

100-107

兽类学报 1994, 14 (2): 100—107

Acta Theriologica Sinica

北美 CHIHUAHUAN 荒漠啮齿动物 群落动态 II. 季节性和周期性

曾宗永 杨跃敏[✓] 宋志明

(四川大学生物系, 成都, 610064)

摘要

Q959.837

A

本文利用时间序列分析方法和季节性指标, 讨论了北美 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 个变量的季节变动、季节性和周期性。结果表明: (1) 每个季节都有变量达到最大值, 但除个体数和均匀性外, 其余 4 个变量均在冬季达到最小值; (2) 物种数与生物量及两个物种多样性指数之间, 以及两个物种多样性指数相互之间有类似的季节变动规律; (3) 除个体数外, 群落数量动态的其他变量与 8 个物种种群的密度存在着显著的负相关关系; (4) 物种数有最明显的季节性, 季节性指标 $SI=0.628$; (5) 物种数、个体数和生物量在 92 个月的研究期中未显示出任何周期性。最后总结了该啮齿动物群落动态的时间模式, 提出组成物种种群的扩散和休眠行为是形成这些模式的主要原因。

关键词 Chihuahuan 荒漠, 生态时间序列, 季节变动, 啮齿动物, 群落

群落各物种种群动态是如何影响群落结构的? 物种多样性的空间和时间变化的模式、原因和结果是什么? 这是现在至本世纪末群落生态学研究前沿的两个问题 (Lubchenco 等, 1991)。过去常用静止的观点研究群落结构和物种多样性, 演替理论又只讨论较长时间内群落的进化 (Odum, 1984)。事实上由于群落中的组成物种的种群动态的变化, 群落的物种组成、个体数、生物量、物种多样性和均匀性也在变化, 研究群落这些数量动态的模式, 并把它们与组成物种的种群动态的模式进行比较, 对于认识群落结构和动态有明显的生态学意义 (曾宗永, 1994)。

本文拟在对北美 Chihuahuan 荒漠啮齿动物群落的基本生态学变量如物种数, 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年间变动和趋势的基础上, 进一步研究该群落各基本生态学变量的季节变动、季节性和周期性, 并与群落中的 17 个物种种群动态的季节变动、季节性和周期性进行比较。

资料和方法

1. 资料

研究样地位于美国亚利桑那州东南的 Chihuahuan 荒漠, 啮齿动物群落中各种群密

* 本文于 1992 年 6 月 15 日收到, 1993 年 5 月 31 日收到修改稿

度的资料用标志重捕方法获得。有关资料见曾宗永(1994),有关该项标志重捕研究的细节见Brown等(1986;1989)和Zeng等(1987a)。

2. 群落 6 个生态学变量的时间序列

我们利用物种数、单位面积中啮齿动物的个体数、生物量、物种多样性的 Shannon 和 Simpson 指数及均匀性等 6 个生态学变量来描述 Chihuahuan 荒漠啮齿动物群落在 92 个月的研究期中的动态。有关这 6 个生态学变量的意义和必要的转换见曾宗永(1994)。

3. 群落 6 个生态学变量的季节变动

求出研究期间不同年份中相同月份的平均数,得到 6 个生态学变量的季节变动时间序列,此序列反映了各变量在各月份里最可能的值,因此可以用来定量地描述这些变量的季节变动特征。

各生态学变量季节变动规律之间的异同,以及它们与 17 个物种种群季节变动规律之间的异同,可通过计算各变量季节变动序列间的相关系数,以及计算各变量季节变动序列与 17 个物种种群密度季节变动序列间的相关系数来讨论。

4. 群落 6 个生态学变量的季节性

为进一步比较各生态学变量变动的季节性,这里使用季节性指标(Seasonality index, SI)来定量描述季节性,该指标可以准确反映研究期间动物群落各生态学变量各年的季节性变动规律性相似与否,这就为定量比较相同时间内,或长时期内不同研究阶段间,动物群落不同生态学变量的季节性提供了方便的指标(曾宗永,1992)。SI 的取值在 +1 和 -1 之间。取 +1 时,该序列在各年表现出完全相同的季节性;取 -1 时,表现出完全相反的季节性;取 0 时,则各年内种群密度季节性都不一样。

5. 物种数、个体数和生物量的周期性

设原始生态学变量时间序列观察值为 V_t , 趋势值为 Y_t , 它是时间 t 的函数,即 $Y=f(t)$ 。这里,不同的生态学变量的趋势值 Y_t 与时间 t 有不同的函数关系(曾宗永,1994)。那么利用

$$V_t = V_t - Y_t$$

就可以得到过滤掉趋势的序列 V_t , V_t 也叫剩余序列。有趋势的生态学变量时间序列经过第一次过滤后,再用 Kendall 的秩相关系数 τ 对去趋势序列进行检验,如果该生态学变量的剩余序列的 Z 值小于临界值 $Z_{0.05} = 1.960$, 说明一次过滤就可达到去趋势的目的(曾宗永,1992),否则再进行第二次过滤。若不考虑随机因素的影响,则可以利用自相关方法分析剩余序列的周期性。再以相关系数作纵座标,滞后的月份数作横座标,将自相关系数对滞后数作图,可得自相关图(Legendre 等,1983)。

结 果

1. 季节变动

以月份作横座标,各生态学变量季节变动时间序列的值为纵座标作图,得到各变量的季节变动曲线(图 1)。从图 1 中可以看出,季节变动规律的差异较大。物种数从 4 月到 11 月较高,12 月到次年 3 月较低。个体数除 2、8、9 月外,一般均在 20 只/公顷以上。生物量除 2 月外,每月均保持在活重 1200 克/公顷以上,且 4、5、6 月高于其余月份。物

种多样性的 Shannon 指数除 1 月和 2 月外, 其余月份均在 1.8 以上, Simpson 指数与 Shannon 指数类似, 从 3 月到 12 月都大于 0.7。均匀性各月的变动都在 0.80—0.89 之间, 且后半年高于上半年。

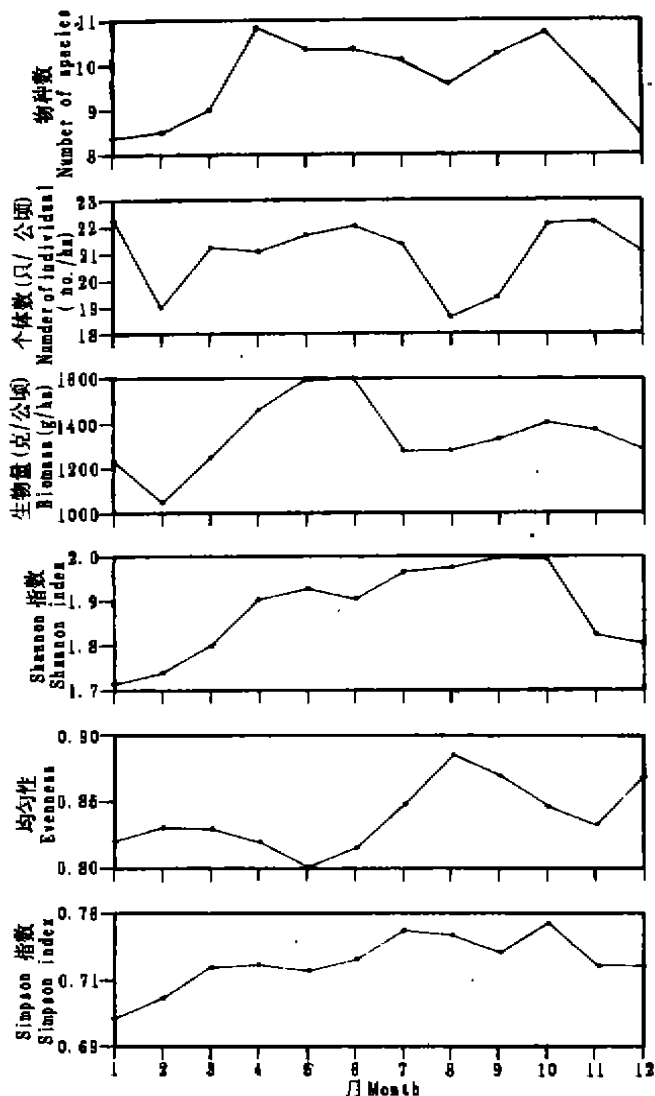


图 1 Chihuahuan 荒漠啮齿动物群落 6 个生态学变量的季节变动
Fig. 1 Seasonal fluctuations of the 6 ecological variables of the rodent community in the chihuahuan Desert

各生态学变量达到最大值的月份有明显差异(表 2)。首先各月都有变量达到最大值。其次, 生物量则在春末夏初连续两个月里保持最大值。第三, 物种数与生物量同在春季达到最大值。另一方面, 有 4 个变量达到最小值的时间集中于冬季。

图 2 显示了两个优势种群密度和生物量的季节变动序列在群落总个体数和生物量中的百分比。从在个体数中的百分比看, 除 4 月和 5 月麦利阿姆更格卢鼠略低于旗尾更格卢鼠外, 其余月份均是麦利阿姆更格卢鼠高于旗尾更格卢鼠。从在生物量中的百分比看, 两个优势种除 1 月类似外, 均是旗尾更格卢鼠大于麦利阿姆更格卢鼠。两个优势种

计算各变量季节变动序列间相关系数的结果显示, 在全部 15 个相关系数中大于临界值 $r_{0.05} = 0.576$ 而有显著性意义的相关系数仅 4 个, 其中 3 个与物种数有关。它们是: 物种数与生物量 (0.738), 物种数与 Shannon 指数 (0.840), 物种数与 Simpson 指数 (0.646), 两个物种多样性指数 (0.885)。

6 个生态学变量和 17 个种群密度的季节变动规律的异同见表 1。首先, 个体数与任何种群的密度季节变动规律都不一样; 其次, 其余 5 个变量只与 17 个物种中 8 个的种群密度有显著相关, 除伏尔韦新斯禾鼠外都是优势种或常见种; 第三, 有显著性意义的相关系数共 17 个, 其中负的 12 个, 多于正的, 说明这 8 个种群的密度季节变动常与群落的数量特征有相反的规律; 第四, 盘尼西拉特斯更格卢鼠与物种数和两个物种多样性指数等 3 个变量都有相似的季节变动规律; 第五, 两个优势种麦利阿姆更格卢鼠和旗尾更格卢鼠与物种数的相关系数符号相反。

表 1 6 个生态学变量和 17 个物种种群密度季节变动序列间有显著性相关
Table 1 Significant correlations between the seasonal time series of the 6 ecological variables and population density 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	均匀性 Evenness	Simpson 指数 Simpson index
克利阿姆更格卢鼠 <i>D. merriami</i>	-0.644		0.861	-0.735		-0.649
旗尾更格卢鼠 <i>D. spectabilis</i>	0.771					
奥代更格卢鼠 <i>D. Ordii</i>				-0.759	-0.593	-0.636
兹尼西拉特斯更格卢鼠 <i>C. penicillatus</i>	0.779			0.927		0.767
伏拉瓦斯囊鼠 <i>P. flavus</i>	-0.723			-0.935		
伏尔韦新斯禾鼠 <i>R. fulvescens</i>					-0.714	
曼利卡拉特斯鹿鼠 <i>Pm. maniculatus</i>	-0.601		-0.602	-0.595		
依勒米克斯鹿鼠 <i>P. eremicus</i>					0.653	
卢卡格斯特螭鼠 <i>O. leucogaster</i>				0.726		

表 2 6 个生态学变量达到最大值或最小值的季节和月份 (括号中的数字)
Table 2 The seasons and months (figures in brackets) in which the 6 ecological variables are maximum or minimum

生态学变量 Ecological variable	春季 Spring	夏季 Summer	秋季 Autumn	冬季 Winter
最大值 Maximum	S (4) B (5)	E (8) B (6)	H (9) D (10)	N (1)
最小值 Minimum	E (5)	N (8)		S (1), D (1) H (1), B (2)

注 Notes: S——物种数 Number of species; N——个体数 Number of individuals; B——生物量 Biomass; H——物种多样性的 Shannon 指数 Shannon index of species diversity; E——均匀性 Evenness; D——物种多样性的 Simpson 指数 Simpson index of species diversity

种群密度和与生物量和在群落个体数与生物量中的百分比终年保持平稳, 它们和的百分比分别仅在 61%—69% 和 66%—81% 之间变动, 而前一百分比显示出更加平稳的特征。

2. 季节性

表 3 给出了 Chihuahuan 荒漠啮齿动物群落 6 个生态学变量的季节性指标。7 个整年的时间序列, 年间相关系数共有 21 个, 季节性指标实际是这 21 个相关系数的平均数。表中除季节性指标外, 还给出了各生态学变量序列大于临界值 ($r_{0.05}=0.576$) 的相关系数的个数。物种数显然有最明显的季节性, 13 个有显著性意义的相关系数使它的季节性指标高达 0.628, 也大于临界值。个体数, 均匀性和 Simpson 指标的季节性居中, 生物量和 Shannon 指数的季节性最不明显。

3. 周期性

这里只讨论了 Chihuahuan 荒漠啮齿动物群落物种数, 个体数和生物量等 3 个基本生态学变量的周期性。每个变量的剩余或原序列都有 92 个值, 按每次 1 个月的滞后求出其自相关系数, 再将 90 个自相关系数对时间滞后作图 (图 3)。从图 3 中看出, 三个变量都未在研究期间显示出任何周期性。

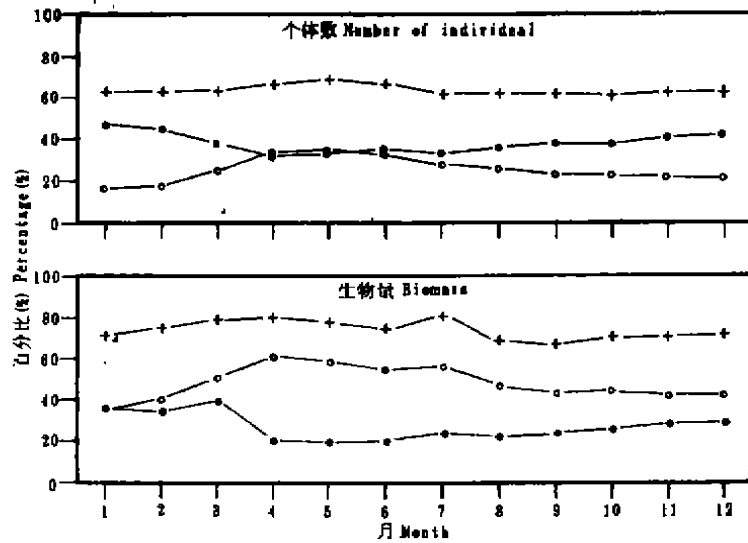


图2 麦利阿姆更格卢鼠(·)和旗尾更格卢鼠(○)的种群密度与生物量及它们的和(+)在群落个体数和生物量中的比例
 Fig. 2 Ratios of population density and biomass of *D. merriami* (·) and *D. spectabilis* (○) and their sum (+) in the number of individuals and biomass of the rodent community

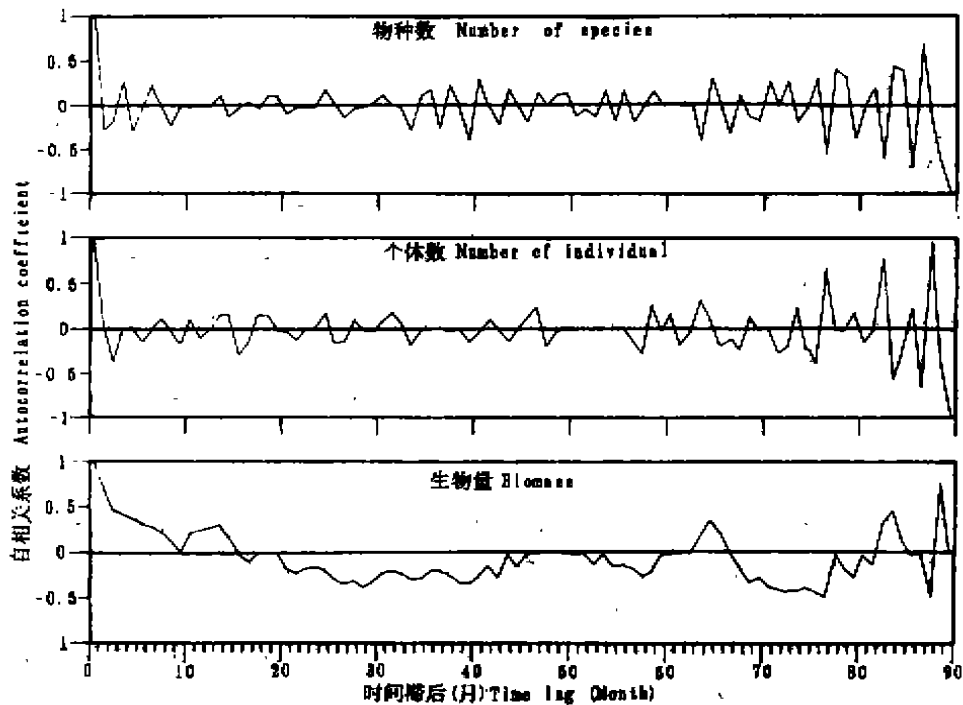


图3 物种数、个体数和生物量剩余时间序列的自相关,横坐标是时间滞后(单位是月)
 Fig. 3 The autocorrelation of the residual time series of number of species, number of individuals and biomass. The abscissa is the time lags (unit, month)

讨 论

1. 季节变动和季节性

本群落中大多数物种终年活动,有4个物种冬眠,1个物种夏眠,这些物种季节性的

活动方式,使群落呈现出明显的季节变动规律,一方面表现在从4月到11月的物种数大于12月到次年3月,另一方面表现在季节性指数高达0.628以上,6个生态学变量季节变动序列间的相关系数共计15个,有显著性意义的仅4个,且只涉及4个变量。与物种数有关的有3个:物种数与生物量、两个物种多样性指数有显著相关,第四个显著相关出现于两个物种多样性指数之间,这种现象一方面说明各变量季节变动规律的多样化特征,另一方面说明物种数在描述群落动态中的明显作用。

表3 Chihuahuan 荒漠啮齿动物群落6个生态学变量的季节性指标

Table 3 Seasonality indexes of the 6 ecological variables of the rodent community in the Chihuahuan Desert

	物种数 Number of species	个体数 Number of individual	生物量 Biomass	Shannon 指数 Shannon index	均匀性 Evenness	Simpson 指数 Simpson index
季节性指标 Seasonality indexes	0.628	0.444	0.261	0.206	0.414	0.453
大于临界值的 相关系数个数 No. of correl coeff > $r_{0.05}$	13	5	4	3	6	7

个体数在大多数月份(除夏末和冬末外),均能保持在20只/分顷以上。由于个体数是该群落17个物种的种群密度所组成,故它既与其它变量、也在任何一个组成种群的密度无类似的变动规律。个体数的季节性没有物种数那样明显(季节性指标 $SI=0.444$)。达到最大值和最小值的时间也与物种数不一样。这是因为,优势种在决定群落个体数上起着主要作用,麦利阿姆更格卢鼠和旗尾更格卢鼠两个种的种群密度占群落啮齿动物个体数的百分比在61%—69%之间变动,它们的季节性指标在0.20—0.33之间变动(曾宗永,1992)这种情况可能降低季节性指标,但另一些季节性明显的种(如盘尼西拉特斯更格卢鼠,它的 $SI=0.66$)的加入,仍使群落个体数的季节性指标的值达0.444。

生物量的季节变动规律与物种相似($r=0.738, p<0.05$),但季节性不如物种数明显。荒漠生态系统复杂多变的环境对动物的影响,在某种意义上,是通过初级生产者植物发生的,17个物种中有10个以种子为食。成熟的种子不会很快被吃光,埋在砂土下面可供这些食种子啮齿动物在较长时间里食用。另一方面,优势种麦利阿姆更格卢鼠和旗尾更格卢鼠在决定生物量上,也起着主要作用,且其生物量的和占群落生物量的百分比在66%—81%之间变化,保持了相对稳定。故该群落的生物量未显出如物种数那样的季节性。结合群落内的能量在物种间分配模式(曾宗永,1994),优势种百分比的这种相对稳定,从生物量的季节变动上,反映了群落生物量的相对稳定。

两个物种多样性指数显示出比较一致的变动规律,年初较小,从3月起增加,11月达到最大值然后略为下降。说明,两个物种多样性指数用来描述这个群落可以得到相似的结果,均匀性仅在0.80—0.89之间变动,各月值的变异系数仅为0.03,均匀性的这种相对稳定,反映了群落物种均匀性的相对稳定。

2. 群落动态的时间模式

根据 Chihuahuan 荒漠啮齿动物群落主要生态学变量的时间序列分析结果,可以总结出该群落动态时间模式的主要特征。这些特征是:群落的所有参数均随物理环境而变

化；群落的全部 17 个物种从未同时出现在群落中；除生物量和均匀性无趋势外；其余变量在研究期间均呈增加的趋势；物种数有最明显的季节性；均匀性变动相对最小；群落主要生态学变量与 9 个物种种群动态有相似的年间变动规律，而这些变量的季节变动序列与 5 个物种的种群密度大多呈负的相关；所有生态学变量未在 92 个月的研究期表现出周期性；两个优势种群密度和生物量的和在群落个体数和生物量中的百分比保持相对平稳。

从组成这个群落的 11 个常见物种种群密度的季节变动、季节性和周期性的时间序列分析结果可以看到，这些物种种群的季节性和周期性有着和它们亲缘关系没有联系的多样化特征（曾宗永，1992），但它们共存于同一群落中，并形成了该群落动态明显的时间模式。如果把时间和生境的占有结合起来，可以发现各物种种群季节性和周期性多样化特征就是这些物种种群生境占有的模式。生境的占有直接与资源在群落中各物种间的分配有关，从这个意义上讲，群落中各物种种群动态的“合成”，形成了群落动态的时间模式，这个时间模式也即群落的突现性质（Odum, 1984）之一。

3. 群落动态的时间模式的行为学解释

经典的群落生态学注重群落的结构与功能，较少地结合群落中各物种种群的形态、生理和行为去认识群落（Lubchenco, 1991）。

这个有 17 个物种的荒漠啮齿动物群落中，某些物种的侵入或消失影响着该群落动态。而侵入或消失的行为方式则是扩散或休眠。扩散和休眠行为是最基本的生活史策略（Lubchenco, 1991）。这两类行为使群落中的绝大多数物种能在该群落存在下去。环境不利时，它们或是休眠，或是扩散到新的活动中心，有利或有别的个体退出的空间时，它们又侵入这个群落。

频繁的长距离扩散是 Chihuahuan 荒漠中大部分物种，也是许多小型兽类生活史中显著的特征（Zeng 等，1987a；Brown 等，1989；曾宗永，1991）。过去常认为标志重捕研究中从样地消失的个体都已死亡，事实上这些个体的命运可能是死亡，也可能扩散到新的活动区域去了。作者关于标志重捕研究中区分扩散和死亡的方法（Zeng 等，1987b）及用于 Chihuahuan 荒漠 11 个常见种的结果（Zeng 等，1987a；Brown 等，1989）说明，消失个体中约有一半的个体是在环境条件不利时，扩散到新的巢区去了；条件变好时，它们又重新侵入这个地区。因此扩散是构成 Chihuahuan 荒漠啮齿动物群落物种数、个体数、生物量、物种多样性和均匀性动态的主要因素之一。

又在该群落 17 个物种中，12 个全年活动，5 个有休眠行为。盘尼西拉特斯更格卢鼠每年冬天进入冬眠时从群落中退出，它有最显著的季节性（季节性指标 $SI=0.66$ ）；伏拉瓦斯囊鼠仅在某些冬天冬眠，在另一些冬天保持活动甚至还能繁殖；曼利卡拉特斯鹿鼠，依勒米克斯鹿鼠和麦格罗特斯禾鼠可能在 1 到 3 年的时间里从群落中消失，出现在群落中，并成功地繁殖，幼年个体的增加又使这几个物种成为常见物种；松鼠科、衣囊鼠科和其它两个科中的 6 个稀有种，仅在某些年的某些月里出现在群落中，它们对群落的个体数和生物量不会产生太大影响，但对物种数、物种多样性和均匀性却有与别的常见种相似的作用。因此，休眠是影响该群落动态的另一主要因素。

尽管这里只讨论了群落动态的时间模式，由于群落物种数和各物种的种群密度的变动，群落各物种种群的个体在空间中的位置也是不断变动的，显然讨论群落动态的空间模式对于全面了解群落也是必要的。比如，对于 Chihuahuan 荒漠中这些有频繁的长距离

扩散行为的小型兽类种群,讨论它们静止的空间分布格局到底有多大的生态学意义,它们空间分布的动态又如何,就是必要的了。

参 考 文 献

- 曾宗水. 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.
- 曾宗水, 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.
- 曾宗水. 1994. 北美 Chihuahuan 荒漠啮齿动物群落动态 I. 年间变动和趋势. 兽类学报, 14(1): 24—34.
- Brown J H, Davidson D W, Munger J C, Inouye R S. 1986. Experimental. Pages 41—61, in Diamond J, Case T J, editors. Community ecology. Harper and Row, New York, USA.
- Brown J H, Zeng Z. (曾宗水) 1989. Comparative population ecology of eleven species of rodents in the Chihuahuan Desert. *Ecology*, 70: 1507—1525.
- 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.
- Lubchenco J, Olson A M. 1991. The sustainable biosphere initiative, an ecological research agenda. *Ecology*, 72: 371—412.
- Odum E P. 1984. Basic ecology. Saunders College Publishing, USA. pp5—8.
- Zeng Z. (曾宗水), Brown J H. 1987a. Population ecology of a desert rodent: *Dipodomys merriami* in the Chihuahuan Desert. *Ecology*, 68: 1328—1340.
- Zeng Z. (曾宗水), Brown J H. 1987b. A method for distinguishing dispersal from death in mark—recapture studies. *Journal of Mammalogy*, 68: 656—665.

DYNAMICS OF THE RODENT COMMUNITY IN THE CHIHUAHUAN DESERT OF NORTH AMERICA

ZENG Zongyong YANG Yuemin SONG Zhiming

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

Abstract

In this paper the time series analysis method and the seasonality index were applied to characterize seasonal fluctuations, seasonality and periodicity of the 6 ecological variables (number of species, number of individuals, biomass, index of shannon and Simpson of species diversity and evenness of the rodent community) in the Chihuahuan Desert, which was composed 17 species of 10 genera of 4 families.

The results suggested that (1) one or two of the 6 variables were maximum every season. Except number of individuals and evenness, the other 4 variables were minimum in winter; (2) number of species and biomass, number of species and two indexes of species diversity, and two indexes of species diversity showed similarly seasonal fluctuations; (3) the negative correlations between seasonal series of 5 variables, except number of individuals, and density series of 8 species populations were significant; (4) number of species showed remarkable seasonality with seasonality Index = 0.628; (5) no periodicity was found in number of species, number of individuals and biomass. The time patterns of dynamics of the rodent community were discussed, which were owed mainly to dispersal and dormancy of the component species populations of the community.

Key words Chihuahuan Desert; Community; Ecological time series; Rodents; Seasonal fluctuations