

高原鼠兔家群结构的季节变异

曲家鹏^{1,2} 杨敏^{1,2} 李文靖¹ 李克欣^{1,2} 张堰铭^{1*} Andrew T. Smith³

(1 中国科学院西北高原生物研究所高原生物适应与进化重点实验室, 西宁 810001)

(2 中国科学院研究生院, 北京 100049) (3 School of Life Sciences, Arizona State University, Tempe, AZ 85287 – 4501, USA)

摘要: 采用标志重捕法测定高原鼠兔家群年龄结构和性比, 探讨其家群结构的季节变异及原因。结果显示, 繁殖早期, 家群由越冬成体和第 1 胎幼体构成; 繁殖后期, 家群主要由第 1 胎幼体构成。高原鼠兔家群年龄结构依季节存在显著的差异。5 月, 成体和雌性第 1 胎幼体个体数显著多于其他月份; 5 月和 6 月雄性第 1 胎幼体个体数显著多于 7 月和 8 月; 6 月第 2 胎幼体个体数显著多于 7 月和 8 月; 7 月雄性第 2 胎幼体个体数显著多于 8 月。7 月和 8 月, 第 1 胎幼体个体数显著多于第 2 胎幼体。高原鼠兔家群内 5 月成体性比显著高于 7 月和 8 月。结果表明, 高原鼠兔在冬季漫长、食物匮乏以及繁殖季节极短等条件下, 调整家群结构, 提高繁殖成功率, 使其种群在严酷的高寒环境中得以延续。

关键词: 高原鼠兔; 家群结构; 年龄组成; 性比; 季节变异

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000 – 1050 (2008) 02 – 0144 – 07

Seasonal variation of family group structure of plateau pikas (*Ochotona curzoniae*)

QU Jiapeng^{1,2}, YANG Min^{1,2}, LI Wenjing¹, LI Kexin^{1,2}, ZHANG Yanming^{1*}, Andrew T. Smith³

(1 Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biota, Northwest Institute of Plateau Biology, the Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China)

(2 Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

(3 School of Life Sciences, Arizona State University, Tempe, AZ 85287 – 4501, USA)

Abstract: From May to August of 2005 and 2006, the age structure and sex ratio within family groups of plateau pikas (*Ochotona curzoniae*) were studied in Maqin County, Qinghai Province, by mark-recapture method. The result indicated that in May the family groups were composed of adults and first-litters (male: Adult, 47%; Juvenile, 53%; female: Adult, 40%; Juvenile, 60%), and in August were mainly composed of first-litters (male, 58%; female, 51%). Composition of plateau pika families averaged 5.1 adults (2.4 males and 2.7 females) and 13.0 juveniles (5.2 males and 7.8 females) that survived long enough to be caught. There were significant differences in age structure within family groups among different months. Individuals of adults and female first-litters in May were significantly larger than those in other months. Individuals of male first-litters in May and June were significantly larger than those in July and August. Individuals of second-litters in June were significantly larger than those in July and August; individuals of male second-litters in July were significantly larger than those in August. Individuals of first-litters in August were significantly larger than those of second-litters. The result also showed that there was no significant difference from 1:1 in sex ratio during whole breeding season, whereas sex ratio of adult in May was significantly higher than that in July and August. It is suggested that plateau pikas living in environmental conditions where it have a long winter time, short breeding seasons, rigorous climate and limited food supply adjust their family group structure to improve reproductive success.

Key words: Age composition; Family group structure; Plateau pika (*Ochotona curzoniae*); Sex ratio; Seasonal variation

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30470311, 30670357); 国家科技部“十五”攻关资助项目 (2004BA528B); 西部之光联合学者资助项目; 青海省重大科技攻关项目 (2006 – N – 164)

作者简介: 曲家鹏 (1983 –), 男, 硕士研究生, 主要从事动物生态学研究。

收稿日期: 2007 – 10 – 16; **修回日期:** 2008 – 03 – 12

* 通讯作者, corresponding author, E – mail: zhangym@nwipb.ac.cn

在长期进化过程中,由于食物、巢穴等资源非均匀分布,以及气候和捕食者的作用,啮齿动物通过相互竞争与合作,共同占有一定的空间,形成社群 (social group) (Waterman, 1995; Lacey *et al.*, 1997)。社群生活不仅有利于发现食物 (Elgar, 1986),减少巢穴构建与维护的能量消耗 (Alexander *et al.*, 1991),还可降低捕食风险和死亡率 (Van Schaik, 1983; Ebensperger and Blumstein, 2006)。此外,社群中处于从属地位的成体也参与育幼活动,增加幼体的亲代关怀 (parental care),提高其存活率 (Armitage, 1999)。

家群 (family group) 是动物社群行为的表现方式之一,由具有亲缘关系的亲代和子代构成 (Box, 1975; 曲家鹏等, 2007)。随着食物条件、生物节律以及社群行为的季节变化,家群中个体经过繁殖、死亡和扩散等过程,改变家群结构 (Smith and Wang, 1991; Dobson *et al.*, 1998; Husby *et al.*, 2006)。同时,家群结构亦受到气候 (如气温和降水)、栖息地条件和种群密度的制约 (Marinelli and Messier, 1993; Tershy and Croll, 2000)。家群结构的季节变异,反映出动物对特定环境及种群密度的适应 (Smith and Wang, 1991)。

高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 是青藏高原及其毗邻地区特有的物种 (王学高和戴克华, 1989)。尽管许多研究表明,高原鼠兔主要营家群式生活,家群成员相对稳定,存在一雄一雌和一雄多雌两种婚配制度 (Smith, 1988; Smith and Wang, 1991; Dobson *et al.*, 1998),但对家群结构、年龄组成、性比、以及此类参数的季节变异过程尚未有系统的了解。本文通过对高原鼠兔家群结构、年龄组成和性比季节变异的分析,探讨高原鼠兔家群结构的变化规律,以及适应高寒极端环境的生存策略,进而加深对动物社群生活的认识。

1 研究地点与方法

1.1 研究地点

本项研究于 2005 年及 2006 年 5~8 月,在青海省玛沁县大武地区 (34°24' N, 100°21' E) 进行。该地区海拔 3 846 m,属典型的高原大陆性气候,冷季长达 8 个月,暖季仅 4 个月,年平均气温 -4℃,平均降水量 513.2 mm,主要集中于 6~9 月 (王长庭等, 2004)。植被类型为矮嵩草 (*Kobresia humilis*) 草甸,单子叶植物以矮嵩草、针茅 (*Stipa* sp.)、垂穗披碱草 (*Elymus unmanni*)、小嵩

草 (*K. pygmaea*)、线叶嵩草 (*K. capillifolia*) 为主;常见的双子叶植物有细叶亚菊 (*Ajania tenuifolia*)、鹅绒委陵菜 (*Potentilla anserina*)、矮火绒草 (*Leontopodium nanum*)、麻花艽 (*Gentiana straminea*)、铁棒锤 (*Aconitum pendulum*) 等。研究区域地势平坦,四季放牧,无休牧期。高原鼠兔的主要天敌有大鸢 (*Buteo hemilasius*)、猎隼 (*Falco cherrug*)、赤狐 (*Vulpes vulpes*)、香鼬 (*Mustela altaica*) 及艾虎 (*Mustela eversmanni*) 等。

1.2 实验样地

选择 4 hm² (200 m × 200 m) 的矮嵩草草甸作为实验样地,将其划分为 4 块 1 hm² (100 m × 100 m) 的样方,分别设定为 A、B、C 及 D 区,样地内每间隔 10 m 设立固定标志物,组成 100 个 10 m × 10 m 的网格。

1.3 目标个体活捕与标志

采用绳套法捕提高原鼠兔。选取 30~40 cm 细尼龙绳,一端制成活扣,置于高原鼠兔洞口,另一端系于插入草皮的竹筷。每隔 5~10 min 检查 1 次绳套,避免被套动物窒息死亡。对捕获个体记录捕获位置、性别、年龄、体重及繁殖状态,用耳标标志和剪趾法对捕获动物进行双重标志 (Smith and Wang, 1991; 刘伟等, 2004),在捕获地点释放。首次活捕体重 <40 g 的幼体,仅被毛染色,以区分性别,并在下一个诱捕期进行标志,标志期为 15 d。本研究分别于 2005 年和 2006 年的 5~8 月尽可能捕获样地内所有的高原鼠兔。

1.4 年龄估计

参照 Smith 和 Wang (1991) 测定标准,将越冬高原鼠兔作为成体,当年 5 月上旬出生个体作为第 1 胎幼体,6 月上旬出生个体作为第 2 胎幼体。根据幼体日平均体重增长曲线 (聂海燕, 2005),估计其出生日期。

1.5 家群划分

由于家群具有相对稳定的领域和洞道系统,其成员主要在领域内活动,同一家群的个体具有相容性,而非同一家群个体具有攻击性 (曲家鹏等, 2007),因此,在重捕期内,根据目标个体捕获地点、所处洞道系统位置、昼日活动区域、以及与其它个体的相容性、攻击性等参数,判定其家群结构及组成。

1.6 数据处理

性比 (sex ratio) 以家群中雄性数量与雌性数量之比表示,即性比 (SR) = 雄性/雌性。采用

χ^2 检验, 测定性比与其理论值 1:1 的差异。经统计学检验, 不同月份间家群个体数及性比均为非正态分布, 故采用 Kruskal-Wallis 检验, 测定不同季节、年龄和性别间个体数及性比的总体差异; 若总体差异显著, 则进一步采用 Mann-Whitney 检验。所有统计分析由 SPSS for Windows 11.5 完成。

2 结果

2.1 家群组成的季节变异

研究样地内共有 13 个高原鼠兔家群, 不同季

节家群数量保持稳定。

5 月, 家群由越冬成体和第 1 胎幼体构成 (雄性: 成体 47%; 第 1 胎幼体 53%; 雌性: 成体 40%; 第 1 胎幼体 60%); 8 月, 家群主要由第 1 胎幼体构成 (雄性: 58%; 雌性: 51%) (图 2)。繁殖期间, 高原鼠兔家群平均个体数为雄性成体 2.4 只, 雌性成体 2.7 只, 雄性第 1 胎幼体 3.5 只, 雌性第 1 胎幼体 4.6 只, 雄性第 2 胎幼体 1.7 只, 雌性第 2 胎幼体 3.2 只 (表 1)。表 2 以 3 号家群为例说明高原鼠兔家群结构的季节变异。

表 1 不同季节高原鼠兔家群组成及性比

Table 1 The composition and sex ratio of plateau pikas within family groups during different seasons

| 月 Month | 年龄 Age | 雄性 Male | 雌性 Female | 性比 Sex ratio | χ^2 | P | |
|---------------|------------------------|------------|--------------|-----------------|----------|-------------|----|
| 5 月 May | 成体 Adult | 4.3 ± 0.4 | 4.0 ± 0.4 | 0.94 | 0.059 | $P > 0.750$ | NS |
| | 第 1 胎幼体 First-litters | 4.8 ± 0.5 | 6.1 ± 0.6 | 0.77 | 0.008 | $P > 0.900$ | NS |
| 6 月 June | 成体 Adult | 2.0 ± 0.2 | 2.3 ± 0.3 | 0.78 | 0.114 | $P > 0.500$ | NS |
| | 第 1 胎幼体 First-litters | 4.0 ± 0.3 | 4.4 ± 0.7 | 0.94 | 0.043 | $P > 0.750$ | NS |
| | 第 2 胎幼体 Second-litters | 3.2 ± 0.4 | 6.2 ± 0.9 | 0.66 | 0.426 | $P > 0.750$ | NS |
| 7 月 July | 成体 Adult | 1.8 ± 0.2 | 2.2 ± 0.3 | 0.75 | 0.090 | $P > 0.750$ | NS |
| | 第 1 胎幼体 First-litters | 2.7 ± 0.4 | 4.2 ± 0.6 | 0.79 | 0.036 | $P > 0.750$ | NS |
| | 第 2 胎幼体 Second-litters | 1.4 ± 0.3 | 2.1 ± 0.3 | 0.69 | 1.556 | $P > 0.100$ | NS |
| 8 月 August | 成体 Adult | 1.4 ± 0.2 | 2.1 ± 0.3 | 0.82 | 1.556 | $P > 0.100$ | NS |
| | 第 1 胎幼体 First-litters | 2.5 ± 0.4 | 3.5 ± 0.5 | 0.74 | 0 | $P > 0.900$ | NS |
| | 第 2 胎幼体 Second-litters | 0.4 ± 0.1 | 1.2 ± 0.3 | 0.38 | 0.025 | $P > 0.750$ | NS |

NS: 性比不偏离 1:1

NS means no significant difference from 1:1

表 2 不同季节高原鼠兔的家群结构 (以家群 No. 3 为例)

Table 2 The family group structure during different seasons (taking family group No. 3 for example)

| 年 Year | 月 Month | 成体 Adult | | 第 1 胎幼体 First-litters | | 第 2 胎幼体 Second-litters | |
|--------|------------|----------|-----------|-----------------------|-----------|------------------------|-----------|
| | | 雄性 Male | 雌性 Female | 雄性 Male | 雌性 Female | 雄性 Male | 雌性 Female |
| 2005 | 5 月 May | 4 | 5 | 7 | 10 | — | — |
| | 6 月 June | 1 | 2 | 3 | 9 | 2 | 3 |
| | 7 月 July | 1 | 2 | 1 | 5 | 2 | 3 |
| | 8 月 August | 1 | 0 | 1 | 3 | 1 | 3 |
| 2006 | 5 月 May | 4 | 5 | 10 | 6 | — | — |
| | 6 月 June | 4 | 4 | 6 | 4 | 0 | 3 |
| | 7 月 July | 4 | 4 | 6 | 3 | 0 | 1 |
| | 8 月 August | 4 | 4 | 5 | 3 | 0 | 0 |

高原鼠兔家群雄性平均个体数依季节存在显著的差异 (图 1a)。不同月份高原鼠兔家群雄性成体平均个体数存在显著的差异 (Kruskal-Wallis Test; $\chi^2 = 39.019$, $df = 3$, $P < 0.001$), 5 月雄性个体数显著大于其他月份 (Mann-Whitney Test; June, $U = 73.000$, $P < 0.001$; July, $U = 70.000$, $P < 0.001$; August, $U = 38.000$, $P < 0.001$)。不同月份高原鼠

兔家群雄性第 1 胎幼体平均个体数差异显著 (Kruskal-Wallis Test; $\chi^2 = 15.233$, $df = 3$, $P = 0.002$); 5 月与 6 月平均个体数无显著差异 (Mann-Whitney Test; $U = 223.500$, $P = 0.366$), 但均显著大于 7 月 (Mann-Whitney Test; May, $U = 161.000$, $P = 0.003$; June, $U = 165.500$, $P = 0.012$) 和 8 月 (Mann-Whitney Test; May, $U =$

76.500, $P=0.005$; June, $U=78.000$, $P=0.012$); 7月与8月平均个体数无显著差异 (Mann-Whitney Test; $U=181.500$, $P=0.989$)。不同月份高原鼠兔家群雄性第2胎幼体平均个体数存在显著差异 (Kruskal-Wallis Test; $\chi^2=25.190$, $df=2$, $P<0.001$), 6月平均个体数显著大于7月与8月 (Mann-Whitney Test; July, $U=123.000$, $P<0.01$; August, $U=17.000$, $P<0.01$), 7月平均个体数显著大于8月 (Mann-Whitney Test; $U=98.000$, $P=0.011$)。

高原鼠兔家群雌性平均个体数依季节存在显著的差异 (图1b)。不同月份高原鼠兔家群雌性成体、雌性第1胎幼体平均个体数均存在显著的差异 (Kruskal-Wallis Test; Adult, $\chi^2=16.175$, $df=3$, $P=0.001$; First-litters, $\chi^2=10.761$, $df=3$, $P=0.013$), 5月平均个体数显著大于6月 (Mann-Whitney Test; Adult, $U=133.500$, $P=0.004$; First-litters, $U=156.000$; $P=0.016$)、7月 (Mann-Whitney Test; Adult, $U=145.000$, $P=0.001$; First-litters, $U=186.500$, $P=0.013$) 和8月 (Mann-Whitney Test; Adult, $U=135.500$, $P=0.001$; First-litters, $U=72.500$, $P=0.003$)。不同月份家群雌性第2胎幼体平均个体数存在显著的差异 (Kruskal-Whitney Test; $\chi^2=22.606$, $df=2$, $P<0.001$), 6月平均个体数显著大于7月和8月 (Mann-Whitney Test; July, $U=105.000$, $P<0.001$; August, $U=29.500$, $P<0.001$); 7月与8月平均个体数无显著差异 (Mann-Whitney Test; $U=126.500$, $P=0.106$)。

不同季节高原鼠兔家群雄性平均个体数依年龄

组成存在显著的差异 (图2a)。5月家群雄性成体与幼体平均个体数无显著差异 (Mann-Whitney Test; $U=261.000$, $P=0.572$); 6月雄性成体与幼体平均个体数存在显著的差异 (Kruskal-Whitney Test; $\chi^2=15.040$, $df=2$, $P=0.001$), 成体平均个体数显著大于第1胎幼体和第2胎幼体 (Mann-Whitney Test; First-litters, $U=78.000$, $P<0.01$; Second-litters, $U=147.000$, $P=0.023$); 7月和8月雄性成体与幼体平均个体数均存在显著的差异 (Kruskal-Whitney Test; July, $\chi^2=5.994$, $df=2$, $P=0.050$; August, $\chi^2=20.092$, $df=2$, $P<0.05$), 第1胎幼体平均个体数均显著大于第2胎幼体 (Mann-Whitney Test; July, $U=144.000$, $P<0.05$; August, $U=109.000$, $P<0.05$)。

不同季节高原鼠兔家群雌性平均个体数依年龄组成存在显著的差异 (图2b)。5月雌性成体平均个体数显著小于第1胎幼体 (Mann-Whitney Test; $U=151.500$, $P=0.004$); 6月, 雌性成体与幼体平均个体数存在显著的差异 (Kruskal-Whitney Test; $\chi^2=11.556$, $df=2$, $P=0.003$), 成体平均个体数显著的小于第1胎幼体和第2胎幼体 (Mann-Whitney Test; First-litters, $U=144.500$, $P=0.020$; Second-litters, $U=107.000$, $P=0.001$); 7月和8月, 雌性成体与幼体平均个体数存在差异的显著 (Kruskal-Wallis Test; July, $\chi^2=11.175$, $df=2$, $P=0.004$; August, $\chi^2=12.845$, $df=2$, $P=0.002$), 第1胎幼体平均个体数显著大于第2胎幼体 (Mann-Whitney Test; July, $U=177.500$, $P=0.003$; August, $U=26.000$, $P=0.001$)。

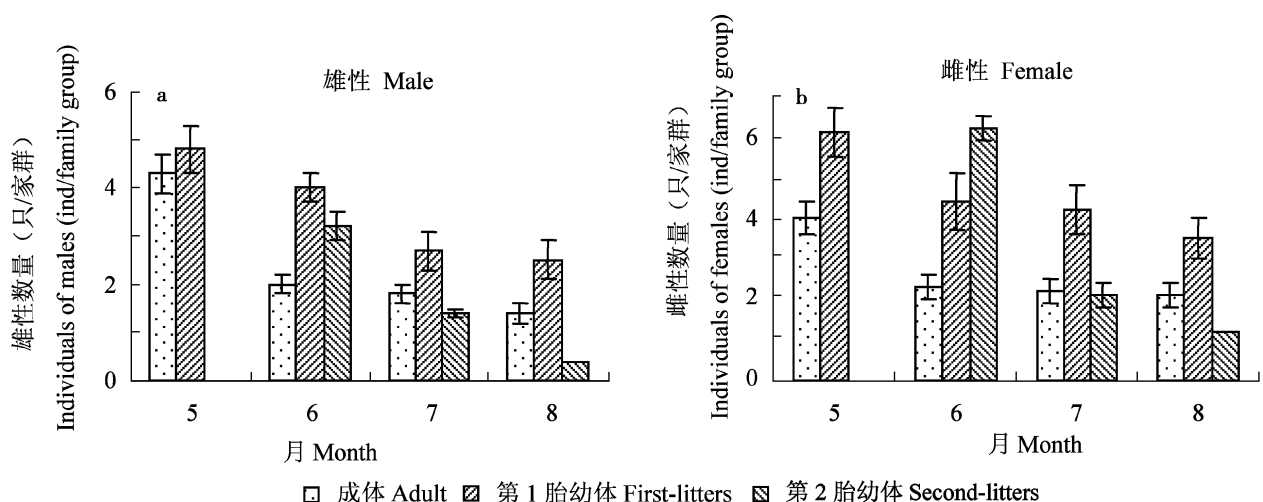


图1 不同季节高原鼠兔家群结构 (a: 雄性; b: 雌性)

Fig. 1 Family group structure of plateau pikas during different seasons (a: Male; b: Female)

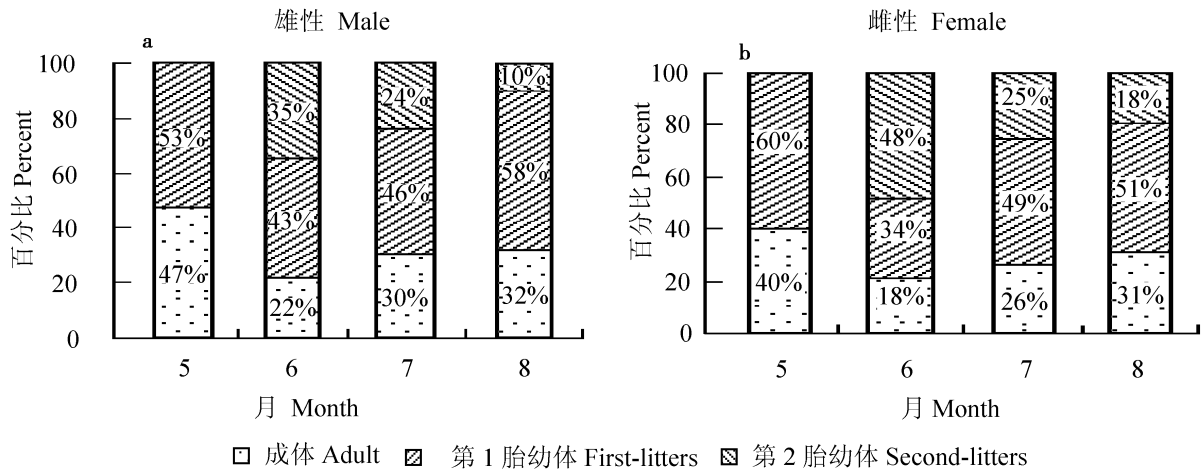


图 2 不同季节高原鼠兔家群年龄组成 (a: 雄性; b: 雌性)

Fig. 2 Age composition of plateau pikas within a family group during different seasons (a: Male; b: Female)

2.2 家群性比的季节变异

研究时期, 不同季节高原鼠兔家群性比变化较为稳定 (表 1), 雄性与雌性的性别比率基本为 1:1。

高原鼠兔家群性比依季节存在显著的差异。不同月份成体性比存在显著的差异 (Kruskal-Wallis Test; $\chi^2 = 14.011$, $df = 3$, $P = 0.003$), 5 月成体性比显著高于 7 月和 8 月 (Mann-Whitney Test; July, $U = 103.500$, $P = 0.014$; August, $U = 61.500$, $P < 0.001$), 其他月份成体性比均无显著差异 (Mann-Whitney Test; $P > 0.05$)。不同季节第 1 胎幼体和第 2 胎幼体性比均无显著的差异 (Kruskal-Wallis Test; First-litters, $\chi^2 = 2.169$, $df = 3$, $P = 0.538$; Second-litters, $\chi^2 = 2.362$, $df = 3$, $P = 0.307$)。

3 讨论

本文研究结果表明, 高原鼠兔家群年龄结构依季节存在显著的差异。繁殖早期 (5 月), 家群由越冬成年鼠和第 1 胎幼体构成; 繁殖后期 (8 月), 第 1 胎幼体平均个体数显著大于越冬成体和第 2 胎幼体, 家群主要由当年出生的第 1 胎幼体构成。繁殖早期, 家群中成体数显著高于繁殖中期 (6、7 月) 和繁殖后期。高原鼠兔家群性比较稳定, 雄性与雌性的性别比率基本为 1:1, 仅繁殖早期, 成体性比显著高于繁殖中期和繁殖后期。

梁杰荣 (1981) 通过铗日法研究高原鼠兔的家群结构, 认为仅在繁殖期具有明显的家群, 繁殖末期 (8 月), 家群开始解体, 非繁殖季节, 营独居生活。王学高和戴克华 (1990)、Smith 和 Wang (1991) 认为高原鼠兔当年出生幼体具有恋巢性

(philopatry), 冬季亦存在稳定的家群。本研究结果表明, 高原鼠兔繁殖及非繁殖季节均营社群生活, 该方式不仅可提高种群繁殖成功率, 同时亦能减少冬季能量消耗, 克服严酷的寒冷环境, 提高个体的存活率。Dobson 等 (1998) 指出, 繁殖期高原鼠兔家群成体平均个体数为 2.9 只 (雄性: 1.2 只; 雌性: 1.7 只), 幼体平均个体数为 10.5 只。本研究结果表明, 繁殖期高原鼠兔家群成体平均个体数为 5.1 只 (雄性: 2.4 只; 雌性: 2.7 只), 幼体平均个体数为 13 只, 明显大于前者。研究地区的海拔、气候、植被、食物资源以及种群密度等因子, 可能是导致高原鼠兔种群生活史特征和家群结构存在较大差异的主要原因。

5 月和 6 月是高原鼠兔繁殖高峰期, 雄性成体为争夺配偶, 获得最大交配机会, 地面活动时间及范围显著高于其它时期 (王学高和戴克华, 1989; 张堰铭等, 2005), 也是能量消耗最高时期 (Smith and Wang, 1991; 张堰铭等, 2005)。本研究发现, 5 月和 6 月高原鼠兔成体数亦呈下降趋势, 说明繁殖投入和捕食风险可能间接导致繁殖早期高原鼠兔成体具有较高的死亡率。

亲代质量、繁殖投入、社群序位及气候条件对家群幼体的存活率有重要影响 (Kruuk *et al.*, 1999; 梁虹和张知彬, 2003; Weimerskirch *et al.*, 2005)。第 1 胎幼体和第 2 胎幼体出洞时个体数差异不显著, 但繁殖后期第 1 胎幼体个体数显著大于第 2 胎幼体, 可能有以下原因。其一, 高原鼠兔成体经过早期配偶竞争和繁殖, 亲代质量明显下降, 第 2 胎幼体体质较差; 其二, 繁殖早期, 母体给予第 1 胎幼体更多的关怀, 使其尽早地进入社群, 不

需要经历太多竞争 (Miller, 1973; Smith, 1988); 其三, 5 月初, 第 1 胎幼体出生时, 种群密度和家群内个体间冲突水平较低; 6 月, 第 2 胎幼体出生时, 由于种群密度和家群个体数显著增加, 亲子冲突 (parent-offspring conflict)、同胞冲突 (sibling conflict) 加剧 (Trillmich and Wolf, 2007), 家群内社会紧张关系增加, 且高寒草甸地区进入多雨期 (何红艳等, 2005; 张钦仁等, 2007), 导致第 2 胎幼体相对较高的死亡率。

扩散可直接影响社会性动物家群的性比 (Krackow, 1995; Prohl, 2002)。由于高原鼠兔当年出生幼体具有恋巢性, 繁殖时期, 幼体性比无显著的差异, 说明幼体死亡率没有明显的性别偏倚。

Ebensperger 和 Cofré (2001) 通过对 26 种啮齿类动物的行为学、生态学、生活史特征及系统发生关系比较, 认为: 社群大小反映了物种社群生活的进化程度, 挖掘洞穴的物种趋于形成较大的社群, 而捕食风险和亲代关怀对社群大小没有显著影响。北美鼠兔 (*Ochotona princeps*) 以岩石缝隙作为巢穴, 每年繁殖 2 胎, 平均胎仔数 3.1 ~ 3.7 只 (Smith, 1980), 家群个体数为 6.5 ~ 8.6 只 (Millar, 1973)。高原鼠兔栖息在高寒草甸地区, 利用冻土消融形成的松散结构挖掘洞道, 高原鼠兔每年繁殖 1 ~ 3 胎, 平均胎仔数 4.57 只 (王学高和戴克华, 1989; 聂海燕, 2005), 家群个体数为 13.4 ~ 18.1 只 (Dobson *et al.*, 1998)。与北美鼠兔的栖息环境不同, 高原鼠兔栖息在地势平坦、开阔的高寒草甸, 植被覆盖度低, 捕食风险高于北美鼠兔。高原鼠兔家群明显大于北美鼠兔, 说明捕食风险及挖掘型生活方式均可导致形成较大的群体 (Van Schaik, 1983)。

动物社群是对外部环境条件和种群内部因素的综合反应。栖息在高寒环境中的高原鼠兔, 在冬季漫长、食物匮乏以及繁殖季节极短的不利条件下, 通过调整家群结构, 降低捕食风险等策略, 提高繁殖成功率, 进而使种群在严酷的环境中得以延续。

参考文献:

- Alexander R D, Noonan K M, Crespi B J. 1991. The evolution of eusociality. In: Sherman P W, Jarvis J U M, Alexander R D eds. *The Biology of the Naked Mole-rat*. Princeton University Press, 3 - 44.
- Armitage K B. 1999. Evolution of sociality in marmots. *Journal of Mammalogy*, **80**: 1 - 10.
- Box H O. 1975. A social developmental study of group monkey (*Calithrix jacchus*) within a captive family group. *Primates*, **16** (4): 419 - 435.
- Dobson F S, Smith A T, Wang X G. 1998. Social and ecological influences on dispersal and philopatry in the plateau pika (*Ochotona curzoniae*). *Behavioral Ecology*, **9** (6): 622 - 655.
- Ebensperger L A, Blumstein D T. 2006. Sociality in New World hystricognath rodents is linked to predators and burrow digging. *Behavioral Ecology*, **17** (3): 410 - 418.
- Ebensperger L A, Cofré H. 2001. On the evolution of group-living in the New World cursorial hystricognath rodents. *Behavioral Ecology*, **12** (2): 227 - 236.
- Elgar M A. 1986. The establishment of foraging flocks in house sparrows: risk of predation and daily temperature. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **19** (6): 433 - 438.
- He H Y, Guo Z H, Xiao W F, Guo Q S. 2005. Mapping monthly precipitation for Tibetan Plateau with GIS and multivariate analysis based on DEM data. *Acta Ecologica Sinica*, **25** (11): 2933 - 2938. (in Chinese)
- Husby A, Sæther B, Jensen H, Ringsby T H. 2006. Causes and consequences of adaptive seasonal sex ratio variation in house sparrows. *Journal of Animal Ecology*, **75**: 1128 - 1139.
- Krackow S. 1995. Potential mechanisms for sex ratio adjustment in mammals and birds. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **70** (2): 225 - 241.
- Kruuk L E, Clutton-Brock T H, Albon S D, Pemberton J M, Guinness F E. 1999. Population density affects sex ratio variation in red deer. *Nature*, **399**: 407 - 408.
- Lacey L A, Mesquita L M, Mercadier G, Debire R, Kazmer D J, Leclant F. 1997. Acute and sublethal activity of the entomopathogenic fungus *Paecilomyces fumosoroseus* (Deuteromycotina: Hyphomycetes) on adult *Aphelinus asychis* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Environmental Entomology*, **26** (6): 1452 - 1460.
- Liang H, Zhang Z B. 2003. Maternal effect of rodent. *Bulletin of Biology*, **38** (11): 1 - 3.
- Liang J R. 1981. Family structure of plateau pika (*Ochotona curzoniae*). *Acta Theriologica Sinica*, **1** (2): 159 - 165. (in Chinese)
- Liu W, Wan X R, Wang G H, Liu W D, Zhong W Q. 2004. Reproductive pattern of cohort and its adaptation in life history of Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Acta Theriologica Sinica*, **24** (3): 229 - 234. (in Chinese)
- Marinelli L, Messier F. 1993. Space use and the social system of muskrats. *Canadian Journal of Zoology*, **71** (5): 869 - 875.
- Millar J S. 1973. Evolution of litter-size in the pika, *Ochotona princeps* (Richardson). *Evolution*, **27**: 134 - 143.
- Nie H Y. 2005. Study on the evolutionary ecology of small herbivorous mammals: life history strategy of plateau pika (*Ochotona curzoniae*). Doctorate dissertation Zhejiang University, 44 - 54.
- Prohl H. 2002. Population differences in female resource abundance, adult sex ratio, and male mating success in *Dendrobates pumilio*. *Behavioral Ecology*, **13** (2): 175 - 181.
- Qu J P, Li K X, Yang M, Li W J, Zhang Y M, Smith A T. 2007. Seasonal dynamics of special territory in social groups of plateau pikas (*Ochotona curzoniae*). *Acta Theriologica Sinica*, **27** (3): 215 -

220. (in Chinese)
- Smith A T, Wang X G. 1991. Social relationships of adult black-lipped pikas (*Ochotona curzoniae*). *Journal of Mammalogy*, **72** (2): 231 – 247.
- Smith A T. 1980. Temporal changes in insular population of the pika (*Ochotona princeps*). *Ecology*, **61** (1): 8 – 13.
- Smith A T. 1988. Patterns of pika (Genus *Ochotona*) life history variation. In: Boyce M S ed. *Evolution of Life Histories of Mammals Theory and Pattern*. New Haven and London: Yale University Press, 233 – 256.
- Tershy B R, Croll D A. 2000. Parental investment, adult sex ratios, and sexual selection in a socially monogamous seabird. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **48** (1): 52 – 60.
- Trillmich F, Wolf J B W. 2007. Parent-offspring and sibling conflict in Galápagos fur seals and sea lions. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, DOI 10. 1007/s00265 – 007 – 0423 – 1.
- Van Schaik C P. 1983. Why are diurnal primates living in groups? *Behaviour*, **87**: 120 – 144.
- Wang C T, Wang Q J, Long R J, Jing Z C, Shi H L. 2004. Changes in plant species diversity and productivity along an elevation gradient in an alpine meadow. *Acta Phytocologica Sinica*, **28** (2): 240 – 245. (in Chinese)
- Wang X G, Dai K H. 1989. Natural longevity of plateau pika (*Ochotona curzoniae*). *Acta Theriologica Sinica*, **9** (1): 56 – 62. (in Chinese)
- Wang X G, Dai K H. 1990. A study of breeding area and the territorial behavior in plateau pika (*Ochotona curzoniae*). *Acta Theriologica Sinica*, **10** (3): 203 – 209. (in Chinese)
- Wateman J M. 1995. The social organization of the Cape ground squirrel (*Xerus inauris*; Rodentia; Sciuridae). *Ethology*, **101**: 130 – 147.
- Weimerskirch H, Lallemand J, Martin J. 2005. Population sex ratio variation in a monogamous long-lived bird, the wandering albatross. *Journal of Animal Ecology*, **74**: 285 – 291.
- Zhang T R, Yan L D, Zhang F, Li C S, Dong Z H, Chai X M, Li Z Z. 2007. The impacts of climate change on the natural pasture grass in Qinghai Province. *Plateau Meteorology*, **26** (4): 724 – 731. (in Chinese)
- Zhang Y M, Zhang Z B, Wei W H, Cao Y F. 2005. Time allocation of territorial activity and adaptations to environment of predation risk by plateau pikas. *Acta Theriologica Sinica*, **25** (4): 333 – 338. (in Chinese)
- 王长庭, 王启基, 龙瑞军, 景增春, 史惠兰. 2004. 高寒草甸群落植物多样性和初级生产力沿海拔梯度变化的研究. *植物生态学报*, **28** (2): 240 – 245.
- 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.
- 王学高, 戴克华. 1989. 高原鼠兔 *Ochotona curzoniae* 自然寿命研究. *兽类学报*, **9** (1): 56 – 62.
- 刘伟, 宛新荣, 王广和, 刘文东, 钟文勤. 2004. 不同季节长爪沙鼠同生群的繁殖特征及其在生活对策中的意义. *兽类学报*, **24** (3): 229 – 234.
- 曲家鹏, 李克欣, 杨敏, 李文靖, 张堰铭, Smith A T. 2007. 高原鼠兔家群空间领域的季节性动态格局. *兽类学报*, **27** (3): 215 – 220.
- 何红艳, 郭志华, 肖文发, 郭泉水. 2005. 利用 GIS 和多变量分析估计青藏高原月降水. *生态学报*, **25** (11): 2933 – 2938.
- 张钦仁, 颜亮东, 张锋, 李朝生, 董章杭, 柴秀梅, 李自珍. 2007. 气候变化对青海天然牧草影响研究. *高原气象*, **26** (4): 724 – 731.
- 张堰铭, 张知彬, 魏万红, 曹伊凡. 2005. 高原鼠兔领域行为时间分配格局及其对风险环境适应的探讨. *兽类学报*, **25** (4): 333 – 338.
- 聂海燕. 2005. 植食性小哺乳动物种群进化生态学研究: 高原鼠兔种群生活史进化对策. 浙江大学博士学位论文, 44 – 54.
- 梁杰荣. 1981. 高原鼠兔的家庭结构. *兽类学报*, **1** (2): 159 – 165.
- 梁虹, 张知彬. 2003. 啮齿动物的母体效应. *生物学通报*, **38** (11): 1 – 3.