

银狐气味对根田鼠行为的影响

王振龙¹, 刘季科²

(1. 曲阜师范大学生物学系, 曲阜 273165; 2. 浙江大学生命科学院, 杭州 310012)

摘要:在实验室条件下, 主要测定银狐(*Vulpes vulpes*)的气味对根田鼠(*Microtus oeconomus*)社会行为和交配行为的作用格局。结果表明, 根田鼠的交配行为模式属于 #11 模式即无限制、抽动、多次插入和多次射精, 但有时射精前无多次插入; 银狐对根田鼠的交配行为的频次具有极显著抑制作用($P < 0.001$); 银狐气味对根田鼠雌性攻击行为以及两性的自我修饰的频次和累积时间具有显著($P < 0.05$)的抑制作用, 而可极显著提高雄体对雌体探究行为的累积时间($P < 0.01$)。

关键词:银狐; 捕食风险; 根田鼠; 行为

The Effects of Silver Fox Odor on Behaviours of Root Voles

WANG Zhen-Long¹, LIU Ji-Ke² (1. Department of Biology, Qufu Normal University, Qufu 273165, China; 2. Life Science Institute, Zhejiang University, Hanzhou 310012, China). *Acta Ecologica Sinica*. 2002, 22(4): 554~558.

Abstract: Predation has long been implicated as a major selective force in the evolution of several morphological and behavioural characteristics of animals. This study aims to determine experimentally how indirect cues of predator affect the copulatory behaviour and social behaviour of root voles, *Microtus oeconomus*. We predict that changed mating behaviour presented with silver fox, *Vulpes vulpes* predation risk occur in root voles. Further, we discuss the possible ultimate and proximate cause behind it.

We carried out the study at Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Science, during April~May 1997. We caught voles and Silver fox for experiment in the site of Haibei Alpine Meadow Ecosystem Research Station of Chinese Academy of Science which located northwest Qinghai-Tibet Plateau with $37^{\circ}29' \sim 37^{\circ}45'N$, $101^{\circ}12' \sim 101^{\circ}23'E$.

The animals were housed in clear plastic cages ($29cm \times 19cm \times 13cm$) and maintained in a 12 : 12h light/dark photoperiod and in $20 \pm 1^{\circ}C$ temperature.

We carried out experiments in two main arenas situated indoors. The arenas were made of Plexiglas, each one was measured $40cm \times 40cm \times 40cm$.

The study consisted of 34 (17 experimental and 17 control) experiments with female-male pairs of voles. We examined copulatory behaviour and social behaviour (the frequency and amount of food eaten in grams) during the study. Then we transferred the voles pairs to breeding cages where the breeding experiments continued. We offered water, Purina rabbit chow, and carrot to the voles *ad libitum* throughout the experiment.

We sprayed the sawdust in the experimental arenas with predator odor daily during the study. The odor was a filtered dilution of urine and feces of silver fox. There are four male silver foxes used in this study. We sprayed the control arenas daily with distilled water.

We observed the pairs in behaviour arenas to study the effects of silver fox odor on the behavior of voles. Each behavior observation lasted for 40 minute. We recorded the following activates (as in Esa and Ylönen, 1995): general activate, amicable interactions, aggressive behaviour, self-grooming, investigating

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (3870345)

收稿日期: 2001-12-28 修訂日期: 2001-05-12

作者简介: 王振龙 (1971~), 男, 汉族, 黑龙江依安人, 硕士, 讲师。主要从事动物行为生态学和进化生态学研究。

behaviour, and copulatory behaviour (as in Dewsbury and Hartung, 1982); including mount, intromission, thrust and ejaculatory of each ejaculatory series. We counted the frequencies and total time of all variables.

The patterns of copulatory behaviour of different species of microtine rodents are extremely diverse. The origins and functions of this diversity are relative to the social organization. Root vole displayed patterns #11 (no lock, thrusting, multiple intromissions and multiple ejaculated, but sometimes multiple intromissions need not precede multiple ejaculated). We found that the root voles significantly lowered the proportion of the copulation after being exposed to silver fox odor. Comparing with the control, the frequency and total time aggressive behaviours in females and self-grooming in either of sexes decreased significantly ($P<0.05$). While the total time of investigation increase significantly in females ($P<0.01$).

Key words: silver fox; predation risk; root voles; behaviour

文章编号:1000-0933(2002)04-0554-05 中图分类号:Q141 文献标识码:A

捕食压力(predation pressure)是调节猎物种群动态的驱动力之一^[1]。捕食不仅可以改变猎物的行为、觅食和繁殖活动,更可提高猎物个体对捕食的敏感性^[2]。尽管,有关捕食风险对猎物行为的作用虽有报道,但就其对哺乳动物婚配行为及繁殖的作用则缺乏系统的研究。已有的研究证明,白鼬(*Mustela erminea*)气味能明显地制约芬兰北部森林地区欧鼯(*Clethrionomys glareolus*)配对个体的交配行为和社会行为,使其产生繁殖抑制^[3]。Ylönen^[4]、Korpimäki 等^[5]及 Ylönen 和 Ronkainen^[6]在实验室条件下,分别观测到伶鼬(*Mustela nivalis nivalis*)对芬兰北部斯堪的那维亚地区黑田鼠(*Microtus agrestis*)行为的作用。Esa 和 Ylönen^[7]则以伶鼬和白鼬气味为捕食风险,测定两种鼬科动物气味对黑田鼠婚配行为、觅食和繁殖活动的作用,提出鼬科动物气味能改变田鼠类动物的婚配行为。

根田鼠(*Microtus oeconomus*)是中亚青藏高原高寒草甸地区田鼠亚科的优势啮齿类动物,为各种脊椎动物捕食者所捕食^[8~10]。捕食虽对根田鼠的空间行为和种群波动具有明显的调节作用^[11],但有关捕食对根田鼠行为的作用未见报道。

鉴于国内外此类研究的现状,为分析捕食风险对根田鼠类动物社会行为和交配行为的作用,进而探讨捕食抑制田鼠类动物繁殖的原因,本文采用银狐气味模拟根田鼠的捕食风险环境,在实验室条件下,对根田鼠的交配行为和社会行为进行了研究。

1 材料与方法

本研究于 1997 年 4~5 月份,在中国科学院西北高原生物研究所动物生态学实验室进行。实验动物为根田鼠,捕自中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站地区,饲养于 TPX-CP-4 聚丙烯不锈钢网罩透明饲养笼(46cm×31cm×20cm),将雌体和雄体随机配对进行繁殖,以木屑为巢垫物,脱脂棉为巢材;供以充足的兔颗粒饲料(北京饲料厂出品)和饮水,光照周期为 12L:12D,室温为 20±1℃。实验个体为性成熟的雄体及经产、未怀孕的雌体。将实验个体随机分成银狐气味组 and 对照组,且体重相近,实验组:W♀=27.4±3.0g, W♂=45.7±5.6g;对照组:W♀=28.5±2.9g, W♂=45.2±6.8g。雄性银狐 4 只,来自青海省畜牧兽医科学院养狐厂。用蒸馏水将银狐粪便和尿液过滤稀释至 25 倍,以细纱布除去固体物质,以其气味为捕食风险源。以蒸馏水作为对照。

在中立竞技场进行行为测定。中立竞技场为 2 个 40cm×40cm×40cm 有机玻璃箱,其间以 3.5cm×3.5cm×20cm 有机玻璃管连接,以便实验个体在竞技场两端自由地活动。实验前,对锯末喷洒气味,实验时,均匀地将有气味的木屑撒在竞技场的一端,将实验个体分别置于管道的两端 1~2min,开通连接管,采用焦点取样法(focal sampling),以便携式 PC-1501 计算机,按预先编制的行为谱,测定各种行为的发生频次及累积时间。每次测定时间为 40min。

参照 Esa 和 Ylönen^[7], Ronkainen 和 Ylönen^[6]以及 Dewsbury and Hartung^[12]对行为的定义,编列社会行为谱。各种行为名称及定义如下:

交配行为 爬胯(mount)、插入(intromission)、抽动(thrust)、射精(ejaculatory)动作,交配行为参数为

爬跨潜伏期 (mount latency, ML) 试验开始至第 1 次爬跨或插入的时间 (s); 插入潜伏期 (intromission latency, IL) 试验开始至第 1 次插入的时间 (s); 射精潜伏期 (ejaculation latency, EL) 从系列开始至射精的时间 (s); 爬跨频率 (mount frequency, MF) 每系列的爬跨次数; 插入频率 (intromission frequency, IF) 每系列的插入次数; 抽动频率 (thrust frequency, TF) 每系列的抽动次数; 射精频率 (ejaculation frequency, EF) 每次试验中的射精次数; 射精型抽动 (ejaculatory thrust, ET) 爬跨中射精型抽动的次数。

社会行为 一般动作 (general activity), 为静止或活动; 相互亲密 (amicable interaction), 为个体之间以鼻相接触或相互伏卧; 探究 (investigating), 为接近异性、嗅异性身体及阴部; 攻击行为 (aggressive behaviour), 包括恐吓和攻击; 自我修饰 (self-grooming), 为舔自己的身体或阴部。

由于行为变量为非正态分布, 故采用 Whitney-Mann *U* 检验银狐气味对根田鼠行为数据的作用。以 Pearson's χ^2 with Yates's 检验组间变量的差异性。行为数据分析为 SPSS10.0 软件执行。

2 结果

2.1 交配行为

根田鼠交配行为的各种参数值 (表 1)。在交配过程中, 根田鼠插入时具有多次抽动和射精, 但并非每次都射精, 尤其在最初交配时。雄性在射精前具有多次插入, 作为田鼠属动物的基本特征, 根田鼠在较短的时间 (217.9±45.0 S) 内即完成第 1 次交配, 平均射精频率为 3.5±0.4。根田鼠的射精迅速, 插入较少, 但抽动较多, 单次抽动平均为 13.4±2.0。

在交配行为观察试验中, 实验组 17 对根田鼠, 有交配行为者占 12%, 完成射精系列仅为 1.76±0.37 次; 对照组 17 对根田鼠 94% 有交配行为, 完成的射精系列为 3.71±0.86 次, 二者交配行为发生的频次差异极显著 ($\chi^2=15.32, P<0.000$)。

2.2 社会行为

2.2.1 行为的频次 银狐气味处理组根田鼠的攻击行为和自我修饰行为发生的频次较对照组者存在差异, Whitney-Mann *U* 检验结果, 表明二者的这些行为发生频次差异显著 ($P<0.05$) (表 1)。在婚配期, 处理组雌体的攻击性更强, 频次显著增加 ($P<0.05$), 两性个体的自我修饰行为频次更低, 而对照组者则更活跃。然而, 其它行为发生的频次未达到显著水平 ($P>0.05$) (表 1)。说明银狐气味对根田鼠雌体攻击行为的发生频次具促进作用 ($P<0.05$), 而对两性的自我修饰行为发生的频次具有显著的 ($P<0.01$) 抑制作用 (表 1)。

2.2.2 行为的累积时间 与对照组比较, 银狐气味处理组各种社会行为的累积时间存在明显的性别差异 (表 2)。银狐气味条件下, 雌体对雄体攻击行为的累积时间 (127.94s) 显著地增加 ($P<0.05$), 雄体攻击行为的累积时间 (2.94s) 变化不显著; 两性间亲密行为累积时间虽有增加, 但未达到显著水平 ($P>0.05$); 雄体探究行为的累积时间 (347.53s) 极显著地增加 ($P<0.01$), 而雌体体者 (51.94s) 亦有增加, 但不显著 (表 2)。相应地, 由于雌体与雄体交配成功率低, 对自我修饰行为的累积时间, 雌体者

表 1 根田鼠交配行为的各种参数值 (M±1SE) *
Table 1 Several parameter values (M±1SE) of copulatory behaviour for root voles

变量 Variables	射精系列 Ejaculatory series		
	1	2	3
爬跨潜伏期 Mount latency	217.9±45.0 (16)		
插入潜伏期 Intromission latency	260.6±54.2 (16)		
射精潜伏期 Ejaculatory latency	103.5±24.3 (16)		
射精频率 Ejaculatory frequency	3.5±0.4 (16)		
插入频率 Intromission frequency	1.8±0.3 (15)	2.1±0.4 (14)	2.1±0.5 (13)
抽动频率 Thrust frequency	21.3±2.6 (16)	23.6±2.2 (16)	24.9±4.9 (14)
单次抽动 Thrust/Intromission	12.6±1.6 (16)	14.5±1.8 (16)	13.0±2.5 (13)
射精型抽动 Ejaculatory thrust	2.2±0.4 (16)	1.4±0.1 (16)	1.9±0.3 (13)

* 括号中的数为样本数 Sample sizes are given in parentheses

(38.35s)及雄体者(70.94s)的降低均极显著($P<0.01$)。银狐气味对雌体攻击行为以及雄体探究行为的累积时间具有促进作用;而对两性的自我修饰行为的累积时间具有抑制作用。

表1 银狐气味条件下根田鼠行为频率(M±1SE)的Whitney-Mann U检验*

行为变量 Behavioural variables	雌性 Females			雄性 Males		
	银狐气味	对照	P	银狐气味	对照	P
	Silver fox odor	Control		Silver fox odor	Control	
一般动作 General activity	88.94±8.76 (17)	82.54±4.61 (17)	0.892	81.18±7.40 (17)	86.38±5.10 (17)	0.182
攻击行为 Aggressive behaviour	115.65±25.52 (17)	46.29±6.53 (17)	0.038	1.65±0.87 (17)	1.38±0.64 (17)	0.812
探究 Investigating	22.65±6.19 (17)	26.38±3.78 (17)	0.114	85.71±9.12 (17)	70.08±5.62 (17)	0.394
亲密行为 Amicable behaviour	16.59±4.10 (17)	11.29±1.96 (17)	0.557	15.35±3.88 (17)	11.42±1.93 (17)	0.812
自我修饰 Self-grooming	4.59±1.65 (17)	12.92±1.35 (17)	0.013	6.65±1.37 (17)	17.13±2.13 (17)	0.000

* 括号内数字为样本数 Sample sizes are given in parentheses

表2 银狐气味条件下根田鼠行为累积时间(s)(M±1SE)的Whitney-Mann U检验*

行为变量 Behavioural variables	雌性 Females			雄性 Males		
	银狐气味	对照	P	银狐气味	对照	P
	Silver fox odor	Control		Silver fox odor	Control	
一般动作 General activity	2040.24±61.53 (17)	2083.75±40.42 (17)	0.563	1805.59±77.19 (17)	1750.46±62.21 (17)	0.865
攻击行为 Aggressive behaviour	172.94±42.68 (17)	41.54±6.51 (17)	0.026	2.94±1.63 (17)	2.88±1.48 (17)	0.973
探究 Investigating	51.94±15.77 (17)	37.96±5.38 (17)	0.812	347.53±49.38 (17)	181.92±28.59 (17)	0.009
亲密行为 Amicable behaviour	115.76±32.57 (17)	37.25±9.88 (17)	0.326	123.24±33.56 (17)	38.00±7.42 (17)	0.474
自我修饰 Self-grooming	38.35±17.02 (17)	126.21±18.53 (17)	0.003	70.94±17.99 (17)	168.63±22.66 (17)	0.017

* 括号内数字为样本数 Sample sizes are given in parentheses

3 讨论

本研究结果表明银狐气味可降低根田鼠交配行为发生的比例,改变其社会行为。此与Esa和Ylönen^[7]有关捕食风险条件下,田鼠亚科啮齿动物行为发生改变结论相同。

田鼠亚科啮齿动物不同种的交配行为的模式极端多样^[13]。基本交配行为(copulatory behaviour)格局包括3种水平的爬胯行为:爬胯(无插入)、插入(爬胯,插入并抽动而无射精)和射精(爬胯、插入、抽动以及射精)这些模式组成了相互独立的射精系列,每系列以一次射精为结束,组成交配行为的基本单位。

根据Dewsbury^[13]的分类模式,根田鼠属于#11模式(无限制、抽动、多次插入和多次射精,但有时射精前无多次插入),类似的还有加州田鼠(*Microtus californicus*),草原田鼠(*M. pennsylvanicus*),松田鼠(*M. pinetorum*)和黄颊田鼠(*M. xanthognathus*)等^[12]。

捕食风险对根田鼠的交配行为具有显著的抑制效应。在银狐气味作用条件下,17对根田鼠中仅有2对根田鼠发生交配行为,相对于对照组的16对差异极显著($P<0.01$)。根田鼠在交配过程中,根田鼠插入时具有多次抽动和射精,但并非每次都射精,尤其在最初交配时。雄性在射精前具有多次插入,作为田鼠属动物的基本特征,根田鼠在较短的时间(217.9±45.0s)内即完成第1次交配,平均射精频率为3.5±0.4。根田鼠的射精迅速,插入较少,但抽动较多,单次抽动平均为13.4±2.0。实验组仅有2对根田鼠发生交配行为,因此,对万寿菊数据无法进行更加详细的比较,但实验组根田鼠完成第1次交配的时间超过1500s,比对照组者明显增加。

在银狐气味条件下,根田鼠的社会行为的反应存在明显的性别差异。动情雌体吸引雄体的嗅觉信号可增加其被捕食的敏感性^[14],因此,两性繁殖价(reproductive cost)并不相等^[3]。在捕食风险条件下,雌体极力地回避交配,其攻击行为的频次和累积时间显著增加($P < 0.05$);而雄体受到捕食风险的影响尚未明显,其探究行为虽在频次上未达到显著水平,但其累积时间却极显著增加($P < 0.01$),而就是因为雄体探究行为的增加才导致雌体的攻击行为频次和累积时间显著上升。

发情期可改变雌性啮齿动物的行为^[14],且发情本身亦需要增加活动,从而使其对捕食风险更脆弱。此外,与雄性田鼠寻找配偶的方式相同,捕食者也利用嗅觉信号寻找猎物,跟随发情雌体^[14]。然而,通过拒绝交配,雌体则减少可作为鼯科动物定位雌体及其巢区的主信号。同时,避免交配和照顾后代。照顾后代意味着在巢区附近的高觅食活动,造成雌体需要双倍的能量,缺乏食物的时间延长,进而增加捕食风险^[15]。Ylönen^[4]认为,包括嗅觉信号,增加活动,和高声的发情在内的田鼠交配能增加婚配个体的脆弱性。因之,在高捕食风险条件下,雌体抑制交配行为是最佳对策。

参考文献

- [1] Lima S L and Dill M L. Behavioural decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can. J. Zool.*, 1990, **68**:619~640.
- [2] Sih A, Krupa J and Travers S A. Experimental study on the effects of predation risk and feeding regime on mating behavior of the water strider. *Am. Nat.*, 1990, **135**:284~290.
- [3] Ronkainen H and Ylönen H. Behaviour of cyclic bank voles under risk of mustelid predation: do females avoid copulation? *Oecologia*, 1994, **97**:377~381.
- [4] Ylönen H. Weasels, *Mustela nivalis* suppress reproduction in cyclic bank vole *Clethrionomys glareolus*. *Oikos*, 1989, **55**:138~140.
- [5] Korpimäki E, Norrdahl K and Valkama J. Reproductive investment under fluctuating predation risk: microtine rodent and small mustelids. *Evol. Ecol.*, 1994, **8**:357~368.
- [6] Ylönen H and Ronkainen H. Breeding suppression in the bank vole as antipredatory adaptation in a predictable environment. *Evol. Ecol.*, 1994, **8**:658~666.
- [7] Esa K and Ylönen H. Suppressed breeding in the field vole *Microtus agrestis*: an adaptation to cyclically fluctuating predation risk. *Behav. Ecol.*, 1995, **6**(3):311~315.
- [8] Pearson L. Optimal foraging: the difficulty of exploiting different feeding strategies simultaneously. *Oecologia*, 1985, **67**:338~341.
- [9] XIA W P(夏武平). Abrief introduction to the fundamental characteristics and the work in haibei research station of alpine meadow ecosystem. In: XIA W P(夏武平)ed. *Corpus of Alpine Meadow Ecosystem International Science Colloquium* (in Chinese). Beijing: Science Press, 1988. 1~14.
- [10] Lin Y K and Batzli G O. Predation on voles: an experimental approach. *J. Mamm.*, 1995, **76**(4):1003~1012.
- [11] NIE H Y(聂海燕), LIU J K(刘季科), SU J P(苏建平). Field experimental studies on the multifactorial hypothesis of population system regulation for small rodents: the effects pattern of food availability and predation on spacing behaviour of root voles and the function on spacing behaviour in population regulation. *Acta Theriologica Sinica* (in Chinese)(兽类学报), 1995, **15**(1):41~52.
- [12] Dewsbury D A and Hartung T G. Copulatory behaviour of three species of *Microtus*. *J. Mamm.*, 1982, **63**:306~309.
- [13] Dewsbury D A. Diversity and adaptation in rodent copulatory behaviour. *Science*, 1975, **190**:947~954.
- [14] Cushing B S. Estrous mice and vulnerability to weasel predation. *Ecology*, 1985, **66**:1976~1978.
- [15] Ylönen H, Jedrzejewska B, Jedrzejewski W, et al. Antipredatory behaviour of *Clethrionomys voles*- 'David and Goliath' arms race. *Ann. Zool. Fenn.*, 1992, **29**:207~216.