

41-52

⑧

兽类学报1995, 15 (1): 41—52

*Acta Theriologica Sinica*

S865.191

S443.9

# 小型啮齿动物种群系统调节复合因子理论的野外实验研究\*：食物可利用性和捕食对根田鼠种群空间行为的作用模式及其对种群调节的探讨

聂海燕\*\* 刘季科<sup>✓</sup> 苏建平

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁, 810001)

## 摘 要

本研究在野外围栏条件下, 采用析因实验设计, 测定食物可利用性和捕食对根田鼠 (*Microtus oeconomus*) 种群空间行为的作用模式。检验的特定假设为, 高质量食物较大的可利用性能降低田鼠的攻击行为和活动; 捕食能减少田鼠的活动。

研究结果表明, 食物可利用性能间接地和直接地影响根田鼠的空间行为。附加食物种群具有较高的密度和较小的巢区, 且在诱捕期间具有较少的长距离活动和较低的攻击水平。捕食者的存在不直接影响攻击行为, 但能影响诱捕期间的长距离活动, 此为根田鼠对捕食者存在作出的直接反应。在阐明田鼠种群动态时, 应仔细考虑上述因子相互作用的效应。

**关键词** 小型啮齿动物; 种群系统; 复合因子理论; 食物可利用性; 捕食; 根田鼠; 空间行为

在啮齿动物种群动态的研究中, 社会行为是种群内部因子调节机制 (Lidicker, 1962, 1975; Chitty, 1967; Christian, 1978; Krebs, 1978) 的驱动力。行为假设 (Chitty, 1976; Krebs, 1978) 认为, 在高密度种群中, 个体间相互作用的递增能导致更多的斗殴行为 (Agonistic behavior), 同时引起攻击性弱的个体扩散。印地安那地区的 *Microtus ochrogaster* 和 *M. pennsylvanicus* 的斗殴行为与种群密度之间存在正相关关系 (Krebs, 1970), 然而, 并非所有的研究结果都能说明这种关系。King (1973), Turner 等 (1973) 以及 Hofmann 等 (1982) 均发现上述两个种群的斗殴行为与种群密度不一致的关系。

种群外部因子对行为的效应是产生上述研究结果不一致的原因。如食物可利用性和捕食对田鼠种群密度的效应一样 (Cole 等, 1978; Erlinger 等, 1983; Erlinger, 1987; Desy 等, 1989), 一些外界因子都能对行为产生作用。因此, 行为与种群密度的关系可能随研

\* 国家自然科学基金、中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站基金资助项目

\*\* 现在中国科学院动物研究所

承厦武平教授、王祖望教授、孙儒泳教授, 以及美国 Illinois 大学 G. O. Batzli 教授给予热情鼓励和支持; 刘伟、王溪和魏英才同志协助部分野外工作, 谨此一并致谢

本文于1994年11月7日收到, 1994年12月30日收到修改稿

究时期其它因子的强度而变化。Hilborn 等 (1982) 指出, 若对这些外部因子不加以适当的控制和监测, 测定行为对田鼠种群动态影响的试验设计将会导致错误的结论。

Watson 等 (1970) 提出食物和行为共同影响种群密度的格局。食物可利用性的变化能直接改变田鼠的行为, 进而对种群产生影响。在食物丰富的条件下, 田鼠以短距离的觅食即可获得所需要的营养和能量。相应地, 较少的活动能减少与邻近个体的接触, 降低其攻击水平, 增加对较高密度的忍耐力 (Tolerance)。此外, 食物和行为可独立地对种群起作用。高质量食物能提高田鼠的繁殖力, 从而使密度增高。在行为上作为对种群密度的反应, 动物数量的增加可导致扩散。

食物与行为关系的研究, 仅限于实验室动物。低质量食物能提高攻击行为的水平。实验鼠在哺乳期对营养不良特别敏感 (Watson 等, 1974; Smart, 1981)。即使在断乳后, 维持高质量食物, 发育早期的营养不良, 无论在生理、形态、行为甚至动物的全部生命过程中都会产生作用 (Levitsky 等, 1972; Watson 等, 1974; Randt 等, 1975; Smart 等, 1977; Smart, 1981)。

田鼠亚科啮齿动物自然种群的研究表明, 食物可利用性能影响田鼠的活动模式, 但对斗殴行为的作用则不确定。Taitt 等 (1981), 以及 Taitt (1981) 报道, 在附加食物场所, *M. townsendii* 有较小巢区。Ostfeld (1986) 和 Ims (1987) 发现, 在附加食物场所, *M. californicus* 和 *Clethrionomys rufocanus* 的雌体有所增加。Hofmann 等 (1982) 发现, 即使具有附加食物的 *M. ochrogaster* 种群密度为其无附加食物种群密度的两倍, 两个种群雄体的攻击性仍无差异。Ims (1987) 报道, 具有摄食站的雌性 *C. rufocanus* 在其领域中对陌生者表现出频繁的进攻性行为 (Offensive behaviour)。

捕食对田鼠空间行为的作用尚无专门研究。仅 Peterson 等 (1975) 报道, 在有鸟类捕食者活动时, 旅鼠 (*Lemmus*) 的活动比无鸟类捕食者存在时要少, 由此提出, 捕食者存在时啮齿动物有较少的活动和较小的巢区。

食物和捕食交互作用对啮齿动物行为影响的研究更少, 仅 Desy 等 (1990) 在野外围栏条件下, 测定了食物和捕食对 *M. ochrogaster* 种群空间行为的效应。

本项研究旨在野外条件下, 测定食物和捕食对根田鼠 (*Microtus oeconomus*) 空间行为的作用。为此, 采用围栏构成封闭种群, 以两个重复的  $2 \times 2$  析因实验设计, 处理食物和捕食两个因子, 目的在于检验下述特定假设: (1) 高质量食物可利用性能降低田鼠的攻击行为和活动; (2) 捕食能减少田鼠的活动。

## 材料与方法

本项研究于1990年4—10月, 在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站地区进行。有关样地的自然概况、植被和土壤结构 (夏武平, 1982), 实验围栏设计与构造, 实验动物与种群密度估计, 鸟类和兽类捕食者的观测与数量估计等均已报道 (刘季科等, 1994), 不再赘述。

### 1. 攻击行为测定

啮齿动物发育早期的食物质量能显著地影响成年时期的攻击行为 (Smart, 1981), 在本项测定中, 种群建立者幼年时期于实验室已得到相同质量的食物, 且从未进行过行为学测定。因之, 供行为测定的动物是围栏内出生的个体, 并在建立者放入围栏6周后, 围

栏内种群达到一定数量的时期进行行为测定,以便选择更多的观测个体。为避免妊娠和泌乳对雌体行为的影响,在本项测定中,所使用的一双冲击者(Dyadic encounters)皆为成年雄体。

在野外条件下,很难对小型哺乳类的个体攻击水平作出准确的测定(Taitt等,1985),我们的行为测定在围栏附近的行为学实验室中进行。供行为测定的装置为 $50 \times 26 \times 30\text{cm}$ 的玻璃缸,其中心部位有一活动隔板。观测前,在缸的底部铺设大约1cm厚的碎木屑和少量的碎玉米作为动物的床垫。玻璃缸置于实验室的暗房内。为便于观测,在玻璃缸上方约1m处悬置1支40W荧光灯。观测者通过距玻璃缸50cm远的绿色布帘上的小孔记录攻击行为。

在同一处理中的一个诱捕期内,对每只个体的观测不超过两次,且每次为不同的冲突者。每只个体相继观测的间隔时间为30分钟。在提起活动隔板正式观测和记录行为之前给以3分钟的调整时间使根田鼠探测巢室,然后,提起活动隔板,观测10分钟。每次观测结束后,将根田鼠放入养鼠笼内,并供给充足的碎玉米和饮水。1—2小时内,带回捕获地点进行巢区测定。每天观测后,用肥皂水清洗玻璃缸,以除去玻璃缸内聚集的气味。

观测时,参照Hofmann等(1982)对斗殴行为的分类标准,在标准记录纸上记录如下行为:(1)恐吓(Threat):抬起前足的个体向另一个体伸头,抖动其前足,呲牙,发出尖叫声;(2)直立(Upright):后腿站直,躯体伸长,在相互直立中,两个体的面部非常靠近;(3)冲击(Lunge):一个体向另一个体伸头,双脚离地跳跃,冲击,争斗双方发生撕咬;(4)拳击(Boxing):直立者以其前腿打击另一个体的头部和肩部;(5)争斗(Wrestle):该行为常迅速地发生,难以区分搏斗的发动者;(6)追逐(Chase):一个体追击另一个体,猛烈地越过另一个体的臀部;(7)退却(Retreat):一个体逃离正在靠近或攻击的个体;(8)靠近(Approach):一个体移动至距另一个体5cm以内。观测中,当一个体在另一个体靠近的距离内,斗殴行为1—7频繁地发生,其中恐吓,冲击及追逐则是主动的非防卫性反应,具有最鲜明的攻击性。因此,在一双冲突者的遭遇战中,每一个体的相对攻击水平为其恐吓,冲击和追逐次数的总和,并定义为攻击计数(Aggression counts)。

## 2. 巢区测定

应用荧光粉反射追踪(Ultraviolet reflective pigment tracking)法(Lemen等,1985)测定不同处理根田鼠的巢区。追踪期间使用的紫外线反射色料(上海荧光灯具厂)为红色、橙色和黄绿色。在夜间利用紫外灯照射时能清晰地观察到附着的位置。

在完成斗殴行为的观察后,将根田鼠放入装有少许荧光粉的塑料袋中,轻轻摇动使之粘着色料,并在捕获地点释放,夜间从释放地点开始,利用紫外灯(上海荧光灯具厂)沿着动物的活动轨迹追踪,同时,每隔1—2m作一标记,次日按照诱捕网格将每只根田鼠的轨迹绘在计算纸上。追踪期间,对不同个体使用不同颜色的荧光粉。

采用Jennerich等(1969)的最小凸角多边形(Minimum convex polygon)法估计每一个体的巢区。这种方法可估计包含巢区所有位置的最小凸角多边形,测定中将凸角多边形绘于标准绘图纸上,并编号,剪裁,称重(精确到0.1mg)。通过与代表 $100\text{m}^2$ 标准绘图纸平均重量( $276.90 \pm 2.06\text{mg}$ ,  $n=10$ )比较,参照Liu等(1988)有关多边形面积算法,按下列公式计算巢区面积。

$$\text{巢区面积} = \frac{\text{多边形重量 (mg)}}{276.90 \text{ (mg/100m}^2\text{)}} \times 100$$

### 3. 扩散率测定

扩散者被定义为在扩散沟外的去除面积上连续捕获两次以上的个体 (Desy 等, 1989)。以扩散个体占种群的比例作为每个诱捕期内不同处理种群的扩散率 (Dispersal rate) (Myers 等, 1971)。

### 4. 统计分析

为测定巢区大小与种群密度的关系, 计算了各处理巢区与密度的线性相关, 并应用协方差分析 (Analysis of covariance, ANCOVA) 从捕食和食物对巢区的直接效应中分离出密度改变对巢区的间接作用。由于协变量 (密度) 受处理 (食物和捕食) 的影响, 且方差是非齐性的, 因之, 这些参数的 ANCOVA 能阐明各处理效应的性质。同理, 为分离各种处理以及体重和巢区对攻击水平的作用, 采用 ANCOVA 方法处理平均攻击计数的资料。

## 结 果

### 1. 种群密度

在5—20周诱捕期内, 各种处理根田鼠种群的平均最小存活数很不一致, 其变动趋势为, +F, -P 种群最高, -F, +P 种群最低, +F, +P 种群及 -F, -P 种群居中 (表1)。双因素 ANOVA 的结果表明, 附加食物 ( $F=41.51$ ,  $df=1, 60$ ,  $P \approx 0.0000 < 0.0001$ ) 和预防捕食者分别对种群密度 ( $F=28.442$ ,  $df=1, 60$ ,  $P \approx 0.0000 < 0.0001$ ) 存在极显著影响, 而且食物处理 ( $MS=2730.06$ ) 对种群密度的作用大于捕食处理 ( $MS=1870.56$ )。由于食物和捕食的交互作用对种群密度的影响尚未达到显著水平 ( $F=3.197$ ,  $df=1, 60$ ,  $P=0.078 > 0.05$ ), 因此, 二者对种群密度的作用是累加的。

表1 5—20周不同处理根田鼠的平均最少存活数 ( $\pm 1SE$ )

Table 1 Mean minimum number of root voles alive ( $\pm 1SE$ ) under different treatments during 5—20WK

	处 理 · Treatments			
	+F, -P	+F, +P,	-F, -P	-F, +P
平均最少存活数 (只/0.3ha)				
Mean minimum number	38.75 $\pm$ 2.67	31.56 $\pm$ 1.88	29.31 $\pm$ 2.13	14.88 $\pm$ 1.10
alive (voles/0.3ha)				

- \* +F, -P: 有附加食物, 无捕食者; Food-supplemented, no predators.
- +F, +P: 有附加食物, 有捕食者; Food-supplemented, predators.
- F, -P: 无附加食物, 无捕食者; No food-supplemented, no predators.
- F, +P: 无附加食物, 有捕食者; No food-supplemented, predators, CK.

### 2. 巢区与种群密度的关系及其对食物和捕食的反应

在4种处理条件下, 根田鼠成年雄体巢区的平均值虽大于成年雌体, 但经显著性检验, 二者的差异不显著 ( $t=1.87$ ,  $df=151$ ,  $P>0.05$ ), 因此, 对同一处理雌、雄巢区的数据合并进行分析。总括4种处理, 根田鼠种群的巢区与其种群密度存在极显著的负相关关系 ( $r=-0.880$ ,  $df=43$ ,  $P<0.01$ )。不同处理根田鼠种群的巢区与其种群密度亦呈显著的负相关。

如图1所示, 在附加食物种群 (+F, +P 及 +F, -P) 中, 巢区对密度的回归线高度和斜率明显低于无附加食物种群 (-F, +P 及 -F, -P), 说明可能存在食物对巢区

大小的独立作用；而预防捕食者种群（+F，-P 及 -F，-P）两条回归线的高度和斜率则不相似，亦即在研究地区，捕食对根田鼠巢区可能不产生直接的影响。

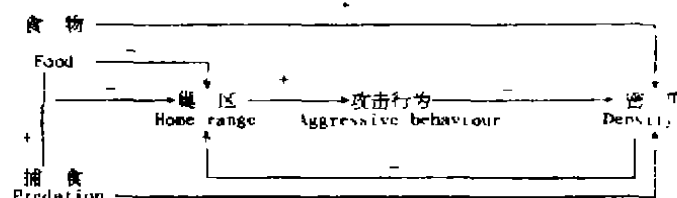


图1 4种处理根田鼠种群巢区与密度关系的散点图及回归线，处理符号定义见表1，回归方程分别为：

$$+F, +P \text{ 种群, } y = 163.41 - 0.65x, n = 14, R^2 = 0.906$$

$$+F, -P \text{ 种群, } y = 87.53 - 0.13x, n = 13, R^2 = 0.329$$

$$-F, -P \text{ 种群, } y = 214.62 - 0.85x, n = 12, R^2 = 0.672$$

$$-F, +P \text{ 种群, } y = 301.33 - 1.91x, n = 6, R^2 = 0.717$$

Fig. 1 Scattergrams and regression lines for the home range size of root voles in relation to the density in four treatments. Treatment codes are defined in table 1. Regression equation for each treatment is respectively,

$$+F, +P, y = 163.41 - 0.65x, n = 14, R^2 = 0.906$$

$$+F, -P, y = 87.53 - 0.13x, n = 13, R^2 = 0.329$$

$$-F, -P, y = 214.62 - 0.85x, n = 12, R^2 = 0.672$$

$$-F, +P, y = 301.33 - 1.91x, n = 6, R^2 = 0.717$$

以密度为协变量的 ANCOVA 结果（表 2）说明，密度对巢区有极显著的作用（ $P \approx$

表 2 不同处理对根田鼠巢区的作用——以种群密度为协变量的巢区协方差分析

Table 2 The effects of different treatments on home range size—an ANCOVA for home range size, where the density is a covariate

方差来源 Source of variance	SS	d. f.	MS	F	P
协变量（密度） Covariate (Density)	277.95	1	277.95	41.69	<0.0001
主效应 Main effects					
A 食物 Food	56.40	1	56.40	8.46	0.0059
B 捕食者 Predator	11.99	1	11.99	1.80	0.1873
交互作用 Interaction					
A × B	51.62	1	51.62	7.74	0.0082
残差 Residual	266.70	40	6.67		
合计 Total	1513.93	44			

0.000 0 < 0.000 1)；食物对巢区亦有极显著的独立作用（ $P = 0.005 9 < 0.01$ ）；而捕食者对巢区的独立作用则不显著（ $P = 0.187 3 > 0.10$ ）；但捕食和食物的交互作用对巢区的影响却极显著（ $P = 0.008 2 < 0.01$ ）。

进一步分析发现, +F, -P 与 +F, +P 种群的平均巢区分别明显地低于 -F, -P 种群 ( $t=2.90$ ,  $df=23$ ,  $P<0.01$ ) 和 -F, +P 种群 ( $t=7.30$ ,  $df=18$ ,  $P<0.001$ ), 亦即提供附加食物可以显著地降低种群的平均巢区。而捕食者存在对巢区的作用则与食物的影响交织在一起, 表现为 +F, +P 种群的平均巢区小于 +F, -P 种群; -F, +P 种群大于 -F, -P 种群。

综上所述, 附加食物和预防捕食者能使根田鼠种群密度增高, 而巢区则随其密度的增高而变小, 此为食物和捕食通过密度对巢区的间接作用。在测定食物对巢区的直接作用时, 必须排除其对巢区的间接影响。ANCOVA 的结果进一步揭示出, 密度能显著地作用于巢区, 食物对巢区有独立的作用; 而捕食对巢区虽无独立作用, 但可能亦受密度的影响, 并与食物的交互作用有关。

### 3. 攻击行为与种群密度的关系

4种处理根田鼠种群的攻击水平与其种群密度之间存在一定的关系。各处理根田鼠种群的攻击计数与其对应的种群密度的 Spearman 秩相关分析说明, 除 +F, -P 种群二者的负相关显著 ( $r=-0.5322$ ,  $n=18$ ,  $p=0.0282$ ) 外, 其它3种处理二者的相关均不显著 (+F, +P 种群,  $r=-0.329$ ,  $n=20$ ,  $P=0.1512$ ; -F, -P 种群,  $r=-0.1826$ ,  $n=9$ ,  $P=0.6056$ ; -F, +P 种群,  $r=-0.1118$ ,  $n=5$ ,  $P=0.8231$ )。

### 4. 食物、捕食、体重以及巢区对攻击行为的作用

不同处理条件下, 雄性根田鼠的攻击水平具有明显的差异 (图2)。附加食物种群的平均攻击计数 (18, 14) 低于无附加食物种群 (43, 38)。而捕食者的存在对根田鼠种群攻击行为的作用则不一致。在附加食物条件下, 预防捕食者处理种群的平均攻击计数 (18) 高于有捕食者处理种群 (14); 在无附加食物条件下, 则相反, 亦即预防捕食者处理种群的平均攻击计数 (38) 略低于有捕食者处理种群 (43)。

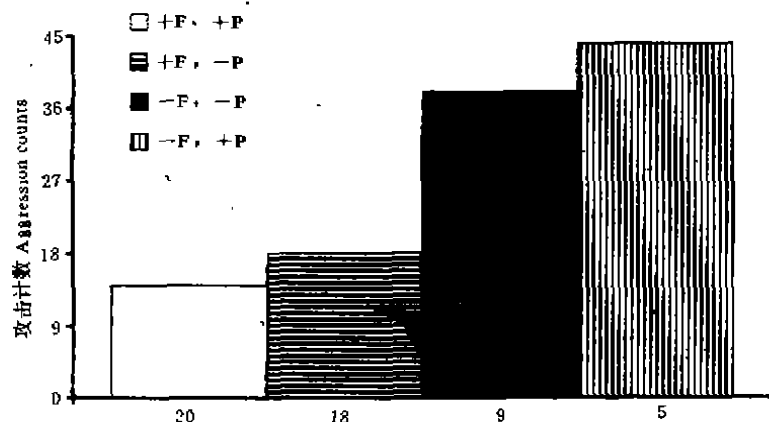


图2 5—20周4种处理雄性根田鼠的攻击水平

柱状图下方的数字为测定的一双冲突样本数, 处理符号定义见表1。

Fig. 2 Aggression levels for male root voles under four treatments during 5—20wk, numbers given under bars are sample size tested of dyadic counts, treatment codes are defined in table 1.

为进一步揭示种群内外因子与攻击水平的关系, 一方面计算了巢区与攻击计数间的相关性, 结果表明, 二者有极显著的线性正相关 ( $P<0.01$ ), 即根田鼠攻击行为的水平随巢区的增大而升高; 另一方面, 采用以巢区为协变量, 同时考虑特大体重 ( $>35$ 克) 效应的 ANCOVA 技术分离各种内外因子对平均攻击水平的作用, 结果 (表3) 说明, 影响

攻击行为的主要直接因子是巢区( $P=0.0009$ ),特大体重亦有一定的独立作用( $P=0.0958$ ),而食物和捕食对攻击水平均无直接影响( $P>0.10$ ),它们只能通过对巢区的作用而间接地影响到攻击行为。

表3 雄性根田鼠平均攻击计数的协方差分析  
Table 3 An ANCOVA for mean aggression counts of male's root voles

方差来源 Source of variance	SS	d. f.	MS	F	P
协变量(巢区) Covariate (Home range)	1531.72	1	1531.72	16.41	0.0009
主效应 Main effects					
A 食物 Food	80.41	1	80.41	0.86	0.3769
B 捕食者 Predator	226.62	1	226.62	2.43	0.1388
C 体重 Body mass	292.38	1	292.38	3.13	0.0958
交互作用 Interaction					
A×B	113.37	1	113.37	1.21	0.2868
A×C	177.96	1	177.96	1.91	0.1864
B×C	0.54	1	0.54	0.01	0.9412
残差 Residual	1493.67	16	93.35		
合计 Total	10631.63	23			

## 5. 活动距离

由于以置笼站测定的活动距离为不连续变量,因此,以长距离活动(Long movement, LM)和短距离活动(Short movement, SM)的频次分析根田鼠种群的活动模式。作以下定义:(1)诱捕期内( $\leq 2$ 天)的SM为,活动范围不超过相邻置笼站的距离( $\leq 8.6\text{m}$ ),即在 $5\times 7\text{m}$ 长方形对角线范围活动;反之,则为LM( $\geq 8.6\text{m}$ )。(2)诱捕期之间( $\leq 14$ 天)的SM定义为,活动范围不大于两个置笼站的距离( $\leq 17.2\text{m}$ ),即在 $10\times 14\text{m}$ 的长方形对角线范围活动;反之,则为LM( $\geq 17.2\text{m}$ )。

诱捕期内,成年根田鼠的活动均与性别无关。 $\chi^2$ 齐性检验结果为: +F, -P 种群,  $\chi^2=1.074$ ,  $P>0.30$ ; +F, +P 种群,  $\chi^2=0.148$ ,  $P>0.70$ ; -F, -P 种群,  $\chi^2=0.555$ ,  $P>0.30$ ; -F, +P 种群,  $\chi^2=0.178$ ,  $P>0.50$ 。因此,将各处理内的雄、雌成体测定的数据合并。不同处理诱捕期内的SM频次与LM频次无显著差异( $\chi^2=3.18$ ,  $df=3$ ,  $P>0.25$ ) (表4)。

表4 不同处理根田鼠种群长距离活动(LM)和短距离活动(SM)的比例·处理符号定义见表1  
Table 4 Proportion of long movements (LM) and short movements (SM) of root voles under different treatments. \* Treatment codes are defined in table 1

处 理 Treatments	诱捕期内 Within trapping session		诱捕期间 Between trapping session	
	LM	SM	LM	SM
+F, -P	0.27 (21)	0.36 (23)	0.45 (70)	0.19 (29)
+F, +P	0.37 (28)	0.23 (15)	0.26 (40)	0.50 (74)
-F, -P	0.20 (15)	0.23 (15)	0.23 (35)	0.10 (15)
-F, +P	0.16 (12)	0.18 (12)	0.06 (9)	0.21 (31)
$\chi^2$	3.18		46.79	

\* 括号内数字为观测频次 Numbers in parentheses are observed frequencies

诱捕期之间,不同处理成年雄体与雌体的活动亦无显著差异。同样可将同一处理的雄

体与雌体数据合并。诱捕期之间不同处理的 SM 频次和 LM 频次之间存在极显著的差异 ( $\chi^2=46.79$ ,  $df=3$ ,  $P<0.001$ ) (表4)。

## 6. 扩散

研究时期从未发现逃出围栏的标志个体, 在扩散沟以外的去除面积上捕获的扩散个体亦较少。其扩散率的范围为0—0.09。但不同处理扩散率的变化较大。其扩散的趋势与种群密度的变化相似, 以+F, -P 处理种群的扩散率 (9.7%,  $n=29$ ) 最高, -F, +P 种群 (3.05%,  $n=4$ ) 最低, +F, +P (9.7%,  $n=23$ ) 及 -F, +P (4.47%,  $n=14$ ) 种群居中。但不同处理的扩散个体数与种群密度间的相关不显著 ( $P>0.05$ )。

扩散个体数的 ANOVA 说明, 附加食物对扩散的作用极显著 ( $F=35.89$ ,  $P<0.01$ ), 捕食对扩散的独立作用不显著 ( $F=2.24$ ,  $P>0.10$ ), 但食物和捕食的交互作用则能强烈地影响扩散个体的数量 ( $F=161.83$ ,  $P<0.01$ )。

根田鼠扩散个体具有较低的攻击水平, 且较留居个体更为驯顺。当扩散者与留居者遭遇时, 扩散者常处于惊恐状态中, 并立即回避格斗, 逃离争斗场所。当两只扩散个体相遇时, 很少相互攻击。从全部实验结果来看, 由于根田鼠扩散率较低且变动较大, 食物和捕食对扩散的作用在其种群调节中并不重要。

## 讨 论

本文结果与我们的假设基本一致。附加食物能降低根田鼠种群的攻击和活动。攻击水平与食物可利用性的关系较之与种群密度的关系更为密切。与无附加食物种群比较, 附加食物种群的密度较高 (表1), 但攻击水平却较低; 当高质量食物被大量利用时, 攻击水平的降低反映了种群具有良好的营养条件, 以及个体间的竞争在降低。然而, 营养对实验鼠类行为的效应, 证明营养对行为具有直接作用 (Levitsky 等, 1972; Whatson 等, 1974; Smart 等, 1977; Smart, 1981)。

根田鼠在诱捕期内和诱捕期间的活动不是简单地随密度的变化而改变。诱捕期内的活动与各种处理无关, 而诱捕期间活动的变化是对食物的反应, 亦即在补充食物时, 才出现长距离活动, 说明食物对短期的局部活动无直接作用, 但能影响较长时间的活动 (巢区转移), 这反映根田鼠随地点具有较大的重限度 (Fidelity), 当补充高质量食物时, 才改变巢区。Cranford (1977) 在林鼠 (*Neotoma*) 巢区的研究中, 亦证明巢区的时间变化是补充高质量食物引起的结果。

通常, 小哺乳类的巢区大小随种群密度的升高而减小 (Forsyth 等, 1973; Maza 等, 1973; Abransky 等, 1980)。然而, Bondrup-Nielsen (1986) 发现, 性成熟的雄性 *Clethrionomys* 并非如此, 并提出具有较小巢区的未成年个体数量的递增是种群在高密度时平均巢区减小的原因 (Bondrup-Nielsen 等, 1985)。食物可利用性的增加亦是巢区减小的原因 (Bondrup-Nielsen, 1985), 附加食物的田鼠以及其它小哺乳类种群在诱捕期间活动的减少 (Taitt, 1981), 显示了附加食物对巢区的直接作用。我们用荧光粉追踪的研究结果亦证明, 种群密度和附加食物对根田鼠巢区都有显著的作用。

捕食对小哺乳动物活动模式的作用很少研究, 仅 Carl (1971) 和 Batzli 等 (1981) 曾观察到在人类或捕食者接近时, 动物总是终止其正常活动或匆匆进入洞穴。我们收集的不同处理的根田鼠种群的巢区未显示出捕食对巢区的显著影响。



虽然 Brown 等 (1988) 发现, 当猫头鹰存在时更格卢鼠科 (Heteromyidae) 啮齿动物的觅食活动减少, 但至今我们还未发现有关捕食者直接影响田鼠活动模式的研究, 仅有几项研究间接地证明捕食对小哺乳动物活动的作用。Fulk (1974) 报道, 田鼠回避鼯鼠活动的地方, 这些地域是田鼠幼体潜在捕食者存在的地方。Kaufman (1974) 发现, 谷仓猫头鹰捕获猎物的效率部分地决定于猎物的行为, 越活动的鼠越能引起捕食者的注意, 从而更易被捕食。Anderson (1986) 提出, 小哺乳类在有覆盖时觅食活动增加。覆盖物大约降低了被捕食的危险, 或者是光线减弱, 从而使鼠类不会引起捕食者注目之故 (Kaufman 等, 1982; Kotler, 1984; Brown 等, 1988)。在本项研究中, 无捕食者围栏的种群有较高比例的长距离活动, 则是由于悬挂在围栏上的鱼网预防捕食者的效应。

扩散率虽与种群密度无显著的正相关关系, 但在攻击行为的观测中, 发现扩散个体都显示出极弱的攻击水平, 可见扩散是个体对种群攻击水平的反应。

在附加高质量食物的良好营养条件下, 种群通过提高繁殖力和存活促使密度增高 (另文报道)。在密度增高的同时, 种群的个体在行为上亦有相应的适应特征, 即巢区变小; 且附加食物种群的攻击水平降低, 较小的巢区以及较低的攻击水平使种群能容忍较高的密度。捕食者存在时活动减少, 可限制其获得食物的机会, 能降低种群的存活率, 从而影响种群密度。

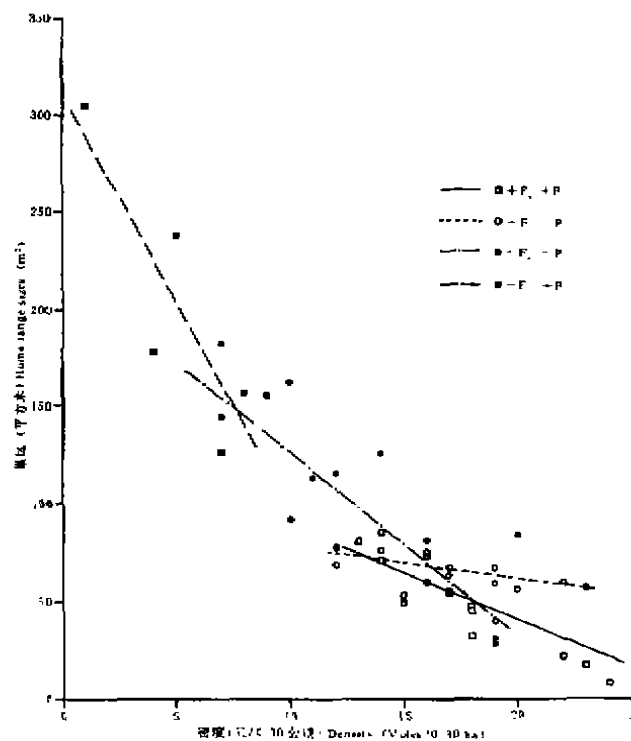


图3 根田鼠种群系统调节中各种因子的关系

Fig. 3 Factor's relationship in the population system regulation of root voles

总之, 本文的研究结果提供了在野外条件下, 食物可利用性和捕食对根田鼠空间行为作为作用的充分证据, 同时, 这些作用都涉及到密度调节, 结合我们以前获得的结果 (刘季科等, 1994), 可将根田鼠种群调节过程中各种因子相互作用的关系总结如图3。虽然, 目前阐明种群调节的理论众多 (Taitt 等, 1985), 但本项实验不仅证实了外部因子 (食物和捕食) 还验证了内部因子 (巢区、体重和攻击水平) 对种群的调节作用。因此我们认为, 营养、捕食与空间行为及其交互作用共同影响小型啮齿动物的种群动态。

## 参 考 文 献

- 刘季科, 苏建平, 刘伟, 王溪, 聂海燕, 李玉敏. 1994. 小型啮齿动物种群系统调节复合因子理论的野外实验研究: 食物可利用性和捕食对根田鼠种群动态作用的分析. 兽类学报, 14 (2): 117—129.
- 夏武平. 1982. 高寒草甸生态系统. 甘肃人民出版社, 34—43.
- Abramsky Z, Tracy C R. 1980. Relation between home range size and regulation of population size in *Microtus ochrogaster*. *Oikos*, 34: 347—355.
- Anderson P K. 1986. Foraging range in mice and voles: the role of risk. *Can J Zool*, 64: 2645—2653.
- Batzli G O, White R G, Bunnell F L. 1981. Herbivory: a strategy of tundra consumers. In: Bliss L C, Heal O W, Moore J J, editors. *Tundra ecosystem, a comparative analysis*. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 359—375.
- Bondrup-Nielsen S. 1985. An evolution of the effects of space use and habitat patterns on dispersal in small mammals. *Ann Zool Fennici*, 22: 373—383.
- Bondrup-Nielsen S. 1986. Analysis of spacing behaviour of females from a study of *Clethrionomys gapperi*. *Ann Zool Fennici*, 23: 261—267.
- Bondrup-Nielsen S, Karlsson F. 1985. Movements and spatial patterns in population of *Clethrionomys* species: a review. *Ann Zool Fennici*, 22: 385—392.
- Brown J S, Kotler B P, Smith R J, Wirtz W O. 1988. The effects of owl predation on the foraging behaviour of heteromyid rodents. *Oecologia (Berl)*, 76: 408—415.
- Carl E A. 1971. Population control in arctic ground squirrels. *Ecology*, 52: 395—413.
- Chitty D. 1967. The natural selection of self-regulatory behaviour in animal populations. *Proc Ecol Soc Australia*, 2: 51—78.
- Christian J J. 1978. Neurobehavioural endocrine regulation of small populations. In: Synder D P, editor. *Populations of small mammals under natural conditions*, Pymantuning Laboratory of Ecology Volume 5, University of Pittsburgh, U. S. A. 143—158.
- Cochran W G. 1957. Analysis of covariance: its nature and use. *Biometrics* 13: 261—281.
- Cole F R, Batzli G O. 1978. Influence of supplemental feeding on a vole population. *J Mamm*, 59: 809—819.
- Cramford J A. 1977. Home range and habitat utilization by *Neotoma fuscipes* as determined by radiotelemetry. *J Mamm*, 58: 165—172.
- Desy E A, Batzli G O. 1989. Effect of food availability and predation on prairie vole demography: an field experiment. *Ecology*, 70 (2): 411—421.
- Desy E A, Batzli G O, Liu J. 1990. Effects of food and predation on behaviour of prairie vole: a field experiment. *Oikos*, 58: 159—168.
- Erlinge S. 1987. Predation and noncyclicality in a microtine population in Southern Sweden. *Oikos*, 50: 347—352.
- Erlinge S, Goransson G, Hansson L, Hogstedt G, Liberg O, Nilson I, Von Schantz T, Sylven M. 1983. Predation as a regulation factor on small rodent population in southern Sweden. *Oikos*, 40: 36—52.
- Forsyth D T, Smith D A. 1973. Temporal variability in home ranges of eastern chipmunks (*Tamias striatus*) in a South-eastern Ontario wood lot. *Amer Midl Nat*, 90: 107—117.
- Fulk G W. 1972. The effect of shrews on the space utilization of voles. *J Mamm*, 53: 461—478.
- Hilborn R, Stearns S C. 1982. On inference in ecology and evolutionary biology: the problem of multiple causes. *Acta*

- Biotheoretica*, 31: 145—164.
- Hofmann J E, Getz L L, Klatt B J. 1982. Levels of male aggressiveness in fluctuating populations of *Microtus ochrogaster* and *M. pennsylvanicus*. *Can J Zool*, 60: 898—912.
- Ims R A. 1987. Responses in spatial organization and behaviour to manipulation of the food resource in the vole *Clethrionomys rufocanus*. *J Anim Ecol*, 56: 585—596.
- Jennrich R L, Turner F B. 1969. Measurement of noncircular home range. *J Theor Biol*, 22: 227—237.
- Kaufman D W. 1974. Differential predation on active and inactive prey by owls. *Auk*, 91: 172—173.
- Kaufman D W, Kaufman G A. 1982. Effects of moonlight on activity and microhabitat use by Ord's kangaroo rat (*Dipodomys ordii*). *J Mamm*, 63: 309—312.
- King J A. 1973. The ecology of aggressive behaviour. *Ann Rev Ecol Syst*, 4: 117—138.
- Kotler B P. 1984. Harvesting rates and predatory risk in desert rodents: a comparison of two communities on different continents. *J Mamm*, 65: 91—96.
- Krebs C J. 1970. *Microtus* Population biology: behavioural changes associated with the population cycle in *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus*. *Ecology*, 51: 34—52.
- Krebs C J. 1978. A review of the Chitty hypothesis of population regulation. *Can J Zool*, 56: 2463—2480.
- Lemen C A, Freeman P W. 1985. Tracking of mammals with fluorescent pigments: a new technique. *J Mamm*, 66: 134—136.
- Levitsky D A, Barnes R H. 1972. Nutritional and environmental interactions in the behavioural development of rat: long-term effects. *Science*, 176: 68—71.
- Lidicker W Z Jr. 1962. Emigration as possible mechanism permitting the regulation of population density below carrying capacity. *Amer Nat*, 96: 29—33.
- Lidicker W Z Jr. 1975. The role of dispersal in the demography of small mammals. In: Golley F B, Petusewicz K, Ryzkowski L, editors. *Small mammals: Their productivity and population dynamics*. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 103—128.
- Liu J, Batzli G O, Getz L L. 1988. Home range of prairie voles as determined by radiotracking and by powdertracking. *J Mamm*, 69: 183—186.
- Maza G, French N R, Aschwander A P. 1973. Home range dynamics in a population of heteromyid rodent. *J Mamm*, 54: 405—425.
- Myers J H, Krebs C J. 1971. Genetics, behavioural and reproductive attributes of dispersing field voles *Microtus pennsylvanicus* and *M. ochrogaster*. *Ecol Monogr*, 41: 53—78.
- Ostfeld R S. 1986. Territoriality and mating system of California voles. *J Ani Ecol*, 55: 691—706.
- Peterson R M, Batzli G O. 1975. Activity patterns in natural populations of the brown lemming (*Lemmus trimucronatus*). *J Mamm*, 56: 718—720.
- Randt C T, Blizard D A, Friedman E. 1975. Early life undernutrition and aggression in two mouse strains. *Devel Psychobiol*, 8: 275—279.
- Randt C T, Watson T S. 1977. Growth and social behaviour of previously undernourished mice. *Aggres Behav*, 3: 271—276.
- Smart J L. 1981. Undernutrition and aggression. In: Brain P F, Denton O. editors. *Multidisciplinary approaches to aggression research*. Amsterdam Elsevier/North-Holland Biomedical Press, 179—191.
- Tsitt M J. 1981. The effect of extra food on small rodent populations, I. Deermice (*Peromyscus maniculatus*). *J Ani Ecol*, 50: 111—124.
- Tsitt M J, Krebs C J. 1981. The effect of extra food on small rodent populations, II. voles (*Microtus townsendii*). *J Ani Ecol*, 50: 125—137.
- Tsitt M J, Krebs C J. 1985. Populations dynamics and cycle. In: Tamarin R. editor. *Biology of New World Microtus*. *Spec Publ Amer Soci Mamm*, 8: 567—620.
- Turner B N, Iverson S L. 1973. The annual cycles of aggression in male *Microtus pennsylvanicus*, and its relation to population parameters. *Ecology*, 54: 967—981.

- Watson A, Moss R. 1970. Dominance, spacing behaviour and aggression in relation to population limitations in vertebrates. In: Watson A, editor. Animal populations in relation to their food resources. Oxford, Blackwell Scientific Publications, 167—220.
- Watson T S, Smart J L, Dobbing J. 1974. Social interactions among adult male rats after early undernutrition. *Brit J Nutri*, 32, 413—419.

**FIELD EXPERIMENTAL STUDIES ON THE MULTIFACTORIAL HYPOTHESIS  
OF POPULATION SYSTEM REGULATION FOR SMALL RODENTS; THE EFFECT  
PATTERN OF FOOD AVAILABILITY AND PREDATION ON SPACING  
BEHAVIOUR OF ROOT VOLES AND THE FUNCTION OF SPACING  
BEHAVIOUR IN POPULATION REGULATION**

NIE Haiyan LIU Jike SU Jianping

(Northwest Plateau Institute of Biology, Academia Sinica, Xining, 810001)

**Abstract**

The effect pattern of food and predation on spacing behaviour of root voles (*Microtus oeconomus*) reported in this paper is one part of the multifactorial hypothesis of population regulation for small rodents. The two specific hypotheses tested are; 1) greater availability of high quality food reduces aggression and movement of root voles; and 2) exposure to predators reduces movement of root voles.

The results showed that food availability could act directly or indirectly on spacing behaviour of root voles. Mean densities increased and mean home range size decreased in populations with supplemental food. Food acted indirectly on home range size via the effect of food on population density. Compared with other treatments, voles with supplemental food were less aggressive toward one another and showed fewer long movements between trapping sessions. Exposure to predation did not affect aggression among voles, but it appeared to reduce long movements between trapping sessions. This reduced long movement was probably a direct behavioural response of voles to the presence of predators. We conclude that factors extrinsic to the vole populations can influence behaviour directly or indirectly. Such interactions should be considered carefully when explaining the population dynamics of voles.

**Key words** Small rodents; Population system; Multifactorial hypothesis; Food availability; Predation; Root voles; Spacing behaviour