和物种多样性将发生相应变化,可作为评价草地退化程度的一个重要指标。

1 研究地自然概况

野外研究工作的地点位于祁连山自然保护区西水保护站辖区内及其周边地区,地处祁连山北坡中段,地理坐标 $38^\circ33'\sim 38^\circ36'\text{N}$ 和 $100^\circ19'\sim 100^\circ33'\text{E}$,海拔为 1950~2290 m,土壤为山地栗钙土。气候特点是夏热冬冷,气候干燥,年平均气温 $5.0\sim 7.5^\circ\text{C}$,最热 7 月平均气温为 $19.0\sim 23.0^\circ\text{C}$,最冷 1 月平均气温为 $-5.0\sim -8.5^\circ\text{C}$, $\geq 10^\circ\text{C}$ 积温为 $1\ 905\sim 2\ 410^\circ\text{C}$,无霜期 $> 150\text{d}$,热量资源丰富。年降水量为 160~230 mm,主要集中于 6~9 月份,占全年降水量的 85.7%,相对湿度为 51%左右,年均蒸发量 1575.5mm。

山地荒漠草原位于祁连山北麓前山冲积扇区内,海拔变幅较小,无明显的高山,因此植被垂直分布不明显,主要为旱生灌丛、半灌丛及草本植物组成。主要植物是盐爪爪(*Kalidium foliatum*)、珍珠(*Salsola passerina*)、红砂(*Reaumuria soongorica*)、小叶金露梅(*Potentilla parvifolia*)、合头草(*Sympegma regelii*)、短花针茅(*Stipa breviflora*)、碱蓬(*Suaeda glauca*)、狼毒(*Stellera*

chamaejasme)等。

由于山地荒漠草原位于祁连山自然保护区和农业区之间的过渡地带,放牧成为研究地区的主要干扰源,畜种主要为绵羊、山羊。放牧制度以季节性轮牧为主,夏秋季主要在远离村镇的高山区放牧,冬春季在固定驻地附近放牧。放牧强度以靠近居民点和主要放牧路径附近最为严重,并向保护区方向递减。

2 研究方法

2.1 样地设置

由于实施封山育林和退牧还草的政策,近几年来在保护区边缘采用修建围栏等措施,不仅有效地阻止了放牧对荒漠草原的破坏,而且也在保护区及其外围地带形成不同的放牧啃食梯度。首先对研究地区牧民的放牧路线、家畜的饮水地或居民点附近进行调查,初步确定放牧压力梯度路线,由放牧居民点到保护区共设置 6 个样地(图 1):样地 1 和 2 分别位于保护区内的 3 年前和当年建的围栏内,样地 3、4、5、6 分别位于保护区边缘和放牧居民点之间,即样地 6 距最近的居民点约 1km,样地 5 距最近的居民点约 2.5km,样地 4 距最近的居民点约 4km,样地 3 靠近保护区围栏附近,距最近的居民点约 7km。在每个样地设 10 个 1 m²样方,收集样方内所有羊粪,并记录干重,样方内羊粪干重越重说明受放牧干扰越大。以羊粪干重为指标,进行聚类分析,划分出放牧干扰梯度为:样地 1<样地 2<样地 3<样地 4<样地 5<样地 6。

2.2 动物取样方法

野外取样工作于 2002 年 7~8 月进行。此时正值研究地区植物生长季节,小型哺乳动物动物食物比较丰富、活动比较活跃,因此,所获样本能够代表样地中小型哺乳动物的群落结构。

每样地设置间隔 100m 的调查样带 2 块,在每样带内选间距约 30~50 m 样线 2 条,每条样线各放置 50 个鼠铗(规格为 165mm × 70mm),鼠铗的间隔为 5 m,用油煎花生作诱饵。每天傍晚在样地中设置鼠铗,次日早晨收铗并记录捕获动物的种类、数量,并于傍晚再次在原地按同样格局布铗,连捕 3d。每样带各置 300 铗日,每样地各置 600 铗日,研究期间共布 3 600 铗日。

2.3 数据分析

采用 α 多样性指数^[22]对各样地小型哺乳动物的物种组成和数量进行统计分析:

(1) 丰富度指数(Richness index) R

$$R = S$$

(2) Shannon-Wiener 多样性指数(Diversity index) H'

$$H' = - \sum P_i \ln P_i$$

(3) Pielou 均匀度指数(Evenness index) J'

$$J' = H' / \ln S$$

(4) Simpson 优势度(Dominance index) D

$$D = \sum (P_i)^2$$

式中, S 为物种数, $P_i = n_i/N$, n_i 为种 i 的个体数, N 为样本总个体数。

(5) Whittaker 相似性指数(Similarity index) I

$$I = 1 - 0.5 \left(\sum |a_i - b_i| \right)$$

式中, a_i 为物种 i 的个体数在 a 群落中的比例(%), b_i 为物种 i 的个体数在 b 群落中的比例(%)。

聚类分析是以相似性指数 I 作为聚类统计量,用系统聚类法中最短距离法对不同生境梯度进行聚类;以平均捕获数量作为理论期望值,采用 χ^2 检验法测定各物种在不同牧压梯度的均匀分布状况。所有数据分析均在 SPSS 10.0 软件上进行。

3 结果

3.1 不同放牧压力梯度小型哺乳动物的物种组成及分布

野外共捕获 8 种 351 只小型哺乳动物,其中,兔形目(Lagomorpha)鼠兔科(Ochotonidae)1 种,啮齿目(Rodentia)仓鼠亚科(Cricetinae)3 种、沙鼠亚科(Gerbillinae)1 种、跳鼠科(Dipodidae)3 种(表 1);五趾跳鼠(*Allactaga sibirica*)数量最高,占 37.32%,其次是三趾跳鼠(*Dipus sagitta*)(27.35%)和子午沙鼠(*Meriones meridianus*)(19.37%),这 3 个荒漠型种类占总捕获数的 84.05%,为山地荒漠草地小型哺乳动物群落中的优势类群。黑线仓鼠(*Cricetulus barabensis*)占 9.69%,长尾仓鼠(*Cricetulus longicaudatus*)和灰仓鼠(*Cricetulus migratorius*)分别占 2.56%和 2.89%,红耳鼠兔(*Ochotona erythrotis*)和五趾心颅跳鼠(*Cardioranus paradoxus*)数量最少,仅分别占总捕获数的 0.57%和 0.28%,且仅在单个样地内捕获。

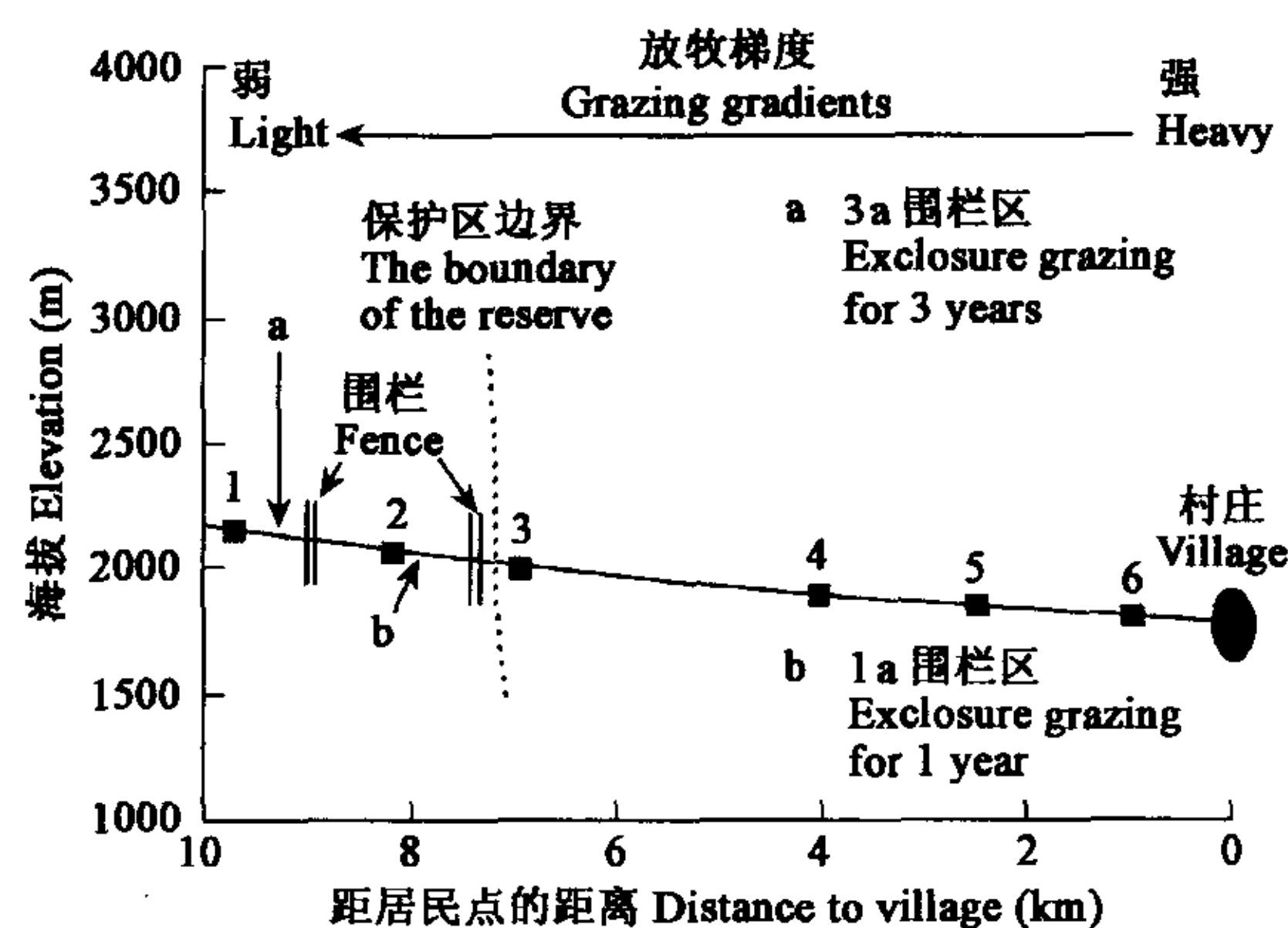


图 1 小型哺乳动物取样示意图

Fig. 1 Schematic diagram of the sampling design for small mammal in different grazing gradients

■ 啃食梯度的样地 The solid squares show a sample site in different gradient of grazing

在祁连山北坡山地荒漠草地,植物生长期小型哺乳动物的平均捕获率为 9.75%。但是,平均捕获率沿放牧强度的纵向空间梯度变化较大($\chi^2=15.34$, $P=0.021$),由高到低列为:样地 4>样地 5>样地 3>样地 2、6>样地 1。

表 1 不同放牧梯度小型哺乳动物捕获数量和捕获率

Table 1 Number of captured individuals and ratio of trapping of small mammals along a grazing gradient														
种类 Species	样地 1 Sampling site 1		样地 2 Sampling site 2		样地 3 Sampling site 3		样地 4 sampling site 4		样地 5 sampling site 5		样地 6 sampling site 6		合计 Total	χ^2 检验 Chi-square test
	数量 No.	捕获率(%) Ratio of trapping	数量 No.	捕获率(%) Ratio of trapping	数量 No.	捕获率(%) Ratio of trapping	数量 No.	捕获率(%) Ratio of trapping	数量 No.	捕获率(%) Ratio of trapping	数量 No.	捕获率(%) Ratio of trapping		
红耳鼠兔 ^①	2	0.33											2 ^a	
长尾仓鼠 ^②	6	1.00	3	0.50									9 ^a	
黑线仓鼠 ^③	8	1.33	15	2.5	11	1.83							34	38.33***
灰仓鼠 ^④	5	0.83	7	1.17	3	0.50							15	18.20**
五趾跳鼠 ^⑤	2	0.33	8	1.33	13	2.17	51	8.50	38	6.33	21	3.50	133	80.05***
三趾跳鼠 ^⑥					8	1.33	41	6.83	29	4.83	18	3.00	96	85.87***
五趾心颅跳鼠 ^⑦						1	0.17					1 ^a		
子午沙鼠 ^⑧	3	0.50	12	2.00	15	2.50	20	3.33	12	2.00	6	1.00	68	16.53**
合计 Total	26	4.32	45	7.50	50	8.33	113	18.83	79	13.17	45	7.5	358	

a 因取样较小而未被检验 The sampling was too small to be tested; * $P<0.05$; ** $P<0.01$; *** $P<0.001$; ①*Ochotona erythrotis*; ②*Cricetulus longicaudatus*; ③*Cricetulus barabensis*; ④*Cricetulus migratorius*; ⑤*Allactaga sibirica*; ⑥*Dipus sagitta*; ⑦*Cardioranus paradoxus*; ⑧*Meriones meridianus*

每物种的捕获数量在不同放牧梯度间呈现出明显的不均匀分布(表 1)。所捕获的种类中,五趾跳鼠和子午沙鼠的分布范围最宽,但五趾跳鼠主要分布于样地 4 和样地 5 中(期望值为 22.2,而捕获数分别为 51 和 38),在近年未受家畜啃食干扰的样地 1、2 内的捕获量相对较少;子午沙鼠则主要分布于样地 4 和样地 3 中(期望值为 11.3,而捕获数分别为 20 和 15),在样地 1 和样地 6 中捕获数最小,可见五趾跳鼠和子午沙鼠均偏好样地 4 的微生境。三趾跳鼠分布也较广泛,但也主要分布于样地 4 中(期望值为 16,而捕获数为 41),在受放牧干扰较大的样地 5 和样地 6 内也有较大的捕获率,但在植被恢复较好围栏内(样地 1、2)则没有捕到该物种,说明三趾跳鼠偏爱受啃食干扰较大的微生境。与上述几种适合荒漠生活的种类相反,黑线仓鼠和灰仓鼠则主要生活于放牧干扰较小、以禾本科植物占优势的生境内。虽然红耳鼠兔、长尾仓鼠和五趾心颅跳鼠样本数较小而未对其进行统计分析,但依然可以看出它们的分布范围相对较窄,如红耳鼠兔仅捕获于植被恢复较好的围栏内,长尾仓鼠也仅捕获于受放牧干扰较小的围栏内,仅在样地 4 中捕获到五趾心颅跳鼠。

根据各种动物的捕获率,参照刘季科等^[17]的草原啮齿动物群落命名原理,将样地的小型哺乳动物划分为 4 个群落:

五趾跳鼠+三趾跳鼠群落,样地 4、5、6;五趾跳鼠+子午沙鼠群落,样地 3;黑线仓鼠+子午沙鼠群落,样地 2;黑线仓鼠+长尾仓鼠群落,样地 1。

从重牧区至无牧压干扰的梯度中,小型哺乳动物群落组成发生明显的改变。在过牧或重牧区动物群落组成以适应荒漠生活的跳鼠类为主,而轻牧(样地 2)和无放牧压力的区域的动物群落组成则以仓鼠类为主。

3.2 小型哺乳动物群落的多样性指数

根据不同放牧梯度样方内所捕获的小型哺乳动物的种类和数量,分别计算了群落多样性指数、均匀度指数和优势度指数(表 2)。在围栏内受放牧干扰最小的样地 1 中,物种多样性指数最大($H' = 1.6619$),其次是围栏边缘受放牧扰动较小的样地 3($H' = 1.5066$)和样地 2($H' = 1.4957$),其它不同放牧梯度中物种多样性指数随放牧梯度升高而降低,在受放牧扰动最强的样地 6 中的物种多样性指数最低。物种丰富度指数(S)与物种多样性指数(H')呈明显的线性正相关关系($H' = 0.2514S + 0.2164$, $R^2 = 0.9067$, $F = 38.856$, $P = 0.003$),而优势度指数(D)则与物种多样性指数(H')呈显著的线性负相关关系($H' = -3.2829D + 2.2845$, $R^2 = 0.9975$, $F = 640.70$, $P = 0.000$),均匀度指数(J')与物种多样性指数(H')的相关性不明显($R^2 = 0.2531$, $F = 1.36$, $P = 0.309$),这说明在不同放牧干扰强度条件下小型哺乳动物群落的物种丰富度和优势度共同作用于多样性,而种间密度分配的不均匀性对物种多样性的影响较小。

3.3 小型哺乳动物群落相似性与聚类分析

计算不同样地小型哺乳动物的群落相似性指数(表 3),并对 6 个样地的小型哺乳动物群落进行了系统聚类分析,得到聚类图(图 2)。

不同放牧梯度各样地小型哺乳动物群落组成有其明显的独特特征(图 2),相似性指数大于 0.4 的分为两大类群,即第 I 类

群为样地 6、样地 5 和样地 4 群落组成,样地 6 和样地 5 群落之间小型哺乳动物种类的相似性较高,为 0.9671,在聚类上首先相聚,并与样地 4 在 0.8162 处聚为一类。样地 6 和样地 5 距居民点较近,受放牧干扰的强度相对较大,荒漠草原退化严重,动物群落组成主要是沙地栖息的种类;虽然样地 4 受放牧干扰的强度次于样地 5 和样地 6,但群落物种组成也以喜沙地栖息的种类为主。第Ⅱ类群由样地 1、样地 2 和样地 3 组成,样地 1 和样地 2 位于围栏内,受放牧干扰相对较小,植被恢复较好,并在相似性指数为 0.7233 处聚在一起,样地 3 位于放牧干扰较大的生境向干扰相对较小的过渡类型,在相似性指数为 0.4019 处聚与样地 1、2 在一起。这两个类群最后在 0.1915 处聚在一起,至此,6 个不同的样地全部聚合在一起。显然,围栏内的小型哺乳动物与受到强度放牧干扰区域内的物种的相似性有明显的差异,放牧干扰对山地荒漠草地小型哺乳动物群落有较大的作用。

表 2 不同放牧梯度小型哺乳动物的群落多样性特征
Table 2 Community diversity of small mammals in different grazing gradients

样地号 Site No.	物种数 No. of species	物种多样性指数 Species diversity index (H')	均匀度 Evenness (J')	优势度 Dominance (D)
1	6	1.6619	0.9275	0.2101
2	5	1.4957	0.9293	0.2425
3	5	1.5066	0.9361	0.2352
4	4	1.0752	0.7756	0.3667
5	3	1.0061	0.9159	0.3892
6	3	0.9908	0.9018	0.3956

表 3 不同放牧梯度小型哺乳动物群落相似性比较
Table 3 Similarity index (I) of small mammals communities in different grazing gradients

样地号 Site No.	1	2	3	4	5	6
1	—					
2	0.7223	—				
3	0.4723	0.7244	—			
4	0.1923	0.3548	0.5970	—		
5	0.1919	0.3297	0.5719	0.9661	—	
6	0.1901	0.3111	0.5533	0.9475	0.9671	—

4 讨论

以前的研究证实,放牧除明显影响昆虫的数量和多样性外^[8],还能明显改变脊椎动物群落的组成和结构,如 Bock 等^[9]、Johnson^[12]、Rosenstock^[15]和 Eccard 等^[23]曾发现半干旱荒漠草原未受放牧干扰区域的小型哺乳动物的物种丰富度和物种多样性明显大于被啃食区域动物的物种丰富度和多样性;啃食使美国爱达荷冰草(*Agropyron* spp.)草原^[11]和内华达湖滨草地^[8]小型哺乳动物的密度和多样性明显减少。本次研究结果表明:在山地荒漠草原地区,栖息于不同放牧干扰梯度中的小型哺乳动物的群落组成和结构不尽相同,其群落物种丰富度和多样性随放牧强度增加而递减,经 Whittaker 的相似性指数聚类分析,可把研究区小型哺乳动物群落分为受放牧压力较大和未受放牧压力影响的两个类群。放牧干扰是造成祁连山北坡山地荒漠草原小型哺乳动物群落结构变化的主要因素。

放牧干扰对群落物种组成和多样性的作用因其动物种类的生态特性而不同,并随放牧系统特征和放牧环境的差异而变化。对昆虫而言,放牧的干扰不仅与放牧强度相关,且因放牧季节、昆虫发育期以及植物群落组成和结构等因素的不同而变化,家畜的轻度啃食可使蝗虫丰富度明显增加^[8],夏季家畜的啃食活动可明显抑制亚利桑那干草原蝗虫(*Orthoptera: Acrididae*)的爆发,而秋季的放牧干扰又可造成草地蝗虫种群的爆发^[24]。对于鸟类的影响也因研究地生境条件和物种不同而出现相反的结论,在美国北达科他高原草地^[10]和南非西南部干旱草地^[25],家畜啃食可造成鸟类多样性显著减少降低,此外,Bowen 和 Kruse^[10]在比较亚热带草原、湖滨草地和山地灌丛草地 3 个生态系统中放牧系统对鸟类的影响时,也发现放牧对鸟类的分布和数量具有明显的副作用,在美国俄勒冈东南部湖滨草地,当放牧强度增加 4 倍时,可使当地雀形目(*Passeriformes*)鸟类的丰富度减少 8 倍^[13],不过,Bock 等^[9]认为,放牧对鸟类的影响随时空尺度而异,在美国亚利桑那半干旱荒漠草原,夏季放牧草原栖息的鸟类的数量明显高于未被啃食的区域,而冬季的差异则不明显。这种现象可能与鸟类的迁徙能力较强有关,同时也与鸟类生态习性相关。因为在干旱荒漠地区,许多鸟类适应开阔生境生活,夏季的啃食降低了植物的覆盖度,使适应开阔生境的鸟类更易寻找食物和发现天敌;冬季整个生境都比较空旷,啃食的影响则不明显。由于小型哺乳动物具有活动迁移能力较弱,对环境变化敏感等特性,许多研究者认为其而更易受放牧干扰的影响^[19~21]。不过,这种变化也因不同地理位置的环境特征而异。Grant 等^[26]在研究北美不同草原类型小型哺乳动物群落结构和生产力与放牧关系时认为,虽然放牧干扰对植物覆盖度有较大的影响,但不同草原类型中小型哺乳动物群落结构和多样性对放牧反应随草原生产力、植被类型和动物本身的生物学特性(如繁殖能力的大小、活动类型以及营养类型等)而变化:在生产力较高的高草草原(Tallgrass grassland),放牧啃食使植物高度和覆盖度明显减小,对

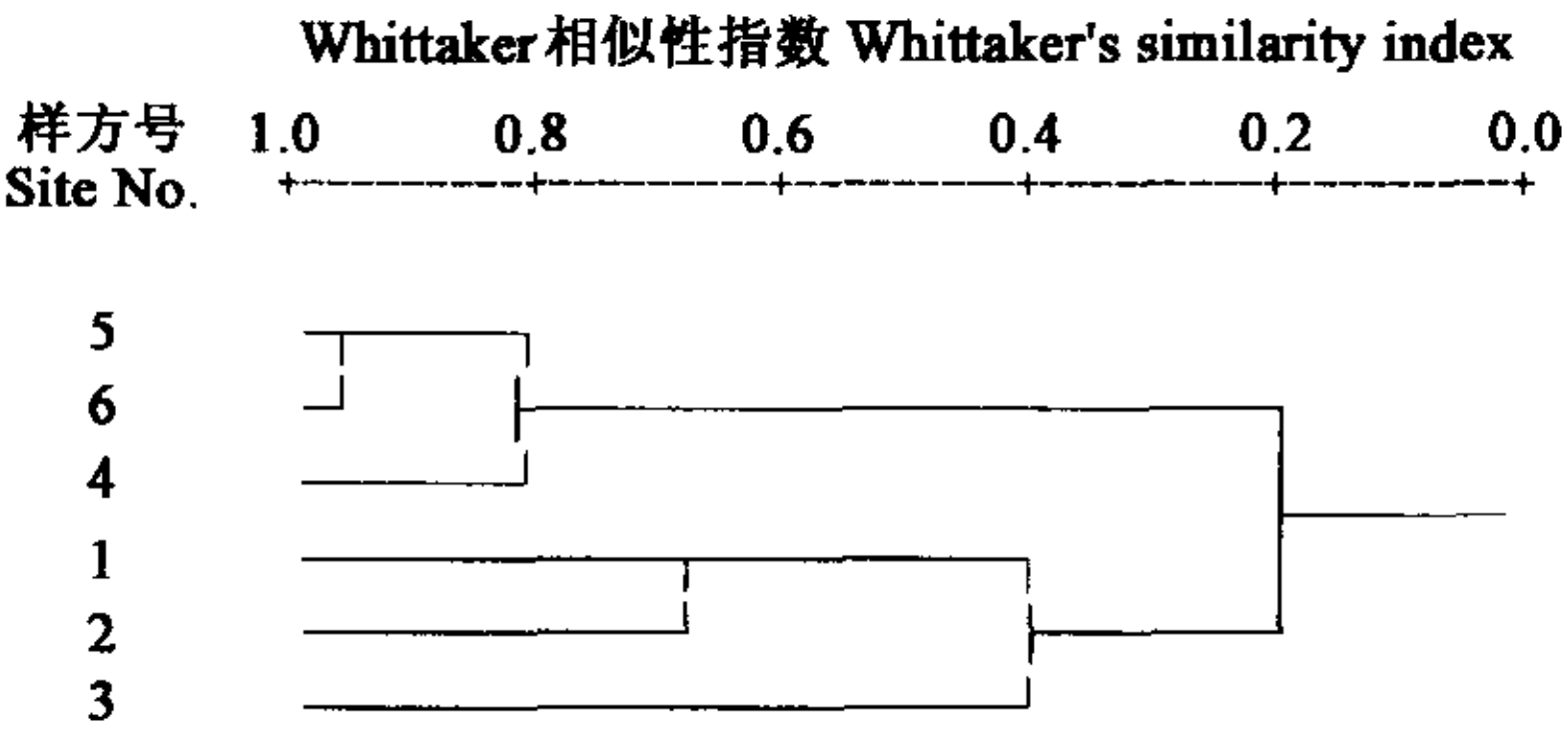


图 2 不同放牧梯度小型哺乳动物群落的 Whittaker 相似性指数聚类图
Fig. 2 The cluster dendrogram of Whittaker's similarity index of communities of small mammals in different grazing gradients

小型哺乳动物群落结构和多样性影响较大,使适应草丛生活的、繁殖力较高的小型哺乳动物数量明显减少,而适应地面生活、繁殖力较弱的小型哺乳动物开始侵入放牧后的动物群落中,结果使小型哺乳动物群落生物量随放牧干扰梯度明显减小,但物种多样性却呈上升趋势;在山地草原(Montane grassland),放牧干扰使植物高度和覆盖度降低后,动物群落间的物种交换率因地形变化较大而减缓,小型哺乳动物群落生物量和多样性随放牧强度的增大而减小;生活在矮草草原(Shortgrass grassland)和灌丛草原(Bunch grassland)的小型哺乳动物因生活型和功能型多样性大且分布均匀等特性,使小型哺乳动物群落对放牧反应较为迟钝,因此放牧对小型哺乳动物群落生物量和物种多样性的影响不明显。本次研究发现,对山地荒漠草原,放牧能明显影响小型哺乳动物群落物种组成和多样性,并使不同放牧梯度的小型哺乳动物功能群结构发生变化。

放牧对动物群落干扰机理一直是人们所关心和探讨的问题,对不同的动物类群,其作用机理也不同。对于小型哺乳动物而言,一般认为:(1)增加生境干扰度;(2)增加暴露在天敌中的时间;(3)增加与放牧动物的食物竞争是影响动物群落结构和组成变化的主要原因^[16]。

放牧动物的践踏、排泄物与采食活动是家畜对放牧生境产生干扰的3种重要途径。其中,家畜践踏对小型哺乳动物的干扰包括直接和间接的作用。直接作用主要是放牧期家畜的践踏对小型哺乳动物洞穴的破坏作用,践踏还可直接增加土壤紧实度、降低土壤水势、影响动物地下洞穴的微气候变化,不利于动物的正常生理代谢和引起活动节律改变,从而导致小型哺乳动物死亡率升高或迫使动物发生迁移,以至降低放牧区小型哺乳动物的数量和多样性^[16,27]。放牧家畜践踏的间接作用主要是践踏对草原植被有较大的影响,而且这种作用是累加的^[28]。在牧压大的草地,踏倒的牧草甚至可达整个草地的23%,影响草地植被物种丰富度和多样性^[29],从而间接影响小型哺乳动物的食物利用性和食物的质量。放牧动物的排泄物可能是放牧家畜对小型哺乳动物的另一个干扰源。虽然还没有发现家畜排泄物对小型哺乳动物产生影响的直接证据,但已有的研究发现,草地一年中约4%~20%和1%~5%的面积分别被尿和粪覆盖。家畜排泄物在尿斑和粪斑处不但对草地牧草生物量有一定的作用^[7],人们也发现在放牧动物、特别是牛科动物排泄物处,很少发现小型哺乳动物的洞穴,在排泄物聚集的地方,几乎很难发现小型哺乳动物洞穴。因此,小型哺乳动物对放牧动物排泄物存在一定的趋异性,其作用机理有待于进一步的探讨。此外,家畜采食活动,对白昼活动的小型哺乳动物的影响最大^[16],主要表现在大型放牧动物的采食活动不但直接干扰小型哺乳动物的采食和各种活动行为,而且其采食活动的践踏可能是造成小型哺乳动物死亡率上升的一个主要因素^[25]。

对生活于草原生态类型的大多数小型哺乳动物,放牧能明显降低其栖息生境中植物的覆盖度^[4,9,17,26]和地面枯谢物的覆盖程度^[3],增加其暴露在天敌中的时间。因此,Grant等^[26]认为,为减少被猎捕的危险性,小型哺乳动物一般选择植被覆盖度大于某些生境特定临界值(Site-specific threshold)的微生境,并在高覆盖度的微生境中维持较高的密度^[16,30,31]。Birney等^[32]的研究结果表明,对植物覆盖临界值水平有明显反应的种类为栖息于枯枝落叶层的田鼠属(*Microtus*)种类。刘季科等^[17]的研究表明,在重度、次重度和中度放牧处理中,由于植物覆盖度的降低,使根田鼠(*Microtus oeconomus*)的生物量密度有所限制,但在放牧干扰较小或轻度干扰的状态下,随着植物覆盖水平的明显增大,根田鼠的生物量密度增高,且迅速形成以该种为优势的种群;但对于喜栖开阔环境的高原鼠兔(*Ochotons curzoniae*)和喜马拉雅旱獭(*Marmota himalayana*)及营地下生活的高原鼢鼠(*Myospalax baileyi*)而言,重度放牧所造成的环境却更适应其生存,并形成该生境的优势种群。本次研究结果也证实,在地表下栖居的仓鼠属(*Cricetulus*)动物对植被覆盖降低的反应也类似于田鼠类动物。放牧干扰较大的样地内,特别是样地4~6内,由于植物覆盖较低,基本没有仓鼠属动物的分布,而在植被恢复较好、有较大覆盖度的围栏生境中可以捕获较多的个体(样地1和样地2);与仓鼠类动物相反,跳鼠类动物由于其特殊的二足运动方式,在开阔小生境中更易运动和更具避敌能力,因此它们在重度和中度放牧干扰生境中更为丰富,而在高覆盖的生境中的数量明显减少。

食物资源的竞争是自然界中普遍存在的现象,野外实验已证明在一个具有相同食物维的小型哺乳动物群落中,当某一种优势物种在竞争的生态位中被剔除后,必然会引起其它种群数量的上升^[33]和群落物种多样性的增大^[34]。根据此理论,Keasing^[16]认为,由于大型有蹄类动物的啃食所引起的食物资源竞争,是导致东非肯尼亚杂草草原小型哺乳动物多样性下降和囊鼠(*Saccostomus mearnsi*)种群数量剧减的主要原因之一。虽然本次研究未对放牧家畜和小型哺乳动物的食物组成进行比较,但汪诗平等^[5]和汪诗平^[35]发现绵羊对牧草的选择性采食十分明显。本次研究中,野外解剖仓鼠类动物胃内容物时也发现禾本科植物和豆科植物的种子占其食物组成的主要成分,而跳鼠类则以双子叶植物的绿色部分和禾本科植物的茎叶为主要食物^[36]。放牧造成重牧或过牧区禾本科植物等优质牧草逐渐退化并被耐啃食、适口性差和纤维化程度更高的双子叶植物种类所替代,使食种子的仓鼠类动物的食物丰富度和营养质量明显下降,从而造成该类功能群物种种群较高的死亡率或迁移率,使群落的多样性下降。跳鼠类虽对重牧或过牧区食物的适应性大于仓鼠类,但放牧造成的植物覆盖度的明显降低也影响其食物的可利用性,因而样地6、5中两种跳鼠的捕获数量也明显低于样地4。总之,放牧的践踏、采食干扰和放牧家畜的食物竞争是影响山地荒漠草原的小型哺乳动物群落物种组成和功能群变化的主要因子,但究竟哪种因子的作用更大以及其相互作用有待于进一步研究。

References:

- [1] Milchunas D G, Sala O E, Lauenroth W A. Generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *American Naturalist*, 1988, **132**: 87~106.
- [2] Proulx M, Mazumder A. Reversal of grazing impact on plant species richness in nutrient-poor vs. nutrient-rich ecosystems. *Ecology*, 1998, **79**: 2581~2592.
- [3] Osem Y, Perevolotsky A, Kigel J. Grazing effect on diversity of annual plant communities in a semi-arid rangeland: interactions with small-scale spatial and temporal variation in primary productivity. *Journal of Ecology*, 2002, **90**: 936~946.
- [4] Liu W, Zhou L, Wang X. Responses of plant and rodents to different grazing intensity. *Acta Ecologica Sinica*, 1999, **19** (3): 376~382.
- [5] Wang S P, Li Y H, Wang Y F, et al. Influence of different stocking rates on plant diversity of *Artemisia frigida* community in Inner Mongolia steppe. *Acta Botany Sinica*, 2001, **43** (1): 89~96.
- [6] Wang G H, Ren J Z, Zhang Z H. Studies on the population diversity of plant community in Hexi mountain-oasis-desert area, Gansu, China I. Impacts of grazing pressure on species diversity in steppe. *Acta Prataculture Sinica*, 2002, **11** (1): 31~37.
- [7] Hou F J, Ren J Z. Evaluation on trampling of grazed Gansu wapiti (*Cervus elaphus kansuensis*) and its effects on soil property in winter grazing land. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, **23** (3): 486~495.
- [8] Fleischner T L. Ecological costs of livestock grazing in western North America. *Conservation Biology*, 1994, **8**: 629~644.
- [9] Bock C E, Bock J H, Kenney W R, et al. Responses of birds, rodents, and vegetation to livestock enclosure in a semidesert grassland site. *Journal of Range Management*, 1984, **37**: 239~242.
- [10] Bowen B S, Kruse A D. Effects of grazing on nesting by upland sandpipers in southcentral North Dakota. *Journal of Wildlife Management*, 1993, **57**: 291~301.
- [11] Reynolds T D, Trost C H. The response of native vertebrate populations to crested wheatgrass planting and grazing by sheep. *Journal of Range Management*, 1980, **33**: 122~125.
- [12] Johnson M K. Response of small mammals to livestock grazing in southcentral Idaho. *Journal of Range Management*, 1982, **35**: 51~53.
- [13] Taylor D M. Effects of cattle grazing on passerine birds nesting in riparian habitat. *Journal of Range Management*, 1986, **39**: 254~258.
- [14] Ragotzkie K E, Bailey J A. Desert mule deer use of grazed and ungrazed habitats. *Journal of Range Management*, 1991, **44**: 487~490.
- [15] Rosenstock S S. Shrub-grassland small mammal and vegetation responses to rest from grazing. *Journal of Range Management*, 1996, **49**: 199~203.
- [16] Keesing F. Impacts of ungulates on the demography and diversity of small mammals in central Kenya. *Oecologia*, 1998, **116**: 381~389.
- [17] Liu J K, Wang X, Liu W, et al. Effect of experimental grazing level of Tibetan sheep on rodent communities I. Analyses of structure and function for rodent communities. In: Liu J and Wang Z W Eds. *Alpine Meadow Ecosystem* (3). Beijing: Science Press, 1991. 9~22.
- [18] Ren J Z, Zhu X Y. The pattern of agro-grassland and system discordance in Hexi Corridor of China: The mechanism of grassland degradation. *Acta Prataculture Sinica*, 1995, **4** (1): 69~80.
- [19] Giraudoux P, Quere J P, Delattre P. Distribution of small mammals along a deforestation gradient in southern Gansu, central China. *Acta Theriologica*, 1998, **43**: 349~362.
- [20] Utrera A, Duno G, Ellis B A, et al. Small mammals in agricultural areas of the western Llanos of Venezuela: community structure, habitat associations, and relative densities. *J. Mammal.*, 2000, **81**: 536~548.
- [21] Vazquez L B, Medellin R A, Cameron G N. Population and community ecology of small rodents in Montane forest of western Mexico. *J. Mammal.*, 2000, **81**: 77~85.
- [22] Ma K P, Huang J H, Yu S L, et al. Plant community diversity in Dongling Mountain, Beijing, China I. Species richness, evenness and species diversities. *Acta Ecologica Sinica*, 1995, **15** (3): 268~277.
- [23] Eccard J A, Walther R B, Milton S J. How livestock grazing affects vegetation structures and small mammal distribution in the semi-arid Karoo. *Journal of Arid Environments*, 2000, **46**: 103~106.
- [24] Jepson D L, Bock C E. Response of grasshoppers (*Orthoptera: Acrididae*) to livestock grazing in southeastern Arizona: Differences between seasons and subfamilies. *Oecologia*, 1989, **78**: 430~431.
- [25] Joubert D F, Ryan P G. Differences in mammal and bird assemblages between commercial and communal rangelands in the Succulent Karoo, South Africa. *Journal of Arid Environments*, 1999, **43**: 287~299.
- [26] Grant W E, Birney E C, French N R, et al. Structure and productivity of grassland small mammal communities related to grazing-induced changes in vegetative cover. *Journal of Mammalogy*, 1982, **63**: 248~260.
- [27] Weigel J R, Britton C M, Mcpherson G R. Trampling effects from short-duration grazing on tobo sagrass range. *Journal of Range*

Management, 1990, **43** (2): 92~95.

- [28] Severson K E, DeBano L F. Influence of Spanish goats on vegetation and soil in Arizona Chaparral. *Journal of Range Management*, 1991, **44** (2): 111~117.
- [29] Ren J Z. *Pastoral Agriculture Ecology*. Beijing: Chinese Agriculture Press, 1995. 51~84.
- [30] Edge W D, Wolff J O, Carey R L. Density-dependent responses of gray-tailed voles to mowing. *Journal of Wildlife Management*, 1995, **59**: 245~251.
- [31] Peles J D, Barrett G W. Effects of vegetative cover on the population dynamics of meadow voles. *Journal of Mammalogy*, 1996, **77**: 857~869.
- [32] Birney E C, Grant W E, Baird D D. Importance of vegetative cover to cycles of *Microtus* populations. *Ecology*, 1976, **57**: 1043~1051.
- [33] Connell J H. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiment. *American Naturalist*, 1983, **122**: 661~696.
- [34] Valone T J, Brown J H. Effects of competition, colonization, and extinction on rodent species diversity. *Science*, 1995, **267**: 880~883.
- [35] Wang S P. The dietary composition of fine wool sheep and plant diversity in Inner Mongolia steppe. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, **20** (6): 951~958.
- [36] Li J S, Song Y L, Zeng Z G. A comparison of the content and morphology of the digestive tracts of seven desert rodent species. *Acta Zoologica Sinica*, 2003, **49** (2): 171~178.

参考文献:

- [4] 刘伟, 周立, 王溪. 不同放牧强度对植物及啮齿动物作用的研究. *生态学报*, 1999, **19** (3): 376~382.
- [5] 汪诗平, 李永宏, 王艳芬, 等. 不同放牧率对内蒙古冷蒿草原植物多样性的影响. *植物学报*, 2001, **43** (1): 89~96.
- [6] 王国宏, 任继周, 张自和. 河西山地绿洲荒漠植物群落多样性研究 I. 放牧扰动下草地多样性的变化特征. *草业学报*, 2002, **11** (1): 31~37.
- [7] 侯扶江, 任继周. 甘肃马鹿冬季放牧践踏作用及其对土壤理化性质影响的评价. *生态学报*, 2003, **23** (3): 486~495.
- [17] 刘季科, 王溪, 刘伟, 等. 藏系绵羊实验放牧水平对啮齿动物群落作用的研究 I. 啮齿动物群落结构和功能的分析. 见: 刘季科, 王祖望主编. 高寒草甸生态系统 (第3集). 北京: 科学出版社, 1991. 9~22.
- [18] 任继周, 朱兴运. 中国河西走廊草地农业的基本格局和它的系统相悖——草原退化的机理初探. *草业学报*, 1995, **4** (1): 69~80.
- [22] 马克平, 黄建辉, 于顺利, 等. 北京东灵山地区植物群落多样性的研究 I. 丰富度、均匀度和物种多样性指数. *生态学报*, 1995, **15** (3): 268~277.
- [29] 任继周. 草原农业生态学. 北京: 中国农业出版社, 1995. 51~84.
- [35] 汪诗平. 不同放牧季节绵羊的食性及食物多样性与草地植物多样性间的关系. *生态学报*, 2000, **20** (6): 951~958.
- [36] 李俊生, 宋延龄, 曾治高. 河西走廊西部几种啮齿动物消化道的形态特征比较研究. *动物学报*, 2003, **49** (2): 171~179.