

高寒草甸同域分布的高原鼢鼠和高原鼠兔 营养生态位及其种间关系

周睿 宋梅玲 王玉琴 王宏生 马源*

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

摘要：了解同域分布高原鼠兔（*Ochotona curzoniae*）和高原鼢鼠（*Myospalax baileyi*）的营养生态位竞争关系，对于正确认识高原鼠兔和高原鼢鼠在草地生态系统中的功能和位置，以及科学界定其危害具有重要意义。本研究选择青藏高原高寒草甸优势鼠种——高原鼠兔和高原鼢鼠为研究对象，利用稳定同位素（ ^{13}C 和 ^{15}N ）技术研究二者的营养生态位及种间关系。结果表明：（1）高原鼠兔和高原鼢鼠肝、肌肉、指甲、毛发和骨骼 5 种组织中稳定氮同位素（ $\delta^{15}\text{N}$ ）和稳定碳同位素（ $\delta^{13}\text{C}$ ）值在其肝中富集的时间最短，在指甲和骨骼中富集的时间最长，且高原鼠兔上述各组织的 $\delta^{15}\text{N}$ 值均显著低于高原鼢鼠，而 $\delta^{13}\text{C}$ 值均显著高于高原鼢鼠；（2）高原鼠兔和高原鼢鼠 5 种组织中，不同组织的营养层次（NR）、摄食来源的多样性水平（CR）、 $\delta^{13}\text{C}/\delta^{15}\text{N}$ 围成的凸多边形总面积（TA）和标准椭圆面积（SEA）由小到大顺序均为：肝、肌肉、指甲、毛发、骨骼，且高原鼠兔 5 种组织的上述 4 种指标均显著低于高原鼢鼠；（3）高原鼠兔和高原鼢鼠在肝、肌肉和指甲组织中不存在营养生态位重叠现象，而二者在毛发和骨骼组织中营养生态位重叠度分别为 0.92‰² 和 1.17‰²，且均在雄性种群间发生重叠。综上所述，高原鼠兔和高原鼢鼠的营养生态位仅在长时间尺度上存在重叠，而在短时间尺度上存在明显分化现象。

关键词：高寒草甸；高原鼢鼠；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 **文献标识码：**A **文章编号：**0250-3263（2024）06-908-11

Trophic Niches and Interspecific Relationships of Sympatric Plateau Pika *Ochotona curzoniae* and Plateau Zokor *Myospalax baileyi* in Alpine Meadows

ZHOU Rui SONG Mei-Ling WANG Yu-Qin WANG Hong-Sheng MA Yuan*

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

Abstract: [Objectives] Understanding the competitive relationship of the sympatric Plateau Pika *Ochotona*

基金项目 青海省科学技术厅项目（No. 2022-ZJ-964Q），青海大学青年科研基金项目（No. 2021-QNY-7），青海省“高端创新人才”计划项目；

* 通讯作者，E-mail: mayuan608@163.com；

第一作者介绍 周睿，男，助理研究员；研究方向：高寒草地小型哺乳动物生态学及鼠害防控；E-mail: zhourui@qhu.edu.cn。

收稿日期：2023-12-12，修回日期：2024-04-11 DOI: 10.13859/j.cjz.202423224

curzoniae and Plateau Zokor *Myospalax baileyi* in their nutritional ecological niches is of significant importance for a proper comprehension of their roles and positions within the grassland ecosystem, as well as scientifically defining their potential hazards. **[Methods]** This study selected the dominant rodent species in the alpine meadows of the Qinghai-Tibet Plateau (Plateau Pika and Plateau Zokor), as research subjects, utilizing stable isotopes (^{13}C and ^{15}N) technology to investigate their nutritional ecological niches and interspecific relationships. **[Results]** Results showed that: (1) Enrichment of ^{15}N and ^{13}C stable isotopes in various tissues of the Plateau Pika and Plateau Zokor was shortest in their livers and longest in their claws and bones. The $\delta^{15}\text{N}$ values in all tissues of the Plateau Pika were significantly lower than those of the Plateau Zokor, while $\delta^{13}\text{C}$ values were significantly higher; (2) Within the tissues of the Plateau Pika and Plateau Zokor, the order of nutritional levels (NR), dietary diversity levels (CR), total area of the convex polygon formed by $\delta^{13}\text{C}/\delta^{15}\text{N}$ (TA), and standardized ellipse area (SEA) were: liver < muscle < claws < fur < bones, and all four indicators in the Plateau Pika's tissues were significantly lower than those in the Plateau Zokor (Table 2); (3) There was no nutritional niche overlap in liver, muscle and claw tissues of Plateau Pika and Plateau Zokor, but the degree of nutritional niche overlap in hair and bone tissues was 0.92% and 1.17% , respectively (Fig. 2). And they all overlap among male populations. **[Conclusion]** To sum up, the nutritional niche of Plateau Pika and Plateau Zokor overlap only on a long timescale, while there is obvious differentiation on a short time scale.

Key words: Alpine meadow; Plateau Zokor; Plateau Pika; Trophic niche; Stable isotope; Bayesian ellipse

生态位理论阐述了物种共存、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)。动物营养生态位是指动物能够实际和潜在占据、利用或适应的食物资源,不但表现动物自身的营养需求特征,而且也能反映物种间的营养关系(雍仲禹等 2011)。因此,研究动物营养生态位对于理解动物种间关系和资源利用状况意义重大(Baltensperger et al. 2015)。近几十年来,动物物种间的营养生态位关系普遍采用直接观察法和胃内容物分析法等方法(尹华宝等 2008)。而传统的动物食性分析方法存在着诸如无法反映动物长期摄食习惯,食物被咀嚼和消化后难以辨认等缺陷,且种群间营养生态位关系是两物种长期进化后的现象,短期食性可能无法反映物种间时间尺度下的竞争或分化关系(雍仲禹等 2011, 黎道洪等 2012)。近年来,稳定同位素被逐渐应用到营养生态位的研究中,并且随着研究方法和统计模型的优化,已成为研究动物营养生态位的重要手段之一,并被广泛

应用于昆虫、鸟类和啮齿类等动物的营养生态位研究(陈迪等 2009, 宋固等 2014, 陈国康等 2023)。动物在不同时间段内的食性信息可以通过其身体组织内稳定同位素比值和潜在食物资源稳定同位素比值来推断(孙丰梅等 2012)。而器官内不同组织的代谢率又决定了组织中稳定同位素的周转率,例如肝和肌肉组织一般可以反映动物 1 周左右和 2 个月左右的短期食性信息,而毛发和骨骼等组织一般可以反映动物半年左右和一年以上的长期食性信息(郭波莉等 2006)。因此从动物初生几天到一生结束的食性信息均可以通过测量体内不同组织的稳定同位素比值来获得。

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(Royden et al. 2008)。其中,高寒草甸是最主要的生态系统,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 et al. 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*)和

高原鼢鼠 (*Myospalax baileyi*) 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鼠种 (陈怀斌 2016, 王德利等 2016)。由于这两种小型哺乳动物对基本生境条件的需求十分接近, 因此, 在其自然分布的区域内常见到两者栖息地重叠的现象, 这必然造成对高寒草甸植被的双重破坏 (于成 2018)。但也有研究表明, 高寒草地有毒植物的蔓延与高原鼠兔和高原鼢鼠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)。王权业等 (2000) 和杨晓慧 (2017) 对高原鼢鼠食性的研究也发现, 其偏向于采食珠芽蓼 (*Bistorta vivipara*)、甘肃棘豆 (*Oxytropis kansuensis*) 和鹅绒委陵菜 (*Argentina anserina*) 等轴根和块根类植物。由此也可以推测, 两种小型哺乳动物可以通过采食毒杂草, 降低毒杂草在植物群落中的比例, 有效改善草地质量。以上针对高原鼠兔和高原鼢鼠干扰对高寒草甸影响的有害论亦或有益论, 多局限于高原鼠兔或高原鼢鼠短期内的食谱组成、食量以及不同食物在食谱中的占比等方面, 很容易夸大草地小型哺乳动物的实际危害 (黎道洪等 2012)。因此, 必须在长时间尺度下研究草原鼠类的营养生态位特征, 并对其营养生态位的分化或重叠情况作出科学的分析和判断, 才能对鼠类动物的危害程度有一个客观准确的认识。基于此, 本研究以我国青藏高原高寒草甸栖息的优势鼠种——高原鼠兔和高原鼢鼠为研究对象, 拟利用稳定同位素技术测定二者肝、肌肉、毛发、指甲和骨骼的稳定同位素值 ($\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$), 研究这两种动物不同组织代表的短期 (肝、肌肉和指甲) 和长期 (毛发和骨骼) 时间尺度的营养生态位特征, 揭示二者的营养生态位关系。本研究结果可厘清高原鼠兔和高原鼢鼠的竞争关系, 为鼠害形成机理及其科学防控提供理论和技术支撑。

1 材料与方法

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 ($35^{\circ}06'03''\text{N}$, $98^{\circ}47'39''\text{E}$, 海拔 4 277 m)。气候类型为大陆性季风气候, 主要受到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^2 。研究地点的植物组成以西藏嵩草 (*Carex tibetikobresia*)、异针茅 (*Stipa aliena*)、线叶嵩草 (*C. capillifolia*)、蒲公英 (*Taraxacum mongolicum*)、细叶亚菊 (*Ajanía tenuifolia*)、唐古特虎耳草 (*Saxifraga tangutica*) 和乳白香青 (*Anaphalis lactea*) 等为主。研究区内, 高原鼠兔和高原鼢鼠是主要的植食性小型哺乳动物, 为典型的高原鼠兔和高原鼢鼠混居区, 其中高原鼠兔的相对种群密度为 30.4%, 高原鼢鼠的相对种群密度以土丘数量计量, 为 92 个/ hm^2 。

1.2 动物取样方法

2022 年 8 月初, 在高寒草甸研究区, 采用夹日法采集高原鼠兔和高原鼢鼠样本。高原鼠兔在捕捉前使用“堵洞开洞法”调查其有效洞口分布, 并在有效洞口布置绳套捕捉, 连续捕捉 2 d, 累计布置绳套 98 副, 共计捕获 12 只高原鼠兔 (雄性 4 只, 雌性 8 只, 其中, 雌性亚成体 4 只)。高原鼢鼠使用中型铁质板铗捕捉, 在每个高原鼢鼠鼠丘附近使用铁钎探查洞道, 挖取洞道上方草皮, 将板铗放置于洞道内, 并将黄芪 (*Astragalus membranaceus*) 放置于板铗陷阱中作为诱饵, 然后放回草皮, 并用土密封草皮周围的缝隙; 连续捕捉 2 d, 累计布置板铗 139 铗日, 共计捕获 13 只高原鼢鼠 (雄性 5 只, 雌性 8 只, 其中, 雌性亚成体 3 只, 雄性亚成体 1 只)。对捕获的个体进行体尺测量并记录繁殖状况。

1.3 动物组织获取

为了保证组织样本量的充足, 沿高原鼠兔

和高原鼯鼠后腿胫骨顶端切下肌腱, 然后分离胫骨上附着的全部肌肉, 并采集指甲样本, 最后将两种小型哺乳动物的肌肉、骨骼和指甲组织封存在离心管。用剪刀将高原鼠兔和高原鼯鼠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和高原鼯鼠胸腔, 采集全部肝样本, 将采集到的毛发和肝封存在离心管。全部样本均置于 -20°C 下冷冻保存。所有样本均置于 65°C 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。

1.4 动物组织样本预处理

将烘干后的样品用球磨仪 (F-P400H, 湖南弗卡斯实验仪器有限公司) 粉碎, 其中毛发样品使用 30 r/min 打磨 30 s, 肌肉、骨骼、肝和指甲使用 20 r/min 打磨 30 s。打磨后将样品放置于塑封袋。

将体积比为 2:1 的甲醇与氯仿混合有机溶剂倒入加有 10 g 样品的 50 ml 圆底离心管中, 进行漂洗浸泡静置 6 h, 6 h 后将离心管内清液倒出, 再加入 2:1 的甲醇与氯仿混合溶剂浸泡 3 h, 后将离心管上清液倒出, 使用去离子水清洗, 浸泡 30 min。将离心管放入通用型高速离心机 (KH23A, 湖南凯达科学仪器有限公司) 中使用 4 000 r/min 的转速离心 10 min, 离心后弃去上清液, 将离心管置于 65°C 的干燥箱中将液体干燥挥发, 收集样品于信封袋内 (易现峰等 2004, Schmidt et al. 2005, 郭波莉等 2006, 吴婷 2017)。

称样前, 先将所需工具及样品排放好, 所需工具包括电子天平 [ADVENTURER™ SEMI-MICRO, 奥豪斯国际贸易 (上海) 有限公司, 量程 0.000 01 ~ 82 g, 精度 0.000 01 g]、样品垫、样品盘、镊子和药匙。调节天平平衡。称量时, 先将锡杯放入天平托盘内, 进行调零, 然后将锡杯取出放在样品垫上, 放适量样品至锡杯中, 其中肝、肌肉、指甲和毛发组织样品分别称量 0.60 ~ 0.70 mg, 骨骼组织样品称量 1.50 ~ 2.00 mg, 记录所称取的样品质量, 然后用镊子把锡杯用力团成小球, 并且不能有空气

存在, 将包好的样品放在专门的样品盘, 并附带一份质量表格 (郭乾伟 2019)。

1.5 稳定同位素测定

为保证实验结果的精度和准确性, 使用 Picarro G2201 碳同位素分析仪 (北京世纪朝阳科技发展有限公司) 对预处理后的样品进行稳定碳同位素值 (^{13}C 和 ^{12}C) 的测定, 测定精度控制在 $\pm 0.1\%$ 以内; 使用 Themomat 253 氮同位素分析仪 [艾力蒙塔贸易 (上海) 有限公司] 对样品进行稳定氮同位素值 (^{15}N 和 ^{14}N) 的测定, 测定精度控制在 $\pm 0.2\%$ 以内。为达到上述精度要求, 每 10 个样品需添加 3 个标准样品, 以确保分析结果的准确性和可靠性。同位素比值计算如下: $\delta = [(R_{\text{样品}}/R_{\text{标准}}) - 1] \times 1000\%$, 式中, δ 为 ^{13}C 值或者 ^{15}N 值, R 为 ^{13}C 值和 ^{12}C 值的比值或者 ^{15}N 值和 ^{14}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。

1.6 数据分析

采用 R 语言中的 SIBER (Stable Isotope Bayesian Ellipses) 包对所测得的动物肝、肌肉、毛发、指甲以及骨骼组织的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值进行分析, 使用 R 语言中贝叶斯同位素混合模型 (Bayesian isotope mixing models), $\delta^{13}\text{C}$ 值为横坐标, $\delta^{15}\text{N}$ 值为纵坐标, 通过双变量协方差矩阵绘制出贝叶斯标准椭圆 (Bayesian standard ellipse)。采用 Layman 等 (2007) 提出的 4 项指标来反映营养生态位多样性: (1) 营养层次 (nitrogen range, N_R): $\delta^{15}\text{N}$ 值范围, $N_R = \delta^{15}\text{N}_{\text{max}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{min}}$; (2) 摄食来源的多样性水平 (carbon range, C_R): $\delta^{13}\text{C}$ 值范围, $C_R = \delta^{13}\text{C}_{\text{max}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{min}}$; (3) $\delta^{13}\text{C}/\delta^{15}\text{N}$ 围成的凸多边形总面积 (total area, TA): 某一物种在 $\delta^{15}\text{N}-\delta^{13}\text{C}$ 双位图中的所有坐标点围成的凸多边形面积; (4) 营养生态位重叠面积 (overlap area, OA, $\%$)。由于 $\delta^{13}\text{C}/\delta^{15}\text{N}$ 围成的凸多边形总面积 TA 受样本量和离群值的影响较大, 因此 Jackson 等 (2011) 引入了稳定同位素贝叶斯椭圆模型 (stable isotope Bayesian Ellipses in R, SIBER), 所得的标准椭圆面积 (standard ellipse

area, SEA) 可以很好地代表凸多边形总面积, 并将其作为物种稳定同位素的空间边界, 最终实现啮齿动物营养生态位宽度和重叠的定量分析 (Dammhahn et al. 2017)。由于高原鼠兔和高原鼯鼠幼年个体和亚成体尚未形成稳定的食性状态, 在进行两种动物生态位宽度和重叠的分析中剔除幼年个体和亚成体的数据。最终选择 8 只成年高原鼠兔和 9 只成年高原鼯鼠数据进行分析。采用成组数据 t 检验比较高原鼠兔和高原鼯鼠种内和种间以及潜在食源的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 的差异, 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 不同性别高原鼯鼠和高原鼠兔碳氮稳定同位素特征

通过对雌雄高原鼠兔和高原鼯鼠不同组织间的碳、氮稳定同位素分析, 两种小型哺乳动物组织间和性别间的稳定 ^{15}N (组织间, $t = 9.07$, $df = 4$, $P < 0.05$; 性别间, $t = 11.34$, $df = 1$, $P < 0.05$) 和 ^{13}C 同位素 (组织间, $t = 8.27$, $df = 4$, $P < 0.05$; 性别间, $t = 12.41$,

$df = 1$, $P < 0.05$) 差异均显著 (表 1)。

高原鼠兔 5 种组织中, $\delta^{13}\text{C}$ 值从大到小的排序均为骨骼、指甲、毛发、肌肉、肝, 且 5 种组织 $\delta^{13}\text{C}$ 平均值雄性 ($-25.105\text{‰} \pm 0.396\text{‰}$) 显著低于雌性 ($-25.023\text{‰} \pm 0.436\text{‰}$) ($t = 8.54$, $df = 1$, $P < 0.05$); 高原鼠兔 5 种组织中, $\delta^{15}\text{N}$ 值从大到小的排序均为肝、肌肉、毛发、指甲、骨骼, 5 种组织的 $\delta^{15}\text{N}$ 平均值雄性 ($2.813\text{‰} \pm 0.321\text{‰}$) 显著高于雌性 ($2.408\text{‰} \pm 0.459\text{‰}$) ($t = 20.97$, $df = 1$, $P < 0.01$)。

高原鼯鼠 5 种组织中, $\delta^{15}\text{N}$ 值和 $\delta^{13}\text{C}$ 值从大到小的排序与高原鼠兔类似, 但雄性 5 种组织的 $\delta^{15}\text{N}$ 平均值 ($4.476\text{‰} \pm 0.863\text{‰}$) 显著低于雌性个体 ($4.810\text{‰} \pm 0.636\text{‰}$) ($t = 17.05$, $df = 1$, $P < 0.01$), 而雄性 5 种组织 ($-25.714\text{‰} \pm 0.552\text{‰}$) 的 $\delta^{13}\text{C}$ 平均值显著高于雌性个体 ($-25.693\text{‰} \pm 0.502\text{‰}$) ($t = 6.38$, $df = 1$, $P < 0.05$)。5 种组织的 $\delta^{15}\text{N}$ 值高原鼠兔均显著低于高原鼯鼠 (肝, $t = 17.35$, $df = 1$, $P < 0.01$; 肌肉, $t = 18.64$, $df = 1$, $P < 0.01$; 毛发, $t = 24.11$, $df = 1$, $P < 0.01$; 指甲, $t = 30.74$, $df = 1$, $P < 0.01$; 骨骼, $t = 37.28$, $df = 1$, $P < 0.01$),

表 1 不同性别高原鼠兔和高原鼯鼠 5 种组织的碳氮同位素差异

Table 1 The stable isotope values of the tissues in different sex groups of Plateau Pika and Plateau Zokor

物种 Species	组织 Tissue	碳氮稳定同位素比值 Isotope ratios of C and N (‰)			
		雌性 Female		雄性 Male	
		$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
高原鼠兔 <i>Ochotona curzoniae</i>	肝 Liver	$-25.656 \pm 0.257^{\text{cA}}$	$3.340 \pm 0.309^{\text{a}}$	$-25.823 \pm 0.168^{\text{cAB}}$	$3.730 \pm 0.173^{\text{a}}$
	肌肉 Muscle	$-25.476 \pm 0.453^{\text{cA}}$	$2.464 \pm 0.326^{\text{b}}$	$-25.501 \pm 0.342^{\text{cA}}$	$2.884 \pm 0.349^{\text{b}}$
	毛发 Fur	$-24.833 \pm 0.522^{\text{bA}}$	$2.618 \pm 0.618^{\text{bc}}$	$-25.078 \pm 0.800^{\text{bcAB}}$	$2.826 \pm 0.312^{\text{b}}$
	指甲 Claw	$-24.800 \pm 0.683^{\text{ab}}$	$1.950 \pm 0.411^{\text{cd}}$	$-24.827 \pm 0.402^{\text{ab}}$	$2.375 \pm 0.288^{\text{bc}}$
	骨骼 Bone	$-24.350 \pm 0.264^{\text{a}}$	$1.669 \pm 0.631^{\text{d}}$	$-24.398 \pm 0.269^{\text{a}}$	$2.248 \pm 0.483^{\text{c}}$
高原鼯鼠 <i>Myospalax baileyi</i>	肝 Liver	$-26.336 \pm 0.407^{\text{dB}}$	$5.267 \pm 0.761^{\text{a}}$	$-26.223 \pm 0.195^{\text{cB}}$	$4.998 \pm 0.911^{\text{a}}$
	肌肉 Muscle	$-26.901 \pm 0.711^{\text{bcB}}$	$4.963 \pm 0.518^{\text{ab}}$	$-26.464 \pm 0.791^{\text{cdB}}$	$4.609 \pm 0.755^{\text{a}}$
	毛发 Fur	$-25.940 \pm 0.443^{\text{bcB}}$	$4.899 \pm 0.573^{\text{ab}}$	$-25.844 \pm 0.414^{\text{bcB}}$	$4.773 \pm 1.053^{\text{a}}$
	指甲 Claw	$-25.099 \pm 0.462^{\text{ab}}$	$4.483 \pm 0.697^{\text{b}}$	$-25.075 \pm 0.745^{\text{ab}}$	$4.038 \pm 0.691^{\text{ab}}$
	骨骼 Bone	$-24.624 \pm 0.405^{\text{a}}$	$4.439 \pm 0.630^{\text{b}}$	$-24.526 \pm 0.697^{\text{a}}$	$3.960 \pm 0.903^{\text{c}}$

不同小写字母表示同一动物不同组织间差异显著 ($P < 0.05$), 不同大写字母表示不同物种间差异显著 ($P < 0.05$)。

Different lowercase letters indicate significant differences among different tissues in the same species ($P < 0.05$), different uppercase letters indicate significant differences between two species.

而 $\delta^{13}\text{C}$ 值高原鼠兔均显著高于高原鼫鼠 (肝, $t = 5.91$, $df = 1$, $P < 0.05$; 肌肉, $t = 6.67$, $df = 1$, $P < 0.05$; 毛发, $t = 7.01$, $df = 1$, $P < 0.05$; 指甲, $t = 10.08$, $df = 1$, $P < 0.05$; 骨骼, $t = 5.88$, $df = 1$, $P < 0.05$)。

2.2 高原鼫鼠和高原鼠兔不同组织营养生态位

利用贝叶斯标准椭圆对高原鼠兔和高原鼫鼠 5 种组织的 $\delta^{15}\text{N}$ 、 $\delta^{13}\text{C}$ 进行分析并绘图 (图 1)。高原鼠兔 5 种组织中稳定同位素生态位宽度面积由大到小排序为: 骨骼 (1.268‰^2)、毛发 (0.831‰^2)、肌肉 (0.485‰^2)、指甲 (0.354‰^2)、肝 (0.244‰^2)。高原鼠兔骨骼组织的营养生态位与指甲、毛发和肌肉组织均有重叠, 重叠面积分别为 0.102‰^2 、 0.127‰^2 和 0.126‰^2 ; 毛发组织的营养生态位还与指甲 (0.043‰^2) 和肌肉 (0.085‰^2) 组织产生重叠; 肝组织只与肌肉组织的营养生态位有重叠 (0.014‰^2)。

高原鼫鼠 5 种组织中, 骨骼组织的营养生

态位宽度最大 (1.527‰^2), 其次为毛发 (1.199‰^2)、肌肉 (1.085‰^2) 和指甲 (1.074‰^2), 肝组织的营养生态位宽度最小 (0.826‰^2)。骨骼组织的营养生态位与指甲、肌肉和肝组织均有重叠, 重叠面积分别为 0.113‰^2 、 0.285‰^2 和 0.566‰^2 。高原鼫鼠指甲组织的营养生态位除了与骨骼组织有重叠外, 也与肝 (0.233‰^2)、肌肉 (0.068‰^2) 和毛发 (0.209‰^2) 组织产生重叠。

2.3 高原鼫鼠和高原鼠兔不同组织营养结构的变化

利用贝叶斯标准椭圆对高原鼠兔和高原鼫鼠各组织的 $\delta^{15}\text{N}$ 、 $\delta^{13}\text{C}$ 进行分析, 并计算生物群落生态指标参考值 (表 2)。高原鼠兔和高原鼫鼠 5 种组织中, 肝组织的营养层次、摄食来源的多样性水平、 $\delta^{13}\text{C}/\delta^{15}\text{N}$ 围成的凸多边形总面积和标准椭圆面积最低, 其次是肌肉、指甲和毛发组织, 在骨骼中这 4 种生态位指标最高。对比高原鼠兔和高原鼫鼠不同组织的营养

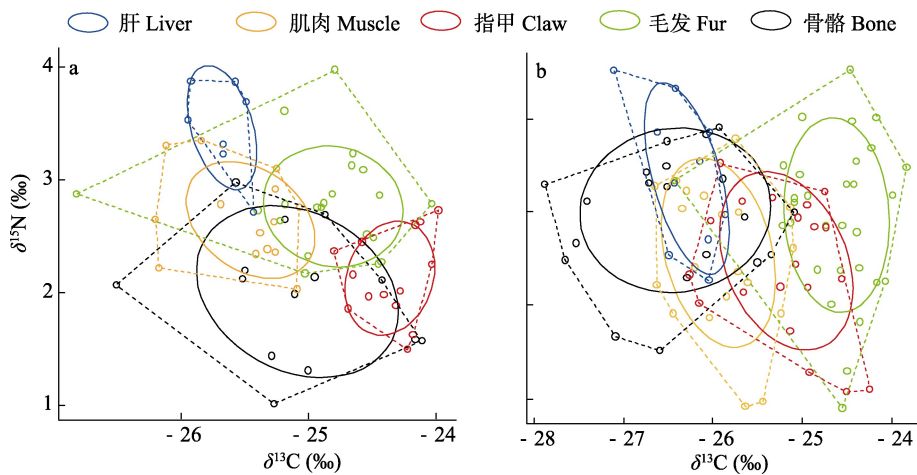


图 1 高原鼠兔 (a) 和高原鼫鼠 (b) 5 种组织稳定同位素营养生态位宽度

Fig. 1 Trophic niche breadth based on stable isotope analysis among 5 tissues of Plateau Pika *Ochotona curzoniae* (a) and Plateau Zokor *Myospalax baileyi* (b)

虚线是由高原鼠兔和高原鼫鼠不同组织碳氮稳定同位素值的数据点构成的多边形, 实线椭圆表示两种动物不同组织中碳氮稳定同位素值的贝叶斯标准椭圆 (生态位宽度) 拟合范围; ○表示高原鼠兔和高原鼫鼠的碳氮稳定同位素值。

The dotted line is a polygon composed of data points of carbon and nitrogen stable isotope values in different tissues of Plateau Pika and Plateau Zokor. The solid line ellipse represents the Bayesian standard ellipse (niche width) fitting range of carbon and nitrogen stable isotope values in different tissues of the two animals, and ○ represents the carbon and nitrogen stable isotope values of Plateau Pikas and Plateau Zokors.

表 2 高原鼠兔和高原鼢鼠 5 种组织营养生态位面积

Table 2 Trophic niche area of Plateau Pika and Plateau Zokor in 5 tissues

组织类型 Tissue	物种 Species	$\delta^{13}\text{C}$ 值范围 $\delta^{13}\text{C}$ range, CR	$\delta^{15}\text{N}$ 值范围 $\delta^{15}\text{N}$ range, NR	凸多边形面积 Total area, TA (‰^2)	标准椭圆面积 Standard ellipse area, SEA (‰^2)	营养生态位 重叠面积 Overlap area, OA (‰^2)
肝 Liver	高原鼠兔 <i>Ochotona curzoniae</i>	0.51	1.17	0.33	0.28	0.00
	高原鼢鼠 <i>Myospalax baileyi</i>	1.24	2.25	1.47	0.80	
肌肉 Muscle	高原鼠兔 <i>O. curzoniae</i>	1.12	1.32	1.18	0.52	0.00
	高原鼢鼠 <i>M. baileyi</i>	1.55	2.39	3.00	1.17	
指甲 Claw	高原鼠兔 <i>O. curzoniae</i>	0.82	1.23	0.60	0.33	0.00
	高原鼢鼠 <i>M. baileyi</i>	2.02	2.45	2.99	1.29	
毛发 Fur	高原鼠兔 <i>O. curzoniae</i>	2.40	1.82	2.60	0.80	0.92
	高原鼢鼠 <i>M. baileyi</i>	2.59	2.87	4.09	1.32	
骨骼 Bone	高原鼠兔 <i>O. curzoniae</i>	2.79	1.96	2.68	1.15	1.17
	高原鼢鼠 <i>M. baileyi</i>	2.78	3.62	4.82	1.72	

生态位可知, 在肝、肌肉和指甲组织中, 这两种小型哺乳动物不存在营养生态位重叠现象, 而在毛发和骨骼组织中, 营养生态位重叠度分别为 0.92‰²和 1.17‰²。

2.4 高原鼠兔和高原鼢鼠 5 种组织营养生态位差异

通过拟合雌雄高原鼠兔和高原鼢鼠 5 种组织的营养生态位贝叶斯标准椭圆 (图 2), 雌雄高原鼠兔肝组织的营养生态位宽度 (0.127‰²和 0.106‰²) 和生态位重合度 (0.038‰²) 均最小, 而在骨骼组织中营养生态位宽度 (0.659‰²和 1.086‰²) 和生态位重合度 (0.226‰²) 均最大, 且雌性高原鼠兔营养生态位宽度在肝、肌肉、毛发和指甲组织中大于雄性高原鼠兔。高原鼢鼠肝组织中, 雌性的营养生态位宽度 (0.618‰²) 大于雄性 (0.203‰²), 而其他四种组织中, 雄性的营养生态位宽度均大于雌性。对高原鼠兔和高原鼢鼠二者间营养生态位的重叠度分析发现, 雌雄高原鼠兔和高原鼢鼠在肝、肌肉和指甲组织中没有发生营养生态位重叠, 而在毛发和骨骼组织中, 只有雄性高原鼠兔和雄性高原鼢鼠间的营养生态位发生重叠。这说明, 高原鼠兔和高原鼢鼠的营养生态位仅在毛发和骨骼为代表的长时间尺度上存在重叠, 而在肝和肌肉组织代表的短时间尺度上存在明显

分化现象。

3 讨论

3.1 高原鼠兔和高原鼢鼠稳定碳、氮稳定同位素值

动物的营养生态位受到季节性环境变化的影响, 导致其在不同生长阶段食物资源的稳定同位素组成发生变化。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, 因此会随时间而变化 (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。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, 我们发现高原鼠兔和高原鼢鼠不同性别的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 在各组织中的富集程度规律均一致, $\delta^{13}\text{C}$ 按照肝、肌肉、毛发、指甲和骨骼组织的顺序逐渐减小, 而 $\delta^{15}\text{N}$ 按照肝、肌肉、毛发、指甲和骨骼组织的顺序逐渐增大。这说明, 高原鼠兔和高原鼢鼠在其整个生长发育过程中, ^{13}C 和 ^{15}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}N 富集的同时, 其代谢产物通常以 ^{15}N 贫化的方式排出体外。岳闯等 (2020) 的研究发现, 布氏田

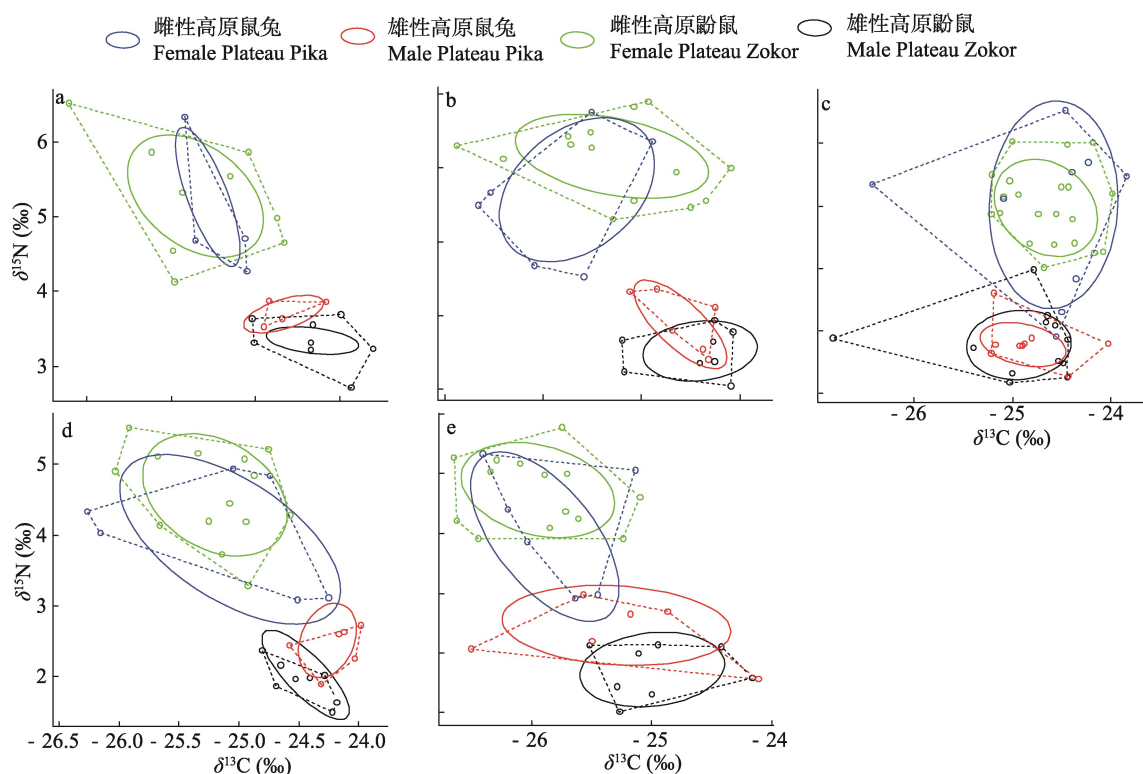


图2 高原鼠兔和高原鼢鼠不同组织的稳定同位素营养生态位宽度和重叠

Fig. 2 Trophic niche breadth and overlap based on stable isotope analysis in different tissues of Plateau Pika *Ochotona curzoniae* and Plateau Zokor *Myospalax baileyi*

a. 肝; b. 肌肉; c. 毛发; d. 指甲; e. 骨骼。a. Liver; b. Muscle; c. Fur; d. Claw; e. Bone.

鼠 (*Lasiopodomys brandtii*) $\delta^{15}\text{N}$ 值的积累按照肝、肌肉、体毛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。Robb 等 (2016) 对三种啮齿动物的研究表明, 动物不同组织的 $\delta^{15}\text{N}$ 值积累从指甲、毛发到血液逐渐增大, 而 $\delta^{13}\text{C}$ 值积累从指甲、毛发到血液逐渐减小。

动物组织中 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 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。动物组织的 $\delta^{13}\text{C}$ 越大, 说明该组织同化食物来源多样性越高, $\delta^{15}\text{N}$ 越大, 说明该组织所在营养位置越高 (Manlick et al. 2020)。本研究结果表明, 高原鼠兔 5 种组织的 $\delta^{15}\text{N}$ 值均显著低于高原鼢鼠, 而其 $\delta^{13}\text{C}$ 值均显著高于高原鼢鼠。这说明,

高原鼢鼠一直占据着较高的营养位置, 而高原鼠兔则处于相对较低的营养层级, 且高原鼢鼠摄食的食物资源多样性要低于高原鼠兔。一般来讲, 低营养级的物种由于受到较高的取食和被捕食的压力, 需要扩大摄食范围以获得充足的食物资源, 而高营养级物种在摄食方面具有较强自主选择性, 具有优先选择食物的权利 (盖珊珊等 2019, 陈国康等 2023)。在本研究区域内, 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, 并且与栖息地中其他草食性动物, 如牦牛 (*Bos mutus*) 有着一定的食物竞争, 因此高原鼠兔会通过扩大摄食范围, 以满足自身能量需求 (叶宏帅等 2023)。而高原鼢鼠大部分活动场所都集中在地下洞道系统, 并且以块根和轴根类植物的根部

为食，与高原鼠兔和其他草食类动物存在明显的营养和空间生态位分离，因此会优先选择营养物质含量较高的食物（苏军虎等 2017）。结合本研究两种小型哺乳动物的种群密度与营养级发现，虽然高原鼯鼠的营养级高于高原鼠兔，但其种群密度却远低于高原鼠兔，这也符合生物量金字塔理论（Ishikawa et al. 2023）。处于低营养级的高原鼠兔受到取食与捕食的压力越大，因此其种群数量也就越多，生殖能力也越强，这样可以补偿自然选择压力下的损失，而物种的营养级位置越高，归属于这个营养级的生物种类、数量和能量就越少（Bierbaum et al. 1989）。

3.2 高原鼠兔和高原鼯鼠各组织营养结构的变化

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， $\delta^{13}\text{C}$ 值范围（摄食来源的多样性水平）和 $\delta^{15}\text{N}$ 值范围（营养层次）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紧密相关。因此，动物组织中摄食来源的多样性水平和营养层次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、肌肉、指甲、毛发和骨胶原组织分别可以代表动物在几天、两个月左右、三到四个月、半年左右和一整年的饮食信息（王凤等 2006）。对于高原鼠兔和高原鼯鼠，骨骼和毛发组织中的摄食来源的多样性水平和营养层次值远高于指甲、肌肉和肝组织，这主要是由于在指甲、肌肉和肝组织所代表的短期食性（盛草期）中，高原鼠兔和高原鼯鼠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，高原鼠兔和高原鼯鼠的食物资源逐渐丰富，从而造成摄食来源的多样性水平和营养层次值在骨骼和毛发组织中较高。

3.3 高原鼠兔和高原鼯鼠的营养生态位及生态位重叠

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以获取足够的能量维持生存，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，高原鼠兔和高原鼯鼠的营养生态位特征进一步验证了这一理论。由于动物组织的采样均在 8 月初，因此根据两种小型哺乳动物肌肉、指甲和肝代表的短期食性所反映的采食信息大概在返青期到盛草期这个时间段，这个阶段食物资源丰富度逐渐增大，高原鼠兔和高原鼯鼠可以选择优质食物资源满足自生能量需求，因此二者肌肉、指甲和肝稳定同位素生态位宽度面积较小。而这两种动物毛发和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，高原鼠兔和高原鼯鼠会通过扩大食物范围来保证基本的能量需求，因此二者毛发和骨骼的稳定同位素生态位宽度面积较大。

同域分布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较大。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，高原鼠兔和高原鼯鼠的营养生态位在骨骼和毛发组织表征的长时间尺度下存在一定的重叠，而在肝、肌肉和指甲组织表征的短时间尺度上存在明显分化现象。在高原鼠兔和高原鼯鼠 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 二维空间分布中，高原鼠兔肝和肌肉组织的生态位主要集中在低 $\delta^{15}\text{N}$ 值和高 $\delta^{13}\text{C}$ 值

的区域, 而高原鼯鼠肝和肌肉组织的生态位主要集中在高 $\delta^{15}\text{N}$ 值和低 $\delta^{13}\text{C}$ 值的区域。这说明高原鼠兔在短时间尺度下主要以较低 $\delta^{15}\text{N}$ 含量的 C_3 植物为食, 而高原鼯鼠在短时间尺度下主要以较高 $\delta^{15}\text{N}$ 含量的 C_3 植物为食, 因此二者存在明显的食物竞争。在两种小型哺乳动物毛发和骨骼组织 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{15}\text{N}$ 二维空间分布中, 二者营养生态位重叠面积分别为 $0.92\%^{2}$ 和 $1.17\%^{2}$, 且均在雄性种群间发生重叠。我们推测, 这主要与雄性高原鼠兔在其整个生命周期能量需求有关, 尤其在繁殖期, 雄性高原鼠兔个体需要更多的能量来维持生殖系统的运作、竞争繁殖权和求偶行为等(王学高等 1990)。

综上所述, 研究表明, 同域分布的高原鼠兔和高原鼯鼠营养生态位在短时间尺度上不存在重叠, 而在长时间尺度上存在明显重叠。这充分证明营养生态位的重叠是动物在特定阶段对微栖息地的生态适应对策, 而营养生态位只是两种动物生态位的一部分。姬程鹏(2017)对高原鼯鼠暖季活动节律的研究表明, 其活动高峰期出现在早上 6:00 时与晚上 22:00 时。而我们前期对高原鼠兔活动节律研究发现, 其一天中的活动主要集中在白天, 日出前和日落后极少活动(Zhou et al. 2023a)。从两种动物栖息环境上来看, 高原鼠兔大部分时间在地面活动, 高原鼯鼠虽然存在地面活动现象, 但其大部分活动场所都是地下洞道系统(Chu et al. 2021, Zhou et al. 2023b)。因此, 两种动物存在明显的时间和空间生态位分化。当营养生态位重叠时, 两种动物可能会通过其他生态位的分化来削弱营养生态位所带来的竞争而共存。

参 考 文 献

- Baltensperger A P, Huettmann F, Hagelin J C, et al. 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. *Canadian Journal of Zoology*, 93(7): 579–588.
- Bierbaum T J, Mueller L D, Ayala F J. 1989. Density-dependent evolution of life-history traits in *Drosophila melanogaster*. *Evolution*, 43(2): 382–392.
- Chu B, Ji C P, Zhou J W, et al. 2021. Why does the plateau zokor (*Myospalax fontanieri*: Rodentia: Spalacidae) move on the ground in summer in the eastern Qilian Mountains? *Journal of Mammalogy*, 102(1): 346–357.
- 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. *BMC Ecology*, 17(1): 16.
- Fry B. 1988. Food web structure on Georges Bank from stable C, N, and S isotopic compositions. *Limnology and Oceanography*, 33(5): 1182–1190.
- Ishikawa N F, Tadokoro K, Matsubayashi J, et al. 2023. Biomass Pyramids of marine mesozooplankton communities as inferred from their integrated trophic positions. *Ecosystems*, 26(1): 217–231.
- Jackson A L, Inger R, Parnell A C, et al. 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER-Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*, 80(3): 595–602.
- Layman C A, Arrington D A, Montaña C G, et al. 2007. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology*, 88(1): 42–48.
- Manlick P J, Pauli J N. 2020. Human disturbance increases trophic niche overlap in terrestrial carnivore communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 117(43): 26842–26848.
- Pavelka M S M, Estrada A, Garber P A. 2006. Introduction: behavior and ecology. // Estrada A, Garber P, Pavelka M, et al. *New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates: Progress and Prospects*. Boston: Springer: 243–246.
- Ranganath H A. 2018. Darwin's finches: a goldmine for evolutionary biologists. *Journal of Genetics*, 97(4): 807–809.
- Robb G N, Harrison A, Woodborne S, et al. 2016. Diet composition of two common mole-rat populations in arid and mesic environments in South Africa as determined by stable isotope analysis. *Journal of Zoology*, 300(4): 257–264.
- Royden L H, Burchfiel B C, van der Hilst R D. 2008. The geological

- evolution of the Tibetan Plateau. *Science*, 321(5892): 1054–1058.
- Schmidt O, Quilter J M, Bahar B, et al. 2005. Inferring the origin and dietary history of beef from C, N and S stable isotope ratio analysis. *Food Chemistry*, 91(3): 545–549.
- 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. *Ambio*, 44(1): 16–22.
- Zhou R, Hua R, Tang Z S, et al. 2023a. Daily and seasonal activity patterns of Plateau Pikas (*Ochotona curzoniae*) on the Qinghai-Tibet Plateau, China, and their relationship with weather condition. *Animals*, 13(10): 1689–1701.
- Zhou R, Hua R, Tang Z S, et al. 2023b. Group-living decrease predation risk of individual: Evidence from behavior, hormones and reproduction of plateau pika. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 1(11): 1037–1047.
- 陈迪, 袁建平, 徐世平, 等. 2009. 西藏冬虫夏草寄主蝠蛾幼虫食性的稳定碳同位素证据. *中国科学 D 辑: 地球科学*, 39(9): 1274–1278.
- 陈国康, 袁师, 付和平, 等. 2023. 阿拉善荒漠区两种优势跳鼠种间营养生态位. *生态学报*, 43(17): 7193–7202.
- 陈怀斌. 2016. 肃南县天然草地主要鼠害种类、分布及发生面积. *青海草业*, 25(3): 50–51.
- 盖珊珊, 赵文溪, 宋静静, 等. 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. *生态学报*, 39(18): 6923–6931.
- 郭波莉, 魏益民, 潘家荣, 等. 2006. 牛不同组织中稳定性碳同位素组成及变化规律研究. *中国农业科学*, 39(9): 1885–1890.
- 郭乾伟. 2019. 典型草原鼠类优势种群对不同放牧干扰的响应和种群营养生态位研究. 呼和浩特: 内蒙古农业大学硕士学位论文.
- 姬程鹏. 2017. 祁连山东段高原鼯鼠暖季活动节律及巢域面积变化研究. 兰州: 甘肃农业大学硕士学位论文.
- 纪炜炜, 李圣法, 陈雪忠, 等. 2015. 基于稳定同位素方法的东海北部及其邻近水域主要游泳动物营养结构变化. *海洋渔业*, 37(6): 494–500.
- 金樑, 孙莉, 崔慧君, 等. 2014. 青藏高原东缘高寒草原有毒植物分布与高原鼠兔、高原鼯鼠的相关性. *生态学报*, 34(9): 2208–2215.
- 康宇坤, 张德罡, 缙晶毅, 等. 2019. 甘南草原高原鼠兔食性及其季节性变化. *甘肃农业大学学报*, 54(2): 132–138.
- 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及营养级关系. *生态学报*, 32(11): 3497–3504.
- 牛克昌, 刘锋宁, 沈泽昊, 等. 2009. 群落构建的中性理论和生态位理论. *生物多样性*, 17(6): 579–593.
- 潘多峰. 2019. 青藏高原高寒草甸草食动物间的相互作用关系及机制. 长春: 东北师范大学博士学位论文.
- 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. *上海海洋大学学报*, 23(1): 117–122.
- 苏军虎, Weihong J I, 徐长林, 等. 2017. 甘南草原主要草食动物的食性及其生态位特征. *动物学杂志*, 52(3): 381–389.
- 孙丰梅, 王慧文, 石光雨, 等. 2012. 日粮与牛组织中稳定性碳同位素的相关性研究. *草业学报*, 21(2): 205–211.
- 王德利, 李心诚, 潘多峰, 等. 2016. 青藏高原草地鼠害的生态释义及控制. *西南民族大学学报: 自然科学版*, 42(3): 237–245.
- 王凤, 鞠瑞亭, 李跃忠, 等. 2006. 生态位概念及其在昆虫生态学中的应用. *生态学杂志*, 25(10): 1280–1284.
- 王权业, 张堰铭, 魏万红, 等. 2000. 高原鼯鼠食性的研究. *兽类学报*, 20(3): 193–199.
- 王学高, 戴克华. 1990. 高原鼠兔的繁殖空间及其护域行为的研究. *兽类学报*, 10(3): 203–209.
- 吴婷. 2017. 牦牛骨胶原蛋白提取纯化及结构解析. 兰州: 甘肃农业大学硕士学位论文.
- 杨晓慧. 2017. 青海省草地鼠害防治及高原鼯鼠食性研究. 兰州: 兰州大学硕士学位论文.
- 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. *湖南生态科学学报*, 10(1): 113–119.
- 易现峰, 李来兴, 张晓爱, 等. 2004. 人工食物对高原鼠兔稳定性碳和氮同位素组成的影响. *动物学研究*, 25(3): 232–235.
- 尹华宝, 余冠军, 王贵林, 等. 2008. 食肉目动物食性研究方法. *安徽大学学报: 自然科学版*, 32(1): 90–94.
- 雍仲禹, 郭聪, 张美文, 等. 2011. 啮齿动物食性研究的意义及方法评述. *生态学杂志*, 30(11): 2637–2645.
- 于成. 2018. 高原鼠兔干扰对高寒草甸土壤养分含量影响的空间多尺度分析. 兰州: 兰州大学硕士学位论文.
- 岳闯, 郭乾伟, 张卓然, 等. 2020. 内蒙古典型草原布氏田鼠营养生态位及其种间关系. *兽类学报*, 40(5): 424–434.