

高原鼠兔在不同植被覆盖的立地占域、 局部灭绝和建群率

德吉央宗^① 马红梅^② 米玛旺堆^{②*}

① 西藏大学医学院实验中心 拉萨 850000; ② 西藏大学理学院生命科学系 拉萨 850000

摘要: 青藏高原的草地生态系统被野生动物和家畜广泛地利用。大型有蹄类动物的放牧和小型哺乳类动物的挖掘行为, 会改变其栖息地的植物群落。基于拉萨市墨竹工卡县日多镇年村牦牛 (*Bos grunniens*) 放牧的实践, 我们发现高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 立地占域率、建群和区域灭绝率与栖息地变量之间存在一定的格局关系。为了了解高原鼠兔立地占域率、建群和区域灭绝率与栖息地之间的关系, 我们采用多季节性立地占据模型, 利用 Presence 软件对相关数据进行分析。结果表明, 高原鼠兔局部灭绝率与植被覆盖度之间存在正相关性, 而与建群率之间则呈负相关性。

关键词: 建群率; 区域灭绝率; 占域率; 高原鼠兔; 植被覆盖

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263(2014)03-328-06

The Site Occupancy, Colonization and Local Extinction Rate of Plateau Pikas *Ochotona curzoniae* in Relation to Vegetation Cover

Dekyi Yangzom^① MA Hong-Mei^② Migmar Wangdwei^{②*}

① Department of Center Experiment of Medical Faculty, Tibet University, Lhasa 850000; ② Department of Biology of Science Faculty, Tibet University, Lhasa 850000, China

Abstract: The steppes of the Qinghai-Tibetan Plateau are widely used by both livestock and wildlife. Both the grazing of large ungulates and the burrowing of small mammals modulate habitats used by other species. The study was conducted in Medrogongka County, Lhasa prefecture Tibetan Autonomous Region. We applied the single-species, multi-season occupancy models to explore the relationship between site occupancy by plateau pikas and habitat variables based on yak grazing, including the extinction and colonization rate of pikas. To accomplish this, the multi-season occupancy model was used with the program PRESENCE. Findings showed that there was a positive relation between vegetation cover and pika extinction rate, but a negative relation between vegetation cover and pika colonization.

Key words: Colonization rate; Local extinction rate; Occupancy rate; Plateau pikas, *Ochotona curzoniae*; Vegetation cover

鼠兔是栖息在青藏高原上的一类小型哺乳动物 (Smith et al. 1990, Schaller 1998, Holzener et al. 2001), 在西藏地区分布最多的属高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*)。高原鼠兔藏语名称为“阿布热”, 是栖息在青藏高原特有

种, 具有体型肥胖 (Smith et al. 1990, Schaller

基金项目 中挪合作项目;

* 通讯作者, E-mail: migmarwangdwei@gmail.com;

第一作者介绍 德吉央宗, 女, 副教授; 研究方向: 动物学; E-mail: 6640770262@qq.com。

收稿日期: 2013-07-31, 修回日期: 2014-02-19

1998, Lai et al. 2003, Harris 2008, Wangdwei 2012)以及兽皮为棕色、红色、胸部呈淡灰色 (Schaller 1998) 等特征。成年鼠兔的体重在 100 ~ 200 g 之间, 怀孕期内高原鼠兔体重可达 223 g 左右 (Wangdwei 2012)。

20 世纪 80 年代, 由于与家畜之间的食物竞争以及对草地产生的不良影响, 高原鼠兔曾被认定为害兽 (Shi 1983, Xia 1984, Jiang et al. 1985)。Smith 等 1999 基于生物多样性及生态系统的功能层面把高原鼠兔视为青藏高原的关键种, 并对放置毒药来控制其种群的方式持不认同的观点。

越来越多的科学家使用立地占域率模型 (the site occupancy modeling)、种群动态和物种占域方法 (MacKenzie et al. 2006), 对关键、濒危、害兽等物种的种群进行监测, 并对该种群的分布和栖息地管理等进行研究。所谓占域率 (ψ), 就是在一个栖息地或斑块的随机抽样中目标种所占域的概率 ψ , 并估计占域概率与探测概率之间有着紧密的关联 (MacKenzie et al. 2006)。比如物种栖息的斑块或生境中, 假设随机抽取 5 个斑块或栖息地, 其中目标种 (target species) 占据了 2 个斑块或栖息地, 而另 3 个斑块或栖息地是没有占据的: UOUOU, 其中, U (unoccupied) 是未占据的 ($1 - \psi$), O (occupied) 是占据的 ψ 。假设目标种的探测率是比较理想的, 那么未占据和占据的概率顺序是: $\Pr(\text{UOUOU}) = (1 - \psi) \psi (1 - \psi) \psi (1 - \psi) = \psi^2 (1 - \psi)^3$, $\Pr(x = 2) = \psi^2 (1 - \psi)^3$ 其中 (x) 是目标种占据斑块或生境随机变量。 $\Pr(x | \psi) = \psi^x (1 - \psi)^{s-x}$, 其中, s 是调查总斑块或栖息地的数目, ψ 是目标种占据斑块或生境的立地占域率。

为了准确推断占域概率和相关的动态分析, 探测概率是很必要的 (MacKenzie et al. 2006)。假如在研究过程中未使用探测概率, 那么就可能导致推断占域概率的误差。Wangdwei (2012) 对高原鼠兔栖息地选择的研究中发现, 高原鼠兔在草地过度利用之栖息地的立地占域率高或栖息地利用率高。

放牧是青藏高原草地生态系统土地利用的重要方式 (Wangdwei 2012), 虽然围栏是恢复草地的一种重要管理手段, 但对丧失栖息地的野生动物会造成一些不良后果 (Fox et al. 2004, Pech et al. 2007, Wangdwei 2012)。由于围栏内的植被高度、覆盖度比围栏外高, 因而高原鼠兔种群在围栏内的栖息地要高于围栏外 (Pech et al. 2007)。另外, 高原鼠兔种群的栖息地以退化的草地为主 (Fan et al. 1999, Holzner et al. 2001, Zhang et al. 2003, Harris 2010)。随着与牦牛 (*Bos grunniens*) 和放牧者居住地距离的增加, 高原鼠兔的立地占域率有所降低, 高原鼠兔生存率与植被覆盖度之间存在负相关 (Wangdwei et al. 2013)。

目前, 由于高原鼠兔在不同放牧模式和植被覆盖的立地占据率、局部灭绝和建群率的报道处于空白, 基于上述原因, 本文对高原鼠兔进行相关研究。我们假设高原鼠兔立地占据率、建群率与植被覆盖度之间呈负相关, 与局部灭绝率呈正相关。

1 材料与方法

1.1 研究地点 拉萨墨竹工卡县日多镇念村 (29°50'N, 91°42'E)。主要栖息地类型包括典型高原草甸、高山湿地、裸露的高山和岩石山丘。样方覆盖地主要以牦牛白天摄食的生境、牦牛晚上夜宿地和放牧者搭帐房地、网围栏内部区域的栖息地为主。

1.2 调查方法 采用比较流行的野生动物监测和研究方法, 即 Occupancy Estimation and Modeling Inferring Patterns and Dynamics of Species Occurrence (MacKenzie et al. 2006) 中的单一物种多季节模型。我们共选择了 35 个斑块, 每个斑块的大小为 60 m × 12 m。

植被: 利用草地植被特征采集和测定植被覆盖度 (张金屯 2004), 优势种、亚优势种和其他变量的定义以 Wangdwei 等 (2013) 为参考。对植被覆盖度的定量化, 采用 35 个样地或斑块, 在样地内随机抽取 1 m² (1 m × 1 m) 大的小样方 16 个, 共计 560 个小样方。并分别在冬、

春和夏季，测量了样方到牦牛和放牧者夜宿地的距离(m)。

由于高原鼠兔的不确定性探测概率以及为了测定特定化栖息地内高原鼠兔的占域率，采用物种占域率的抽样方法 (MacKenzie et al. 2006)。具体方法如下，2009 年 1 月 16 ~ 21 日抽样 7 次、4 月 14 ~ 19 日抽样 7 次、6 月 14 ~ 19 日抽样 6 次。研究地长度为 22 km，高程梯度为 4 423 ~ 5 013 m。我们假设种群封闭，在 6 d 之内重复调查了高原鼠兔在样地内占域或未占域 (高原鼠兔的种群未改变)。抽样过程中，在样方内探测到鼠兔的赋值为 1，相反则为 0。假设探测到了高原鼠兔，那么该斑块被高原鼠兔占域，其概率是 ψ ，如果未探测到高原鼠兔，那么可能有两种情况存在：(1) 高原鼠兔在该斑块占域，但未探测到该物种，其概率是 $\psi(1 - \psi)$ ；(2) 高原鼠兔未占域该斑块或栖息地，其概率为 $(1 - \psi)$ 。其数据结构举例如下，以上假设例子，如 10100 数据结构表明，在观察史中第 1 次和第 3 次探测到了目标种，相反，第 2、4 和 5 次未能探测到该物种。若换成数学表达式，那么占域概率为： $P(\psi) = \psi(1 - \psi)\psi(1 - \psi)(1 - \psi) = \psi^2(1 - \psi)^3$ 。

1.3 数据分析 MacKenzie 等 (2006) 提出来的模型包括在不同探测概率的单物种-单季节模型、单物种-多季节模型、多物种的交互模型以及群落研究的占域模型。我们考虑到了单物种-单季节模型不能确切地模拟种群动态，因此，采用多季节立地占域率模型 (Mackenzie et al. 2006)，并对高原鼠兔的立地占域率 (ψ)、建群率 (γ) 和区域灭绝率 (ϵ) 参数进行估计。

建群率 (γ) 为目标种在季节 t 中未占域的斑块或生境，但在季节 $t + 1$ 中占域的概率 (图 1)。区域灭绝率 (ϵ) 为目标种在季节 t 中占域的斑块或栖息地，但季节 $t + 1$ 中未占域的概率 (图 1)。

具体计算方法是， ψ_1 是在季节 1 中占据的概率单位； $\epsilon_t = t + 1$ 物种从季节 t 到季节 $t + 1$ 中，斑块或栖息地占域成了未占据的一个概率单位； $\gamma_t =$ 物种从季节 t 到季节 $t + 1$ 中，斑块

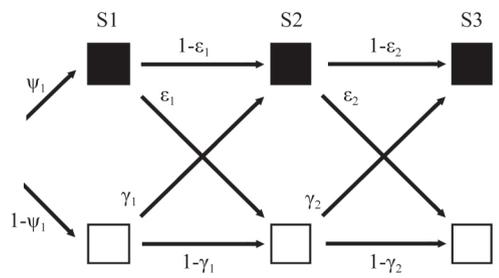


图 1 在不同季节里可能改变的立地占域率 (ψ)、建群率 (γ) 和区域灭绝率 (ϵ) (仿 MacKenzie et al. 2006)

Fig. 1 Representation of how the occupancy state of a site may change between seasons in terms of the process of occupancy (ψ), colonization (γ), and local extinction (ϵ) (Adapted MacKenzie et al. 2006)

S 表示季节；黑色的方块表示高原鼠兔在该季节里占域该斑块或栖息地；空方块表示高原鼠兔在该季节里未占据该斑块或栖息地。

S means season; Solid boxe indicates the site occupied in that season, while empty boxe indicates the site unoccupied by the plateau pikas.

或栖息地未占据成了占域的一个概率单位； $p_{t,j}$ = 在季节 t 中调查 j 的物种发现的单位概率 (物种存在的条件下)。

假如观察史是 $h_1 = 101000$ ，那么换成数学模型： $\Pr(h_1 = 101000) = \psi_1 p_{1,1} (1 - p_{1,2}) p_{1,3} \times \{ (1 - \epsilon_1) \prod_{j=1}^3 (1 - p_{2,j}) + \epsilon_1 \}$

假如观察史是 $h_1 = 000010$ ，那么换成数学模型： $\Pr(h_2 = 000010) = \{ \psi_1 \prod_{j=1}^3 (1 - p_{1,j}) (1 - \epsilon_1) + (1 - \psi_1) \gamma_1 \} \times (1 - p_{2,1}) p_{2,2} (1 - p_{2,3})$

ϕ_t 是季节 t 和季节 $t + 1$ 之间占据与未占域之间的转换概率。

$\phi_t = \begin{bmatrix} U \rightarrow U & U \rightarrow O \\ O \rightarrow U & O \rightarrow O \end{bmatrix}$ ，其中，U 是未占域的，O 是占域的。

$$\phi_o = [1 - \psi_1 \quad \psi_1], \quad \phi_t = \begin{bmatrix} 1 - \gamma_t & \gamma_t \\ \epsilon_t & 1 - \epsilon_t \end{bmatrix}$$

具体参数 ($\psi_t, \epsilon_t, \gamma_t, p_t$) 模型是：

$\psi_t = \alpha + \beta l$ (样方到牦牛晚上夜宿地和放牧者搭帐房地的距离)。

$\varepsilon_i = \alpha + \beta_1(\text{牦牛晚上夜宿地}) + \beta_2(\text{白天摄食的栖息地}) + \beta_3(\text{样方到牦牛晚上夜宿地和放牧者搭帐房地的距离}) + \beta_4(\text{植被覆盖度})$ 。

$\gamma_i = \alpha + \beta_1(\text{牦牛晚上夜宿地}) + \beta_2(\text{白天摄食的栖息地}) + \beta_3(\text{样方到牦牛晚上夜宿地和放牧者搭帐房地的距离}) + \beta_4(\text{植被覆盖度})$ 。

$p_i = \alpha + \beta_1(\text{样方到牦牛晚上夜宿地和放牧者搭帐房地的距离})$ 。

$p_i = \alpha + \beta_1(\text{牦牛晚上夜宿地}) + \beta_2(\text{白天摄食的栖息地}) + \beta_3(\text{样方到牦牛晚上夜宿地和放牧者搭帐房地的距离}) + \beta_4(\text{植被覆盖度})$ 。

以最低 Akaike information criterion (AIC) 值作为最优模型作标准 (表 1) 选择最优模型 (Burnham et al. 1998)。AIC 基于似然法

(likelihood), 但强调最优 (在模型里尽量少用参数)。其目的是为了比较或拟合模型而选择最少的 AIC, 其标准表达为: $AIC = -2 \ln [L(\theta | x)] + 2\delta$, 其中, δ 是在模型中估计的参数数量。在模型选择中应同时考虑不同模型和 AIC 之间的比较 (MacKenzie et al. 2006)。通常情况下, 一个模型跟结果最小 AIC 的模型进行比较, 因而特别模型 (k) 的不同式子为: $\Delta AIC = AIC_k - AIC_{\min}$ 。Burnham 等 (2002) 指出假如 ΔAIC 小于 2 时, 该模型对数据存在潜在的支持; 若大于 10 时, 那么模型对数据不支持。因此, 我们在模型优化时选择了 ΔAIC 小于 2 (表 1)。如果协变量我们所选择的 8 个最优模型中, 则此变量被剔除, 比如围栏草场 (表 1)。这些模型使用免费软件 Presence (<http://www.mbr-pwrc.usgs.gov/software/presence.html>) 拟合。基于软件 Presence 的数据要求, 采用数据

表 1 西藏自治区墨竹工卡在 1 月、4 月和 7 月从多季节立地占据率模型分析中高原鼠兔之排名靠前的模型

Table 1 Models top ranked from the multi-season occupancy analysis of plateau pikas in January, April and July in 2009 Medrogongkar County, Tibetan Autonomous Region, China

模型 Model	AIC	ΔAIC	W	NPar
ψ ypas $\gamma(\cdot)$, $\varepsilon(\cdot)$, p(ypas)	582.79	0.00	0.395	6
$\psi(\cdot)$, $\gamma(\cdot)$, $\varepsilon(\cdot)$, p(yab+ypas)	584.44	1.65	0.173	6
ψ (ypas+dist), $\gamma(\cdot)$, $\varepsilon(\cdot)$, p(ypas)	584.69	1.90	0.153	7
ψ (ypas+vc), $\gamma(\cdot)$, $\varepsilon(\cdot)$, p(ypas)	584.71	1.92	0.169	7
$\psi(\cdot)$, $\gamma(\cdot)$, $\varepsilon(\cdot)$, p(ypas)	589.26	6.47	0.017	5
ψ (dist), $\gamma(\cdot)$, $\varepsilon(\cdot)$, p(dist)	592.97	10.18	0.002	6
ψ (vc+dist), $\gamma(\cdot)$, $\varepsilon(\cdot)$, p(vc+dist)	594.53	11.74	0.001	8
ψ (yab), $\gamma(\cdot)$, $\varepsilon(\cdot)$, p(yab)	595.34	12.55	0.000	6

模型包括初始立地占据率 (ψ)、建群率 (γ)、灭绝率 (ε) 和发现率 (p)。协变量如下: vc = 植被覆盖度, dist = 到牦牛和放牧者过夜地带的最近距离, yab = 牦牛夜宿地, ypas = 牦牛觅食地, fen = 围栏草场, nb = 洞穴。 ΔAIC 是相对不同的 AIC 值排名靠前的模型相比, W 是 AIC 模型权重, NPar 是参数的数目。

The model components are initial occupancy (ψ), colonization (γ), extinction (ε) and detection probabilities (p). Covariates are as vc = vegetation cover, dist = distance to nearest yak bedding area, yab = yak bedding area, ypas = yak pasture area, fen = fenced pasture, nb = number of burrows. ΔAIC is relative different in AIC values compared with the top ranked model, W is the AIC model weights and NPar is the number of parameters.

标准化的方法, 利用软件 R 2.15.1 (R Development Core Team 2010) 处理 Presence 的结果。

2 结果

35 个样方中有 20 个牦牛摄食斑块、7 个牦牛和放牧者夜宿斑块和 8 个围栏内草地。从高原鼠兔建群、区域灭绝率在多季节模型中的参数发现, 建群率与植被覆盖度之间呈负相关 ($\hat{\beta} = -2.327$, $SE = 1.638$), 与灭绝率之间呈正相关 ($\hat{\beta} = 0.493$, $SE = 2.697$)。同样, 在牦牛摄食斑块地: 草地未受破坏的栖息地和高原鼠兔的建群率之间呈负相关 ($\hat{\beta} = -1.259$, $SE = 1.161$), 相反, 在牦牛摄食斑块地和高原鼠兔的灭绝率之间呈正相关 ($\hat{\beta} = 0.382$, $SE = 1.176$)。在晚上牦牛和放牧者过夜的斑块地: 草地受破坏的栖息地和高原鼠兔的建群率呈正相关 ($\hat{\beta} = 1.463$, $SE = 1.234$), 但与灭绝率之间呈负相关 ($\hat{\beta} = -0.596$, $SE = 1.643$)。随着植被覆盖度的增加, 高原鼠兔立地占域率 ($\hat{\beta} = -0.901$, $SE = 2.090$) 和探测率 (detection) ($\hat{\beta} = -1.87$, $SE = 0.567$) 均减少。高原鼠兔立地占域率随着与牦牛和放牧者夜宿地之间距离的增加, 其冬、春和夏季立地占域率逐渐减少 (图 2)。

能够支持数据的第一个最优模型立地占域率和探测率是: 牦牛摄食斑块地、晚上牦牛和放牧者夜宿斑块的变量; 第二个最优立地占域率和探测率是, 包括牦牛摄食斑块地、晚上牦牛和放牧者夜宿斑块的变量。高原鼠兔立地占域率与牦牛摄食斑块地呈负相关 ($\hat{\beta} = -2.35$, $SE = 0.906$), 包括探测率牦牛摄食斑块地之间也存在着负相关 ($\hat{\beta} = -1.169$, $SE = 0.234$)。

3 讨论

本研究结果表明, 高原鼠兔建群率跟植被覆盖度之间负相关之假说具有潜在的支持。即在退化的草场及牦牛和放牧者夜宿地距离较远地带的鼠兔建群率较高。可见, 植被或草地退化程度决定或权衡了高原鼠兔的建群率和局部灭绝率以及立地占据率。这与我们的假设相吻合, 即高原鼠兔立地占据率随着植被覆盖度的增加而减少。本研究结果与 Pech 等 (2007) 报道的结果, 即“在植被更高的生物量中高原鼠兔是密度制约性增长”存在一定的差异。但与 Wangdwei 等 (2013) 的发现, 即高原鼠兔生存率与植被覆盖之间存在负相关的结果具有一定的相似性。为了对高原鼠兔做到更好的监测和管控, 以及对生物多样性起到一定的保护作用, 今后我们将继续对高原鼠兔的立地占域率、

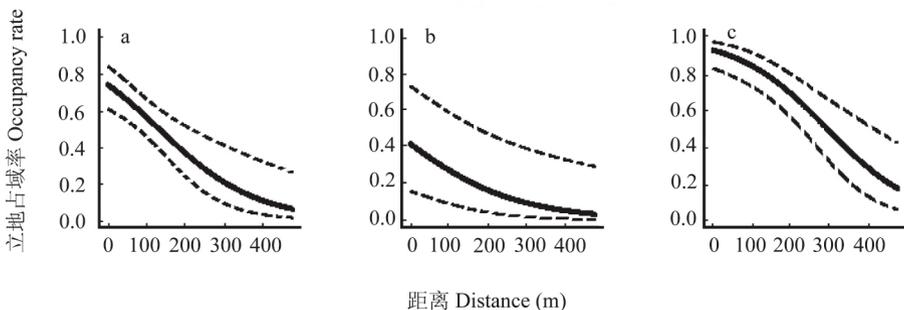


图 2 2009 年冬 (a)、春 (b)、夏 (c) 季在西藏自治区墨竹工卡县高原鼠兔立地占域率与到牦牛和放牧者夜宿的地之间距离的函数关系

Fig. 2 Plateau pika occupancy rate, during winter (a), spring (b) and summer (c) 2009, as function of the distance to nearest yak bedding area in 2009, Medrogonkar County, Tibetan Autonomous Region

虚线代表 95% 的置信区间。The dashed line represents the 95% confidence interval.

建群率、局部灭绝率等方面进行更深入的研究,包括增加研究地点,尽可能覆盖整个青藏高原,以及增加研究的时间周期。

参 考 文 献

- Burnham K P, Anderson D R. 1998. Model Selection and Inference: A Practical Information-Theoretic Approach. New York: Springer-Verlag.
- Burnham K P, Anderson D R. 2002. Model Selection and Multimodel Inference. 2nd ed. New York: Springer-Verlag.
- Fan N C, Zhou W Y, Wei W H, et al. 1999. Rodent pest management in the Qinghai-Tibet alpine meadow ecosystem// Singleton G R, Hinds L A, Leirs H, et al. Ecologically-based Management of Rodent Pests. Canberra, AU: Australian Centre for International Agricultural Research, 285 - 304.
- Fox J L, Mathiesen P, Yangzom D et al. 2004. Modern wildlife conservation initiative and the pastoralist/hunter nomads of north western Tibet. Rangifer, 15: 17 - 27.
- Harris R B. 2008. Wildlife Conservation in China: Preserving the Habitat of China's Wild West. Armonk, N. Y.: M. E. Sharpe, Inc., 145 - 151.
- Harris R B. 2010. Rangeland degradation on the Qinghai-Tibetan plateau: a review of the evidence of its magnitude and causes. Journal of Arid Environments, 74(1): 1 - 12.
- Holzner W, Kriechbaum M. 2001. Pastures in south and central Tibet (China). II. Probable causes of pasture degradation. Die Bodenkultur, 52(1): 37 - 44.
- Jiang Z G, Xia W P. 1985. Utilization of the food resources by plateau pika. Acta Theriologica Sinica, 5(4): 251 - 262.
- Lai C H, Smith A T. 2003. Keystone status of plateau pikas (*Ochotona curzoniae*): effect of control on biodiversity of native birds. Biodiversity and Conservation, 12(9): 1901 - 1912.
- MacKenzie D I, Nichols J D, Royle J A, et al. 2006. Occupancy Estimation and Modeling. Burlington, MA: Elsevier, 1 - 224.
- Pech R P, Jiebo, Arthur A D, et al. 2007. Population dynamics and responses to management of plateau pikas *Ochotona curzoniae*. Journal of Applied Ecology, 44(3): 615 - 624.
- R Development Core Team. 2010. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. [CP/OL] [2012-06-22]. <http://www.R-project.org>.
- Schaller G B. 1998. Wildlife of the Tibetan Steppe. Chicago: University of Chicago Press, 178 - 186.
- Shi Y Z. 1983. On the influences of rangeland vegetation to the density of plateau pika (*Ochotona curzoniae*). Acta Theriologica Sinica, 3(2): 181 - 187.
- Smith A T, Formozov N A, Hoffmann R S, et al. 1990. Lagomorph classification//Chapman J A, Flux J E C. Rabbits, Hares and Pikas: Status Survey and Conservation Action Plan. Switzerland: IUCN/WWF, 7 - 13.
- Smith A T, Foggin J M. 1999. The plateau pika (*Ochotona curzoniae*) is a keystone species for biodiversity on the Tibetan plateau. Animal Conservation, 2(4): 235 - 240.
- Wangdwei M. 2012. Demography, distribution, and behavior of plateau pika (*Ochotona curzoniae*) in relation to land-use type and yak (*Bos grunniens*) grazing on the Qinghai-Tibetan Plateau, China. Norway: University of Bergen, 1 - 22.
- Wangdwei M, Steele B, Harris R B. 2013. Demographic responses of plateau pikas to vegetation cover and land use in the Tibet Autonomous Region, China. Journal of Mammalogy, 94(5): 1077 - 1086.
- Xia W P. 1984. Progress in mammalian ecology in China. Acta Theriologica Sinica, 4: 223 - 238.
- Zhang Y M, Liu J K. 2003. Excavating effects of plateau Zokor on the plant biomass and their response patterns in alpine meadow. Acta Theriologica Sinica, 22(4): 292 - 298.
- 张金屯. 2004. 数量生态学. 北京: 科学出版社, 1 - 29.