

开垦对阿拉善荒漠啮齿动物群落 功能多样性的影响

柱娜 李鑫 付和平 李琳琳 陈国康 袁帅* 武晓东*

内蒙古农业大学草原与资源环境学院, 草地啮齿动物生态学与鼠害控制重点实验室,

教育部草地资源重点实验室 呼和浩特 010019

摘要: 开垦会导致荒漠化的加剧, 并对动物群落产生严重的影响。而功能多样性恰恰能体现环境或干扰胁迫导致的群落结构差异。但有关啮齿动物群落功能多样性的研究并不多见, 为此, 我们在 2018 至 2020 年的 4 月、7 月和 10 月利用铗日法对开垦区和未开垦区的啮齿动物群落进行调查, 选择并量化了与其营养、生活史、生理、形态及活动节律等相关的 5 个功能性状, 以探讨开垦对啮齿动物群落组成的影响, 以及性状组成和功能多样性变化。研究表明: (1) 开垦区群落的丰富度指数、多样性指数和均匀度指数均低于未开垦区, 开垦改变了啮齿动物群落性状组成; (2) 阿拉善荒漠啮齿动物群落组成与蛰眠、繁殖周期和食性等功能性状显著相关; (3) 开垦区春、秋季群落功能丰富度和功能均匀度高于未开垦区, 各季节群落功能离散度显著高于未开垦区; 而未开垦区夏季群落功能丰富度高于开垦区, 秋季群落功能均匀度高于开垦区; (4) 开垦区和未开垦区群落功能丰富度最高值均出现在夏季, 二者在不同季节间差异较大; 开垦区群落功能均匀度最高值出现在春季、功能离散度最高值出现在秋季, 二者在季节间差异均较小; 未开垦群落功能均匀度最高值出现在秋季、功能离散度最高值出现在夏季, 二者在季节间差异均较大。上述结果说明, 阿拉善荒漠区啮齿动物群落功能多样性变化与土地开垦和季节相关联, 开垦会从啮齿动物群落的生态空间利用程度、资源利用、种间竞争及生态位等方面影响群落功能多样性。

关键词: 干扰; 啮齿动物群落; 功能多样性; 功能性状

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2023) 06-867-14

Effects of Cultivation on Functional Diversity of Desert Rodent Community in Alxa Desert

ZHU Na LI Xin FU He-Ping LI Lin-Lin CHEN Guo-Kang
YUAN Shuai* WU Xiao-Dong*

College of Grassland, Resources and Environment, Inner Mongolia Agriculture University,

基金项目 内蒙古自治区青年科技人才发展计划项目 (No. NJYT22044), 国家自然科学基金项目 (No. 32060256, 32060395), 内蒙古自治区科技计划项目 (No. 2021GG0108), 内蒙古自治区科技重大专项 (No. 2021ZD0006), 内蒙古自治区直属高校基本科研业务费 (No. BR220106, BR221037), 草原生态保护修复治理补助项目 (No. Z75070050001-2110405), 内蒙古自然基金项目 (No. 2023MS03025);

* 通讯作者, E-mail: yuanshuai2020@163.com, wuxiaodong_hgb@163.com;

第一作者介绍 柱娜, 女, 硕士研究生; 研究方向: 啮齿动物生态学研究; E-mail: jvn0397@163.com。

收稿日期: 2023-03-08, 修回日期: 2023-07-13 DOI: 10.13859/j.cjz.202323040

*Key Laboratory of Grassland Rodent Ecology and Pest Controlled, Inner Mongolia,
Key Laboratory of Grassland Resources of the Ministry of Education, Hohhot 010019, China*

Abstract: [Objectives] Cultivation will lead to the aggravation of desertification and have a serious impact on animal communities. Functional diversity can precisely reflect the differences in community structure caused by environmental or interference stress. In this study, the desert rodent community in Alxa was taken as the research object to explore the changes in functional composition and functional diversity of the desert rodent community under the disturbance of cultivation, to provide a scientific basis for the maintenance of small mammal diversity in desert areas. The functional strategies of rodents to adapt to the environment are different, and their community structure is also different. Functional traits can reflect the interaction between species and abiotic and biotic factors in the environment and are closely related to niche differentiation, species coexistence, and community construction. Environmental filtering significantly affects community functional diversity. To this end, we propose the hypothesis that cultivation will affect the functional diversity of rodent communities and have seasonal changes. Through the change in functional diversity index, it shows the impact on community ecological space utilization, resource utilization, and niche. **[Methods]** The effects of cultivation and uncultivated on the functional diversity of desert rodent communities in Alxa were studied in April, July, and October of 2018-2020. The trap-day method was used to study rodent communities in disturbed habitats. Five functional traits were selected and quantified: nutrition, life history, physiology, morphology, and activity rhythm. and this paper uses Excel to input, sort out and calculate the species diversity of the original data. The different level of rodent species diversity between cultivation and uncultivated areas was determined by SPSS 20.0 one-way analysis of variance. The significant difference level was set to ($P < 0.05$) and plotted with Origin Pro 8 software. The ‘mFD’ package of software R 4.2.0 was used to analyze the correlation between the functional axis and species traits, β diversity, Jaccard similarity coefficient, Kruskal-Wallis test, and functional diversity index calculation, and the ‘ggplot2’ package was used for mapping. **[Results]** The results showed that: (1) In the two communities of cultivation and uncultivated (Table 2), the richness index, diversity index, and evenness index of the cultivation area were higher than those of the uncultivated area, indicating that the species diversity of the cultivation area was the highest and the overall distribution of the species was more uniform, and the cultivation changed the trait composition of the rodent community (Table 3). (2) The community composition in spring, summer, and autumn was significantly correlated with functional traits such as dormancy ($P < 0.05$), reproductive cycle ($P < 0.05$), and feeding habit ($P < 0.05$). The above functional traits could be considered as the main driving factors for the distribution of desert rodents in the Alxa desert (Table 3, Fig. 2). (3) Functional richness reflects the utilization degree of ecological space of the community, functional evenness reflects the utilization degree of effective resources of the community, and functional dispersion reflects the competition among species of the community. There are some spatial differences and seasonal changes in the functional diversity index of the desert rodent community in Alxa. cultivation area: the richness and evenness of community function in spring and autumn were higher than those in uncultivated areas, and the dispersion of community function in each season was significantly higher than that in uncultivated areas. Uncultivated area: the richness of community function in summer is higher than that in the cultivation area, and the evenness of community function in autumn is higher than that

in the reclaimed area (Fig. 4 - 6). (4) The highest value of community functional richness in both cultivation and uncultivated areas appeared in summer, and the differences between the two in different seasons were compared (Fig. 3b). The highest value of community functional evenness in the cultivation area appeared in spring (Fig. 4a), and the highest value of functional dispersion appeared in autumn (Fig. 5c), and the difference between the two seasons was small. The highest value of functional evenness of uncultivated communities appeared in autumn (Fig. 4c), and the highest value of functional dispersion appeared in summer (Fig. 5b), both of which were quite different between seasons. (5) Fig. 4: F_{Ric} : Functional richness index, The blue dots and the connected parts represent the species distribution points and ranges in the uncultivated areas. the red dot and the connected part represent the species distribution point and range of the cultivation area; Fig. 5: F_{Eve} : Functional evenness index; Blue represents the uncultivated area, red represents the cultivated area; the size of the circle represents the abundance of species in the community. the larger the circle is the more species, and the smaller the circle is the fewer species; Fig. 6: F_{Div} : Functional divergence index; Blue represents the uncultivated area, red represents the cultivation area; the size of the solid circle represents the abundance of species in the community, and the diamond and triangle represent the center of gravity of the community in the uncultivated area and the cultivation area. **[Conclusion]** The above results indicate that the functional diversity of the community is different due to the differences in community composition and niche. The functional diversity of rodent communities in the Alxa desert area is associated with land reclamation and seasons, cultivation will also affect the functional diversity of the community from the aspects of ecological space utilization, resource utilization, interspecific competition, and niche.

Key words: Disturbance; Rodent community; Functional diversity; Functional traits

人为土地利用活动的不断加剧被认为是全球生物多样性丧失的主要驱动因素 (Newbold et al. 2015)。开垦是中国荒漠面临的主要干扰之一 (赵立祥 2004)。开垦会造成草地退化 (王晓宇 2009)，加剧草地荒漠化和沙漠化 (艾东等 1993, 张宏等 1999, 赵媛媛等 2020)，降低土壤有机质 (王银亚等 2017) 并显著改变植物群落 (田洪艳等 2001)。开垦对草地的诸多改变均会对动物群落多样性及功能组成造成直接或间接影响 (刘任涛等 2014)。啮齿动物是生态系统的重要组成部分。因其对栖息地干扰具有较强的敏感性，啮齿动物群落丰富度和结构常可反映土地利用强度的变化。之前的研究已经表明，开垦干扰会导致环境异质性增加，进而对啮齿动物生境、群落组成及分布有所影响 (Newbold et al. 2020)。在农田生态系统中，高强度开垦活动会影响啮齿动物群落的稳定性 (Zhang et al. 2022)。虽然国内有关荒漠区开垦

对啮齿动物群落影响的研究已有不少报道 (武晓东等 2008, 鄂晋等 2009, 袁帅等 2013)，但多集中于群落结构及多样性方面，并未深入到开垦对啮齿动物群落功能组成及功能多样性的影响方面。

近年来，功能多样性被广泛地运用于生物多样性的研究之中，成为了生物多样性研究中的一个重要领域 (Regalado et al. 2019)。功能多样性是指影响生态系统功能的群落中所有物种及有机物的功能性状值及其变动范围 (Tilman 2001)，并对其动态、稳定性、生产力、养分平衡及其他方面产生重要作用 (Petchey et al. 2006, 2010)。功能多样性能够反映群落结构的变化和对环境胁迫的反应 (Odanaka et al. 2019, Li Y et al. 2022)，可以量化物种性状及其对生态系统的影响 (Lin et al. 2022)。功能多样性的研究多基于物种功能性状开展。功能性状是直接影响有机体表现的任一

性状 (Mouillot et al. 2013), 即物种在漫长进化过程中, 逐渐形成与环境相适应的任何形态 (Myers et al. 2021)、行为 (Sassi et al. 2015) 和生理等可测量的特征 (林浩然 1998, Riquelme et al. 2014)。功能性状的差异能够客观地表达自身生理过程, 因对环境变化非常敏感, 也能对外部环境作出反映, 对群落的变化具有一定的指示作用 (Tilman et al. 1997)。因此, 以功能性状为基础的研究成为了环境胁迫或干扰响应的关键 (Montoya et al. 2023), 基于物种功能性状的方法可以不同的功能策略来解释群落 (Kirwan et al. 2009, Gibb et al. 2017, Jing et al. 2023)。

本研究以阿拉善荒漠啮齿动物群落为研究对象, 探讨荒漠啮齿动物群落在开垦干扰下的功能组成和功能多样性的变化, 以期为荒漠区小型哺乳动物多样性维持提供科学依据。阿拉善荒漠为我们了解啮齿动物群落提供了良好的研究平台。以往的研究发现, 随着人为干扰强度变化, 土壤理化性质和植被特征随之发生变化, 这些变化必然会影响到啮齿动物群落结构 (达来等 2012, 袁帅等 2013)。啮齿动物对环境适应的功能策略不同, 其群落结构也有差异 (潘苏峰 2022), 而功能性状能够反映物种与环境非生物和生物因子之间的相互作用, 与生态位分化、物种共存和群落构建密切相关 (Cornwell et al. 2009)。环境过滤作用显著影响群落功能多样性。为此, 我们提出假设: 开垦会影响啮齿动物群落功能多样性且有季节变化, 通过功能多样性指数的变化表现出对群落生态空间利用、资源利用和生态位的影响。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于阿拉善左旗南部, 腾格里沙漠东缘 (平均海拔 800 ~ 1 500 m, 37°24' ~ 38°25' N, 104°10' ~ 105°30' E, 图 1)。该区域属温带荒漠, 为典型大陆型气候。年降雨量 80 ~ 220 mm, 年蒸发量 2 900 ~ 3 300 mm。日照时间

3 316 h, 年平均气温 7.2 °C, 无霜期 120 ~ 180 d。土壤为淡棕钙土, 植物以旱生、超旱生、盐生和沙生的荒漠植物为主, 多年生优良禾本科、豆科牧草较少, 建群植物以藜科 (Chenopodiaceae)、菊科 (Compositae) 和蒺藜科 (Zygophyllaceae) 物种为主, 其次为蔷薇科 (Rosaceae) 和怪柳科 (Tamaricaceae) 物种 (袁帅等 2011) (图 1)。

1.2 动物数据采集及性状划分

2018 至 2020 年在阿拉善左旗孛井滩的荒漠区, 随机选择 3 个未开垦区和 3 个开垦区。每年 4 月 (春季)、7 月 (夏季)、10 月 (秋季) 利用铗日法对啮齿动物进行调查。在 3 个季节的开垦区和未开垦区分别随机设置 3 个铗捕样地, 每个季节共 6 个铗捕样地, 每个样地面积为 10 hm², 连续布放 4 d。在每个样区内随机布设 3 条铗线, 各铗线间距 50 m, 每铗线 100 铗, 铗距为 5 m。鼠铗为标准铁制中号板铗, 用新鲜花生米作为诱饵。解剖并记录捕获个体种名、性别、体重、体长、耳长、尾长、后足长、胃容物和繁殖状况。将捕获的啮齿动物按照生态学意义相关的 5 个功能性状 (表 1) 进行划分归类 (Tsianou et al. 2021, Li S et al. 2022, Keller et al. 2023)。

1.3 啮齿动物物种多样性分析

物种多样性指数是用来描述一个群落的多样性的统计量, 是分析群落物种多样性特征的简单方法。以物种数和物种个体数反映群落结构稳定性。本文选取以下 3 种多样性指数分析啮齿动物物种多样性 (马克平 1994, 马克平等 1994)。

Margalef 丰富度指数 (Margalef richness index, D) 表征物种丰富度, 该指数越大, 多样性越高。计算公式如下:

$$D = \frac{S-1}{\ln N}$$

Shannon 多样性指数 (Shannon-Wiener index, H') 表征物种多样性, 该指数越高, 多样性越高。计算公式如下:

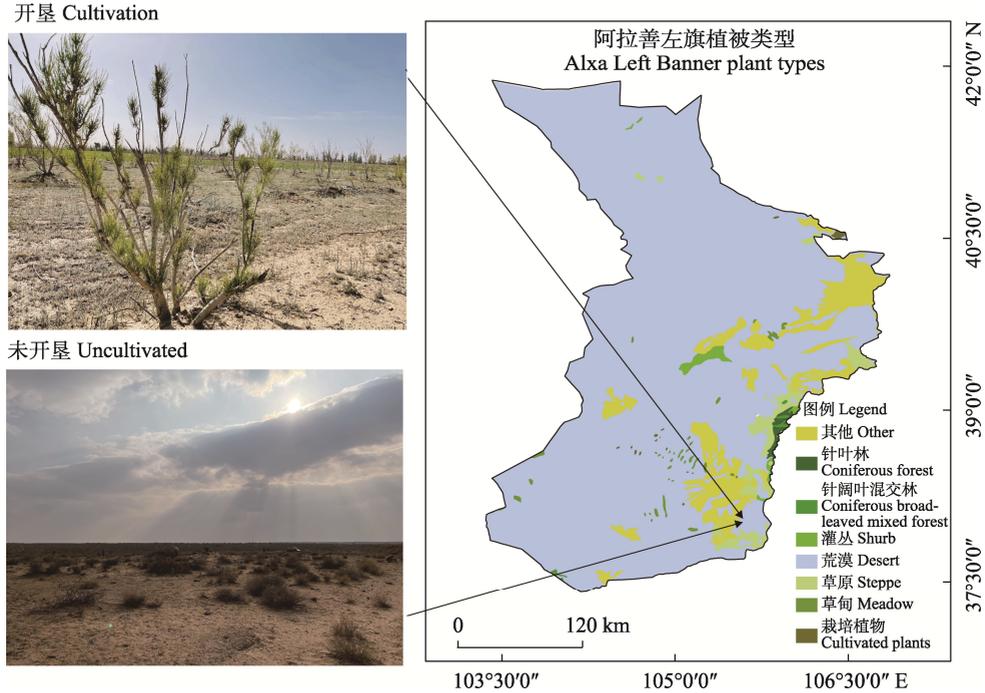


图 1 研究区概况图

Fig. 1 Map of the study area

表 1 功能性状分类标准及其所含类型

Table 1 Classification criteria for functional traits and the types

功能类别 Classification of function	功能性状 Functional trait	功能性状分类 Type of functional traits	生态学意义 Ecological meaning
营养 Nutrition	食性 Feeding habit	植食性 Phytophagous 杂食性 Omnivory	反映营养平衡策略 Reflecting nutrition balance strategies
生活史 Life history	繁殖周期 Reproductive cycle	1 窝/年 One litter/year 多窝/年 Multiple litters/year	反映繁殖策略 Reflecting reproductive strategies
生理 Physiology	蛰眠 Hibernation	冬眠 Hibernation 非冬眠 Non hibernation	反映抵御风险策略 Reflecting risk-resisting strategies
形态 Morphology	活动类型 Activity type	两足 Bipedal 四足 Tetrapods	反映适应环境策略 Reflect the strategy of adapting to the environment
活动节律 Activity rhythm	昼夜节律 Circadian rhythm	昼行性 Diurnal、 夜行性 Nocturnal	反映时间利用策略 Reflect time utilization strategy

$$H' = -\sum_{i=1}^S P_i \ln P_i$$

Pielou 均匀度指数 (Pielou index, E) 表征物种分布的均匀度, E 取值为 0~1 之间, 越接近 1 表示群落内物种均匀度越高。计算公式如下:

$$E = H' / \ln S$$

上述式中, S 为调查样方内总物种数, P_i

为第 i 种物种的个体数占物种总数的比例, N 为调查样方内所有物种的总个体数。

1.4 啮齿动物群落 β 多样性分析

群落 β 多样性, 即群落组成变化的幅度。指不同群落间物种组成的差异, 由物种周转(物种替换) 和嵌套(丰富的差异) 这两种过程决定(斯幸峰等 2017)。 β 多样性由嵌套和周转 2 个组分组成, 前者一般发生于连续性环境变

化，后者则多见于间断性环境变化，这表明 β 多样性分解有助于认识生物群落空间变异的生态过程。利用 Jaccard 相似性系数，计算得到阿拉善荒漠区开垦区和未开垦区的啮齿动物群落 β 多样性 (β_{JAC})，其计算公式如下 (Villéger et al. 2013):

$$\beta_{JAC} = \frac{b+c}{a+b+c}$$

式中， a 为 2 个群落 (开垦和未开垦) 共有的物种数， b 为第 1 个群落拥有而第 2 个群落没有的物种数， c 为第 2 个群落拥有而第 1 个群落没有的物种数。使用嵌套组分与总多样性的比值 (β_{ratio}) 表示阿拉善荒漠啮齿动物群落 β 多样性由何种组分决定，即

$$\beta_{ratio} = \frac{\beta_{JNE}}{\beta_{JAC}}$$

当 $\beta_{ratio} < 0.5$ 时，表示群落 β 多样性主要由物种空间周转 (β_{TUR}) 决定；若 $\beta_{ratio} > 0.5$ ，则表示群落 β 多样性主要由嵌套组分 (β_{NES}) 决定。 β_{JAC} 为嵌套组分与总多样性的比值，即相似性指数， β_{JNE} 为相似性指数的嵌套组分。

1.5 功能多样性指数

功能多样性的测定都是以功能性状为基础计算功能多样性指数，以下是目前广为应用且对干扰具有预测作用的 3 种功能多样性指数 (江小雷等 2010, 张金屯等 2011)。

功能丰富度 (functional richness, F_{Ric}) 指有机体在群落中所占据的功能空间的大小。体现的是生态空间利用程度，该指数越大，说明生态空间利用程度越高。其计算公式如下：

$$F_{Ric} = \frac{S_{Fci}}{R_c}$$

式中， F_{Ric} 为群落 i 中性状 c 的功能丰富度， S_{Fci} 为群落内物种所占据的生态位， R_c 为性状 c 的绝对值范围。

功能均匀度 (functional evenness, F_{Eve}) 指在群落内有机体的功能性状在生态空间上分布的均匀程度。可体现群落内物种对有效资源全方位的利用效率，该指数越大，说明有效资源利用越全面，效率越高。其计算公式如下：

$$\begin{aligned} dist(i, j) &= \sqrt{(a_i - a_j)^2 + (b_i - b_j)^2 + \dots + (m_i - m_j)^2} \\ E_{W1} &= dist(i, j) / (W_i + W_j) \\ P_{EW1} &= E_{W1} / \sum_{l=1}^{S-1} E_{W1} \\ F_{Eve} &= \frac{\sum_{l=1}^{S-1} \min\left(P_{EW1} - \frac{1}{S-1}\right) - \frac{1}{S-1}}{1 - \frac{1}{S-1}} \end{aligned}$$

式中， $a \sim m$ 表示功能空间中物种 i 和 j 的 5 个功能性状， $dist(i, j)$ 表示物种 i 和 j 之间的欧式距离， E_{W1} 为分支长， W_i 和 W_j 分别为物种 i 和物种 j 的相对丰度， P_{EW1} 为分支长权重， S 为物种数。

功能离散度 (functional divergence, F_{Div}) 代表了主要群落成员之间功能相似的概率。可体现物种间的生态位互补程度，更高的指数说明物种间生态位互补性越强，竞争作用则较弱。优势种分布在功能空间的边缘，该指数越大，表明生态位分化程度高，物种间资源竞争较弱；反之，优势种靠近功能空间中心，该指数越小，物种间竞争激烈 (王松波等 2021)。其计算公式如下：

$$\begin{aligned} g_k &= \frac{1}{S} \sum_{i=1}^S x_{ik} \\ d_{Gi} &= \sqrt{\sum_{k=1}^T (X_{ik} - g_k)^2} \\ \bar{d}_G &= \frac{1}{S} \sum_{i=1}^S d_{Gi} \\ \Delta d &= \sum_{i=1}^S W_i \times (d_{Gi} - \bar{d}_G) \\ \Delta |d| &= \sum_{i=1}^S W_i \times |d_{Gi} - \bar{d}_G| \\ F_{Div} &= \frac{\Delta d + \bar{d}_G}{\Delta |d| + \bar{d}_G} \end{aligned}$$

式中， S 为物种数， X_{ik} 为物种 i 性状 k 的值， g_k 为性状 k 的重心， T 为性状数， d_G 为物种 i 与重心的平均距离， Δd 为以丰度为权重的离散度， W_i 为物种 i 的相对丰度。

1.6 统计分析

通过 SPSS 20.0 单因素方差分析方法确定开垦区和未开垦区啮齿动物物种多样性的差异水平, 显著差异水平设置为 ($P < 0.05$), 并用 Origin Pro 8 软件绘图。使用软件 R 4.2.0 的 “mFD” 包分析功能轴与物种性状之间的相关性、 β 多样性、Jaccard 相似性系数、Kruskal-Wallis 检验和功能多样性指数计算并用 “ggplot2” 包进行绘图。

2 结果

2.1 啮齿动物群落组成

2.1.1 物种多样性 不同土地利用方式之间的物种组成及多度有所不同。实验期间在开垦区和未开垦区共捕获啮齿动物 520 只, 分属 3 科, 分别为仓鼠科 (Cricetidae) 3 种, 包括子午沙鼠 (*Meriones meridianus*)、小毛足鼠 (*Phodopus roborovskii*) 和短耳仓鼠 (*Cricetidae eversmanni*); 跳鼠科 (Dipodidae) 3 种, 包括五趾跳鼠 (*Orientallactaga sibirica*)、三趾跳鼠 (*Dipus sagitta*) 和蒙古羽尾跳鼠 (*Stylodipus telum*); 松鼠科 (Sciuridae) 1 种, 包括阿拉善黄鼠 (*Spermophilus alaschanicus*)。在开垦和未开垦两个群落中, 未开垦区的丰富度指数、多样性指数和均匀度指数均高于开垦区, 说明其物种多样性最高, 物种总体分布较为均匀 (表 2)。

2.1.2 群落功能组成 不同土地利用方式下的物种功能组成及多度有所不同 (表 3)。开垦同未开垦相比, 显著降低了具有冬眠、植食性、两足活动性状的物种种群密度 ($F_{\text{冬眠}} = 4.746$, $P < 0.05$; $F_{\text{植食性}} = 4.487$, $P < 0.05$; $F_{\text{两足}} = 8.295$,

$P < 0.05$), 显著增加了具有非冬眠、杂食性、四足活动性状的物种种群密度 ($F_{\text{非冬眠}} = 9.641$, $P < 0.01$; $F_{\text{杂食性}} = 11.842$, $P < 0.01$; $F_{\text{四足}} = 9.617$, $P < 0.01$), 而对具有夜行性、昼行性、1 窝/年、多窝/年性状的物种种群密度无显著影响 ($F_{\text{夜行性}} = 1.423$, $P > 0.05$; $F_{\text{昼行性}} = 0.25$, $P > 0.05$; $F_{\text{1窝/年}} = 0.446$, $P > 0.05$; $F_{\text{多窝/年}} = 1.46$, $P > 0.05$) (图 2)。

2.2 啮齿动物群落 β 多样性

通过 Kruskal-Wallis 检验和线性模型分析功能轴与物种性状之间的相关性结果发现, 每个群落的物种分布及功能组成存在差异。在春夏秋季的群落组成均与蛰眠 ($P < 0.05$)、繁殖周期 ($P < 0.05$) 和食性 ($P < 0.05$) 等功能性状显著相关, 上述功能性状可以被认为是阿拉善荒漠啮齿动物在开垦生境下分布的主要驱动因素。功能空间是以功能性状为坐标轴的多维空间, 物种根据其功能性状而处于相应位置。与功能空间的第一轴 (性状 1) 呈显著相关的功能性状是冬眠和繁殖周期, 表明第一轴代表的是蛰眠和繁殖周期的合成性状; 与第二轴 (性状 2) 呈显著相关的功能性状是食性, 表明第二轴代表的是食性, 物种根据其相关性而分布在相应位置 (图 3)。在 β 多样性, Jaccard 相似性指数越大, 说明群落相似性越高。空间上的 β 多样性在不同时间尺度随时间推移发生不同的变化, 春季 β 多样性 (β_{JAC}) 为 0.796 4, 其空间周转组分 (β_{TUR}) 为 0.730 4, 嵌套组分 (β_{NES}) 为 0.066 0; 夏季 β 多样性为 0.123 4, 其空间周转组分为 0.000 0, 嵌套组分为 0.123 4; 秋季 β 多样性为 0.581 7, 其空间周转组分为 0.383 7, 嵌套组分为 0.198 1。

表 2 不同土地利用方式下的啮齿动物多样性特征

Table 2 Rodent diversity characteristics under different land use patterns

群落指数 Community index	物种数 Species richness (S)	Margalef 丰富度指数 Margalef richness index (D)	Shannon 多样性指数 Shannon-Wiener index (H')	均匀度指数 Pielou index (E)
开垦 Cultivation	6	0.902 9	0.148 0	0.082 6
未开垦 Uncultivated	6	0.947 3	0.177 3	0.098 9

表 3 不同土地利用方式下的群落组成

Table 3 Community composition under different land use practices

功能性状 Functional traits	未开垦土地中的物种 Species in uncultivated land	开垦土地中的物种 Species in cultivated land
冬眠 Hibernation	五趾跳鼠、蒙古羽尾跳鼠、三趾跳鼠 <i>Orientallactaga sibirica, Stylodipus telum, Dipus sagitta</i>	五趾跳鼠、三趾跳鼠、阿拉善黄鼠 <i>O. sibirica, D. sagitta, Spermophilus alaschanicus</i>
非冬眠 Non-hibernation	子午沙鼠、小毛足鼠 <i>Meriones meridianus, Phodopus roborovskii</i>	子午沙鼠、小毛足鼠、短耳仓鼠 <i>M. meridianus, P. roborovskii, Cricetidae eversmanni</i>
杂食性 Omnivory	子午沙鼠、三趾跳鼠 <i>M. meridianus, D. sagitta</i>	子午沙鼠、三趾跳鼠、短耳仓鼠、阿拉善黄鼠 <i>M. meridianus, D. sagitta, C. eversmanni, S. alaschanicus</i>
植食性 Phytophagy	五趾跳鼠、蒙古羽尾跳鼠、小毛足鼠 <i>O. sibirica, S. telum, P. roborovskii</i>	五趾跳鼠、小毛足鼠 <i>O. sibirica, P. roborovskii</i>
四足 Bipedal	子午沙鼠、小毛足鼠 <i>M. meridianus, P. roborovskii</i>	子午沙鼠、小毛足鼠、短耳仓鼠、阿拉善黄鼠 <i>M. meridianus, P. roborovskii, C. eversmanni, S. alaschanicus</i>
两足 Tetrapods	五趾跳鼠、三趾跳鼠、蒙古羽尾跳鼠 <i>O. sibirica, D. sagitta, S. telum</i>	五趾跳鼠、三趾跳鼠 <i>O. sibirica, D. sagitta,</i>
夜行性 Nocturnal	子午沙鼠、五趾跳鼠、三趾跳鼠、蒙古羽尾跳鼠、小毛足鼠 <i>M. meridianus, O. sibirica, D. sagitta, S. telum, P. roborovskii</i>	子午沙鼠、五趾跳鼠、短耳仓鼠、小毛足鼠、三趾跳鼠 <i>M. meridianus, O. sibirica, C. eversmanni, P. roborovskii, D. sagitta</i>
昼行性 Diurnal	阿拉善黄鼠 <i>S. alaschanicus</i>	阿拉善黄鼠 <i>S. alaschanicus</i>
1 窝/年 1 litter/year	蒙古羽尾跳鼠、三趾跳鼠 <i>S. telum, D. sagitta</i>	三趾跳鼠、阿拉善黄鼠 <i>D. sagitta, S. alaschanicus</i>
多窝/年 Multiple litters/year	子午沙鼠、五趾跳鼠、小毛足鼠 <i>M. meridianus, O. sibirica, P. roborovskii</i>	子午沙鼠、五趾跳鼠、短耳仓鼠、小毛足鼠 <i>M. meridianus, O. sibirica, C. eversmanni, P. roborovskii</i>

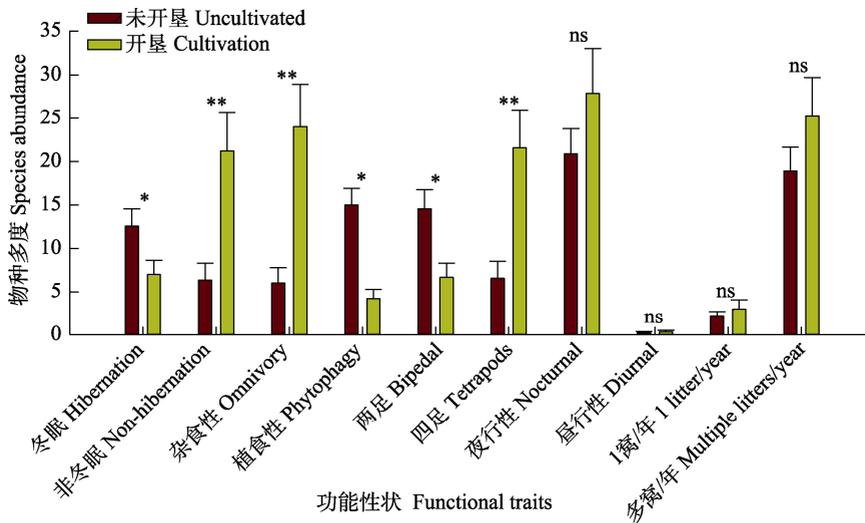


图 2 开垦区和未开垦区啮齿动物功能性状差异水平

Fig. 2 Differences in functional traits of rodents between cultivated and uncultivated areas

**表示差异极显著 ($P < 0.01$), *表示差异显著 ($P < 0.05$), ns 表示差异不显著 ($P > 0.05$)。

** means extremely significant difference ($P < 0.01$), * means significant difference ($P < 0.05$), ns means no significant difference ($P > 0.05$).

结果表明, 春秋两个季节, 开垦和未开垦两个群落的相似性高。夏季两个群落的差异明显,

差异包括群落的物种丰度、群落组成及其分布范围。另外, 春季的啮齿动物群落 β 多样性主

要由物种空间周转决定，即 $\beta_{\text{ratio}} < 0.5$ ；夏秋季的群落 β 多样性主要由物种嵌套决定，即 $\beta_{\text{ratio}} > 0.5$ 。

2.3 啮齿动物群落功能多样性

阿拉善荒漠啮齿动物群落各功能多样性指数存在一定空间差异和季节变化。功能丰富度反映群落生态空间的利用程度。在春 ($F_{\text{Ric}} = 0.678$)、秋季 ($F_{\text{Ric}} = 0.396$) 开垦区群落功能丰富度高于未开垦区，而夏季 ($F_{\text{Ric}} = 0.877$)

开垦区群落功能丰富度低于未开垦区 (图 4)。开垦和未开垦两个群落的功能丰富度最高值均出现在夏季，在不同季节之间差异较大。

功能均匀度反映群落有效资源的利用程度。在春 ($F_{\text{Eve}} = 0.669$)、夏季 ($F_{\text{Eve}} = 0.558$) 开垦区群落功能均匀度高于未开垦区，而秋季 ($F_{\text{Eve}} = 0.500$) 开垦区群落功能均匀度较未开垦区降低 (图 5)。开垦群落功能均匀度最高值出现在春季，在不同季节之间的差异较小；未

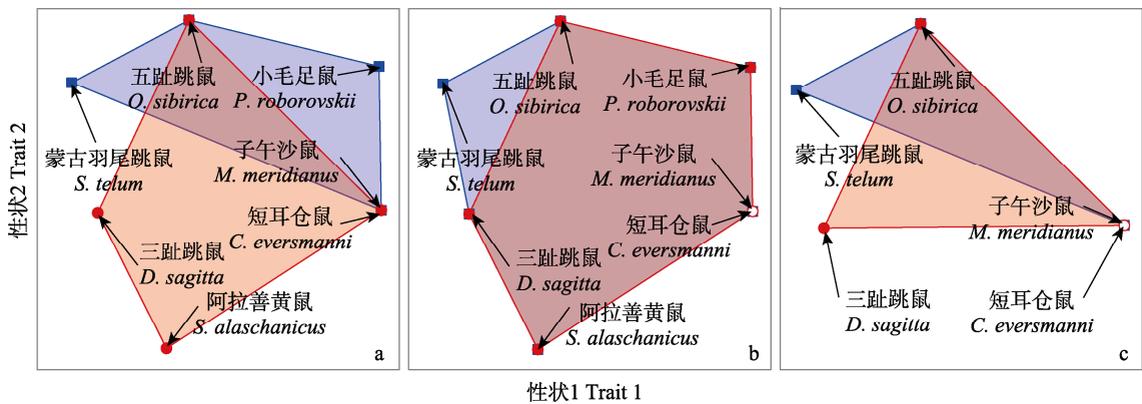


图 3 不同季节的群落 Beta 多样性

Fig. 3 Beta diversity of community in different seasons

a. 春季; b. 夏季; c. 秋季。蓝色点及连起来的部分代表未开垦区的物种分布点及范围，红色点及连起来的部分代表开垦区的物种分布点及范围。

a. Spring; b. Summer; c. Autumn. The blue dots and the connected parts represent the species distribution points and ranges in the uncultivated areas, and the red dots and the connected part represent the species distribution points and range of the cultivated area.

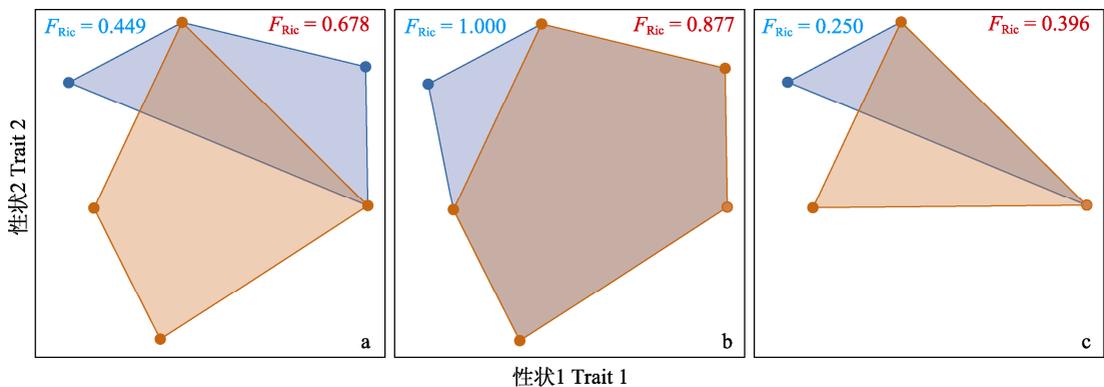


图 4 不同季节间啮齿动物群落功能丰富度指数 (F_{Ric})

Fig. 4 Functional richness index (F_{Ric}) of rodent community in different seasons

a. 春季; b. 夏季; c. 秋季。a. Spring; b. Summer; c. Autumn.

开垦群落功能均匀度最高值出现在秋季，在不同季节之间的差异较大。

功能离散度反映群落物种间的竞争。开垦区群落功能离散度在所有季节均高于未开垦区

(图 6)。开垦区群落功能离散度最高值出现在秋季，在不同季节之间的差异较小；未开垦区群落功能离散度最高值出现在夏季，在不同季节之间的差异较大。

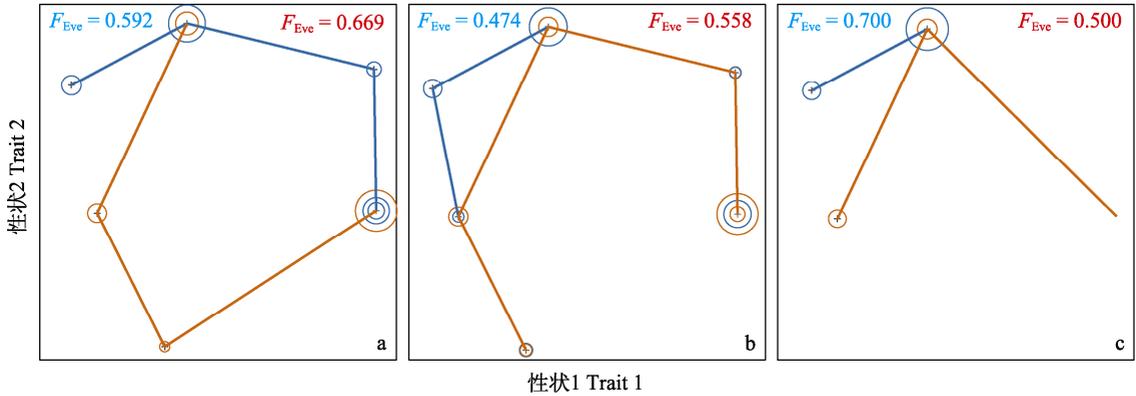


图 5 不同季节间啮齿动物群落功能均匀度指数 (F_{Eve})

Fig. 5 Functional evenness index (F_{Eve}) of rodent community in different seasons

a. 春季; b. 夏季; c. 秋季。 F_{Eve} . 功能均匀度指数; 蓝色代表未开垦区, 红色代表开垦区; 圆圈大小代表物种在该群落的丰富度, 圆圈大即物种多、圆圈小即物种少。

a. Spring; b. Summer; c. Autumn. F_{Eve} . functional evenness index; blue represents the uncultivated area, red represents the cultivated area; the size of the circle represents the abundance of species in the community. The larger the circle is, the more species, and the smaller the circle is, the less species.

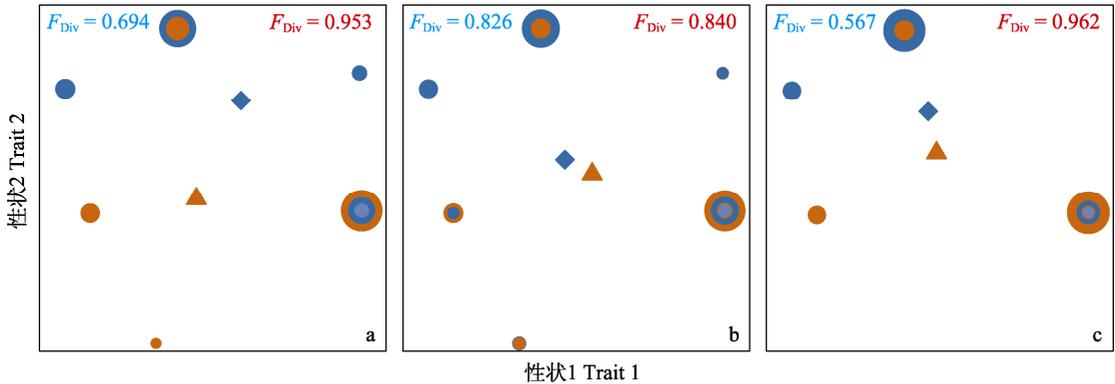


图 6 不同季节间啮齿动物群落功能离散度指数 (F_{Div})

Fig. 6 Functional divergence index (F_{Div}) of rodent community in different seasons

a. 春季; b. 夏季; c. 秋季。蓝色代表未开垦区, 红色代表开垦区; 实心圆圈大小代表物种在该群落的丰富度, 菱形和三角形分别代表未开垦区和开垦区群落的重心。

a. Spring; b. Summer; c. Autumn. blue represents the uncultivated area, red represents the cultivated area; the size of the solid circle represents the abundance of species in the community, and the diamond and triangle represent the center of gravity of the community in the uncultivated area and the cultivated area.

3 讨论

3.1 啮齿动物功能性状

本研究结果表明，啮齿动物的群落组成受土地利用变化的影响。受开垦干扰的啮齿动物群落在春夏秋季的组成均与蛰眠、繁殖周期和食性等功能性状显著相关。在沙漠等多变的生态系统中，小型哺乳动物通过生态位分化，特别是根据食性的差异来利用丰富的资源（Rodríguez et al. 2014）。一般认为，冬眠是对冬季寒冷和食物缺乏的适应（王德华等 1995），是一种生存手段，也是一种策略。冬眠动物主要靠脂肪来度过漫长冬季，而有些非冬眠动物通过储存的食物满足冬季能量需求。本研究区啮齿动物群落中，动物的越冬方式既有储脂类冬眠物种，也有储食类非冬眠物种。体型较小的动物因其脂肪量不能满足冬眠过程所需能量而放弃冬眠（Charles 1982，朱宇航等 2021）。啮齿动物出蛰之后开始活跃并进入繁殖期，夏季水热条件变好，为啮齿动物提供了充足的食物，使啮齿动物数量达到爆发期，并持续到秋末初冬（Peter 2000，黄彬等 2013）。农业活动导致自然栖息地的丧失，干扰会使群落组成和性状组成发生变化（Gibb et al. 2018），受严重干扰的栖息地中动物性状组成也不同于受干扰较少或未受干扰的栖息地。人为干扰较多的栖息地对体型较大的物种生存不利，它们更适合在更开阔的地方生存。高强度的土地利用压力下，物种受到明显的生态位过滤，多利于物种体型较小的物种生存（Wong et al. 2019）。栖息地过滤作用改变动物性状的分布特征，会促进群落内生态位的分化和物种间表型的差异（彭智奇等 2022）。本研究也证实，开垦区土地利用强度对啮齿动物群落产生了过滤作用，而未开垦作为未受干扰的栖息地，能为啮齿动物群落提供更开阔的生境，因此开垦生境更适合非冬眠、杂食性和四足等性状的物种生存，而未开垦生境更适合冬眠、植食性和两足等性状的物种生存。

3.2 啮齿动物群落功能多样性

功能多样性是量化物种功能性状，以反映群落功能性状的整体差异或多样性（Petchey et al. 2006）。功能丰富度表示群落中物种所在生态位的多少，可以衡量生境利用率。此外，稀有物种独特的功能性状会使功能丰富度增高，独特功能性状的消失也会使功能丰富度降低（Laliberté et al. 2010）。在开垦群落中的功能性状组成上，分布着杂食性、非冬眠和四足活动等功能性状的啮齿动物，如短耳仓鼠、子午沙鼠等；同时还分布着昼行性、冬眠等功能性状的啮齿动物，如阿拉善黄鼠。由于这些啮齿动物的分布使得功能性状多样化，特有的功能性状又会使功能丰富度增高，因此开垦区啮齿动物所占据的生态空间增加（Soykan et al. 2010），功能丰富度呈现出较高水平。而未开垦区分布的啮齿动物以植食性、冬眠、两足活动的啮齿动物为主，如五趾跳鼠。功能丰富度的变化反映出未开垦区较开垦区环境单一，不能为啮齿动物提供多样化的栖息环境。夏季开垦区和未开垦区的群落功能丰富度显著高于春、秋季，可能是因为食物的质量及数量、水热条件，使得夏季的群落生态空间利用程度变高（黄彬等 2013）。功能均匀度表示物种的分布和物种对有效资源的利用程度，功能均匀度较高的栖息地更加稳定，资源利用更加充分。春、夏季开垦区群落功能均匀度高于秋季，且高于春、夏季未开垦区，可能是因为开垦干扰下栖息地提供丰富的食物资源有效缓冲了捕食风险及空间利用带来的矛盾（纪羽 2021），秋季因群落组成及食性的差异（乌云嘎 2014），导致了资源利用率的下降。而秋季未开垦区群落功能均匀度高于春、夏季，且高于秋季开垦区群落功能均匀度的可能原因为，具有冬眠、非冬眠、植食性和杂食性等功能性状物种的均匀分布使得秋季未开垦区群落的生态位更加分化，资源利用更加充分。高功能离散度表示群落内物种生态位饱和，生态位互补性强，竞争作用较弱。各季节开垦区功能离散度显著高于未开

垦区, 推测是在环境条件稳定时能充分利用复杂的生境资源 (Marcacci et al. 2022), 而当环境条件改变时群落对环境资源的利用下降, 占据的生态位范围减少 (Tinoco et al. 2018), 并在环境稳定后, 形成新的稳定群落结构 (马思琦 2020)。春、秋季未开垦区的功能均匀度显著低于夏季, 可能是因为生境资源的下降会导致群落中资源的利用率和生存空间的竞争 (张金屯等 2011)。

综上所述, 食性、蛰眠和活动类型等功能性状是阿拉善荒漠啮齿动物群落功能多样性指数季节变化的重要原因。群落功能多样性变化与人类农业活动和季节相关联, 开垦干扰影响着群落的生态空间利用程度、资源利用、种间竞争及生态位等方面, 并且有季节变化。基于功能性状的研究方法, 可以了解到群落功能多样性在空间尺度如何沿着时间尺度变化, 有助于预测啮齿动物群落对于干扰的潜在反应。

致谢 感谢内蒙古农业大学研究生杨素文、卜凡、张昊婷、杨可、闫海雯帮助采集野外数据。

数据可用性声明: 本研究结果的数据, 读者如需要可以联系作者提供。

参 考 文 献

- Charles P L. 1982. Hibernation and Torpor in Mammals and Birds. New York: Academic Press.
- Cornwell W K, Ackerly D D. 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 79(1): 109–126.
- Gibb H, Dunn R R, Sanders N J, et al. 2017. A global database of ant species abundances. *Ecology*, 98(3): 883–884.
- Gibb H, Sanders N J, Dunn R R, et al. 2018. Habitat disturbance selects against both small and large species across varying climates. *Ecography*, 41: 1184–1193.
- Jing L, Zhi S, Jian Y F, et al. 2023. Unraveling the importance of functionally extreme tadpole types to functional diversity: a case study in temperate montane streams. *Frontiers in Zoology*, 20(1): 7.
- Kirwan L, Connolly J, Finn J A, et al. 2009. Diversity-interaction modeling: estimating contributions of species identities and interactions to ecosystem function. *Ecology*, 90(8): 2032–2038.
- Keller A, Ankenbrand M J, Bruelheide H, et al. 2023. Ten (mostly) simple rules to future-proof trait data in ecological and evolutionary sciences. *Methods in Ecology and Evolution*, 14(2): 444–458.
- Laliberté E, Legendre P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1): 299–305.
- Lin W H, Lai S M, Davis A J, et al. 2022. A network-based measure of functional diversity in food webs. *Biology Letters*, 18(6): 20220183.
- Li Y X, Ge R P, Zhuang Y Y, et al. 2022. Functional diversity and groups of crustacean zooplankton in the southern Yellow Sea. *Ecological Indicators*, 136(7): 108699.
- Li S P, Jia P, Fan S Y, et al. 2022. Functional traits explain the consistent resistance of biodiversity to plant invasion under nitrogen enrichment. *Ecology Letters*, 25(4): 778–789.
- Marcacci G, Grass I, Rao V S, et al. 2022. Functional diversity of farmland bees across rural-urban landscapes in a tropical megacity. *Ecological Applications*, 32(8): e2699.
- Montoya D. 2023. Variation in diversity-function relationships can be explained by species interactions. *Journal of Animal Ecology*, 92(2): 226–228.
- Mouillot D, Graham N A, Villeger S, et al. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(3): 167–177.
- Myers E M V, Anderson M J, Liggins L, et al. 2021. High functional diversity in deep-sea fish communities and increasing intraspecific trait variation with increasing latitude. *Ecology Evolution*, 11(15): 10600–10612.
- Newbold T, Bentley L F, Hill S L L, et al. 2020. Global effects of land use on biodiversity differ among functional groups. *Functional Ecology*, 34(3): 684–693.
- Newbold T, Hudson L N, Hill S L L, et al. 2015. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, 520(7545): 45–50.
- Odanaka K A, Rehan S M. 2019. Impact indicators: Effects of land use management on functional trait and phylogenetic diversity

- of wild bees. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 286(1): 106663.
- Petchev O L, Gaston K J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9(6): 741–758.
- Petchev O L, Gaston K J. 2010. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5(3): 402–411.
- Peter N. 2000. Timing of hibernation and molt in female Columbian Ground Squirrels. *Journal of Mammalogy*, 81(2): 571–577.
- Regalado M C N, Briones S M, Lavariega M C, et al. 2019. Spatial incongruence in the species richness and functional diversity of cricetid rodents. *PLoS ONE*, 14(6): e0217154.
- Riquelme T, Patricia A, Diaz I G B, et al. 2014. Renal intraspecific variation along an aridity gradient detected by new renal indices in a desert herbivorous rodent. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 321(6): 348–356.
- Rodríguez D, Ojeda R A. 2014. Scaling functional diversity of small mammals in desert systems. *Journal of Zoology*, 293(4): 262–270.
- Sassi P L, Taraborelli P, Albanese S, et al. 2015. Effect of temperature on activity patterns in a small Andean rodent: behavioral plasticity and intraspecific variation. *Ethology*, 121(9): 840–849.
- Soykan C U, Sabo J L. 2010. Spatiotemporal food web dynamics along a desert riparian-upland transition. *Ecography*, 32(2): 354–368.
- Tilman D. 2001. Functional diversity. *Encyclopedia of Biodiversity*, 7(3): 109–120.
- Tilman D, Wedin D, Reich P, et al. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277(5330): 1300–1302.
- Tinoco B A, Santillan V E, Graham C H. 2018. Land use change has stronger effects on functional diversity than taxonomic diversity in tropical Andean hummingbirds. *Ecology and Evolution*, 8(6): 3478–3490.
- Tsianou M A, Lazarina M, Michailidou D E, et al. 2021. The effect of climate and human pressures on functional diversity and species richness patterns of amphibians, reptiles and mammals in Europe. *Diversity*, 13(6): 275.
- Villéger S, Grenouillet G, Brosse S. 2013. Decomposing functional β -diversity reveals that low functional β -diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography*, 22(6): 671–681.
- Wong M K L, Guénard B, Lewis O T. 2019. Trait-based ecology of terrestrial arthropods. *Biological Reviews*, 94(3): 999–1022.
- Zhang X, Lu Z X, Zhang N N, et al. 2022. Data of ant community compositions and functional traits responding to land-use change at the local scale. *Biodiversity Data Journal*, 10: e85119.
- 艾东, Wallace A. 1993. 干旱区开发中潜在沙漠化的评估. *干旱区地理*, 16(2): 94–96.
- 达来, 周芸, 李德军. 2012. 阿拉善地区生态环境现状及对策建议. *北方环境*, 24(6): 25–27.
- 鄂晋, 张福顺, 余奕东, 等. 2009. 荒漠区开垦干扰下子午沙鼠种群数量动态与繁殖特征. *内蒙古农业大学学报: 自然科学版*, 30(2): 140–144.
- 黄彬, 卫万荣, 张灵菲, 等. 2013. 环境条件对啮齿动物种群的影响. *草业科学*, 30(6): 949–953.
- 江小雷, 张卫国. 2010. 功能多样性及其研究方法. *生态学报*, 30(10): 2766–2773.
- 纪羽. 2021. 不同草地类型啮齿动物种群密度的影响因子及其区域共存成因. 呼和浩特: 内蒙古农业大学博士学位论文.
- 林浩然. 1998. 脊椎动物促性腺激素释放激素的分子结构变异性和功能多样性. *动物学报*, 44(2): 226–234.
- 刘任涛, 朱凡, 贺达汉, 等. 2014. 草地开垦对土壤动物多样性与功能群结构的影响. *中国草地学报*, 36(6): 34–40.
- 马克平. 1994. 生物群落多样性的测度方法 α 多样性的测度方法 (上). *生物多样性*, 2(3): 162–168.
- 马克平, 刘玉明. 1994. 生物群落多样性的测度方法 α 多样性的测度方法 (下). *生物多样性*, 2(4): 231–239.
- 马思琦. 2020. 鱼类分类和功能多样性研究. 大连: 大连海洋大学硕士学位论文.
- 彭智奇, 尹明明, 沈明明, 等. 2022. 森林、茶园和菜园 3 种土地利用类型下的蝴蝶群落物种与功能多样性比较研究. *环境监控与预警*, 14(4): 11–18, 30.
- 潘苏峰. 2022. 上海横沙滩涂围垦过程对土壤动物群落功能结构的影响. 上海: 华东师范大学学位论文.
- 斯幸峰, 赵郁豪, 陈传武, 等. 2017. Beta 多样性分解: 方法、应用与展望. *生物多样性*, 25(5): 464–480.

- 田洪艳, 郭平, 周道玮. 2001. 草原开垦对草原土壤及植被的扰动生态学作用. *干旱区研究*, 18(3): 67–71.
- 王德华, 孙儒泳. 1995. 非冬眠小型哺乳动物对寒冷的适应策略. 成都: 中国动物学会兽类学会成立十五周年学术会议.
- 王松波, 史昭锦, 耿红, 等. 2021. 环境因子对浮游甲壳动物群落功能多样性的影响. *湖泊科学*, 33(4): 1220–1229.
- 王晓宇. 2009. 开垦种植对草地生产力及土壤影响的研究. 呼和浩特: 内蒙古农业大学博士学位论文.
- 王银亚, 李晨华, 马健. 2017. 开垦对荒漠土壤微生物群落结构特征的影响. *中国沙漠*, 37(3): 514–522.
- 乌云嘎. 2014. 荒漠区不同干扰生境中啮齿动物群落与环境因子的关系. 呼和浩特: 内蒙古农业大学硕士学位论文.
- 武晓东, 阿娟, 付和平, 等. 2008. 人为不同干扰条件下荒漠啮齿动物群落格局的动态特征——动物与植物群落的典型相关分析. *生态学报*, 28(12): 5999–6017.
- 袁帅, 武晓东, 付和平, 等. 2011. 不同干扰下荒漠啮齿动物群落多样性的多尺度分析. *生态学报*, 31(7): 1982–1992.
- 袁帅, 付和平, 武晓东, 等. 2013. 荒漠啮齿动物群落对开垦干扰的响应及其种群生态对策. *生态学报*, 33(20): 6444–6454.
- 张宏, 孙保平. 1999. 中国干旱、半干旱地区土地开垦对荒漠化的影响——以甘肃民勤县和内蒙古伊金霍洛旗为例. *资源科学*, 21(5): 73–77.
- 张金屯, 范丽宏. 2011. 物种功能多样性及其研究方法. *山地学报*, 29(5): 513–519.
- 赵立祥. 2004. 开垦草原导致荒漠化的物理过程. *中国草地*, 26(2): 69–70, 76.
- 赵媛媛, 武海岩, 丁国栋, 等. 2020. 浑善达克沙地土地沙漠化研究进展. *中国沙漠*, 40(5): 101–111.
- 朱宇航, 司华哲, 张玉, 等. 2021. 冬眠行为与动物肠道微生物相互作用机制的研究进展. *动物营养学报*, 33(7): 3719–3725.