

准噶尔盆地沙质荒漠啮齿动物群落在短命植物存在期的空间—食物资源利用*

胡德夫 **

(中国科学院新疆生物土壤沙漠研究所, 乌鲁木齐, 830011)

盛和林

(华东师范大学生物系, 上海, 200062)

摘要 从空间、食物和时间三维生态位途径, 研究了荒漠啮齿动物群落 4 种鼠类于 4~6 月短命植物存在时期的空间—食物资源利用。在空间利用上, 虽然 4 种鼠存在一定的觅食和活动空间方面的差异, 但具有相似生物学特征的两种两足型鼠种 (空间维重叠值: 0.878~0.908) 和两种四足型鼠种 (空间维重叠值: 0.708~0.863) 种间仍表现出较高的空间利用趋同; 在食物利用上, 根据此时期的食物资源谱和食物谱测定, 得出各鼠种均倾向于取食此时期丰富的短命植物种类, 导致了各鼠种间较为相似的食物选择 (选择系数主要在 ± 0.5 范围); 结合各鼠种的活动时间观察, 得出各成对鼠种间的三维生态位重叠值, 其中, 超过半数的成对鼠种生态位重叠值 (0.508~0.840) 大于有限相似性理论的 0.5 值。究其原因, 可能是由于该时期短命植物类群具有呈脉冲式迅速增长的生物量和越冬成鼠的较低种群密度, 致使多数鼠种间未出现显著的资源利用生态分离, 因而该时期可称为种间无竞争共存时期。各鼠种在短命植物存在时期, 一定程度上表现出的资源利用趋异可能是捕食风险压力所致, 但未改变该啮齿动物群落在此时期的基本资源利用格局。

关键词: 准噶尔盆地; 沙质荒漠; 啮齿动物群落; 短命植物; 资源利用

分类号: Q 958.155

由于生物群落自身的复杂性, 目前从进化及生态尺度上提出了竞争理论假说、捕食假说和环境异质性假说等塑造群落物种结构和组织的多种假说并形成并存的局面^[1~4]。因此, 深入剖析具有: (1) 物种成员易于定义和识别; (2) 资源状况可以详细测定和评价的生物群落是促进群落生态学发展的重要途径^[5]。荒漠啮齿动物群落因其环境异质性程度低、物种组成相对简单和移动性 (Vagility) 小^[6], 成为符合上述要求的群落学研究对象。以往的研究主要依据该类群动物的食种子习性, 从食物维^[7~9]、空间维^[10~12]和捕食作用^[13,14]探讨了荒漠啮齿动物的群落结构和物种共存机制, 总结出 (1) 食物资源分隔; (2) 灌丛/开阔小生境选择; (3) 相嵌环境中的生境选择; (4) 资源丰富度的空间差异; (5) 资源丰富度的时间差异; (6) 摄食效率的季相交替等至少 6 种共存机制理论^[15,16]。Kotler 等^[15]认为, 荒漠啮齿动物群落共存机制研究所得出的结论很多, 但

* 国家自然科学基金 (39670124) 资助项目

** 现在东北林业大学野生动物资源学院工作

收稿日期: 1997-09-30, 修回日期: 1998-09-15

其机制可能比我们所能理解的要深。因此,分时期考察荒漠啮齿动物的资源及利用方式显得尤其重要。

本项研究的区域位居欧亚大陆中心地带的准噶尔盆地,其啮齿动物生态地理群具有该盆地西部哈萨克荒漠和东部蒙古荒漠的过渡性质,被认为是上述东与西部起源的荒漠啮齿动物交汇区^[17,18]。该盆地也是以中亚为分布中心的荒漠区特有短命植物(Ephemeral)类群向东延伸的东限^[19]。因此,研究呈脉冲式(Pulsing pattern)存在和变化的短命植物类群存在期的啮齿动物的资源利用方式,对于深入理解该区域啮齿动物在此时期的生存和共存方式具有重要意义,同时,在与其它物候期及相邻区域的比较研究基础上,本项研究有助于从群落学途径揭示不同起源地而共存于同一群落的啮齿动物共存机制及其物种多样性的形成。

1 研究区域与方法

1.1 研究区域

本项研究于1996年4~6月在中国科学院阜康“人与生物圈”荒漠生态系统定位站沙质荒漠区(87°45'~88°05'E, 43°50'~44°30'N)进行。该地区地形和植被由分布于呈NNW-SSE走向的固定半固定沙丘上的白梭梭(*Haloxylon ammodendron*)群落和丘间低地沙壤土上的梭梭(*H. persicum*)群落构成,其中一年生植物以4~6月存在的短命植物占优势并形成明显层片。此地形和植被类型在准噶尔盆地沙质荒漠区呈现很高的均一性和代表性。该区域夏季最高温度为42.9℃,冬季最低温度为-41.6℃,年均温5.9℃,5℃的年积温为3802℃·h,无霜期达155d,年平均降雨量140mm,冬季积雪一般为30cm,是短命植物生长发育的必要条件。

本研究区域距沙漠边缘8km,选择1000m沙丘段及其两侧的丘间低地构成观测区,面积约3hm²,同时在观测区周围100hm²范围内收集与本研究相关的资料。啮齿动物群落的种类有大沙鼠(*Rhombomys opimus*)、子午沙鼠(*Meriones meridianus*)、毛脚跳鼠(*Dipus sagitta*)和肥尾心颅跳鼠(*Salpingotus crassicauda*)。

1.2 研究方法

小生境调查:依地表基质、地形和植被特征将样地分为丘间低地(Lowland between sand dune, 略称为H₁)、沙丘顶部(Top area of sand dune, H₂)、迎风坡(Windward slope of sand dune, H₃)和背风坡(Leeward slope of sand dune, H₄)4个小生境。各小生境特征如下:

H₁: 由盐渍化较重且稳定的细沙土形成的平地,宽度92m,梭梭密度为2.3株/10m²,短命植物密度为714株/m²,生物量为121g/m²。

H₂: 由流动性中细沙质构成的拱形地表,宽度6m,白梭梭密度为0.24株/10m²,短命植物种类少但植株较高,密度为74株/m²,生物量为176g/m²。

H₃: 向西的迎风坡,坡度21°,半流动粗沙质地表,宽度18.4m,混生梭梭和白梭梭,密度为0.53株/10m²,短命植物的密度为170株/m²,生物量为305g/m²。

H₄: 向东的背风坡,坡度35°,稳定性粗沙质地表,梭梭密度为0.7株/10m²,短命

植物的密度为 251 株/ m², 生物量为 383 g/ m²。

其中, 各小生境的宽度为 5 条沙垄和低地的平均值。

采用两人徒步并行走固定样线直接观察和记录被发现的鼠种个体数和位点。一人行于沙丘顶部, 观察小生境 H₂ 和 H₃, 另一人行于沙丘底部, 观察 H₁ 和 H₄。在夜晚采用电筒灯光照射上述小生境, 可观察到距人 5 m 以外的灯光并不造成荒漠鼠种惊慌逃匿, 甚至可接近至 1~2 m 范围, 可直接计数。每月中旬观察 2 d, 每 2 h 进行一次。采用下式计算各鼠种的小生境选择 (Microhabitat preference, 略为 HP):

$$HP_i = \frac{N_i / i}{N_i / i} \quad (1)$$

其中, N_i 为种 i 在小生境 H_i 中观察 2 d 的个体数之和; i 为小生境 H_i 的宽度值。在此式中考虑到各小生境面积因素, 故采用单位面积中出现的个体数计算小生境选择, 因各小生境的长度值相等, 即可用宽度值直接计算。

食物资源谱测定: 逐一在各小生境中随机抽取 25 cm × 25 cm 样方 10 个, 分种测定和计算其相对生物量 (Relative Biomass, RB)、相对盖度 (Relative Coverage, RC) 和相对数量 (Relative Number, RN), 计算公式^[20]如下:

$$RB = \text{种 } i \text{ 的生物量} / \text{种 } i \text{ 的生物量} \quad (2)$$

RC 和 RN 的计算方法同此。我们认为, 此 RB、RC 和 RN 在动物发现食物过程中起着相同的作用, 因此均赋予 1/3 权值, 其和为植物种 i 的相对丰富度 (Relative Abundance, RA)^[21]。

$$RA = 1/3RB + 1/3RC + 1/3RN \quad (3)$$

食物谱分析: 在样地相邻沙垄区布夹获取每鼠种各 5 只标本, 解剖和固定胃内含物以备室内分析, 同时采集植物标本以备制作参照片, 以植物表皮组织显微镜分析法确定胃内含物食糜中的植物种类。各植物种类的相对密度 (Relative Density, RD) 计算公式^[21]如下:

$$RD_i = \text{食物 } i \text{ 的碎片数} / \text{所有食物种类的碎片数} \quad (4)$$

食物选择性测定: 采用 Ivlev 公式^[22]: $E = (r_i - N_i) / (r_i + N_i)$, r_i 为食物 i 在所食食物中的比例, N_i 为食物 i 在环境中的比例。考虑到动物的小生境选择受多种因子的制约, 各鼠种对 4 个小生境的利用强度不同, 因而各小生境的植物 RA 值对各鼠种的意义不同, 故将 Ivlev 公式中的 N_i 值以各鼠种对不同小生境的选择系数 HP 加以修正, 得出某鼠种的食物 i 的选择系数 (Food preference, FP) 如下:

$$FP_i = \frac{RD_i - \sum_{j=1}^4 RA_{ij} HP_j}{RD_i + \sum_{j=1}^4 RA_{ij} HP_j} = \frac{RD_i - RA'_i}{RD_i + RA'_i} \quad (5)$$

其中, j 为 H₁、H₂、H₃ 和 H₄ 的序号。

2 结果

2.1 空间利用

经对 4 个小生境中各鼠种洞口数的调查得出 (表 1), 大沙鼠喜居沙表面较稳定的背风坡和迎风坡, 并在两坡面的中下部筑密集型家族式洞群, 每洞群平均洞口数为 27 ± 8.7 个, 洞群之间平均相距 30 m。子午沙鼠的洞口分布大体与大沙鼠类似, 但未见明显的洞群格局, 往往形成 2~3 m 相隔的洞口相对集中区。两种跳鼠均具有掩埋洞口的习性, 给洞口数量调查带来困难, 然而仍可看出此两种跳鼠喜居流动沙表面的沙垄顶部。

表 1 样区内各鼠种的洞口分布和密度 (洞口数/10 m²)
Table 1 The occurrence and density (No. of burrows/10 m²) of each species' burrows in the sampling area

鼠种 Species	小生境 Microhabit			
	H ₁	H ₂	H ₃	H ₄
R _o	0.52	0.23	1.16	1.78
M _n		0.11	0.65	1.24
D _s		0.01	0.001	
S _c		极少	极少?	

注: Note: R_o = Rhombomys opimus; M_n = Meriones meridianus; D_s = Dipus sagitta;
S_c = Salpingotus crassicauda

表 2 样区内 4 鼠种对小生境的选择强度 (HP: %)
Table 2 Microhabitat preference (HP: %) by 4 species in the sampling area

月份 Month	鼠种 Species	H ₁ 1 = 20		H ₂ 2 = 5.3		H ₃ 3 = 16.5		H ₄ 4 = 10.3		N	X ²
		N	HP	N	HP	N	HP	N	HP		
4 月 Apr.	R _o	67	27.6	5	7.8	54	27.0	47	37.6	173	32.20
	M _n	10	12.8	5	24.1	12	18.6	18	44.6	45	10.35
	D _s	0		24	87.2	3	3.5	5	9.3	32	66.59
	S _c	0		0		0		0		0	
5 月 May	R _o	69	24.8	9	12.2	58	25.3	54	37.7	190	24.72
	M _n	15	12.7	7	22.4	23	23.7	25	41.2	70	11.82
	D _s	0		47	87.9	9	5.4	7	6.7	63	133.57
	S _c	0		6	100	0		0		6	
6 月 Jun.	R _o	107	32.5	13	14.9	45	16.6	61	36.0	226	31.62
	M _n	8	4.2	18	36.4	24	15.6	42	43.7	92	36.82
	D _s	0		40	90.8	3	2.2	6	7.0	49	113.65
	S _c	0		10	100	0		0		10	

注 Note: 1. R_o、M_n、D_s 和 S_c 符号意义同表 1 R_o, M_n, D_s and S_c are the same meaning with table 1

2. N 为被观察到的个体数 N means the number observed

3. 为各小生境宽度值 (m) means the width (m) of each microhabitat

依实际观察结果, 以 90% 以上大沙鼠个体出现的丘间低地范围作为校正系数 (i = 20 m), 由此得出表 2。总体上, 各鼠种于各月份对小生境的选择差异均达到显著水平

($\chi_{0.05}^2 = 7.81$, $Df = 3$, $P < 0.05$) (表 2)。若详细分析各鼠种对小生境选择可看出, 5 表 3 样区内荒漠啮齿动物的食物资源谱 (RA) 及其分布

Table 3 Food resource spectrum (RA) of desert rodents and its occurrence in the sampling area

种类 Item	4 月 Apr.				5 月 May				6 月 Jun.			
	H ₁	H ₂	H ₃	H ₄	H ₁	H ₂	H ₃	H ₄	H ₁	H ₂	H ₃	H ₄
独尾草 <i>Eremurus anisopteris</i>	0	9.4	7.4	5.6	0	18.3	3.5	6.1	0	0	0	0
齿稈草 <i>Schismus arabicus</i>	25.8	0	13.7	6.7	31.6	0	12.8	8.2	26.4	0	1.4	4.8
东方旱麦草 <i>Eremopyrum orientale</i>	0	8.4	4.0	1.6	0	11.3	2.8	3.9	0	15.4	1.6	2.3
鸦葱 <i>Scorzonera</i> spp.	2.6	0	0	3.5	4.7	0	0	2.2	0	0	0	0
珀菊 <i>Amberboa turanica</i>	5.1	0	0	6.9	4.2	0	0	4.5	0	0	0	1.2
小花荆芥 <i>Nepeta micrantha</i>	0	0	0	1.0	1.2	0	0	0.8	0	0	0	0
狼紫草 <i>Lycopsis orientalis</i>	0.7	11.9	2.5	2.9	0	5.6	0.7	4.0	0	0	0	0
沙大戟 <i>Chrozophora sabulosa</i>	0	14.7	6.9	1.8	0	15.4	3.9	3.1	0	8.8	2.7	2.9
小喙 牛儿苗 <i>Erodium oxyrhynchum</i>	40.0	12.6	8.4	16.1	30.5	6.9	6.2	16.5	26.2	10.3	0	26.9
黄芪 <i>Astragalus</i> sp.	0.6	0	0	2.7	0.5	0	2.5	6.1	0	0	0	0
扭果芥 <i>Torularia torulosa</i>	2.5	0	3.8	16.0	4.7	0	2.7	9.2	6.8	0	0	0
四齿芥 <i>Tetrame quadricornis</i>	1.7	0	0	0	3.4	0	0	0	0	0	0	0
灰白糖芥 <i>Erysimum cheiranthoides</i>	0	0	0	2.7	0	0	0	2.1	0	0	0	0
线叶庭芥 <i>Alyssum linifolium</i>	12.5	0	3.7	2.1	10.8	0	2.1	1.4	0	0	0	0
婆罗门参 <i>Tragopogon</i> sp.	0	0	0	1.6	0	0	0	1.5	0	0	0	0
播娘蒿 <i>Descurainia sophia</i>	0	0	4.0	7.3	0	0	2.9	5.6	0	0	3.7	0
角果断 <i>Ceratocarpus arenarius</i>	4.7	0	4.0	5.5	3.6	0	3.3	3.5	6.9	4.3	4.2	11.7
犁苞滨藜 <i>Atriplex dimorphostegia</i>	1.7	0	0	5.3	0.6	0	0	6.4	3.3	0	0	8.2
蒿 <i>Artemisia</i> spp.	0	12.5	0	0	0	8.3	8.5	0	0	12.0	7.2	0
羽状三芒草 <i>Aristida pennata</i>	0	0	0	0	0	7.9	0	0	0	12.2	0	0
碱蓬 <i>Suaeda</i> spp.	2.2	0	2.7	5.8	2.3	0	1.7	1.2	21.3	0	2.4	18.4
猪毛菜 <i>Salsola</i> spp.	0.9	0	0	1.0	1.0	0	0	1.2	9.2	0	0	5.8
沙拐枣 <i>Calligonum</i> sp.	0	8.1	0	0	0	4.9	3.8	9.7	0	8.4	4.1	13.8
沙麻黄 <i>Ephedra lomatolepis</i>	0	7.3	17.9	2.9	0	9.9	18.7	3.0	0	6.0	28.5	4.0
蛇麻黄 <i>E. distachya</i>	0	8.0	21.2	1.1	0	5.1	21.4	0	0	17.5	41.2	0
骆驼刺 <i>Alhagi sparsifolia</i>	0	0	0	0	0	0	2.8	0	0	0	2.9	0
西伯利亚白刺 <i>Nitraria sibirica</i>	0	7.1	0	0	0	15.4	0	0	0	5.1	0	0

月份大沙鼠对 H₁ 和 H₃ ($\chi^2 = 0.014$, $Df = 1$, $P > 0.05$), 毛脚跳鼠对 H₃ 和 H₄ ($\chi^2 = 0.088$, $Df = 1$, $P > 0.05$) 的选择差异并不显著。观察到的所有肥尾心颅跳鼠个体均在

沙丘顶部。就总体而言,在4~6月各鼠种对小生境的选择表现出一定的倾向性,大沙鼠表现为 $H_4 > H_3$ $H_1 > H_2$, 子午沙鼠为 $H_4 > H_2$ $H_3 > H_1$, 而毛脚跳鼠和肥尾心颅跳鼠对 H_2 有很高的选择性。显然,各鼠种对小生境的选择不仅受到植物因素的影响,而且也是地表基质、坡度和捕食风险等环境因子综合作用的结果,这也是我们依据鼠种的 HP 参数对各小生境中的植物 RA 值加以校正的原因。由表 2 可知,两足型 (Bipedality) 的毛脚跳鼠和肥尾心颅跳鼠对地表基质疏松和梭梭密度低的小生境选择性很高,而四足型 (Quadrupedality) 的大沙鼠和子午沙鼠则反之。比较表 1 和表 2 可知,除肥尾心颅跳鼠外,其它鼠种的洞口分布与小生境选择并不完全一致。值得注意的是,鼠种间,尤其是沙鼠种间和跳鼠种间表现出很强的小生境选择趋同。

表 4 荒漠啮齿动物的食物谱 (RD 2% 的种类)

Table 4 Food spectrum (items of RD 2%) of desert rodents

种类 Item	4月Apr.				5月May				6月Jun.			
	R ₀	M _n	D _s	S _c	R ₀	M _n	D _s	S _c	R ₀	M _n	D _s	S _c
独尾草 E. anisopteris	1.9	7.8	22.8	0	2.5	4.8	21.4	8.2	1.5	0	0	0
齿稈草 S. arabicus	17.4	7.5	2.5	0	14.6	9.3	1.1	0	8.2	5.8	2.3	0
东方旱麦草 E. orientale	0	3.7	2.9	0	1.3	0	0	0	2.6	0	0	0
珀菊 A. turanica	1.4	4.7	0	0	3.0	1.6	0	0	0	1.2	0	0
狼紫草 L. orientalis	1.1	3.1	9.7	0	1.9	5.6	10.0	6.4	0	0	0	0
沙大戟 C. sabulosa	1.2	3.4	22.3	0	1.3	5.2	28.9	20.1	0	3.2	19.7	13.1
小喙牛儿苗 E. oxyrrhynchum	29.5	16.5	17.1	0	30.2	18.6	20.4	12.1	15.8	8.7	6.7	12.5
黄芪 Astragalus sp.	0	1.2	0	0	0	2.6	0	0	0	0	0	0
扭果芥 T. torulosa	9.4	7.9	0	0	5.5	7.4	0	0	0.4	0	0	0
播娘蒿 Tragopogon sp.	3.8	2.6	0	0	2.8	1.9	0	0	0	0	0	0
线叶庭芥 A. linifolium	14.8	3.3	3.0	0	12.2	4.8	1	0	0	0	0	0
碱蓬 Suaeda spp.	5.7	4.1	2.0	0	3.1	2.4	1.4	0	13.5	11.8	3.9	0
猪毛菜 Salsola spp.	2.2	0.7	0	0	1.0	0.4	0	0	5.3	2.8	1.0	0
梭梭 H. ammodendron	0	0	0	0	0	0	0	0	30.1	11.3	36.1	18.2
虫类 Insect	0	18.7	4.8	0	0	17.9	2.9	38.6	0	31.7	2.5	34.1
根 Root	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8.1	13.0	0

注 Note: R₀、M_n、D_s 和 S_c 符号意义同表 1。R₀、M_n、D_s 和 S_c are the same meaning with table 1

4 鼠种中仅大沙鼠可较远地深入丘间低地活动和觅食,但从未观察到其进入梭梭密集的低地中央区。在 4~6 月,该鼠深入低地最远范围不超过 30 m。因此,我们将该啮齿动物群落的栖息地确定在沙垄及其两侧 30 m 以内,故 4 个小生境的表面积占到调查区总面积的 50.8%。由于大沙鼠洞群相隔地段的低地极少被利用,因而实际栖息地范围较此值还要偏少一些。可见,沙质荒漠中的沙丘垄带是该区域啮齿动物群落存在的依

托环境。

表 5 样区 4 鼠种的食物选择系数

Table 5 The food preference coefficients of 4 desert rodents in sampling area

种类 Item	4 月 Apr.				5 月 May				6 月 Jun.			
	R ₀	M _n	D _s	S _c	R ₀	M _n	D _s	S _c	R ₀	M _n	D _s	S _c
独尾草 <i>E. anisopteris</i>	- 0.43	0.12	0.43		- 0.34	- 0.13	0.41	- 0.38				
齿稈草 <i>S. arabicus</i>	0.41	- 0.08	0.39		0.01	- 0.07	- 0.06	- 1.0	- 0.12	0.26	0.72	- 1.0
东方旱麦草 <i>E. orientale</i>	- 1.0	0.03	- 0.45		- 0.47	- 1.0	- 1.0	- 1.0	0	- 1.0	- 1.0	- 1.0
珀菊 <i>A. turanica</i>	- 0.48	0.12	- 1.0		0.05	- 0.20	- 1.0	- 1.0	- 1.0	0.4	- 1.0	- 1.0
狼紫草 <i>L. orientalis</i>	- 0.45	- 0.21	- 0.05		- 0.15	0.28	0.31	- 0.07				
沙大戟 <i>C. sabulosa</i>	- 0.51	- 0.25	0.26		- 0.51	- 0.04	0.35	0.13	- 1.0	- 0.21	0.41	0.23
小喙 牛儿苗 <i>E. oxyrrhynchum</i>	- 0.18	- 0.01	0.14		0.30	0.15	0.46	0.27	- 0.11	- 0.31	- 0.25	0.05
黄芪 <i>Astragalus</i> sp.	- 1.0	- 0.03	- 1.0		- 1.0	- 0.10	- 1.0	- 1.0				- 1.0
扭果芥 <i>T. torulosa</i>	0.07	- 0.02	- 1.0		0.02	0.19	- 1.0	- 1.0	- 0.69	- 1.0	- 1.0	- 1.0
播娘蒿 <i>Tragopogon</i> sp.	0	- 0.21	- 1.0		0	- 0.22	- 1.0	- 1.0	- 1.0	- 1.0	- 1.0	- 1.0
线叶庭芥 <i>A. linifolium</i>	0.48	0.01	0.81		0.53	0.32	0.78	- 1.0				- 1.0
碱蓬 <i>Suaeda</i> spp.	0.24	0.10	0.52		0.32	0.34	0.78	- 1.0	0.32	0.12	0.49	- 1.0
猪毛菜 <i>Salsola</i> spp.	0.56	0.11	- 1.0		0.18	- 0.22	- 1.0	- 1.0	0.02	- 0.02	0.42	- 1.0

注 Note: R₀、M_n、D_s 和 S_c 符号意义同表 1 R₀, M_n, D_s and S_c are the same meaning with table 1

2.2 食物资源利用

在 4~6 月以样方法记数到植物 (除灌木以外) 27 种, 并将这些种类均视为啮齿动物的潜在食物资源 (表 3), 其中序号 1~16 为短命植物, 占总数的 59.3%。各种短命植物的存在时间长短不一, 有些种类消失较早, 如独尾草 (*Eremurus anisopteris*)、线叶庭芥 (*Alyssum linifolium*)、扭果芥 (*Torulularia torulosa*); 有些种类则延续时间相对较长, 如齿稈草 (*Schismus arabicus*)、沙大戟 (*Chrozophora sabulosa*)、小喙 牛儿苗 (*Erodium oxyrrhynchum*)。进入 6 月下旬以后, 短命植物群落逐渐枯萎至完全消失。综合分析各小生境的短命植物资源状况可得出, 其呈现 H₁ > H₄ > H₃ > H₂, 亦即, 丘间低地和背风坡的水分条件好于沙丘顶部和迎风坡, 与之相适应的短命植物类群优于后者。

食性分析结果表明 (表 4), 该区域荒漠啮齿动物的食物谱有两个特点: (1) 食物构成的百分比相对集中, 如少数种类, 齿稈草、小喙 牛儿苗、扭果芥和线叶庭芥在 4 月分别占到大沙鼠和子午沙鼠食物组成的 71.1% 和 35.2%, 而独尾草、狼紫草 (*Lycopsis orientalis*)、沙大戟和小喙 牛儿苗占到毛脚跳鼠食物组成的 72.2%; (2) 食虫习性上的差别, 依各鼠种在取食虫类方面的不同可大致分为三类, 一为大沙鼠, 于各月份均未检测到其胃内含物中有虫体碎片, 二为毛脚跳鼠, 仅在其胃内含物中发现少许虫体碎片, 于 4 月最高也仅为 4.8%, 三为子午沙鼠和肥尾心颅跳鼠, 于各月份均检测

到它们胃内含物中存在大量的虫体碎片，其中前者最高达 31.7%，后者最高达 38.6%。由此总结出，在两种沙鼠和两种跳鼠内，其个体小者食虫比例高，个体大者食虫很少或不食虫。

表 6 短命植物存在期各鼠种对的三维生态位重叠值

Table 6 Overlap values of three dimensional niche of each paired rodents in ephemeral existing period

生态位维 Dimension	月份 Month	鼠种对 Paired species					
		$R_0 - M_h$	$R_0 - D_s$	$R_0 - S_c$	$M_h - D_s$	$M_h - S_c$	$D_s - S_c$
空间 Space	4 月 Apr.	0.768	0.206		0.369		
	5 月 May	0.863	0.243	0.122	0.345	0.224	0.878
	6 月 Jun.	0.708	0.241	0.149	0.457	0.365	0.908
食物 Food	4 月 Apr.	0.589	0.377		0.582		
	5 月 May	0.662	0.425	0.324	0.536	0.597	0.613
	6 月 Jun.	0.558	0.575	0.449	0.525	0.689	0.541
时间 Time	4 月 Apr.	0	0	0	1	1	1
	5 月 May	0	0	0	1	1	1
	6 月 Jun.	0	0	0	1	1	1
总重叠值 $C_{ih}/3$	4 月 Apr.	0.452	0.194		0.650		
	5 月 May	0.508	0.223	0.149	0.627	0.607	0.840
	6 月 Jun.	0.422	0.272	0.199	0.661	0.685	0.816

注 Note: R_0 、 M_h 、 D_s 和 S_c 符号意义同表 1 R_0 、 M_h 、 D_s and S_c are the same meaning with table 1

2.3 食物选择和生态位重叠

仅依据食物组成比例，尚不足以说明动物是否对某些食物种类具有选择性，必须结合这些食物种类在动物生存环境中的存在状况才能正确反映动物对食物种类的选择性强弱。采用公式 (5)，计算本群落各鼠种对食物的选择系数 (表 5)，可知各鼠种极少表现出对某种植物的特别选择倾向，选择系数大多在 ± 0.5 范围内且出现许多负值。分析短命植物最丰富的 5 月份数据 (表 3) 可得出，RD 2% 的种类，其 RA 值亦较高，致使其 FP 值未表现出较高值。由此表明，在短命植物类群存在期，本群落鼠种具有泛食者的特征。对于 RA 值低的种类，如西伯利亚白刺 (*Nitraria sibirica*)、四齿芥 (*Tetracme quadricornis*) 和沙拐枣 (*Calligonum sp.*) 则不见于食糜中，即 $FP = -1$ ；对一些具有异味的蒿 (*Artemisia spp.*)、犁苞滨藜 (*Atriplex dimorphostegia*) 和刺的角果藜 (*Ceratocarpus arenarius*) 及纤维和木质素含量高的种类麻黄 (*Ephedra spp.*) 则不取食。

计测种间生态位相似程度的公式很多，这里采用孙儒泳^[23]推荐的公式： $C_{ih} = 1 - 0.5 |N_{ij}/N_i - N_{hj}/N_h|$ ，其中 C_{ih} 为 i 种与 h 种之间的生态位重叠指数， N_{ij} 为 i 种在 j 资源等级中的出现数值， N_i 为 i 种在所有资源等级中的数值， N_{hj} 为 h 种在 j 资源等级中的出现数值， N_h 为 h 种在 j 资源等级中的数值。由表 2、表 3 和表 5 中数据计算得各成对鼠种在空间和食物两维上的重叠值。4 鼠种中只有大沙鼠营严格昼行性，其余 3 种鼠均为夜行性且活动时间基本一致，故大沙鼠与其它 3 种鼠的时间维 C_{ih} 值为零，其余成对鼠种的 C_{ih} 为 1。我们取上述三维重叠值之和的平均值 $C_{ih}/3$ ，得总重叠值 (表 6)。

总体上, 各成对鼠种重叠值呈现毛脚跳鼠 - 肥尾心颅跳鼠 > 子午沙鼠 - 毛脚跳鼠 > 子午沙鼠 - 肥尾心颅跳鼠 > 大沙鼠 - 子午沙鼠 > 大沙鼠 - 毛脚跳鼠 > 大沙鼠 - 肥尾心颅跳鼠反映了本群落鼠种间利用空间—食物资源的相似性序列。其中, 在 4 月未见肥尾心颅跳鼠活动, 可能的原因是, 4 月份夜间温度尚低, 制约了体重过小 (体重仅 6 余克) 的该鼠出蛰活动。

3 讨论

3.1 啮齿动物对资源的利用与种间共存

动物群落生态学强调在一定时空范畴内存在的各种动物种群集合体之间的相互作用关系, 其中心问题为群落内“共存物种如何将生存环境划分为生态位”^[24]。从资源利用途径分析物种间的生态分离, 进而揭示物种集合体的组织结构和共存机制成为动物群落研究的主要内容。迄今为止, 在动物群落生态学研究方面进展突出的荒漠啮齿动物群落研究已揭示出至少 6 种种间资源利用生态分离的方式^[15,7,25]。这些研究主要是依据该类群啮齿动物的食种子习性, 研究各鼠种在种子资源利用方面的生态分离途径。在本研究中, 各鼠种在富含营养和水分的短命植物存在期均未表现出食种子习性, 而且在空间、食物和时间三维上出现较高的重叠值, 其中超过半数的 $C_{ih}/3$ 高于有限相似性理论值 (Theory of Limiting Similarity) 的 0.5^[26]。Schoener^[27]总结种间关系研究后指出, 生态维中最重要的三维依重要性序列为生境、食物类型和时间。若按此序列以不等权重求总重叠值, 会使大沙鼠与子午沙鼠的总重叠值也高于 0.5。由于在短命植物存在的 4~6 月, 其生物量呈现脉冲式的增长, 而此时期各鼠种的种群数量无疑是全年中最低时期。在空间资源充足的前提下, 食物资源的增长量超过了各鼠种的应答反应。Price^[5]认为这种资源呈脉冲式变化而依赖这种资源的物种不能产生相应的应答是群落的“个体论的应答 (Individualistic response) 时期”。根据短命植物存在时期的空间—食物资源特点和本群落鼠种的资源利用方式, 我们认为, 在 4~6 月, 本群落鼠种间可以达到 Colwell 等^[28]称为资源丰富时物种无竞争而共存的局面。实际观察和短命植物消失后的研究结果使我们更加倾向于肯定这个初步结论。这些原因有 (1) 样线调查时部分受到惊扰的子午沙鼠和大沙鼠个体向 H_4 和 H_3 洞口集中区逃窜, 最终见到和记录的位置会使空间重叠值偏小; (2) 在短命植物生长较好的食物斑块区可发现子午沙鼠、毛脚跳鼠和肥尾心颅跳鼠共同活动和觅食; (3) 用于食物分析的样本来自夹捕个体, 尽管荒漠鼠种的活动区域大, 但无疑洞口集中的小生境中鼠种的上夹率要高一些, 会导致食性分析的平均值偏向重叠值小的一面。另外, 短命植物消失后, 我们进一步的研究证实, 本群落各鼠种间相应地出现空间利用或食物利用方面的显著生态分离。这使我们相信该区域荒漠啮齿动物群落的种间协调 (Interspecific trade-off) 不在短命植物存在期出现, 即该时间的资源条件不是鼠种共存、生态位划分的制约时期。

3.2 影响种间资源利用趋异的相关因素

在短命植物存在期, 本群落鼠种间在小生境选择和食性选择及其三维生态位重叠值方面表现出一定的资源利用趋异, 说明某些生态因子对鼠种的资源利用方面产生了压

力。Kotler 等^[29,30]的研究表明,荒漠环境中捕食风险很高,灌丛会增加地面捕食风险,而开阔裸露地表会增加来自空中的捕食风险。本研究区域,前者为营伏击捕食的兔狍 (*Felis manul*) 和虎鼬 (*Vormela peregusna*),后者为白天活动的大 (*Bubo bubo*)、晨昏及夜晚活动的雕 (*Athene noctua*) 和纵纹腹小 (*Buteo hemilasius*)。荒漠鼠类在拓展其取食空间时在上述两种压力之间寻找平衡点。两足和四足运动方式是适应生存环境的结果,由此必然使四足型的大沙鼠和子午沙鼠倾向于在灌丛较多的 H₃ 和 H₄ 中觅食或遇危险时逃向灌丛较多的小生境,而两足跳跃的毛脚跳鼠和肥尾心颅跳鼠在开阔小生境中更易运动和更具避敌能力。同时,小生境的坡度和地面基质也会对各鼠种的风险价 (Risk cost) 产生不同的影响。无疑这些因素导致了各鼠种在资源利用方面的选择倾向,可能是造成四足型和两足型鼠种之间小生境选择趋异的主要原因,但也会使具有相似运动、觅食和避敌方式的两种沙鼠及两种跳鼠种间的资源利用更加趋同,表 6 中的计算值证实了这一点。因此,捕食风险及与其相关的小生境特征对本群落鼠种的取食行为影响是多方面的,有待进一步的研究。从本研究结果看,捕食风险尚未导致短命植物存在期各鼠种之间资源利用的完善生态分离。

参 考 文 献

- 1 Connor EF, Simberloff DS. The assembly of species communities: Chance or competition? *Ecology*, 1979, 60: 1132 ~ 1140.
- 2 Connell J H. Diversity and coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos*, 1980, 35: 131 ~ 138.
- 3 Wiens J A. Resource systems, populations, and communities. In: Price PW, Slobodchikoff CN, Gaud WS eds. A new ecology: novel approaches to interactive systems. A Wiley Interscience Publication, 1984. 397 ~ 436.
- 4 Schoener TW. Resource partitioning. In: Kikkawa J, Anderson DJ eds. Resource Partitioning. Blackwell Scientific Publication, Melbourne, 1986. 91 ~ 126.
- 5 Price PW. Alternative paradigms in community ecology. In: Price PW, Slobodchikoff CN, Gaud WS eds. A new ecology: novel approaches to interactive systems. A Wiley Interscience Publication, 1984. 397 ~ 436.
- 6 Brown J H. Geographical ecology of desert rodents. In: Cody ML, Diamond J Meds. Ecology and evolution of communities. Cambridge: Harvard Uni. Press, 1975. 315 ~ 341.
- 7 Brown J H, Lieberman G. Resource utilization and coexistence of seedeating rodents in sand dune habitats. *Ecology*, 1973, 54: 788 ~ 797.
- 8 Smigel BW, Rosenzweig ML. Seed selection in *Dipodomys merriami* and *Perognathus penicillatus*. *Ecology*, 1974, 55: 329 ~ 339.
- 9 Reichman OJ. Relation of desert rodent to available resources. *J Mamm*, 1975, 56: 731 ~ 751.
- 10 M'Closkey R T. Niche separation and assembly in four species of Sonoran Desert rodents. *AmNat*, 1978, 112: 683 ~ 694.
- 11 Abramsky Z, Rosenzweig ML, Pinshow B, Brown J S, Kotler B P, Mitchell WA. Habitat selection: an experimental field test with two gerbil species. *Ecology*, 1990, 71: 2358 ~ 2369.
- 12 Brown J S. Coexistence on a seasonal resource. *AmNat*, 1989, 133: 168 ~ 182.
- 13 Kotler B P. Predation risk and the structure of desert rodent communities. *Ecology*, 65: 689 ~ 701.
- 14 Longland W, Price MV. Direct observations of owls and heteromyid rodents: can predation risk explain microhabitat use. *Ecology*, 1991, 72: 2261 ~ 2273.
- 15 Kotler B P, Brown J S. Environmental heterogeneity and the coexistence of desert rodents. *Ann Rev Ecol*

- Syst, 1988, 19: 281 ~ 307.
- 16 Brown J S. Desert rodent community structure: a test of four mechanisms of coexistence. *Ecol Monogr*, 1989, 59: 1 ~ 20.
- 17 王思博, 杨赣源. 新疆啮齿动物志. 乌鲁木齐: 新疆人民出版社, 1983. 223.
- 18 马勇, 王逢桂, 金善科, 李思华. 新疆北部啮齿动物的分类与分布. 北京: 科学出版社, 1987, 274.
- 19 毛祖美, 张佃民. 新疆北部早春短命植物区系纲要. *干旱区研究*, 1994, 11: 1 ~ 26.
- 20 蒋志刚, 夏武平. 高原鼠兔食物资源利用的研究. *兽类学报*, 1985, 5 (4): 251 ~ 262.
- 21 胡德夫, 王祖望. 1991. 根田鼠对天然食物的摄取、利用及其对策. 见刘季科, 王祖望主编高寒草甸生态系统(第3集). 149 ~ 166.
- 22 伊藤嘉昭著(邬祥光译). 动物生态学(下卷). 科学出版社, 1982. 234.
- 23 孙儒泳. 动物生态学原理. 北京师范大学出版社, 1992. 511.
- 24 Hutchinson G E. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative. Biology*, 1957, 22: 415 ~ 427.
- 25 Brown J S, Kotler B P, Mitchell WA. Foraging theory, patch use and the structure of a Negev Desert granivore community. *Ecology*, 1994, 75: 2286 ~ 2300.
- 26 MacArthur R H, Levins R. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *Am Nat*, 1967, 101: 337 ~ 385.
- 27 Schoener T W. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 1974, 185: 27 ~ 39.
- 28 Colwell R K, Futuyma D J. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology*, 1971, 52: 567 ~ 576.
- 29 Kotler B P, Brown J S, Hasson O. Owl predation on gerbils: the role of body size, illumination, and habitat structure on rates of predation. *Ecology*, 1991, 72: 2249 ~ 2260.
- 30 Kotler B P, Brown J S, Mitchell WA. 1994. The role of predation in shaping the behaviour, morphology and community organization of desert rodents. *Aust J Zool*, 1994, 42: 449 ~ 466.

SPACE-FOOD RESOURCE USE OF SANDY DESERT RODENT COMMUNITY WITHIN EPHEMERAL EXISTING PERIOD IN SOUTHERN FRINGE OF DZUNGARIA BASIN

HU De fu

(Xinjiang Institute of Biology, Pedology and Desert Research, the
Chinese Academy of Sciences, Urumqi, 830011)

SHENG He lin

(Department of Biology, East China Normal University, Shanghai, 200062)

Abstract The pattern of resource use by sandy desert rodent community was studied by approach of three dimensional niche, microhabitat, food and time during ephemeral existing period ranging from April to June. In microhabitat use, both two bipedal species (overlap value in space: 0.878 ~ 0.908) and two quadrupedal species (overlap value in space: 0.708 ~ 0.863) with similar biological characters show relatively high convergence in space selection although some differences in foraging and moving places among these rodents were observed. In food use, in terms of measurement of food resource spectrum in each microhabitats and food

spectrum from each species' stomach contents, all of these species tend to forage ephemeral plants that are abundant in the period, which results in similar food preference (preference coefficients mainly within ± 0.5) by these desert rodents. In combination with practical observation for activities of each species, the overlap values of three dimensional niche for each paired species were calculated, of them, more than half of these values (0.508~0.840) is over 0.5 of the theory of limiting similarity. For the reason, we consider, this is due to pulsing increase of ephemeral biomass and the lowest population densities of each species from April to June, and thus that causes no significant resource partitioning for these paired species in the community, this situation in the period, therefore, might be called non-competitive coexistence. Some divergences in space-food resource use among these species in ephemeral existing period were considered to be produced by predation risk. But these differences do not alter the fundamental pattern of resource use in the period.

Key words : Dzungaria basin; Sandy desert; Rodent community; Ephemeral