

DOI: 10.5846/stxb202204161021

宋梓涵, 李希来, 苏晓雪, 卡着才让, 马戈亮. 高原鼠兔和高原鼢鼠种群暴发区干扰斑块空间分布格局与演替规律. 生态学报, 2023, 43(7): 2949-2958.
Song Z H, Li X L, Su X X, Kazhaocairang, Ma G L. Spatial distribution pattern and succession of disturbance patches formed by plateau pika and plateau zokor in their population outbreak areas in alpine meadow. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(7): 2949-2958.

高原鼠兔和高原鼢鼠种群暴发区干扰斑块空间分布格局与演替规律

宋梓涵¹, 李希来^{1,*}, 苏晓雪¹, 卡着才让², 马戈亮²

¹ 青海大学农牧学院, 西宁 810016

² 河南县草原工作站, 黄南州 811599

摘要:高原鼠兔(*Ochotona curzoniae*)和高原鼢鼠(*Myospalax baileyi*)是两种在高寒草甸广泛分布的小型哺乳动物,其暴发活动可能造成高寒草甸的严重退化。使用无人机分别拍摄典型的高原鼠兔和高原鼢鼠种群暴发区图像,解译高原鼠兔洞口、高原鼢鼠土丘和它们的干扰斑块,获得干扰斑块的周长和面积信息,计算干扰斑块形状指标,确定高原鼠兔与高原鼢鼠暴发活动对高寒草甸的影响。研究表明:(1)高原鼠兔与高原鼢鼠暴发活动形成的干扰斑块周长与面积比(PARA)、形状指数(SHAPE)和分形维数(FRAC)差异显著($P<0.05$),其中高原鼢鼠斑块的FRAC是 1.0124 ± 0.0091 ,属于普通的规则几何圆形分布格局,高原鼠兔斑块的FRAC是 1.1203 ± 0.0546 ,属于分形几何不规则的分布格局。(2)高原鼠兔洞口数量与其斑块面积没有线性相关关系($P=0.9677$),高原鼢鼠土丘数量与其斑块面积呈显著正相关($P<0.05$)。(3)高原鼢鼠斑块面积统计学上呈长尾分布,不符合正态分布($P<0.01$)。根据高原鼠兔斑块面积分布格局可将斑块演替分为三个阶段:土丘形成阶段、斑块连通阶段和斑块扩散阶段。高原鼠兔土丘形成阶段斑块的形状和分布,与高原鼢鼠干扰斑块相似;在演替初期阶段融合连通阶段斑块的面积分布呈指数分布,形状趋于分形几何(FRAC=1.1161);在跨尺度扩散阶段斑块面积较大且形状复杂(SHAPE=4.4202),呈现不规则分布格局。三个阶段斑块的周长与面积比、形状指数和分形维数差异显著($P<0.05$)。高原鼠兔在退化高寒草甸的觅食活动促进了融合连通阶段斑块的形成,呈现分形几何斑块演替规律。由此得出结论,引起高寒草甸退化的主要原因是过度放牧下高原鼠兔暴发活动,造成跨尺度扩散斑块演替阶段出现的结果,并非高原鼢鼠的暴发活动形成的。因此,控制高原鼠兔数量并恢复高原鼠兔干扰斑块植被相比高原鼢鼠更重要。

关键词:高原鼠兔;高原鼢鼠;高寒草甸;干扰斑块;形状指标

Spatial distribution pattern and succession of disturbance patches formed by plateau pika and plateau zokor in their population outbreak areas in alpine meadow

SONG Zihan¹, LI Xilai^{1,*}, SU Xiaoxue¹, Kazhaocairang², MA Geliang²

¹ College of Agriculture and Animal Husbandry, Qinghai University, Xining 810016, China

² Henan Grassland Working Station, Huangnanzhou 811599, China

Abstract: Plateau pika (*Ochotona curzoniae*) and plateau zokor (*Myospalax baileyi*) are two species of small mammal widely distributed in alpine meadow. The main difference between the two animals is that plateau zokor mainly lives underground and plateau pika mainly lives on the surface of grassland. Their outbreak activities may cause serious degradation of alpine meadow. The disturbance patches formed by the two animals have different effects on the alpine

基金项目:国家自然科学基金项目(31872999,U21A20191);青海省科学技术厅项目(2020-ZJ-904);高等学校学科创新引智计划(D18013)

收稿日期:2022-04-16; **网络出版日期:**2022-11-19

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xilai-li@163.com

meadow. Which kind of animal outbreak can lead to the cross-scale succession of disturbance patches is a scientific problem that needs to be solved. The patch shape and pattern metric in the field of landscape ecology can be used to compare the patch distribution patterns, thereby understanding the differences in the formation process of various patches. In this study, Unmanned aerial vehicle (UAVs) were used to capture typical images of plateau pika and plateau zokor population outbreak areas. Plateau pika holes, plateau zokor mounds and their disturbance patches were interpreted. The perimeter and area information of the disturbance patch was obtained. The shape and pattern metrics of disturbance patch were calculated and analyzed. The effects of outbreak activities of plateau pika and plateau zokor on the degradation of alpine meadow were determined. The results indicated that (1) there were significant differences in perimeter-area ratio (PARA), shape index (SHAPE) and fractal dimension index (FRAC) between plateau pika and plateau zokor disturbance patches formed by their outbreak activities ($P < 0.05$). The FRAC of plateau zokor patches was 1.0132 ± 0.0103 , which belongs to ordinary regular geometry (circle), and the FRAC of plateau pika patches was 1.1007 ± 0.0576 , which belongs to fractal geometry. (2) There was no correlation between the number of plateau pika holes and the patch area of plateau pika ($P = 0.9677$). There was a significantly positive correlation between the number of mounds and the patch area of plateau zokor ($P < 0.05$). (3) The area of plateau zokor patch showed a long tail distribution at statistics, which did not accord with the normal distribution ($P < 0.01$). According to the patch distribution pattern of plateau pika, the succession of patches could be divided into three stages: mound stage, fusion stage and broad-scale stage. The shape and distribution pattern of patches at the mound stage were similar to those of plateau zokor patches. At the fusion stage, the patch distribution was exponential, and the shape and pattern belonged to fractal geometry (FRAC = 1.1161). At the broad-scale stage, the patch pattern was large and the shape was complex (SHAPE = 4.4202). The patches at the broad-scale stage were formed by the connection between the surrounding fusion stage patches and the core area of black soil degraded patches, which destroyed the dynamic balance between disturbance and restoration of alpine meadow. There were significant differences among PARA, SHAPE and FRAC at the three stages ($P < 0.05$). The foraging activities of plateau pika in the degradation of alpine meadow promoted the formation of patches and formed fractal geometric patches at the fusion stage. The main cross-scale interaction resulting in the degradation of alpine meadow was caused by the outbreak of plateau pika, not plateau zokor. Therefore, it is more important to control the number of plateau pika and restore the disturbance patches of plateau pika than those of plateau zokor.

Key Words: plateau pika; plateau zokor; plateau meadow; disturbance patch; shape metric

高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 和高原鼢鼠 (*Myospalax baileyi*) 是青藏高原高寒草地上主要的小型哺乳动物, 是高寒草甸生物多样性的的重要组成部分。高原鼢鼠主要在地下活动, 对草地植物根系的扰动较大, 高原鼠兔主要在地面活动, 对植物茎叶的扰动较大^[1-2]。以往研究认为两种小型哺乳动物种群暴发会减少草地产量, 并通过土丘或洞口形成斑块^[1,3]。两种动物均具有通过跨尺度扩大连通斑块的可能性, 从而造成高寒草地斑块状退化和黑土滩的形成^[4-5]。目前, 仍缺少有关高原鼠兔和高原鼢鼠干扰斑块分布格局和演替规律的研究。针对高原鼠兔和高原鼢鼠暴发区, 哪一种暴发引发高寒草甸干扰斑块跨尺度相互作用加剧, 是目前需要解决的科学问题^[6]。本文通过对比高原鼠兔与高原鼢鼠干扰斑块形状和分布格局指标特征, 研究两种动物对高寒草地干扰过程影响的差异, 识别它们在草地退化过程中的破坏作用^[7-8]。

由于小型哺乳动物的活动形成的斑块较小, 通过无人机低空拍摄的图像, 可清晰地呈现干扰斑块的形状及土丘、洞口的颜色、纹理等特征^[9], 再通过拼接多幅图像的方法, 获得较大面积的图像, 从而提高研究样本数量。本文分别选取一块典型的高原鼠兔和高原鼢鼠暴发区, 利用无人机拍摄试验地内干扰斑块图像, 解译高原鼠兔洞口和高原鼢鼠土丘干扰斑块, 根据斑块形状和分布格局指标, 分析高原鼠兔与高原鼢鼠干扰斑块的形状差异, 旨在探讨高原鼠兔与高原鼢鼠干扰斑块的不同分布格局和演替规律, 为科学控制高原鼠兔与高原鼢鼠种群数量提供科学支撑。

1 材料与方法

1.1 试验样地

研究地点位于青海省黄南藏族自治州河南蒙古族自治县。高原鼠兔和高原鼢鼠暴发区研究地, 选择在高

寒草甸阳坡滩地,坡度 3—5°,属于公用放牧地,放牧利用方式为全年放牧。其中,高原鼠兔干扰斑块试验地选在河南县克其合滩的退化高寒草甸上(34°41'07"N,101°46'02"E,海拔 3743 m),2018 年夏季使用堵洞法测得有效洞口密度为 300 个/hm²^[10],试验地属于高原鼠兔种群密度暴发区,植物群落建群种为矮生嵩草(*Kobresia humilis*)和高山嵩草(*K. pygmaea*)。高原鼯鼠干扰斑块试验地选在河南县多松乡的退化高寒草甸上(34°18'37"N,101°22'25"E,海拔 3703 m),2020 年夏季使用开洞法测得有效土丘密度为 1872 个/hm²,植物群落建群种为垂穗披碱草(*Elymus nutans*)和矮生嵩草。为了验证和揭示高原鼠兔干扰斑块形状和分布格局的规律性,本文同时在河南县克其合滩的刈割强度和高原鼠兔密度双因素控制试验地^[10],选取 100%刈割和 14 只高原鼠兔高密度的 3 个试验小区,每个试验小区面积为 750 m²(25 m × 30 m),每个小区间隔 5 m,作为重复进行试验验证。

1.2 数据采集和处理

无人机型号是大疆 PHANTOM4,搭载的传感器为大疆 FC6310 型照相机。为了降低斑块内部的植物对斑块分类的影响,高原鼠兔斑块图像航拍时间是 2020 年 10 月 31 日 13:30,高原鼯鼠斑块图像航拍时间是 2020 年 10 月 31 日 15:30,天气晴朗。在每个试验地旁放置 30 m 卷尺作为参考标尺。无人机拍摄高度 60 m,正射拍照,空间分辨率为 0.02 m。每个试验样地航拍路线设计为南北方向拍 5 行,东西方向拍 4 行,各 20 张图像,每张图像有效面积为 3642 m²。为保证配准精度,相邻图像间 40%部分进行重叠。

考虑到高原鼠兔试验地存在面积较大干扰斑块,一张图像中无法完整反映干扰斑块,因此需要将 20 张图像拼接为一个完整的图像。使用 ENVI 5.3 软件的图像配准流程工具,对位置相邻的图像做配准处理。相邻图像间配准采用互相关法计算联结点,去除误差较大的联结点,根据软件形成的 80—130 个联结点,运用多项式法对图像进行配准。使用 ENVI5.3 软件的无缝镶嵌工具将两种无人机航拍图像分别拼接起来,组成两幅完整的图像。分别将高原鼯鼠斑块和高原鼠兔斑块的 20 张图像拼接成一张整体的图像,解译试验草地面积 21400 m²。

为了研究干扰斑块面积与高原鼯鼠土丘和高原鼠兔洞口的关系,根据栅格数量分别将高原鼠兔斑块和高原鼯鼠斑块整体图像,平均分成三行四列共 12 张图像。统计 12 张高原鼠兔图像的总洞口数和干扰斑块面积,以及 12 张高原鼯鼠图像的土丘数和干扰斑块面积。

选取 100%刈割和 14 只高密度高原鼠兔的 3 个试验小区 2018 年 10 月和 2021 年 9 月的无人机图像,将两期的无人机图像做位置和形状配准,配准误差控制在 3 个栅格范围内。

1.3 图像解译分析

使用 ArcGIS 软件处理图像,图像的解译采用人工目视解译的方法,主要包括对鼠兔洞口、鼯鼠土丘、原生草甸、干扰斑块的解译。高原鼠兔洞口在图像上呈黑色椭圆形,洞口前常见灰白色土丘。高原鼯鼠土丘在图像上呈灰白色近似圆形斑块,边缘有黑色阴影。冬季的原生草甸颜色呈黄色。干扰斑块定义为高寒草甸局部地块受啮齿动物严重干扰死亡形成的次生裸地,其中植物地上部分在冬季枯黄死亡,露出灰白色的土壤。将多个土丘连通并形成的斑块,当作一个干扰斑块。在图像上用黑点标记高原鼠兔洞口和高原鼯鼠土丘,用黑色多边形标出干扰斑块与原生草甸的边界。

1.4 斑块形状指标的测度

从 ArcGIS 的地理信息数据中提取地理要素的数据,包括鼠兔洞口数量、鼯鼠土丘数量和干扰斑块的数量、面积和周长等数据。根据无人机图片上 30 m 参考尺与地理信息数据的比值,获得退化斑块的周长(cm)和面积(cm²)数值。

通过对比高原鼯鼠与高原鼠兔斑块的形状指标,可以分析两种斑块形成过程的差别。本文使用的形状指标包括周长-面积比(PARA)、形状指数(SHAPE)和分形维数(FRAC)。周长-面积比的计算公式如下^[7]:

$$\text{PARA} = \frac{P}{a}$$

其中, p 是单个斑块周长, a 是单个斑块面积。

形状指数的计算公式如下^[7]:

$$\text{SHAPE} = \frac{p}{2\sqrt{\pi a}}$$

其中, SHAPE 的数值范围是 $\text{SHAPE} \geq 1$, 当 $\text{SHAPE} = 1$ 时表示斑块形状是圆形, 当 $\text{SHAPE} > 1$ 时表示斑块形状偏离了圆形, 随着数值变大, 形状逐渐变得复杂。

分形维数的计算公式如下^[7]:

$$\text{FRAC} = \frac{2\ln(p/2\sqrt{\pi})}{\ln a}$$

其中, FRAC 的数值范围是 $1 \leq \text{FRAC} < 2$ 。当 $\text{FRAC} = 1$ 时表示斑块形状属于规则的圆形, $\text{FRAC} > 1$ 时表示斑块形状属于分形几何。同一种构型和成因的分形几何图形有唯一对应的 FRAC 数值^[11]。

1.5 数据处理

使用 SPSS 20.0 软件对所测数据进行统计分析; 运用 t 检验分析高原鼢鼠斑块和高原鼠兔斑块形状指标之间的差异; 用线性回归分析高原鼠兔总洞口数和高原鼢鼠土丘数与干扰斑块面积的相关关系; 用 Shapiro-Wilk 法做高原鼢鼠斑块面积的正态性检验, 并做频数分布图。根据分布规律的差异, 区分不同形成阶段的高原鼠兔斑块, 计算高原鼠兔退化斑块面积的对数并将其按照升序排列, 做干扰斑块面积对数升序排列的线性拟合, 对线性拟合的常规残差做三次多项式拟合。运用单因素 ANOVA 分析不同形成阶段的高原鼠兔斑块形状指标的差异; 运用配对样本 t 检验分析 100% 刈割和 14 只鼠兔的 3 个试验小区 2018 年 10 月和 2021 年 9 月的高原鼠兔斑块形状指标之间的差异; 使用 Origin 2018 制图。

2 结果与分析

2.1 高原鼢鼠与高原鼠兔斑块的形状对比分析结果

从图 1 可看到, 接近圆形的土丘是构成高原鼢鼠斑块的基本要素, 可以将面积较大的斑块清晰地分解成多个小型土丘。图 1 的高原鼠兔斑块由面积差异大的多种斑块组成, 包括形状复杂的较大斑块, 不仅由高原鼠兔洞口和土丘构成, 还包括退化裸露地块。

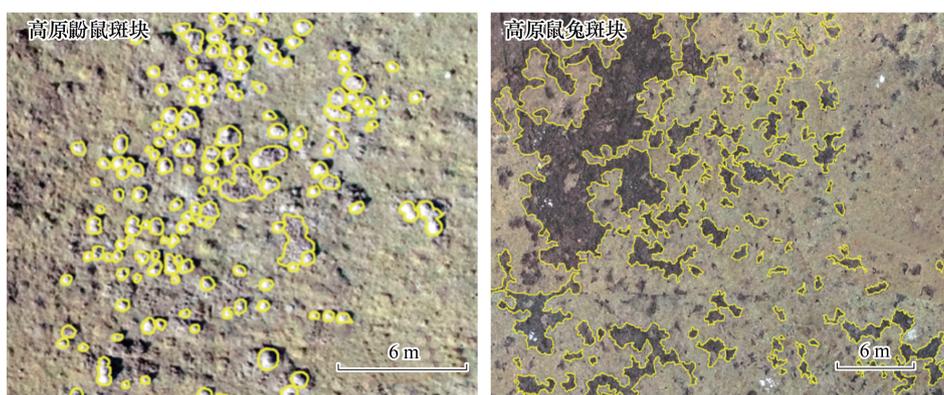


图 1 高原鼢鼠与高原鼠兔斑块图像

Fig.1 Images of plateau zorok and plateau pika patches

如表 1 所示, 高原鼢鼠斑块的 PARA 显著大于高原鼠兔斑块的 PARA ($P < 0.05$), 这主要是由于高原鼠兔斑块面积大于高原鼢鼠斑块; 高原鼢鼠斑块的 SHAPE 接近 1, 且与高原鼠兔斑块的差异显著 ($P < 0.05$), 这表明高原鼢鼠斑块形状近似圆形, 而高原鼠兔斑块 SHAPE 标准差较大, 其中包括接近圆形的斑块和形状复杂的斑块。高原鼢鼠斑块的 FRAC 与高原鼠兔斑块的差异显著 ($P < 0.05$), 高原鼢鼠斑块的 FRAC 略大于 1, 表明

高原鼢鼠斑块有微小的分形几何结构。高原鼠兔斑块的 FRAC 大于 1, 表明高原鼠兔斑块具有分形几何结构, 与高原鼢鼠斑块具有不同的形成过程。

表 1 高原鼢鼠和高原鼠兔斑块形状指标(平均值±标准差)

Table 1 Shape index of patches of plateau zokor and plateau pika (Mean±SD)

斑块类型 Class of patches	周长与面积比 PARA	形状指数 SHAPE	分形维数 FRAC
高原鼢鼠斑块 Patch of plateau pika	0.0735±0.0189a	1.0523±0.0459b	1.0124±0.0091b
高原鼠兔斑块 Patch of plateau zokor	0.0459±0.0182b	1.9887±0.8812a	1.1203±0.0546a

不同小写字母代表两类斑块的同一形状指标间差异显著 ($P < 0.05$); PARA: 周长与面积比率 Perimeter-area ratio; SHAPE: 形状指数 Shape index; FRAC: 分形维数 Fractal dimension index

2.2 高原鼢鼠与高原鼠兔斑块面积与土丘和洞口的关系

高原鼠兔总洞口数与干扰斑块面积没有相关性 ($P = 0.97$), 因此, 现存的高原鼠兔洞口与干扰斑块不能用线性关系表示(图 2)。在图 3 中, 干扰斑块面积与高原鼢鼠土丘数有显著的正相关关系 ($P < 0.01$), 这表明高原鼢鼠土丘数与干扰斑块的形成有关。

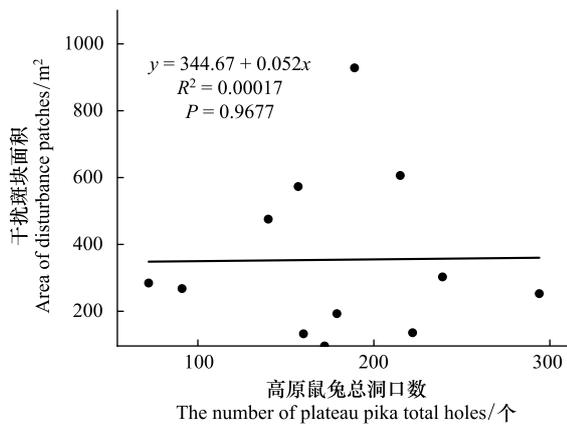


图 2 干扰斑块面积随高原鼠兔总洞口数的变化

Fig.2 Changes of disturbance patches area with the total number of burrows of plateau pika

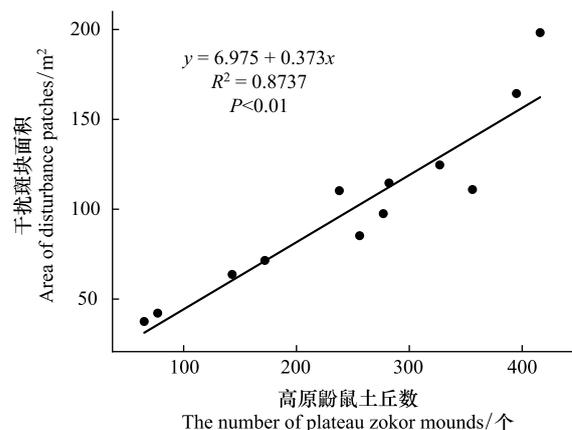


图 3 干扰斑块面积随高原鼢鼠土丘数的变化

Fig.3 Changes of disturbance patches area with the number of mounds of Plateau zokor

2.3 高原鼠兔和高原鼢鼠斑块面积分布特征

图 4 的结果显示, 按升序排列高原鼠兔干扰斑块面积对数的线性拟合 R^2 值为 0.9065。高原鼠兔的干扰斑块面积分布格局具有两种不同的规律, 升序位数较小的干扰斑块面积对数的分布曲线是凹函数, 对应的干扰斑块面积分布属于线性分布; 升序位数较大的干扰斑块面积对数是凸函数, 对应的干扰斑块面积分布属于指数分布。从凹函数到凸函数的转变存在一个拐点, 通过拐点可以将两种分布规律不同的斑块分开。

为了获得分布曲线的拐点, 本文提取干扰斑块面积对数线性拟合的常规残差, 并对常规残差按照升序排列位数做多项式拟合。图 5 是常规残差的多项式拟合图, 对多项式拟合函数取二阶导数, 获得拐点^[10], 根据计算可得拐点数值为 159。因此, 面积呈线性分布的干扰斑块有 159 个, 其余的是面积呈指数分布的干扰斑块。从图 4 可知, 升序排列位数最高的 13 个干扰斑块的线性拟合残差过高, 脱离了多项式拟合曲线, 所以将这 13 个大面积干扰斑块分成第三类斑块。

图 6 的结果表明, 高原鼢鼠斑块面积在统计学上呈长尾分布, 不符合正态分布 ($P < 0.01$)。高原鼢鼠融合斑块是由面积较小数量较多的单个鼢鼠土丘斑块和频数分布图尾部多个土丘重叠而形成的。

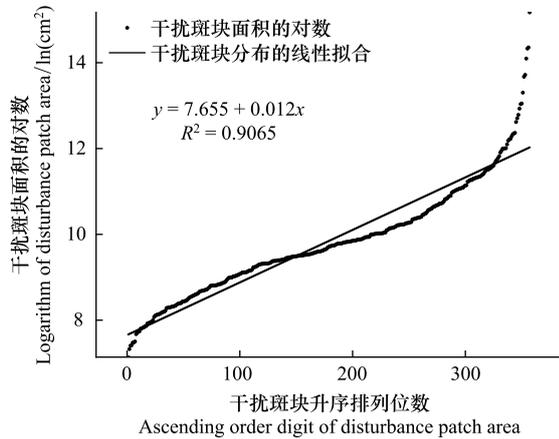


图 4 干扰斑块面积对数升序排列的线性拟合

Fig. 4 Linear fitting of logarithmic ascending arrangement of disturbance patch area

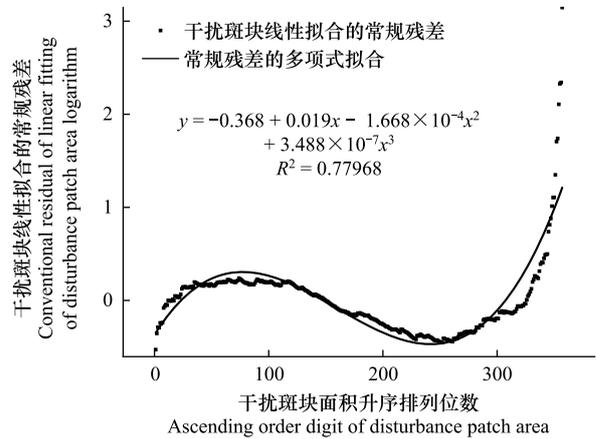


图 5 干扰斑块面积对数线性拟合常规残差的多项式拟合

Fig. 5 Polynomial fitting of conventional residual of linear fitting of disturbance patch area logarithm

2.4 高原鼠兔斑块不同形成阶段形状和分布格局对比分析结果

从图 5 的多项式拟合模拟模型可知,三个阶段斑块的面积分布属于一个连续函数。因此,干扰斑块三个阶段的演替可与高原鼠兔干扰过程联系起来。面积呈线性分布的高原鼠兔干扰斑块的图像如图 7 所示,这类斑块主要由单个的高原鼠兔洞口和土丘构成,因此将这类干扰斑块称为土丘阶段斑块。图 7 是面积呈指数分布的干扰斑块图像,这类斑块因为包含多个高原鼠兔洞口和土丘,而称为融合连通阶段斑块,因为两个土丘之间主要是通过高原鼠兔跑道等扰动活动连通起来的,图 7 中标注了其连通性扰动活动轨迹。图 7 中面积较大的干扰斑块,其分布规律偏离指数分布,中部核心区属于裸露退化地块,融合阶段斑块会演替并入与其邻近裸露退化斑块中,因此称为跨尺度扩散阶段斑块。

如表 2 所示,随着干扰斑块形成阶段持续演替,PARA 显著降低 ($P < 0.05$),主要原因是面积数值的增长快于周长数值的增长。随着干扰斑块阶段的持续演替,SHAPE 显著增加 ($P < 0.05$),形状逐渐变得复杂不规则。三个阶段斑块的分形维数差异显著 ($P < 0.05$),说明这三个阶段斑块属于不同的构型并有不同的成因,土丘阶段斑块分形维数最小,扩散阶段分形维数最大。

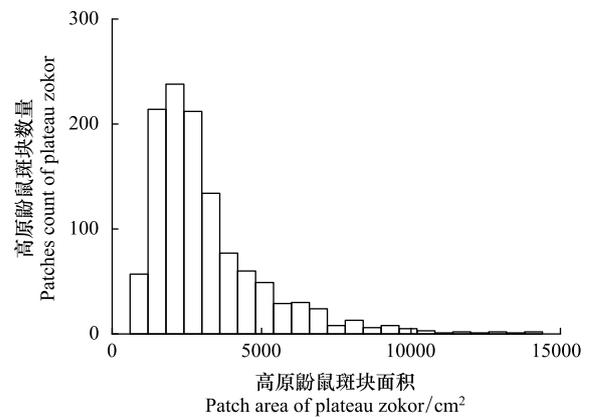


图 6 高原鼠兔斑块面积频数分布图

Fig. 6 Patch area frequency distribution of Plateau Zokor

表 2 不同阶段高原鼠兔斑块的形状指标(平均值±标准差)

Table 2 Shape index of plateau pika patch at different stages (Mean±SD)

斑块形成阶段 Patch formation stage	周长与面积比 PARA	形状指数 SHAPE	分形维数 FRAC	平均面积/m² Average area
土丘阶段 Mound stage	0.0685±0.0184a	1.3373±0.2541c	1.0613±0.0391c	0.74±0.37c
融合阶段 Fusion stage	0.0402±0.0123b	1.941±0.5849b	1.1161±0.0494b	5.21±4.88b
扩散阶段 diffusion stage	0.0206±0.0047c	4.4202±1.1662a	1.215±0.0256a	102.25±95.54a

不同小写字母代表不同阶段斑块的同一形状指标间差异显著 ($P < 0.05$)

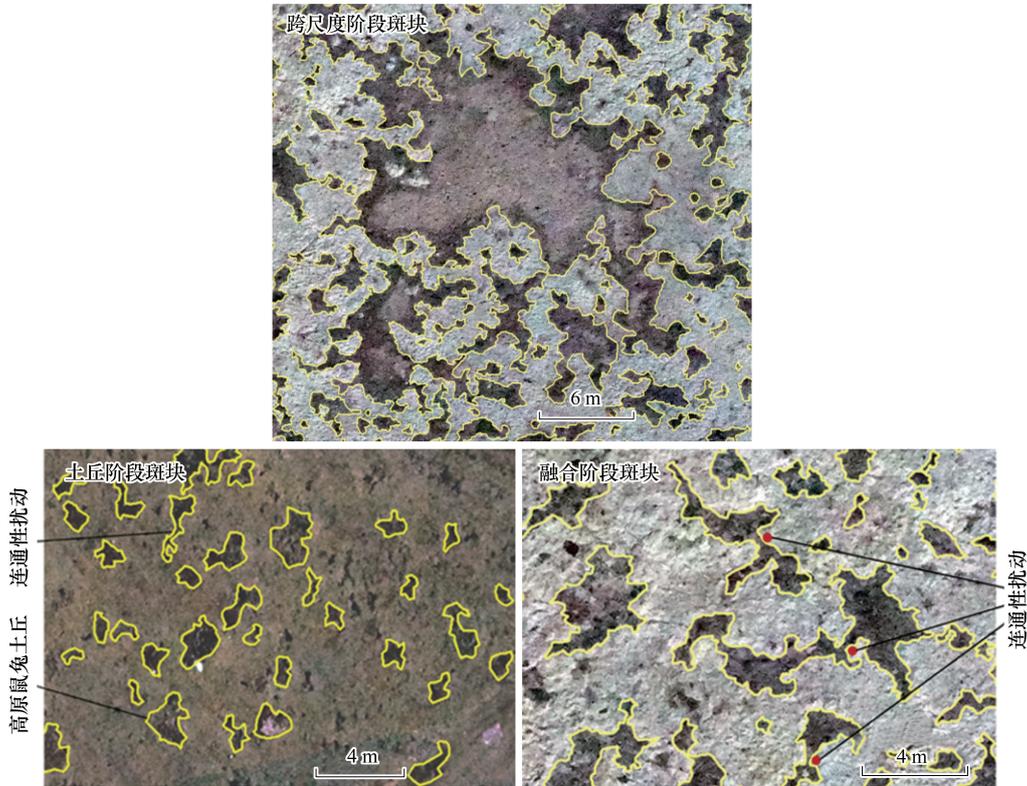


图 7 高原鼠兔斑块不同形成阶段图像

Fig.7 Images of different formation stages of plateau pika patches

2.5 高原鼠兔干扰斑块的时空变化

表 3 对比了 100%刈割和 14 只高密度高原鼠兔的 3 个试验小区 2018 年 10 月和 2021 年 9 月的形状指标, 2021 年斑块的周长与面积比、形状指数和分形维数均值大于 2018 年斑块的对应指标, 而差异都不显著 ($P > 0.05$)。表明在控制高原鼠兔密度的试验小区内, 高原鼠兔 3 年内形成的斑块形状与试验地初始出现的斑块形状没有显著差异。本文选取河南县克其合滩试验地代表典型的高寒草甸高原鼠兔斑块试验地。

表 3 高原鼠兔斑块在 2018 年和 2021 年形状指标 (平均值±标准差)
 Table 3 Shape index of plateau pika patch in 2018 and 2021 (Mean±SD)

斑块采集时间 Time of patch collection	周长与面积比 PARA	形状指数 SHAPE	分形维数 FRAC
2018-10	0.0551±0.0068a	1.5031±0.1402a	1.0791±0.0178a
2021-09	0.0634±0.0110a	1.5857±0.0654a	1.0915±0.0057a

不同小写字母代表两期斑块的同一形状指标间差异显著 ($P < 0.05$)

图 8 是高原鼠兔斑块从 2018 年 10 月至 2021 年 9 月的变化图, 图中黄色框标记 2018 年干扰斑块, 浅灰色框标记 2021 年干扰斑块。对比三年的退化斑块可知, 新增的干扰斑块主要是高原鼠兔洞口和土丘, 一些较大的干扰斑块相互连通。初始斑块较多的区域出现的新斑块也较多。

3 讨论

3.1 高原鼢鼠与高原鼠兔干扰斑块形成原因

本研究按照啮齿动物活动轨迹和土壤颜色差异, 解译高原鼢鼠土丘和高原鼠兔洞口, 这些土丘和洞口主要是在 1 至 2 年内形成的^[12]。而出现多年的土丘和洞口大部分已恢复为多年生植物为优势种的群落^[12], 植

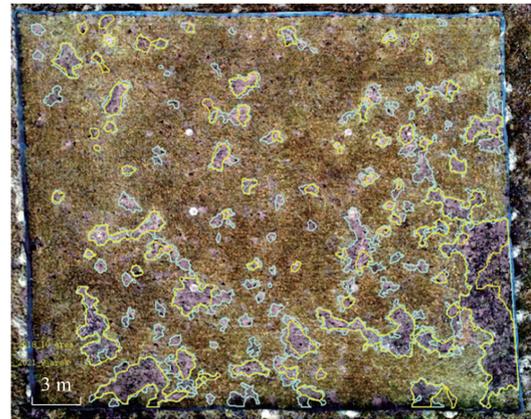
被盖度较高,不在解译的斑块范围内,少部分多年的土丘也可能参与形成干扰斑块。高原鼯鼠土丘数量与干扰斑块面积有显著的正相关性($P < 0.01$),这表明高原鼯鼠的干扰斑块主要由 1 至 2 年内形成的土丘组成。高原鼯鼠土丘的植物群落会逐渐向高寒草甸演替,在此过程中能显著提高草地植物群落的多样性^[13],并调节土壤物理结构和化学性质^[14]。高原鼯鼠对高寒草甸的干扰,主要是由 1 至 2 年的土丘形成的扰动影响,单位面积内有效土丘数量可以间接确定高原鼯鼠种群密度^[3]。因此,高原鼯鼠种群密度的降低,会显著减少干扰斑块面积,并使退化斑块向健康高寒草甸演替。

从图 1 可知,在高原鼠兔暴发区,洞口及土丘是干扰斑块的组成部分。对比图 8 控制试验的退化斑块变化,新增的干扰斑块主要是高原鼠兔洞口和土丘。如果将高原鼠兔有效洞口数量作为高原鼠兔种群密度指标^[15],则以上两个结果表明高原鼠兔暴发活动促进了干扰斑块的形成。由于高原鼠兔洞口数量与干扰斑块面积的线性相关性不显著($P = 0.97$),高原鼠兔种群密度与干扰斑块面积无线性关系,即使高原鼠兔种群密度处于较低的水平,干扰斑块面积不会相应地减少。因此,不能将控制高原鼠兔种群密度作为退化草地治理的唯一标准,应当在降低高原鼠兔种群密度的同时,采用人工免耕补播的方法,促使干扰斑块植物群落的正向快速演替^[16]。

一般情况下,高原鼠兔和高原鼯鼠主要通过洞口和土丘形成干扰斑块,相似的干扰过程应该具有相似的结果^[17],但是这两种啮齿动物形成的干扰斑块的形状却具有很大差异。高原鼯鼠的 SHAPE 指数数值接近于 1,即接近于圆形的形状^[7],而高原鼠兔的 SHAPE 指数是 1.9887,完全偏离了圆形。高原鼠兔和高原鼯鼠斑块的分形维数差异显著,表明其形成过程是完全不同的^[10]。高原鼯鼠斑块的 FRAC 略大于 1,考虑到解译的误差和自然的随机扰动作用,可以将高原鼯鼠斑块看作 FRAC 等于 1 的普通规则图形。高原鼯鼠是典型的地下活动动物,仅在极少数情况下到地面活动^[3]。由于高原鼯鼠的多个土丘在地下属于一个洞穴,在地面上是相互独立的。因此,干扰斑块面积只和高原鼯鼠种群数量有正相关关系,位置重叠的干扰斑块会形成融合斑块。高原鼠兔斑块的 FRAC 大于 1,表明高原鼠兔斑块具有典型的分形几何结构特征。高原鼠兔的洞穴含有多个洞口,这些洞口如高原鼯鼠的土丘一样,在地下相连。高原鼠兔在地上觅食和躲避天敌时会穿梭于多个洞口之间^[18],从而在草地上出现连通性扰动,这些洞口在地面上也是相互连通的。一个高原鼠兔洞口既受到高原鼠兔挖掘洞穴活动的影响,也受到相邻的多个洞口的连通性扰动影响(图 7 所示)^[19]。这些连通性扰动可能抑制高原鼠兔洞口的植被恢复过程,使得多个高原鼠兔洞口植物群落的演替规律,呈现从干扰到恢复过程转向近似随机的非线性过程^[20-21]。从图 2 的结果可知不能用线性相关分析高原鼠兔洞口与干扰斑块之间的关系。非线性过程的特征是干扰活动微小的初始差异,随着时间的演替形成面积差异巨大的斑块^[8,22],最终在退化高寒草甸上出现面积几十平方米的较大斑块和面积 0.3 平方米左右的较小斑块,同时存在于一个试验样地的现象。

3.2 高原鼠兔扰动过程和干扰斑块跨尺度相互作用

本文通过分析干扰斑块面积的分布规律,将干扰斑块的扩大连通演替规律分为三个阶段。三个阶段的分形维数差异显著,这表明三个阶段的演替过程和规律不同^[10]。根据 Peters 等建立的跨尺度相互作用概念框架,跨尺度过程分为四个阶段,即起始阶段、扩展阶段、连通阶段和反馈阶段,各阶段间通过级联阈值发生转变^[6]。土丘阶段斑块对应框架的起始阶段和扩展阶段。此阶段斑块的形状指数为 1.3373,分形维数为 1.



2018年10月斑块 2021年9月斑块

图 8 高原鼠兔斑块从 2018 年至 2021 年变化图

Fig.8 Change of plateau pika patch from 2018 to 2021

0623, 这个阶段的斑块没有明显的分形几何的特征, 形状偏离圆形的主要原因是洞口的形状不规则。对比图 1 和图 5 可见, 这一阶段的高原鼠兔干扰斑块形状和分布特征仍与高原鼯鼠斑块的相似。

融合阶段斑块对应跨尺度的连通阶段, 其分形维数是 1.1161。高原鼠兔通过跑道、觅食坑和粪坑等活动, 将多个邻近的土丘斑块连通起来^[19]。不同的高寒草甸植物群落对高原鼠兔连通性扰动的响应不同。这些扰动对未退化的草甸没有显著的影响, Hogan 认为它们是次要的因素^[23]。过度放牧造成草甸植物群落发生退化, 抗干扰能力下降^[24], 高原鼠兔的连通性扰动无法快速恢复^[19]。这种连通性扰动导致类似随机的非线性过程^[21], 促使具有分形几何特征的融合阶段斑块形成。此阶段斑块面积呈指数分布, 面积扩展速率高于土丘阶段斑块。从土丘阶段转变为融合阶段斑块的阈值, 是土丘间的连通性达到较高水平, 各斑块可在更广阔空间融合。作为对比, 高原鼯鼠斑块之间缺乏连通性, 因此无法达到转变为融合阶段斑块的阈值。

扩散阶段斑块对应跨尺度的反馈阶段, 其 PARA 最低, 中部核心区土壤水分蒸发量较大, 难以从高寒草甸补充水分^[25], 在短时间内不能自然演替为高寒草甸^[26]。扩散阶段斑块分形维数是 1.215, 与李子的研究结果相近^[27]。扩散阶段斑块的“土壤-冻土”系统不稳定^[28], 水分异常流动^[29], 破坏了生态系统的稳定性。扩散阶段斑块也抑制了植物群落的正向演替过程, 使斑块的演替完全偏向于干扰破坏的负向方向发展, 对植物群落演替形成负反馈作用。这种负反馈作用主要由草地旱化和冻土退化驱动, 超越了高原鼠兔活动的影响。但是, 如果没有高原鼠兔活动在融合阶段扩大干扰斑块面积, 使之达到损伤水分循环和冻土的阈值, 这种跨尺度退化现象就不会发生。

3.3 恢复高原鼠兔干扰斑块植被比恢复高原鼯鼠斑块更重要

小型啮齿动物种群数量过多, 会形成较大面积的干扰斑块, 导致水土流失和毒杂草入侵, 影响植物群落的恢复演替等问题^[4, 14]。所以, 有必要在退化高寒草地治理中控制小型哺乳动物种群数量。控制高原鼯鼠的种群密度, 能够在 2 年后显著减少高原鼯鼠干扰斑块面积, 从而使退化草地得以恢复。控制高原鼠兔的种群密度, 不能在短时间内使干扰斑块原优势种植物(嵩草属植物)开始恢复演替, 需要定期持续监控高原鼠兔种群数量^[30]。主要的原因是高原鼠兔扰动斑块的形成, 是伴随局部高寒草甸坏死的过程, 具有跨尺度斑块演替的相互作用, 能引发大面积退化斑块的出现, 恢复其原生草甸将需要较长的时间^[31]。对于地下活动的高原鼯鼠, 其扰动活动对退化高寒草甸的形成影响较小。因此, 针对青藏高原斑块化退化高寒草甸的可持续恢复, 控制高原鼠兔种群密度相对于高原鼯鼠更重要。

4 结论

高原鼠兔干扰斑块具有跨尺度斑块演替的相互作用规律, 形状偏离于圆形而形状复杂, 表现出分形几何图形典型特征, 各斑块之间具有相互作用和连通性, 高原鼠兔干扰斑块面积与高原鼠兔种群密度没有线性相关关系($P=0.97$)。高原鼯鼠干扰斑块没有跨尺度相互作用, 形状接近圆形, 表现普通的规则几何特征($FRAC=1.0124$), 各斑块之间独立存在且没有相互作用和连通性, 高原鼯鼠干扰斑块面积与高原鼯鼠种群密度具有极显著的相关关系($P<0.01$)。高原鼯鼠斑块大部分由土丘阶段斑块组成, 位置重叠的土丘斑块会形成融合斑块。根据斑块面积分布规律, 可将高原鼠兔干扰斑块分为三个演替阶段, 分别是土丘形成阶段、融合连通阶段和跨尺度扩散阶段, 土丘阶段斑块的形状和分布格局与高原鼯鼠干扰斑块相似。当连通性扰动参与构成干扰斑块时, 高原鼠兔斑块处于融合连通阶段, 面积分布呈指数分布, 形状呈现分形几何特征($FRAC=1.1161$)。跨尺度扩散阶段斑块面积较大且形状复杂($SHAPE=4.4202$), 由退化斑块核心区和周边的融合阶段斑块连通而成, 扩散斑块破坏了高寒草甸干扰斑块与恢复斑块之间的动态平衡。恢复高原鼠兔干扰斑块原生植物群落, 相对于恢复高原鼯鼠斑块更重要和困难, 在斑块化退化高寒草甸可持续恢复实践中, 当高原鼠兔斑块处于跨尺度扩散阶段时应该给予特别重视并进行高原鼠兔的适当控制。

参考文献 (References):

[1] 周睿, 花蕊, 华铨泽, 张飞宇, 叶国辉, 唐庄生, 花立民. 高原鼠兔干扰下高寒草甸植物群落结构的时空动态特征. 草原与草坪, 2021,

- 41(1): 1-7.
- [2] 花立民, 蔡新成. 高原鼯鼠 (*Eospalax baileyi*) 的生态学研究进展. 甘肃农业大学学报, 2021, 56(2): 1-10, 17.
- [3] 张红艳. 高原鼯鼠鼠丘对高寒草甸植物群落和土壤养分的影响[D]. 兰州: 兰州大学, 2019.
- [4] 张兴禄, 李广. 高原鼠兔和高原鼯鼠在高寒草甸生态系统的作用. 草业科学, 2015, 32(5): 816-822.
- [5] 尚占环, 龙瑞军. 青藏高原“黑土型”退化草地成因与恢复. 生态学杂志, 2005, 24(6): 652-656.
- [6] Peters D P C, Pielke Sr R A, Bestelmeyer B T, Allen C D, Munson-Mcgee S, Havstad K M. Cross-scale interactions, nonlinearities, and forecasting catastrophic events. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2004, 101(42): 15130-15135.
- [7] 张娜. 景观生态学. 北京: 科学出版社, 2014.
- [8] Yakov Pesin, Vaughn Climenhaga 著. 金成桴译. 分形几何与动力系统讲义. 北京: 高等教育出版社, 2016.
- [9] 马涛, 郑江华, 温阿敏, 陈梦, 刘忠军. 基于 UAV 低空遥感的荒漠林大沙鼠洞群覆盖率及分布特征研究——以新疆古尔班通古特沙漠南缘局部为例. 生态学报, 2018, 38(3): 953-963.
- [10] 宋梓涵, 李希来, 李杰霞, 卡着才让, 马戈亮. 高寒草甸融雪斑块对植物刈割强度和高原鼠兔密度的响应. 草原与草坪, 2020, 40(5): 15-22.
- [11] 王兴元, 孟娟. 分形几何学及应用-上册. 北京: 科学出版社, 2015.
- [12] 何俊龄, 张金沙, 杨莹博, 邓汉刚, 魏进招, 张卫国. 高原鼯鼠土丘空间格局及主要特征研究. 草业学报, 2006, 15(1): 107-112.
- [13] 杨鼎, 齐昊昊, 王倩, 徐海鹏, 张静, 张红艳, 郭正刚. 青藏高原高原鼯鼠鼠丘植被恢复过程中植物群落特征的变化. 草业学报, 2020, 29(2): 114-122.
- [14] 杨晶, 张倩, 姚宝辉, 蔡志远, 王缠, 郭怀亮, 苏军虎. 高原鼯鼠扰动对高寒草甸土壤理化特性及植物生物量的影响. 草地学报, 2020, 28(2): 492-499.
- [15] 庞晓攀, 贾婷婷, 李倩倩, 雒明伟, 肖玉, 赵旭, 郭正刚. 高原鼠兔有效洞穴密度对高山嵩草群落及其主要种群空间分布特征的影响. 生态学报, 2015, 35(3): 873-884.
- [16] 张骞, 马丽, 张中华, 徐文华, 周秉荣, 宋明华, 乔安海, 王芳, 余延娣, 杨晓渊, 郭婧, 周华坤. 青藏高原高寒区退化草地生态恢复: 退化现状、恢复措施、效应与展望. 生态学报, 2019, 39(20): 7441-7451.
- [17] 周雪荣, 郭正刚, 郭兴华. 高原鼠兔和高原鼯鼠在高寒草甸中的作用. 草业科学, 2010, 27(5): 38-44.
- [18] 樊乃昌, 张道川. 高原鼠兔与达乌尔鼠兔的摄食行为及对栖息地适应性的研究. 兽类学报, 1996, 16(1): 48-53.
- [19] 宋梓涵, 李希来, 李杰霞, 卡着才让, 马戈亮. 高原鼠兔跑道对高寒草甸退化斑块扩大与连通的影响. 生态学杂志, 2020, 39(10): 3276-3284.
- [20] 宋梓涵, 李希来, 李杰霞, 卡着才让, 马戈亮. 高寒草甸不同扰动斑块植物功能群和根土复合体特征变化研究. 生态科学, 2022, 41(1): 31-38.
- [21] (比利时)普里戈金著, 沈小峰等译. 从存在到演化. 北京: 北京大学出版社, 2007.
- [22] May Robert, McLean Angela 著, 陶毅, 王百桦译. 理论生态学——原理及应用(第三版). 北京: 高等教育出版社, 2010.35-40.
- [23] Hogan B W. The Plateau pika: a keystone engineer on the Tibetan Plateau[D]. Phoenix: Arizona State University, 2010.
- [24] 孙大帅. 不同放牧强度对青藏高原东部高寒草甸植被和土壤影响的研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2012.
- [25] 张梦迪, 张立锋, 陈之光, 张翔, 赵亮, 李奇, 唐艳鸿, 古松. 土壤蒸发和植被蒸腾对三江源退化高寒草甸蒸散的影响. 生态学报, 2021, 41(18): 7138-7152.
- [26] 王晓芬, 马源, 张格非, 林栋, 张德罡. 高寒草甸退化阶段植物群落多样性与系统多功能性的联系. 草地学报, 2021, 29(5): 1053-1060.
- [27] 李子好. 青藏高原三江源区黑土滩退化高寒草地秃斑分布格局及土壤养分空间变异[D]. 兰州: 兰州大学, 2020.
- [28] Yang Z P, Gao J X, Zhao L, Xu X L, Ouyang H. Linking thaw depth with soil moisture and plant community composition: effects of permafrost degradation on alpine ecosystems on the Qinghai-Tibet Plateau. Plant and Soil, 2013, 367(1/2): 687-700.
- [29] Cheng H Y, Wang G X, Hu H C, Wang Y B. The variation of soil temperature and water content of seasonal frozen soil with different vegetation coverage in the headwater region of the Yellow river, China. Environmental Geology, 2008, 54: 1755-1762.
- [30] 周华坤, 赵新全, 赵亮, 韩发, 古松. 高山草甸垂穗披碱草人工草地群落特征及稳定性研究. 中国草地学报, 2007, 29(2): 13-25.
- [31] 王建兵, 张德罡, 曹广民, 田青. 青藏高原高寒草甸退化演替的分区特征. 草业学报, 2013, 22(2): 1-10.