

24-34

44

兽类学报 1994, 14 (1): 24—34
 Acta Theriologica Sinica

北美 CHIHUAHUAN 荒漠啮齿 动物群落动态 I. 年间变动和趋势*

曾宗永

2959-837

(四川大学生物系, 成都, 610064)

摘 要

本文给出了北美 Chihuahuan 荒漠由 4 科 10 属 17 种啮齿动物组成的群落的物种数、单位面积个体数与生物量、物种多样性的 Shannon 与 Simpson 指数和均匀性等 6 个生态学变量的时间序列资料, 并通过分析这些生态时间序列的年间变动和趋势讨论了该群落的动态。结果是: 1) 各年间 6 个生态学变量均随物理环境而变化, 个体数和生物量变化幅度较大, 均匀性保持相对稳定; 2) 群落中 17 个物种从未同时出现过, 物种数的变化范围是 3 到 13 个; 3) 物种数、个体数和两个物种多样性指数在研究期间呈增加的趋势, 生物量和均匀性不存在趋势; 4) 两个优势种 (*D. merriami* 和 *D. spectabilis*) 种群密度和生物量在群落单位面积个体数和生物量年间时间序列中的比例保持稳定。可以用能量在群落中不同物种间的垄断性分配模式对上述动态特征作出解释。

关键词 Chihuahuan 荒漠; 啮齿动物; 群落动态; 年间变动; 趋势

现有的群落生态学理论, 一方面以静止的观点讨论了群落的物种组成、空间结构, 种间关系和多样性; 另一方面以动态的观点讨论了群落的演替。事实上, 由于组成群落的各个物种种群随着气候, 小生境和食物的变化, 它们种群密度和生活史性状的各个变量随时间而变化。由此群落的物种组成、空间结构、种间关系和多样性等, 也在随时间变化。但是, 群落在较短时间里的这种变化, 群落演替理论中并未涉及。如种群有种群动态一样, 群落也有群落动态。群落动态的研究, 有助于认识群落的结构和决定这些结构的过程。

荒漠啮齿动物群落是动物群落生态学的较好对象, 一方面可以采用野外试验操作的方法研究群落内各种群间的相互关系 (Brown 等, 1985; 1986a); 另一方面也可以对群落内各物种进行比较种群生态学研究, 探索各物种种群的动态和生活史性状如何协调 (Brown 等, 1989; 曾宗永, 1991), 但这两类研究均未涉及群落的动态。

本文拟通过对北美 Chihuahuan 荒漠啮齿动物群落的物种数, 单位面积上的动物个体数和生物量, 物种多样性和均匀性等生态学变量的时间序列进行分析, 探讨群落的年间变动和趋势。

* 承蒙美国新墨西哥大学 J. H. Brown 教授同意使用部分资料, 谨此致谢。
 本文于 1992 年 6 月 1 日收到, 1993 年 5 月 14 日收到修改稿

2868

资 料

研究样地位于美国亚利桑那州东南的 Chihuahuan 荒漠, 海拔 1 330 米, 生境为典型的 Chihuahuan 荒漠高海拔灌丛。啮齿动物群落中各种群密度的资料用标志重捕方法获得。从 1977 年 11 月到 1985 年 6 月共 92 个月。标志重捕一般每月进行一次。实际标志次数 86 次, 冬季有 6 次停止野外工作, 以免冻死被捕个体。这 6 个月的资料由相邻月的值等比内插得到。整个研究期共标志了 4 科 10 属 17 种的 3 266 个个体, 总捕捉次数为 10 264 次。有关该项标志重捕研究的细节见 Brown 等 (1986a; 1989), Zeng 等 (1992) 和曾宗永 (1991)。表 1 中列出了群落物种组成的基本情况。

表 1 北美 Chihuahuan 荒漠啮齿动物群落的物种组成

Table 1 The species composition of the rodent community in the Chihuahuan Desert

物 种 Species	生物量 (克/公顷) Biomass (g/ha.)	种群密度 (只/公顷) Population density (ind./ha.)	食物类型 Diet type	被捕次数 Number of captures
啮鼠科 (Heteromyidae)				
更格卢鼠属 (<i>Dipodomys</i>)				
麦利阿姆更格卢鼠 <i>Dipodomys merriami</i>	505.1*	11.81*	种子 granivorous	3 803
旗尾更格卢鼠 <i>Dipodomys spectabilis</i>	504.8*	4.09*	种子 granivorous	2 072
奥代更格卢鼠 <i>Dipodomys ordii</i>	64.9*	1.35*	种子 granivorous	800
囊鼠属 (<i>Perognathus</i>)				
盘尼西拉特斯囊鼠 <i>Perognathus penicillatus</i>	9.0*	0.56*	种子 granivorous	191
海斯皮达斯囊鼠 <i>Perognathus hispidus</i>	极少 rare	极少 rare	种子 granivorous	7
伏拉瓦斯囊鼠 <i>Perognathus flavus</i>	3.9*	0.56*	种子 granivorous	518
鼠科 (Muridae)				
美国禾鼠属 (<i>Reithrodontomys</i>)				
麦格罗特斯禾鼠 <i>Reithrodontomys megalotis</i>	5.7*	0.56*	种子 granivorous	469
伏尔韦新禾鼠 <i>Reithrodontomys fulvescens</i>	极少 rare	极少 rare	种子 granivorous	2
鹿鼠属 (<i>Peromyscus</i>)				
曼利卡拉特斯鹿鼠 <i>Peromyscus maniculatus</i>	4.1*	0.19*	杂食 omnivorous	167
依勒米克斯鹿鼠 <i>Peromyscus eremicus</i>	5.5*	0.26*	杂食 omnivorous	285
蝗鼠属 (<i>Onychomys</i>)				
卢卡格斯特蝗鼠 <i>Onychomys leucogaster</i>	64.5*	1.86*	昆虫 insectivorous	515
托利达斯蝗鼠 <i>Onychomys torridus</i>	28.0*	1.14*	昆虫 insectivorous	827
林鼠属 (<i>Neotoma</i>)				
阿尔比格拉克林鼠 <i>Neotoma albigula</i>	235.8*	1.35*	叶 folivorous	510
棉鼠属 (<i>Sigmodon</i>)				
海斯皮达斯棉鼠 <i>Sigmodon hispidus</i>	极少 rare	极少 rare	叶 folivorous	6
松鼠科 (Scuridae)				
地鼠属 (<i>Spermophilus</i>)				
斯拜罗索玛地鼠 <i>Spermophilus spilosoma</i>	20.2	0.22	叶 folivorous	76
岭地鼠属 (<i>Ammospermophilus</i>)				
哈里斯岭地鼠	极少	极少	杂食	14

续表 I Cont. table 1

物种 Species	生物量 (克/公顷) Biomass (g/ha.)	种群密度 (只/公顷) Population density (ind./ha.)	食物类型 Diet type	被捕次数 Number of captures
<i>Ammospermophilus harrisi</i> 衣囊鼠科 (Geomyidae)	rate	rare	omnivorous	
西部衣囊鼠属 (<i>Thomomys</i>) 西部衣囊鼠 <i>Thomomys bottae</i>	极少 rare	极少 rare	草 herbivorous	2

* 引自 Brown 等 (1989), From Brown et al. (1989)

方 法

1. 6 个群落生态学变量的时间序列

我们利用以下 6 个生态学变量, 描述 Chihuahuan 荒漠啮齿动物群落在 92 个月的研究期中的动态。

(1) 物种数 S, 每月出现的实际物种数。

(2) 单位面积中的啮齿动物个体数 N, 每月出现的各种群密度之和, 以下简称个体数, 单位是只/公顷。

(3) 单位面积上的啮齿动物生物量 B, 单位面积上每月出现的各种群全部个体体重和, 以下简称生物量, 单位是湿重克/公顷。

(4) 物种多样性的 Shannon 指数 H: 应用公式 $H = -\sum_{i=1}^S \frac{N_i}{N} \ln \frac{N_i}{N} + \frac{S}{2N}$ 求得。这里, N 是该月单位面积中啮齿动物个体数, N_i 是第 i 个物种在该月的种群密度, S 是该月群落中的物种数, $\frac{S}{2N}$ 项是使 H 为真实群落物种多样性 Shannon 指数的无偏估计值的修正项 (皮洛, 1988)。

(5) 均匀性指数 E: 应用公式 $E = \frac{H}{\ln S}$ 求得 (皮洛, 1988)。H 是该月物种多样性 Shannon 指数, S 是该月物种数。

(6) 物种多样性的 Simpson 指数 D: 应用公式 $D = 1 - \sum_{i=1}^S \left(\frac{N_i}{N}\right)^2$ 求得 (皮洛, 1988)。这里 N_i 是第 i 个种群的密度, N 是该月单位面积中啮齿动物个体数。

将 3266 个个体的 10264 次捕捉按月整理, 并分别计算出 6 个生态学变量在各月的值, 即构成这些生态学变量的时间序列。它们的基本统计量可以给出相应生态学变量的统计学特征。

2. 年间变动

首先, 将 6 个生态学变量的时间序列以图形的方式表现出来, 从这个图形可以看到 6 个变量总的变化特点。6 个变量两两之间的相关系数, 可以揭示在整个研究期间哪些变量表现出类似的变动规律。

然后求出每个变量各年 12 个月的平均数并作图, 研究期共计 8 年, 每个变量都有一个 8 个值组成的序列, 即年平均时间序列。年平均时间序列可以反映 8 年研究期间各生态学变量年间变动的规律。6 个序列两两之间的相关系数, 可以提示哪些变量显示出了相似的年间变动规律。

由于这个群落由 17 个物种组成, 为探讨 6 个生态学变量和群落中 17 个物种种群年

间变动规律的异同，这里还计算了它们年平均时间序列相互之间的相关系数。

以上计算的都是 Pearson 相关系数，除生物量外，对 6 个变量总的时间序列和年平均时间序列都先进行了变换，变换的目的是保证这些变量的性质符合求 Pearson 相关系数的要求。对物种数和个体数进行的是平方根变换，对 Shannon 指数进行的是自然对数变换，对均匀性和 Simpson 指数进行的是开平方以后的反正弦变换（杜荣骞，1985）。

麦利阿姆更格卢鼠 (*D. merriami*) 和旗尾更格卢鼠 (*D. spectabilis*) 是这个群落的两个优势种，为确定它们在群落个体数和生物量年间变动中所起的作用，还计算了该两个优势种的种群密度及生物量年平均时间序列与它们的和在群落个体数及生物量年平均时间序列中的比例。

3. 趋势

群落内各生态学变量的时间序列如果足够长，一般都可能具有反映该变量长期运动的趋势 (Jassby, 1990)。一个时间序列是否有趋势，可用 Kendall 的秩相关系数 τ 来检验。在 95% 的显著性水平上，检验的临界值是 $Z_{0.05} = 1.960$ 。若对某一序列求出的 Z 值大于或等于 $Z_{0.05} = 1.960$ ，则该生态学变量的时间序列有趋势 (Legendre 等, 1983)。趋势采用回归方法来拟合，但事先将各变量进行了变换，变换方法与求相关系数时一样。回归的自变量是月数 t ，因变量是变换以后的生态学变量的值 y 。回归方程是 $y = a + kt$ ，经过一次相反的变换，可得表示各变量趋势值 Y 的实际方程。一般说来，回归系数 $k > 0$ 时， Y 值随时间变化而增大， $k < 0$ 时， Y 随时间而变小。为检验回归显著性，本文以 99% 的显著性水平，对回归系数为 0 的零假设进行 F 检验。

结 果

1. 6 个变量动态总的特点

图 1 表示了 6 个生态学变量在 92 个月的研究期间里的总的变动特点。

物种数从最小值 3 开始，半年后增加到 8 以上，从 1978 年 5 月到 1981 年 9 月持续在 8 的上下波动，从 1981 年 10 月起一直维持在 9 以上，并有 5 个月达到最大值 13。其最大值是最小值的 4.3 倍，从变异系数看，物种数在研究期间的波动小于个体数和生物量，大于其余 3 个变量。

表 2 Chihuahuan 荒漠啮齿动物群落 6 个生态学变量时间序列的基本统计量

Table 2 The basic statistics of the 6 ecological variables of the rodent community in the Chihuahuan Desert

生态学变量 (V) Ecological variables (V)	最大值 Maximum (V_{max})	最小值 Minimum (V_{min})	极 差 $V_{max} - V_{min}$	平均数 Mean	标准差 Standard deviation	变异系数 Coefficient of variation
物种数 (种) Number of species	13	3	10	9.67	2.19	0.23
个体数 (只/公顷) Number of ind. (indiv./ha.)	38.06	6.42	31.64	21.04	7.50	0.36
生物量 (克/公顷) Biomass (g/ha.)	2564	402	2162	1368	475	0.35
Shannon 指数 Shannon index	2.71	0.79	1.92	1.88	0.32	0.17
均匀性 Evenness	1.00	0.63	0.37	0.84	0.08	0.09
Simpson 指数 Simpson index	0.84	0.44	0.40	0.72	0.08	0.11

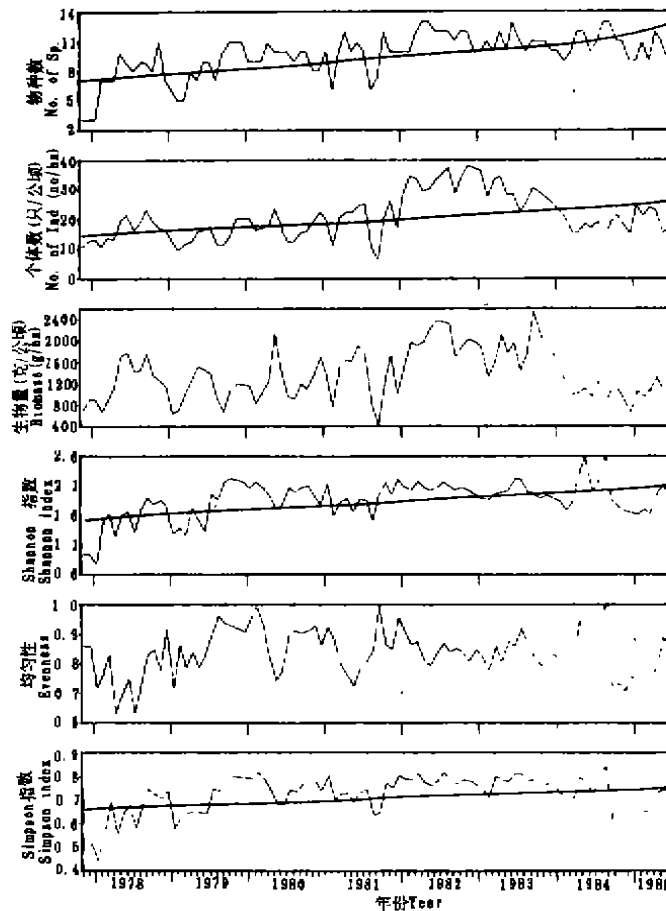


图1 用6个生态学变量的时间序列表示的 Chihuahuan 荒漠啮齿动物群落的动态
 Fig.1 Dynamics of the rodent community in the Chihuahuan Desert
 indicated by the time series of the 6 ecological variables

个体数和生物量有比较类似的变动规律, 从开始到1981年9月一直在较低水平波动, 1981年9月分别达到最小值6.42只/公顷和402克/公顷, 然后较快上升并在1982年和1983年保持较高水平。个体数的最大值(38.06只/公顷)出现在1982年11月, 生物量的最大值(2564克/公顷)出现在1983年9月。此后, 两个变量在1984年和1985年又恢复到研究初期的较低水平。两个变量的最大值都是最小值的6倍左右, 它们的变异系数分别为0.36和0.35, 是6个变量中最大的, 因此, 该群落的个体数和生物量的变动幅度最大。

两个物种多样性指数的变动特点相似, 它们的最小值都出现在1978年1月, 分别是0.79和0.44, 然后呈波动性增加, 1981年8月前波动幅度较大, 1981年9月到1984年1月波动幅度较小, 此后又增大。两个变量都在1984年达到最大值, 分别为2.71和0.84, 但月份不同。它们的最大值分别约是最小值的2倍和3.4倍, 变异系数分别为0.17和0.11, 显示该两个变量的波动幅度比前3个变量都要小。

比较而言, 均匀性是6个变量中波动幅度最小的, 其最大值1.00仅是最小值0.63的1.6倍。在整个研究期间, 均匀性都有上下波动, 但其变异系数最小(0.09), 显示出它的相对稳定的特点。

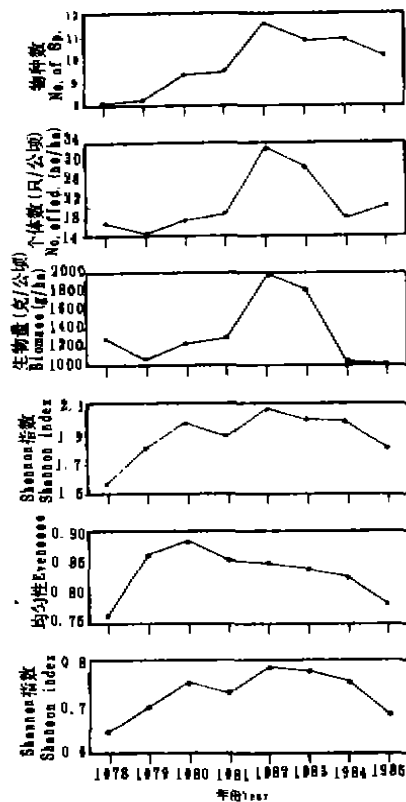


图2 Chihuahuan 荒漠啮齿动物群落 6 个生态学变量的年间变动

Fig.2 Interannual fluctuations of the 6 ecological variables of the rodent community in the Chihuahuan Desert

如果直接对 6 个生态学变量序列求相关系数, 可以发现 15 个相关系数中只有物种数和均匀性, 个体数和均匀性之间无显著相关 (临界值 $r_{0.05} = 0.217$), 其余的生态学变量之间的相关系数都是显著的。

2. 年间变动特点

6 个变量从 1978 年到 1985 年每年 12 个月的平均数 (1985 年只有 6 个月) 组成了它们的年平均时间序列 (图 2)。除均匀性外, 从 1978 年起其它变量都逐渐增加, 1982 年达到最大值, 然后降低, 但降低的速度不尽相同。物种数降低缓慢, 基本稳定于 10 以上。个体数和生物量基本降低到 1980 年前的水平。两个物种多样性指数降低也较缓慢, 最后仍高于达到最大值以前的水平。

6 个生态学变量年间变动规律是否相似, 可用它们年平均时间序列之间的相关系数来说明。表 3 列出了 6 个生态学变量年平均时间序列之间有显著性意义的相关系数值。两序列之间的相关系数的临界值是 $r_{0.05} = 0.707$ 。6 个生态学变量序列相互之间可组成 15 对, 其中 6 对的相关系数有显著性意义。它们出现在物种数与个体数及 Shannon 指数之间, 个体数与生物量及 Simpson 指数之间, Simpson 指数与生物

量及 Shannon 指数之间。均匀性与其它 5 个变量的相关都没有达到显著水平。

表 3 6 个生态学变量年间变动序列之间有显著性意义的相关系数值

Table 3 Significant correlations between the pairs of the interannual fluctuation series of the 6 ecological variables

项目 Item	物种数 Number of species	个体数 Number of individual	生物量 Biomass	Shannon 指数 Shannon index
物种数 Number of species				
个体数 Number of individual	0.797			
生物量 Biomass		0.902		
Shannon 指数 Shannon index	0.815			
均匀性 Evenness				
Simpson 指数 Simpson index		0.732	0.749	0.890

3. 6 个生态学变量年间变动与 17 个物种种群密度的比较

6 个生态学变量与群落中 17 个物种的种群密度年间变动规律的异同, 可以用这些变量年间变动序列与 17 个种群密度年间变动序列间的相关系数表示 (表 4), 相关系数的临

界值仍为 $r_{0.05}=0.707$ 。首先, 只有 9 个常见种与 5 个变量有显著相关; 其次, 均匀性与 17 个物种种群都无显著性意义的相关; 第三, 与 5 个变量有显著相关的物种种群的生态学特征无明显规律, 如与群落个体数有显著相关关系的既有种群密度最大的麦利阿姆更格卢鼠 (7.93 只/公顷), 也有种群密度较小的曼利卡拉特斯鹿鼠 (0.28 只/公顷, 在常见种中密度最小)。与群落生物量有显著相关关系的既有体重最大的阿尔比格拉林鼠 (174.7 克), 也有体重最小的伏拉瓦斯囊鼠 (7.0 克)。与 Simpson 指数有显著相关的, 有 4 个物种; 与 Shannon 指数有这种关系的, 只有 1 个物种。

表 4 6 个生态学变量和 17 个种群密度的年间变动序列之间有显著性意义的相关系数
Table 4 Significant correlations between the pairs of the interannual fluctuation series of the 6 ecological variables and population densities of the 17 species

物种 Species	物种数 Number of species	个体数 Number of individuals	生物量 Biomass	Shannon 指数 Shannon index	Simpson 指数 Simpson index
<i>D. merriami</i>	0.809	0.864			
<i>D. spectabilis</i>			0.732		
<i>D. ordii</i>	0.855				
<i>P. flavus</i>			0.887		0.809
<i>R. megalotis</i>	0.952	0.914		0.771	0.762
<i>P. maniculatus</i>	0.774	0.881			
<i>P. eremicus</i>	0.808	0.816			
<i>O. torridus</i>			0.777		0.797
<i>N. albigula</i>			0.747		0.751

4. 优势种在形成群落个体数和生物量中的作用

麦利阿姆更格卢鼠和旗尾更格卢鼠是该群落的两个优势种, 它们的种群密度和生物量的年间变动序列在群落个体数和生物量的年间变动序列中的比例见图 3。从 1981 年开始, 麦利阿姆更格卢鼠在该群落的个体数中所占比例越来越大, 旗尾更格卢鼠则越来越小, 二者和的比例则相对平稳, 仅在 57%—79% 之间变动。另一方面, 旗尾更格卢鼠在该群落中体重最大而种群密度仅次于麦利阿姆更格卢鼠, 研究期间它的生物量占该群落生物量的比例越来越小, 而麦利阿姆更格卢鼠的比例则越来越大, 二者和同要相对平稳, 仅在 60%—86% 之间变动。

5. 趋势

用 Kendall 的秩相关系数 τ 来检验 6 个生态学变量时间序列是否有趋势, 结果显示, 除生物量和均匀性外, 其余 4 个变量的 Z 值都大于临界值, 故都存在趋势 (表 5)。表中

表 5 6 个生态学变量时间序列的 Kendall τ 秩相关检验结果、趋势数、趋势的回归方程和回归系数的统计检验
Table 5 Results of Kendall rank correlation test, number of trends, regression equations of trends and statistical test of regression of the 6 ecological variables

生态学变量 Ecological variable	Z 值 Value of Z	趋势数 No. of trend	趋势的回归方程 Equation regression	统计量 F Statistic F	F 的临界值 Critical value of F
物种数 No. of species	4.80*	1	$Y=t^2+0.037t+7.049$	37.09**	$df_1=1$
个体数 No. of ind.	4.12*	1	$Y=t^2+0.101t+15.109$	20.11**	$df_2=80$
生物量 Biomass	1.34	—	—	—	$F_{0.01}=6.96$
Shannon 指数 Shannon index	2.68*	1	$Y=1.565e^{0.003t}$	18.82**	
均匀性 Evenness	0.61	—	—	—	
Simpson 指数 Simpson index	2.50*	1	$Y=\frac{1}{2}-\frac{1}{2}\cos(1.928+0.002t)$	9.98**	

* 去趋势前 Z 值 Value of Z before removing trends

** 在 99% 的显著性水平上, 推翻回归系数为零的零假设

Rejecting the null hypothesis that the coefficients of regression is 0 at a 0.01 level of significance

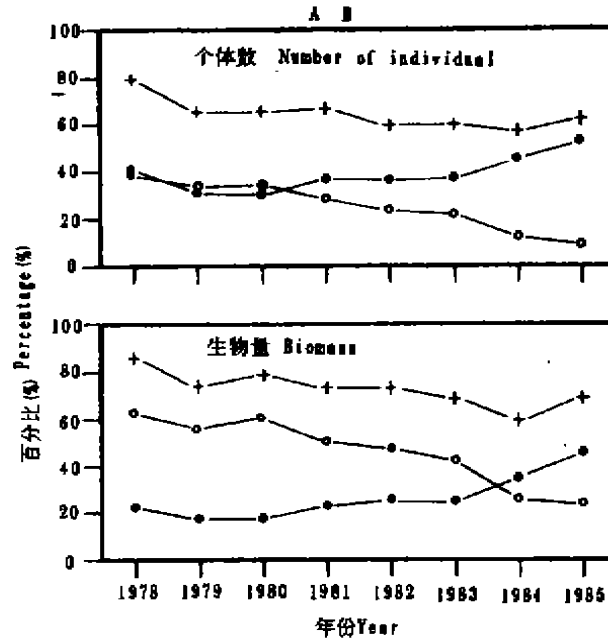


图3 *D. merriami* (●) 和 *D. spectabilis* (○) 的种群密度
与生物量的年间变动序列及它们的和 (+) 在群落个体数和生物量中的比例

Fig. 3 Ratios of population density and biomass of *D. merriami* (●) and *D. spectabilis* (○) and their sum (+) in the interannual time series of number of individuals and biomass of the rodent community

还列出了它们经过化简的趋势方程。回归系数显著性的 F 检验的零假设是 4 个生态学变量趋势的回归系数为零, 计算结果显示, 4 个变量的统计量 F 都大于临界值 $F_{0.01} = 6.96$, 说明可以用这些方程来表示 4 个变量的趋势 ($p=0.01$)。

把表示趋势的曲线画在图 1 中, 可以看出从 1977 年 11 月到 1985 年 6 月 4 个生态学变量时间序列都有增加的趋势 (物种数、个体数、Shannon 指数和 Simpson 指数的回归系数依次为 0.007、0.013、0.003 和 0.001)。物种数和个体数的趋势方程是二次抛物线, Shannon 指数的趋势方程是指数函数, Simpson 指数的趋势是三角函数。

讨 论

物种数是反映群落特征最基本的生态学变量。首先, 在这个至少有 11 个常见种和 6 个稀有种的啮齿动物群落中, 17 个物种从未同时全部出现在群落中, 最少时只有 3 个种, 最多时也才 13 个种。其次, 只有更格卢鼠属 (*Dipodomys*) 的 3 个种每月都出现, 其余物种都有零密度发生, 如整个研究期间仅在 1984 年 10 月捕捉到 2 只西部衣囊鼠 (*T. bottae*)。17 个物种中, 有 15 个物种的食物是植物。物理环境的变化对荒漠生态系统有重要的影响, 特别是降水的量和时间影响着初级生产、植物种间竞争关系和种子产量, 从而影响着该群落中占绝大多数的以植物为食的种群, 美国亚利桑那州南部常见啮齿动物的物种数就与该地区的降水量成正相关 ($r=0.87$, $p<0.01$) (Brown 等, 1979)。

个体数的波动最大 ($CV=0.36$), 并且与各年的降水量是一致的 (Brown 等, 1986a)。生物量波动幅度仅次于个体数, 但相对别的变量也是剧烈的 ($CV=0.35$)。生物量与个体数有相似的年间变动规律 ($r=0.902$, $p<0.05$), 说明它们均随物理环境的变化

发生类似的变化。优势种麦利阿姆更格卢鼠和旗尾更格卢鼠种群密度占群落啮齿动物总平均个体数的 76%，占群落总平均生物量的 72.6%，且该比例在整个研究期间保持相对稳定。因此在决定群落个体数和生物量上，这两个优势种起着主要作用。处于北美大陆西部的亚热带 Chihuahuan 荒漠，环境极端而又多变，降水量、温度等环境因子通过植物间接影响生态系统所能提供给啮齿动物群落的能量，进而影响各物种的种群密度。如麦利阿姆更格卢鼠种群密度高低相差 5 倍 (Zeng 等, 1987)，旗尾更格卢鼠相差 38 倍 (曾宗永, 1991)。这种变动最后影响到群落，使个体数和生物量表现出剧烈的年间变动。同时，这些能量在各种群中的分配模式也会对群落个体数和生物量产生影响。在 Chihuahuan 荒漠中，常见的 9 个以植物为食 (其中 1 个为杂食) 的种群的个体平均日耗能 (average daily energy use) 与它们体重的 1.84 次方 ($W^{1.84}$) 成正比 (Brown 等, 1986b)，这就是说，个体大的物种占用的能量不成比例的多，个体小的物种占用的能量不成比例的小。这种垄断性的能量分配模式提供了选择压力，使该生态系统的物种种群向较大个体的方向进化。如优势种麦利阿姆更格卢鼠和旗尾更格卢鼠分别为该群落体重大小顺序的第七和第二，为常见种中体重的第四和第一，种群密度则分别为第一和第二。它们的种群密度对群落个体数、以及种群密度和体重共同对群落生物量就分别产生了影响。因此，该群落中垄断性的能量分配模式对群落个体数和生物量的剧烈变动的形成有重要作用。

另一方面，生物量又并未显示出如物种数和个体数那样增加的趋势。从决定生物量的种群密度和体重看，在大多数月份里，麦利阿姆更格卢鼠种群密度比旗尾更格卢鼠大但其体重较轻，对群落的生物量有一种互相补充的作用；从研究期间种群密度总的变动看，麦利阿姆更格卢鼠呈逐渐增加的趋势 (趋势的斜率为 0.011)，旗尾更格卢鼠呈逐渐减少的趋势 (趋势的斜率为 -0.009) (曾宗永, 1992)，对群落的生物量也产生了一种互相补充的作用；从种群的生活史看，群落中多数物种种群的成年个体有明显的扩散行为 (Zeng 等, 1987; Brown 等, 1989)，它们可以在恰当的时机占领别的个体退出的空间，同样对群落的生物量有一种互相补充的作用。这几方面的因素就使得生物量没有象其余 4 个变量那样表现出趋势。同样的理由也可以用来解释均匀性没有趋势的现象。

Shannon 指数和 Simpson 指数是两个最常用的物种多样性指数。它们的年间变动与物种数，个体数和生物量的年间变动规律都不相似，但它们相互之间却类似 ($r=0.890$, $p<0.01$)。这是因为物种多样性指数是根据物种数和个体数计算的。这一点也表现在两个物种多样性指数在研究期中有增加的趋势上。

在 6 个生态学变量中，均匀性年间变动与别的生态学变量无相似之处，在研究期中也无趋势，且其变异系数最小，显示出相对稳定的特征。均匀性是由公式 $E=H/\ln S$ 计算的，该式说明群落物种均匀性与物种多样性指数成正比，与物种数的自然对数成反比。群落中各物种的种群密度差别越小， H 越大，因此 H 反映的是种群密度的差别而与物种数和种群密度的绝对大小无关。相反，物种数越多，各物种种群的密度就有更大机率显示出大的差异而降低 H ，而且同时通过 $\ln S$ 降低 E 。在 92 个月的研究期间里，均匀性的小幅度的波动和没有趋势，从物种多样性这个侧面反映了群落结构的相对稳定性，特别是处于环境极端多变的荒漠生境中，这种动态中的相对稳定具有明显的生态学意义。

各年中 Chihuahuan 荒漠生态系统可以提供给啮齿动物群落的能量随物理条件变化而不同，但能量在群落内各物种种群间的分配模式除与个体大小有关系外，还可以用兼

容性归类 (sorting for compatibility) (Brown 等, 1989) 来解释, 即用种间竞争、形态和解剖上的差异来解释, Janzen (1985) 又把兼容性归类叫做生态适应 (ecological fitting); 这种模式也反映了物种相对独立的组合 (relatively independent assembly of species) (Brown 等, 1989), Chihuahuan 荒漠啮齿动物群落的物种组合在北美并不常见, 可以认为该群落内的物种响应该生态系统物理和生物环境, 进化形成了与别的生态系统中相同物种不一样的独特的性状组 (Brown 等, 1987)。

群落是由不同物种种群共存于同一生境中形成, 群落动态又是种群动态“合成”的。这种“合成”不是种群动态的简单相加, “合成”以后要产生许多单个种群所没有的性质, 即“突现性质” (emergent properties) (Odum, 1984)。17 个物种种群与均匀性都无有显著性意义的相关, 与其余 5 个变量有显著相关的物种种群的生态学特征也无明显规律, 说明了群落具有各组成物种种群所没有的性质。前面提到的优势种种群密度和体重、优势种有相反符号的趋势回归系数和大多数物种种群中成年个体远距离扩散等三方面对群落个体数和生物量的互补作用, 使得生物量和均匀性既随环境的波动而变化, 又没有呈现趋势, 均匀性还能保持相对稳定 (由小的变异系数反映), 就是群落的“突现性质”的集中表现。

通过该群落 6 个生态学变量时间序列年间变动和趋势特征分析发现: 物种组成, 个体数, 生物量和物种多样性总是在变化的, 它们随着影响当地种群参数的各种生物和非生物因素, 一些物种在增加或侵入, 另一些物种在减少或消失, 从而形成 Chihuahuan 荒漠啮齿动物群落的年间变动和趋势。这就提示我们对动物群落参数的静态描述要持谨慎态度。

参 考 文 献

- 曾宗永. 1991. 北美 Chihuahuan 荒漠旗尾更格卢鼠 (*Dipodomys spectabilis*) 的种群生态学. 兽类学报 11 (2): 87—98.
- 曾宗永, 杨跃敏, 宋志明, 罗明澍. 1992. 北美 Chihuahuan 荒漠 11 种啮齿动物种群密度季节性和周期性的比较研究. 兽类学报, 12 (3): 213—222.
- 皮洛 E C. (卢泽愚译) 1988. 数学生态学. 北京: 科学出版社, 308—331 页.
- 杜荣骞. 1985. 生物统计学. 北京: 高等教育出版社, 221—224 页.
- Brown J H, Munger B A. 1985. Experimental manipulation of a desert rodent community: food addition and species removal. *Ecology*, 66: 1545—1563.
- Brown J H, Maurer B A. 1986b. Body size, ecological dominance and Cope's rule. *Nature*, 324: 248—250.
- Brown J H, Davidson D W, Munger J C, Inouye R S. 1986a. Experimental In Diamond J, Case T J, editors. *Community ecology*. Harper and Row, New York, 41—61.
- Brown J H, Kurzius M A. 1987. Composition of desert rodent faunas: combinations of coexisting species. *Annals Zoological Fennici* 24: 227—237.
- Brown J H, Reichman O J, Davidson D W. 1979. Granivory in desert ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10: 201—227.
- Brown J H, Zeng Z. (曾宗永) 1989. Comparative population ecology of eleven species of rodents in the Chihuahuan Desert. *Ecology*, 70: 1507—1525.
- Janzen D H. 1985. On ecological fitting. *Oikos*, 45: 308—310.
- Jassby A D, Powell T M. 1990. Detecting changes in ecological time series. *Ecology*, 71: 2044—2052.
- Legendre L, Legendre P. 1983. *Numerical ecology*. Elsevier Scientific Publishing Company, New York, 339—361.
- Odum E P. 1984. *Basic ecology*. Saunders College Publishing, USA, 5—8.
- Zeng Z (曾宗永), Brown J H. 1987. Population ecology of a desert rodent; *Dipodomys merriami* in the Chihuahuan Desert. *Ecology*, 68: 1328—1340.

DYNAMICS OF THE RODENT COMMUNITY IN THE CHIHUAHUAN DESERT OF NORTH AMERICA I. INTERANNUAL FLUCTUATIONS AND TRENDS

ZENG Zongyong

(Department of Biology, Sichuan University, Chengdu, 610064)

Abstract

The data are presented on the time series of number of species, number of individuals, biomass, Shannon and Simpson index of species diversity and evenness of the rodent community in the Chihuahuan Desert of North America from November of 1977 through June of 1985, which was composed of 3266 individuals of 17 species of common heteromyid and murid (criceid) and rare sciurid and geomyid. A time series analysis method is applied to characterize interannual fluctuations and trends of the above 6 variables. The results revealed that: 1) all of the variables fluctuated interannually responding to the physical environment, but the fluctuations of number of individuals and biomass were greater than other's. And evenness kept relatively stable; 2) all of the 17 species of rodents could not be found in the community at the same time and number of species was ranging from 3 to 13; 3) number of species, number of individuals and two species diversity indexes trended to increase during the research period, but no any trends were found in biomass and evenness; 4) the ratios of population density and biomass of the two dominant species (*D. merriami* and *D. spectabilis*) and their sum in the interannual time series of number of individuals and biomass of the rodent community were stable, and it could be explained by the monopolizing allocation patterns of energy among the species in the rodent community.

Key words Chihuahuan Desert; community dynamics; interannual fluctuations; rodents; trends