

不同放牧模式对高原鼠兔行为之间的影响研究进展

杨云, 安柏衡, 米玛旺堆

(西藏大学生态环境学院/青藏高原生物多样性与生态环境保护教育部重点实验室, 西藏 拉萨 850000)

摘要: 青藏高原是世界上最独特的高海拔草地之一。家畜放牧直接摄食植物资源改变草地的结构和功能, 进而影响与其生态位重叠的高原鼠兔的行为模式。高原鼠兔作为草地生态系统中的关键物种, 在维持生态平衡中发挥着至关重要的作用。在物种相互作用方面, 不同的牧模式通过干扰植物群落结构和食物资源分布, 改变了高原鼠兔的觅食、贮食、警戒、攻击和掘洞行为。通过对相关文献的系统综述, 评估家畜放牧与高原鼠兔行为模式之间的相互作用。分析表明, 放牧行为影响了高原鼠兔的觅食、贮草、警戒、掘洞和攻击行为。这些行为变化可能进一步影响草地生态系统的健康和可持续性。

关键词: 不同模式放牧; 高原鼠兔行为; 交互作用

中图分类号: S812.6

文献标识码: A

Review on Effects of Different Grazing Patterns on the Behavior of *Ochotona Curzoniae*

YANG Yun, AN Baiheng, Mimawangdui

(College of Ecology and Environment, Xizang University/Key Laboratory of Biodiversity and Ecological Environment protection of the Qinghai-Xizang Plateau, Ministry of Education, Lhasa Xizang 850000)

Abstract: The Qinghai-Xizang Plateau is one of the most unique high-altitude grasslands in the world. The direct grazing of livestock on plant resources alters the structure and function of grasslands and thereby affecting the behavior of plateau pikas that share an ecological niche with them. As a key species in the grassland ecosystem, plateau pikas play a crucial role in maintaining ecological balance. In terms of species interactions, different grazing patterns alter the foraging, food storage, vigilance, attack, and burrowing behaviors of plateau pikas by disrupting plant community structure and the distribution of food resources. This study aims to evaluate the interaction between livestock grazing and the behavioral patterns of plateau pikas through a systematic review of relevant literature. The analysis reveals that grazing behavior significantly impacts the foraging, grass storage, vigilance, burrowing, and aggressive behaviors of plateau pikas. These behavioral changes may further affect the health and sustainability of grassland ecosystems.

Key words: different grazing patterns; behaviors of plateau pika; interaction

放牧是全球草原生态系统最为普遍的人类活动之一, 它对野生动物及其栖息环境产生干扰^[1-2]。家畜与野生动物之间的交互作用在世界范围内普遍存在^[3-4]。例如, 在非洲草原, 家畜和

大型食草动物共用同一栖息地^[5]; 在北美草原, 放牧与野生动物的食物资源竞争导致了野生动物的栖息地丧失^[6]; 而在南美洲潘帕斯草原, 家畜的放牧行为改变了草原的植物群落结构, 从而

收稿日期: 2025-04-02

基金项目: 不同放牧模式及牛粪管理与高原鼠兔占域动态及其不同行为之间的交互作用研究项目(3236130399)。

作者简介: 杨云(2000—), 男, 硕士研究生, 主要从事青藏高原生态系统研究, E-mail: 2474995112@qq.com。

通信作者: 米玛旺堆(1966—), 男, 博士, 教授, 主要从事青藏高原哺乳动物和草地生态系统研究, E-mail: migwang44@utibet.edu.cn。

对野生动物的生存环境产生了深远的影响^[7]。

青藏高原是地球上最独特的高海拔生态系统之一,其独特的地理位置和气候条件使得放牧活动对野生动物的影响显得尤为复杂^[8-9]。在青藏高原,家畜的放牧模式主要为单独放牧牦牛(*Bos grunniens*)、绵羊(*Ovis aries*),以及牦牛与绵羊的混合放牧^[10-13]。此外,依据季节物候的变化,人们还形成了包括季节放牧、适度放牧、重度放牧、零放牧、自由放牧、围栏放牧等在内的丰富多样的放牧模式^[14-21]。这些不同的放牧模式,对青藏高原小型啮齿类哺乳动物的行为和生态产生了显著影响,例如兔形目(Lagomorpha)中的鼠兔属(*Ochotona spp.*)^[22]。鼠兔属共有29种,其中27种广泛分布于亚洲的高寒地区,而另外2种则分布在美国西部的山区^[23-26]。高原鼠兔(*Ochotona curzoniae*)作为鼠兔属的1种,是青藏高原的关键物种,它们主要栖息于海拔3 000~5 100 m的高寒嵩草草甸中,经过长时间的生物进化,已经形成了一系列适应高寒、低温、低氧、强紫外线等环境的行为特征,并对生态系统的功能和结构起着重要的调节作用^[22,27-31]。

高原鼠兔与家畜放牧之间的交互作用已成为生态学研究的热点,诸多研究表明,家畜的活动可能通过影响植物群落和土壤特性,改变鼠兔的觅食行为和栖息地选择^[2,6,32]。本文根据1986年Smith等^[33]归类的鼠兔非社会行为,综述了不同放牧模式对高原鼠兔行为模式的影响,包括觅食、贮草、警戒、掘洞和攻击等行为,并探讨了未来的研究方向。综合多种文献评估放牧模式对高原鼠兔觅食、贮草、警戒、掘洞和攻击等行为的影响,系统分析并对比了高原鼠兔在不同放牧模式下所呈现出的行为响应,深入探讨了家畜活动如何改变高原鼠兔的行为模式及其对生态系统功能的潜在影响。旨在揭示人类放牧活动对青藏高原草地生态系统及高原鼠兔生态适应策略的深远影响,为草地生态系统的保护和可持续发展提供坚实的实证依据。

1 研究方法

本研究通过 Google Scholar、ISI Web of Science 和中国知网(CNKI)检索 1900—2024 年不

同放牧模式对高原鼠兔行为影响的文献,涵盖了高原鼠兔的生境、行为、分布范围及不同放牧模式对高原鼠兔行为的影响。关键词组合包括:青藏高原、放牧、放牧强度、围栏、不同放牧模式、高原鼠兔、小型哺乳动物、啮齿动物、行为、活动、栖息地、互动、影响等。为系统评估不同放牧模式对高原鼠兔行为的影响,重点筛选牦牛单牧、绵羊单牧、混合放牧、季节性放牧和全年放牧等放牧方式。使用 R(R version 4.2.3)软件,对收集到的数据进行了描述性统计 Meta 分析^[34]。此外,利用生态位重叠公式^[35-37],制作了高原鼠兔与家畜在科和种水平上的食物资源生态位重叠程度的网络图,揭示了它们在食物资源利用上的竞争关系,从而为生态保护和资源管理提供重要信息。同时,深入研究不同放牧模式对高原鼠兔行为的具体影响,尤其是细致剖析放牧活动如何改变高原鼠兔与家畜在食物资源利用方面的生态位重叠,有助于我们更加全面、深入地了解放牧对生态系统中物种交互的影响机制,进而为制定科学合理的生态保护策略和资源管理方案提供坚实的理论依据。

2 高原鼠兔与家畜:食物资源竞争与草地生态系统影响

食物资源竞争是指因食物资源有限而导致个体或物种之间争夺资源的生态互动,进而影响生物生存、繁殖和群落结构^[38-40]。食物资源竞争使得家畜的采食行为不仅直接影响植物的生物量、种类和群落结构,也有可能间接改变高原鼠兔的食物资源分布格局级^[41-42]。因此,在植物资源方面制作高原鼠兔与家畜在种水平上的食物资源生态位重叠程度的网络图显示(图1),高原鼠兔和家畜共享的食物种类通过较粗的边连接,表明它们共同食用这些植物。粗边显示了共享资源的竞争强度,其他连接展示它们各自的食物偏好。这些结果表明,高原鼠兔和家畜在同一生态系统中存在显著的资源共享和竞争关系。

根据 Meta 分析结果(图2)($SMD = 1.99$, $95\% - CI: 1.65 \sim 2.33$),高原鼠兔在食物资源的获取和利用上具有显著优势。 SMD 值远大于0,且95%置信区间不包含0,这意味着高原鼠兔在特定食物资源的利用效率上明显高于家畜。

新和植被的多样性方面发挥了积极作用,这不仅为高原鼠兔提供了更多的食物选择,还改善了它们的栖息环境。然而,由于高原鼠兔在食物资源的利用上具有显著的优势,放牧活动可能会加剧两者之间的资源竞争,进而对高原鼠兔的行为和生态产生复杂的影响。

此外,家畜与高原鼠兔之间的交互作用不仅涉及食物资源的竞争,还包括栖息地的利用。因此,进一步研究不同放牧模式下家畜与高原鼠兔的交互作用及其对草地生态系统的潜在影响,有助于深入理解这种生态系统内的动态关系。

3 不同放牧模式对高原鼠兔行为的影响

3.1 对高原鼠兔贮草及觅食行为的影响

贮食行为反映了动物生存环境中存在食物周期性的短缺^[48]。食物短缺促使动物逐渐形成了针对恶劣气候和食物匮乏条件的适应性生存

对策^[49]。在此背景下,啮齿动物通过在冬季贮存大量的果实和种子来应对食物短缺,从而保证其在不利环境下的生存^[50]。例如北美鼠兔(*Ochotona princeps*)的干草贮草行为在7—9月植物生物量达到峰值时增强,而觅食行为则全年进行^[51]。作为北美鼠兔的相似物种,高原鼠兔在觅食过程中不仅会对植物进行刈割,还会将植物搬运并堆积成堆,以便在植物干燥后储存^[52]。高原鼠兔的贮草行为通常从7月中旬开始,并在8月至9月中旬达到顶峰^[53]。高原鼠兔刈割植物(表1)和储存植物的种类在不同月份内也有所变化,这反映了其对季节性资源变化的适应策略^[53-54]。

目前,对高原鼠兔贮草行为的一种解释是通过贮草,减少其在冬季外出觅食被捕食的风险^[53,55],但可能也有其他生态、进化方面的解释;另一种解释是在冬季,高原鼠兔面临着较为严峻的觅食条件,在长期觅食压力下,它们逐渐发展出了取食牛粪和贮存食物的习性。

表1 高原鼠兔刈割植物

	刈割植物种类	参考文献
高原鼠兔	甘肃棘豆 <i>Oxytropis kansuensis</i> 、铺散亚菊 <i>Ajania khartensis</i> 、垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i> 、黄帚橐吾 <i>Ligularia virgaurea</i> 、长茎薹本 <i>Ligusticum thomsonii</i> 、短穗兔耳草 <i>Lagotis brachystachya</i> 、大籽蒿 <i>Artemisia sieversiana</i> 、芸香叶唐松草 <i>Thalictrum rutilifolium</i> 、红花岩生忍冬 <i>Lonicera rupicola var. syringantha</i> 、双柱头蔺藨草 <i>Trichophorum distigmaticum</i> 、矮生蒿草 <i>Carex alatauensis</i> 、早熟禾 <i>Poa annua</i> 、弱小火绒草 <i>Leontopodium pusillum</i> 、乳白香青 <i>Anaphalis lactea</i> 、甘肃马先蒿 <i>Pedicularis kansuensis</i> 、多裂委陵菜 <i>Potentilla multifida</i> 、蓝玉簪龙胆 <i>Gentiana veitchiorum</i> 、白苞筋骨草 <i>Ajuga lupulina</i> 、蓝花棘豆 <i>Oxytropis coerulea</i> 、太白细柄茅 <i>Ptilagrostis concinna</i> 、麻花苣 (<i>Gentiana straminea</i>)、三脉梅花草 <i>Parnassia trinervis</i> 、西伯利亚蓼 <i>Knorringia sibirica</i> 、西藏微孔草 <i>Microula tibetica</i> 、露蕊乌头 <i>Gymnaconitum gymnantrum</i> 、甘肃大戟 <i>Euphorbia kansuensis</i> 、拉拉藤 <i>Galium spurium</i> 、洽草 <i>Koeleria macrantha</i> 、肋柱花 <i>Lomatogonium carinthiacum</i> 、马尿脬 <i>Przewalskia tangutica</i>	[56]
	其他	

基于以上背景,探索牛粪的存在是否会影响高原鼠兔在不同季节的觅食策略及其对食物资源的选择,具有极为重要的意义。这种研究可以深入理解高原鼠兔的食物利用模式及其与生态环境的互动关系,从而揭示牛粪作为额外食物资源对高原鼠兔行为的潜在影响。这将有助于全面评估家畜放牧活动对高原鼠兔的生态影响。

高原鼠兔的觅食行为涵盖了多个复杂的动作,包括采食、咀嚼、吞咽、移动、间断性观望(时长 < 3 s)和警戒(时长 > 3 s)^[45,52,57-59]。研究表明,高原鼠兔的觅食频次在植被覆盖度较高的地区显著降低^[60],因此植被结构对高原鼠兔觅食行为产生直接影响。

不同放牧模式能改变高寒草甸的物种组成、地上生物量、高度以及盖度等关键生态指标^[18,61]。全年放牧模式显著降低了高寒草甸植物群落的盖度、高度、生物量和物种丰富度^[16]。相对而言,全年禁牧和季节性休牧模式不仅有助于提升草甸的地上与地下生物量,还能有效改善植被的高度和盖度,促进高寒草甸生态系统的健康稳定发展^[62-63]。

放牧模式改变了植被的结构和可用资源,从而导致高原鼠兔的觅食策略的变化^[45,64]。通过进一步分析高原鼠兔的食物与刈割植物之间的重叠率,发现高原鼠兔的食物中约有 23.9% 的植物种类与刈割植物重叠,表明高原鼠兔在觅食过

程中对特定植物种类存在选择性,并可能受到刈割活动的影响。标准误差的范围显示,真实的重叠率可能在20.4%至27.4%之间,突显了刈割活动对高原鼠兔食物选择的显著影响。

此外,家畜植物与刈割植物之间的重叠率为13.33%,这一结果表明,家畜植物与刈割植物的重叠程度较低,可能意味着刈割活动对家畜潜在食物资源的影响较为有限。因此,理解不同放牧模式对植被结构的影响以及对高原鼠兔觅食行为的反馈,对于评估和管理高寒草甸生态系统具有重要意义。

综上所述,高原鼠兔的贮食和觅食行为体现了其在应对恶劣气候和食物匮乏条件下的生态适应机制。在高原环境中,极端的气温、低氧水平以及强烈的紫外线辐射等共同构成了生存挑战^[31]。这些恶劣气候特征限制了植物的生长和资源的稳定供应,进一步加剧了动物的生存压力。而食物匮乏条件则描述了由气候变化、季节性植被变化或人为活动(如放牧)导致的食物资源短缺^[48,50]。在这种环境下,高原鼠兔通过其特有的贮草行为,以应对冬季的食物不足,从而确保在不利季节中的生存^[53,65]。这种贮存行为和灵活的觅食策略反映了高原鼠兔在高寒生态系统中对食物资源和气候变化的适应能力。同时,不同的放牧模式改变了高寒草甸的植被组成和特征,进一步影响了高原鼠兔的觅食频率和行为模式。因此,高原鼠兔的觅食行为不仅受环境和气候影响,也显著受植被和食物资源的可用性和分布的影响。未来的研究应进一步探讨不同放牧或刈割模式对高原鼠兔觅食行为的具体影响,以深入理解其生态适应机制。

3.2 对高原鼠兔警戒行为的影响

高原鼠兔的警戒行为是指在觅食或日常活动过程中,为了应对潜在捕食者或环境威胁而采取的一系列观察和预警动作,包括抬头环顾四周、竖立身体、耳朵竖起倾听,以及发出警戒叫声等。警戒行为的主要目的是通过迅速发现和规避捕食者,减少捕食风险,从而提高个体和群体的生存机会。警戒行为的显著增加源于捕食风险增加,同时伴随食物摄取率和活动时间的减少^[66-67]。警戒行为增加的表现包括更频繁的观察、更长的观察时间以及间断性移动等^[53,68]。研究发现,高原鼠兔的警戒行为会随着洞口距离的

减小而增加,而高原鼠兔洞口间的距离则随着放牧强度的增大而减小^[68-69]。不同的放牧模式会改变高原鼠兔的空间利用模式和种群动态,例如,在冬季放牧的区域,鼠兔洞穴的数量明显多于全面禁牧的区域^[33,42]。同时,不同的放牧模式也会在一定程度上改变植物的株高、地上生物量及其形态学特征^[14,18,45,70]。因此,放牧模式会影响植物群落的生境条件和资源分配格局,导致植物资源的可利用性降低。在这种情况下,高原鼠兔可能会将更多时间投入到觅食行为中,从而减少用于警戒的时间。此外,栖息地的生境复杂性和植物群落的物种多样性变化,也会对高原鼠兔的警戒行为产生深远的影响,推动它们在漫长的进化过程中逐渐适应环境的变化。

综上所述,我们可以提出一个假设:不同的放牧模式通过影响植物资源的空间分布和生物量,间接地改变高原鼠兔的觅食效率和警戒行为,从而促使高原鼠兔在不同放牧环境下发展出特定的行为适应策略。这些行为适应策略不仅包括对捕食风险的调整,还可能涉及对植物资源的选择性利用和空间利用模式的优化。

3.3 对高原鼠兔攻击行为的影响

高原鼠兔攻击行为是指个体间直接或潜在的打斗,包括身体姿态的改变、咬击、扑击或其他攻击性动作^[33],用以驱赶潜在的竞争者。高原鼠兔的攻击行为通常与其社会结构、资源稀缺性以及捕食压力等因素相关联。研究表明,不同的放牧模式导致草地结构和植被组成的差异变化,进而直接影响高原鼠兔的采食行为和食物资源的可获得性^[71]。当高原鼠兔的食物资源可获得性降低时,资源竞争加剧可能促使攻击行为的增加。资源竞争可以导致个体间的冲突加剧,从而提高攻击行为的频率和强度^[72]。在资源稀缺的情况下,高原鼠兔通过攻击行为来争夺有限的食物资源或控制栖息地,从而影响群体的社会结构和个体的生存策略。此外,高原鼠兔的攻击行为还受繁殖期影响,例如,在繁殖期内,雄性的攻击性显著增强^[73-74]。

综上所述,我们提出一个假设:高强度的放牧模式可能导致食物资源稀缺性增加。在这种情况下,高原鼠兔的领域行为将变得更加显著,个体间的冲突和攻击行为也会相应增加,它们通过这种方式来维护有限资源的控制权,减少竞争

者的侵入。而这一现象在繁殖期可能表现得尤为突出,因为在繁殖期间,雄性高原鼠兔的攻击性和领域防御行为会显著增强。

3.4 对高原鼠兔掘洞行为的影响

洞穴的数量和分布对高原鼠兔的生存至关重要,不同的放牧模式通过影响高原鼠兔的繁殖和种群动态,从而改变其洞口的密度和空间分布格局^[75]。在不同放牧模式下,高原鼠兔的洞口空间分布存在显著差异。研究表明,放牧强度的增加通常会导致洞口数量的增加^[69],这一现象可能与放牧强度对植被覆盖和地形结构的影响有关。较高的放牧强度可能导致植被的退化,从而使得高原鼠兔的洞穴建造和维护变得更加频繁。同时,在冬季牧场环境下,高原鼠兔的洞口数量显著增多^[42,76]。季节性变化可能与冬季食物资源减少和气温降低有关,促使高原鼠兔通过增加洞口数量来优化栖息环境并提高生存机会。此外,高原鼠兔在家畜觅食区、牧民帐篷周围以及围栏区域内的洞穴数量也显著高于其他区域^[40,45,59]。以上研究结果揭示了环境因素对高原鼠兔洞口分布的复杂影响,并为了解放牧和季节变化对其生态行为的作用提供了重要线索。

高原鼠兔的掘洞行为不仅为自身提供了必要的栖息地和避难所,还为其他物种提供了栖息空间和资源^[77-78]。例如,高原鼠兔的洞穴也为鸟类(如地山雀 *Pseudopodoces humilis*、白腰雪雀 *Montifringilla taczanowskii*)、爬行动物(如青海沙蜥 *Phrynocephalus vlangalii*、西藏沙蜥 *Phrynocephalus theobaldi*)以及土壤动物等提供了栖息地^[79-83]。同时,随着高原鼠兔密度的增加,禾草类、莎草类的数量呈现出先降低后增加的趋势^[84]。

综上所述,我们提出一个假设:在不同放牧强度和季节条件下,高原鼠兔的掘洞行为和洞口分布会显著影响其栖息环境的质量和结构。较高的放牧强度和冬季环境可能导致高原鼠兔洞口数量的增加,从而提高栖息环境的复杂性,进一步影响植物种群的动态变化。高原鼠兔密度的增加可能初期导致植物数量下降,但随着洞穴结构的改善和环境的恢复,这些植物种群数量可能会逐渐增加。

4 展望

青藏高原草地退化问题涉及多种因素。Harris^[85]提出了几种假设,其中包括固有的恶劣气候和脆弱的土壤条件、全球气候变化引发的干旱、降雨量减少、永久冻土的深度或范围缩减、冰川退缩及“落后”的畜牧业生产体系和啮齿动物的侵害等,但始终对这些草地退化的原因持怀疑态度。

尽管 Harris 已经探讨了导致青藏高原草地退化的多种因素,但在放牧模式下,啮齿动物如何具体影响草地生态系统的理解仍不充分。高原鼠兔作为啮齿类动物,其行为受到不同放牧模式下家畜的影响而表现出不同的变化^[64,69,71]。然而,对于高强度放牧、轮牧、封育、季节性放牧、单牧、混牧等具体放牧模式对高原鼠兔行为的影响,仍需要进一步的研究和验证。

同时,也值得探讨高原鼠兔的生物节律是否会因不同放牧模式下家畜的存在而发生变化。因此,明确不同放牧模式下高原鼠兔和家畜之间的相互作用机制,尤其是它们如何在共享资源的情况下竞争和共存,是理解草地生态系统动态变化的关键。高原鼠兔与家畜共享一个生境,存在生态位重叠,它们之间存在着食物资源的竞争关系。随着气候变化对草地生态系统的影响,这种竞争关系也会影响到高原鼠兔和家畜这些初级消费者。在考虑气候变化对草地生态系统的影响时,有必要深入研究不同放牧模式对高原鼠兔行为的具体影响,以更好地理解草地生态系统的动态变化。

放牧模式的选择不仅会影响高原鼠兔的觅食行为、活动模式和繁殖习性,还可能改变它们的洞穴分布和社群结构。高原鼠兔在草地生态系统中扮演着重要角色,它们的行为变化可能对植物群落的组成、土壤质量和其他物种的生境产生深远影响。因此,深入研究放牧模式与高原鼠兔行为之间的相互作用,对于保护和恢复青藏高原草地生态系统具有重要的科学意义和实践价值。

参考文献:

- [1] BRISKE D D, FUHLENDORF S D, SMEINS F E. Vegetation Dynamics on Rangelands: a Critique of the Current Paradigms[J]. Journal of Applied Ecology, 2003,

- 40(4):601-614.
- [2] MILCHUNAS D G, LAUENROTH W K. Quantitative Effects of Grazing on Vegetation and Soils over a Global Range of Environments[J]. Ecological Monographs, 1993, 63(4):327-366.
- [3] MADHUSUDAN M D. Recovery of Wild Large Herbivores Following Livestock Decline in a Tropical Indian Wildlife Reserve[J]. Journal of Applied Ecology, 2004, 41(5):858-869.
- [4] HOBBS N T, GALVIN K A, STOKES C J, et al. Fragmentation of Rangelands: Implications for Humans, Animals, and Landscapes[J]. Global Environmental Change, 2008, 18(4):776-785.
- [5] AUGUSTINE D J. Long-Term, Livestock-Mediated Redistribution of Nitrogen and Phosphorus in an East African Savanna[J]. Journal of Applied Ecology, 2003, 40(1):137-149.
- [6] FUHLENDORF S D, ARCHER S A, SMEINS F, et al. The Combined Influence of Grazing, Fire, and Herbaceous Productivity on Tree-Grass Interactions[M]// Western North American Juniperus Communities. New York, NY: Springer New York, 2008:219-238.
- [7] CINGOLANI A M, CABIDO M R, RENISON D, et al. Combined Effects of Environment and Grazing on Vegetation Structure in Argentine Granite Grasslands[J]. Journal of Vegetation Science, 2003, 14(2):223-232.
- [8] KÖRNER C. The Use of 'Altitude' in Ecological Research[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2007, 22(11):569-574.
- [9] MILLER D J. Tough Times for Tibetan Nomads in Western China: Snowstorms, Settling Down, Fences and the Demise of Traditional Nomadic Pastoralism[J]. Nomadic Peoples, 2000, 4(1):83-109.
- [10] GOLDSTEIN M, BEALL C, CINCOTTO R P. Traditional Nomadic Pastoralism and Ecological Conservation on Tibet's Northern Plateau[J]. National Geographic Research, 1990, 6(2):139-156.
- [11] E. WILLIAM ANDERSON. Nomads of the Tibetan Plateau rangelands in western China, Part three. Pastoral development and future challenges[J]. Rangelands, 1999, 21(2):17-20.
- [12] WANGDWEI M. Demography, distribution, and behaviour of plateau pika (*Ochotona curzoniae*) in relation to land-use type and yak (*Bos grunniens*) grazing on the Qinghai-Tibetan plateau[D]. China, Norway: University of Bergen, 2012.
- [13] 刘玉祯, 刘文亭, 杨晓霞, 等. 放牧家畜组合对高寒草地植物群落特征及生产力的影响[J]. 生态学杂志, 2024, 43(1):57-65.
- [14] 位晓婷, 刘月华, 钟梦莹, 等. 羊草个体性状对不同放牧模式响应的研究[J]. 草地学报, 2014, 22(5):949-953.
- [15] HAILU T. The Contribution of Grazing Enclosures for Sustainable Management and Enhancing Restoration of Degraded Range Lands in Ethiopia: Lessons and Forward[J]. Journal of Environment and Earth Science, 2016, 6(8):112-126.
- [16] 唐刘燕, 国慧, 杨振安. 不同放牧模式下青藏高原高寒草甸植被群落和土壤差异[J]. 草业科学, 2021, 38(7):1209-1217.
- [17] 李贞, 彭思嘉, 左淑贤, 等. 人工草场不同饲养模式对羔羊小肠脂肪消化和肝脏脂质代谢相关基因表达的影响[J]. 动物营养学报, 2022, 34(3):1920-1930.
- [18] 于泽航, 董全民, 曹铨等. 不同放牧模式对祁连山高寒草甸植物群落特征的影响[J]. 草地学报, 2023, 31(9):2621-2627.
- [19] 侯钰荣, 柯梅, 李超, 等. 围栏封育和自由放牧对伊犁绢蒿生长规律和内源激素的影响[J]. 新疆农业科学, 2023, 60(11):2824-2832.
- [20] 谷晓燕, 陈亮, 刘倩, 等. 草畜平衡约束下带时间窗的放牧路径规划研究[J]. 中国管理科学, 2023, 31(8):184-192.
- [21] 王梓晗, 吕世杰, 王忠武, 等. 放牧强度对优势种群与植物群落地上现存量关系的影响[J]. 草地学报, 2024, 32(5):1440-1447.
- [22] SMITH A T, FOGGIN J M. The Plateau Pika (*Ochotona Curzoniae*) Is a Keystone Species for Biodiversity on the Tibetan Plateau[J]. Animal Conservation, 2(4):235-240.
- [23] 冯祚建, 郑昌琳. 中国鼠兔属 (*Ochotona*) 的研究——分类与分布[J]. 兽类学报, 1985, 5(4):269-289.
- [24] MACDONALD S O, JONES C. *Ochotona Collaris*[J]. Mammalian Species, 1987(281):1-4.
- [25] SMITH, ANDREW T, et al. Lagomorphs: Pikas, Rabbits, and Hares of the World[M]. Baltimore: JHU Press, 2018.
- [26] SMITH A T. Conservation Status of American Pikas (*Ochotona princeps*) [J]. Journal of Mammalogy, 2020, 101(6):1466-1488.
- [27] SCHALLER G B. Wild life of the Tibetan steppe[M]. Chicago: University of Chicago Press, 1998.
- [28] LAI C H, SMITH A T. Keystone Status of Plateau Pika (*Ochotona Curzoniae*): Effect of Control on Biodiversity of Native Birds[J]. Biodiversity & Conservation, 2003, 12(9):1901-1912.
- [29] BAGCHI S, NAMGAIL T, RITCHIE M E. Small Mammalian Herbivores as Mediators of Plant Community Dynamics in the High-Altitude Arid Range-

- lands of Trans-Himalaya[J]. *Biological Conservation*, 2006, 127(4):438-442.
- [30] ARTHUR A D, PECH R P, DAVEY C, et al. Livestock Grazing, Plateau Pikas and the Conservation of Avian Biodiversity on the Tibetan Plateau[J]. *Biological Conservation*, 2008, 141(8):1972-1981.
- [31] GE R L, KUBO K, KOBAYASHI T, et al. Blunted Hypoxic Pulmonary Vasoconstrictive Response in the Rodent *Ochotona Curzoniae* (Pika) at High Altitude[J]. 1998, 274(5):H1792-H1799.
- [32] LIU N, KAN H M, YANG G W, et al. Changes in Plant, Soil, and Microbes in a Typical Steppe from Simulated Grazing: Explaining Potential Change in Soil C [J]. *Ecological Monographs*, 2015, 85 (2): 269-286.
- [33] SMITH A T, SMITH H J. Social Behavior of the Steppe-Dwelling Black-Lipped Pika (*Ochotona Curzoniae*) [J]. *Acta Theriologica Sinica*, 1986(1):13-32.
- [34] DOBSON F S, SMITH A T, CAO W X. Social and Ecological Influences on Dispersal and Philopatry in the Plateau Pika (*Ochotona Curzoniae*) [J]. *Behavioral Ecology*, 1998, 9(6):622-635.
- [35] SCHWARZER G, CARPENTER J R, RÜCKER G. Meta-analysis with R. Vol. 4784 [M]. Cham: Springer, 2015.
- [36] 陈子萱, 周玉雷, 田福平, 等. 封育对玛曲高寒沙化草地生态位特征的影响[J]. *江苏农业科学*, 2012, 40(9): 303-306.
- [37] 王刚, 赵松岭, 张鹏云, 等. 关于生态位定义的探讨及生态位重叠计测公式改进的研究[J]. *生态学报*, 1984, 4(2):119-127.
- [38] 杨效文, 马继盛. 生态位有关术语的定义及计算公式评述[J]. *生态学杂志*, 1992, 11(2):46-51, 37.
- [39] WARD N I, BROOKS R R. Lead Levels in Wool as an Indication of Lead in Blood of Sheep Exposed to Automotive Emissions[J]. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 1979, 21(3):403-408.
- [40] VAN SCHAİK C P, JANSON C H. Recognizing the Many Faces of Primate Food Competition: Methods[J]. *Behaviour*, 1988, 105(1/2):165-186.
- [41] VOGEL E R, CROWLEY B E, KNOTT C D, et al. A Noninvasive Method for Estimating Nitrogen Balance in Free-Ranging Primates[J]. *International Journal of Primatology*, 2012, 33(3):567-587.
- [42] OLFF H, RITCHIE M E. Effects of Herbivores on Grassland Plant Diversity[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 1998, 13(7):261-265.
- [43] ZHU H, WANG D L, WANG L, et al. The Effects of Large Herbivore Grazing on Meadow Steppe Plant and Insect Diversity[J]. *Journal of Applied Ecology*, 2012, 49(5):1075-1083.
- [44] WANGDWEI M, STEELE B, HARRIS R B. Demographic Responses of Plateau Pikas to Vegetation Cover and Land Use in the Tibet Autonomous Region, China[J]. *Journal of Mammalogy*, 2013, 94(5): 1077-1086.
- [45] TAO H P, JIA G X, ZHANG X N, et al. Paternal Hypoxia Exposure Impairs Fertilization Process and Pre-implantation Embryo Development [J]. *Zygote*, 2022, 30(1):48-56.
- [46] BADINGQUIYING, SMITH A T, HARRIS R. Summer Habitat Use of Plateau Pikas (*Ochotona Curzoniae*) in Response to Winter Livestock Grazing in the Alpine Steppe Qinghai-Tibetan Plateau [J]. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 2018, 50(1):e1447190.
- [47] 何倩芸, 王小祎, 罗概, 等. 不同放牧模式下高原鼠兔洞口的空间分布格局变化[J]. *兽类学报*, 2021, 41(4): 431-440.
- [48] 蒋志刚, 夏武平. 高原鼠兔食物资源利用的研究[J]. *兽类学报*, 1985, 5(4):251-262.
- [49] FORMOZOV A N. Adaptive Modifications of Behavior in Mammals of the Eurasian Steppes[J]. *Journal of Mammalogy*, 1966, 47(2):208-223.
- [50] 苏建平, 刘季科. 高寒地区植食性小哺乳动物的越冬对策[J]. *兽类学报*, 2000, 20(3):186-192.
- [51] 尚玉昌. 行为生态学 [M]. 北京: 北京大学出版社, 1998.
- [52] WANGDWEI M. Effects of Vegetation Cover and Pastoral Land-use Types on the Foraging and Vigilance Behaviors of the Plateau Pika [J]. *Acta Theriologica Sinica*, 2019, 39(1):69-76.
- [53] HUNTLY N J, SMITH A T, IVINS B L. Foraging Behavior of the Pika (*Ochotona Princeps*), with Comparisons of Grazing Versus Haying [J]. *Journal of Mammalogy*, 1986, 67(1):139-148.
- [54] 张毓, 刘伟, 王学英. 高原鼠兔贮草行为初探[J]. *动物学研究*, 2005, 26(5):479-483.
- [55] BARDGETT R D, BULLOCK J M, LAVOREL S, et al. Combatting Global Grassland Degradation[J]. *Nature Reviews Earth & Environment*, 2021, 2:720-735.
- [56] AHO K, HUNTLY N, MOEN J, et al. Pikas (*Ochotona Princeps*: Lagomorpha) as Allogenic Engineers in an Alpine Ecosystem [J]. *Oecologia*, 1998, 114(3): 405-409.
- [57] 齐昊, 庞晓攀, 周俗, 等. 高原鼠兔刈割对青海湖流域高寒草甸植物种间关联的影响[J]. *草业学报*, 2022, 31(8):61-71.
- [58] 刘伟, 张毓, 王溪, 等. 高原鼠兔贮草选择及其生物学

- 意义[J].兽类学报,2009,29(2):152-159.
- [59] 张卫国,刘蓉,江小雷.风险性声讯信号对高原鼠兔行为模式的影响[J].草地学报,2010,18(1):115-120.
- [60] WANGDWEI M, FOGGIN J M. Effects of Land Use and Yak Grazing on Behavior and Body Mass of Plateau Pika in Tibetan Plateau Rangelands[J]. Grassland Science, 2022, 68(4): 343-353.
- [61] NEALE J C C, SACKS B N. Resource Utilization and Interspecific Relations of Sympatric Bobcats and Coyotes[J]. Oikos, 2001, 94(2): 236-249.
- [62] 杨晶,张倩,方青慧,等.不同放牧管理模式下高寒草甸共有优势种叶片功能性状比较[J].草原与草坪, 2021, 41(6): 15-22.
- [63] 李文,曹文侠,徐长林,等.不同休牧模式对东祁连山高寒草甸草原植被特征变化的影响[J].西北植物学报, 2014, 34(11): 2339-2345.
- [64] 李文,曹文侠,徐长林,等.不同休牧模式对高寒草甸草原土壤特征及地下生物量的影响[J].草地学报, 2015, 23(2): 271-276.
- [65] 潘璇,米玛旺堆.高原鼠兔(*Ochotona curzoniae*)行为频次与时间分配之间的相关性研究[J].西藏大学学报(自然科学版), 2016, 31(1): 35-39.
- [66] STEEN H, MYSTERUD A, AUSTRHEIM G. Sheep Grazing and Rodent Populations: Evidence of Negative Interactions from a Landscape Scale Experiment[J]. Oecologia, 2005, 143(3): 357-364.
- [67] KOTLER B P, BROWN J S, HASSON O. Factors Affecting Gerbil Foraging Behavior and Rates of Owl Predation[J]. Ecology, 1991, 72(6): 2249-2260.
- [68] 魏万红,曹伊凡,张堰铭,等.捕食风险对高原鼠兔行为的影响[J].动物学报, 2004, 50(3): 319-325.
- [69] 边疆晖,景增春,刘季科.相关风险因子对高原鼠兔摄食行为的影响[J].兽类学报, 2001(3): 187-194.
- [70] 闫家文.高原鼠兔种群密度及领域行为对牦牛放牧的响应[D].兰州:兰州大学, 2022.
- [71] 石高宇.植被性状对高原鼠兔行为模式的影响[D].兰州:兰州大学, 2019.
- [72] 司雨凡,李辉,李子好,等.草甸草原关键物种功能性状对长期放牧和停牧恢复的响应[J].中国农业科学, 2023, 56(18): 3693-3708.
- [73] WILLIAM J. SUTHERLAND, ED. Ecological census techniques: a handbook[M]. New York: Cambridge university press, 2006.
- [74] 王金龙,魏万红,张堰铭,等.不同种群密度下高原鼠兔的行为模式[J].动物学报, 2005(4): 598-607.
- [75] 陈千权,曲家鹏,张堰铭.高原鼠兔繁殖期攻击行为的动态格局[J].兽类学报, 2013, 33(1): 63-67.
- [76] 李心诚.三江源区高寒草甸家畜放牧方式对高原鼠兔及节肢动物的影响机制[D].长春:东北师范大学, 2019.
- [77] 刘伟,王溪,周立,等.高原鼠兔对小嵩草草甸的破坏及其防治[J].兽类学报, 2003, 23(3): 214-219.
- [78] DICKMAN C R. Rodent-ecosystem relationships: a review[G]. SINGLETON G R, HINDS L A, LEIRS H, et al. Ecologically-based management of rodent pests. Canberra: ACIAR, 1999: 113-133.
- [79] 叶宏帅,米玛旺堆.高原鼠兔与其他物种间交互作用的研究进展[J].湖南生态科学学报, 2023, 10(1): 113-119.
- [80] 张晓爱.高寒草甸十种雀形目鸟类繁殖生物学的研究[J].动物学报, 1982, 28(2): 190-199.
- [81] 米玛旺堆,欧珠朗杰,次仁.高原鼠兔与多种小型雪雀的相关性初探[J].西藏大学学报(自然科学版), 2008, 23(1): 1-2.
- [82] 郑巧燕,唐忠民,卫万荣.草原啮齿类动物生态作用及生存威胁[J].草业科学, 2019, 36(11): 2962-2970.
- [83] 韩慧.藏中部高原鼠兔(*Ochotona curzoniae*)洞穴数量和环境因子与土壤动物多样性之间的相关性研究[D].拉萨:西藏大学, 2021.
- [84] 李积兰,卡着才让,李希来.高原鼠兔干扰对退化草地植物经济类群和土壤理化性质的影响[J].青海畜牧兽医杂志, 2022, 52(2): 18-24.
- [85] HARRIS R B. Rangeland Degradation on the Qinghai-Tibetan Plateau: a Review of the Evidence of Its Magnitude and Causes[J]. Journal of Arid Environments, 2010, 74(1): 1-12.