

# 基于稳定同位素技术的高原鼠兔营养生态位特征

周睿 宋梅玲 王玉琴 王宏生 马源\*

(省部共建三江源生态与高原农牧业国家重点实验室, 青海大学畜牧兽医科学院/青海省畜牧兽医科学院, 西宁 810016)

**摘要:** 了解不同种群密度高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 的营养生态位特征, 对于全面认识高原鼠兔干扰对草地生态系统的影响, 以及科学界定其危害具有重要意义。本研究以青藏高原高寒草甸优势小型哺乳动物高原鼠兔为研究对象, 利用稳定同位素 ( $^{13}\text{C}$  和  $^{15}\text{N}$ ) 技术研究不同种群密度高原鼠兔的营养生态位特征。结果表明: (1) 不同种群密度高原鼠兔  $^{15}\text{N}$  和  $^{13}\text{C}$  稳定同位素在肝脏和肌肉组织中富集的时间最短, 在毛发和骨骼组织中富集的时间最长, 且高密度种群的  $\delta^{13}\text{C}$  和  $\delta^{15}\text{N}$  值远高于中密度和低密度种群; (2) 在低、中、高 3 个密度梯度种群中, 高原鼠兔的骨骼和毛发组织中反映的摄食来源营养层次 (氮值范围,  $\delta^{15}\text{N}$  range, NR)、摄食来源的多样性水平 (碳值范围,  $\delta^{13}\text{C}$  range, CR)、 $\delta^{13}\text{C}/\delta^{15}\text{N}$  围成的凸多边形总面积 (total area, TA) 和校正后的总面积 (corrected standard ellipse area,  $\text{SEA}_c$ ) 均高于肌肉和肝脏组织, 且在中密度高原鼠兔种群肝脏、肌肉和毛发组织中的 NR、CR、TA 和  $\text{SEA}_c$  均最大, 而在低密度种群中, 高原鼠兔骨骼组织中反映的上述 4 种营养生态位指标最大; (3) 高原鼠兔肝脏、肌肉和毛发组织中营养生态位宽度在中密度种群远高于高密度和低密度种群, 且不同密度种群均有营养生态位重叠。其中骨骼和毛发组织中不同种群间的营养生态位重叠度高于肌肉和肝脏组织。初步推测, 受益于中度干扰效应, 中密度高原鼠兔种群的摄食来源多样性、营养生态位宽度和面积高于低密度和高密度种群, 因此中密度高原鼠兔种群有着更好的生境适合度。建议重点关注中密度 (相对种群密度范围: 24.94%~37.21%) 高原鼠兔种群的动态特征, 并采取适当的防治措施, 以免其种群密度过高对草地造成不可逆的损害。

**关键词:** 高寒草甸; 高原鼠兔; 营养生态位; 稳定同位素; 贝叶斯椭圆

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050 (2025) 04-0446-11

## Trophic niches characteristic of plateau pika (*Ochotona curzoniae*) in alpine meadows determined by stable isotope analysis

ZHOU Rui, SONG Meiling, WANG Yuqin, WANG Hongsheng, MA Yuan\*

(State Key Laboratory of Plateau Ecology and Agriculture, Qinghai University of Animal Science and Veterinary Medicine / Qinghai Academy of Animal Science and Veterinary Medicine, Xining 810016, China)

**Abstract:** Understanding the nutritional niche relationships of plateau pikas (*Ochotona curzoniae*) at different population densities is crucial for comprehending their impact on grassland ecosystems and defining their ecological significance. This study investigates the nutritional niche characteristics of plateau pikas in the Qinghai-Tibet Plateau's alpine meadow using stable isotope ( $^{13}\text{C}$  and  $^{15}\text{N}$ ) techniques. Results showed that  $^{15}\text{N}$  and  $^{13}\text{C}$  stable isotopes enrich the fastest in liver and muscle tissues and the slowest in fur and bones. High-density pika populations have significantly higher  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values than medium and low density populations. In the low, medium and high density populations, the trophic level ( $\delta^{15}\text{N}$  range, NR), dietary diversity ( $\delta^{13}\text{C}$  range, CR), convex polygon area (total area, TA), and corrected standard ellipse area ( $\text{SEA}_c$ ) reflected in the bone and fur tissues of the plateau pika were all higher than those in muscle and liver tissues. In the medium density population, the NR, CR, TA, and  $\text{SEA}_c$  in liver, muscle, and fur tissues of the plateau pika were the largest, while in the low density population, the above four nutritional niche indicators reflected in the bone tissue of the plateau pika were the largest. Stable isotope niche widths in liver, muscle, and fur tissues are much broader in medium-density populations than in high- and low-density populations, with niche overlap across three population densi-

**基金项目:** 青海省自然科学基金 (2024-ZJ-708); 青海大学青年科研基金 (2021-QNY-7); 青海省“高端创新人才计划”(引进拔尖人才); 国家林草局草地啮齿动物危害防控创新团队资助

**作者简介:** 周睿 (1991-), 男, 助理研究员, 主要从事小型哺乳动物生态学及鼠害防控研究. E-mail: zhourui@qhu.edu.cn.

**收稿日期:** 2024-05-22; **接受日期:** 2024-09-12

\* 通讯作者, Corresponding author, E-mail: mayuan608@163.com

ties of plateau pika. Bone and fur tissues exhibit higher niche overlap than muscle and liver tissues. We speculate that medium-density pika populations benefit from moderate disturbance effect, resulting in higher dietary diversity, nutritional niche width and area, thus better habitat suitability. It is recommended that local forestry and grassland authorities monitor medium-density pika populations (relative population density: 24.94% – 37.21%) and implement appropriate control measures to prevent irreversible damage to grasslands from overly high densities.

**Key words:** Alpine meadow; Plateau pika (*Ochotona curzoniae*); Trophic niche; Stable isotope; Bayesian ellipse

陆地哺乳动物群落中, 小型哺乳动物包括兔形目和啮齿目在内的动物, 是种类最多、分布最广泛的动物群落之一, 该群落生态学研究是脊椎动物群落学的重要分支之一 (Curtin *et al.*, 2000)。小型哺乳动物由于对栖息生境变化十分敏感, 在对生态系统的变化进行研究时通常将其作为生态系统变化的指示物种 (Smith and Foggin, 1999; Zhang *et al.*, 2003), 其种群密度的大小和生态功能在生态系统平衡和稳定的维持过程中具有非常重要的生态学意义 (Stastny and Agrawal, 2014; 周雪荣等, 2010)。小型哺乳动物的种群密度随着诸多生物因素 (天敌捕食和种内竞争等) 和非生物因素 (栖息地食物资源丰富度、植物营养和气候条件等) 的变化而发生变动 (韩群花等, 2013)。大多学者认为生态位理论可以有效解释物种共存、生物群落构建机制等基本生态学问题, 是生态学研究的核心理论之一 (牛克昌等, 2009)。小型哺乳动物种群变动伴随着生态位的分化, 主要表现为栖息地选择的分化和资源利用的分化等 (Crego *et al.*, 2018)。其中, 营养生态位既可以反映动物自身的营养需求特征, 也能反映物种间的营养关系 (雍仲禹等, 2011)。因此, 营养生态位研究对于理解小型哺乳动物的资源利用具有重要意义 (Baltensperger *et al.*, 2015)。然而, 多数研究重点关注小型哺乳动物种群间的营养生态位及其竞争关系 (岳闯等, 2020), 对小型哺乳动物物种内种群变动下营养生态位的相关研究较少。因此, 不同密度小型哺乳动物种群的营养生态位特征的研究, 对于理解不同密度小型哺乳动物种群生存模式的差异具有非常重要的意义。

青藏高原是世界上面积最大、海拔最高且物种丰富的高寒生态系统 (曹晓云等, 2022)。其中的高寒草甸是青藏高原最主要的生态系统, 在畜牧业生产和水源涵养等生态保育功能中发挥着极其重要的作用 (Wilson and Smith, 2015)。但在人为因素和自然因素的影响下, 青藏高原高寒草甸退化

严重。高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 是高寒草甸生态系统中最主要的小型哺乳动物, 也是对草地生态系统和草地畜牧业影响最大的小型哺乳动物 (陈怀斌, 2016; 王德利等, 2016)。但有研究表明, 高寒草地有毒植物的蔓延与高原鼠兔的种群密度存在负相关关系 (金樑等, 2014), 且高原鼠兔对杂类草中蔷薇科、毛茛科和龙胆科植物的采食显著高于禾本科植物 (康宇坤等, 2019; 潘多锋, 2019)。这说明, 高原鼠兔可以通过采食毒杂草, 降低其在植物群落中的比例, 有效改善草地质量。以上针对高原鼠兔干扰对高寒草甸影响的有害论亦或有益论, 多局限于高原鼠兔短期内的食谱组成、食量以及不同食物在食谱中的占比等方面, 很容易误判草地小型哺乳动物的实际危害 (黎道洪, 2012)。因此, 必须在长时间尺度下研究其营养生态位特征, 并对不同密度高原鼠兔种群的营养生态位分异或重叠作出科学的分析和判断, 才能对高原鼠兔的危害有一个客观准确的认识。目前国内外现代动物营养生态位研究, 主要采用粪便分析法、胃内容物分析法和粪便DNA分析法等传统方法 (尹华宝等, 2008)。而传统的动物食性分析方法无法反映动物长期摄食习惯, 并且食物被咀嚼和消化后难以辨认 (雍仲禹等, 2011; 黎道洪, 2012)。Bearhop (2010) 和 Newsome (2007) 在 Hutchinson 生态位理论的基础上, 提出了利用稳定同位素技术来量化营养生态位。动物组织中固有的稳定同位素受其摄入食物资源的影响, 导致不同组织呈现出了不同的稳定同位素信息, 因此不同组织的同位素值能够反映动物不同时间尺度的营养生态位特征。由  $\delta^{15}\text{N}$  和  $\delta^{13}\text{C}$  组成的 “ $\delta$ -空间” 被定义为 “稳定同位素生态位”, 这为评估生态系统中营养结构的多样性和冗余性提供了一种可以定量的新方法, 可以反映个体、种群和物种营养生态位的变化。稳定同位素技术作为一种成熟、可行的技术已被广泛应用于水生动物 (宋固等, 2014)、昆虫 (陈迪等, 2009)、鸟类 (李继荣等,

2016) 和啮齿类 (陈国康等, 2023) 等动物的营养生态位和食性的研究。但对于高寒草甸小型哺乳动物种群营养生态位的关系研究相对滞后, 仅限于周睿等 (2023) 在祁连山东段对高原鼯鼠 (*Eospalax baileys*) 和白牦牛营养生态位竞争的研究。基于此, 本研究以高原鼠兔为研究对象, 利用稳定同位素技术, 采用空间代替时间的方法研究不同种群密度高原鼠兔的营养生态位特征, 揭示不同密度高原鼠兔种群的营养生态位关系。本研究结果不仅可以明确高寒草地生态系统中动物干扰对草地植被的影响, 还可以厘清不同种群密度高原鼠兔营养生态位的变化规律, 为鼠害形成机理及其科学防控提供理论和技术支撑。

## 1 研究方法

### 1.1 实验区概况

本研究选择位于青海省果洛藏族自治州玛多县花石峡镇的高寒草甸作为实验区 (东经 98°47'39", 北纬 35°06'03", 海拔 4 277 m)。该区气候类型为大陆性季风气候, 主要受东南季风和西伯利亚高压的影响, 冬季长且寒冷, 夏季短而凉爽。整个研究区域面积约 10 hm<sup>2</sup>。研究地点的植物组成以矮生嵩草 (*Carex alatauensis*)、黄花棘豆 (*Oxytropis ochrocephala*)、莓叶委陵菜 (*Potentilla fragarioides*)、蒲公英 (*Taraxacum mongolicum*)、细叶亚菊

(*Ajania tenuifolia*)、线叶嵩草 (*Carex capillifolia*) 和矮火绒草 (*Leontopodium nanum*) 等为主。在研究区内根据高原鼠兔的危害特征, 在高原鼠兔发生区根据高原鼠兔鼠洞分布和草地盖度等指标, 随机选取 6 个处于不同危害程度的高原鼠兔调查样地, 每个调查样地面积为 50 m × 50 m (0.25 hm<sup>2</sup>), 6 个调查样地应包括高原鼠兔发生区最严重危害和轻度危害区域, 通过调查不同危害程度的高原鼠兔栖息区中总洞口数和有效洞口数, 并根据农业部行业标准《高原鼠兔危害等级划分》(DB62/T 2626-2015) 划分种群密度梯度, 其中, 低密度种群的总洞口数范围为 68 ~ 298 个/hm<sup>2</sup>, 中密度种群的总洞口数范围为 299 ~ 725 个/hm<sup>2</sup>, 高密度种群的总洞口数范围为 726 ~ 1 272 个/hm<sup>2</sup>。从上述 6 个调查样方中挑选出种群密度差异较大的 3 个样地, 低、中、高密度区高原鼠兔的相对种群密度 (相对种群密度 = 有效洞口数/总洞口数的比值 × 100%) 分别为 21.74%、30.41% 和 39.71%。同时调查不同种群密度高原鼠兔栖息地植物群落组成及其多样性 (表 1)。研究区放牧形式为冬季放牧, 且整个研究区放牧强度一致 (7.91 只/hm<sup>2</sup>)。通过走访牧户可知, 研究区中的高原鼠兔长期栖息于此, 由于放牧强度一致, 我们推测微地形的差异和种内竞争是造成高原鼠兔种群密度差异较大的主要原因。

表 1 不同种群密度高原鼠兔实验区植物群落结构及其多样性

Table 1 Plant community structure and diversity in different population density of plateau pika

| 指标 Index                                     | 低密度种群 Low density                                                                          | 中密度种群 Middle density                                                                                   | 高密度种群 High density                                                                                   |
|----------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 总洞口数<br>Total burrows/(个/hm <sup>2</sup> )   | 207                                                                                        | 483                                                                                                    | 826                                                                                                  |
| 有效洞口数<br>Effect burrows/(个/hm <sup>2</sup> ) | 45                                                                                         | 147                                                                                                    | 328                                                                                                  |
| 相对种群密度<br>Relative population density/%      | 21.74                                                                                      | 30.43                                                                                                  | 39.71                                                                                                |
| 盖度<br>Plant coverage                         | 84.17 ± 1.24 <sup>a</sup>                                                                  | 72.34 ± 2.08 <sup>b</sup>                                                                              | 63.28 ± 3.17 <sup>c</sup>                                                                            |
| 群落高度<br>Plant height/cm                      | 1.76 ± 0.11 <sup>bc</sup>                                                                  | 2.12 ± 0.18 <sup>b</sup>                                                                               | 4.68 ± 0.19 <sup>a</sup>                                                                             |
| 多样性指数<br>Shannon index                       | 2.63 ± 0.08 <sup>b</sup>                                                                   | 2.68 ± 0.13 <sup>a</sup>                                                                               | 2.41 ± 0.05 <sup>c</sup>                                                                             |
| 均匀度指数<br>Pielou evenness index               | 0.95 ± 0.03 <sup>ab</sup>                                                                  | 0.97 ± 0.01 <sup>a</sup>                                                                               | 0.97 ± 0.01 <sup>a</sup>                                                                             |
| 丰富度指数<br>Margalef index                      | 3.34 ± 0.12 <sup>a</sup>                                                                   | 3.26 ± 0.09 <sup>b</sup>                                                                               | 2.64 ± 0.16 <sup>c</sup>                                                                             |
| 优势种<br>Dominant species                      | 针茅 <i>Stipa capillata</i><br>黑褐穗苔草 <i>Carex atrofusca</i><br>矮生嵩草 <i>Carex alatauensis</i> | 矮生嵩草 <i>Carex alatauensis</i><br>莓叶委陵菜 <i>Potentilla fragarioides</i><br>獐牙菜 <i>Swertia bimaculata</i> | 细叶亚菊 <i>Ajania tenuifolia</i><br>矮生嵩草 <i>Carex alatauensis</i><br>黄花棘豆 <i>Oxytropis ochrocephala</i> |

不同小写字母表示不同种群密度高原鼠兔实验区间差异显著 ( $P < 0.05$ )

Different lower letters indicate significant differences among different population density ( $P < 0.05$ )



## 1.2 动物样本采集和预处理

于2023年8月在研究区不同种群密度的高原鼠兔栖息地中采用绳套法捕获26只高原鼠兔,其中低密度区捕获6只,中密度区捕获10只,高密度区捕获10只。为了保证组织样本的有效性,在捕获高原鼠兔后,立即进行采样。沿高原鼠兔后腿胫骨顶端切下,然后分离胫骨上附着的全部肌肉,最后将高原鼠兔的肌肉、骨骼和爪子组织分别封存在离心管。用剪刀将高原鼠兔背部近尾端的一小撮毛发紧贴表皮剪下,使用骨钳打开高原鼠兔胸腔,采集全部肝脏样本,将采集到的毛发和肝脏分别封存于离心管。所有样本带回实验室,并置于65℃烘箱中烘干48 h以保证完全干燥,分别装于信封中,并做好记录。分别用玛瑙研钵研磨高原鼠兔肝脏、肌肉、骨骼样本,标记编号备用。毛发样本的处理参考郭波莉等(2006)的处理方法,肌肉样本的处理参考易现峰等(2004)肌肉样品的干燥方法及Schmidt等(2005)牛肉样品的脱脂方法,骨骼样本的预处理采用常规盐析法提取骨胶原(吴婷,2017)。实验动物处理获得青海大学畜牧兽医科学院动物伦理审查委员会批准。

## 1.3 稳定同位素测定

使用Picarro G2201 碳同位素分析仪对预处理后的样品进行稳定碳同位素值( $\delta^{13}\text{C}$ )的测定,测定精度控制在 $\pm 0.1\%$ 以内;在使用Themomat 253 氮同位素分析仪对样品进行稳定氮同位素值( $\delta^{15}\text{N}$ )测定时,测定精度控制在 $\pm 0.2\%$ 以内。为了达到这一精度要求,每10个样品添加3个标准样品,以确保分析结果的准确性和可靠性。同位素比值( $\delta$ 值)计算公式如下(McKinney *et al.*, 1950):

$$\delta = \left( \frac{R_{\text{样品}}}{R_{\text{标准}}} - 1 \right) \times 1000\text{‰}$$

式中, $\delta$ 为 $^{13}\text{C}$ 值或者 $^{15}\text{N}$ 值, $R$ 为 $^{13}\text{C}$ 值和 $^{12}\text{C}$ 值的比值或者 $^{15}\text{N}$ 值和 $^{14}\text{N}$ 值的比值, $R_{\text{样品}}$ 为样品的 $R$ 值, $R_{\text{标准}}$ 为标准样品的 $R$ 值。

## 1.4 数据分析

利用R语言中SIBER安装包的groupMetric-sML函数计算凸多变形总面积(total area, TA)和标准椭圆面积(standard ellipse area, SEA), maxLik-Overlap函数估算生态位宽度(niche width)和营养生态位重叠面积(overlap area, OA)(Dammhahn *et al.*, 2017)。由于本研究分组后的样本量小于30,

所以采用校准标准椭圆面积(corrected standard ellipse area, SEA<sub>c</sub>)来度量营养生态位,该指数是基于贝叶斯原理95%置信区间所生成校准后的标准椭圆营养生态位,对样本量要求较小,最小适值为3且能对所有样本给出合适的矫正(银利强等,2020)。由于高原鼠兔幼体和亚成体尚未形成稳定的食性状态,生态位宽度和重叠的分析中剔除幼体和亚成体的数据[具体参考聂海燕(2005)对高原鼠兔年龄的划分方法]。采用单因素方差分析(one-way ANOVA)分别对高原鼠兔各密度梯度种群个体的4种组织,以及各种组织在不同种群密度下的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 差异性加以分析,总体显示差异显著的数据进一步采用Duncan法进行两两之间的多重比较,显著水平 $P < 0.05$ 。数据以平均值 $\pm$ 标准差(mean $\pm$ SD)表示。

## 2 结果

### 2.1 不同种群密度高原鼠兔碳、氮稳定同位素特征

分别对不同种群密度高原鼠兔4种组织的碳、氮稳定同位素分析表明:高原鼠兔各密度种群中,不同组织间的 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异显著(低密度: $F_3 = 7.095$ ,  $P = 0.0007$ ;中密度: $F_3 = 5.553$ ,  $P = 0.0040$ ;高密度: $F_3 = 15.65$ ,  $P < 0.0001$ ),数值从大到小的排序均为骨骼 $>$ 毛发 $>$ 肌肉 $>$ 肝脏(表1)。 $\delta^{15}\text{N}$ 值在不同密度种群中,也显示组织间的差异显著(低密度: $F_3 = 4.358$ ,  $P = 0.0252$ ;中密度: $F_3 = 8.234$ ,  $P = 0.0004$ ;高密度: $F_3 = 19.200$ ,  $P < 0.0001$ ),各密度下均表现为肝脏 $>$ 肌肉 $>$ 毛发 $>$ 骨骼(表2)。

对高原鼠兔4种组织在不同种群密度条件下的比较发现(表2):骨骼组织中 $\delta^{13}\text{C}$  ( $F_2 = 3.772$ ,  $P = 0.0417$ )和 $\delta^{15}\text{N}$  ( $F_2 = 3.414$ ,  $P = 0.0266$ )均表现出密度梯度差异,且在高原鼠兔种群中 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值( $-24.550\text{‰} \pm 0.484\text{‰}$ ,  $2.010\text{‰} \pm 0.507\text{‰}$ )显著高于中密度( $-24.599\text{‰} \pm 0.865\text{‰}$ ,  $1.954\text{‰} \pm 0.350\text{‰}$ )和低密度种群( $-24.594\text{‰} \pm 0.654\text{‰}$ ,  $1.950\text{‰} \pm 0.765\text{‰}$ );毛发组织中 $\delta^{13}\text{C}$  ( $F_2 = 3.694$ ,  $P = 0.0408$ )和 $\delta^{15}\text{N}$  ( $F_2 = 3.705$ ,  $P = 0.0299$ )均表现出密度梯度差异,且在高原鼠兔种群中 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值( $-24.736\text{‰} \pm 0.338\text{‰}$ ,  $2.820\text{‰} \pm 0.416\text{‰}$ )显著高于中密度( $-24.863\text{‰} \pm 0.330\text{‰}$ ,  $2.498\text{‰} \pm$

表2 不同种群密度高原鼠兔各组织的碳、氮同位素比值差异

Table 2 The stable isotope values of the different tissues in different population density of plateau pika

| 组织 Tissues           | 低密度种群 Low density               |                                | 中密度种群 Middle density             |                                | 高密度种群 High density               |                                |
|----------------------|---------------------------------|--------------------------------|----------------------------------|--------------------------------|----------------------------------|--------------------------------|
|                      | $\delta^{13}\text{C}/\text{‰}$  | $\delta^{15}\text{N}/\text{‰}$ | $\delta^{13}\text{C}/\text{‰}$   | $\delta^{15}\text{N}/\text{‰}$ | $\delta^{13}\text{C}/\text{‰}$   | $\delta^{15}\text{N}/\text{‰}$ |
| 肝脏 Liver             | $-25.679 \pm 0.347^{\text{cB}}$ | $3.298 \pm 0.824^{\text{aB}}$  | $-25.630 \pm 0.433^{\text{bB}}$  | $3.540 \pm 0.153^{\text{aA}}$  | $-25.511 \pm 0.218^{\text{bcA}}$ | $3.587 \pm 0.207^{\text{aA}}$  |
| 肌肉 Muscle            | $-25.578 \pm 0.485^{\text{cB}}$ | $2.260 \pm 0.158^{\text{bcC}}$ | $-25.505 \pm 0.461^{\text{bA}}$  | $2.511 \pm 0.406^{\text{bB}}$  | $-25.503 \pm 0.392^{\text{bA}}$  | $2.632 \pm 0.271^{\text{bcA}}$ |
| 毛发 Pelage            | $-24.889 \pm 0.314^{\text{bB}}$ | $2.444 \pm 0.309^{\text{bB}}$  | $-24.863 \pm 0.330^{\text{abB}}$ | $2.498 \pm 0.709^{\text{bAB}}$ | $-24.736 \pm 0.338^{\text{aA}}$  | $2.820 \pm 0.416^{\text{bA}}$  |
| 骨骼 Bone              | $-24.594 \pm 0.654^{\text{aB}}$ | $1.950 \pm 0.765^{\text{cB}}$  | $-24.599 \pm 0.865^{\text{aB}}$  | $1.954 \pm 0.350^{\text{cAB}}$ | $-24.550 \pm 0.484^{\text{aA}}$  | $2.010 \pm 0.507^{\text{cA}}$  |
| 平均值<br>Average value | $-25.185 \pm 0.450^{\text{B}}$  | $2.488 \pm 0.514^{\text{B}}$   | $-25.149 \pm 0.522^{\text{B}}$   | $2.626 \pm 0.405^{\text{B}}$   | $-25.075 \pm 0.358^{\text{A}}$   | $2.762 \pm 0.350^{\text{A}}$   |

数据为平均值  $\pm$  标准差. 不同小写字母表示不同组织间差异显著 ( $P < 0.05$ ), 不同大写字母表示不同种群密度间差异显著 ( $P < 0.05$ )

Data are mean  $\pm$  SD. Different lower letters indicate significant differences among the same species in different tissues ( $P < 0.05$ ), Different upper-case letters indicate significant among different population density ( $P < 0.05$ )

0.709‰) 和低密度种群 ( $-24.889\text{‰} \pm 0.314\text{‰}$ ,  $2.444\text{‰} \pm 0.309\text{‰}$ ); 肌肉组织中  $\delta^{13}\text{C}$  ( $F_2 = 4.074$ ,  $P = 0.0185$ ) 和  $\delta^{15}\text{N}$  ( $F_2 = 4.992$ ,  $P = 0.0109$ ) 均表现出密度梯度差异, 且高密度 ( $-25.503\text{‰} \pm 0.392\text{‰}$ ) 和中密度 ( $-25.505\text{‰} \pm 0.461\text{‰}$ ) 高原鼠兔种群的  $\delta^{13}\text{C}$  值显著高于低密度种群 ( $-25.578\text{‰} \pm 0.485\text{‰}$ ), 而高密度高原鼠兔种群的  $\delta^{15}\text{N}$  值 ( $2.632\text{‰} \pm 0.271\text{‰}$ ) 显著高于中密度 ( $2.511\text{‰} \pm 0.406\text{‰}$ ) 和低密度种群 ( $2.260\text{‰} \pm 0.158\text{‰}$ ); 肝脏组织中  $\delta^{13}\text{C}$  ( $F_2 = 4.241$ ,  $P = 0.0179$ ) 和  $\delta^{15}\text{N}$  ( $F_2 = 5.32$ ,  $P = 0.0090$ ) 均表现出密度梯度差异, 且高密度高原鼠兔种群的  $\delta^{13}\text{C}$  值 ( $-25.511\text{‰} \pm 0.218\text{‰}$ ) 显著高于中密度 ( $-25.630\text{‰} \pm 0.433\text{‰}$ ) 和低密度种群 ( $-25.679\text{‰} \pm 0.347\text{‰}$ ), 而高密度 ( $3.587\text{‰} \pm 0.207\text{‰}$ ) 和中密度 ( $3.540\text{‰} \pm 0.153\text{‰}$ ) 高原鼠兔种群的  $\delta^{15}\text{N}$  值显著高于低密度种群 ( $3.298\text{‰} \pm 0.824\text{‰}$ ); 此外, 综合4种组织的平均  $\delta^{13}\text{C}$  和  $\delta^{15}\text{N}$  值, 进行不同密度种群间的整体分析显示, 高密度种群高原鼠兔 ( $-25.075\text{‰} \pm 0.358\text{‰}$ ) 的  $\delta^{13}\text{C}$  值显著高于中密度 ( $-25.149\text{‰} \pm 0.522\text{‰}$ ) 和低密度种群 ( $-25.185\text{‰} \pm 0.450\text{‰}$ ) ( $F_2 = 8.074$ ,  $P = 0.0013$ ); 高密度种群高原鼠兔的  $\delta^{15}\text{N}$  值 ( $2.762\text{‰} \pm 0.350\text{‰}$ ) 显著高于中密度 ( $2.626\text{‰} \pm 0.405\text{‰}$ ) 和低密度种群 ( $2.488\text{‰} \pm 0.514\text{‰}$ ) ( $F_2 = 13.531$ ,  $P < 0.0001$ ).

## 2.2 高原鼠兔不同组织营养生态位宽度和重叠度

利用贝叶斯标准椭圆对不同种群密度高原鼠兔4种组织的  $\delta^{15}\text{N}$  和  $\delta^{13}\text{C}$  进行分析并绘图 (图1), 结果显示, 不同种群密度高原鼠兔肝脏、肌肉和毛发组织中稳定同位素生态位宽度面积大小排序为: 中密度 ( $0.249\text{‰}^2$ ,  $0.600\text{‰}^2$ ,  $0.791\text{‰}^2$ ) > 高密

度 ( $0.188\text{‰}^2$ ,  $0.342\text{‰}^2$ ,  $0.476\text{‰}^2$ ) > 低密度 ( $0.119\text{‰}^2$ ,  $0.296\text{‰}^2$ ,  $0.291\text{‰}^2$ ); 不同种群密度高原鼠兔骨骼组织中稳定同位素生态位宽度面积大小排序为: 低密度 ( $2.137\text{‰}^2$ ) > 中密度 ( $0.640\text{‰}^2$ ) > 高密度 ( $0.691\text{‰}^2$ )。高原鼠兔4种组织中, 各密度种群均有营养生态位重叠, 且骨骼和毛发组织中不同种群间的营养生态位重叠度高于肌肉和肝脏组织 (表3)。

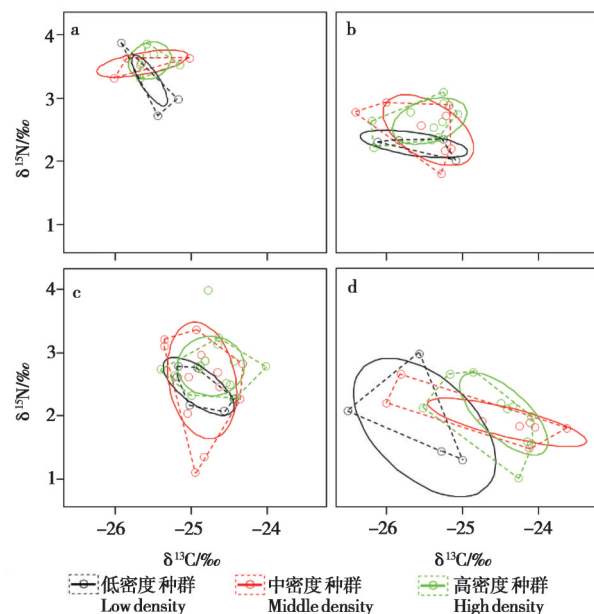


图1 不同种群密度高原鼠兔肝脏(a)、肌肉(b)、毛发(c)和骨骼(d)组织稳定同位素营养生态位宽度. 图中虚线是由样本量的数据点构成的多边形的边线, 多边形是贝叶斯标准椭圆(生态位宽度)的拟合范围. ○表示高原鼠兔的碳、氮稳定同位素值

Fig. 1 Trophic niche width of stable isotope nutrient niches in liver (a), muscle (b), fur (c), and bone (d) tissues of plateau pika with different population densities. In the figure, the dashed line represents the boundary line created by data points of sample sizes, while the polygon delineates the Bayesian standard ellipse fitting range, signifying the nutritional niche width. The ○ indicates the carbon and nitrogen stable isotope value of plateau pika

表 3 不同种群密度高原鼠兔各组织营养生态位特征  
Table 3 Trophic niche characteristic of plateau pika in different tissues

| 组织类型<br>Tissue | 高原鼠兔种群密度<br>Population density of plateau pika | CR    | NR    | TA/‰ <sup>2</sup> | SEA <sub>c</sub> /‰ <sup>2</sup> | 生态位宽度<br>Niche width | 生态位重叠度 Niche overlap |                         |
|----------------|------------------------------------------------|-------|-------|-------------------|----------------------------------|----------------------|----------------------|-------------------------|
|                |                                                |       |       |                   |                                  |                      | 低密度种群<br>Low density | 中密度种群<br>Middle density |
| 肝脏 Liver       | 低密度种群 Low density                              | 0.491 | 0.692 | 0.135             | 0.052                            | 0.119                | 1                    |                         |
|                | 中密度种群 Middle density                           | 0.989 | 0.327 | 0.145             | 0.165                            | 0.249                | 0.137                | 1                       |
|                | 高密度种群 High density                             | 0.525 | 0.553 | 0.061             | 0.141                            | 0.188                | 0.114                | 0.131                   |
| 肌肉 Muscle      | 低密度种群 Low density                              | 0.747 | 0.335 | 0.158             | 0.197                            | 0.296                | 1                    |                         |
|                | 中密度种群 Middle density                           | 1.122 | 1.127 | 0.775             | 0.515                            | 0.600                | 0.181                | 1                       |
|                | 高密度种群 High density                             | 1.031 | 0.883 | 0.595             | 0.304                            | 0.342                | 0.030                | 0.286                   |
| 毛发 Fur         | 低密度种群 Low density                              | 1.035 | 1.166 | 0.306             | 0.233                            | 0.291                | 1                    |                         |
|                | 中密度种群 Middle density                           | 1.370 | 2.253 | 1.323             | 0.720                            | 0.791                | 0.286                | 1                       |
|                | 高密度种群 High density                             | 1.251 | 1.708 | 1.285             | 0.442                            | 0.476                | 0.194                | 0.335                   |
| 骨骼 Bone        | 低密度种群 Low density                              | 2.357 | 1.680 | 1.246             | 1.423                            | 2.137                | 1                    |                         |
|                | 中密度种群 Middle density                           | 1.410 | 1.182 | 1.052             | 0.549                            | 0.640                | 0.184                | 1                       |
|                | 高密度种群 High density                             | 1.508 | 1.676 | 1.054             | 0.615                            | 0.691                | 0.125                | 0.382                   |

NR 表示氮值范围；CR 表示碳值范围；TA 表示生态位总面积；SEA<sub>c</sub> 表示贝叶斯标准椭圆校正面积

NR indicates  $\delta^{15}\text{N}$  range; CR indicates  $\delta^{13}\text{C}$  range; TA indicates total area; SEA<sub>c</sub> indicates Bayesian standard ellipse corrected area

### 2.3 不同种群密度高原鼠兔营养生态位差异

通过拟合不同种群密度高原鼠兔各组织中的营养生态位贝叶斯标准椭圆 (图 2)。结果显示, 不同密度高原鼠兔种群中, 骨骼组织 (低密度: 2.137‰<sup>2</sup>; 中密度: 0.640‰<sup>2</sup>; 高密度: 0.691‰<sup>2</sup>) 的营养生态位宽度最大, 其次是毛发 (0.291‰<sup>2</sup>, 0.791‰<sup>2</sup>, 0.476‰<sup>2</sup>) 和肌肉组织 (0.296‰<sup>2</sup>,

0.600‰<sup>2</sup>, 0.342‰<sup>2</sup>), 肝脏组织 (0.119‰<sup>2</sup>, 0.249‰<sup>2</sup>, 0.188‰<sup>2</sup>) 的营养生态位宽度最小。对不同种群密度高原鼠兔 4 种组织的营养生态位重叠度分析发现, 中密度和高密度种群中骨骼、毛发和肌肉组织间的营养生态位重叠度高于低密度种群, 且在 3 个密度种群中, 高原鼠兔肝脏组织与其他 3 种组织的营养生态位均未发生重叠。

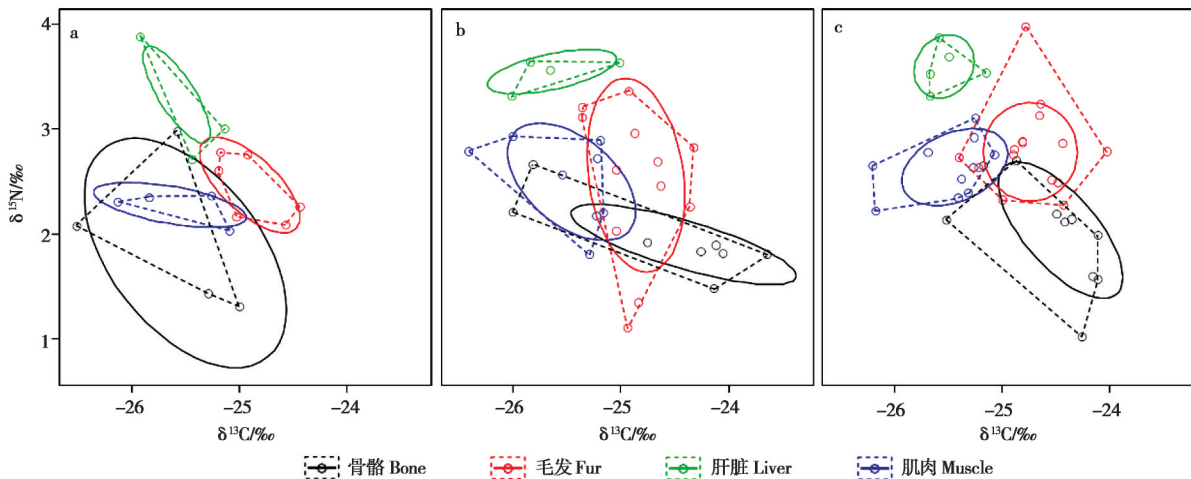


图 2 低 (a)、中 (b) 和高 (c) 种群密度高原鼠兔 4 种组织稳定同位素营养生态位宽度。图中虚线是由样本量的数据点构成的多边形的边线, 多边形是贝叶斯标准椭圆 (生态位宽度) 的拟合范围。○表示高原鼠兔的碳、氮稳定同位素值

Fig. 2 The difference in nutrient diversity based on stable isotope analysis between the low (a), medium (b) and high (c) density populations of plateau pika is visualized. In the figure, the dashed line represents the boundary line created by data points of sample sizes, while the polygon delineates the Bayesian standard ellipse fitting range, signifying the nutritional niche width. The ○ indicates the carbon and nitrogen stable isotope value of plateau pika



## 2.4 不同种群密度高原鼠兔各组织营养结构的变化

利用贝叶斯标准椭圆对高原鼠兔各组织的 $\delta^{15}\text{N}$ 和 $\delta^{13}\text{C}$ 进行分析,并计算其生物群落生态指标参考值(表3)。结果显示,高原鼠兔4种组织中,骨骼和毛发组织所反映的摄食来源营养层次氮值范围( $\delta^{15}\text{N}$  range, NR)、摄食来源的多样性水平碳值范围( $\delta^{13}\text{C}$  range, CR)、TA和 $\text{SEA}_c$ 高于肌肉和肝脏组织。在不同密度高原鼠兔种群中,肝脏、肌肉和毛发组织所反映的NR、CR、TA和 $\text{SEA}_c$ 均在中密度高原鼠兔种群中最大,而骨骼组织中反映的上述4种营养生态位指标在低密度高原鼠兔种群中最大(表3)。

## 3 讨论

### 3.1 不同种群密度高原鼠兔碳、氮稳定同位素特征

动物的营养生态位会受到自身种群变动以及季节性环境变化的影响,导致其不同生长阶段食物资源的稳定同位素组成发生变化(MacArthur, 1984)。这些变化也会反映在动物不同组织中稳定同位素的富集程度上,会随时间而变化(Fry, 1988)。而动物不同组织的代谢率也对组织中稳定同位素的周转率有着决定性作用(Jim *et al.*, 2004)。因此,可以通过测定动物不同组织的稳定同位素值获得动物几天甚至一生的食性信息(孙丰梅等, 2012)。本研究中,不同种群密度高原鼠兔的 $^{13}\text{C}$ 和 $^{15}\text{N}$ 在各组织中的富集程度规律均一致, $\delta^{13}\text{C}$ 按照肝脏、肌肉、毛发、爪子和骨骼组织的顺序逐渐增大,而 $\delta^{15}\text{N}$ 按照肝脏、肌肉、毛发、爪子和骨骼组织的顺序逐渐减小。这说明,高原鼠兔在其整个生长发育过程中, $^{13}\text{C}$ 和 $^{15}\text{N}$ 稳定同位素的富集和各组织完成的生理代谢功能和程度基本一致。由于动物不同组织的代谢率差异较大,体内各组织 $^{15}\text{N}$ 富集的同时,其代谢产物通常以 $^{15}\text{N}$ 贫化的方式排出体外。周睿等(2023)对高原鼯鼠营养生态位特征的研究结果也发现,高原鼯鼠不同组织 $\delta^{15}\text{N}$ 值的积累按照肌肉、毛发和骨骼组织的顺序逐渐增大,而 $\delta^{13}\text{C}$ 值的积累随以上组织顺序逐渐减小。

动物组织中 $^{13}\text{C}$ 和 $^{15}\text{N}$ 富集程度的高低分别表现了动物各组织同化食物来源的多样性和动物所在营养位置的高低(Manlick *et al.*, 2020)。本研究

结果表明,高密度高原鼠兔种群的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值远高于中密度和低密度种群。这说明随着高原鼠兔干扰程度的加剧,其栖息地植物群落发生变化,进而导致高密度高原鼠兔种群摄取的食物资源多样性要高于中、低密度的高原鼠兔种群(Matthews and Mazumder, 2004)。一般来讲,密度较高的动物种群由于受到较高的摄食压力,需要扩大摄食范围以获得充足的食物资源,而低种群密度物种在摄食方面具有较强自主选择权,具有优先选择优质食物的权利(盖珊珊等, 2019)。本研究区域内,高原鼠兔属于穴居类小型哺乳动物,主要依靠采食植物地上部分来维持生存,当其种群密度增大,栖息地植物群落逐渐由禾本科和莎草科为主的草地转变为杂类草型草地,加之高原鼠兔与栖息地中其他草食性动物[牦牛、藏绵羊(*Ovis aries*)和喜马拉雅旱獭(*Marmota himalayana*)等]有着一定的食物竞争,因此高密度高原鼠兔种群会通过增加摄食多样性,以满足自身能量需求(叶宏帅和米玛旺堆, 2023)。全小龙等(2016)对不同退化程度的高寒草甸植物群落稳定同位素的研究也发现,随着草地退化程度的加剧,植物群落中 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值逐渐增大。这也进一步证明,由于高原鼠兔栖息地植物组成的差异,高密度高原鼠兔种群的食物来源均有着较高的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值,导致高原鼠兔组织中的碳氮稳定同位素值远高于中、低密度种群。

### 3.2 不同种群密度高原鼠兔各组织营养结构变化

动物组织中 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值的变化反映了各组织同化的食源和营养多样性水平,CR和NR值越大,食源的生态位构成越复杂,多样性程度也越高(纪炜炜等, 2015)。高寒草甸栖息的小型哺乳动物食物来源丰富,摄食的选择性和栖息地植物群落的组成密切相关。因此,动物组织中CR和NR的变化往往反映了动物摄入食物组成在时间尺度上的变化。根据以往的研究,动物的肝脏、肌肉、毛发和骨骼组织分别可以代表动物在几天、两个月左右、半年左右和一整年的饮食信息(王凤等, 2006)。在3个密度高原鼠兔种群中,骨骼和毛发组织中反映的NR、CR、TA和 $\text{SEA}_c$ 均高于肌肉和肝脏组织,这主要是由于在肌肉和肝脏组织所代表的盛草期食性中,高原鼠兔偏向于选择一些营养物质较高的植物,食物来源较少,而在骨骼和毛发组织代表的长时间尺度下,包括牧草返青期

和枯黄期, 高原鼠兔通过增加食物资源多样性, 以满足自身能量需求, 从而造成CR、NR、TA和SEA<sub>c</sub>在骨骼和毛发组织中较高。

本研究还发现, 肝脏、肌肉和毛发组织中的NR、CR、TA和SEA<sub>c</sub>均在中密度高原鼠兔种群中最大, 而骨骼组织中反映的上述4种营养生态位指标在低密度高原鼠兔种群中最大。我们认为这主要与不同密度高原鼠兔种群栖息环境有关。根据中度干扰理论, 适度的外界干扰可以有效维持或增加生态系统的多样性, 而过度或过少的干扰则可能导致生物多样性的减少。段媛媛等(2022)研究高原鼠兔干扰对高寒草甸植物群落多样性影响的结果也表明, 高原鼠兔的适度干扰可以显著增加植物群落的多样性。本研究中, 中密度高原鼠兔种群栖息地由于其较高的植物群落多样性, 致使高原鼠兔食物资源多样性变高。而骨骼组织反映的食性信息是从采样前一年的牧草枯黄期到8月这个时间段, 低密度高原鼠兔种群为了度过漫长而寒冷的牧草枯黄期, 只能通过扩大食谱范围, 摄入营养物质含量并不丰富的植物, 以满足自身能量需求。进而导致骨骼组织中NR和CR等营养生态位指标变高。

### 3.3 不同种群密度高原鼠兔营养生态位宽度及重叠

Pavelka等(2006)的最优取食理论指出, 当动物面临丰富的食物资源时, 更倾向于选择营养丰富的植物资源作为主要食物来源。这种选择可能导致动物在营养方面更加专注, 从而使得它们的营养生态位范围变得更加狭窄。此外, 对高质量食物资源的优先摄入可能会导致同一物种内部个体之间的食物选择重叠程度增加; 而当食物资源匮乏时, 动物通过扩大食物来源的方法获取足够的能量来维持生存, 由于大量次优质食物的利用提高, 动物的营养生态位宽度增加。本研究中, 中密度高原鼠兔种群在肝脏、肌肉和毛发组织中的稳定同位素生态位宽度远高于高密度和低密度种群。由于本研究的采样均在8月初, 因此根据高原鼠兔肝脏、肌肉和毛发反映的短期采食信息大概在返青期到盛草期(4—8月)这一时间段, 这一阶段食物资源丰富度逐渐增大, 高原鼠兔可以选择优质食物资源满足自身能量需求, 因此高原鼠兔肝脏、肌肉和毛发稳定同位素生态位宽度面积

较小。并且我们初步推测, 受益于中度干扰效应, 中密度高原鼠兔种群中植物群落多样性较高, 这也会使中密度高原鼠兔种群有更广泛的食物资源多样性。而高原鼠兔骨骼组织代表的长期食性所反映的采食信息基本在一年甚至更长, 也包括牧草枯黄期的食性信息, 此阶段食物资源变少, 高原鼠兔会通过扩大食性范围来保证基本的能量需求。最终导致低密度高原鼠兔种群骨骼组织中营养生态位宽度远高于中密度和高密度种群。

动物的营养生态位受种群密度、食物资源可获得性以及动物对微栖息地选择的影响。许多研究表明, 动物会在食物缺乏或种内竞争加剧时倾向性地选择一些不喜食的植物, 使种间营养生态位宽度和重叠度变大(Ranganath *et al.*, 2018)。本研究也发现, 高原鼠兔4种组织中, 不同密度种群均有营养生态位重叠, 且骨骼和毛发组织中不同密度种群间的营养生态位重叠度高于肌肉和肝脏组织。在高原鼠兔 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 二维空间分布中, 高原鼠兔肝脏和肌肉组织的营养生态位主要集中在高 $\delta^{15}\text{N}$ 值和低 $\delta^{13}\text{C}$ 值的区域, 而高原鼠兔毛发和骨骼组织的营养生态位主要集中在低 $\delta^{15}\text{N}$ 值和高 $\delta^{13}\text{C}$ 值的区域。这说明高原鼠兔在短时间尺度下主要以较高 $\delta^{15}\text{N}$ 含量的C<sub>3</sub>植物为食, 而在长时间尺度下主要以较低 $\delta^{15}\text{N}$ 含量的C<sub>3</sub>植物为食。并且由于高原鼠兔毛发和骨骼代表的食性信息中包括牧草返青期和枯黄期, 高原鼠兔摄食来源多样性变高, 进而导致营养生态位重叠度变高。

综上所述, 本研究中密度高原鼠兔种群的摄食来源营养层次、摄食来源的多样性水平、营养生态位宽度和面积等指标均高于低密度和高密度种群。初步推测, 受益于中度干扰效应, 中密度高原鼠兔种群有着更好的生境适合度, 这也会使中密度高原鼠兔种群有更广泛的食物资源多样性。本研究结果对于理解高原鼠兔危害形成机理具有重要意义。考虑到本研究仅分析了特定时间段内高原鼠兔营养生态位变化以及不同密度高原鼠兔种群的营养生态位分异特征, 未来需进一步开展不同时期的食性选择、食谱变化、竞争压力等条件下的相关研究, 特别是结合高原鼠兔栖息地植物稳定同位素信息, 全面分析高原鼠兔的营养生态位和食性动态特征, 将更加有助于阐明小型哺乳动物群落的构建及其种群变动关系的生态适应意义。



## 参考文献:

- Baltensperger A P, Huettmann F, Hagelin J C, Welker J M. 2015. Quantifying trophic niche spaces of small mammals using stable isotopes ( $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$ ) at two scales across Alaska [J]. *Canadian Journal of Zoology*, **93** (7): 579–588.
- Bearhop S, Adams C E, Waldron S, Fuller R A, Macleod H. 2010. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis [J]. *Journal of Animal Ecology*, **73** (5): 1007–1012.
- Crego R D, Jiménez J E, Rozzi R. 2018. Macroand micro-habitat selection of small rodents and their predation risk perception under a novel invasive predator at the southern end of the Americas [J]. *Mammal Research*, **63** (3): 267–275.
- Curtin C G, Kelt D A, Frey T C, Brown J H. 2000. On the role of small mammals in mediating climatically driven vegetation change [J]. *Ecology Letters*, **3** (4): 309–317.
- Dammhahn M, Randriamoria T M, Goodman S M. 2017. Broad and flexible stable isotope niches in invasive non-native *Rattus* spp. in anthropogenic and natural habitats of central eastern Madagascar [J]. *BMC Ecology*, **17** (1). DOI: 10.1186/s12898-017-0125-0.
- Fry B. 1988. Food web structure on Georges Bank from stable C, N, and S isotopic compositions [J]. *Limnology and Oceanography*, **33** (5): 1182–1190.
- Jim S, Ambrose S H, Evershed R P. 2004. Stable carbon isotopic evidence for differences in the dietary origin of bone cholesterol, collagen and apurite: Implications for their use in palaeodietary reconstruction [J]. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **68**: 61–72.
- MacArthur R H. 1984. *Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species* [M]. Princeton: Princeton University Press.
- Manlick P J, Pauli J N. 2020. Human disturbance increases trophic niche overlap in terrestrial carnivore communities [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **117** (43): 26842–26848.
- Matthews B, Mazumder A. 2004. A critical evaluation of intrapopulation variation of  $\delta^{13}\text{C}$  and isotopic evidence of individual specialization [J]. *Oecologia*, **140**: 361–371.
- McKinney C R, McCrea J M, Epstein S, Allen H A, Urey H C. 1950. Improvements in mass spectrometers for the measurement of small differences in isotopic abundance ratios [J]. *Review of Scientific Instruments*, **21** (8): 724–730.
- Newsome S D, Del R C M, Stuart B, Phillips D L. 2007. A niche for isotopic ecology [J]. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **5** (8): 429–436.
- Pavelka M S M, Estrada A, Garber P A. 2006. *Introduction: Behavior and Ecology. Developments in Primatology: Progress and Prospects* [M]. Boston: Kluwer Academic Publishers, **17** (3): 243–246.
- Ranganath H A. 2018. Darwin's finches: a goldmine for evolutionary biologists [J]. *Journal of Genetics*, **97** (4): 807–809.
- Schmidt O, Quilter J M, Bahar B, Moloney A P, Scrimgeour C M, Begley I S, Monahan F J. 2005. Inferring the origin and dietary history of beef from C, N and S stable isotope ratio analysis [J]. *Food Chemistry*, **91** (3): 545–549.
- Smith A T, Foggin M. 1999. The plateau pika (*Ochotona curzoniae*) is a keystone species for biodiversity on the Tibetan Plateau [J]. *Animal Conservation*, **2**: 235–2403.
- Stastny M, Agrawal A A. 2014. Love thy neighbour? Reciprocal impacts between plant community structure and insect herbivory in cooccurring Asteraceae [J]. *Ecology*, **95** (10): 2904–2914.
- Wilson M C, Smith A T. 2015. The pika and the watershed: the impact of small mammal poisoning on the ecohydrology of the Qinghai-Tibetan Plateau [J]. *Ambio - A Journal of the Human Environment*, **44** (1): 16–22.
- Zhang Y M, Zhang Z B, Liu J K. 2003. Burrowing rodents as ecosystem engineers: the ecology and management of plateau zokors *Myosorex fontanierii* in alpine meadow ecosystems on the Tibetan Plateau [J]. *Mammal Review*, **33** (34): 284–294.
- Cao X Y, Zhou B R, Zhou H K, Qiao B, Yan Y Q, Zhao T, Chen Q, Zhao H F, Yu H Y. 2022. Research progress on the impact of climate change on vegetation ecosystem in the Tibetan Plateau [J]. *Journal of Arid Meteorology*, **40** (6): 1068–1080. (in Chinese)
- Chen D, Yuan J P, Xu S P, Zhou X G, Zhang Y, Xu X M, Zou Z W, Zhang G R, Wang J H. 2009. Stable carbon isotope evidence for tracing the diet of the host E of *Cordyceps sinensis* in the Tibetan Plateau [J]. *Science China Ser D-Earth Science*, **52** (5): 655–659. (in Chinese)
- Chen G K, Yuan S, Fu H P, Wu X D, Li X, Li L L. 2023. Interspecific trophic niches of two dominant jerboas in the Alax Desert [J]. *Acta Ecologica Sinica*, **43** (17): 7193–7202. (in Chinese)
- Chen H B. 2016. The main types of rat, distribution and occurrence area in sunan of natural grassland [J]. *Qinghai Prataculture*, **25** (3): 50–51. (in Chinese)
- Duan Y Y, Zhang J, Wang L L, Liu C F, Wang Y M, Zhou S, Guo Z G. 2022. Effects of plateau pika on the relationship between plant species diversity and functional diversity in alpine meadow [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, **31** (11): 25–35. (in Chinese)
- Ge S S, Zhao W X, Song J L, Yu D D, Liu Y, Wang Q X, Zhou J. 2019. Study on trophic niches of *Sebastes schlegelii* and *Hexagrammos otakii* in the artificial reef area of Xiaoheishan Island [J]. *Acta Ecologica Sinica*, **39** (18): 6923–6931. (in Chinese)
- Guo B L, Wei Y M, Pan J R, Li Y, Zhang F S. 2006. Study on the change of stable carbon isotope composition in cattle tissues [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, **39** (9): 1885–1890. (in Chinese)
- Han Q H, Guo C, Zhang M W. 2013. Density-dependent effect on reproduction of rodents: a review [J]. *Acta Ecologica Sinica*, **33** (19): 5981–5989. (in Chinese)
- Ji W W, Li S F, Chen X Z, Ruan W, Zhou J. 2015. Variation in trophic structure of nekton organisms from the northern East China Sea and adjacent waters based on stable isotope values [J]. *Marine*

- Fisheries*, **37** (6): 494–500. (in Chinese)
- Jin L, Sun L, Cui H J, Zhao J L, Liu X C, Tang P J, Wang X J. 2014. Correlation between the distribution characteristics of poisonous plants and *Ochotona curzoniae*, *Myospalax baileyi* in the East of Tibetan Plateau Alpine meadow ecosystem [J]. *Acta Ecologica Sinica*, **34** (9): 2208–2215. (in Chinese)
- Kang Y K, Zhang D G, Gou J Y, Wang H F, Yang Y B, Su J H. 2019. Food habits and its seasonal changes of plateau pika (*Ochotona curzoniae*) in Gannan meadow [J]. *Journal of Gansu Agricultural University*, **54** (2): 132–138. (in Chinese)
- Li D H, Su X M. 2012. The studies on the food web structures and trophic relationships in Guangxi Dongfang Cave by means of stable carbon and nitrogen isotopes [J]. *Acta Ecologica Sinica*, **32** (11): 3497–3504. (in Chinese)
- Li J R, Yang L, Li L X. 2016. Turnover rates of stable isotope in avian tissues [J]. *Sichuan Journal of Zoology*, **35** (6): 956–960. (in Chinese)
- Nie H Y. 2005. Study on the evolutionary ecology of small herbivorous mammals: life history strategy of plateau pika (*Ochotona curzoniae*) [D]. Ph. D thesis. Hangzhou: Zhejiang University. (in Chinese)
- Niu K C, Liu G N, Shen Z H, He L F, Fang J Y. 2009. Community assembly: the relative importance of neutral theory and niche theory [J]. *Biodiversity Science*, **17** (6): 579–593. (in Chinese)
- Pan D F. 2019. Interactions and mechanisms among herbivores in an alpine meadow of Qinghai-Tibetan Plateau [D]. Ph. D thesis. Changchun: Northeast normal University. (in Chinese)
- Quan X L, Duan Z H, Qiao Y M, Pei H K, Chen M C, He G F. Variations in soil carbon and nitrogen stable isotopes and density among different alpine meadows [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, **25** (12): 27–34. (in Chinese)
- Song G, Hu M H, Liu Q G. 2014. Study on the feeding habits and trophic levels of the gillnet catches of Qiandao Lake in autumn by stable isotope technology [J]. *Journal of Shanghai Ocean University*, **23** (1): 117–122. (in Chinese)
- Sun F M, Wang H W, Shi G Y, Yang S M. 2012. Relationship of stable carbon isotope concentration in diet and tissues of beef cattle [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, **21** (2): 205–211. (in Chinese)
- Wang F, Ju R T, Li Y Z, Du Y Z. 2006. Niche concept and its application in insect ecology [J]. *Chinese Journal of Ecology*, **11** (10): 1280–1284. (in Chinese)
- Wang D L, Li X C, Pan D F, De K J. 2016. The ecological significance and controlling of rodent outbreaks in the Qinghai-Tibetan grasslands [J]. *Journal of Southwest Minzu University* (Natural Science Edition), **42** (3): 237–245. (in Chinese)
- Wu T. 2017. Study on the extraction, purification and structure analysis of collagen from yak bone [D]. Master thesis. Lanzhou: Gansu Agricultural University. (in Chinese)
- Ye H S, Migmar W. 2023. Interactions between plateau pika (*Ochotona curzoniae*) and other species: a review [J]. *Journal of Hunan Ecological Science*, **10** (1): 113–119. (in Chinese)
- Yi X F, Li L X, Zhang X A, Zhao L, Li M C. 2004. Influence of artificial food on stable carbon and nitrogen isotope composition of plateau pikas [J]. *Zoological Research*, **25** (3): 232–235. (in Chinese)
- Yin H B, Yu G J, Wang G L, Zhou Y B, Wu M M. 2008. Studying methods of carnivore food habit [J]. *Journal of Anhui University* (Natural Science Edition), **32** (1): 90–94. (in Chinese)
- Yin L Q, Kong Y F, Wu Z X, Yan Y R, Tian T, Gao D K, Yang J, Wu Y C. 2020. Trophic niche comparison among three tuna species caught from central and western South China Sea in spring [J]. *Chinese Journal of Ecology*, **39** (12): 4121–4130. (in Chinese)
- Yong Z Y, Guo C, Zhang M W, Wang Y, Li B. 2011. Significance and methodology of rodent's food habit research: a review [J]. *Chinese Journal of Ecology*, **30** (11): 2637–2645. (in Chinese)
- Yue C, Guo Q W, Zhang Z R, Li X, Man D H, Yuan S, Fu H P, Wu X D, Jin G, Liu J W, Li Y S. 2020. Trophic niche of Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*) and their interspecific relationships with other common rodents in a typical steppe, Inner Mongolia [J]. *Acta Theriologica Sinica*, **40** (5): 424–434. (in Chinese)
- Zhou R, Hua L M, Wang Z P, Tang Y Q, Tang Y H, Zou X Y, Yang Z C. 2023. Trophic niches and interspecific relationships of plateau zokor (*Myospalax baileyi*) and white yak in alpine meadows of the Eastern Qilian Mountain [J]. *Chinese Qinghai Journal of Animal and Veterinary Sciences*, **53** (2): 12–18. (in Chinese)
- Zhou X R, Guo Z G, Guo X H. 2010. The role of plateau pika and plateau zokor in alpine meadow [J]. *Pratacultural Science*, **27** (5): 38–44. (in Chinese)
- 王凤, 鞠瑞亭, 李跃忠, 杜予州. 2006. 生态位概念及其在昆虫生态学中的应用 [J]. *生态学杂志*, **11** (10): 1280–1284.
- 王德利, 李心诚, 潘多峰, 德科加. 2016. 青藏高原草地鼠兔的生态释义及控制 [J]. *西南民族大学学报 (自然科学版)*, **42** (3): 237–245.
- 牛克昌, 刘怪宁, 沈泽吴, 何芳良, 方精云. 2009. 群落构建的中性理论和生态位理论 [J]. *生物多样性*, **17** (6): 579–593.
- 尹华宝, 余冠军, 王贵林, 周友兵, 武梅梅. 2008. 食肉目动物食性研究方法 [J]. *安徽大学学报 (自然科学版)*, **32** (1): 90–94.
- 叶宏帅, 米玛旺堆. 2023. 高原鼠兔与其他物种间交互作用的研究进展 [J]. *湖南生态科学学报*, **10** (1): 113–119.
- 全小龙, 段中华, 乔有明, 裴海昆, 陈梦词, 何桂芳. 2016. 不同高寒草甸土壤碳氮稳定同位素和密度的差异 [J]. *草业学报*, **25** (12): 27–34.
- 孙丰梅, 王慧文, 石光雨, 杨曙明. 2012. 日粮与牛组织中稳定性碳同位素的相关性研究 [J]. *草业学报*, **21** (2): 205–211.
- 纪炜炜, 李圣法, 陈雪忠, 阮雯, 周进. 2015. 基于稳定同位素方法的东海岸北部及其邻近水域主要游泳动物营养结构变化 [J]. *海洋渔业*, **37** (6): 494–500.
- 李继荣, 杨乐, 李来兴. 2016. 鸟类组织中稳定同位素周转率研究现状 [J]. *四川动物*, **35** (6): 956–960.
- 吴婷. 2017. 牦牛骨胶原蛋白提取纯化及结构解析 [D]. 兰州: 甘肃农业大学硕士学位论文.

- 宋固, 胡梦红, 刘其根. 2014. 运用稳定同位素技术研究千岛湖秋季刺网渔获物的食性和营养级 [J]. 上海海洋大学学报, **23** (1): 117-122.
- 陈怀斌. 2016. 肃南县天然草地主要鼠害种类、分布及发生面积 [J]. 青海草业, **25** (3): 50-51.
- 陈国康, 袁帅, 付和平, 武晓东, 李鑫, 李琳琳. 2023. 阿拉善荒漠区两种优势跳鼠种间营养生态位 [J]. 生态学报, **43** (17): 7193-7202.
- 陈迪, 袁建平, 徐世平, 周小罡, 张燕, 徐小明, 邹志文, 张古忍, 王江海. 2009. 西藏冬虫夏草寄主蝠蛾幼虫食性的稳定碳同位素证据 [J]. 中国科学 (D辑: 地球科学), **39** (9): 1274-1278.
- 易现峰, 李来兴, 张晓爱, 赵亮, 李明财. 2004. 人工食物对高原鼠兔稳定性碳和氮同位素组成的影响 [J]. 动物学研究, **25** (3): 232-235.
- 岳闯, 郭乾伟, 张卓然, 李鑫, 满都呼, 袁帅, 付和平, 武晓东, 金国, 刘建文, 李永善. 2020. 内蒙古典型草原布氏田鼠营养生态位及其种间关系 [J]. 兽类学报, **40** (5): 424-434.
- 金樑, 孙莉, 崔慧君, 赵静静, 刘喜超, 唐鹏杰, 王晓娟. 2014. 青藏高原东缘高寒草原有毒植物分布与高原鼠兔、高原鼢鼠的相关性 [J]. 生态学报, **34** (9): 2208-2215.
- 周雪荣, 郭正刚, 郭兴华. 2010. 高原鼠兔和高原鼢鼠在高寒草甸中的作用 [J]. 草业科学, **27** (5): 38-44.
- 周睿, 花立民, 王志鹏, 唐燕青, 唐燕花, 邹小玉, 杨志财. 2023. 祁连山东段高寒草甸高原鼢鼠和白牦牛营养生态位及其种间关系 [J]. 青海畜牧兽医杂志, **53** (2): 12-18.
- 段媛媛, 张静, 王玲玲, 刘彩凤, 王乙莱, 周俗, 郭正刚. 2022. 高原鼠兔对高寒草甸植物物种多样性和功能多样性关系的影响 [J]. 草业学报, **31** (11): 25-35.
- 聂海燕. 2005. 植食性小哺乳动物种群进化生态学研究: 高原鼠兔种群生活史进化对策 [D]. 杭州: 浙江大学博士学位论文.
- 郭波莉, 魏益民, 潘家荣, 李勇, 张福松. 2006. 牛不同组织中稳定性碳同位素组成及变化规律研究 [J]. 中国农业科学, **39** (9): 1885-1890.
- 曹晓云, 周秉荣, 周华坤, 乔斌, 颜玉倩, 赵彤, 陈奇, 赵慧芳, 于红妍. 2022. 气候变化对青藏高原植被生态系统的影响研究进展 [J]. 干旱气象, **40** (6): 1068-1080.
- 银利强, 孔业富, 吴忠鑫, 颜云榕, 田涛, 高东奎, 杨军, 吴英超. 2020. 南海中西部海域春季三种金枪鱼类的营养生态位比较 [J]. 生态学杂志, **39** (12): 4121-4130.
- 康宇坤, 张德罡, 缙晶毅, 王海芳, 杨莹博, 苏军虎. 2019. 甘南草原高原鼠兔食性及其季节性变化 [J]. 甘肃农业大学学报, **54** (2): 132-138.
- 盖珊珊, 赵文溪, 宋静静, 于道德, 刘莹, 王其翔, 周健. 2019. 小黑山岛人工鱼礁区许氏平鲉和大泷六线鱼的营养生态位研究 [J]. 生态学报, **39** (18): 6923-6931.
- 韩群花, 郭聪, 张美文. 2013. 密度制约效应对啮齿动物繁殖的影响 [J]. 生态学报, **33** (19): 5981-5989.
- 雍仲禹, 郭聪, 张美文, 王勇, 李波. 2011. 啮齿动物食性研究的意义及方法评述 [J]. 生态学杂志, **30** (11): 2637-2645.
- 黎道洪, 苏晓梅. 2012. 应用稳定同位素研究广西东方洞食物网结构和营养级关系 [J]. 生态学报, **32** (11): 3497-3504.
- 潘多锋. 2019. 青藏高原高寒草甸草食动物间的相互作用关系及机制 [D]. 长春: 东北师范大学博士学位论文.