

云南省玉龙鼠疫疫源地小型兽类 垂直空间与季节生态位分析

刘美琪^{①②} 刘正祥^① 张长国^① 邵宗体^①

浦恩念^① 段兴德^① 高子厚^{①*}

① 云南省地方病防治所 大理 671000; ② 大理大学公共卫生学院 大理 671000

摘要: 2015年4至12月,以玉龙鼠疫疫源地的核心区文笔山为样区,在2400 m以上海拔区间划分4个垂直生态带,采用夹夜法进行四个季节的小型兽类调查。根据生态位宽度指数(B_i)和生态位重叠指数(C_{ih})对该地区小型兽类垂直空间与季节生态位特征进行分析。调查共布鼠夹8028次,捕获小型兽类1583只,包括4目6科12属23种,其中,优势种齐氏姬鼠(*Apodemus chevrieri*)、大绒鼠(*Eothenomys miletus*)和中华姬鼠(*A. draco*)的垂直空间、季节以及时空二维生态位宽度指数较大,在4个季节的4个垂直空间均有分布。黑腹绒鼠(*E. melanogaster*)的垂直空间生态位宽度指数最高,对垂直空间资源利用最优。稀有种社鼠(*Niviventer confucianus*)、褐家鼠(*Rattus norvegicus*)、侧纹岩松鼠(*Sciurotamias forresti*)、南小麝鼯(*Crocidura horsfieldi*)、臭鼯鼯(*Suncus murinus*)和黄腹鼯(*Mustela sibirica*)的垂直空间、季节以及时空二维生态位宽度指数均近似为0,在资源轴分布上具有单一性。在垂直空间和季节生态位重叠方面, $C_{ih} > 0.3$ 的种对分别为147对和152对,分别占总种对的58.10%和60.08%,大部分为与优势种和常见种组成的种对。 $C_{ih} = 0$ 的种对分别为42对和37对,占比16.60%和14.62%,大部分为与稀有物种组成的种对。在季节方面, $C_{ih} > 0.6$ 的种对有78对,占总种对的30.81%。巢鼠(*Micromys minutus*)和黄腹鼯、侧纹岩松鼠和臭鼯鼯、南小麝鼯和玉龙绒鼠(*E. proditor*)3对小型兽类的垂直空间 $C_{ih} = 1$ 。巢鼠和南小麝鼯、臭鼯鼯、滇绒鼠(*E. eleusis*)和中麝鼯(*C. russula*)、黄腹鼯,中麝鼯和黄腹鼯,南小麝鼯和臭鼯鼯,6对小型兽类季节 $C_{ih} = 1$ 。结果说明,玉龙县小型兽类优势种、常见种生态位宽度和生态位重叠指数均高于稀有种,但整体对空间的占有利用合理,各种群在群落中具有各自的生态位,保证了种群相对稳定。此调查可为当地鼠疫等自然疫源性疾病的宿主动物调查和研究提供基础数据。

关键词: 玉龙鼠疫疫源地; 小型兽类; 生态位宽度; 生态位重叠

中图分类号: Q958 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263 (2021) 03-338-13

Analysis on Vertical Spatial and Seasonal Ecological Niche of Small Mammals in Yulong Plague Foci of Yunnan Province

LIU Mei-Qi^{①②} LIU Zheng-Xiang^① ZHANG Chang-Guo^① SHAO Zong-Ti^①

PU En-Nian^① DUAN Xing-De^① GAO Zi-Hou^{①*}

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 81660554, 30960331) ;

* 通讯作者, E-mail: yngzh@126.com;

第一作者介绍 刘美琪, 女, 硕士研究生; 研究方向: 流行病与群落生态学; E-mail: yngzh@126.com。

收稿日期: 2020-08-28, 修回日期: 2020-12-30 DOI: 10.13859/j.cjz.202103003

① *Yunnan Institute of Endemic Diseases Control and Prevention, Dali 671000;*

② *School of Public Health, Dali University, Dali 671000, China*

Abstract: From April to December in 2015, the Wenbi Mountain was taken as the sample area in the core area of Yulong plague foci. Four vertical gradient zones were divided from 2400m above the altitude. The night-trap method was used to investigate the small mammals in four seasons, and the characteristics of vertical space and seasonal niche of small mammals in this area were analyzed. A total of 1 583 small mammals belonging to 23 species were captured. The vertical niche width index ranged from 0 to 0.952 8, and the seasonal niche index ranged from 0 to 0.993 1. After integration, the time (season) niche width index (B_{in1}) ranged from 0 to 1.705 8, and the time-space 2D niche index (B_{in2}) ranged from 0 to 1.926 7. Among them, the dominant species, *Apodemus chevrieri*, *A. draco* and *Eothenomys miletus* had higher niche width indexes in vertical space, seasonal and time-space 2D niches, also had higher utilization of time and space resources. The rare species were *Micromys minutus*, *Rattus norvegicus*, *Sciurotamias forresti*, *Crocidura horsfieldi*, *Suncus murinus* and *Mustela sibirica*. The niche width index of vertical space, season and time-space were approximately 0, and the distribution of the resource axis was relatively single. The overlap index (C_{ih}) of vertical space and seasonal is between 0 and 1. The significant species pairs of $C_{ih} > 0.3$ were 147 and 152, accounting for 58.10% and 60.08% of the total species pairs, respectively, most of them are species pairs composed of dominant species and common species. The niche overlap index of space-time (P_{ih}) is between 0 and 1, there were 208 significant species pairs with $P_{ih} > 0.3$, accounting for 82.21% of all species pairs. Studies have shown that the niche width index and niche overlap index of dominant and common species of small mammals in Yulong plague foci were higher than those of rare species. But the overall use of space and time resources is reasonable, each group has its own ecological niche in the community, which ensures the relative stability of the community. This survey can provide basic data for the investigation and study of host animals of local plague and other natural foci diseases.

Key words: Yulong plague foci; Small mammals; Niche breadth; Niche overlap

生态位 (ecological niche) 作为一种重要的生态学概念, 最早由 Grinnell (1917) 提出, 指物种在特定环境中对空间、时间与资源的利用, 及其在生物群落中所占据的地位和角色 (孙儒泳 2001), 主要指标包括生态位宽度 (niche breadth) 和生态位重叠 (niche overlap) (Soberón 2007)。近年来, 国内外学者对沙漠、荒漠草原、稀树草原、沼泽草甸、森林、城市郊区和人类生活区等多类型环境中的小型兽类进行了空间生态位、营养生态位等多方面的研究 (Shenbrot 1992, 申跃武等 2007, 刘涛等 2008, 刘贵河等 2013, Shaner et al. 2014, Codron et al. 2015, Jancewicz et al. 2017, 邹波等 2020)。生态位

特征不仅能说明物种对资源的利用率, 还反映对环境选择的特异性强度 (范晓等 2013, 杨胜男 2019), 而对小型兽类的生态位分布情况的研究, 有助于鼠疫等鼠传疾病流行病学研究的深入探讨。

玉龙齐氏姬鼠-大绒鼠鼠疫疫源地位于云南省丽江市的横断山脉中部, 青藏高原东南边缘向滇西北云贵高原过度的衔接地段 (张正飞等 2014)。该疫源地自 2006 年证实为新发疫源地以来 (宋志忠等 2008), 疫源地面积从初始确定的 210 km² 到 2019 年约 1 130 km² (张正飞等 2017, 李春霞等 2020), 2005~2019 年, 连续多年监测显示该地区鼠疫流行非常活跃, 1

年次人间肺鼠疫的流行，曾造成两人死亡（邵宗体等 2018），有多年次鼠间鼠疫流行。该疫源地鼠疫菌菌株与 2011 巴塘分离的喜马拉雅旱獭鼠疫菌同源性较高，基因组差异较小，毒性较强（王梅等 2019）。目前，有关该区域小型兽类的研究主要集中在分类与区系、群落结构与多样性（李栋等 2011，周恩芳等 2016，李海龙等 2020）及其与主要体表寄生蚤关系（刘正祥等 2016）、重要环境因素与疾病关系（琚俊科等 2010，俞丹 2019）等，而对该区域小型兽类群落时空分布格局和种群间关系研究尚不多见，相关研究也将对了解区域性鼠疫等鼠传疾病发生及动态规律具有重要意义。为此，本研究以疫源地核心地区文笔山区域为中心，在玉龙鼠疫疫源地范围内，按季节结合垂直海拔高度、植被类型等进行了 4 次现场调查，采集夜行性小型兽类样本，在此基础上进行小型兽类的垂直空间与季节生态位分析，以探索各种群间相互关系和其在群落中的地位、作用，揭示疫源地内小型兽类各种群的空间分布格局、季节消长规律和动态变化，为该地区的疫源鼠生态学研究及鼠疫的防控提供科学参考。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究地区概况

研究样区文笔山位于丽江市玉龙县，地处横断山脉中部，东临漾弓江，西至汝南河，南界九顶山，北达五台山，海拔为 2 392 ~ 3 465 m，东经 100°07' ~ 100°16'，北纬 26°43' ~ 27°56' 之间，总面积 20.66 km²（宋志忠等 2008，殷瑶等 2008）。整体地貌类型属滇西北金沙江高山峡谷地貌，地势为西北高东南低，水平区域和垂直空间气候差异性明显，动植物结构层次复杂多样（蒋依依 2011）。气候类型属暖温带季风气候，年降雨量 900 ~ 1 000 mm，雨季集中在 6 ~ 9 月，年均温 13 °C，土壤类型主要分为石灰岩山地黄棕壤、石灰岩山地棕红壤、砂岩山地棕红壤、砂岩紫色土和耕作土。齐氏姬鼠 (*Apodemus chevrieri*)、大绒鼠 (*Eothenomys*

miletus)、大耳姬鼠 (*A. latronum*)、玉龙绒鼠 (*E. proditor*)、褐家鼠 (*Rattus norvegicus*) 和黄胸鼠 (*R. tanezumii*) 等 6 种为该地区小兽优势物种（蔡文凤等 2015）。

1.2 研究方法

1.2.1 生态等级划分 参照殷瑶等（2008，2009）对文笔山区域的植被带分型及现场观测垂直海拔数据，以 2 400 ~ 2 650 m、2 650 ~ 2 800 m、2 800 ~ 3 100 m 和 3 100 m 以上垂直梯度范围划分了 4 个海拔带。

2 400 ~ 2 650 m 海拔带：植被类型为云南松中幼林、灌木丛和耕地，主要包括云南松 (*Pinus yunnanensis*)、华山松 (*P. armandii*)、南烛 (*Lyonia ovalifolia*)、黑牛筋 (*Cotoneaster franchetii*)、老鸦泡 (*Vaccinium fragile*)、大白花杜鹃 (*Rhododendron decorum*) 等。该生境植被覆盖度达 80%，土壤相对干燥瘠薄，枯枝落叶层较薄，整个生境偏干，林内苔藓地衣植物相对贫乏。地势平坦的区域多为成片农耕区。

2 650 ~ 2 800 m 海拔带：植被类型为多变石砾硬阔叶林，其间斑块状分布农耕地。主要包括多变石栎 (*Lithocarpus variolosa*)、华榛 (*Corylus chinensis*)、高山栲 (*Castanopsis delavayi*)、铁杉 (*Tsuga chinensis*)、滇青冈 (*Cyclobanlanopsis glaucoides*)、光叶高山栎 (*Quercus rehderiana*)、球花石楠 (*Photinia glomerata*)、水红木 (*Viburnum foetidum*) 等。该生境植被覆盖度达 90%，水湿条件较好，土层深厚，林地枯落物丰富，树冠郁闭度好，林下灌木、草本植物较少，活地被物丰富。

2 800 ~ 3 100 m 海拔带：植被类型为华山松和响叶杨混交林，其间斑块状分布农耕地。主要包括华山松、响叶杨 (*Populus adenopoda*)、云南松、光叶高山栎、川滇高山栎 (*Q. aquifolioides*)、光叶石栎 (*Lithocarpus mairei*) 等。该生境植被覆盖度为 80%，土壤深厚，林内苔藓地衣植物分布较多，林冠郁闭度好，林下灌木密，活地被物相对较少。该海拔带林间斑块状分布农耕地。

3 100 ~ 3 465 m 海拔带: 植被类型为光叶石砾、光叶高山栎、稀疏灌木林和石质山地, 其间斑块状分布农耕地。主要包括光叶高山栎、光叶石砾、川滇高山栎、水红木、大花杜鹃等。该生境植被覆盖度为 85%, 土层浅薄, 枯枝落叶层较薄, 生境相对偏干, 林内苔藓、地衣植物相对贫乏。

根据玉龙县的气候特点, 选择对应年度内春 (2~4 月)、夏 (5~7 月)、秋 (8~10 月)、冬 (11 月至次年 1 月) 四个季节开展调查。

1.2.2 调查设计、样本的采集与处理 在研究样区内, 于 2015 年春 (4 月)、夏 (6 月)、秋 (9 月)、冬 (12 月) 4 个时间段, 根据不同海拔带分别选取耕地和林地两种生境, 同生境选取 2 个不同样点进行样本采集, 即每个季节不同海拔带分别按生境类型选取 4 个样点, 每一时间段 16 个样点。每个样点布放相同的数目的大号铁板夹 (15 cm × 8 cm), 以夹夜法 (俞东征 2009) 进行小型兽类标本采集。通过样线法布夹, 具体方法为, 林地根据地形 5 m 间距布一夹, 排成样线, 样线间距 20 m; 耕地沿地埂布夹, 方法同林地。以鲜炸油条为诱饵, 晚放晨收, 保证每个样点有效夹数不低于 200 个, 有效夹数即布放总夹数减去丢失夹数和不明原因触发夹数。收集小兽时一鼠一袋, 依据形态学特征对捕获的小兽进行物种鉴定。对于一些难以确定的种类, 制作假剥制标本, 依照《中国啮齿类》(黄文几 1995) 和《中国动物志 兽纲》(罗泽珣等 2000) 进一步鉴别确认。

1.2.3 数据整理和统计分析 各种指标计算均在 EXCEL、SPSS23.0 中录入处理完成。

以香农-威纳 (Shannon-Wiener) 多样性指数为基础计算生态位宽度指数 (孙儒泳 1992),

$$B_i = \frac{\lg \sum N_{ij} - (1 / \sum N_{ij}) (\sum N_{ij} \lg N_{ij})}{\lg r}, \text{ 式中,}$$

B_i 为 i 种的生态位宽度指数, N_{ij} 为 i 种利用 j 资源等级的数值, r 为生态位资源等级。 B_i 值从 0 ~ 1, 0 表示没有利用, 1 表示对所有等级

都同样利用了。根据李德志等 (2006) 的研究, 对生态位进行整合, 将多个单一资源轴的生态位宽度值进行主成分分析 (principal component analysis, PCA) 后整合成 2 个或单个新的资源轴, $B_{in} = \sqrt{\sum_{i=1}^n B_i^2}$, 式中, B_{in} 是多维生态位宽度指数。

生态位重叠指数采用 Futuyma (1971) 的相似百分率计算公式, $C_{ih} = 1 - 0.5 \sum \left| \frac{N_{ij}}{N_i} - \frac{N_{hj}}{N_h} \right|$,

C_{ih} 为 i 种和 h 种之间的生态位重叠指数, N_{ij} 为 i 种在 j 资源等级中出现的数值, N_i 为 i 种在所有资源等级中的数值, N_{hj} 为 h 种在 j 资源等级中出现的数值, N_h 为 h 种在所有资源等级中的数值。 C_{ih} 值从 0 ~ 1, 0 表示没有重叠, $C_{ih} > 0.3$ 说明生态位重叠有意义, $C_{ih} > 0.6$ 说明生态位重叠度较高 (Krebs 1999), 1 表示完全重叠。

采用 Yu 等 (1992) 推广的相似百分率指数公式计算小型兽类时空生态位重叠:

$$P_{ih} = 1 - 0.5 \sum_{j_1=1}^{r_1} \sum_{j_2=1}^{r_2} \sum_{j_n=1}^{r_n} |P_i(X_{1j_1}, X_{2j_2}, \dots, X_{nj_n})| - |P_h(X_{1j_1}, X_{2j_2}, \dots, X_{nj_n})|$$

其中, P_{ih} 为多维生态位重叠指数, $P_h (X_{1j_1}, X_{2j_2}, \dots, X_{nj_n})$ 和 $P_i (X_{1j_1}, X_{2j_2}, \dots, X_{nj_n})$ 分别代表物种 i 和 h 对资源状态 ($X_{1j_1}, X_{2j_2}, \dots, X_{nj_n}$) 的利用率和分布比例。 P_{ih} 数值大小在 0 ~ 1 之间。当 $P_{ih} = 0$ 时, 物种 i 与物种 h 的多维生态位完全不重叠; 当 $P_{ih} > 0.3$ 说明空间生态位重叠有意义, $P_{ih} > 0.6$ 说明多维生态位重叠度较高, 当 $P_{ih} = 1$ 时, 物种 i 与物种 h 多维生态位完全重叠。

参照徐正会等 (1999), 将物种构成比大于 10% 定义为优势种, 1% ~ 10% 为常见种, 小于 1% 为稀有种的定义。

2 结果

2.1 小型兽类的组成及数量特征

本次调查共布放 8 028 夹, 捕获小型兽类

1 583 只, 平均捕获率为 15.72%, 所捕获物种隶属 4 目 6 科 12 属 23 种。其中, 啮齿目 3 科 7 属 15 种共 1 471 只; 食虫目 1 科 3 属 6 种共 68 只; 攀鼯目 1 科 1 属 1 种共 43 只; 食肉目 1 科 1 属 1 种共 1 只。齐氏姬鼠、大绒鼠和中华姬鼠 (*A. draco*) 的数量占比分别为 46.56%、17.62% 和 14.40%, 为优势种; 大耳姬鼠、树鼯 (*Tupaia belangeri*)、社鼠 (*Niviventer confucianus*)、白尾梢麝鼯 (*Crocidura dracula*)、灰麝鼯 (*C. attenuate*)、玉龙绒鼠和珀氏长吻松鼠 (*Dremomys pernyi*) 为常见种; 其余均为稀有种。捕获小兽种类及数量, 春季 16 种 481 只, 夏季 14 种 426 只, 秋季 17 种 401 只, 冬季 16 种 275 只。在种类数上 4 个季节差别不大, 数量上春季最多, 冬季最少。在研究区划分的 4 个垂直海拔梯度带从捕获小型兽类种类及数量依次为, 2 400~2 650 m 海拔带 14 种 254 只, 2 650~2 800 m 海拔带 15 种 361 只, 2 800~3 100 m 海拔带 15 种 301 只, 3 100 m 以上海拔带 14 种 667 只。从小兽的海拔带分布上来看, 主要分布在 3 100 m 以上海拔带 (表 1)。

2.2 小型兽类生态位宽度

2.2.1 小型兽类的垂直空间生态位宽度指数 (B_{11})

在垂直生态位资源等级上, 生态位宽度指数范围为 0~0.952 8, 总体生态位宽度指数为 0.945 0。以黑腹绒鼠 (*E. melanogaster*)、中华姬鼠、齐氏姬鼠、大绒鼠的生态位宽度指数较高, 其次是树鼯、大足鼠 (*R. nitidus*)、滇绒鼠 (*E. eleusis*) 和社鼠等, 侧纹岩松鼠 (*Sciurotamias forresti*)、巢鼠 (*Micromys minuts*)、臭鼯鼯 (*Suncus murinus*)、褐家鼠、黄腹鼯 (*Mustela sibirica*)、南小麝鼯 (*C. horsfieldi*) 和玉龙绒鼠的生态位宽度指数为 0, 仅分布于 1 种垂直资源等级内。大耳姬鼠、齐氏姬鼠、中华姬鼠、大绒鼠、黑腹绒鼠和灰麝鼯这 6 种小兽在 4 个资源等级中均有分布 (表 1)。

2.2.2 小型兽类的季节生态位宽度指数

在季节生态位资源上, 生态位宽度值范围为 0~

0.993 1。4 个季节生态位宽度指数较高的有齐氏姬鼠、中华姬鼠和大绒鼠 3 种小兽, 其中, 大绒鼠在春季生态位宽度指数最高, 中华姬鼠在夏季、秋季生态位宽度指数最高, 齐氏姬鼠在冬季生态位宽度指数最高。玉龙绒鼠在 4 个季节的生态位宽度指数均小于 0.000 1 (表 2)。

2.2.3 小型兽类的时间生态位宽度指数 (B_{1t})

时间生态位宽度指数范围为 0~1.705 8, 其中, 齐氏姬鼠、中华姬鼠和大绒鼠的时间生态位宽度指数较大, 在时间资源利用中处于小型兽类的最优, 其次为树鼯、灰麝鼯、白尾梢麝鼯、社鼠和黑腹绒鼠 5 种, 对时间资源整体利用相对较好, 巢鼠、褐家鼠、侧纹岩松鼠、南小麝鼯、臭鼯鼯和黄腹鼯的时间生态位宽度指数均小于 0.000 1, 在时间资源轴中均为单季节分布。玉龙绒鼠在 4 个季节均有分布但时间生态位宽度指数也小于 0.000 1, 因为其在 4 个季节均仅在海拔 3 100 m 以上垂直空间资源下分布 (表 2)。

2.2.4 小型兽类的时空二维生态位宽度指数 (B_{1t2})

时空生态位宽度指数范围为 0~1.926 7, 其中, 齐氏姬鼠、中华姬鼠和大绒鼠的时空生态位宽度指数较大, 在时空资源利用中处于小型兽类的最优, 其次为树鼯、灰麝鼯、黑腹绒鼠、社鼠和白尾梢麝鼯, 对时空资源整体利用相对较好, 巢鼠、褐家鼠、侧纹岩松鼠、南小麝鼯、臭鼯鼯和黄腹鼯的时空生态位宽度指数均小于 0.000 1, 在时空资源轴中均为单季节单海拔带分布形式。玉龙绒鼠因仅在海拔 3 100 m 以上垂直空间资源下分布, 总体时空生态位宽度指数小于 0.000 1 (表 2)。

2.3 小型兽类生态位重叠

2.3.1 小型兽类的垂直空间生态位重叠指数

玉龙鼠疫源地小型兽类垂直空间生态位重叠指数 C_{ih} 变化范围为 0~1。 $C_{ih}=1$ 的物种有 3 对, 分别是巢鼠和黄腹鼯、玉龙绒鼠和南小麝鼯以及侧纹岩松鼠和臭鼯鼯。 $C_{ih}=0$ 的物种有 42 对, 最多的是与玉龙绒鼠、侧纹岩松鼠、南小麝鼯和臭鼯鼯组成的种对, 其次是与巢鼠、褐家鼠和黄腹鼯组成的种对。 $C_{ih}>0.3$ 的有意

表 1 玉龙鼠疫源地小型兽类垂直空间生态位宽度

Table 1 Vertical spatial niche breadth of small mammals in Yulong plague foci

物种 Species	不同海拔带的捕鼠数 Different altitude on the number of rats (ind)				合计 Total	构成比 Proportion C_r (%)	生态位宽度指数 Niche breadth index B_{1i}
	2 400 ~ 2 650 m	2 650 ~ 2 800 m	2 800 ~ 3 100 m	> 3 100 m			
安氏白腹鼠 <i>Niviventer andersoni</i>	0	4	7	0	11	0.69	0.472 8
社鼠 <i>N. confucianus</i>	12	21	6	0	39	2.46	0.709 8
巢鼠 <i>Micromys minutus</i>	0	0	1	0	1	0.06	<0.000 1
大耳姬鼠 <i>Apodemus latronum</i>	4	8	4	96	112	7.08	0.403 0
齐氏姬鼠 <i>A. chevrieri</i>	102	179	101	355	737	46.56	0.895 7
中华姬鼠 <i>A. draco</i>	28	71	95	34	228	14.40	0.915 7
大足鼠 <i>Rattus nitidus</i>	2	2	0	1	5	0.32	0.761 0
黄胸鼠 <i>R. tanezumi</i>	0	6	1	1	8	0.51	0.530 6
褐家鼠 <i>R. norvegicus</i>	0	2	0	0	2	0.13	<0.000 1
大绒鼠 <i>Eothenomys miletus</i>	57	28	52	142	279	17.62	0.874 3
黑腹绒鼠 <i>E. melanogaster</i>	3	1	2	2	8	0.51	0.952 8
玉龙绒鼠 <i>E. proditor</i>	0	0	0	20	20	1.26	<0.000 1
滇绒鼠 <i>E. eleusis</i>	2	1	0	1	4	0.25	0.750 0
侧纹岩松鼠 <i>Sciurotamias forresti</i>	1	0	0	0	1	0.06	<0.000 1
珀氏长吻松鼠 <i>Dremomys pernyi</i>	6	0	9	1	16	1.01	0.623 8
灰麝鼯 <i>Crocidura attenuata</i>	2	12	2	7	23	1.45	0.812 4
南小麝鼯 <i>C. horsfieldi</i>	0	0	0	1	1	0.06	<0.000 1
白尾梢麝鼯 <i>C. dracula</i>	16	14	2	0	32	2.02	0.635 9
中麝鼯 <i>C. russula</i>	0	1	0	2	3	0.19	0.459 1
臭鼯鼯 <i>Suncus murinus</i>	1	0	0	0	1	0.06	<0.000 1
印度长尾鼯 <i>Soriculus leucops</i>	0	0	4	4	8	0.51	0.500 0
树鼯 <i>Tupaia belangeri</i>	18	11	14	0	43	2.72	0.778 1
黄腹鼬 <i>Mustela sibirica</i>	0	0	1	0	1	0.06	<0.000 1
合计 Total	254	361	301	667	1 583	100.00	0.945 0

义重叠的物种有 147 对, 占所有种对的 58.10%, $C_{ih} > 0.6$ 的有较高重叠度的物种 47 对, 占所有种对的 18.58%。其他物种间均有不同程度的垂直空间生态位重叠 (表 3)。

2.3.2 小型兽类的季节生态位重叠指数 玉龙鼠疫源地小型兽类季节生态位重叠指数 C_{ih} 变化范围为 0 ~ 1, $C_{ih} = 1$ 的物种有 6 对, 分别是巢鼠和南小麝鼯、臭鼯鼯, 滇绒鼠和中麝鼯 (*C. russula*)、黄腹鼬, 中麝鼯和黄腹鼬, 南小麝鼯和臭鼯鼯。 $C_{ih} = 0$ 的物种有 37 对, 最

多的是与巢鼠、南小麝鼯和臭鼯鼯组成的种对, 其次是褐家鼠和侧纹岩松鼠组成的种对。 $C_{ih} > 0.3$ 的有意义重叠的物种有 152 对, 占所有种对的 60.08%, $C_{ih} > 0.6$ 的有较高重叠度的物种 78 对, 占所有种对的 30.83%。其他物种间均有不同程度的季节生态位重叠 (表 3)。

2.3.3 小型兽类的时空二维生态位重叠指数 玉龙鼠疫源地小型兽类时空生态位重叠指数 P_{ih} 变化范围为 0 ~ 1, $P_{ih} = 1$ 的物种有 9 对, 分别是巢鼠和南小麝鼯、臭鼯鼯、黄腹鼬, 滇绒

表 2 玉龙鼠疫疫源地小型兽类不同季节生态位宽度、时间生态位宽度及时空生态位宽度
Table 2 Niche breadth of small mammals in different seasons, time and space in Yulong plague focus

物种 Species	季节生态位宽度指数 Seasonal niche breadth index				生态位宽度指数 Niche breadth index	
	春 Spring	夏 Summer	秋 Autumn	冬 Winter	B_{in1}	B_{in2}
安氏白腹鼠 <i>Niviventer andersoni</i>	< 0.000 1	—	< 0.000 1	0.459 1	0.459 1	0.659 0
社鼠 <i>N. confucianus</i>	0.497 9	< 0.0001	0.459 1	0.543 5	0.868 4	1.121 6
巢鼠 <i>Micromys minutus</i>	—	< 0.0001	—	—	< 0.000 1	< 0.000 1
大耳姬鼠 <i>Apodemus latronum</i>	< 0.000 1	0.6844	0.355 5	0.148 7	0.785 4	0.882 8
齐氏姬鼠 <i>A. chevrieri</i>	0.877 0	0.8409	0.892 5	0.798 2	1.705 8	1.926 7
中华姬鼠 <i>A. draco</i>	0.932 1	0.8755	0.894 6	0.655 4	1.692 5	1.924 3
大足鼠 <i>Rattus nitidus</i>	< 0.000 1	—	0.500 0	0.500 0	0.707 1	1.038 8
黄胸鼠 <i>R. tanezumi</i>	< 0.000 1	< 0.0001	0.405 6	0.500 0	0.643 8	0.834 3
褐家鼠 <i>R. norvegicus</i>	—	—	—	< 0.000 1	< 0.000 1	< 0.000 1
大绒鼠 <i>Eothenomys miletus</i>	0.993 1	0.6708	0.802 4	0.776 9	1.638 2	1.856 9
黑腹绒鼠 <i>E. melanogaster</i>	0.500 0	—	0.500 0	0.500 0	0.866 0	1.287 5
玉龙绒鼠 <i>E. proditor</i>	< 0.000 1	< 0.0001	< 0.000 1	< 0.000 1	< 0.000 1	< 0.000 1
滇绒鼠 <i>E. eleusis</i>	—	—	0.750 0	—	0.750 0	1.060 7
侧纹岩松鼠 <i>Sciurotamias forresti</i>	< 0.000 1	—	—	—	< 0.000 1	< 0.000 1
珀氏长吻松鼠 <i>Dremomys pernyi</i>	0.500 0	< 0.0001	0.685 5	< 0.000 1	0.848 5	1.053 1
灰麝鼯 <i>Crocidura attenuata</i>	0.750 0	< 0.0001	0.676 0	< 0.000 1	1.009 7	1.296 0
南小麝鼯 <i>C. horsfieldi</i>	—	< 0.0001	—	—	< 0.000 1	< 0.000 1
白尾梢麝鼯 <i>C. dracula</i>	< 0.000 1	0.7177	0.472 8	0.325 0	0.918 8	1.117 4
中麝鼯 <i>C. russula</i>	—	—	0.459 1	—	0.459 1	0.649 3
臭鼯鼯 <i>Suncus murinus</i>	—	< 0.0001	—	—	< 0.000 1	< 0.000 1
印度长尾鼯 <i>Soriculus leucops</i>	0.485 5	—	—	0.459 1	0.668 2	0.834 6
树鼯 <i>Tupaia belangeri</i>	0.741 7	0.7427	0.747 5	0.742 7	1.487 3	1.678 5
黄腹鼬 <i>Mustela sibirica</i>	—	—	< 0.000 1	—	< 0.000 1	< 0.000 1

“—” 表示该种类在本季节中未有捕获; B_{in1} . 时间生态位宽度; B_{in2} . 时空二维生态位宽度。

“—” Indicates that the species is not caught in this season; B_{in1} . Temporal niche; B_{in2} . Vertical space-time 2D niche width.

鼠和中麝鼯、黄腹鼬，南小麝鼯和玉龙绒鼠、臭鼯鼯，黄腹鼬和中麝鼯，臭鼯鼯和侧纹岩松鼠。 $P_{ih}=0$ 的物种有 18 对，最多的是与巢鼠、褐家鼠、侧纹岩松鼠和臭鼯鼯组成的种对，其次是南小麝鼯和黄腹鼬组成的种对。 $P_{ih}>0.3$ 的有意义重叠的物种有 208 对，占有种对的 82.21%， $P_{ih}>0.6$ 的有较高重叠度的物种 145 对，占有种对的 57.31%。其他物种间均有不同程度的时间-空间二维生态位重叠（表 4）。

3 讨论

3.1 小型兽类的垂直空间与季节生态位宽度变化

本次调查研究显示，玉龙鼠疫疫源地小型兽类之间的空间生态位宽度和季节生态位宽度差异较大。一般来说某种类的生态位宽度指数越大，该物种的特化程度就越小，对环境的适应能力就越强（马英等 2011）。调查表明，齐氏姬鼠、大绒鼠、中华姬鼠为该地区优势种，

在数量优势条件下, 理应有更高的生态位, 但垂直空间生态位宽度指数均低于黑腹绒鼠, 究其原因, 生态位宽度不仅与数量有关, 与生存空间中食物以及其他环境资源的利用程度也有关系。齐氏姬鼠和大绒鼠虽在各海拔带均有分布, 但是在垂直空间 3 100 m 以上占比更高, 中华姬鼠的选择主要为 2 650~2 800 m、2 800~3 100 m 垂直资源带。该结果与黄文几(1995)和杨光荣等(1990)对这 3 种小兽生境喜好的研究结论相符。黑腹绒鼠虽在数量上无绝对优势, 但在各垂直空间资源带分布数量较均匀, 对各个空间资源的利用相对均衡, 为广生态位物种, 生态幅宽。玉龙绒鼠虽为常见种, 但仅分布在 3 100 m 以上垂直资源带, 其与生态位宽度近似为 0 的小型兽类, 如臭鼯(仅分布在 2 400~2 650 m 垂直资源带)、巢鼠(仅分布在 2 800~3 100 m 垂直资源带)等一样, 仅在某一海拔梯度带上分布, 为狭空间物种, 生态幅窄, 尽管能充分利用所在生态空间资源, 但未能充分利用不同等级资源。

季节变化显示, 优势种齐氏姬鼠、大绒鼠和中华姬鼠在四季中的生态位宽度为春、秋季较高, 夏、冬季较低。其原因是春季(当地的 2~4 月份)和秋季(8~10 月份)正值这 3 种小兽的繁殖期, 活动较为频繁(杨光荣等 1985, 1990, 李吉瑞等 1999), 因此在春秋两个季节对空间和资源利用更多, 符合其季节分布的变化规律。齐氏姬鼠和大绒鼠作为该地区鼠疫的主要宿主动物(俞东征 2009), 它们的种群数量波动和季节消长将直接影响到疫源地内鼠疫的流行状态。玉龙疫源地自 2006 年证实以来的绝大部分动物鼠疫疫情, 均发生在春、秋两季(刘正祥等 2019), 提示对疫源地内主要宿主动物的季节生态位宽度及其季节变化等测度指标进行研究, 对于小型兽类的生态位分布情况提供科学佐证, 可为鼠疫的控制和预防提供科学参考和理论依据, 并可作为疫源地动物鼠疫流行的预警指标之一。

本研究表明, 在时间整体上齐氏姬鼠和大

绒鼠作为玉龙鼠疫源地的主要宿主动物(俞东征 2009), 在不同季节均有分布, 且在季节资源等级上分布数量也比其他小型兽类占优, 都具有较高的生态位宽度, 这从季节生态位理论方面进一步印证了它们作为玉龙鼠疫源地鼠疫主要宿主的地位。在垂直空间-时间二维时空生态位上显示, 齐氏姬鼠、中华姬鼠和大绒鼠作为该地区的优势种, 在时空生态位宽度指数上仍旧处于优势地位, 显示其对时空资源有很高的整合利用能力, 并且对环境有高适应力, 主要是其基础代谢率和热传导率相对较高等生理特性, 使其体温调节保留与当地气候特征相适应的特征(王海等 2006)。

研究区内其他季节生态位较高的种类, 如同为姬鼠属的大耳姬鼠, 却与齐氏姬鼠和中华姬鼠差异较大, 生态位宽度呈夏、秋两季高, 春、冬两季低, 这种变化可能与其对栖息地、食物的喜好和繁殖期与上述种类不同有关, 但也有可能是种群数量的动态变化, 需要接下来的长期监测得出结论。另外, 时间生态位宽度指数为 1.4873 的树鼯, 虽然总捕获量仅有 43 只, 占总数的 2.72%, 但其四季生态位宽度指数均处于较高水平。推测树鼯相较其他非优势种类小兽栖息地及食性较广泛(潘清华等 2007), 对于滇西北地区的季节变化适应性更好, 在不同季节都能够均匀地利用资源。

由以上分析可知, 生态位宽度不仅能说明物种对资源的利用率、对环境选择的特异利用强度, 也是观测物种在生境内及各个季节分布是否均匀的一项参考指标, 生态位宽度及其季节变化对鼠疫等鼠传疾病的流行病学研究也具有重要意义。由于本研究的捕获方法、诱饵等较为单一, 某些生态位宽度近似为 0 的小兽, 尤其是捕获数量较小的种类, 实际上未必是分布狭窄的物种。受不同食性、行为差异的影响(潘清华等 2007), 一些小兽如南小麝鼯、中麝鼯等食虫目物种捕获量较少, 不一定能代表其实际的生态位宽度。下一步应根据不同小兽的食性、行为等进行针对性的研究, 以获得更

表 3 玉龙鼠疫源地小型兽类垂直空间、季节生态位重叠指数 (C_{th})
Table 3 Vertical spatial and seasonal niche overlap index of small mammals in Yulong plague focus

物种 Species	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
1 安氏白腹鼠 <i>Niviventer andersoni</i>	0.5175	0.6364	0.1071	0.3799	0.7281	0.5636	0.4886	0.3636	0.2867	0.3750	0.0000	0.2500	0.0000	0.0000	0.5625	0.4506	0.0000	0.4261	0.3333	0.0000	0.5000	0.5814	0.6364
2 社鼠 <i>N. confucianus</i>	0.6550	0.1538	0.1429	0.5183	0.5881	0.7077	0.6635	0.5385	0.4585	0.5865	0.0000	0.5577	0.3077	0.3077	0.4615	0.6957	0.0000	0.8077	0.3333	0.3077	0.1538	0.7174	0.1538
3 巢鼠 <i>Micromys minutus</i>	0.0000	0.1026	0.0357	0.1370	0.4167	0.0000	0.1250	0.0000	0.1864	0.2500	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.5625	0.0870	0.0000	0.0625	0.0000	0.0000	0.5000	0.3256	1.0000
4 大耳姬鼠 <i>Apodemus latronum</i>	0.6242	0.5456	0.2411	0.6245	0.2920	0.3071	0.2321	0.0714	0.6518	0.3929	0.8571	0.3571	0.0357	0.1339	0.4472	0.8571	0.1429	0.7381	0.0357	0.0357	0.5357	0.1429	0.0357
5 齐氏姬鼠 <i>A. chevrieri</i>	0.4491	0.6485	0.3026	0.7957	0.6518	0.5813	0.4929	0.2429	0.8575	0.6504	0.4817	0.6313	0.1384	0.3379	0.7211	0.4817	0.4438	0.7246	0.1384	0.6187	0.5183	0.1370	0.1370
6 中华姬鼠 <i>A. draco</i>	0.4111	0.6137	0.3553	0.7577	0.9473	0.5833	0.5614	0.3114	0.5587	0.6469	0.1491	0.5219	0.1228	0.6020	0.6344	0.1491	0.4967	0.4605	0.1228	0.5658	0.7042	0.4167	0.4167
7 大足鼠 <i>Rattus nitidus</i>	0.8545	0.6769	0.0000	0.7589	0.5582	0.5202	0.5250	0.4000	0.5047	0.7000	0.2000	0.8500	0.4000	0.4375	0.6870	0.2000	0.8000	0.5333	0.4000	0.2000	0.6558	0.0000	0.0000
8 黄胸鼠 <i>R. tanezumii</i>	0.7045	0.5545	0.1250	0.8125	0.6082	0.5702	0.7750	0.7500	0.3504	0.3750	0.1250	0.3750	0.0000	0.1875	0.7337	0.1250	0.5000	0.4583	0.0000	0.2500	0.3808	0.1250	0.1250
9 褐家鼠 <i>R. norvegicus</i>	0.5455	0.4872	0.0000	0.1696	0.1357	0.1096	0.4000	0.2500	0.1004	0.1250	0.0000	0.2500	0.0000	0.0000	0.5217	0.0000	0.4375	0.3333	0.0000	0.0000	0.2558	0.0000	0.0000
10 大绒鼠 <i>Eothenomys milenus</i>	0.6250	0.7243	0.1792	0.8213	0.8242	0.7861	0.7341	0.7760	0.2581	0.7410	0.5090	0.5547	0.2043	0.4532	0.5786	0.5090	0.3672	0.6093	0.2043	0.6864	0.4910	0.1864	0.1864
11 黑腹绒鼠 <i>E. melanogaster</i>	0.5909	0.6603	0.0000	0.6161	0.6974	0.6447	0.7000	0.6250	0.2500	0.7867	0.2500	0.7500	0.3750	0.6875	0.5489	0.2500	0.5625	0.3750	0.3750	0.5000	0.7500	0.2500	0.2500
12 玉龙绒鼠 <i>E. proditor</i>	0.5000	0.4295	0.5000	0.7107	0.7108	0.7254	0.5000	0.6250	0.2000	0.6792	0.5000	0.2500	0.0000	0.0625	0.3043	1.0000	0.0000	0.6667	0.0000	0.5000	0.0000	0.0000	0.0000
13 漠绒鼠 <i>E. eleusis</i>	0.5636	0.0769	0.0000	0.3929	0.2225	0.2105	0.4000	0.5000	0.0000	0.2760	0.2500	0.2500	0.5000	0.4375	0.5870	0.2500	0.7500	0.5000	0.5000	0.2500	0.6686	0.0000	0.0000
14 侧纹岩松鼠 <i>Sciurotamias forresti</i>	0.0909	0.3333	0.0000	0.1964	0.3392	0.3246	0.2000	0.1250	0.0000	0.2867	0.5000	0.0500	0.0000	0.3750	0.0870	0.0000	0.5000	0.0000	1.0000	0.0000	0.4186	0.0000	0.0000
15 珀氏长吻松鼠 <i>Dremomys pernyi</i>	0.5284	0.5978	0.0625	0.6964	0.7492	0.7072	0.6375	0.6250	0.1250	0.7502	0.8750	0.4875	0.3125	0.5000	0.2364	0.0625	0.4375	0.0625	0.3750	0.5625	0.7006	0.5625	0.5625
16 灰麝鼩 <i>Crocidura attenuata</i>	0.4980	0.3969	0.2174	0.8276	0.6573	0.6453	0.6174	0.7935	0.0435	0.6726	0.4674	0.5609	0.5652	0.1739	0.5924	0.3043	0.5870	0.6377	0.0870	0.3913	0.4297	0.0870	0.0870
17 南小麝鼩 <i>C. horsfieldi</i>	0.0000	0.1026	1.0000	0.2411	0.3026	0.3553	0.0000	0.1250	0.0000	0.1792	0.0000	0.5000	0.0000	0.0000	0.0625	0.2174	0.0000	0.6667	0.0000	0.5000	0.0000	0.0000	0.0000
18 白尾梢麝鼩 <i>C. dracula</i>	0.6222	0.4920	0.3438	0.8795	0.7858	0.7889	0.6375	0.7813	0.1875	0.7677	0.5625	0.8313	0.3438	0.1250	0.6250	0.7296	0.3438	0.3333	0.5000	0.0625	0.7369	0.0625	0.0625
19 中麝鼩 <i>C. russula</i>	0.5636	0.0769	0.0000	0.3929	0.2225	0.2105	0.4000	0.5000	0.0000	0.2760	0.2500	0.2500	1.0000	0.0000	0.3125	0.5652	0.0000	0.3438	0.0000	0.5000	0.2558	0.0000	0.0000
20 臭鼩鼯 <i>Suncus murinus</i>	0.0000	0.1026	1.0000	0.2411	0.3026	0.3553	0.0000	0.1250	0.0000	0.1792	0.0000	0.5000	0.0000	0.0000	0.0625	0.2174	1.0000	0.3438	0.0000	0.0000	0.4186	0.0000	0.0000
21 印度长尾鼯 <i>Soriculus leucops</i>	0.4659	0.7083	0.0000	0.5661	0.4749	0.4342	0.5750	0.3750	0.5448	0.7500	0.2500	0.0000	0.6250	0.2174	0.0000	0.3125	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.3256	0.5000	0.5000
22 树鼯 <i>Tupaia belangeri</i>	0.5793	0.6911	0.2326	0.8544	0.8698	0.8318	0.6884	0.7384	0.2326	0.9467	0.7616	0.7326	0.2558	0.2791	0.7224	0.6906	0.2326	0.8009	0.2558	0.2326	0.5116	0.3256	0.3256
23 黄腹鼯 <i>Mustela sibirica</i>	0.5636	0.0769	0.0000	0.3929	0.2225	0.2105	0.4000	0.5000	0.0000	0.2760	0.2500	0.2500	1.0000	0.0000	0.3125	0.5652	0.0000	0.3438	1.0000	0.0000	0.0000	0.2558	0.2558

对角线上下分别是以垂直空间和季节为资源等级计算得出的不同种小型兽类的生态位重叠指数。

The top and bottom of the diagonal are the niche overlap indices of different species of small animals calculated by using vertical space and season as resource levels.

具代表性的结果。对于分布在相同海拔带且生态位宽度近似的种类,还应该根据其食性、行为习惯等生物学特征开展进一步研究,从而得出科学的结论。

3.2 小型兽类的垂直空间与季节生态位重叠变化

生态位重叠是物种间对资源利用的相似程度(郭天宇等 2003),是衡量种间差异和相似度高低的指标,它可以一定程度上反映物种间潜在的竞争和共存关系,是研究种群在群落中地位的重要方法之一。较高的生态位重叠意味着种群对环境资源具有相似的生态需求,进而很大程度上产生资源利用性竞争(郭天宇等 2003)。本研究中,在垂直空间和季节资源轴上存在生态位重叠的小型兽类,表示同时占有相同的海拔梯度带或季节,相互间必然要产生竞争。根据群落生态位理论,共栖一地的动物,不能占有相同的生态位,而是以某种方式彼此取代,具有食性或其他生活方式上不同的特点,即以不同的方式利用相同的资源或以相同的方式利用不同的资源(黄文几 1995,孙儒泳 2001)。本研究发现,在垂直空间、季节以及时空分布上存在重叠的一些小兽,对栖息生境的选择和对食物的喜好存在一定的差异。

23 种小型兽类中,侧纹岩松鼠和臭鼯鼠的垂直空间生态位完全重叠,都分布在海拔 2 400~2 650 m 垂直资源带。但臭鼯鼠主要栖息于平原田野、沼泽地、灌丛草地及村落民居,喜欢潮湿的环境,夜间活动,以昆虫、蚯蚓、果实等为主食;而侧纹岩松鼠栖息于山地、丘陵等多岩石地带,营半地栖和半树栖生活,在灌丛、小乔木及耕作区活动,以浆果、坚果和种子为食。共生在 2 800~3 100 m 海拔带的巢鼠和黄腹鼯鼠的垂直空间生态位虽完全重叠,但巢鼠栖息于芦苇滩、田间、灌木丛等环境,多营巢于植物茎叶上,以野生植物的种子、果实和根等为主食,也食昆虫(黄文几 1995);而黄腹鼯鼠则多栖息于山地森林、低山丘陵、农田及村庄附近,以鼠类为食,也食小鸟、蛙类和

昆虫(潘清华等 2007)。巢鼠和南小麝鼯、臭鼯鼠,滇绒鼠和中麝鼯、黄腹鼯,中麝鼯和黄腹鼯,南小麝鼯和臭鼯鼠,这 6 对小型兽类的季节生态位完全重叠,表明它们在时间分布上一致,但是实际上它们之间存在着空间分布和特性的差异。在夏季,巢鼠在 2 800~3 100 m 海拔带发现,南小麝鼯在 3 100 m 以上资源带捕获,南小麝鼯主要栖息于潮湿灌丛、草丛或蕨丛中,以昆虫为主食,而臭鼯鼠在 2 400~2 650 m 资源带被捕获,栖息于平原田野、沼泽地等潮湿环境,以昆虫、蚯蚓、果实等为食。秋季滇绒鼠在 2 400~2 650 m、2 650~2 800 m、2 800~3 100 m 垂直资源带均有捕获,栖息于常绿阔叶林和稀树灌丛中,以植物的根、茎、嫩枝叶和果实为主食,中麝鼯在 2 650~2 800 m 海拔带被发现,多栖息于林地、田野中,以昆虫、农作物种子等为食(潘清华等 2007),黄腹鼯则在 2 800~3 100 m 海拔带被捕获。可见,上述物种虽然季节生态位完全重叠,但由于它们的栖息地选择、觅食喜好等生物学特性存在不同,物种间产生了竞争回避,生态位发生分离,避免了种群间激烈的生存竞争,实现了动态平衡的共存关系。

总之,在有限的资源条件下,小型兽类通过对时间和空间生态位利用的平衡实现共存。物种之间,只有在垂直空间生态位重叠指数和季节生态位重叠指数都相对较高的情况下,其时空生态位重叠指数才会高,其中任何一个维度的生态位重叠指数过低,时空生态位重叠指数都会降低,当维度之间重叠指数相对均衡时,其时空生态位重叠指数也会较高。本研究中存在 18 对物种的时空生态位重叠指数为 0,即时间生态位和季节生态位指数都为 0,说明它们对资源的利用,从食物的摄取还有栖息地的选择以及对季节的偏好上大体都不同。

值得注意的是,优势种、鼠疫的主要宿主动物齐氏姬鼠和大绒鼠捕获数多达 1 016 只(占 64.18%),它们在垂直空间、季节和二维时空尺度上的生态位宽度指数均较高,同时两者的

垂直空间、季节和时空生态位重叠指数也很高, 这意味着二者在空间和时间维度上都具有资源利用的趋同性, 并且它们的栖息环境相似, 活动时间基本一致, 均广泛分布于高山草甸、农耕区、灌木丛等环境, 以凌晨和黄昏、夜晚为活动高峰, 但是, 齐氏姬鼠多以粮食作物为主食, 而大绒鼠则以绿色植物的幼芽、嫩叶等含水量较高的植物为食 (俞东征 2009)。因此, 尽管齐氏姬鼠与大绒鼠在 4 个垂直空间资源等级及四季中均有捕获, 垂直空间和季节生态位重叠度也较高, 但因两者在食性方面有明显的差别, 进而可以避免产生激烈种间竞争, 从而作为群落的优势种共存于同一种生境中。这一结果与门兴元等 (2007) 对滇西北鼠疫自然疫源地齐氏姬鼠和大绒鼠的相关研究结果相一致。垂直空间和季节生态位的重叠, 一方面反映了群落内物种间的相互竞争关系, 另一方面反映了物种在时空分布行为习性等生态学特征的差异。

研究表明, 小型兽类的生态位随着海拔空间、季节更替而有不同, 小型兽类种间可能通过对栖息生境的选择差异、食物喜好的不同和季节适应性的区别, 导致的生态位差异来实现共生同存。可见小型兽类生态位间的差异互补和重叠与其繁殖行为、食物选择行为和栖息地选择行为等行为生态学特征的差别相关。整体来说, 玉龙地区小型兽类对资源的占用利用合理, 总体生态位分布比较均匀。鉴于生态位分布及其变动影响该区域小型兽类的结构和变化, 所以进一步了解研究该地区小型兽类生态位情况可为鼠疫等鼠传疾病的控制和预防提供科学参考和理论依据。

参 考 文 献

- Codron J, Duffy K J, Avenant N L, et al. 2015. Stable isotope evidence for trophic niche partitioning in a South African savanna rodent community. *Current Zoology*, 61(3): 397–411.
- Futuyma C D J. 1971. On the Measurement of niche breadth and overlap. *Ecology*, 52(4): 567–576.
- Grinnell J. 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk*, 34(4): 427–433.
- Jancewicz E, Gliwicz J. 2017. Niche dynamics and biodiversity: Many rodent species on one marshy meadow. *Polish Journal of Ecology*, 65(4): 371–379.
- Krebs C J. 1999. *Ecological Methodology*. Menlo Park: Addison-Wesley.
- Shaner P J L, Wu S H, Ke L, et al. 2014. Trophic niche divergence reduces survival in an omnivorous rodent. *Evolutionary Ecology Research*, 15(8): 933–946.
- Shenbrot G I. 1992. Spatial structure and niche patterns of a rodent community in the South Bukhara Desert (Middle Asia). *Ecography*, 15(4): 347–357.
- Soberón J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, 10(12): 1115–1123.
- Yu S X, Orlóci L. 1992. Niche breadth: an index of species environmental fitness. *Coenoses*, 7(3): 121–125.
- 蔡文凤, 张福新, 王国良, 等. 2015. 玉龙县及古城区鼠疫源地小型兽类构成及群落多样性特征. *中国地方病防治杂志*, 30(5): 333–335.
- 范晓, 艾莹, 康鑫, 等. 2013. 汾河流域临汾段优势种群的生态位特征. *山西师范大学学报: 自然科学版*, 27(3): 65–69.
- 郭天宇, 许荣满. 2003. 北京东灵山地区鼠类体外寄生虫时间生态位的研究. *中国媒介生物学及控制杂志*, (1): 30–32.
- 黄文几. 1995. *中国啮齿类*. 上海: 复旦大学出版社, 119, 126–130, 150.
- 蒋依依. 2011. 旅游地道路生态持续性评价——以云南省玉龙县为例. *生态学报*, 31(21): 6328–6337.
- 据俊科, 龚正达. 2010. 我国小兽与自然疫源性疾病关系研究概况. *中国媒介生物学及控制杂志*, 21(4): 293–296+302.
- 李春霞, 高子厚. 2020. 云南省丽江鼠疫自然疫源地研究现状及展望. *中国热带医学*, 20(2): 179–181+192.
- 李德志, 石强, 臧润国, 等. 2006. 物种或种群生态位宽度与生态位重叠的计测模型. *林业科学*, 42(7): 95–103.
- 李栋, 龚正达. 2011. 云南省小型兽类区系与多样性的研究概况. *中国媒介生物学及控制杂志*, 22(1): 89–93, 97.
- 李海龙, 何建, 赵延梅, 等. 2020. 青海柴达木盆地小型兽类及体表寄生蚤种群多样性. *野生动物学报*, 41(3): 610–615.

- 李吉瑞. 1999. 齐氏姬鼠繁殖生态观察. 中国地方病防治杂志, (4): 223.
- 刘贵河, 王国杰, 汪诗平, 等. 2013. 内蒙古荒漠草原主要草食动物食性及其营养生态位. 生态学报, 33(3): 856–866.
- 刘涛, 李操, 廖文波, 等. 2008. 四川南充城区鼠型小兽空间生态位分析. 四川动物, (4): 635–638.
- 刘正祥, 蔡文凤, 邵宗体, 等. 2019. 2005–2017年云南省玉龙鼠疫自然疫源地鼠疫流行病学分析. 疾病监测, 34(3): 237–240.
- 刘正祥, 高子厚, 尹家祥, 等. 2016. 云南省居民区室内小型兽类体表蚤类与宿主关系研究. 中国媒介生物学及控制杂志, 27(2): 151–154.
- 罗泽珣. 2000. 中国动物志: 兽纲(下册). 北京: 科学出版社, 20–486.
- 马英, 魏有文, 罗军, 等. 2011. 青海省海东地区小型兽空间生态位分析. 动物学杂志, 46(4): 126–130.
- 门兴元, 郭宪国, 董文鸽, 等. 2007. 滇西北鼠疫自然疫源地齐氏姬鼠和大绒鼠对不同生境的选择. 生态学杂志, (1): 67–72.
- 潘清华, 王应祥, 岩崑, 等. 2007. 中国哺乳动物彩色图鉴. 北京: 中国林业出版社, 20, 25, 39, 126, 262, 265, 294–297, 318.
- 邵宗体, 高子厚, 张长国, 等. 2018. 云南玉龙鼠疫疫源地宿主动物群落结构特征及其流行病学意义. 中国人兽共患病学报, 34(9): 845–849, 854.
- 申跃武, 杨俊宝, 梁素华, 等. 2007. 南充市郊区鼠型小兽空间生态位研究. 西华师范大学学报: 自然科学版, (3): 216–219.
- 宋志忠, 夏连续, 梁云, 等. 2008. 云南玉龙及古城区鼠疫自然疫源地判定及初步研究. 中国地方病防治杂志, (1): 3–7.
- 孙儒泳. 1992. 动物生态学原理. 2版. 北京: 北京师范大学出版社, 334–348.
- 孙儒泳. 2001. 动物生态学原理. 3版. 北京: 北京师范大学出版社, 29–30, 334–338.
- 王海, 杨晓密, 刘春燕, 等. 2006. 大绒鼠和高山姬鼠的体温调节和产热特征. 兽类学报, 26(2): 144–151.
- 王梅, 唐新元, 海荣, 等. 2019. 云南玉龙与青藏高原鼠疫菌差异序列的比对研究. 中华地方病学杂志, (7): 530–535.
- 徐正会, 杨比伦, 胡刚. 1999. 西双版纳片断山地雨林蚁科昆虫群落研究. 动物学研究, 20(4): 48–53.
- 杨光荣, 杨学时. 1985. 大绒鼠的生物学资料. 动物学杂志, 20(5): 38–44.
- 杨光荣, 张力群, 龚正达, 等. 1990. 云南中华姬鼠的生态观察. 动物学杂志, 25(5): 24–26, 28.
- 杨胜男. 2019. 秦岭地区隆肛蛙属物种的生态位动态与环境适应性. 南充: 西华师范大学硕士学位论文.
- 殷瑶, 谷勇, 和世新, 等. 2008. 丽江文笔山植物多样性动态变化研究 // 中国科学技术协会, 河南省人民政府. 第十届中国科协年会论文集(二). 中国科学技术协会, 河南省人民政府: 中国科学技术协会学会学术部, 1848–1855.
- 殷瑶, 谷勇, 吴昊, 等. 2009. 丽江文笔山群落结构动态变化研究 // 中国林学会. 长江流域生态建设与区域科学发展研讨会优秀论文集. 中国林学会, 132–135.
- 俞丹. 2019. 云南鼠疫自然疫源地野外小型兽类巴尔通体感染状况及影响因素分析. 大理: 大理大学硕士学位论文.
- 俞东征. 2009. 鼠疫动物流行病学. 北京: 科学出版社, 112–139, 331–357, 420–422.
- 张正飞, 杨焕, 张福新, 等. 2017. 丽江野鼠鼠疫自然疫源地10年扩散趋势研究. 国外医学: 医学地理分册, 38(4): 328–331.
- 张正飞, 张福新, 杨焕, 等. 2014. 丽江野鼠鼠疫自然疫源地指示动物血清学调查研究. 中国地方病防治杂志, 29(1): 19–20.
- 周恩芳, 姜树珍, 张夏刚, 等. 2016. 山西灵丘县草地鼠类群落划分及多样性研究. 草原与草坪, 36(3): 78–83.
- 邹波, 张永丽, 王振华, 等. 2020. 雁门关农牧交错带娄烦县鼠类的分布和区系组成. 农业技术与装备, (5): 158–160.