

DOI: 10.20103/j.stxb.202208152323

陈国康,袁帅,付和平,武晓东,李鑫,李琳琳.阿拉善荒漠区两种优势跳鼠种间营养生态位.生态学报,2023,43(17):7193-7202.

Chen G K, Yuan S, Fu H P, Wu X D, Li X, Li L L. Interspecific trophic niches of two dominant jerboas in the Alax Desert. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43 (17): 7193-7202.

阿拉善荒漠区两种优势跳鼠种间营养生态位

陈国康^{1,2},袁 帅^{1,2,*},付和平^{1,2},武晓东^{1,2},李 鑫^{1,2},李琳琳^{1,2}

1 内蒙古农业大学草原与资源环境学院,呼和浩特 010011

2 草地啮齿动物生态学与鼠害控制自治区高等学校重点实验室,呼和浩特 010011

摘要:营养生态位作为生态位理论的重要维度之一,不仅能够表现出物种的营养需求特征,而且可以反映物种在生态系统中的营养层级、功能地位以及物种间的营养关系。动物不同组织中的碳、氮稳定同位素比值可反映某一物种在不同时间段的食性信息,因而对探讨物种间摄食、栖息地资源利用和营养生态位的变化具有重要指示作用。以 2017 年在阿拉善荒漠实验区采用铁日法所捕获的三趾跳鼠(*Dipus sagitta*)和五趾跳鼠(*Allactaga sibirica*)为研究对象,测定其脱脂毛发与骨骼组织的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 比值,分析探讨 2 种小型啮齿动物的营养级与营养生态位变化以及摄食策略与资源分配机制。结果表明:无论从长期时间尺度(一生)还是短期时间尺度(季节)分析,结果都一致表现出三趾跳鼠与五趾跳鼠种间营养生态位重叠面积(OA)值为 0%,种间营养生态位发生分离;三趾跳鼠的营养级显著低于五趾跳鼠的营养级,但其营养生态位面积却大于五趾跳鼠;随着季节的变化,三趾跳鼠与五趾跳鼠的摄食范围和营养生态位面积均呈现出春季最大,夏季减小,秋季再增加的趋势。两种跳鼠的营养生态位变化与摄食策略符合生态位分化假说,二者通过种间营养生态位分化实现同域共存。

关键词:稳定同位素;三趾跳鼠;五趾跳鼠;营养生态位

Interspecific trophic niches of two dominant jerboas in the Alax Desert

CHEN Guokang^{1,2}, YUAN Shuai^{1,2,*}, FU Heping^{1,2}, WU Xiaodong^{1,2}, LI Xin^{1,2}, LI Linlin^{1,2}

1 College of Grassland, Resources and Environment, Inner Mongolia Agriculture University, Hohhot 010011, China

2 Key Laboratory of Grassland Rodent Ecology and Rodent Pest Control for Autonomous Region Higher Education Institutions, Hohhot 010011, China

Abstract: Trophic niche is one of the important dimensions of niche theory. It reflects the nutritional needs of species, trophic level, functional status and nutritional relationship of interspecies in the ecosystem. The $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in different tissues of animals reflect the species feeding information in different periods. Therefore, this is an important indicator for exploring feeding change, habitat resource utilization and trophic niche of interspecies. We analyzed the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ ratio in hair and skeletal tissue of northern three-toed jerboa (*Dipus sagitta*) and mongolian five-toed jerboa (*Allactaga sibirica*) in 2017 in Alxa Desert, the Inner Mongolia, China. We compared the trophic level and niche change, feeding strategy and resource allocation mechanism of two rodent species. The results showed that, both at long-term (lifetime) and short-term (season) scales, two species presented an interspecific trophic niche separation. The trophic level of *Dipus sagitta* was significantly lower than *Allactaga sibirica*, but trophic niche area of *Dipus sagitta* was larger than *Allactaga sibirica*. The feeding range and trophic niche area of *Dipus sagitta* and *Allactaga sibirica* showed a common trend of the maximum in spring, decreasing in summer, and increasing in autumn. The changes in trophic niches and feeding strategies of two rodents were consistent with the niche differentiation hypothesis. Two rodent species coexisted by trophic niche differentiation in

基金项目:国家自然科学基金项目(32060256,32060395);内蒙古自治区科技计划项目(2021GG0108);内蒙古自治区青年科技英才项目(NJYT22044)

收稿日期:2022-08-15; **网络出版日期:**2023-04-28

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yuanshuai2020@163.com

Alax Desert.

Key Words: stable isotope; *Dipus sagitta*; *Allactaga sibirica*; trophic niche

在生态系统中,生态位理论是阐释维持生物多样性、物种共存和生物群落稳定性机制等生态学基础问题的重要理论支撑^[1],营养生态位又是生态位理论的重要维度之一,通常把动物能够实际或者潜在占据及利用的食物资源称之为营养生态位,该维度注重于强调物种间相互的营养关系^[2]。近年来碳($\delta^{13}\text{C}$)、氮($\delta^{15}\text{N}$)稳定同位素技术逐渐被应用到营养生态位研究领域,稳定同位素生态位属于低维度下的哈钦森生态位^[3],随着其概念和方法的快速发展^[4],已成为量化营养生态位的有利工具^[5-8]并被广泛应用于哺乳动物^[9-12]和许多脊椎动物研究中^[13-17]。稳定同位素生态位被看作是表征营养生态位的重要指标之一,通过分析特定物种的营养生态位,揭示物种对资源的利用能力及其在群落中的功能位置^[18],这已成为生态位理论体系研究中的焦点^[19]。

当环境中的食物资源发生改变时,动物的营养生态位也会随之变化,营养生态位宽度与营养生态位重叠指数是描述种间生态位的重要指标^[20]。营养生态位宽度能够反映物种对食物资源利用的竞争能力,通常在食物资源供应不足的情况下,物种的营养生态位宽度就会变大^[21]。最优觅食理论认为营养生态位宽度的增加总是伴随着食物资源的可获得性降低,从而导致众多次优级食物得到了更多利用^[22];营养生态位的重叠反映物种间对资源利用的相似程度与物种间潜在的竞争关系,当环境中的食物资源足够丰富时,动物优先利用最适于其生存且最方便摄取的食物资源,致使其营养生态位宽度变窄,丰富优质的食物资源自然会引发动物种内和种间高度的食物重叠^[23];营养生态位的分化可表征物种间食性的差异程度^[24-25],其中动物对食物资源利用差异的营养生态位分化是它们求得共存的必要条件之一^[26]。生态位分化假说对物种共存的机制进行了阐释^[27-28],并且得到了诸多国内外学者的研究论证^[29-30]。

国内关于稳定同位素生态位的研究多集中在水生动物^[31-32],主要是以鱼类、虾类为研究对象^[33-35]。对小型食草动物的研究相对较少^[36-39]且研究区域多集中在高寒草甸与典型草原,对于荒漠区啮齿动物营养生态位的研究并不多见。啮齿动物作为哺乳动物中种类最多的一个类群,在荒漠生态系统中占据着重要的地位和作用^[40]。三趾跳鼠(*Dipus sagitta*)与五趾跳鼠(*Allactaga sibirica*)是阿拉善荒漠区同域分布的优势啮齿动物,均属跳鼠科(Dipodidae),均为夜行性且杂食性物种。由于受到自然界中资源的竞争与进化选择的压力,长期以来形成了独特的资源利用策略来维持其物种生存与种群延续^[41]。二者在阿拉善荒漠共享相似生境,但是它们共存的机制尚未明确。因此,本研究对三趾跳鼠与五趾跳鼠的不同组织进行了碳、氮稳定同位素的测定,旨在通过分析二者不同时间尺度下的食性差异与营养生态位分化,进而探讨其资源分配方式及同域共存机制。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于内蒙古自治区阿拉善盟阿拉善左旗南部,地处腾格里沙漠的东缘(37°24'—38°25'N, 104°10'—105°30'E)。年降水量为75—215mm,且主要集中在7—9月,年蒸发量2900—3300mm,无霜期为156d,属于典型的高原大陆性气候,极端最低气温-36℃,极端最高气温42℃。草地类型属于沙质荒漠亚类,典型的温性荒漠。土壤类型主要为灰漠土与灰棕土,植物种类稀少,植被覆盖度通常低于25%,主要以旱生、超旱生和盐生的灌木、半灌木为主。藜科(Chenopodiaceae)、菊科(Asteraceae)、蒺藜科(Zygophyllaceae)植物为建群种,蔷薇科(Rosaceae)、怪柳科(Tamaricaceae)次之^[42],研究区植物地上生物量见表1,表格中的生物量采用植物的干重计算,计算方法参考袁帅、杨素文等的研究^[43-44]。

1.2 样品采集

在研究区随机选择12个样方作为取样区,采用铈日法进行啮齿动物数量调查与样品采集,调查时间为

2017 年春季(4 月)、夏季(7 月)、秋季(10 月)。每个取样区于傍晚 18:00 布放铁质标准中号鼠铗 3 行,每行布设 100 铗,铗距 5m,行距 50m,以新鲜花生米为诱饵,次日 6:00 检查捕获情况,并记录捕获鼠种的相关信息。2017 年累计布放 10800 铗日,共捕获啮齿动物 3 科 5 属 6 种,分别为三趾跳鼠、五趾跳鼠、子午沙鼠(*Meriones meridianus*)、小毛足鼠(*Phodopus roborovskii*)、阿拉善黄鼠(*Spermophilus alaschanicus*)、蒙古羽尾跳鼠(*Scirtopoda andrewsi*)。通过百铗捕获率计算研究区各啮齿动物种群密度(图 1)并选取研究对象三趾跳鼠 18 只,五趾跳鼠 17 只进行稳定同位素实验。

表 1 研究区植物地上生物量(干重, g/m²)

Table 1 Above-ground biomass of plants in the study area (Dry weight)

季节 Seasons	灌木生物量 Shrub 均值±标准误 Mean±se	多年生草本生物量 Perennial herb 均值±标准误 Mean±se	一年生草本生物量 Annual herb 均值±标准误 Mean±se
春季 Spring	19.86±9.42b	2.12±1.01b	0.15±0.07b
夏季 Summer	76.46±26.08a	6.73±1.32a	4.73±2.36ab
秋季 Autumn	23.59±6.98b	5.27±1.26ab	12.27±3.33a
显著性 Significance	$F_{(2,33)} = 3.68 \quad P = 0.04$	$F_{(2,33)} = 3.83 \quad P = 0.03$	$F_{(2,33)} = 6.74 \quad P = 0.004$

小写字母不同表示不同季节研究区植物地上生物量差异显著($P < 0.05$);反之则表示差异不显著($P > 0.05$)

百铗捕获率计算公式如下:

$$(\text{捕获率} \% = \frac{\text{捕鼠总数(只)}}{\text{有效铗总数(只)}} \times 100) \quad (1)$$

1.3 样品处理

将选取的三趾跳鼠和五趾跳鼠进行取样,取其骨骼组织与毛发,共获得三趾跳鼠毛发与骨骼样品各 18 份,五趾跳鼠毛发与骨骼样品各 17 份。将骨骼组织置于烘箱内 65℃ 烘干 24h 至恒重,用球磨仪(Retsch MM400)粉碎并研磨成均匀粉末后放入干燥器保存,由于部分骨骼组织样品研磨后获得量极少,不足以进行后续实验,因此选择了 10 个骨骼样品(三趾跳鼠 6 份,五趾跳鼠 4 份);毛发组织用去离子水浸泡清洗,在 60℃ 下恒温干燥 12h,为了减少脂质对实验结果的影响,需要对样品进行脱脂处理^[45-46],采用甲醇:氯仿(2:1)的混合液浸泡 6h 后用去离子水清洗并浸泡 30min,再次使用上述脱脂混合液浸泡 3h,最后用去离子水再次清洗,从而达到脱脂效果;将脱脂样品在 65℃ 下干燥 24h 后,骨骼样品直接收集于塑封袋内,毛发样品剪成 1—2mm 的小段后装入塑封袋内保存^[47]。

1.4 稳定同位素测定与营养级计算

分别称取骨骼、毛发样品 1.00—2.00mg,以规格 4×6mm 的锡杯进行包样,使用稳定同位素质谱仪(IsoPrime 100,英国)和元素分析仪(vario ISOTOPE cube,德国)对预处理后的样品进行稳定性碳、氮同位素值的测定, $\delta^{13}\text{C}$ 值测定精度 $\leq \pm 0.05\%$; $\delta^{15}\text{N}$ 值的测定精度 $\leq \pm 0.06\%$ ^[47]。

稳定同位素比值($\delta\%$)计算公式如下:

$$\delta\% = \left(\frac{R_{(\text{sample})}}{R_{(\text{standard})}} - 1 \right) \times 1000 \quad (2)$$

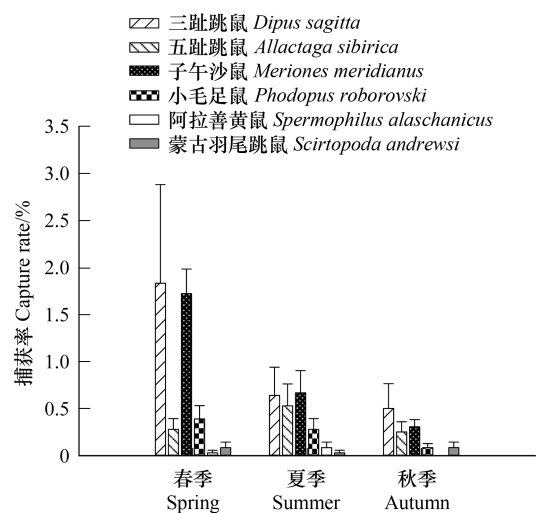


图 1 研究区种群密度

Fig.1 Population density of rodents in study area

式中, R 代表样品和标准物质中的重同位素与轻同位素丰度比, 即 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 、 $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ 。 $\delta^{13}\text{C}$ 的相对标准物质为 V-PDB (Vienna Pee Dee Belemnite), $\delta^{15}\text{N}$ 的相对标准物质为空气。

1.5 营养级计算与基线 $\delta^{15}\text{N}$ 值和富集度的确定

$$TL = \frac{(\delta^{15}\text{N}_{\text{sample}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{baseline}})}{\text{TEF}} + \lambda \quad (3)$$

式中, TL 代表营养级, $\delta^{15}\text{N}_{\text{sample}}$ 和 $\delta^{15}\text{N}_{\text{baseline}}$ 分别表示跳鼠样品与基线生物的 $\delta^{15}\text{N}$ 值; TEF 表示相邻营养级的氮稳定同位素富集度, λ 为基线生物的营养级, 通常定为 2^[48]。同位素基准的意义在于反映食物网中生物最初物质来源的同位素特征, 基线生物的选择与基准同位素的准确性对推断和分析不同层次、不同尺度的生态学问题至关重要^[49]。本研究根据 Post^[50] 对基线生物的讨论, 选取与动物样品相同采集时间、相同采集地点的优势植物种藜科霸王属植物霸王 (*Sarcogygium xanthoxylon*) 作为评估营养级的基线生物, 该植物属于多年生灌木、返青最早且地上生物量相对较大, 且之前的研究表明: 通过分析了两种跳鼠胃内容物的发现, 霸王植物在两种跳鼠的胃内容物中所占比例是最大的。

通过对比不同季节采集的霸王进行稳定性氮同位素值测定, 将 3 个季节的 $\delta^{15}\text{N}$ 值求平均后定为基线 $\delta^{15}\text{N}$ 值, 数值大小为 1.98‰, 富集度参考有关文献, 取平均值 3.4‰^[50–52]。

1.6 营养生态位估算

利用 R 软件计算凸多变形总面积 (TA)、估算标准椭圆面积 (SEA) 与营养生态位重叠面积 (OA)。由于本实验分组后的样本量小于 30, 所以采用校准标准椭圆面积 (SEAc) 来度量营养生态位, 该指数是基于贝叶斯原理 95% 置信区间所生成校准后的标准椭圆营养生态位, 对样本量要求较小, 最小适值为 3 且能对所有样本给出合适的矫正^[53], OA 作为衡量不同物种间营养生态位重叠的度量指标^[54]。利用 IBM SPSS Statistic 26.0 进行单因素方差分析。

1.7 不同组织稳定同位素平衡周期推算

本研究考虑到两种跳鼠不同组织中稳定同位素的分馏时间差异, 在计算两种优势跳鼠的短期营养生态位时, 参考 Jones^[55] 对牛尾碳同位素完全平衡时间的研究与 Oelze^[56] 利用山魈 (*Mandrillus sphinx*) 毛发组织稳定同位素确定该物种季节性营养生态位的研究, 结果表明毛发可以反映哺乳动物近 2—3 个月的食性特征与营养生态位, 因此将 2017 年 4、7、10 三个月所对应的毛发组织稳定同位素值往前推 2—3 个月, 由于两种优势跳鼠都具有冬眠的习性, 所以 2017 年 4 月的同位素数据代表跳鼠前一年秋季的食性特征, 7 月的同位素数据代表 2017 年春季的食性特征, 10 月的同位素数据代表 2017 年夏季的食性特征;

在计算两种优势跳鼠的长期营养生态位时, 参考 Jim^[57] 和 O'Regan^[58] 对动物骨骼组织稳定同位素的研究, 明确骨骼组织可以反映哺乳动物一生甚至更长时间的食性特征与营养生态位, 因此以骨骼组织稳定同位素数据分析两种跳鼠一生的食性特征与营养生态位状况。

2 结果

2.1 两种优势跳鼠不同季节毛发组织稳定同位素特点

通过对比不同季节两种跳鼠毛发组织的 $\delta^{13}\text{C}$ 值发现: 春季, 三趾跳鼠与五趾跳鼠 $\delta^{13}\text{C}$ 值的变幅分别为 7.97‰ 和 5.72‰, 二者的摄食范围差异并不显著 ($P > 0.05$); 夏季, 三趾跳鼠 $\delta^{13}\text{C}$ 值变幅为 3.78‰, 五趾跳鼠 $\delta^{13}\text{C}$ 值变幅为 3.81‰, 二者的摄食范围相比于春季有大幅度减小; 秋季, 三趾跳鼠的摄食范围大于五趾跳鼠, 二者 $\delta^{13}\text{C}$ 值变幅相差 2.53‰; 三趾跳鼠与五趾跳鼠夏秋季的摄食范围差异均显著 ($P < 0.05$) (表 2)。

对比不同季节两种跳鼠毛发组织的 $\delta^{15}\text{N}$ 值发现, 无论在任何季节, 二者的 $\delta^{15}\text{N}$ 平均值差异均显著 ($P < 0.05$), 五趾跳鼠的营养级总是高于三趾跳鼠, 且春季二者的营养级相差最大, 差值为 1.09; 随着季节变化, 二者的 $\delta^{15}\text{N}$ 平均值呈现递减的趋势, 三趾跳鼠的 $\delta^{15}\text{N}$ 平均值依次为 (5.66±0.29)‰、(5.34±0.28)‰ 和 (5.10±0.23)‰; 五趾跳鼠的 $\delta^{15}\text{N}$ 平均值依次为 (9.37±0.19)‰、(8.67±0.23)‰ 和 (7.80±0.22)‰; 三趾跳鼠与五趾跳

鼠均在春季营养级最高分别为 3.08 和 4.17, 秋季营养级最低分别为 2.92 和 3.71(表 3)。

表 2 三趾跳鼠与五趾跳鼠毛发组织 $\delta^{13}\text{C}$ 值

Table 2 The $\delta^{13}\text{C}$ value of hair in *Dipus sagitta* and *Allactaga sibirica*

组织 Tissues	季节 Season	样本量/个 Sample size	物种 Species	$\delta^{13}\text{C} / \text{‰}$			F	P
				范围 Range	变幅 Span	均值 Mean		
毛发 Hair	春季	6	三趾跳鼠 <i>Dipus sagitta</i>	-22.44—-14.47	7.97	-18.78±0.70	$F_{(1,33)} = 0.42$	>0.05
		6	五趾跳鼠 <i>Allactaga sibirica</i>	-19.74—-14.02	5.72	-18.24±0.45		
	夏季	6	三趾跳鼠 <i>Dipus sagitta</i>	-21.86—-18.08	3.78	-20.32±0.36	$F_{(1,34)} = 39.98$	<0.05
		6	五趾跳鼠 <i>Allactaga sibirica</i>	-19.32—-15.51	3.81	-17.53±0.27		
	秋季	6	三趾跳鼠 <i>Dipus sagitta</i>	-21.95—-14.87	7.08	-18.35±0.61	$F_{(1,31)} = 2.90$	<0.05
		5	五趾跳鼠 <i>Allactaga sibirica</i>	-19.38—-14.83	4.55	-16.97±0.50		

表 3 三趾跳鼠与五趾跳鼠毛发组织 $\delta^{15}\text{N}$ 值与营养级

Table 3 The $\delta^{15}\text{N}$ value and trophic level of hair in *Dipus sagitta* and *Allactaga sibirica*

组织 Tissues	季节 Season	样本量/个 Sample size	物种 Species	$\delta^{15}\text{N} / \text{‰}$			营养级 TL		F	P
				范围 Range	均值 Mean	变幅 Span	范围 Range	均值 Mean		
毛发 Hair	春季	6	三趾跳鼠 <i>Dipus sagitta</i>	3.57—7.50	5.66±0.29	3.93	2.47—3.62	3.08	$F_{(1,34)} = 111.76$	<0.05
		6	五趾跳鼠 <i>Allactaga sibirica</i>	8.29—10.77	9.37±0.19	2.48	3.86—4.59	4.17		
	夏季	6	三趾跳鼠 <i>Dipus sagitta</i>	3.53—6.79	5.34±0.28	3.26	2.46—3.41	2.99	$F_{(1,34)} = 83.90$	<0.05
		6	五趾跳鼠 <i>Allactaga sibirica</i>	7.49—10.68	8.67±0.23	3.19	3.62—4.56	3.97		
	秋季	6	三趾跳鼠 <i>Dipus sagitta</i>	3.36—6.43	5.10±0.23	3.07	2.41—3.31	2.92	$F_{(1,31)} = 70.22$	<0.05
		5	五趾跳鼠 <i>Allactaga sibirica</i>	6.67—9.32	7.80±0.22	2.65	3.38—4.16	3.71		

TL:营养级 Trophic level

2.2 两种优势跳鼠骨骼组织稳定同位素特点

三趾跳鼠与五趾跳鼠骨骼组织的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 均值差异显著 ($P < 0.05$), 三趾跳鼠的摄食范围变幅相对较大为 7.23‰, $\delta^{15}\text{N}$ 平均值为 (5.60±0.30)‰, 营养级为 3.07; 五趾跳鼠的摄食范围小于三趾跳鼠, $\delta^{13}\text{C}$ 值变化区间为 (-17.30—-16.18)‰, 但五趾跳鼠 $\delta^{15}\text{N}$ 平均值高于三趾跳鼠, 且营养级也相对较高, $\delta^{15}\text{N}$ 平均值与营养级 (TL) 分别为 (12.17±1.98)‰和 5.00(表 4)。

表 4 两种优势跳鼠骨骼组织稳定同位素值与营养级

Table 4 The stable isotopic value and trophic level of bone in two dominant jerboas

组织 Tissues	样本量/个 Sample	物种 Species	$\delta^{13}\text{C} / \text{‰}$		$\delta^{15}\text{N} / \text{‰}$		营养级 TL		差异性 Significance	
			范围 Range	均值 Mean	范围 Range	均值 Mean	范围 Range	均值 Mean	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
骨骼 Bone	4	五趾跳鼠 <i>Allactaga sibirica</i>	-17.30—-16.18	16.71±0.10	6.26—28.80	12.17±1.80	3.26—9.89	5.00	$F_{(1,28)} = 27.25$, $P < 0.05$	$F_{(1,28)} = 19.17$, $P < 0.05$
	6	三趾跳鼠 <i>Dipus sagitta</i>	-24.18—-16.95	20.34±0.56	3.72—7.69	5.60±0.30	2.51—3.68	3.07		

2.3 两种优势跳鼠不同组织稳定同位素营养生态位变化

2.3.1 毛发组织稳定同位素营养生态位

对比两种跳鼠不同季节的毛发稳定同位营养生态位可知: 春季, 三趾跳鼠的营养生态位面积大于五趾跳鼠的营养生态位面积, 其 SEAc 值为 11.67‰², TA 值为 20.65‰²(表 5), 二者不存在营养生态位重叠的现象, OA 值为 0‰²(图 2); 夏季, 三趾跳鼠的与五趾跳鼠的营养生态位面积相近, SEAc 值分别为 3.71‰²和 3.66‰²

(表 5),但二者分别占据着不同的营养生态位(图 3);秋季,三趾跳鼠比五趾跳鼠所占据的营养生态位更宽,其 SEAc 值为 $10.33\%o^2$ (表 5),且二者营养生态位产生分化,OA 值依旧为 $0\%o^2$ (图 4)。

表 5 三趾跳鼠与五趾跳鼠不同季节营养生态位面积

Table 5 The trophic niche area of *Dipus sagitta* and *Allactaga sibirica* in different seasons

组织 Tissues	季节 Season	物种 Species	TA $\%o^2$	SEAc $\%o^2$	OA $\%o^2$
毛发 Hair	春季	三趾跳鼠 <i>Dipus sagitta</i>	20.65	11.67	0
		五趾跳鼠 <i>Allactaga sibirica</i>	6.60	4.31	
	夏季	三趾跳鼠 <i>Dipus sagitta</i>	5.86	3.71	0
		五趾跳鼠 <i>Allactaga sibirica</i>	7.61	3.66	
	秋季	三趾跳鼠 <i>Dipus sagitta</i>	6.38	10.33	0
		五趾跳鼠 <i>Allactaga sibirica</i>	5.89	8.65	

TA:凸多边形总面积 Total area;OA:营养生态位重叠面积 Overlap area;SEAc:校准标准椭圆面积 Corrected standard ellipse area

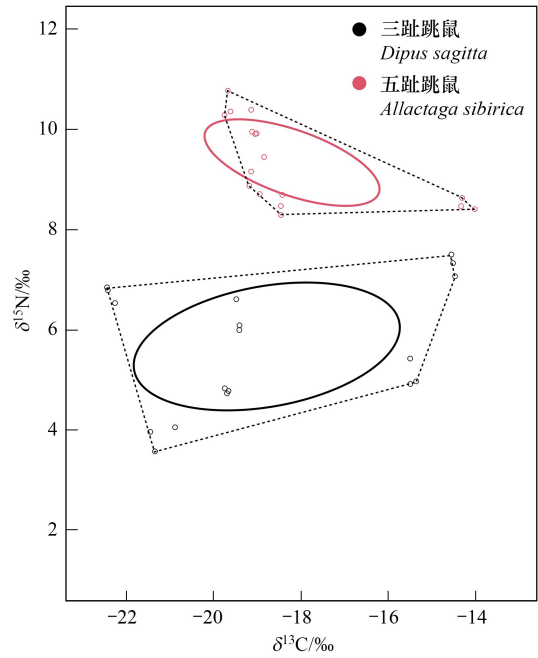


图 2 春季两种跳鼠毛发组织营养生态位

Fig.2 The trophic niche of hair between two jerboas in spring

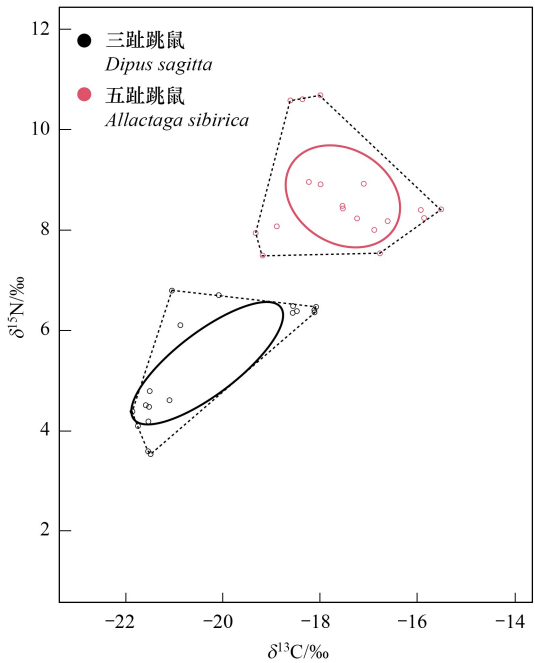


图 3 夏季两种跳鼠毛发组织营养生态位

Fig.3 The trophic niche of hair between two jerboas in summer

随着季节的变化三趾跳鼠的营养生态位呈现春季最宽,夏季变窄,秋季再变宽的趋势(图 5),从春季到夏季的营养生态位面积减少了 68%,从夏季到秋季的营养生态位面积又增加了 72%(表 5);五趾跳鼠的营养生态位面积随季节的变化也呈现出先减小后增加的趋势(图 6),从春季到夏季的降幅为 15%,夏季到秋季的增幅为 61%,且在秋季营养生态位达到最宽,SEAc 值为 $8.65\%o^2$ (表 5);三趾跳鼠的营养生态位季节变幅大于五趾跳鼠的营养生态位季节变幅。

2.3.2 骨骼组织稳定同位素营养生态位

两种跳鼠骨骼组织稳定同位素营养生态位结果表明,在长时间尺度下,三趾跳鼠与五趾跳鼠依旧存在着营养生态位分化的现象(图 7),OA 值为 $0\%o^2$ (表 6);三趾跳鼠占据的营养生态位比五趾跳鼠占据的营养生态位更宽(图 7),二者的营养生态位面积分别为三趾跳鼠 $9.92\%o^2$,五趾跳鼠 $7.33\%o^2$ (表 6)。

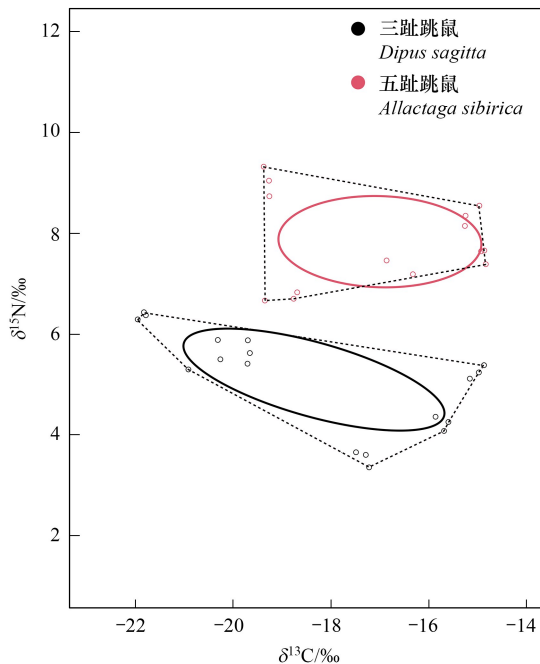


图4 秋季两种跳鼠毛发组织营养生态位

Fig.4 The trophic niche of hair between two jerboas in autumn

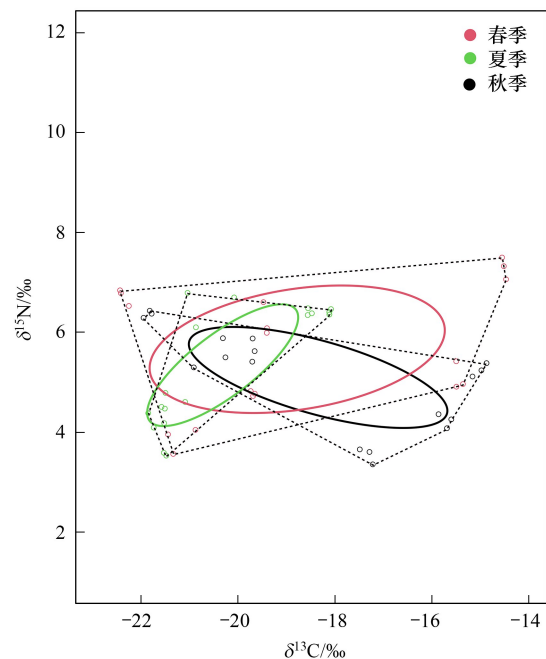


图5 三趾跳鼠不同季节间毛发组织营养生态位

Fig.5 The trophic niche of *Dipus sagitta* hair between different seasons

3 讨论

物种在某一群落中所占据的营养生态位受食物资源的多样性、物种之间的竞争程度等因素的综合影响。在生态系统中,正是由于物种对食物资源、空间资源的竞争,才导致种间的生态位宽度及生态位重叠程度随之发生变化。在本研究中,五趾跳鼠无论是在长时间尺度还是短时间尺度下,其 $\delta^{15}\text{N}$ 平均值与营养级均显著高于三趾跳鼠 ($P < 0.05$),这表明五趾跳鼠在该区域内一直占据着较高的地位,而三趾跳鼠则处于着相对较低的营养层级。但是三趾跳鼠的摄食范围与营养生态位面积却总是大于五趾跳鼠,这是由于低营养级的物种必须通过扩大摄食范围来增加食物资源以求得生存,而高营养级的五趾跳鼠在摄食方面具有较强自主选择权,在该领域具有优先选择食物的权利,这与盖珊珊等的研究结果一致^[59]。通过结合本研究中两种跳鼠的种群密度与营养级发现:五趾跳鼠的营养级虽然显著高于三趾跳鼠 ($P < 0.05$),但其种群密度却小于三趾跳鼠。根据生物量金字塔理论的相关内容来讲^[60]:处于低营养级的物种受到取食与捕食的压力也越大,因此这些物种的数量也就越多,生殖能力也就越强,这样可以补偿自然选择压力下的损失;而物种的营养级位置越高,归属于这个

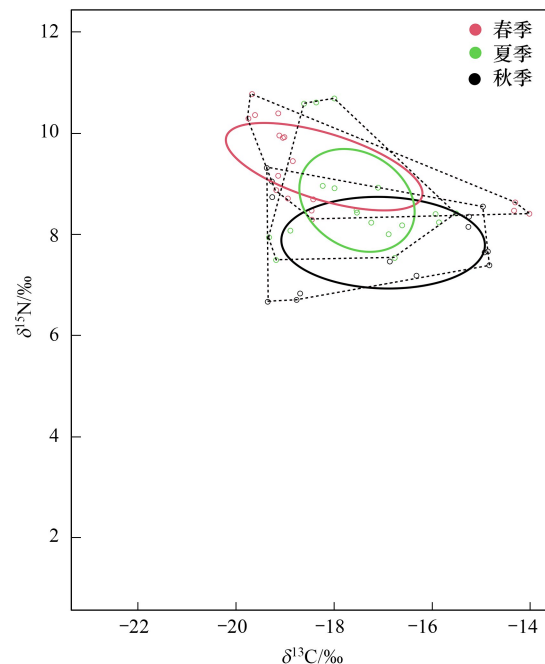


图6 五趾跳鼠不同季节间毛发组织营养生态位

Fig.6 The trophic niche of *Allactaga sibirica* hair tissue between different seasons

营养级的生物种类、数量和能量就减少,这种现象的出现与 r-k 策略所表达的内容有诸多相似的地方^[61]。

表 6 三趾跳鼠与五趾跳鼠骨骼组织营养生态位面积

Table 6 The trophic niche area of bone between *Dipus sagitta* and *Allactaga sibirica*

组织 Tissues	物种 Species	TA /‰ ²	SEAc /‰ ²	OA /‰ ²
骨骼 Bone	三趾跳鼠 <i>Dipus sagitta</i>	17.91	9.92	0
	五趾跳鼠 <i>Allactaga sibirica</i>	12.04	7.33	

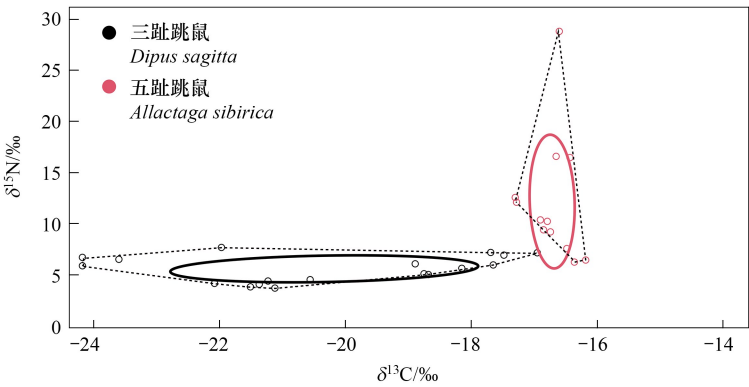


图 7 三趾跳鼠与五趾跳鼠骨骼组织营养生态位

Fig.7 The trophic niche of bone between *Dipus sagitta* and *Allactaga sibirica*

动物的稳定同位素营养生态位会随着季节的更替而变化,这是由于食物来源的季节性变化及稳定同位素在动物体内不同组织累积效应的不同所造成的^[62–63]。动物在不同时间段内的食性信息可以通过其组织内稳定同位素比值和潜在食物资源的稳定同位素比值来推断^[64]。在本研究中,无论是对两种跳鼠的长期营养生态位变化还是短期营养生态位变化进行分析,结果都一致表现出二者的营养生态位产生了分化,且三趾跳鼠的营养生态位面积总是大于五趾跳鼠的营养生态位面积,这说明两种跳鼠在不同季节均占据着不同的营养生态位,二者食性差异化明显;随着季节的更替,二者的营养生态位均呈现出春季最宽,夏季变窄,秋季再变宽的规律。这种营养生态位季节性差异的出现与陈亚东等对昆湖优势鱼类不同季节营养生态位的研究结果相似^[65]。春季,荒漠生态系统中返青植物种类稀少、地上生物量匮乏,导致啮齿动物为了补充其生长发育所需的营养物质以及维持种群的繁衍,必须采取相应的摄食策略,如通过占据不同的营养生态位来降低物种间对食物资源的竞争强度或者通过扩大自身的摄食范围和营养生态位以获取更充足的营养,进而缓解生存压力;夏季,荒漠区植物生长旺盛,物种多样性相对丰富,此时荒漠区小型啮齿动物的食物资源也最为充足,不需要消耗过多的能量来扩大活动范围寻找食物,因此它们的摄食范围相对于春季较小,且营养生态位也相对较窄;秋季,荒漠植物资源相比于夏季的丰富度有所下降,具有冬眠习性的三趾跳鼠与五趾跳鼠必须在此阶段寻找足够的食物资源来补充营养,以帮助它们度过寒冷的冬季,所以在此期间各冬眠物种通过再次扩大摄食范围或拓宽其营养生态位来获取食物资源。这是由于季节变化所引起的环境因素或动物摄食偏好产生了季节性差异,从而导致物种的摄食范围和营养生态位均表现出明显的季节性变动特征^[66]。这不仅揭示了荒漠区同域共存的两种优势跳鼠营养生态位发生了明显的种间分化与季节分化,而且验证了二者营养生态位产生分化是实现其共存和资源共享的重要机制之一^[27–28]。

综上所述,本研究中五趾跳鼠的营养级总是高于三趾跳鼠,其摄食范围与营养生态位小于三趾跳鼠,二者的营养生态位发生完全分离;两种跳鼠的营养级均是春季最高,秋季最低,摄食范围与营养生态位面积随着季节的更替呈 V 型变化曲线,具体表现为春季最宽,夏季变窄,秋季再变宽;两种跳鼠的营养生态位变化与摄食策略支持生态位分化假说,二者通过种间营养生态位分化实现同域共存。

参考文献(References):

- [1] 牛克昌, 刘泽宁, 沈泽昊, 何芳良, 方精云. 群落构建的中性理论和生态位理论. 生物多样性, 2009, 17(6): 579-593.
- [2] 张光明, 谢寿昌. 生态位概念演变与展望. 生态学杂志, 1997, 16(6): 46-51.
- [3] Hutchinson G E. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 1957, 22: 415-427.
- [4] Post D M. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. Ecology, 2002, 83(3): 703-718.
- [5] Bearhop S, Adams C E, Waldron S, Fuller R A, MacLeod H. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. Journal of Animal Ecology, 2004, 73(5): 1007-1012.
- [6] Boecklen W J, Yarnes C T, Cook B A, James A C. On the use of stable isotopes in trophic ecology. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2011, 42(1): 411-440.
- [7] Layman C A, Arrington D A, Montaña C G, Post D M. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? Ecology, 2007, 88(1): 42-48.
- [8] Newsome S D, Yeakel J D, Wheatley P V, Tinker M T. Tools for quantifying isotopic niche space and dietary variation at the individual and population level. Journal of Mammalogy, 2012, 93(2): 329-341.
- [9] Baltensperger A, Huettmann F, Hagelin J, Welker J. Quantifying trophic niche spaces of small mammals using stable isotopes ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) at two scales across Alaska. Canadian Journal of Zoology, 2015, 93(7): 579-588.
- [10] Codron J, Duffy K J, Avenant N L, Sponheimer M, Lechliter J, Paine O, Sandberg P, Codron D. Stable isotope evidence for trophic niche partitioning in a South African savanna rodent community. Current Zoology, 2015, 61(3): 397-411.
- [11] Shaner P J L, Macko S A. Trophic shifts of a generalist consumer in response to resource pulses. PLoS One, 2011, 6(3): e17970.
- [12] Shaner P J L, Sheng-Hai W, Ke L H, Kao S J. Trophic niche divergence reduces survival in an omnivorous rodent. Evolutionary Ecology Research, 2013, 15(8): 933-946.
- [13] Cloyd C S, Eason P K. Niche partitioning and the role of intraspecific niche variation in structuring a guild of generalist anurans. Royal Society Open Science, 2017, 4(3): 170060.
- [14] Poláčik M, Harrod C, Blažek R, Reichard M. Trophic niche partitioning in communities of African annual fish: evidence from stable isotopes. Hydrobiologia, 2014, 721: 99-106.
- [15] Silverthorne K M, Perrig P L, Lambertucci S A, Pauli J N. Isotopic niche partitioning in avian scavenger communities of south America. Journal of Raptor Research, 2020, 54(4): 440-446.
- [16] Willson J D, Winne C T, Pilgrim M A, Romanek C S. Seasonal variation in terrestrial resource subsidies influences trophic niche width and overlap in two aquatic snake species: a stable isotope approach. Oikos, 2010, 119: 1161-1171.
- [17] Qin J, Liu F M, Schmidt B V, Sun Z X, Kong L W, Yan Y R. Interpopulation trophic niches and ontogenetic shifts of a mangrove fish predator. Journal of Fish Biology, 2022. doi: 10.1111/jfb.15219.
- [18] 沙永翠, 张培育, 张欢, 苏国欢, 徐军. 栖息地环境对种群营养生态位的影响——以黄颡鱼为例. 生态学报, 2015, 35(5): 1321-1328.
- [19] Newsome S D, del Rio C M, Bearhop S, Phillips D L. A niche for isotopic ecology. Frontiers in Ecology and the Environment, 2007, 5(8): 429-436.
- [20] 王凤, 鞠瑞亭, 李跃忠, 杜予州. 生态位概念及其在昆虫生态学中的应用. 生态学杂志, 2006, 25(10): 1280-1284.
- [21] Svanbäck R, Persson L. Individual diet specialization, niche width and population dynamics: implications for trophic polymorphisms. Journal of Animal Ecology, 2004, 73(5): 973-982.
- [22] Pavelka M S M, Estrada A, Garber P A. Introduction: behavior and ecology. Developments in Primatology: Progress and Prospects. Boston: Kluwer Academic Publishers, 2006: 243-246.
- [23] 王桂明, 周庆强, 钟文勤. 内蒙古典型草原 4 种常见小哺乳动物的营养生态位及相互关系. 生态学报, 1996, 16(1): 71-76.
- [24] 高小迪, 陈新军, 李云凯. 水生食物网研究方法的发展和应用. 中国水产科学, 2018, 25(6): 1347-1360.
- [25] Keesing J K. Optimal foraging theory explains feeding preferences in the western Pacific crown-of-thorns sea star *Acanthaster* sp. The Biological Bulletin, 2021, 241(3): 303-329.
- [26] Lin D M, Zhu K, Qian W G, Punt A E, Chen X J. Fatty acid comparison of four sympatric loliginid squids in the northern South China Sea: indication for their similar feeding strategy. PLoS One, 2020, 15(6): e0234250.
- [27] Schoener T W. Resource partitioning in ecological communities. Science, 1974, 185(4145): 27-39.
- [28] Martin T E. On the advantage of being different: nest predation and the coexistence of bird species. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1988, 85(7): 2196-2199.
- [29] Perkins M W, Cloyd C S, Eason P K. Intraspecific dietary variation in niche partitioning within a community of ecologically similar snakes. Evolutionary Ecology, 2020, 34(6): 1017-1035.
- [30] Lichstein J W, Dushoff J, Levin S A, Pacala S W. Intraspecific variation and species coexistence. The American Naturalist, 2008, 170(6): 807-818.
- [31] 李云凯, 徐敏, 贡艺. 应用脂肪酸组成研究热带东太平洋同域中上层鲨鱼营养生态位分化. 生态学报, 2022, 42(13): 5295-5302.
- [32] 何雄波, 李波, 王锦溪, 易木荣, 康斌, 颜云榕. 不同时期北部湾日本带鱼营养生态位差异. 应用生态学报, 2021, 32(2): 683-690.
- [33] Wang Y, Ren L, Xu D H, Fang D. Exploring the trophic niche characteristics of four carnivorous Cultrinae fish species in Lihu Lake, Taihu Basin, China. Frontiers in Ecology and Evolution, 2022. doi: 10.3389/fevo.2022.954231.
- [34] Wu J J, Chen H L, Jin B S, Winemiller K, Wu S H, Xu W, Zhang H, Wu X P. Seasonal variation in resource overlap between red swamp

- crayfish (*Procambarus clarkii*) and native species in Poyang Lake wetland, China. *Frontiers in Environmental Science*, 2022. doi:10.3389/fenvs.2022.923962.
- [35] 吕红健, 杨丽亚, 付梅, 唐晓琪, 邓华堂, 张志新, 姚维志. 基于稳定同位素技术的三峡库区短颌鲚营养生态位特征研究. *生态学报*, 2022, 42(21): 8739-8750.
- [36] 华咏乐, 谢燕锦, 殷宝法, 魏万红. 内蒙古草原布氏田鼠与绵羊的营养生态位研究. *生态学报*, 2022, 42(21): 8618-8627.
- [37] 张彩军, 王小燕, 姚宝辉, 王缠, 康宇坤, 张倩, 苏军虎. 甘南草原 3 种啮齿动物的食性及其营养生态位特征. *草地学报*, 2021, 29(7): 1484-1490.
- [38] 张彩军, 王小燕, 刘倩倩, 安康, 蒲强胜, 王志成, 苏军虎. 人为活动干扰对甘南高寒草甸喜马拉雅旱獭食性的影响. *草地学报*, 2022, 30(5): 1219-1226.
- [39] 岳闯, 郭乾伟, 张卓然, 李鑫, 满都呼, 袁帅, 付和平, 武晓东, 金国, 刘建文, 李永善. 内蒙古典型草原布氏田鼠营养生态位及其种间关系. *兽类学报*, 2020, 40(5): 424-434.
- [40] Davidson A D, Detling J K, Brown J H. Ecological roles and conservation challenges of social, burrowing, herbivorous mammals in the world's grasslands. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2012, 10(9): 477-486.
- [41] 牛克昌, 储诚进, 王志恒. 动态生态位: 构建群落生态学理论的新框架. *中国科学: 生命科学*, 2022, 52(3): 403-417.
- [42] 付和平, 武晓东, 杨泽龙. 不同干扰条件下荒漠啮齿动物生态位特征. *生态学报*, 2005, 25(10): 2637-2643.
- [43] 袁帅. 荒漠区啮齿动物群落及其优势种对不同干扰的响应机制[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2013.
- [44] 杨素文. 荒漠区啮齿动物集合群落对人为干扰及气候变化的响应机制[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2021.
- [45] Wang J Z, Lin G H, Huang J H, Han X G. Applications of stable isotopes to study plant-animal relationships in terrestrial ecosystems. *Chinese Science Bulletin*, 2004, 49(22): 2339-2347.
- [46] Jackson A L, Inger R, Parnell A C, Bearhop S. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - stable isotope Bayesian ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*, 2011, 80(3): 595-602.
- [47] De Smet S, Balcaen A, Claeys E, Boeckx P, Van Cleemput O. Stable carbon isotope analysis of different tissues of beef animals in relation to their diet. *Rapid Communications in Mass Spectrometry: RCM*, 2004, 18(11): 1227-1232.
- [48] Olivar M P, Bode A, López-Pérez C, Alexander Hulley P, Hernández-León S. Trophic position of lanternfishes (Pisces: Myctophidae) of the tropical and equatorial Atlantic estimated using stable isotopes. *ICES Journal of Marine Science*, 2019, 76(3): 649-661.
- [49] 徐军, 张敏, 谢平. 氮稳定同位素基准的可变性及对营养级评价的影响. *湖泊科学*, 2010, 22(1): 8-20.
- [50] Post D M. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, 2002, 83(3): 703-718.
- [51] James H McCutchan, William M Lewis, Kendall C, McGrath C C. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos*, 2003, 102(2): 378-390.
- [52] Stowasser G, Atkinson A, McGill R A R, Phillips R A, Collins M A, Pond D W. Food web dynamics in the Scotia Sea in summer: a stable isotope study. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2012, 59/60: 208-221.
- [53] 银利强, 孔业富, 吴忠鑫, 颜云榕, 田涛, 高东奎, 杨军, 吴英超. 南海中西部海域春季三种金枪鱼类的营养生态位比较. *生态学杂志*, 2020, 39(12): 4121-4130.
- [54] Hoetinghaus D J, Zeug S C. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Comment. Ecology*, 2008, 89(8): 2353-2357; discussion 2358-2359.
- [55] Jones R J, Ludlow M M, Troughton J H. Changes in the natural carbon isotope ratios of the hair from steers fed diets of C4, C3 and C4 species in sequence. *Journal of the Australian New Zealand Association for the Advancement of Science*, 1981, 12(3): 85-87.
- [56] Oelze V M, Percher A M, Nsi Akoué G, El Ksabi N, Willaume E, Charpentier M J E. Seasonality and interindividual variation in mandrill feeding ecology revealed by stable isotope analyses of hair and blood. *American Journal of Primatology*, 2020, 82(12): e23206.
- [57] Jim S, Ambrose S H, Evershed R P. Stable carbon isotopic evidence for differences in the dietary origin of bone cholesterol, collagen and apatite: implications for their use in palaeodietary reconstruction. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 2004, 68(1): 61-72.
- [58] O'Regan H J, Chenery C, Lamb A L, Stevens R E, Rook L, Elton S. Modern macaque dietary heterogeneity assessed using stable isotope analysis of hair and bone. *Journal of Human Evolution*, 2008, 55(4): 617-626.
- [59] 盖珊珊, 赵文溪, 宋静静, 于道德, 刘莹, 王其翔, 周健. 小黑山岛人工鱼礁区许氏平鲷和大泷六线鱼的营养生态位研究. *生态学报*, 2019, 39(18): 6923-6931.
- [60] Ishikawa N F, Tadokoro K, Matsubayashi J, Ohkouchi N. Biomass Pyramids of marine mesozooplankton communities as inferred from their integrated trophic positions. *Ecosystems*, 2022. doi:10.1007/s10021-022-00753-w.
- [61] Bierbaum T J, Mueller L D, Ayala F J. Density-dependent evolution of life-history traits in *Drosophila melanogaster*. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 1989, 43(2): 382-392.
- [62] DeNiro M J, Epstein S. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 1978, 42(5): 495-506.
- [63] Fry B. Food web structure on Georges Bank from stable C, N, and S isotopic compositions. *Limnology and Oceanography*, 1988, 33(5): 1182-1190.
- [64] 孙丰梅, 王慧文, 石光雨, 杨曙明. 日粮与牛组织中稳定性碳同位素的相关性研究. *草业学报*, 2012, 21(2): 205-211.
- [65] 陈亚东, 任沈, 徐跑, 凡迎春, 徐东坡. 昆承湖优势种鱼类时空-营养生态位研究. *生态学报*, 2023, 43(3): 1-9.
- [66] 张琥顺, 宋普庆, 郑新庆, 刘世刚, 李渊, 王雪华, 林龙山. 基于稳定同位素方法的东海中南部海域主要饵料生物营养生态位季节变动的研究. *应用海洋学学报*, 2022, 41(3): 375-385.