

荒漠破碎化生境中长爪沙鼠 集合种群野外验证研究

张晓东 武晓东* 付和平 袁 帅 查木哈

内蒙古农业大学生态环境学院, 草业与草地资源教育部重点实验室 呼和浩特 010019

摘要: 近年来, 人类活动和自然干扰, 导致内蒙古阿拉善荒漠区生境的破碎化, 出现了长爪沙鼠在不同斑块间的不连续分布, 每一斑块内可能存在一个局域种群, 而集合种群建立的前提条件, 是局域种群斑块状分布在离散的栖息地环境中。2002 ~ 2012 年每年的 4 ~ 10 月, 在阿拉善荒漠区禁牧、轮牧、过牧和开垦 4 种人为不同利用方式形成的生境斑块中, 采用标志重捕法对长爪沙鼠 (*Meriones unguiculatus*) 种群进行定点监测。通过分析长爪沙鼠种群动态, 计算各局域种群的灭绝风险, 利用 Spearman 秩相关系数检验种群动态的空间同步性, 同时以种群周转率对长爪沙鼠扩散能力进行评估, 以检验阿拉善荒漠区长爪沙鼠种群空间结构是否具有经典集合种群的功能。结果表明: (1) 不同生境斑块可被长爪沙鼠局域种群占据, 11 年间捕获长爪沙鼠 2 ~ 7 次不等; (2) 长爪沙鼠所有局域种群均具有灭绝风险, 在轮牧区和禁牧区灭绝率高达 1.000 0, 开垦区灭绝率最低, 也达到 0.333 4, 而本研究期间最大局域种群 (2008 年过牧区, 26 只/hm²), 在 2010 年发生了局域灭绝; (3) 不同生境斑块间没有明显的空间隔离而阻碍局域种群的重新建立, 长爪沙鼠扩散能力较强, 绝大部分月份的种群周转率在 50.0% 以上, 特别是周转率达到 100.0% 的月份较多; (4) 不同生境斑块间仅轮牧区和禁牧区中长爪沙鼠种群密度显著正相关 ($P < 0.05$), 而其他生境斑块间相关性均不显著 ($P > 0.05$), 长爪沙鼠局域种群整体显示出明显的非同步空间动态。阿拉善荒漠区长爪沙鼠种群满足作为经典集合种群物种区域续存的 4 个条件, 具有作为研究小哺乳动物集合种群的潜在价值。

关键词: 长爪沙鼠; 集合种群; 周转率; 非同步性; 荒漠

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263(2013)06-834-10

The Mongolian Gerbils Meta-population in Habitat Fragmentation in Alxa Desert: A Field Verification Study

ZHANG Xiao-Dong WU Xiao-Dong* FU He-Ping YUAN Shuai CHA Mu-Ha

College of Ecological Environment, Inner Mongolia Agricultural University,

Key Laboratory of Prataculture and Grassland Resource, Ministry of Education, Hohhot 010019, China

Abstract: Recently, Influence of human activities and natural disturbances the habitat of Alxa desert in Inner Mongolia was fragmentized, it was lead to the discontinuous distribution of Mongolian Gerbils (*Meriones unguiculatus*) between habitat patches which might be exist a local population in each one. The precondition of metapopulation establishing was that local population was patchy distribution in discrete habitats. Population

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 30760044, 31160096), 中国博士后基金项目 (No. 20090460420);

* 通讯作者, E-mail: wuxiaodong_hgb@163.com;

第一作者介绍 张晓东, 男, 博士研究生; 研究方向: 啮齿动物生态学; E-mail: zxd945@126.com。

收稿日期: 2013-01-17, **修回日期:** 2013-07-26

dynamics of Mongolian Gerbils were investigated by mark-and-recapture method from 2002 to 2012. This study was conducted in four different habitat patches by different use patterns including a prohibited-grazing site, a rotational-grazing site, an over-grazing site and a farmland. The population spatial structure of Mongolian gerbil was tested whether it had the function of a classical metapopulation, respectively, analysis the population dynamics of Mongolian gerbil, calculation the risk of extinction of local population, Spearman correlations used for determines the degree of population spatial synchrony, and the population turnover rate was evaluated for the dispersal ability of Mongolian gerbil. The results showed that: first, this region was suitable habitats for Mongolian gerbils and the different habitat patches can be occupied by local population, and it was captured two to seven times in eleven years. Second, all the local population had a risk of extinction, and rate of extinction reached 1.000 0 in prohibited-grazing site and rotational-grazing site was higher, the lowest rate of extinction in farmland which was 0.333 4. In the 2008, the largest local population had 26 individuals per hectare in over-grazing site, however, it also suffered from extinction in the 2010. Third, the habitat patches was not too isolated to prevent recolonization of the local population. The Mongolian Gerbils had strong ability of dispersal which the population turnover rate more than 50.0% at most month and especially it reached 100.0% was much more month. Fourth, there was significant positive correlation between rotational-grazing site and prohibited-grazing site in the population density of Mongolian gerbil ($P < 0.05$), but between the others habitat patches had no significant correlation ($P > 0.05$). The Mongolian gerbils population fulfills exceptionally well the four conditions of regional persistence of a species as a classical metapopulation in Alxa desert which has a potential value in small mammal metapopulation research.

Key words: Mongolian Gerbil (*Meriones unguiculatus*); Meta-population; Turnover rate; Asynchronous; Desert

近年来,由于受放牧、开垦等生产活动的影响,内蒙古阿拉善荒漠原生植被人为干扰严重。在原生生境基质为典型荒漠的区域内,形成了开垦区、轮牧区、过牧区和禁牧区等不同生境类型的破碎化栖息地斑块。长爪沙鼠(*Meriones unguiculatus*)广泛分布在内蒙中部和西部,是内蒙古自治区最主要的害鼠之一(赵肯堂 1960),但由于近年来阿拉善荒漠区生境的破碎化,出现了长爪沙鼠在不同斑块间的不连续分布。生境破碎化影响物种丰富度、种间关系、群落结构以及生态系统过程,导致生态系统退化(Kareiva et al. 1995)。不同生境斑块间有不同程度的不适宜生境相隔离,形成隔离效应,隔离或限制个体正常迁移和建群(Laurance et al. 2002)。个体滞留这样面积小、隔离度大的斑块内,种群的规模变小,近亲繁殖和遗传漂变潜在的可能性增加,降低种群的遗传多样性,影响物种的存活和进化潜力(Couvet 2002)。生境破碎化导致斑块边缘变长,引起斑块边缘的非生物环境和生物环境的剧烈变化,从而导致边缘效应

(Malcom 1994)。很多生物的灭绝过程通常按照如下几个步骤:(1)栖息地先行破碎;(2)连续分布的种群分裂成斑块状种群;(3)斑块内的种群逐一灭绝;(4)整个种群的灭绝(葛宝明等 2004)。因此,生境破碎化与物种分布和动态的响应研究已成为生态学和保护生物学最重要和最活跃的前沿研究领域之一(Dami et al. 2012, Spinozzi et al. 2012)。

由于片断化生境的随机变化,生存于小生境片断中的种群具有很高的灭绝风险(武正军等 2003)。而个体在斑块间的扩散作用,又可能在那些已灭绝的栖息地斑块中重新建立起新的种群(徐基良等 2004)。生境的破碎化使原本连续分布的种群以集合的方式生存(Li et al. 2001),集合种群概念正是用来描述一组由扩散事件联系在一起的灭绝与重建动态平衡的亚种群。早期集合种群理论,现在被称为经典集合种群理论,是指在一定的区域内,由若干相邻的、半隔离的,又有一定的功能联系(一定程度的个体迁移)的局域种群组成的集合体(Levins

1969)。集合种群理论的中心主题是研究灭绝和重建,但并非所有空间结构种群是严格意义上的经典集合种群(Fronhofer et al. 2012)。恰当的经典集合种群结构证据在实验研究中仍缺乏,物种很少符合经典集合种群的分布(Driscoll et al. 2010)。最明显的经典集合种群当然是庆网蛱蝶(*Melitaea cinxia*),这似乎是仅有的明确的例子(Hanski et al. 1994)。其他种群作为经典集合种群结构仍具有争论,如寒冷宝蛱蝶(*Boloria aquilonaris*),在一个景观中具有下降的非平衡结构,在其另一个景观中接近100.0%占据(Baguette 2004)。以及美洲鼠兔(*Ochotona princeps*),使用占据格局鉴定焦点种群作为集合种群,能够在模型中运用完全不同的机制(空间相关的灭绝)来进行重现(Clinchy et al. 2002)。因此,真正的经典集合种群结构在自然中似乎是稀有的(Fronhofer et al. 2012)。这也正是当今集合种群研究中理论和模型研究发展较为深入而野外实验研究证据较为缺乏的现实。

集合种群通常很难被鉴定,为此 Hanski 等(1995)提出检测种群网络作为经典集合种群的四个条件:(1)栖息地斑块支持局域繁殖种群。(2)所有局域种群均具有灭绝风险,没有足够大的单一种群来确保长期幸存。(3)生境斑块不可过于隔离而阻碍局域种群的重新建立。(4)局域种群动态非同步,使所有局域种群不可能同时发生灭绝。根据这些条件,经典集合种群结构能够明确地与其他空间结构种群系统相区分,如大陆岛屿、源汇、斑块化和非平衡集合种群(Harrison 1991)。基于上述理论,Elmhagen 等(2001)发现集合种群动态在小哺乳动物中的证据,但在大型哺乳动物中很少支持。Olivier 等(2009)对1991~2007年有关集合种群的研究文献进行了分析,表明支持经典集合种群标准的均为小哺乳动物,分别为灰林负鼠(*Philander opossum*)、美洲鼠兔(*Ochotona princeps*)、黑尾土拨鼠(*Cynomys ludovicianus*)、黑田鼠(*Microtus agrestis*)和圆尾麝鼠(*Neofiber alleni*)。因此,小哺乳动物相对较易满足上述条

件,长爪沙鼠同样是一种体型较小的小哺乳动物。本文以长爪沙鼠种群为研究对象,分析其2002~2012年11年间的种群动态及空间格局,运用上述理论检验阿拉善荒漠区长爪沙鼠种群空间结构是否具有经典集合种群的功能,试图为集合种群理论研究提供充分的实验性证据。

1 研究区概况和研究方法

1.1 研究区自然概况 研究区位于内蒙古阿拉善左旗南部典型荒漠区,地理坐标为东经 $104^{\circ}10'$ ~ $105^{\circ}30'$,北纬 $37^{\circ}24'$ ~ $38^{\circ}25'$,地处腾格里沙漠东缘。该地区的草地类型是典型的温性荒漠,植被稀疏,结构单调,覆盖度低。植物种类贫乏,主要以旱生、超旱生和盐生的灌木、半灌木、小灌木和小半灌木为主。建群植物以柽柳科(*Tamaricaceae*)、蒺藜科(*Zygophyllaceae*)和藜科(*Chenopodiaceae*)物种为主。地形起伏不平,丘陵、沙丘与平滩相间。气候为典型的高原大陆性气候,冬季严寒、干燥,夏季酷热,昼夜温差大,极端最低气温 -36°C ,最高气温 42°C 。年平均气温 $8\sim 10^{\circ}\text{C}$,无霜期156 d。年降水量 $63\sim 288\text{ mm}$,且降水极不均匀,主要集中在7~9月份。年蒸发量 $3\ 000\sim 4\ 700\text{ mm}$ 。土壤为棕漠土,淋溶作用微弱,土质松散、瘠薄,表土有机质含量 $1.0\%\sim 1.5\%$,含有较多的可溶性盐。

在原生生境植被条件一致的情况下,依据该地区对草地利用方式的不同,选择4种不同干扰类型的生境斑块作为取样样区,样区的植被特征如下:

①禁牧区,面积 206.6 hm^2 ,在原生植被基础上,自1997年开始围封禁牧,植被以刺叶柄棘豆(*Oxytropis aciphylla*)和白沙蒿(*Artemisia sphaerocephala*)为主,其次为短脚锦鸡儿(*Caragana brachypoda*)、红砂(*Reaumuria songarica*)和油蒿(*Artemisia ordosica*)等小灌木,草本以虫实(*Corispermum mongolicum*)、沙米(*Agriophyllum pungens*)和糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)为主,伴生有雾冰藜(*Bassia dasyphylla*)等一年生植物,植被盖度较

高,为 23.0%。

② 轮牧区,面积 173.3 hm^2 ,1995 年开始采取围栏轮牧的利用方式,划分为 3 个区,轮牧 50~60 只成年羊,每区放牧的时间为 1.5 个月,3 个区轮替放牧。植被以红砂建群,其次为短脚锦鸡儿、白刺(*Nitraria* ssp.)和霸王(*Sarcosygium xanthoxylon*)等多年生小灌木,草本植物以糙隐子草、雾冰藜、白草(*Pennisetum centrasiacicum*)和条叶车前(*Plantago lessingii*)为主,植被盖度 19.7%。

③ 过牧区,面积 146.6 hm^2 ,连续放牧,放牧 550~620 只羊,荒漠草原理论载畜量 0.63~1.07 只羊单位/ hm^2 ,该区的放牧强度为 3.75~4.23 只羊单位/ hm^2 。植被以红砂建群,伴生有霸王、白刺、短脚锦鸡儿和驼绒藜(*Ceratoides latens*)等多年生小灌木,草本以牛心朴子(*Cynanchum komarovii*)和骆驼蓬(*Peganum harmala*)多年生植物为主,伴生有白草和虫实等一年生植物,植被盖度较低,为 16.4%。

④ 开垦区,面积 180.0 hm^2 ,1994 年开垦。植被主要以人工种植的梭梭(*Haloxylon ammodendron*)为主,伴生有短脚锦鸡儿等小灌木,草本以牛尾蒿(*Artemisia dubia*)、雾冰藜和条叶车前等一年生杂类草为主,植被盖度可达 23.5%。

1.2 研究方法

1.2.1 啮齿动物调查方法 2002~2012 年,上述 4 种不同干扰类型的生境中分别选取 2 个固定的标志流放地,面积为 1.0 hm^2 ,采用标志重捕法。每年 4~10 月的月初进行野外调查取样,每个样地布放 56 个活捕笼,笼距 $\times$ 行距为 15.0 m $\times$ 15.0 m,每个鼠笼内放置一个木盒,以防止捕获的个体死亡。啮齿动物种群数量的调查时间为每年 4~10 月的月初,为了保证数据的可比性,所有样地同一天布笼,同一天收笼,每月连捕 4 d,诱捕期每天上午 8:00~9:00 时和下午 17:00~18:00 时各检查一次样地。夏季 7 月和 8 月,为防止捕获个体晒死,上午查笼后关闭鼠笼,下午再开笼(张福顺等 2011)。对长爪沙鼠采用剪趾的方式进行标记,该方法简单、经济、易行,国内进行啮齿动物研究时多采

用该方法(张旭等 2012,陈千权等 2013)。记录所捕个体的种名、性别、体重、繁殖状况及捕获位置,标志后原地释放。

1.2.2 统计方法 在标志重捕过程中,根据捕捉日历法(the calendar of capture method)估计每一诱捕期种群的最小存活数(minimum number of animal known to be alive, MNA),计算每一诱捕期 2 个样地最小存活数的均值,作为该月的种群密度(只/ hm^2)。再通过统计 2 个样地每年捕获最小存活数的均值,作为该年的种群密度。根据 2002~2012 年不同生境斑块中长爪沙鼠的捕获情况,各年度中长爪沙鼠在某一斑块中被捕获表明该斑块被长爪沙鼠占据,反之则表明该斑块空闲。

运用 Clark 等(1994)的方法以最大似然估计为基础,利用马尔可夫模型对物种的灭绝率(extinction rate)和占据率(colonization rate)进行估算的方法,计算长爪沙鼠局域种群的灭绝率和占据率,以此评估不同生境斑块长爪沙鼠种群的灭绝风险和灭绝后种群重建的可能性。该方法在研究中运用物种存在和不存在时间序列估算灭绝和占据率,其中灭绝率被定义为在连续调查期间种群发生灭绝的概率,而物种从不存在到存在的转换,可认为是占据率(Lima et al. 1996)。

P 表示在调查期间物种存在,A 表示物种不存在,因此我们认为有以下 4 种转换:PP、PA、AA 和 AP。AP 结果意味着占据事件,而 PA 意味着灭绝。但 PP 同样意味灭绝已经发生,其中占据伴随在同样的调查间隔中。为了计算隐藏在灭绝中 PP 的概率,我们需要定义占据概率 λ 和消失概率 δ ,消失概率是指相同调查间隔中由于重新迁入造成的误差所伴随的灭绝概率。则有: $\lambda \approx N_{AP}/(N_{AP} + N_{AA})$, $\delta \approx N_{PA}/(N_{PA} + N_{PP})$,式中, λ 表示占据概率, δ 表示消失概率, N_{AP} 表示连续调查期间物种从不存在到存在的转换事件的数量, N_{AA} 表示物种连续不存在转换事件的数量, N_{PA} 表示连续调查期间物种从存在到不存在的转换事件的数量, N_{PP} 表示物种连续存在转换事件的数量。

为了支持上述估算公式,Clark 等(1994)绘制了3种概率的马尔可夫路径(图1)。 δ 和 λ 能够从数据中估算,则灭绝概率 μ 的计算公式为 $\mu \approx \delta / (1 - \lambda)$,其中, $0 \leq \mu \leq 1, 0 \leq \lambda \leq 1$,由公式 $\delta = \mu(1 - \lambda)$ 可知 $0 \leq \delta \leq (1 - \lambda)$,因此计算出 μ 大于1时,违反上述约束,对于这种情况 Clark 等(1994)提出估算消失概率 λ 和灭绝概率 μ 最合理的公式: $\mu \approx 1, \lambda \approx (N_{PP} + N_{AP}) / \sum N$, $\sum N$ 是所有类型转换事件的和。

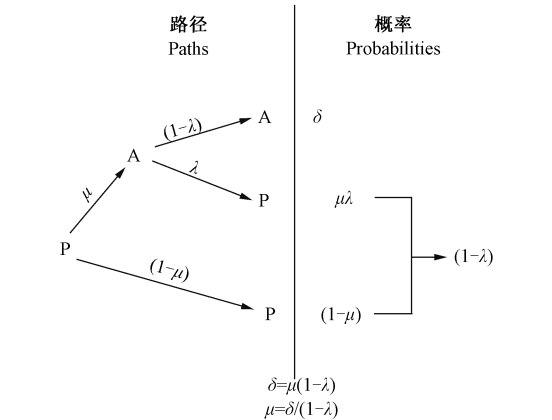


图1 在一次调查期间由于存在与否导致第二次调查的马尔可夫路径(Rosenzweig et al. 1994)

Fig.1 The Markov pathways that lead to a second census from a presence during one census (Rosenzweig et al. 1994)

图中P表示在调查期间物种存在,A表示物种不存在, μ 表示灭绝概率, λ 表示占据概率, δ 表示消失概率。Symbolizing presence of species in the census with a P and absence with an A, the probability of colonization is λ , that of extinction is μ , the probability of a disappearance is δ .

运用种群密度变动趋势和Spearman秩相关系数检验种群动态的空间同步性,分别以各年不同生境斑块中的种群密度作为Spearman秩相关分析的数量指标。如果不同生境斑块种群密度之间呈显著正相关,则说明这两个种群具有空间同步性,否则为非空间同步动态。Spearman秩相关系数属于非参数检验,它并不要求数据服从何种分布(王琳等2004)。

本研究中,长爪沙鼠没有直接观测到在不同生境斑块间扩散,我们运用种群的周转率(turnover rate)对其扩散能力进行评估。种群

的周转率是指种群个体数量的变化和更新,我们用以下公式对种群周转率进行了分析(Briner et al. 2007): $\theta_T = \frac{\gamma}{N_{(T)}}$,式中, θ 是种群周转率,表示种群的更新率, γ 是T时间内种群中存在的新个体的总数, N 是种群总个体数量。

所有数据的统计分析和图表处理均在SAS 9.2和Excel 2003软件中进行。

2 结果

分析2002~2012年不同生境斑块中长爪沙鼠的捕获情况,不同生境斑块占据情况存在一定差异,开垦区共被占据7次,而过牧区、轮牧区和禁牧区11年间均只被占据2次。2008年4种类型生境斑块均被占据,而2002年和2005~2007年4种生境斑块均未被长爪沙鼠占据(表1)。

表1 不同生境斑块长爪沙鼠种群占据动态

Table 1 The dynamics of patches occupied by Meriones unguiculatus population in different habitat patches

年度 Year	生境 Habitat			
	开垦区 Farmland area	过牧区 Over grazing area	轮牧区 Rotational grazing area	禁牧区 Prohibited grazing area
2002	0	0	0	0
2003	1	0	0	0
2004	1	0	0	0
2005	0	0	0	0
2006	0	0	0	0
2007	0	0	0	0
2008	1	1	1	1
2009	1	1	0	0
2010	1	0	0	0
2011	1	0	0	0
2012	1	0	1	1

1表示斑块占据;0表示斑块空闲。
1 the patch were occupied; 0 the patch was unoccupied.

利用不同生境斑块中长爪沙鼠种群占据动态,计算不同生境斑块中长爪沙鼠种群的灭绝率和占据率。禁牧区和轮牧区中长爪沙鼠种群具有较高的灭绝风险,灭绝率达到1.0000;过牧区次之,灭绝率为0.5714;开垦区灭绝风险相对最小,灭绝率为0.3334。开垦区长爪沙鼠种群发生灭绝后重建的可能性较高,占据率为

0.500 0,而过牧区、轮牧区和禁牧区重建可能性较低,占据率分别为 0.125 0、0.200 0 和 0.200 0(表 2)。

2002~2012 年不同生境斑块中长爪沙鼠种群密度年际波动较大,开垦区中 2002 年和 2005~2007 年均无捕获,过牧区中仅在 2008 年和 2009 年捕获长爪沙鼠,轮牧区和禁牧区仅在 2008 年和 2012 年捕获长爪沙鼠。其中 2008 年过牧区长爪沙鼠种群在本研究期间种群密度最大,为 26 只/hm²(图 2)。不同生境斑块间长爪沙鼠种群年度变动趋势存在一定差异,仅轮

牧区和禁牧区中长爪沙鼠种群密度显著正相关($P<0.05$),种群具有较高的空间同步性动态。其他生境斑块间相关性均不显著($P>0.05$),种群动态不具有空间同步性(表 3)。

种群周转率表示个体数量的变化和更新,其高低主要由新个体的比例决定,值越大表明种群中新个体的比例越高。不同生境斑块中长爪沙鼠的种群周转率均很高,大部分年份的周转率均在 50.0% 以上,这表明种群中半数以上的个体发生了更新。除 2012 年的开垦区以外,其余生境斑块在下一年度种群被全部更新,种

表 2 不同生境斑块长爪沙鼠的灭绝率和占据率计算过程

Table 2 The calculation process of extinction and colonization rates of *Meriones unguiculatus* population in different habitat patches

年度 Year		生境 Habitat			
		开垦区 Farmland area	过牧区 Over grazing area	轮牧区 Rotational grazing area	禁牧区 Prohibited grazing area
转换类型数量 The number of transition types	N_{PP}	5.000 0	1.000 0	0.000 0	0.000 0
	N_{PA}	1.000 0	1.000 0	1.000 0	1.000 0
	N_{AP}	2.000 0	1.000 0	2.000 0	2.000 0
	N_{AA}	2.000 0	7.000 0	7.000 0	7.000 0
占据概率 Colonization rates	λ	0.500 0	0.125 0	0.200 0	0.200 0
消失概率 Disappearance rates	δ	0.166 7	0.500 0	1.000 0	1.000 0
灭绝概率 Extinction rates	μ	0.333 4	0.571 4	1.000 0	1.000 0

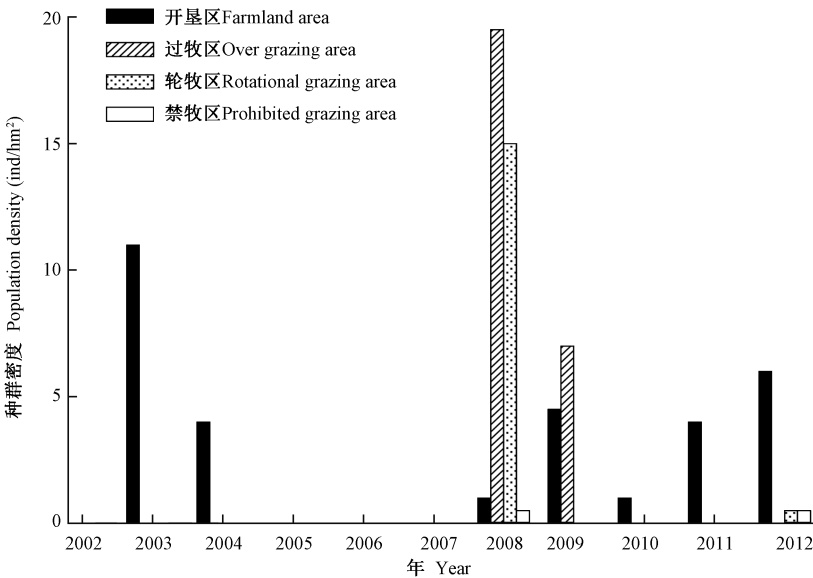


图 2 2002~2012 年长爪沙鼠种群密度

Fig.2 The population density of *Meriones unguiculatus* from 2002 to 2012

表 3 不同生境斑块长爪沙鼠种群密度相关系数矩阵

Table 3 The correlation coefficient matrix for population density of *Meriones unguiculatus* in different habitat patches

	生境 Habitat		
	开垦区 Farmland area	过牧区 Over grazing area	轮牧区 Rotational grazing area
过牧区 Over grazing area	0.166 4		
轮牧区 Rotational grazing area	0.235 8	0.500 0	
禁牧区 Prohibited grazing area	0.268 3	0.442 2	0.995 0 *

* 表示显著性在 0.05 水平。
* significant correlation level is $P < 0.05$.

群周转率为 100.0%,同时,各年度内种群周转率均表现为逐渐下降的趋势。开垦区中($n = 24$),13 个捕鼠期的种群周转率为 100.0%,20 个捕鼠期的种群周转率为 50.0% 以上。过牧区中,7 个捕鼠期($n = 9$)的种群周转率在 50.0% 以上。轮牧区中所有捕鼠期的种群周转率均在 50.0% 以上,而禁牧区中最高,均为 100.0%(图 3)。

3 讨论

放牧是荒漠生态系统最主要的人为干扰因

素之一,放牧通过牲畜的啃食和践踏作用影响生境(王利清等 2006),增加了草地水分、氮和其他土壤营养物质在时空分布上的异质性(刘志民等 2002),使得区域内资源利用、物种组成、植被结构发生高度变异(Collins et al. 2006)。阿拉善荒漠区正是由于受放牧、开垦等人为干扰的影响,形成了开垦区、轮牧区、过牧区和禁牧区等不同利用方式的栖息地斑块。长爪沙鼠生境本身是连续化的,但由于生境的破碎化从而形成斑块镶嵌结构,生境破碎化使连续的生境被分割成许多小生境片段,每一斑块内可能存在一个局域种群(或称为子种群或亚种群)。集合种群建立的前提条件,是局域种群斑块状分布在离散的栖息地环境中,栖息地破碎化就产生了这样的格局(葛宝明等 2004)。本文研究结果表明,上述生境斑块在不同年度,被长爪沙鼠局域种群占据 2~7 次不等,表明不同生境斑块可被长爪沙鼠局域种群占据。Clark 等(1994)的方法更简单,利用数据更有效,比其他估算局域种群的灭绝和占据率的方法更具有优势(Lima et al. 1996)。长爪沙鼠种群数量年际变化很大,可相差 20 倍以上,特别是在荒漠地区变化更为明显(夏武平等 1982),这与本研究结果一致。长爪沙鼠局

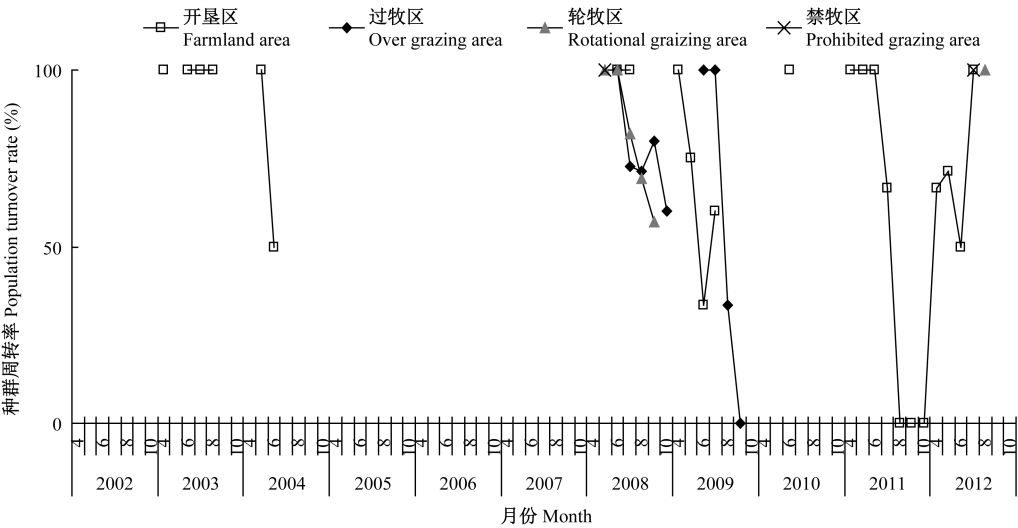


图 3 不同生境斑块长爪沙鼠种群月周转率

Fig. 3 The monthly turnover rate of *Meriones unguiculatus* in different habitat patches

域种群在轮牧区和禁牧区灭绝率高达 1.000 0, 开垦区灭绝率最低也达到 0.333 4。2008 年过牧区出现了最大局域种群 (26 只/hm²), 2009 年该种群减少为 8 只/hm², 2010 年该种群局域灭绝。这表明不同生境斑块中长爪沙鼠局域种群均有很高的灭绝风险。

根据集合种群理论, 局域种群灭绝后, 由于不同斑块个体的扩散作用, 又可能在那些已灭绝的栖息地斑块中重新建立起新的局域种群。集合种群理论基于扩散相结合的局域种群灭绝和重建 (Krauss et al. 2003), 扩散通过影响斑块重建率而成为影响斑块化种群动态的一个重要因子, 距离和物种的扩散能力相互作用决定了扩散的成功率, 但是斑块的空间结构同样也是至关重要的 (朱丽等 2010)。张知彬等 (1998) 研究表明, 长爪沙鼠扩散能力很强, 平均距离 698.9 m, 较远距离为 1 570.0 m, 最长距离可达 4 120.0 m。本研究中不同取样地点间最小距离 216.3 m, 最大距离 3 890.0 m, 这个距离与长爪沙鼠的扩散范围相吻合。但在本研究期间, 没有同一个体在不同取样地点捕获的记录。这可能是由于长爪沙鼠在该区域为稀有种 (张福顺等 2011), 大部分年份在不同生境斑块中密度均较低。同时, 长爪沙鼠寿命较短, 为 1.5~2 年 (张芳等 2005), 不同生境斑块间的扩散在一个生命周期内可能无法实现。本研究期间长爪沙鼠种群周转率较高, 绝大部分月份的种群周转率在 50.0% 以上, 特别是周转率达到 100.0% 的月份较多, 这表明每个捕鼠期中捕获的均为新个体。而较高的种群周转率, 预示着种群与周围的其他种群之间不断地进行个体迁入和迁出 (艾尼瓦尔等 2005), 种群的扩散能力较强, 进一步表明长爪沙鼠较高的扩散率。但 2002~2007 年过牧区、轮牧区和禁牧区这 3 种生境斑块一直处于空闲状态, 直到 2008 年均被长爪沙鼠占据, 表明其局域种群重建过程缓慢, 这可能与长爪沙鼠家族群居的特性有关 (张芳等 2005)。经典集合种群中, 局域种群是由适量的迁移连接的, 一方面避免彻底的隔离, 但另一方面无需更多的迁移 (Fronhofer et

al. 2012)。如果其太高, 我们称之为斑块化种群, 如果扩散太低种群在个体斑块中被隔离 (Harrison 1991)。本文研究表明, 长爪沙鼠的扩散率很高, 但在不同生境斑块间的扩散过程较慢, 迁移率较低, 不形成斑块化种群。本研究中, 不同生境斑块间没有明显的空间隔离, 隔离栖息地斑块的主要是人为进行划区放牧而设立的围栏以及道路。因此, 长爪沙鼠局域种群在 4 种生境斑块中具有重建的可能性, 特别是在开垦区重建的可能性最大, 整体表现出明显的种群周转。

Szacki (1999) 在研究波兰西部位于农业区域的六个造林地中小哺乳动物集合种群, 不同生境斑块间被 10.0 m 宽的道路隔离, 这与我们的研究相似。且相邻斑块间距离为 5.0~900.0 m, 研究区域总面积为 20.3 hm²。经典集合种群研究中尺度差异很大, 美洲鼠兔集合种群长期动态研究中, 其研究区域面积为 1 200.0 hm² (Moilanen et al. 1998)。而黑田鼠集合种群动态研究中, 岛屿间最大距离小于 8 000.0 m, 岛屿总面积仅为 170.0 hm² (Crone et al. 2001)。表明在经典集合种群研究中没有明确的尺度限制, 本研究中研究区总面积为 706.5 hm², 在 4 种生境斑块中分别选取 2 块具有代表性的 1.0 hm² 标志重捕样地。

空间同步性是指地理分隔种群的丰富度或其他时间变化特征同时发生变化的现象, 一般指种群密度波动的空间共变性 (Liebhold et al. 2004)。对不同生境斑块中长爪沙鼠种群密度年际动态进行了分析, 以揭示其种群动态在空间上趋同或趋异特征。本研究利用两个种群数量序列的相关系数衡量种群变动的同步性, 当相关性达到显著水平时, 认为两个种群的变动具有空间同步性。该方法是许多空间同步性研究采用的基本分析方法 (Shanker et al. 1999, 张福顺等 2011)。本研究中轮牧区和禁牧区长爪沙鼠局域种群动态具有较高的空间同步性, 但其他生境斑块间空间同步性较低, 整体显示出明显的非同步空间动态。这与张福顺等 (2011) 在该区域研究结果较为一致, 群落中仅

优势种子午沙鼠具有高的空间同步性。种群同步性动态已经在数个物种中被证明,许多物种在较大地理区域种群动态是同步的 (Matter 2001),而在古北区苔原西伯利亚旅鼠 (*Lemmus sibiricus*) 种群动态是非同步的 (Erlinge et al. 1999)。三个主要的机制被用来解释种群动态的同步性, Moran 效应 (Moran 1953)、扩散作用 (Ranta et al. 1995)、捕食作用 (Huitu et al. 2005)。该区域中放牧干扰对啮齿动物种群动态的空间同步性具有重要影响 (张福顺等 2011),同时,啮齿动物种群对不同干扰方式敏感性反应的明显差别 (武晓东等 2006),造成了不同生境斑块间长爪沙鼠各局域种群动态的非同步,但该区域中产生长爪沙鼠局域种群非同步性动态的机制还需进一步探讨。经典集合种群长期续存本质上是由于局域种群动态的非同步性 (Hanski 1998),由于同步性是与集合种群整体灭绝可能性直接相关,在这样的系统中同步性的存在具有特别的意义 (Heino et al. 1997)。集合种群空间同步性越高,其预期的续存时间越短。这是因为,如果所有的局域种群动态都是同步的,那么当一个走向灭绝,其他所有的将遭受相同的命运,而如果空间同步性较低,这种较低的同步性使得尚未灭绝的种群向临近适宜生境斑块迁移,有重建灭绝局域种群的作用 (Liebhold et al. 2004)。

阿拉善荒漠区长爪沙鼠种群很好地满足经典集合种群物种区域续存的 4 个条件,而且具有明显种群周转,是一个典型小型哺乳动物集合种群实例。长爪沙鼠通过不同斑块间的扩散,来消除生境破碎化对种群的空间隔离和灭绝等影响。由于环境条件和生活史特征的差异,长爪沙鼠不同生境斑块间扩散过程较慢,这也是本研究中未直接观测到同一个体在不同样地中被捕获的原因。但本研究中部分长期空闲斑块的占据,主要是由于长爪沙鼠的扩散而局域重建。因此,在后续的研究中应着重对长爪沙鼠的扩散进行监测,特别是其扩散方式等方面的研究。

参 考 文 献

- Baguette M. 2004. The classical metapopulation theory and the real, natural world: a critical appraisal. *Basic and Applied Ecology*, 5(3): 213–224.
- Briner T, Favre N, Nentwig W, et al. 2007. Population dynamics of *Microtus arvalis* in a weed strip. *Mammalian Biology*, 72(2): 106–115.
- Clark C W, Rosenzweig M L. 1994. Extinction and colonization processes: parameter estimates from sporadic surveys. *The American Naturalist*, 143(4): 583–594.
- Clinchy M, Haydon D T, Smith A T. 2002. Pattern does not equal process: What does patch occupancy really tell us about metapopulation dynamics? *The American Naturalist*, 159(4): 351–362.
- Collins S L, Smith M. 2006. Scale-dependent interaction of fire and grazing on community heterogeneity in tallgrass prairie. *Ecology*, 87(8): 2058–2067.
- Couvet D. 2002. Deleterious effects of restricted gene flow in fragmented populations. *Conservation Biology*, 16(2): 369–376.
- Crone E E, Doak D, Pokki J. 2001. Ecological influences on the dynamics of a field vole metapopulation. *Ecology*, 82(3): 831–843.
- Dami F D, Mwanats G S, Manu S A. 2012. The effects of forest fragmentation on species richness on the Obudu Plateau, south-eastern Nigeria. *African Journal of Ecology*, 51(1): 32–36.
- Driscoll D A, Kirkpatrick J B, McQuillan P B, et al. 2010. Classic metapopulations are rare among common beetle species from a naturally fragmented landscape. *Journal of Animal Ecology*, 79(1): 294–303.
- Elmhagen B, Angerbjörn A. 2001. The applicability of metapopulation theory to large mammals. *Oikos*, 94(1): 89–100.
- Erlinge S, Danell K, Frodin P, et al. 1999. Asynchronous population dynamics of Siberian lemmings across the Palaearctic tundra. *Oecologia*, 119(4): 493–500.
- Fronhofer E A, Kubisch A, Hilker F M, et al. 2012. Why are metapopulations so rare? *Ecology*, 93(8): 1967–1978.
- Hanski I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature*, 396(6706): 41–49.
- Hanski I, Kuussaari M, Nieminen M. 1994. Metapopulation structure and migration in the butterfly *Melitaea cinxia*. *Ecology*, 75(3): 747–762.
- Hanski I, Pakkala T, Kuussaari M, et al. 1995. Metapopulation persistence of an endangered butterfly in a fragmented landscape. *Oikos*, 72(1): 21–28.

- Harrison S. 1991. Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42(1/2): 73–88.
- Heino M, Kaitala V, Ranta E, et al. 1997. Synchronous dynamics and rates of extinction in spatially structured populations. *Proceedings Royal Society of London: Biological Sciences*. 264(1381): 481–486.
- Huitu O, Laaksonen J, Norrdahl K, et al. 2005. Spatial synchrony in vole population fluctuations—a field experiment. *Oikos*, 109(3): 583–593.
- Kareiva P, Wennergren U. 1995. Connecting landscape patterns to ecosystem and population processes. *Nature*, 373(6512): 299–302.
- Krauss J, Steffan-Dewenter I, Tschamtkke T. 2003. Local species immigration, extinction, and turnover of butterflies in relation to habitat area and habitat isolation. *Oecologia*, 137(4): 591–602.
- Laurance W F, Lovejoy T E, Vasconcelos H L, et al. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology*, 16(3): 605–618.
- Levins R. 1969. Some demographic and genetics consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the ESA*, 15(3): 237–240.
- Li L, Lin Z S. 2001. Patchy environment as a factor of complex plankton dynamic. *Physical Review E*, 64(2): 1–7.
- Liebold A, Koenig W D, Björnstad O N. 2004. Spatial synchrony in population dynamics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35: 467–490.
- Lima M, Marquet P A, Jaksic F M. 1996. Extinction and colonization processes in subpopulations of five neotropical small mammal species. *Oecologia*, 107(2): 197–203.
- Malcom J R. 1994. Edge effects in Central Amazonian forest fragments. *Ecology*, 75(8): 2438–2445.
- Matter S F. 2001. Synchrony, extinction, and dynamics of spatially segregated, heterogeneous populations. *Ecological Modeling*, 141(1/3): 217–226.
- Moilanen A, Smith A T, Hanski I. 1998. Long-term dynamics in a metapopulation of the American pika. *The American Naturalist*, 152(4): 530–542.
- Moran P. 1953. The statistical analysis of the Canadian lynx cycle. II. Synchronization and meteorology. *Australian Journal of Zoology*, 1(3): 291–298.
- Olivier P I, Van Aarde R J, Ferreira S M. 2009. Support for a metapopulation structure among mammals. *Mammal Review*, 39(3): 178–192.
- Ranta E, Kaitala V, Lindstrom J, et al. 1995. Synchrony in Population Dynamics. *Biological Sciences*, 262(1364): 113–118.
- Rosenzweig M L, Clark C W. 1994. Island extinction rates from regular censuses. *Conservation Biology*, 8(2): 491–494.
- Shanker K, Sukumar R. 1999. Synchrony in small mammal populations of montane forest patches in southern India. *Journal of Animal Ecology*, 68(1): 50–59.
- Spinozzi F, Battisti C, Bologna M A. 2012. Habitat fragmentation sensitivity in mammals: a target selection for landscape planning comparing two different approaches (bibliographic review and expert based). *Rendiconti Lincei*, 23(4): 365–373.
- Szacki J. 1999. Spatially structured populations: how much do they match the classic metapopulation concept? *Landscape Ecology*, 14(4): 369–379.
- 艾尼瓦尔, 马合木提, Airold J P. 2005. 农田周围生态保留带中普通田鼠的种群生态学: 种群数量动态及结构. *动物学杂志*, 40(5): 43–49.
- 陈千权, 曲家鹏, 张堰铭. 2013. 高原鼠兔繁殖期攻击行为的动态格局. *兽类学报*, 33(1): 63–67.
- 葛宝明, 鲍毅新, 郑祥. 2004. 动物栖息地片断化效应以及集合种群研究现状. *东北林业大学学报*, 32(1): 35–38.
- 刘志民, 赵晓英, 刘新民. 2002. 干扰与植被的关系. *草业学报*, 11(4): 1–9.
- 王琳, 张金屯. 2004. 历山山地草甸优势种的种间关联和相关分析. *西北植物学报*, 24(8): 1435–1440.
- 王利清, 武晓东, 付和平, 等. 2006. 不同干扰方式对荒漠植物与啮齿动物群落的作用. *内蒙古农业大学学报*, 27(3): 46–52.
- 武晓东, 付和平. 2006. 人为干扰下荒漠啮齿动物群落格局——变动趋势与敏感性反应. *生态学报*, 26(3): 849–861.
- 武正军, 李义明. 2003. 生境破碎化对动物种群存活的影响. *生态学报*, 23(11): 2424–2435.
- 夏武平, 廖崇惠, 钟文勤, 等. 1982. 内蒙古阴山北部农业区长爪沙鼠的种群动态及其调节的研究. *兽类学报*, 2(1): 51–69.
- 徐基良, 张正旺, 郑光美. 2004. 鸟类栖息地片段化研究的理论基础. *生物学通报*, 39(11): 9–12.
- 张芳, 庄晓伟, 刘振才. 2005. 吉林省长爪沙鼠的现状研究. *中国媒介生物学及控制杂志*, 16(5): 388–389.
- 张福顺, 武晓东, 付和平, 等. 2011. 不同干扰下荒漠啮齿动物种群动态的空间同步性. *兽类学报*, 31(2): 211–218.
- 张旭, 鲍毅新, 刘军, 等. 2012. 陆桥岛屿环境下社鼠种群数量的估算方法. *生态学报*, 32(5): 1562–1569.
- 张知彬, 王祖望. 1998. 农业重要害鼠的生态学及控制对策. 北京: 海洋出版社, 222–223.
- 赵肯堂. 1960. 长爪沙鼠(*Meriones unguiculatus* Milne-Edwards)的生态观察. *动物学杂志*, 4(4): 155–157.
- 朱丽, 卢剑波, 余林. 2010. 复合种群中扩散的研究进展. *生态学杂志*, 29(5): 1008–1013.