



高原鼠兔种群密度与生境因子作用关系

祁应莲 马有龙 张慧武 陈志

Relationship between population density of plateau pika and environmental factors

QI Yinglian, MA Youlong, ZHANG Huiwu, CHEN Zhi

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2022-0757>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

高原鼠兔洞穴密度与高寒草甸植物群落结构以及土壤因子的关系

Relations of density of pika burrows with plant community structure and soil in alpine meadows on the eastern Qinghai-Tibetan Plateau

草业科学. 2019, 36(4): 1094 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2019-0044>

不同放牧模式下高原鼠兔密度与高寒植被和土壤的关系

Linking density of plateau pika to vegetation characteristics and soil attributes in response to different grazing regimes

草业科学. 2019, 36(11): 2915 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2019-0136>

高原鼠兔的栖息地选择与降雪的关系

The relationship between plateau pika habitat selection and snowfall

草业科学. 2021, 38(9): 1831 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2021-0202>

三江源草地植被群落与土壤性质对不同鼠兔密度的响应

Response of vegetation community and soil properties of grassland to different density gradients of *Ochotona curzoniae* in the Sanjiangyuan Region

草业科学. 2019, 36(4): 1105 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2019-0045>

农户对气候变化的适应能力评价及限制因子：基于青藏高原典型农业区调查数据

Assessment of the adaptation capacity of farmers to climate change and limiting factor analysis: A survey in a typical agricultural area on the Qinghai-Tibet Plateau

草业科学. 2019, 36(4): 1177 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2019-0028>

高原鼠兔洞口密度对高山嵩草草甸土壤主要养分含量的影响

Influence of the density of burrow entrances of plateau pika on the concentration of soil nutrients in a *Kobresia pygmaea* meadow

草业科学. 2018, 12(7): 1593 <https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2018-0215>



关注微信公众号，获得更多资讯信息

DOI: 10.11829/j.issn.1001-0629.2022-0757

祁应莲, 马有龙, 张慧武, 陈志. 高原鼠兔种群密度与生境因子作用关系. 草业科学, 2024, 41(6): 1441-1452.
QI Y L, MA Y L, ZHANG H W, CHEN Z. Relationship between population density of plateau pika and environmental factors. Pratacultural Science, 2024, 41(6): 1441-1452.

高原鼠兔种群密度与生境因子作用关系

祁应莲¹, 马有龙², 张慧武², 陈志¹

(1. 青海师范大学生命科学学院, 青海 西宁 810008; 2. 青海交通职业技术学院, 青海 西宁 810003)

摘要: 高原鼠兔 (*Ochotona curzonae*) 是青藏高原上的小型哺乳动物, 一定数量内的高原鼠兔可以提高高寒草地的生物多样性, 改善土壤结构, 有利于维持生态系统的稳定性。但当其种群密度过大时, 可能会导致草地退化。探究高原鼠兔种群密度的影响因素能够为科学防控高原鼠兔提供理论依据。本研究从气象、土壤、植被、地形及人类活动多角度探究 16 个生境因子对高原鼠兔种群密度的影响, 通过主成分分析及 Pearson 相关性分析从 16 个生境因子中筛选出年均温、植被高度、海拔及土壤硬度为主要建模因子, 并采用广义加性模型 (GAM) 分析高原鼠兔种群密度与 4 个建模因子之间的关系, 构建高原鼠兔种群密度预测模型。结果显示: 本研究构建的 GAM 模型拟合度较高 ($R^2 = 0.946$), 可以较好地评估青藏高原地区高原鼠兔的潜在致灾风险; 土壤硬度与高原鼠兔种群密度之间存在显著负相关; 海拔、植被高度和年均温度均与高原鼠兔种群密度之间存在非线性关系, 并且海拔为 3 800~4 000 m、植被高度为 6~8 cm、年均温度为 -2~0 °C 时高原鼠兔种群密度达到最大。

关键词: 青藏高原; 植被因子; 种群密度; 主成分分析法; 广义加性模型; 土壤因子; 气象因子

文献标识码: A 文章编号: 1001-0629(2024)06-1441-12

Relationship between population density of plateau pika and environmental factors

QI Yinglian¹, MA Youlong², ZHANG Huiwu², CHEN Zhi¹

(1. College of Life Sciences, Qinghai Normal University, Xining 810008, Qinghai, China;

2. Qinghai Communication Vocational and Technical College, Xining 810003, Qinghai, China)

Abstract: Plateau pika (*Ochotona curzonae*) is a small mammal found on the Qinghai-Tibet Plateau. Some plateau pikas can improve alpine grassland biodiversity, improve soil structure, and help maintain ecosystem stability. However, when population density is too high, grassland degradation may occur. Exploring the factors influencing plateau pika population density can provide a theoretical basis for the scientific prevention and control of plateau pikas. Hence, elucidating the determinants influencing the population density of plateau pikas is beneficial for preventing and managing infestations of plateau rodents. In this study, the effects of 16 habitat factors on the population density of plateau pikas were investigated, including meteorology, soil, topography, vegetation, and human activities. The main modeling factors selected from the 16 habitat factors by principal component analysis and Pearson correlation analysis were annual average temperature, vegetation height, altitude, and soil hardness. The Generalized Additive Model (GAM) was used to establish the population density prediction model for the plateau pika. The results show that the model has a high degree of fit ($R^2 = 0.946$). The GAM can assess the potential disaster risk of plateau pikas in the Qinghai-Tibet Plateau with a significant negative correlation between soil density and pika population density. Altitude, vegetation height, and average annual temperature had a nonlinear

收稿日期: 2022-09-19 接受日期: 2023-02-22

基金项目: 青海师范大学科研基金项目“高原鼠兔头骨的几何形态学研究”(2024QSK01)

通信作者: 祁应莲(1990-), 女(回族), 青海门源人, 博士, 主要从事青藏高原生物地理研究。E-mail: qyl374079145@163.com

relationship with the population density of plateau pikas. Moreover, the population density of plateau pika reaches the maximum when the altitude is 3 800~4 000 m, vegetation height is 6~8 cm, and the average annual temperature is -2~0 °C.

Keywords: Qinghai-Tibet Plateau; vegetation factor; population density; principal component analysis; generalized additive model; soil factor; meteorological factor

Corresponding author: QI Yinglian E-mail: qyl374079145@163.com

高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 是一种非冬眠的植食性小型哺乳动物, 又称黑唇鼠兔, 属于兔形目鼠兔科鼠兔属^[1], 广泛分布于我国青海、西藏地区及甘肃、四川部分地区, 是青藏高原及其毗邻地区的的优势啮齿动物, 对维持青藏高原高寒草地生态系统的稳定性有很大的作用。高原鼠兔的洞穴一方面可以为很多小型鸟类和蜥蜴提供赖以生存的巢穴; 另一方面可以增加土壤全氮、全磷和微生物量^[2], 为植物生长提供更多的养分来源, 增大植被物种丰富度^[3]。同时, 高原鼠兔也是青藏高原大多数中小型食肉动物和几乎所有猛禽的主要食物来源^[4-5]。但因其是穴居生活, 且繁殖速度较快, 如果种群密度过大又会对高寒草地造成损害, 制约高寒草地畜牧业的可持续发展, 因此研究高原鼠兔种群密度及影响种群密度变化的生境因子对控制高原鼠兔种群密度和科学维护高寒草地生态系统的稳定性具有积极意义。

影响高原鼠兔种群密度的外部因素主要有气候、植被、土壤、地形、种间关系及人类活动等。由于高原鼠兔是食草动物, 植物是其能量来源, 因此植被群落特征与高原鼠兔种群密度的作用关系备受关注^[6-8]。另外也有少数学者研究了土壤含水量、土壤温度等土壤因子与其种群密度的作用关系^[6, 9-10]。徐海鹏^[11]利用植被和土壤因子为自变量, 高原鼠兔种群密度为因变量, 构建回归模型来研究生境因子与高原鼠兔种群密度之间的关系, 但该模型只能预测青海湖流域的种群密度, 且建模的生境因子只有土壤因子和植被因子。为进一步了解整个青藏高原地区气候、地形等多种生境因子与高原鼠兔种群密度的作用关系, 本研究采集青海省、四川省、西藏自治区及甘肃省共计 28 个样地的高原鼠兔种群密度和其生境因子, 综合气象、土壤、地形、植被和人类活动 5 类生境因子分析研究高原鼠兔种群密度与其生境因子之间的关系, 并采用广义加性模型 (generalized additive model, GAM) 构建种群密度

预测模型, 以期为青藏高原地区高原鼠兔的生态防控提供一定的科学参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

青藏高原 ($73^{\circ}20' \sim 104^{\circ}20' E$, $26^{\circ}10' \sim 39^{\circ}00' N$), 位于我国西南部, 总面积约 $2.5 \times 10^6 km^2$, 地形复杂, 平均海拔超过 4 000 m^[12], 大部分地区全年平均气温低于 0 °C, 空气含氧量低、紫外线较强、降水稀少, 植被覆盖度、高度、生物量、丰富度都相对较低, 形成了高寒草甸、高寒草地等稳定性相对较低的生态系统^[13]。高原独特的气候特征及复杂的地理环境形成了独特的生物多样性, 研究表明青藏高原拥有维管植物 14 634 种、脊椎动物 1 763 种, 是我国珍稀濒危哺乳动物集中分布的地区之一^[14-16], 也是我国乃至亚洲的重要生态安全屏障区。常见的哺乳动物有高原兔 (*Lepus oiostolus*)、岩羊 (*Pseudois nayaur*)、藏原羚 (*Procapra picticaudata*)、喜马拉雅旱獭 (*Marmota himalayana*)、高原鼠兔等。常见植物有高山嵩草 (*Kobresia pygmaea*)、矮生嵩草 (*K. humilis*)、肉果草 (*Lancea tibetica*)、钉柱委陵菜 (*Potentilla saundersiana*)、独一味 (*Lamiophlomis rotata*)、弱小火绒草 (*Leontopodium pusillum*) 等^[17]。近些年来随气候变化, 青藏高原地区许多特有物种的适宜分布区日趋减少, 因此青藏高原已成为全球生物多样性保护的热点地区^[14, 16]。

1.2 研究方法

1.2.1 高原鼠兔有效洞口数调查

由于高原鼠兔的种群增长需要更多的洞穴系统居住和活动, 许多研究认为地表洞口的密度能间接代表种群密度^[18-20], 因此本研究在调查期间也采用有效洞口密度来代表种群密度。为更加全面了解影响青藏高原地区高原鼠兔种群密度的生境因子, 青

海省青藏高原药用动植物资源重点实验室野生动物研究小组在2021年7月—9月期间调查了28个样地(图1)。在每一个调查区划定3个30 m×30 m调查样方(样方间距>20 m),统计单位面积有效洞口数量,用3个样方的平均值代表每个样地的有效洞口密度。

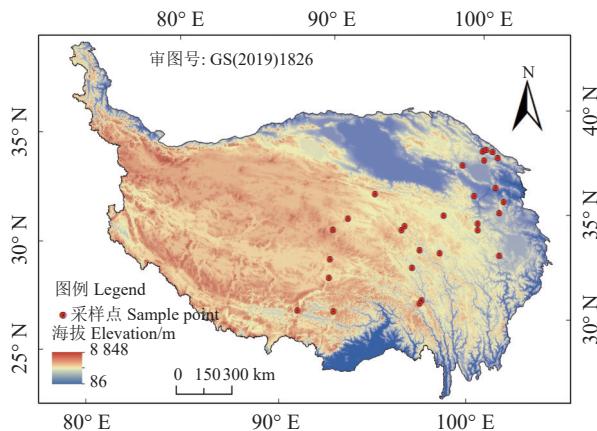


图1 高原鼠兔调查点分布图

Figure 1 Distribution map of pika survey sites

1.2.2 生境因子调查

为更全面了解青藏高原地区高原鼠兔种群密度的生境因子,本研究共采用气象、植被、土壤、地形和人类活动5类生境因子(表1)。

气象因子有5个,分别是年均温度(℃)、年均降水量(mm)、年均太阳辐射(MJ·m⁻²)、年均相对湿度(%)、年均风速(m·s⁻¹);均来自于国家气象科学数据中心(<http://data.cma.cn/site/index.html>)2021年的数据,空间分辨率为1 km×1 km。用ArcGIS10.5软件提取28个采样点的数值,分析各气象因子与高原鼠兔种群密度之间的关系。

植被因子采用样方法调查。在每一个调查区划定3个30 m×30 m调查样方(样方间距>20 m),每个调查样方上随机设置5个呈W型分布的小样方,小样方面积为0.25 m²^[21],小样方间的距离大于8 m,分别进行群落学调查^[22],记录每个样方内的群落高度、盖度。每个样方中随机测定10株已选定植物的株高,用10株高度的平均值表示该样方植被高度;用针刺法测定群落的总盖度^[3]。并利用剪刀将每个样方内的植物齐地面剪下装入信封袋中带回实验室。将植物样品放入85 ℃的烘箱中干燥24 h,直至烘干到恒重。最后,用电子称(精度0.01 g)对各样方植物地上生物量进行称重。求出5个样方的

平均值记为地上生物量。

由于土壤硬度、土壤含水量等物理性质对土壤穴居动物的影响更显著^[23-25],所以本研究主要采集了土壤的5种物理性质信息,分别是土壤硬度、土壤温度、土壤体积含水量、土壤容重以及土壤电导率。在每个调查高原鼠兔种群密度的样方内,均匀选择13个点(样方内按两个方向各画3条平行线,6条线的交点即为测量点)。每个点用土壤硬度计(浙江托普仪器有限公司,型号:TYD-2)测定土壤硬度并求平均值记为该样地的土壤硬度,测定深度为30 cm。用Meter土壤温湿度检测仪(美国DecagonDevices公司,型号:HH2 Moisture Meter Version 2.3)测定13个点的土壤体积含水量、土壤温度以及土壤电导率,并分别求平均值记为该样地的相应数值。土壤容重用环刀法测量^[25],由于高原鼠兔的洞穴深度平均为30.1 cm^[26],所以测量土壤容重时采集距地面深30 cm的土壤。

地形因子有2个:海拔、坡度。海拔用GPS定位仪记录,坡度用罗盘仪测定。

人类活动因子1个:公路距离。利用ArcGIS10.5的欧氏距离结合采样点坐标提取各样地离公路的距离。

1.3 数据分析

广义加性模型(generalized additive model, GAM)是一种非参数化的多元非线性回归方法^[27],被广泛应用于解释变量和响应变量之间存在复杂非线性关系和交互作用的生态学研究^[28-30]。其表达式:

$$g(\mu) = \beta_0 + \sum_{i=1}^n f_i(X_i) + \varepsilon. \quad (1)$$

式中:g(μ)为联结函数(link function);β₀为常数截距;f_i(X_i)为各环境因子的非参数函数;ε为误差项。

由于共线性较高的回归模型会导致解释变量和响应变量之间的拟合度下降,所以本研究先采用皮尔逊相关性系数和主成分分析法对候选环境因子做了筛选,最终选择相关性系数较低,且在主成分分析中载荷系数较高的因子为建模因子,运用逐步向前选择法构建GAM模型,利用赤池信息准则(akaike information criterion, AIC)和R²检验模型的拟合度选择最优模型,即AIC值最小,R²最大时对应的模型为最优模型^[31]。

表 1 生境因子基本特征 ($n = 28$)
Table 1 Basic characteristics of habitat factors ($n = 28$)

生境因子 Habitat factor	最小值 Minimum	最大值 Maximum	平均值 Mean	方差 Variance
土壤硬度 Soil hardness/N	26.52	54.28	41.09 ± 1.56	8.25
土壤电导率 Soil electrical conductivity/(ds·m ⁻¹)	0.01	0.19	0.08 ± 0.01	0.06
土壤温度 Soil temperature/°C	10.30	25.38	17.17 ± 0.97	5.15
土壤含水量 Soil moisture content/(m ³ ·m ⁻³)	0.04	0.41	0.21 ± 0.02	0.12
土壤容重 Soil bulk density/(kg·cm ⁻³)	0.47	1.61	1.04 ± 0.06	0.30
海拔 Elevation/m	3 031.00	4 699.00	$3 842.54 \pm 102.94$	544.70
坡度 Slope/°	0	14.20	6.03 ± 0.80	4.26
植被高度 Vegetation height/cm	1.51	15.43	6.28 ± 0.81	4.29
植被盖度 Vegetation coverage/%	0.20	0.99	0.69 ± 0.05	0.26
地上生物量 Above ground biomass/(g·m ⁻²)	5.58	135.65	47.39 ± 7.09	37.51
年均温 Annual average temperature/°C	-4.44	3.67	-0.59 ± 0.50	2.62
年均降水量 Annual precipitation/mm	238.92	737.69	457.65 ± 23.94	126.70
年均相对湿度 Annual relative humidity/%	49.26	64.64	55.32 ± 0.94	4.97
年均太阳辐射 Annual solar radiation/(MJ·m ⁻²)	6 459.61	7 475.52	$6 948.91 \pm 60.20$	318.57
年均风速 Annual average wind speed/(m·s ⁻¹)	1.23	3.76	2.30 ± 0.14	0.72
公路距离 Road distance/km	0.03	1.56	0.36 ± 0.10	0.52
有效洞口密度 Effective burrow density/(burrow·m ⁻²)	0.06	0.36	0.21 ± 0.02	0.09

本研究采用 Excel 2007 和 SPSS 23.0 进行数据统计分析, 所有检测指标均用“平均值 \pm 标准误差”表示。用 R3.6.3 中的 mgcv 程序包构建 GAM 探究高原鼠兔种群密度与各建模因子之间的关系并制图。

2 结果

2.1 高原鼠兔栖息地生态因子主成分分析

对高原鼠兔 28 个栖息地中的 16 个生境因子进行主成分分析, 结果显示生境选择的相关矩阵前 5 个主成分的累积贡献率为 77.51% (表 2)。说明前 5 个主成分包含了基本信息, 可以反映高原鼠兔的生境特征, 因此, 只选用前 5 个主成分进行分析, 不再考虑其余的主成分。

第 1 主成分中土壤容重 (0.83)、植被高度 (-0.85) 和海拔 (0.92) 3 个因子的载荷系数最高 (表 3)。第 2 主成分中土壤含水量 (-0.80) 和相对湿度 (0.83) 的载荷系数最高。第 3 主成分中地上生物量的载荷

系数 (0.84) 最高。第 4 主成分中年均温 (0.87) 的载荷系数最高。第 5 主成分中土壤硬度 (-0.85) 的载荷系数最高。将每组主成分中载荷系数较高的生境因子选为高原鼠兔的主要生境因子, 共得到 8 个主要生境因子, 其中土壤因子有 3 种, 分别是土壤容重、土壤含水量和土壤硬度; 植物因子有 2 个, 分别是植被高度和地上生物量; 气象因子有 2 个, 分别是相对湿度和年均温; 地形因子有 1 个, 为海拔。

2.2 主要生境因子的相关性分析

为降低建模过程中预测变量多重共线性对参数估计准确性的干扰, 通过 Pearson 相关分析和方差膨胀因子进行共线性诊断, 建立变量相关矩阵, 通过逐步检验方法寻找共线性变量。首先将相关性阈值设定为 0.5, 方差膨胀因子 (VIF) 阈值设定为 3, 认为相关性和方差膨胀因子高于阈值的变量存在严重的多重共线性。找出相关性超过阈值的所有变量, 并排除方差膨胀因子最大的变量, 重复此步骤

表2 高原鼠兔栖息地生境因子特征值及累积贡献率
Table 2 Characteristic values and cumulative contribution
rates of habitat factors in plateau pika habitats

类项 Item	成分 Composition	特征值 Eigenvalue	方差百分比 Percentage of variance/%	累积贡献率 Cumulative rate/%
初始特征值及 贡献率 Initial eigenvalue and contribution rate	PC1	4.07	25.42	25.42
	PC2	3.14	19.59	45.01
	PC3	1.97	12.34	57.35
	PC4	1.76	11.03	68.37
	PC5	1.46	9.14	77.51
	PC6	0.94	5.86	83.37
	PC7	0.71	4.44	87.81
	PC8	0.49	3.04	90.85
	PC9	0.42	2.62	93.47
	PC10	0.31	1.94	95.40
	PC11	0.25	1.54	96.95
	PC12	0.17	1.09	98.03
	PC13	0.13	0.83	98.87
	PC14	0.11	0.66	99.52
	PC15	0.05	0.30	99.82
	PC16	0.03	0.18	100.00
提取特征值及 贡献率 Extract eigenvalue and contribution rate	PC1	4.07	25.42	25.42
	PC2	3.14	19.59	45.01
	PC3	1.97	12.34	57.35
	PC4	1.76	11.03	68.37
	PC5	1.46	9.14	77.51

直至所有变量相关性均小于阈值。经过变量筛选, 最终保留海拔、年均温、植被高度和土壤硬度4个生境因子为建模因子。

2.3 广义加性模型结果分析

GAM模型分析结果显示, 当4个建模因子均存在时AIC值最小, 总体偏差解释率和 R^2 最大。认为该模型为最优GAM模型, 表达式为:

$$\lg(Bdensity) = \beta_0 + s(Ele) + s(Vh) + s(Sd) + s(Tem) + \varepsilon. \quad (2)$$

式中: $Bdensity$ 表示高原鼠兔有效洞口密度; β_0 为截距; $s(x)$ 为处理各个建模因子的样条平滑函数; Ele表示海拔; Vh表示植被高度; Sd表示土壤硬度;

Tem表示年均温。

GAM最优模型分析结果显示(表4), 土壤硬度的估计自由度和参考自由度均为1, 表明高原鼠兔有效洞口密度与土壤硬度之间呈线性关系^[32], 且显著负相关, 说明土壤硬度越大, 有效洞口密度越小; 海拔、植被高度和年均温度与高原鼠兔的有效洞口密度之间呈非线性关系, 高原鼠兔有效洞口密度分别介于海拔3 800~4 000 m、植被高度6~8 cm、年均温度-2~0 ℃时达到最大(图2)。4个建模因子中海拔、土壤硬度和植被高度对高原鼠兔有效洞口密度的影响相较于年均温更明显。

为进一步检验模型的精度, 将计算的预测结果与实测结果进行对比, 发现预测值和实测值非常接近(图3), 大部分误差介于10%以内, 说明本研究构建的GAM模型适用于预测高原鼠兔种群密度。

3 讨论与结论

3.1 高原鼠兔种群密度与建模生境因子的关系

生境因子通过直接或间接的作用影响动物的种群密度。本研究通过主成分分析法和Pearson相关性分析, 最终筛选了4个生境因子用于建模, 分别是年均温、土壤硬度、海拔和植被高度。

本研究结果显示年均温与高原鼠兔种群密度之间呈非线性关系, 且在-2~0 ℃内有效洞口密度最大, 当年均温大于0 ℃时, 有效洞口密度出现下降趋势。高原鼠兔在长期低温的环境压力下进化获得了一系列适应低温环境的生理机制, 如较高的静止代谢率、非振颤性产热等^[33-34], 这些生理机制会降低其在炎热环境下的散热能力, 从而使高原鼠兔成为热敏感性动物, 所以当年均温大于0 ℃后, 随年均温的进一步升高, 其适生指数下降, 种群密度也随着下降, 进而导致有效洞口密度下降外, 鼠兔对寒冷应激能力也是有限的, 如Beever等^[35]研究发现鼠兔的低温适应机制在-5~0 ℃内启动, 若年均温低于-5 ℃会导致鼠兔大量死亡; 另外宗浩等^[36]调查发现, 若气温过低, 降雪过大, 会导致高原鼠兔数量大幅下降。所以本研究结果显示, 年均温低于-2 ℃时, 有效洞口密度也会下降, 可能是因为年均温太低, 超过了高原鼠兔的冷应激能力, 使其大量死亡, 从而导致有效洞口密度下降。目前针对气象因

表 3 高原鼠兔栖息地旋转因子载荷矩阵
Table 3 Rotation factor loading matrix of plateau pika habitat

生境因子 Habitat factor	成分 Composition				
	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5
土壤容重 Soil bulk density	0.83	0.07	-0.07	-0.11	-0.34
土壤含水量 Soil moisture content	-0.19	-0.80	0.10	0.21	0.23
土壤温度 Soil temperature	0.16	0.29	0.64	0.43	0.02
土壤电导率 Soil electrical conductivity	-0.67	-0.61	-0.17	-0.02	0.08
土壤硬度 Soil hardness	0.05	0.01	0.09	-0.10	-0.85
植被盖度 Vegetation coverage	-0.05	-0.09	0.06	0.73	0.09
地上生物量 Above ground biomass	-0.28	0.17	0.84	0.14	0.06
植被高度 Vegetation height	-0.85	0.32	0.67	0.11	-0.11
坡度 Slope	-0.06	-0.05	0.20	-0.01	0.67
海拔 Elevation	0.92	0.06	-0.03	-0.22	0.20
地表温度 Surface temperature	0.13	-0.20	0.77	-0.32	0.19
相对湿度 Relative humidity	-0.12	0.83	0.30	0.11	0.12
太阳辐射 The sun's radiation	0.47	-0.07	-0.18	-0.06	-0.09
平均风速 Average wind speed	0.14	-0.19	0.01	-0.79	-0.33
年均温 Annual average temperature	-0.20	-0.16	0.05	0.87	-0.27
公路距离 Road distance	-0.04	0.65	0.12	-0.01	0.59

表 4 GAM 最优模型中各建模因子的平滑函数
自由度及显著性

Table 4 Significance of smooth terms of the modeling factors in GAM

Model	自由度 df		F	P	显著性 Significance
	估计值 Estimated	参考值 References			
Vh	4.683	5.556	8.540	1.06×10^{-5}	***
Tem	3.244	3.881	5.078	0.002 380	**
Sd	1.000	1.000	18.053	0.000 125	***
Ele	5.662	6.198	12.991	1.56×10^{-7}	***

Ele 表示海拔; Sd 表示土壤硬度; Vh 表示植被高度; Tem 表示年均温度。

Where Ele is the altitude, Sd is the soil hardness, Vh is the vegetation height, and Tem indicates the average annual temperature. *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$.

子与高原鼠兔种群密度作用关系的研究相对较少,且都是利用 ArcGIS 和 MaxEnt 等模型从大尺度去分析气象因子对高原鼠兔分布的影响^[37-40],如 Wu 等^[40]结合 MaxEnt 模型研究青海湖流域高原鼠兔的分布

面积,结果表明影响青海湖流域高原鼠兔分布的主要环境因子为最暖月最高气温、最冷季和最干季降水量。本研究结果与 Wu 等^[40]的研究结果不同,原因可能是研究的地理尺度不同,造成影响高原鼠兔的主要气象因子种类的差异。

GAM 模型结果表明土壤硬度与高原鼠兔有效洞口密度之间呈负相关关系,说明高原鼠兔在土壤硬度较小的地区分布较多。一方面,土壤硬度较大时不利于土壤穴居动物造洞。王清等^[41]、李叶等^[42]的研究也表明高原鼠兔喜欢在土质松软的地区造洞生活,且土质松软有利于高原鼠兔家族的繁衍与拓展。另一方面,有研究表明随土壤硬度的增大,植物根系越难以深入地下^[43],植被根部因吸收能力下降,导致地上生物量下降,高原鼠兔因能量受限导致种群数量增长受限。

海拔影响着空气中的含氧量和气温,大量研究表明高原鼠兔通过长期进化获得了一系列适应高海拔生存的生理机制^[44-46]。这种适应能力可能导致其不适宜在低海拔地区生存。本研究显示高原鼠兔

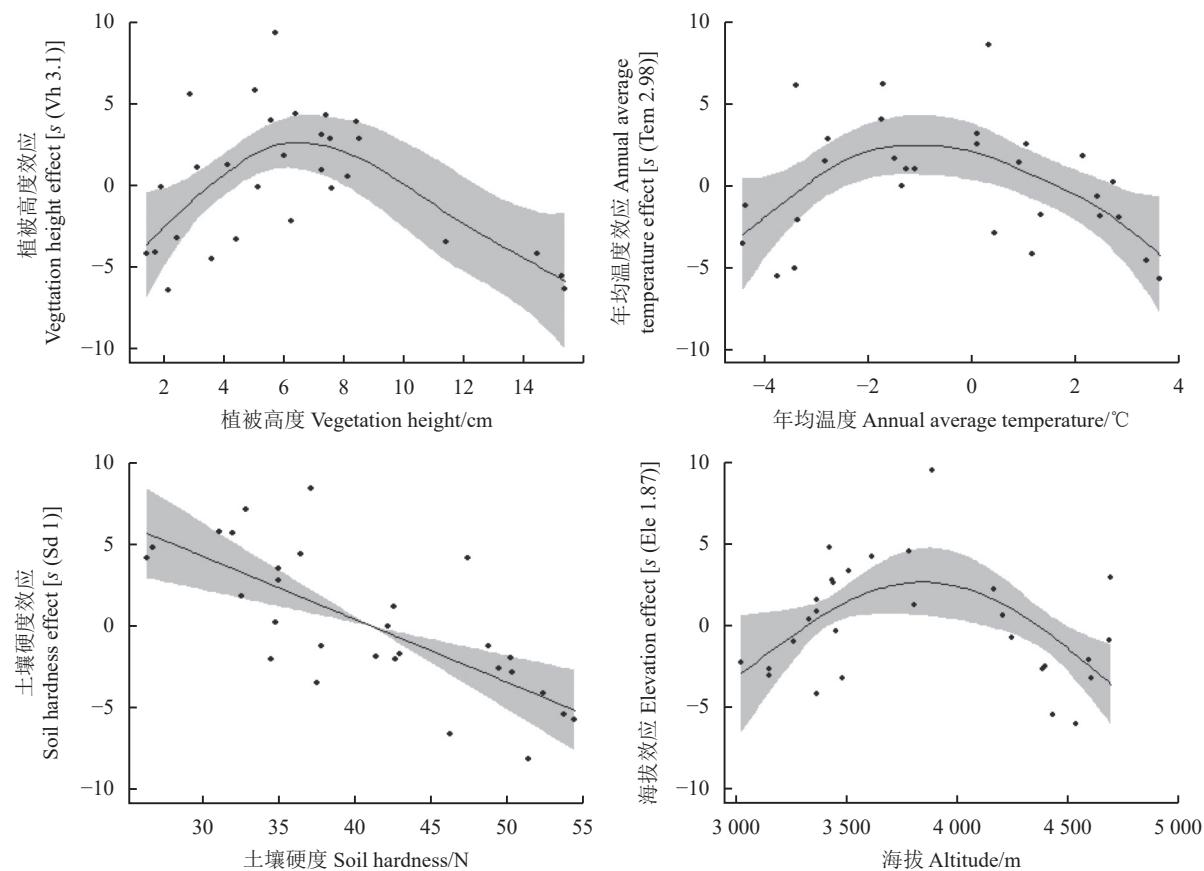


图2 建模生境因子对高原鼠兔有效洞口密度的影响效应

Figure 2 Modeling the effect of habitat factors on the density of available burrows in plateau pika

图中实线为影响效应的变化曲线，阴影部分为95%置信区间，纵坐标括号里的数字是定义的自由度。

The solid line in the figure represents the change curve of the influence effect, the dashed area represents the 95% confidence interval. The ordinate numbers in parentheses are the defined degrees of freedom.

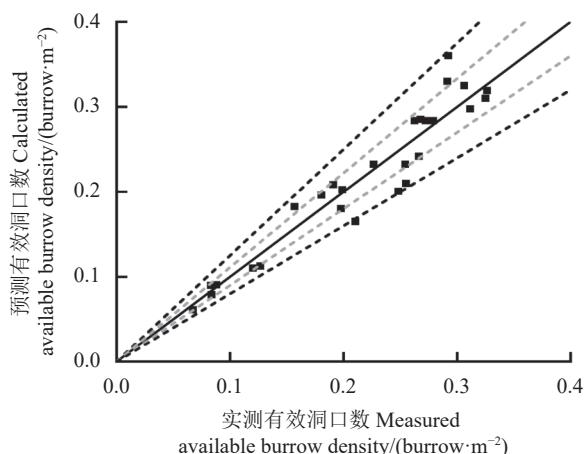


图3 误差分析图

Figure 3 Error analysis chart

黑色虚线($\delta = 20\%$)20%的误差区间；灰色虚线($\delta = 10\%$)为10%的误差区间；黑色方块为预测数值。

The dashed black line ($\delta = 20\%$) represents an error interval of 20%, the dotted grey line ($\delta = 10\%$) represents a 10% margin of error, and the black squares represent the predicted values.

的有效洞口密度在海拔3 800~4 000 m内最大，因此本研究认为单独考虑海拔因子时，该区间是高原鼠兔的最适区间。虽然高原鼠兔有一些适应高海拔生存的生理机制，高海拔带来的低氧、低压环境很难对其形成直接制约，但是作为食草动物，其生境中的植物生产力无疑是影响其分布和扩大的重要因素。Yandow等^[47]研究影响北美鼠兔(*Ochotona princeps*)数量变化的因素时，发现美国鼠兔的粪便密度随海拔的变化也呈现先增大后下降的趋势，分析高海拔对美国鼠兔数量的限制主要是通过影响地上生物量及食物质量来实现。在我国有大量研究表明青藏高原地区的高海拔地区植被盖度下降^[48-49]，植物生长季节缩短^[50]，植物种子萌发期延迟，萌发率下降等^[51]。王长庭等^[52]研究发现，高寒草甸群落的地上生物量随海拔升高逐渐减少，另外Qu等^[53]研究发现高海拔地区高原鼠兔的产子数量

受地上生物量的限制比低海拔地区的产子数量少。所以本研究认为高原鼠兔有效洞口密度在海拔高于 4 000 m 后开始下降的主导因素应该是植物生产力低下。Wu 等^[40]用 MaxEnt 模型研究高原鼠兔在青海湖流域的最适海拔为 3 200~4 000 m, 与本研究相比最适范围下限的差异可能是研究尺度不同导致的。

本研究结果显示, 夏季植被高度在 6~8 cm 范围高原鼠兔有效洞口密度达到最大。相关研究表明甘肃玛曲一带夏季(7月、8月)的植被高度(10.43~80.27 cm)与高原鼠兔种群密度呈负相关关系^[40], 可能是因为植被高度增大到一定程度后降低了高原鼠兔的视野范围和活动频率进而增大了被捕率^[54], 使种群密度下降。然而徐海鹏^[11]研究发现, 青海省刚察县和共和县地区夏季(8月)的植被高度与高原鼠兔种群密度之间相关性不显著, 由于刚察县和共和县地区的植被高度(2~6 cm)普遍低于成年高原鼠兔的体长(10~15 cm)^[55], 因此认为不影响其警戒行为^[11]。与前两处研究不同的是本研究的调查范围涉及了青藏高原腹地, 如五道梁、沱沱河及不冻泉等, 这些地区因海拔较高(> 4 000 m), 气候干冷、属于多年冻土区, 植被退化严重, 植被盖度较低, 植被的高度与地上生物量正相关, 所以当植被高度较低时会导致高原鼠兔因缺乏食物资源而限制种群密度增大。因此这部分地区植被高度与高原鼠兔种群密度正相关。综上所述, 植被高度过低(< 6 cm)或过高(> 8 cm)都不利于高原鼠兔大量分布。

3.2 高原鼠兔有效洞口密度模拟

目前结合大尺度的环境数据利用 MaxEnt 模型模拟鼠兔分布区域的研究较多^[36-39], 但是利用微生

境中的环境因子建立数学模型探究高原鼠兔种群密度变化的报道较少。张志豪和刘蓉堂^[56]结合高原鼠兔性别比例、年龄组成及繁殖指数构建多元回归方程, 用于模拟高原鼠兔数量动态, 准确率达 76%。曹文达等^[57]结合高原鼠兔与其捕食者鹰的种间关系模拟了高原鼠兔的密度变化模型, 预测了药物灭鼠后高原鼠兔的种群数量恢复时间为 4 年。严作良等^[58]结合高原鼠兔历史种群密度变化数据模拟了未来种群密度变化模型, 发现高原鼠兔在自然状态下以密度阻滞效应来调节其种群数量。徐海鹏^[11]结合土壤和植被因子用逐步回归分析法构建了种群密度预测模型, 拟合度达 83.7%。宋璇紫和米玛旺堆^[17]结合土壤湿度、土壤电导率和竞争性动物 3 个因子用逻辑斯蒂回归分析构建了种群密度预测模型, 拟合度达 95.8%。除徐海鹏^[11]、宋璇紫和米玛旺堆^[17]的研究外, 以上研究多数结合种群内部数量特征或种间关系等生物因素构建模型探究种群密度变化规律, 对非生物因素与种群密度作用关系研究较少, 本研究在前人的研究基础上扩大了生境因子的种类和采样范围, 除了有土壤因子和植被因子外, 还增加了地形因子、气象因子进行模型构建, 且采样点涉及青海省、四川省及西藏藏族自治区, 因此本研究认为该模型可以有效预测青藏高原地区大尺度范围内的有效洞口密度, 及其与各生境因素的作用关系。

综上, 生境因子中的土壤硬度、海拔、年均温及夏季植被高度是高原鼠兔生境选择的主导因子, 且海拔介于 3 800~4 000 m, 年均温-2~0 °C, 夏季植被高度 6~8 cm 及土壤硬度较小的地区有效洞口密度最大, 即种群密度最大。

参考文献 References:

- [1] 冯峰. 高原鼠兔种群密度与植被及土壤的关系. 南京: 南京大学硕士学位论文, 2019.
FENG F. The relationships between density of plateau pika and plant and soil. Master Thesis. Nanjing: Nanjing University, 2019.
- [2] 张雯娜, 金少红, 于成, 庞晓攀, 王娟, 郭正刚. 高原鼠兔洞口密度对高山嵩草草甸土壤主要养分含量的影响. 草业科学, 2018, 35(7): 1593-1601.
ZHANG W N, JIN S H, YU C, PANG X P, WANG J, GUO Z G. Influence of the density of burrow entrances of plateau pika on the concentration of soil nutrients in a *Kobresia pygmaea* meadow. Pratacultural Science, 2018, 35(7): 1593-1601.
- [3] 贾婷婷, 毛亮, 郭正刚. 高原鼠兔有效洞穴密度对青藏高原高寒草甸群落植物生态位的影响. 生态学报, 2014, 34(4): 869-877.
JIA T T, MAO L, GUO Z G. Effect of available burrow densities of plateau pika (*Ochotona curzoniae*) on plant niche of alpine

- meadow communities in the Qinghai-Tibet Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34(4): 869-877.
- [4] 张晓爱. 大鵟雏鸟的生长发育及其每日能量摄入的测定. 动物学研究, 1984(4): 369-376.
ZHANG X A. Growth and development and daily energy intake of the great Buzzard nestling. *Zoological Research*, 1984(4): 369-376.
- [5] BADING Q Y. Understanding the roles of Plateau Pikas in acoupled social-ecological systems. PhD Thesis. Arizona: Arizona State University, 2016.
- [6] 冯峰, 贡保草, 牛克昌. 不同放牧模式下高原鼠兔密度与高寒植被和土壤的关系. 草业科学, 2019, 36(11): 2915-2925.
FENG F, GONG B C, NIU K C. Linking density of plateau pika to vegetation characteristics and soil attributes in response to different grazing regimes. *Pratacultural Science*, 2019, 36(11): 2915-2925.
- [7] 李捷, 陈莹莹, 乔福云, 郅堤港, 郭正刚. 高原鼠兔干扰对高寒草甸 β 多样性的影响. *植物生态学报*, 2021, 45(5): 476-486.
LI J, CHEN Y Y, QIAO F Y, ZHI D G, GUO Z G. Effects of disturbance by plateau pika on the β diversity of an alpine meadow. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2021, 45(5): 476-486.
- [8] 徐海鹏, 于成, 舒朝成, 金少红, 庞晓攀, 郭正刚. 高原鼠兔干扰对高寒草甸植物群落多样性和稳定性的影响. *草业学报*, 2019, 28(5): 90-99.
XU H P, YU C, SHU C C, JIN S H, PANG X P, GUO Z G. The effect of plateau pika disturbance on plant community diversity and stability in an alpine meadow. *Acta Prataculturace Sinica*, 2019, 28(5): 90-99.
- [9] 王莹, 庞晓攀, 肖玉, 贾婷婷, 王倩, 于成, 郭正刚. 高原鼠兔干扰对高寒草甸植物多样性与土壤养分间关系的影响. 生态学报, 2016, 36(17): 5485-5496.
WANG Y, PANG X P, XIAO Y, JIA T T, WANG Q, YU C, GUO Z G. The effect of plateau pika (*Ochotona curzoniae*) disturbance on the relationship between plant diversity and soil nutrients of alpine meadow. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(17): 5485-5496.
- [10] 李倩倩, 赵旭, 郭正刚. 高原鼠兔有效洞穴密度对高寒草甸优势植物叶片和土壤氮磷化学计量特征的影响. 生态学报, 2014, 34(5): 1212-1223.
LI Q Q, ZHAO X, GUO Z G. Effect of available burrow densities of plateau pika (*Ochotona curzoniae*) on leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry of dominant plants and soil in alpine meadow. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34(5): 1212-1223.
- [11] 徐海鹏. 基于植被和土壤因子的青海湖流域高原鼠兔种群密度预测模型研究. 兰州: 兰州大学硕士学位, 2020.
XU H P. Prediction model of plateau pika population density based on vegetation and soil factors in the Qinghai Lake basin. Master Thesis. Lanzhou: Lanzhou University, 2020.
- [12] 张镱锂, 李炳元, 郑度. 论青藏高原范围与面积. *地理研究*, 2002, 21(1): 1-8.
ZHANG Y L, LI B Y, ZHENG D. A discussion on the boundary and area of the Tibetan Plateau in China. *Geographical Research*, 2002, 21(1): 1-8.
- [13] QIU J. The third pole. *Nature*, 2008, 454: 393-396.
- [14] MYERS N, MITTERMEIER R A, MITTERMEIER C G, FONSECA G A B, KENT J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*. 2000, 403: 853-858.
- [15] WILSON E Q. *The Diversity of Life*. Cambridge: Harvard University Press, 1992.
- [16] 傅伯杰, 欧阳志云, 施鹏, 樊杰, 王小丹, 郑华, 赵文武, 吴飞. 青藏高原生态安全屏障状况与保护对策. 中国科学院院刊, 2021, 36(11): 1298-1306.
FU B J, OUYANG Z Y, SHI P, FAN J, WANG X D, ZHENG H, ZHAO W W, WU F. Current condition and protection strategies of Qinghai-Tibet Plateau. *Ecological Security Barrier Policy & Management Research*, 2021, 36(11): 1298-1306.
- [17] 宋璇紫, 米玛旺堆. 西藏中南部高原鼠兔栖息地选择的潜在影响因素. 湖南生态科学学报, 2022, 9(2): 43-50.
SONG X Z, Migmarwangdui. Potential factors influencing the habitat selection of plateau pika in central and southern Tibetan rangelands. *Journal of Hunan Ecological Science*, 2022, 9(2): 43-50.
- [18] 韩慧. 西藏中部高原鼠兔(*Ochotona curzoniae*)干扰对植物群落的影响. 西藏科技, 2021(4): 17-21.

- HAN H. Effects of plateau pika (*Ochotona curzoniae*) disturbance on plant communities in the central Tibetan Plateau. *Tibet Science and Technology*, 2021(4): 17-21.
- [19] WANG Y, ZHANG X, CHANG S, WANG Z, SUN Y. Pika burrow and zokor mound density and their relationship with grazing management and sheep production in alpine meadow. *Ecosphere*, 2020, 11(5): e03088.
- [20] 马波, 王小明, 刘晓庆, 王正寰. 高原鼠兔洞穴数量与其栖息地植被分布格局的GIS分析. *生物多样性*, 2011, 19(1): 71-78.
- MA B, WANG X M, LIU X Q, WANG Z H. VGIS analysis of the spatial relationship between plateau pika burrow distribution and vegetation distributional patterns. *Biodiversity Science*, 2011, 19(1): 71-78.
- [21] 杨子翰, 陈泰祥, 郑巧燕, 卫万荣. 高原鼢鼠干扰对高寒草甸植物群落特征的影响. *草业学报*, 2020, 29(5): 13-20.
- YANG Z H, CHEN T X, ZHENG Q Y, WEI W R. Effects of the excavation activities of plateau zokor (*Myospalax baileyi*) on the plant community characteristics of alpine meadow. *Acta Prataculturae Sinica*, 2020, 29(5): 13-20.
- [22] 庞晓攀, 贾婷婷, 李倩倩, 雒明伟, 肖玉, 赵旭, 郭正刚. 高原鼠兔有效洞穴密度对高山嵩草群落及其主要种群空间分布特征的影响. *生态学报*, 2015, 35(3): 873-884.
- PANG X P, JIA T T, LI Q Q, LUO M W, XIAO Y, ZHAO X, GUO Z G. Effect of available burrow densities of plateau pika (*Ochotona curzoniae*) on characteristics and distribution pattern of *Kobresia pygmaea* community. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(3): 873-884.
- [23] 韩慧莹, 殷秀琴, 寇新昌. 长白山地低山区土壤动物群落特征及其对环境因子变化的响应. *生态学报*, 2017, 37(7): 2197-2205.
- HAN H Y, YIN X Q, KOU X C. Community characteristics of soil fauna in the low-mountain of the Changbai Mountains and its respond to the change of environmental factors. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(7): 2197-2205.
- [24] 马义杰, 王军, 屈勇, 楚彬, 唐庄生, 包达尔罕, 花蕊, 花立民. 祁连山北麓中段荒漠草原啮齿动物栖息地特征. *生态学杂志*, 2022, 11(11): 1-13.
- [25] 王炳煜, 楚彬, 唐庄生, 花蕊, 包达尔罕, 拉毛草, 马梅娜, 花立民. 甘肃省夏河县高原鼢鼠(*Eospalax baileyi*)栖息地特征及相关环境因子分析. *草原与草坪*, 2022, 42(2): 50-58.
- WANG B Y, CHU B, TANG Z S, HUA R, Baodaerhan, Lamaocao, MA M N, HUA L M. The characteristics and related environment factors of habitat plateau zokor (*Eospalax baileyi*) in Xiahe County, Gansu. *Grassland and Turf*, 2022, 42(2): 50-58.
- [26] 孙飞达, 郭正刚, 尚占环, 龙瑞军. 高原鼠兔洞穴密度对高寒草甸土壤理化性质的影响. *土壤学报*, 2010, 47(2): 378-383.
- SUN F D, GUO Z G, SHANG Z H, LONG R J. Effects of density of burrowing plateau pika (*Ochotona curzoniae*) on soil physical and chemical properties of alpine meadow soil. *Acta Pedologica Sinica*, 2010, 47(2): 378-383.
- [27] 卫万荣, 张灵菲, 杨国荣, 徐吉伟, 范旭东, 张卫国. 高原鼠兔洞系特征及功能研究. *草业学报*, 2013, 22(6): 198-204.
- WEI W R, ZHANG L F, YANG G R, XU J W, FAN X D, ZHANG W G. A study on the burrow features and functions of plateau pika. *Acta Prataculturae Sinica*, 2013, 22(6): 198-204.
- [28] HASTIE T, TIBSHIRANI R. Generalized Additive Models. New York: Springer US, 1985: 371-386.
- [29] 张迎, 张树林, 张达娟, 姚冬梅. 基于广义加性模型的天津近海鱼卵、仔稚鱼群落结构研究. *水产科学*, 2022, 41(1): 11-22.
- ZHANG Y, ZHANG S L, ZHANG D J, YAO D M. Community structure of eggs and larvae off the coast of Tianjin based on generalized additive model (GAM). *Fisheries Science*, 2022, 41(1): 11-22.
- [30] 刘佳翔, 李楠, 金岳, 胡贯宇, 方舟. 南海北部中国枪乌贼耳石日增量与环境因子关系. *上海海洋大学学报*, 2022, 31(5): 1199-1207.
- LIU J X, LI N, JIN Y, HU G Y, FANG Z. Relationship between statolith daily increment of *Uroteuthis chinensis* and environmental factors in the Northern South China Sea. *Journal of Shanghai Ocean University*, 2022, 31(5): 1199-1207.
- [31] 王梦梦, 张玮, 杨丽, 徐肖莹, 王丽卿. 上海市河道水体拟浮丝藻生物量与环境因子的回归分析. *生态学杂志*, 2018, 37(1): 187-193.
- WANG M M, ZHANG W, YANG L, XU X Y, WANG L Q. Regression analysis between *Planktothricoides* spp. biomass and environmental factors in urban rivers from Shanghai. *Chinese Journal of Ecology*, 2018, 37(1): 187-193.
- [32] AKAIKE H. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 1974, 19(6): 716-723.
- [33] 袁伟皓, 王华, 夏玉宝, 曾一川, 邓燕青, 李媛媛, 张心悦. 基于GAM模型的鄱阳湖叶绿素a与水质因子相关性分析. *生态环境学报*

- 报, 2021, 30(8): 1716-1723.
- YUAN W H, WANG H, XIA Y B, ZENG Y C, DENG Y Q, LI Y Y, ZHANG X Y. Relationship of chlorophyll a and water quality factors in Poyang Lake based on GAM model. *Ecology and Environmental Sciences*, 2021, 30(8): 1716-1723.
- [34] BAI Z, WUREN T, LIU S, HAN S, CHEN L, MCCLAIN D, GE R L. Intermittent cold exposure results in visceral adipose tissue "browning" in the plateau pika (*Ochotona curzoniae*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 2015, 184: 171-178.
- [35] BEEVER E A, RAY C, WILKENING M J L. Testing alternative models of climate-mediated extirpation. *Ecological Applications*, 2010, 20(1): 164-178.
- [36] 宗浩, 夏武平, 孙德兴. 一次大雪对鼠类数量的影响. *高原生物学集刊*, 1986, 5(4): 85-90.
- ZOGN H, XIA W P, SUN D X. Effects of a heavy snowfall on rodent populations. *Acta Biologica Plateau Sinica*, 1986, 5(4): 85-90.
- [37] MATT S. American pika in a low-elevation lava landscape: expanding the known distribution of a temperature-sensitive species. *Ecology and Evolution*, 2015, 5(17): 3666-3676.
- [38] MA L, MI C R, QU J P, GE D Y, YANG Q S, WILCOBE D S. Predicting range shifts of pikas (*Mammalia Ochotonidae*) in China under scenarios incorporating land use change, climate change and dispersal limitations. *Diversity and Distributions*, 2021, 27(12): 2384-2396.
- [39] 张绪校, 赵磊, 李洪泉, 谢红旗, 杨廷勇, 唐伟. 石渠县高原鼠兔宜生区划分初探. *草学*, 2019(2): 51-58.
ZHANG X X, ZHAO L, LI H Q, XIE H Q, YANG T Y, TANG W. First exploration of *Ochotona curzoniae* inhabitable area segmenting in Shiqu County. *Journal of Grassland and Forage Science*, 2019(2): 51-58.
- [40] WU Y N, MA Y J, LIU W L, LIU W L, ZHANG W Z. Modeling the spatial distribution of plateau pika (*Ochotona curzoniae*) in the Qinghai Lake Basin, China. *Animals*, 2019, 9(10): 843.
- [41] 王涓, 王小明, 王正寰, PATRICK G, KENICHI T, GRAHAM A. 高原鼠兔生境选择的初步研究. *四川大学学报(自然科学版)*, 2004(5): 1041-1045.
WANG Y, WANG X M, WANG Z H, PATRICK G, KENICHI T, GRAHAM A. Primary study on habitat choice of plateau pika (*Ochotona curzoniae*). *Journal of Sichuan University (Natural Science Edition)*, 2004(5): 1041-1045.
- [42] 王权业, 周文扬, 魏万红, 张堰铭, 樊乃昌. 高原鼢鼠的挖掘行为及其与土壤硬度的关系. *兽类学报*, 2000, 20(4): 277-283.
WANG Q Y, ZHOU W Y, WEI W H, ZHANG Y M, FAN N C. The burrowing behavior of *Myospalax Baileyi* and its relation of soil hardness. *Acta Theriologica Sinica*, 2000, 20(4): 277-283.
- [43] 李叶, 王振宇, 张翔, 时磊. 阿尔金山自然保护区高原鼠兔夏季微生境选择的主导因子分析. *中国媒介生物学及控制杂志*, 2014, 25(1): 28-31.
LI Y, WANG Z Y, ZHANG X, SHI L. Analysis of dominant factors affecting microhabitat selection of plateau pika (*Ochotona curzoniae*) during summer in Altun Mountain National Nature Reserve, *Chinese Journal of Vector Biology and Control*, 2014, 25(1): 28-31.
- [44] 王华阳. 不同硬度培养介质对几种植物根系生长发育的影响. 佛山: 佛山科学技术学院硕士学位论文, 2020.
WANG H Y. Effects of different hardness culture media on the growth and development of several plant roots. Master Thesis. Foshan: Foshan University, 2020.
- [45] SOLARI K A, HADLY E A. Evolution for extreme living: Variation in mitochondrial cytochrome c oxidase genes correlated with elevation in pikas (genus *Ochotona*). *Integrative Zoology*, 2018, 13(5): 1749-4877.
- [46] RICHALET J P, VOITURON N, HERMAND E, JETON F, LHUISSIER F J. Chemoreflexes: A major component of adaptation to high altitude/hypoxic environment. *The FASEB Journal*, 2017, 31(S1): 841-849.
- [47] YANDOW L H, CHALFOUN A D, DOAK D F. Climate tolerances and habitat requirements jointly shape the elevational distribution of the American Pika (*Ochotona princeps*), with implications from climate change effects. *PLoS ONE*, 2015, 10(8): e0131082.
- [48] 杨鹤, 朱淑娴, 李丽, 吴巩胜, 国洪艳. 祁连山NDVI的时空变化及其对海拔的响应. *安徽农业科学*, 2022, 50(21): 90-95.

- YANG H, ZHU S X, LI L, WU G S, GUO H Y. The spatiotemporal change of NDVI in the Qilian Mountains and response to Altitude. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2022, 50(21): 90-95.
- [49] 李强, 何国兴, 刘志刚, 关文昊, 乔欢欢, 张德罡, 韩天虎, 孙斌, 潘冬荣, 柳小妮. 东祁连山高寒草甸植被特征和生物多样性对生境的响应. *草地学报*, 2022, 2022,30(1): 169-177.
- LI Q, HE G X, LIU Z G, GUAN W H, QIAO H H, ZHANG D G, HAN T H, SUN B, PAN D R, LIU X N. Responses of vegetation characteristics and biodiversity to habitat in alpine meadows in eastern Qilian Mountains. *Acta Agrestia Sinica*, 2022, 2022,30(1): 169-177.
- [50] 姜忠峰, 孙艺涵, 赵胜男, 何文, 李正建. 青海省草地物候对气候变化的响应. *生态与农村环境学报*, 2022, 38(6): 765-776.
- JIANG Z F, SUN Y H, ZHAO S N, HE W, LI Z J. Vegetation phenological change and its response to climate change in Qinghai Province. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 2022, 38(6): 765-776.
- [51] 许静, 李文龙, 吴鑫悦, 罗佳宁, 廖元成. 青藏高原高寒草甸种子萌发行为沿海拔梯度的分异特征. *草地学报*, 2021, 29(S1): 10-18.
- XU J, LI W L, WU X Y, LUO J N, LIAO Y C. Differentiation of seed germination behavior in alpine meadow on the Tibetan Plateau along the elevation gradient. *Acta Agrestia Sinica*, 2021, 29(S1): 10-18.
- [52] 王长庭, 王启基, 龙瑞军, 景增春, 史惠兰. 高寒草甸群落植物多样性和初级生产力沿海拔梯度变化得研究. *植物生态学报*, 2004, 28(2): 240-245.
- WANG C T, WANG Q J, LONG R J, JING Z C, SHI H L. Changes in plant species diversity and productivity along an elevation gradient in an alpine meadow. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2004, 28(2): 240-245.
- [53] QU J, LIU M, YANG M, ZHANG Y, JI W. Reproduction of plateau pika (*Ochotona curzoniae*) on the Qinghai-Tibetan Plateau. *European Journal of Wildlife Research*, 2012, 58(1): 269-277.
- [54] 张永超, 袁晓波, 牛得草, 吴淑娟, 张典业, 宗文杰, 傅华. 玛曲高寒草甸高原鼠兔种群数量对植被调控措施的响应. *草业学报*, 2016, 25(25): 87-94.
- ZHANG Y C, YUAN X P, NIU D C, WU S J, ZHANG D Y, ZONG W J, FU H. Response of plateau pika burrow density to vegetation management in an alpine meadow, Maqu County, Gansu. *Acta Prataculturae Sinica*, 2016, 25(25): 87-94.
- [55] 施银柱. 草场植被影响高原鼠兔密度的探讨. *兽类学报*, 1983, 3(2): 181-187.
- SHI G Z. Effects of grassland vegetation on pika density in plateau. *Acta Theriologica Sinica*, 1983, 3(2): 181-187.
- [56] 张志豪, 刘荣堂. 高原鼠兔繁殖及种群数量的预测研究. *甘肃农业科技*, 1996(3): 30-33.
- ZHANG Z H, LIU R T. Study on reproduction and population prediction of the original pika. *Gansu Agricultural Science and Technology*, 1996(3): 30-33.
- [57] 曹文达, 宣树华, 王英利. 高原鼠兔种群数量变化预测模型. *西南民族大学学报(自然科学版)*, 2019, 45(2): 125-133.
- CAO W D, YI S H, WANG Y L. Prediction model for population dynamics of plateau pika on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Journal of Southwest Minzu University (Natural Science Edition)*, 2019, 45(2): 125-133.
- [58] 严作良, 周立, 孙英, 刘伟, 周华坤. 江河源区高寒草地高原鼠兔种群动态模式初步研究. *四川草原*, 2005(5): 17-19.
- YAN Z L, ZHOU L, SUN Y, LIU W, ZHOU H K. A preliminary study on the population dynamics of pika in alpine grassland in the source region of Yangtze River. *Journal of Grassland and Forage Science*, 2005(5): 17-19.

(责任编辑 魏晓燕)