

小型哺乳动物种群周期性波动的外因调节假说

张志强, 王德华*

(中国科学院动物研究所 农业虫鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100080)

摘要:对小型哺乳动物种群数量周期性波动的外因调节假说进行介绍, 概述了食物假说、捕食假说和复合因子假说的主要内容和研究进展。在少数生存环境严酷的小型哺乳动物种群中, 食物假说能解释它们的周期性数量波动现象, 可能作为调节因子起作用, 但难以说明低数量期的确切机制, 对于大多数小型哺乳动物而言, 它更可能作为限制因子。捕食假说解释了北欧芬诺斯坎底亚地区某些种群的周期性波动, 尤其是捕食的间接效应已引起许多学者的关注, 但也有不支持该假说的证据。对于复合因子假说, 近年颇受学者重视, 其中验证食物和捕食交互及累加作用的实验证据较多, 有的研究还包括气候、种间竞争、空间或社会行为等因素。有关复合因子的实验研究, 尽管工作是困难和艰巨的, 花费也是巨大的, 但所得结果却极有价值, 为深入理解种群动态调节理论提供了一个合理而有效的手段。

关键词:小型哺乳动物; 种群调节; 食物假说; 捕食假说; 复合因子假说

The role of extrinsic factors in the regulation of periodic population dynamics in small mammals

ZHANG Zhi-Qiang, WANG De-Hua (State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100080, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(6): 1279~1286.

Abstract: This paper reviewed the new progress in the theory and hypothesis of population regulation in small mammals, focusing on the food hypothesis, predation hypothesis and multi-factorial hypothesis. The food hypothesis includes the role of food quantity, food quality and plant secondary compound in the regulation of population dynamics. In some species that lived in extreme environments, food might be a regulatory factor of the periodic population dynamics. However, food may very likely act as a limiting factor for most small mammals. The predation hypothesis has been considered to be a hopeful hypothesis for explaining the population cycles of some small mammals, with a particular emphasis on some voles and lemmings in the Scandinavian region. The predation hypothesis states that the direct and/or indirect effects of specialist predators on reproductive and physiological activities of northern arvicoline rodents are the cause of the periodic population fluctuation. There is also some evidence against the predation hypothesis. For the multi-factor hypothesis, some experimental manipulation demonstrated that the independent and additive effects of food availability and predation could cause the population cycles in some small mammals, sometimes combining with climate, interspecific competition, space and/or social behaviors. Though the multi-factor hypothesis has been considered as a most promising approach to study the population cycles of small mammals, due to logistic difficulties in the field and excessive expenditure, there is still not enough evidence to support this hypothesis. Additionally, it is difficult to identify the dominant factor(s) that could cause the periodic population fluctuations of small mammals. In spite of these difficulties, the multi-factor hypothesis should be an effective and reasonable way to solve the

基金项目:中国科学院知识创新工程重要方向和领域前沿资助项目(KSCX2-SW-103, KSCX2-1-03, KSCX3-IOZ-06); 中国科学院生物科学与生物技术研究特别支持费资助项目(STZ-01-06)

收稿日期:2003-04-25; **修订日期:**2003-12-20

作者简介:张志强(1973~), 男, 辽宁辽中人, 博士生, 讲师, 主要从事脊椎动物生理生态学研究。现在工作单位: 安徽农业大学畜牧水产学院。

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: wangdh@panda.ioz.ac.cn

Foundation item: The Innovation Program of Chinese Academy of Sciences (No. KSCX2-SW-103, KSCX2-1-03, KSCX3-IOZ-06) and Special projects of Chinese Academy of Sciences (No. STZ-01-06)

Received date: 2003-04-25; **Accepted date:** 2003-12-20

Biography: ZHANG Zhi-Qiang, Ph. D. candidate, Assistant professor, mainly engaged in vertebrate physiological ecology. E-mail: Zhangzq@panda.ioz.ac.cn

enigma. At last, we made some suggestions on how to advance the research on the population regulation of small mammals in China.

Key words: small mammals; population regulation; food hypothesis; predation hypothesis; multi-factor hypothesis

文章编号:1000-0933(2004)06-1279-08 中图分类号:Q141,Q143,Q958 文献标识码:A

种群调节理论是种群生态学最重要的理论和核心问题。自从 Elton^[1]发表第一篇关于啮齿动物种群数量变动规律的论文以来,至今已有近 80a 的历史。对有关学说,学者们迄今仍争论不休,难以达成共识。纵观种群调节理论的发展历史,它大致经历了 3 个阶段:第 1 阶段从 19 世纪 20 年代 Elton 首先认识到鼠类的数量变动具有周期性至 20 世纪 50 年代为止,主要强调外部因素的作用,以对自然种群的宏观描述和直观分析为主,积累了一些鼠类数量周期性波动的例证;第 2 阶段从 20 世纪 50 年代初至 90 年代末,关于实验种群的研究和实验方法的应用受到了学者的重视,提出了一系列解释种群数量变动规律的内因性假说,如 Christian 的内分泌调节学说、Chitty 的遗传调节学说以及 Wynne-Edwards 的行为-领域学说等,许多学者试图从个体的生理、生化和遗传结构的变化来探讨种群动态的调节机制^[2];第 3 阶段从 20 世纪 90 年代开始,由于新技术和新方法的大量应用,以及交叉学科和边缘学科的相互渗透,小型哺乳动物种群数量波动及调节机制研究进入了一个全新的历史时期,以田鼠类(voles)、旅鼠类(lemmings)动物和美洲兔(*Lepus americanus*)为代表,学者们从不同层次和角度对种群调节理论进行了探讨,既有通过对长期积累资料的统计分析、解释和模型化,以预测种群未来动态方面的研究^[3];也有深入到个体生理生化和分子水平的研究,以探究种群调节的分子机理^[4]。

关于小型哺乳动物种群调节理论的研究进展,我国学者曾有过评论^[2,5,6],但所用文献绝大部分是 20 世纪 90 年代以前的,且鲜见对外因调节理论的完整论述;国外在此领域也仅有几篇评论^[7,8]。20 世纪 90 年代以后,由于研究工作的不断深入,许多学者从不同角度总结了已取得的成就。Batzli^[9]在 1992 年对小型哺乳动物种群的周期性波动问题进行了总结,他认为,至少有 22 种假说曾解释过田鼠亚科啮齿动物的周期性波动现象,在过去的 40a 中有超过 1000 篇的论文曾探讨过种群调节问题;Krebs^[10]对小型哺乳动物种群周期性波动理论的已有成果作了总结,并对未来的研究方向提出了建议;Wolff^[11]从进化角度,阐述了哺乳动物种群调节中雌性领域性、扩散和生殖抑制的重要作用;Boonstra 等^[12]以田鼠属动物和美洲兔为例,探讨了小型哺乳动物种群的低数量期问题;Hanski 等^[13]总结了 1991 年以来适用于芬诺斯坎底亚(Fennoscandia)地区的捕食假说的进展。

在自然界中,很多外部环境因子都能对种群的数量波动产生影响,如食物、捕食者、气候、种间竞争和寄生等。本文在文献的基础上,重点介绍为大多数学者所关注的食物假说(Food hypothesis)、捕食假说(Predation hypothesis)和复合因子假说(Multi-factorial hypothesis)的主要观点及存在的主要问题。

1 食物假说

食物假说检验的因子包括:食物数量(food quantity)、食物质量(food quality)和植物次生化合物(plant secondary compounds)。

食物数量假说认为,食物可利用性的变化能引起种群数量变化^[14],添加食物能增加种群的数量,而食物匮乏则导致种群数量下降或崩溃^[15]。在我国伊春地区,害鼠中的优势种棕背鼯(*Clethrionomys rufosanus*)每 3a 大发生一次,据认为与红松(*Pinus koraiensis*)的 3a 丰欠周期有关^[16]。也有实验表明^[17],对西岸田鼠(*Microtus townsendii*)种群添加食物,虽然个体体重增加,种群内繁殖个体比例加大,密度增高,但仍不能阻止它们与未添加食物的种群同步崩溃。在美洲兔低数量期,对其种群添加人工食物,结果也没有产生任何反应^[18]。

食物质量假说认为^[19],尽管食物数量很丰富,但如果缺乏营养元素,如氮、磷、钠、钾会阻止种群繁殖,引起种群内个体的死亡。这一假说以 Pitelka 的营养物恢复学说(nutrient recovery hypothesis)为代表,它很好地说明了寒漠带旅鼠(*Lemmus trimucronatus*)数量的周期性变化^[20]。少数几例把食物供应与覆盖度相分离的实验,揭示了食物质量对某些田鼠类和旅鼠类种群数量调节起着非常重要的作用。黄腹田鼠(*Microtus ochrogaster*)种群在栖息地覆盖度最大时密度最低(高草原),但高质量食物的可利用性最差^[21]。在北极,苔原植物的覆盖度通常极低,Batzli 等^[22]认为,旅鼠类对喜好植物的可利用性有差异,大多数是由于它们对栖息地利用的模式不同。同时,Batzli 和 Lesieutre^[23]在北极苔原内的分析表明,在几种不同的栖息地类型内,通过高质量食物的可利用性能很好地预测根田鼠(*Microtus oeconomus*)和歌田鼠(*Microtus miurus*)的相对密度。显然,可利用食物的质量能强烈地影响不同栖息地内鼠类的丰度,至少会影响旅鼠类和田鼠类中的某些种类的数量波动。啮齿类可能在食物可利用性较高和覆盖度较低的地方,取食更多^[9]。

植物次生化合物对动物有 3 种作用,即有毒、阻碍消化、抑制或刺激繁殖^[24]。在食物匮乏时,取食植物次生化合物可能对种群数量有调节作用^[2]。在一些田鼠类和旅鼠类种群的高峰期,由于植物对高强度取食压力的反应以及起防御作用的次生化合物的产生,高峰期后的低数量期可能与食物质量的恶化有关^[24,25]。Seldal 等^[25]发现高强度取食诱导的蛋白酶抑制物在植物中是

高的,它们可能在种群的高峰期和衰减期影响欧旅鼠(*Lemmus lemmus*)的存活和繁殖。与之相反,Klemola 等^[26]发现黑田鼠(*Microtus agrestis*)种群的循环相位(增长与衰减)与其胰脏和肝脏大小无关(此前预测,在衰减期对蛋白酶抑制物高水平消费的动物,这些器官较重)。当田鼠类种群被引入到曾有过高密度、经过度取食后的食物补充量逐渐变好的地区,结果未发现食物质量对种群统计学有负效应^[27,28];而 Agrell 等^[29]对田鼠类的研究却发现食物质量差对生殖有负效应。造成这些差异的原因,可能与研究地点的栖息地不同和实验的季节有关。Sinclair 等^[30]对美洲兔的研究表明,相对于美洲兔的数量变化,植物次生化化合物的含量或者无变化,或者与所预测的美洲兔数量完全呈反比改变。综上所述,植物质量的改变并非是导致这些动物维持低数量期的原因^[12]。

就啮齿类食物的可利用性对种群周期性的作用,Turchin 和 Batzli^[31]以美国阿拉斯加 Point Barrow 地区的旅鼠类为例,提出 8 种从简单到中等复杂程度的啮齿类-植物相互作用关系的模型及几个基本原理,但未对这些模型中有关食物可利用性及质量对种群动态的作用进行深入分析。他们认为食物供应的逻辑斯蒂增长假设可能仅对几个种合适,例如食苔藓的旅鼠类。许多田鼠亚科啮齿动物食物补充量的动态通过线性初始再生长(linear initial regrowth)模型能更好地加以描述,它展示了全球范围稳定的动态。如果实际情况如此,对于大多数北方或温带的田鼠类,它们多年的种群周期不可能用与食物补充量的动态的相互作用来解释。然而,Turchin 和 Batzli^[31]认为,食物在种群动态中的角色不只限于产生周期,一个包括植物、啮齿类和它们的特化捕食者的三营养级(tritrophic)模型,提示该系统内持续波动所必需的直接的密度制约是由食物限制造成的。他们对西伯利亚旅鼠(*Lemmus sibiricus*)和植物之间的相互作用用数学模型进行了模拟,用经验数据对其中的大多数参数进行了估计,结果表明其周期(4a 或 7a)与实际情况(4a)较为接近,振幅(1~390 只/hm²)亦相近,给食物假说提供了某些理论证据。然而,因为模型内解释周期的关键事件发生于整个冬季,而对旅鼠类的冬季生物学仍所知甚少,因此应谨慎对待这个结论。

目前食物假说仅被少数实验所支持,如在严酷的北极地区和食种子的动物中,食物可能会成为直接的调节因子。现在,越来越多的学者相信,食物只有与捕食或社会行为或其它相关因素耦合时,才能发挥调节作用^[6,10]。

2 捕食假说

捕食假说认为捕食可能决定了鼠类波动的振幅和周期,捕食一方面阻止种群急速增长;另一方面加速种群下降及保持低数量期。捕食者除了存在直接捕获猎物的效应外,还存在间接的作用,即通过间接亚致死效应对种群的数量能产生长期的影响。通常特化捕食者会导致种群数量的周期性波动,泛化捕食者能保持种群数量的稳定。一般认为,食肉兽比猛禽的捕食作用更大。

捕食假说的发展经历了曲折的过程,而每一次认识的深化和新的实验证据的提出,都促进了已有问题的解决,现在已引起越来越多学者的注意。在啮齿类研究的早期,已有学者认为捕食者能保持北方(boreal)和北极地区小型啮齿类的规则性波动^[14]。Volterra 和 Lotka 提出的捕食者-猎物模型促进了此领域的研究,而随后的几十年,许多学者却认为捕食者的存在并不能引起啮齿类的周期性波动^[7,32]。原因是早期关于捕食者和啮齿类波动的观点在两个处理上是简单化的,一方面未考虑到不同捕食者在生态学上的差异,另一方面假设所有的小型啮齿类种群基本上表现出相同的动态^[13]。直至 20 世纪 70 和 80 年代,致力于小型啮齿类种群动态研究的生态学家们逐渐意识到,所有的捕食者不都属于同一种类型,所有的啮齿类种群也并非都以相同的方式波动。Andersson 和 Erlinge^[33]对捕食者作了明确的区分,分为留居型特化捕食者(resident specialist)、游牧型特化捕食者(nomadic specialist)和泛化捕食者(generalist)3 种类型。这种划分标准,促进了研究工作的不断深入。以后,由于间接亚致死效应的存在,人们逐渐认识到,捕食者除有直接效应外,还有间接效应。

2.1 捕食者的直接效应

关于捕食者的直接效应,至今仍有争论。一般认为,捕食者的存在能解释猎物种群的衰减期,但难以解释低数量期^[12]。Framstad 等^[34]用时间序列的临界值模型,对欧旅鼠进行分析,强调了低数量期的特殊性,认为它的存在不可能与特化捕食者的效应有关。Sonerud^[35]发现,在挪威,尽管鼯鼠类与田鼠亚科啮齿动物同步衰减(这与捕食者导致衰减期的意见相一致),但鼯鼠类较田鼠类恢复得快(因为两个群体具有相同的潜在种群增长率,这与捕食导致低数量期的意见不一致)。他得出了捕食者不会导致田鼠类的低数量期,或是在整个低数量期有选择地杀掉它们(但不是鼯鼠)的结论。已知在低数量期间缺少猎物的存在,Boonstra 等^[12]认为第二种情况不太可能发生。Mihok 等^[36]在加拿大马尼托巴湖,用无线电遥测带项圈的田鼠类,实际上所有消失的动物中,95%的信号都得到了恢复,说明伶鼬(*Mustela nivalis*)的捕食不能解释猎物持续的低数量期。Norrdahl 和 Korpimäki^[37]在芬兰用同样的方法发现,伶鼬是造成田鼠类衰减期死亡的主要原因,但在整个低数量年份或递增年却不是这样。在格陵兰东北部,Sittler^[38]发现鼬类(mustelid)捕食并不能导致环颈旅鼠(*Dicrostonyx groenlandicus*)3a 的低数量期。Marcström 等^[39]在瑞典两个岛屿上去除哺乳类捕食者(狐和貂处于低密度,但不包括鼬类动物),没有发现对田鼠周期有影响,在被研究的两个周期中,一个周期田鼠的低数量期持续超过 2a。这些结果是否限于岛屿条件或缺少鼬类的去除尚不清楚,但对于检验捕食能否影响低数量期的实验,这类去除实验确实起到了模型的作用。在位于楚克其海(Chukchi Sea)的一个大型岛-弗兰格尔岛(Wrangell Island)(~5200km²)上,鄂毕环颈旅鼠(*Dicrostonyx torquatus*)和西伯利亚旅鼠经历 4~5a 的周期,后者显示

出 3a 的低数量期^[40]。然而,这个岛没有留居型特化捕食者(不包括鼬类)。据估计,其它种的捕食者,也仅在夏天活动,在高峰年杀死不足 10% 的旅鼠,衰减年为 18%^[41]。所以,无论是鼬类,还是其它的捕食者看起来都不是导致低数量期的必要条件^[12]。

支持捕食者能直接调节种群密度的证据主要来自芬诺斯坎底亚(芬兰、瑞典和挪威)地区的研究成果^[12~13, 42~43]。该证据主要包含 3 方面的要素:一是在芬诺斯坎底亚地区和北欧其它地方,关于啮齿类种群动态颇为惊人的地理模式的描述:南部区域显示了较大范围的栖息地破碎化,具有非周期性的田鼠种群,看起来由泛化捕食者调节;北部区域具有较少范围的栖息地破碎化,具有周期性的田鼠种群,被认为由特化捕食者,特别是鼬类来调节。Heikkilä 等^[44]认为鼬类与田鼠亚科啮齿动物的同步波动,明显是由捕食引起的。自从 20 世纪 80 年代中期,在芬兰拉普兰的大部分地区,黑田鼠是周期性波动的主要的田鼠类之一,由于未知的原因,现已很少观察到它的周期,好象已经停止了^[45, 46];而作为主要捕食者之一的伶鼬,也已经很难见到了。而原来有周期的彼此相关联的欧鼯(*Clethrionomys glareolas*)和红背鼯(*C. rutilus*),现在它们的周期也消失了,这可能与上述黑田鼠出人意料的结果相似。Hanski 等^[46]认为,鼬类的消失可以解释为什么会发生此类现象。二是通过捕食假说对这些模式的一个解释,这首先被 Hanski 等^[47]广泛地加以公式化。Hanski 等^[48]提出,在芬诺斯坎底亚地区,啮齿类种群的多年波动是由于鼬类捕食者导致的延迟的密度制约的结果,并且是混沌的。在芬诺斯坎底亚的北方林区,伶鼬和黑田鼠是该地区多种群落中的关键的特化捕食者和主要的猎物种,Hanski 等^[13]对该地区的捕食者-猎物系统进行了分析。他们认为,用独立的野外数据可使基础的模型参数化,它能较好地预测已观测到的动态的主要特征。包括泛化种和游牧的鸟类捕食者的扩展模型,它正确地预测了芬诺斯坎底亚啮齿类波动的地理梯度变化,即振幅和周期自南向北降低。这些地理变化是由于泛化种和游牧捕食者的密度随着纬度而改变造成的,这些纬度改变具有使啮齿类动态保持稳定的作用。Hanski 等^[13]还评论了关于捕食假说其它观测到的、模型的和实验的结果,认为该假说较好地解释了芬诺斯坎底亚地区啮齿类波动的大范围模式,并对它在北半球其它地区的应用进行了探讨。三是野外研究的新证据,主要由 Korpimäki 及其合作者在芬兰西部的工作所提供。他们证明,由于鸟类的捕食,田鼠类发生了直接的密度制约性的死亡;而鼬类的捕食,则使田鼠类发生延迟的密度制约性的死亡^[49, 50]。Steen^[51]用无线电遥测带项圈的根田鼠(*Microtus oeconomus*),结果证明衰减期根田鼠种群的死亡,大部分是由于鼬类的捕食,这与捕食假说相一致。Klemola 等^[52]在芬兰西部用伶鼬和白鼬(*Mustela erminea*)对黑田鼠和另一种田鼠(*Microtus rossiaemeridionalis*)去除捕食者的实验证明,田鼠的身体状态不受实验操作影响,但减少捕食者,可增加雌体的繁殖,主要是由于怀孕比例的增高。说明在对照地区内的高捕食风险抑制了自由生活的田鼠的生育。在实验操作之前,未去除捕食者和对照地区内的田鼠性比没有差异,但去除捕食者之后,在受控的对照地区内田鼠的性比偏雄,揭示鼬类倾向于杀死雌鼠。他们提供了两种可能同时起作用的机制,一种适应性解释是:在高捕食风险下,田鼠可以权衡它们目前的生殖投资以便为下一步的生育做准备;一个更简单的解释是:鼬类倾向于杀死怀孕的雌鼠。在田鼠种群内,抑制剩余者的生育和选择性地杀死雌鼠,都会导致正在繁殖的个体处于较低的比例。所以,鼬类捕食者的存在能使田鼠的种群增长延缓。

关于捕食者-猎物系统对种群周期的直接作用,Stenseth 等^[53]用统计模型分析了美洲兔和猞猁(*Lynx lynx*)以往的资料,认为它们之间的周期性数量动态是不对称的,除猞猁对美洲兔的周期有影响外,还包括许多其它的影响因素;而猞猁作为特化捕食者,主要受美洲兔的影响。对美洲兔来说,它的模型为三维的时间序列模型,即植物-美洲兔-猞猁;而猞猁则是二维的,即美洲兔-猞猁。Stenseth 等^[54]又将野外观察与统计和数学模型相结合,以临界值自回归模型(threshold autoregressive model),分析了 1821 年以来的 21 次周期的数据,提出了捕食者-猎物系统的新理论:具时滞的密度制约性调节导致周期性波动,而通过增长期和衰减期的功能反应强弱变化的相依赖型(phase-dependence)导致周期性的非线性过程。

2.2 捕食的间接效应

作为捕食的直接后果,在捕食者和猎物之间,最明显的作用是猎物种群内的死亡率。最近,捕食者的间接效应也已被认识到^[55]。捕食风险可能改变哺乳动物猎物的活动量,例如巢区(home range)和栖息地的利用,觅食和生殖方式等^[9, 56]。捕食角色转变的观点与间接亚致死效应有关,猎物通过对捕食风险的反应,可能影响生殖适合度最终导致低数量期。

Hik^[55]提出了对捕食敏感性的觅食假说(predation-sensitive foraging hypothesis),来解释美洲兔衰减期在行为上的反应。他认为,美洲兔能估计不同栖息地内的捕食风险,在种群衰减期间,它试图通过限制到重覆盖度的地区活动,以使被捕食的概率最小化。与隐蔽性好相关的是低质量的食物。因而,美洲兔为了在种群衰减期间存活下来,会交替进行生殖(如果选择生殖,在生育季节前需要有高质量的越冬草料)。Hik^[57]发现,在南 Yukon 地区,在衰减期的高捕食风险下,美洲兔的冬季活动会发生转移,它从有丰富的、质量高的食物和被捕概率最高、更为开阔的地方向只有残余的低质量食物、被捕概率最小的浓密的云杉林移动。这使美洲兔的营养较差,反映在雌兔较低的质量和衰减末期降低的生育力。

Boonstra 等^[58]认为在整个衰减期,高捕食风险所致的慢性应激可以解释美洲兔发生的生殖和生理变化,并且这种应激具有长期的后果。他们发现在整个美洲兔衰减期,慢性应激严重抑制与应激反应相关的所有生理学指标(下丘脑-垂体-肾上腺反应,能量转移,免疫反应,质量损失,生殖的激素反应)。在捕食者衰减 2a 之后,所有的生理指标均明显地改善。低数量期被认为

是在整个衰减期间所经历的高捕食风险的间接效应而导致的一种时滞^[57~59]。这些间接效应给美洲兔留下了不可抹去的印迹,它通过动物生理和神经组分的变化来起作用,主要以脑内(特别是下丘脑和下丘脑-垂体-肾上腺轴)的变化为主^[60, 61]。但也有学者持有不同的意见,Korpimäki 等^[61]和 Ylönen^[55]认为,捕食风险直接与田鼠类的低数量期有关。在整个低数量期的高捕食风险,特别是来自鼬类的捕食将抑制田鼠类的生殖,仅在捕食者稀少时,可使田鼠类种群再一次增长,在低数量期生殖力的降低是基于捕食者存在的选择性反应。Korpimäki 等^[61]对欧鼬长达 9a 的研究结果表明,在捕食者密度高的年份,欧鼬的胎仔数比捕食者密度低的年份少,它的年平均胎仔数与捕食者密度为负相关关系;而在预防捕食者后,雌鼠的妊娠数显著增加。现在,已有实验证明了慢性应激作用的存在^[58]。关于捕食的间接作用,亦已引起国内学者的关注。边疆晖等^①探讨了艾鼬(*Mustela eversmanni*)捕食应激对根田鼠繁殖及子代表型特征的作用。王振龙等^[62]报道了艾鼬气味对根田鼠社会行为和繁殖的影响。

3 复合因子假说

由于单因子假说需要其它条件等同的假设,这很少符合自然界的实际情况,只有复合因子假说才能充分阐明各种因子的相对重要性。自 Lidicker^[63]提出复合因子调节种群动态的模型以来,复合因子假说又可分为两派:一派以捕食和食物因子为主,有时还有气候因子的作用;另一派以食物、捕食和社会行为为主。社会行为可能与食物资源有关,但关键是它能否将种群密度控制在食物和天敌所决定的最大环境容纳量之下。

无论在实验室还是在野外条件下,自 Hilborn 等^[64]1982 年提出重复的析因实验设计后,学者们普遍认为它是探讨种群限制问题的重要研究方法,尤其是关于捕食和食物交互作用的报道较多^[65~68]。从 1984 年开始,Desy 等^[65]以黄腹田鼠为例,采用重复的 2×2 析因实验设计,验证了高质量食物的可利用性和捕食对其种群动态独立的和累加的效应。实验结果表明,附加高质量食物可使黄腹田鼠的身体生长率、种群内成体的比例、成年雄性身体大小、繁殖活动、新生个体和种群密度明显增加,但在 3a 的任一研究过程中,食物的可利用性对其存活和性比均无影响。预防捕食者可使成体的存活、新生个体和种群密度明显增加,但对生长、种群年龄结构或繁殖无直接影响。附加食物和预防捕食者对种群密度大体上具有累加的和均等的效应。对身体生长率和成体大小的影响是食物和捕食者仅有的明显的交互作用,捕食者的存在看起来对附加食物田鼠的生长反应起抑制作用,这可能是因为它活动受到了更多的限制,所以较少取食的结果。由于黄腹田鼠和草原田鼠(*Microtus pennsylvanicus*)之间存在干扰竞争,在 Desy 等^[65]工作的基础上,Batzli 等^[9]决定在下一步实验除了食物和捕食之外,再加上竞争的效应,并提出了新复合因子理论。草原田鼠在高密集草丛看起来支配黄腹田鼠,在低疏的草丛则相反。新的复合因子假说包括食物、捕食和在行为上的竞争的交互作用的效应。对于黄腹田鼠,他们期望通过较好的食物能减少它的竞争性行为;通过预防捕食者,能增加其活动能力;通过草原田鼠的存在,能使黄腹田鼠的攻击性行为 and 扩散增加。在附加食物和(或)捕食者存在时,通过草原田鼠对黄腹田鼠进攻性遭遇次数和扩散总数的竞争的实际结果,黄腹田鼠的密度应该较低。他们现在正在做重复的 $2 \times 2 \times 2$ 析因实验,以弄清楚是否支持这个预测及其交互作用。在国内,刘震^②及杨月伟^③以重复的 $2 \times 2 \times 2$ 析因实验设计,在野外围栏条件下,检验了捕食、食物、种间竞争及空间行为,以及交互作用对东方田鼠(*Microtus fortis*)种群动态的效应与机制,对新复合因子理论进行了探讨。

刘季科等^[66]采用重复的 2×2 析因实验设计,在野外围栏条件下,测定了食物可利用性、捕食和空间行为及其交互作用对青藏高原根田鼠种群动态的独立的和累加的效应。结果表明:附加高质量的食物能明显地提高根田鼠的种群密度,而对种群补充量的作用较弱,仅接近显著水平;预防捕食者不仅能显著地作用于种群密度,更能强烈地影响种群补充量。这与 Desy 等^[65]的结果不同,后者认为食物与捕食对其种群密度和补充量的独立作用强度处于同一数量级。Krebs^[67]对美洲兔的研究结果表明,在周期的高峰期和衰减期,预防捕食者和附加食物使其密度分别增加了 2 倍和 3 倍,既预防捕食者又附加食物则使其密度增加了 11 倍。营养增强加速了植物生长,但美洲兔的种群密度并不增加,食物和捕食一起具有更强的累加效应,这表明一个三营养级的交互作用产生了美洲兔的周期。这与 Keith 的结果相近^[68],即食物和捕食的交互作用是导致美洲兔种群波动的重要因子,

① Bian J H. Effects of predation stress on reproduction and maternal predation stress on their offspring phenotype characteristic in root voles. Northwest Plateau Institute of Biology Chinese Academy of Sciences. Doctor Degree Dissertation. 2001. 179

② Liu Z. Studies on the new multifactorial hypothesis of population system regulation in small mammals: the effect patterns of food availability, predation and interspecific competition on population dynamics and spatial behaviour for reed voles, *Microtus fortis*. Zhejiang University. Master Degree Dissertation. 2002. 106

③ Yang Y W. Studies on population system regulation in microtine redents: patterns and mechanisms of effects of interaction factors on population dynamics and spacing behaviour in reed voles, *Microtus fortis*. Chinese Academy of Sciences. Doctor Degree Dissertation. 2002. 137

但 Krebs 的实验不支持 Keith 的按顺序排列的 2 因子模型,后者认为食物短缺效应之后接着发生的捕食效应导致了种群的衰减期。

Ilo 曾提出一个复合因子作用模式,强调了不同因素可能在种群周期的不同时期起作用。他认为捕食、饥饿及社群压力依次作用导致了旅鼠种群的崩溃。近年,空间行为已经引起一些学者的兴趣。Krebs^[10]认为,对田鼠类和旅鼠类,空间的社会概念可能较食物概念更为重要,但尚需更多的实验对这种观点进行验证。

总之,上述 3 个假说各有侧重,食物假说可能只在生存环境严酷的少数小型哺乳动物种群中作为调节因子起作用,对于大多数小型哺乳动物而言,更可能成为限制因子。捕食假说可以解释芬诺斯坎底亚地区某些种群的周期性波动现象,尤其是捕食的间接效应已引起了许多学者的关注,但仍有很多争论。对于复合因子假说,尽管工作是困难和艰巨的,花费也是巨大的,但所得结果却极有价值,将为找出种群周期性波动的规律提供一个合理而有效的途径^[66]。

4 展望

根据 Krebs^[10]及 Batzli^[9]的论述。对于今后的研究,以下 5 方面应该引起重视:

(1)环境因子变化影响种群密度,但对于不同因子的相对重要性尚无统一意见。进一步的工作应通过一个局部尺度的实验和一个大范围尺度物种内和物种间不同地点的对照实验,来验证已提出的假说。无论何时如果可能的话,在足够大的空间尺度上应该给出合理的假设条件以供重复,实验应同时操纵多个因子以验证交互作用的假说,并使来自经验数据的参数模型化,以预测未来种群的动态趋势。

(2)关于围栏效应(fence effect),应考虑围栏大小是否足以能模拟种群的自然过程,生态学家在围栏研究中使用围栏的时间周期是否足以长到经历了自然的动态?从小型哺乳动物种群的围栏实验中能获得的有效推论是什么?

(3)大尺度控制捕食者的研究将详细阐明捕食是如何对周期性种群产生影响的?

(4)栖息地破碎化会消除周期性,原因何在?

(5)对分布于农业围栏-栅栏(fence-rows)附近的田鼠和野鼠种群的动态,可以在保护生物学中作为通道(corridors)和检验集合种群(metapopulation)理论的模型系统加以研究。

References:

- [1] Elton C S. Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects. *Britian Journal of Experimental Biology*, 1924, 2: 119~163.
- [2] Zhang Z B. Population fluctuation and regulation of small mammals. In: Wang Z W and Zhang Z B eds. *Theory and practice of rodent pest management*. Beijing: Science Press, 1996. 145~165.
- [3] Turchin P and Hanski I. Contrasting alternative hypotheses about rodent cycles by translating them into parameterized models. *Ecology Letters*, 2001, 4: 267~276.
- [4] Lochmiller R L. Immunocompetence and animal population regulation. *Oikos*, 1996, 76: 594~602.
- [5] Yang W P and Yang H F. Influences of predators on rodent pests. In: Wang Z W and Zhang Z B eds. *Theory and practice of rodent pest management*. Beijing: Science Press, 1996. 182~203.
- [6] Jiang Y J and Wang D H. Regulation of vole population: invalidity of the food, nutritional, and multi-factorial hypothesis. *Chinese Journal of Ecology*, 1994, 13: 68~70.
- [7] Chitty D. Population processes in the vole and their relevance to general theory. *Canadian Journal of Zoology*, 1960, 38: 99~113.
- [8] Krebs C J and Mayer J H. Population cycles in small mammals. *Advances in Ecological Research*, 1974, 8: 267~399.
- [9] Batzli G O. Dynamics of small mammal populations: a review. In: McCullough D. R. and Barrett R. H. eds. *Wildlife 2001: populations*. London: Elsevier Applied Science. 1992.
- [10] Krebs C J. Population cycles revisited. *Journal of Mammalogy*, 1996, 77: 8~24.
- [11] Wolff J O. Population regulation in mammals: an evolutionary perspective. *Journal of Animal Ecology*, 1997, 66: 1~13.
- [12] Boonstra R, Krebs C J and Stenseth N C. Population cycles in small mammals: the problem of explaining the low phase. *Ecology*, 1998, 79: 1479~1488.
- [13] Hanski I, Henttonen H, Korpimäki E, et al. Small rodent dynamics and predation. *Ecology*, 2001, 82: 1505~1520.
- [14] Elton C S. *Voies, Mice and Lemmings*. Oxford: Clarendon Press, 1942.
- [15] Lack D. *The natural regulation of animal numbers*. London: Oxford University Press, 1954.
- [16] Shu F M, Yang X X, Guo M J, et al. The rodent pest in Yichun forest-region and our opinion of pest-forecasting. *Acta Zoologica Sinica*, 1975, 21: 9~17.
- [17] Taitt M J and Krebs C J. The effect of extra food on small rodent populations II. Voies (*Microtus townsendii*). *Journal of Animal Ecology*, 1981, 50: 125~137.

- [18] Krebs C J, Gillbert B S, Boutin S, *et al.* Population biology of snowshoe hare I. Demography of food-supplemented populations in the south Yukon, 1976-84. *Journal of Animal Ecology*, 1986, **55**: 963~982.
- [19] Pitelka F A and Schultz A M. The nutrient recovery hypothesis for arctic microtine cycles. In: Grisp D J ed. *Grazing in Terrestrial and Marine Environments*. Oxford: Blackwell Science Publication, 1964. 55~68.
- [20] Sun R Y ed. *Principles of Animal Ecology*. Beijing: Beijing Normal University Publishing House, 2001.
- [21] Cole F R and Batzli G O. Nutrition and population dynamics of the prairie vole *Microtus ochrogaster*. *Journal of Animal Ecology*, 1979, **48**: 455~470.
- [22] Batzli G O, Pitelka F A and Cameron G W. Habit use by lemmings near Barrow, Alaska. *Holarctic Ecology*, 1983, **6**: 255~262.
- [23] Batzli G O and Lesieutre C. The influence of high quality food on habit use by arctic microtine rodents. *Oikos*, 1991, **60**: 299~306.
- [24] Bryant J P, Wieland G D, Clausen T, *et al.* Interactions of snowshoe hare and felt leaf willow in Alaska. *Ecology*, 1985, **66**: 1564~1573.
- [25] Seldal T, Andersen K J and Hogstedt G. Grazing induced proteinase inhibitors: a possible cause for lemming population cycles. *Oikos*, 1994, **70**: 3~11.
- [26] Klemola T, Koivula M, Korpimäki E, *et al.* Size of internal organs and forage quality between cycle phases in *Microtus* voles. *Oikos*, 1997, **80**: 61~66.
- [27] Oksanen L, Oksanen T, Lukkari A, *et al.* The role of phenol-based inducible defence in the interaction between tundra populations of the vole *Clethrionomys rufocanus* and the dwarf shrub *Vaccinium myrtillus*. *Oikos*, 1987, **50**: 371~380.
- [28] Ostfeld R S, Canham C D and Pugh S R. Intrinsic density-dependent regulation of vole populations. *Nature*, 1993, **366**: 259~261.
- [29] Agrell J, Erlinge S, Nelson J, *et al.* Delayed density dependence in a small-rodent population. *Proceedings of the Royal Society of London (Section B)*, 1995, **262**: 65~70.
- [30] Sinclair A R E, Krebs C J, Smith J M N, *et al.* Population biology of snowshoe hare III. Nutrition, plant secondary compounds and food limitation. *Journal of Animal Ecology*, 1988, **57**: 787~806.
- [31] Turchin P and Batzli G O. Availability of food and the population dynamics of arvicoline rodents. *Ecology*, 2001, **82**(6): 1521~1534.
- [32] Taitt M J and Krebs C J. Population dynamics and cycles. In: Tamarin ed. *Biology of New World Microtus (Special Publication No. 8)*. Massachusetts: The American Society of Mammalogists, 1985. 567~620.
- [33] Andersson M and Erlinge S. Influence of predation on rodent populations. *Oikos*, 1977, **29**: 591~597.
- [34] Framstad E, Stenseth N C, Bjørnstad O N, *et al.* Limit cycles in Norwegian lemmings: tensions between phase-dependence and density-dependence. *Proceedings of the Royal Society of London (Section B)*, 1997, **264**: 31~38.
- [35] Sonerud G A. What causes extended lows in microtine cycles? *Oecologia*, 1988, **76**: 37~42.
- [36] Mihok S, Lawton T, Schwasrtz B. Fates and movements of meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*) following a population decline. *Canadian Journal of Zoology*, 1988, **66**: 323~328.
- [37] Norrdahl K and Korpimäki E. Effects of predator removal on vertebrate prey populations: birds of prey and small mammals. *Oecologia*, 1995, **103**: 241~248.
- [38] Sittler B. Response of stoats (*Mustela erminea*) to a fluctuating lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*) population in northeast Greenland: preliminary results from a long-term study. *Annals Zoologici Fennici*, 1995, **32**: 79~92.
- [39] Marcström V, Engren E, Kenward R E. The impact of predation on boreal tetraniods during vole cycles: an experiment study. *Journal of Animal Ecology*, 1988, **57**: 859~872.
- [40] Chernyavskii F B. Population dynamics and population indices of *Lemmus sibiricus* and *Dicrostonyx torquatus* on Wrangel Island. *Zoologicheskii zhurnal*, 1979, **58**: 553~563.
- [41] Chernyavskii F B and Dorogoi V I. On the role of predators in the dynamics of lemming numbers (an example from Wrangel Island). In: Kontrimavichus V L ed. *Ecology of mammals of northeast Siberia (In Russian)*. Moskva: Izdatelstvo Nauka, 1981. 32~50.
- [42] Korpimäki E and Norrdahl K. Experimental reduction of predators reverses the crash phase of small-rodent cycles. *Ecology*, 1998, **79**(7): 2448~2455.
- [43] Lambin X, Petty S J and Mackinnon J L. Cyclic dynamics in field vole populations and generalist predation. *Journal of Animal Ecology*, 2000, **69**: 106~118.
- [44] Heikkilä J, Below A and Hanski I. Synchronus dynamics of microtine rodent populations on islands in Lake Inari in northern Fennoscandia: evidence for regulation by mustelid predators. *Oikos*, 1994, **70**: 245~252.
- [45] Henttonen H, Oksanen T, Jortikka A, *et al.* How much do weasels shape microtine cycles in the northern Fennoscandian taiga? *Oikos*, 1987, **50**: 353~365.
- [46] Hanski I and Henttonen H. Predation on competing rodent species: a simple explanation of complex patterns. *Journal of Animal Ecology*, 1996, **65**: 220~232.
- [47] Hanski I, Hansson L and Henttonen. Specialist predators, generalist predators, and the microtine rodent cycle. *Journal of Animal*

- Ecology*, 1991, **60**: 353~367.
- [48] Hanski I, Turchin P, Korpimäki E, *et al.* Population oscillations of boreal rodents: regulation by mustelid predators leads to chaos. *Nature*, 1993, **364**: 232~235.
- [49] Korpimäki E. Regulation of multiannual vole cycles by density-dependent avian and mammalian predation. *Oikos*, 1993, **66**: 359~363.
- [50] Norrdahl K and Korpimäki E. Mortality factors in a cyclic vole population. *Proceedings of the Royal Society of London (Section B)*, 1995, **261**: 49~53.
- [51] Steen H. Untangling the causes of disappearance from a local population of root voles, *Microtus oeconomus*: a test of the regional synchrony hypothesis. *Oikos*, 1995, **73**: 65~72.
- [52] Klemola T, Koivula M, Korpimäki E, *et al.* Small mustelid predation slows population regrowth of *Microtus* voles: a predator reduction experiment. *Journal of Animal Ecology*, 1997, **66**: 607~614.
- [53] Stenseth N C, Falck W, Bjornstad O N, *et al.* Population regulation in snowshoe hare and Canadian lynx: Asymmetric food web configurations between hare and lynx. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 1997, **94**: 5147~5152.
- [54] Stenseth N C, Falck W, Chan K S, *et al.* From patterns to processes: Phase and density dependencies in the Canadian lynx cycle. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 1998, **95**: 15430~15435.
- [55] Ylönen H. Vole cycles and antipredatory behaviour. *Trends in Ecology and Evolution*, 1994, **9**: 426~430.
- [56] Koskela E and Ylönen H. Suppressed breeding in the field vole (*Microtus agrestis*): an adaption to cyclically fluctuating predation risk. *Behaviour Ecology*, 1994, **6**: 311~315.
- [57] Hik D. Does risk of predation influence population dynamics? Evidence from the cyclic decline of snowshoe hares. *Wildlife Research*, 1995, **22**: 115~129.
- [58] Boonstra R, Hik D, Singleton G R, *et al.* The impact of predator-induced stress on the snowshoe hare cycle. *Ecology Monographs*, 1998, **79**(5): 371~394.
- [59] Boonstra R and Singleton G R. Population declines in the snowshoe hare and the role of stress. *General and Comparative Endocrinology*, 1993, **91**: 126~143.
- [60] Sapolsky R. Why stress is bad for your brain. *Science*, 1996, **273**: 749~750.
- [61] Korpimäki E, Norrdahl K and Valkama. Reproductive investment under fluctuating predation risk: microtine rodents and small mustelids. *Evolutionary Ecology*, 1994, **8**: 357~368.
- [62] Wang Z L and Liu J K. Effects of steppe polecat (*Mustela eversmanni*) odor on social behaviour and breeding of root voles (*Microtus oeconomus*). *Acta Zoologica Sinica*, 2002, **48**: 20~26.
- [63] Lidicker, W Z. Regulation of numbers in small mammals populations historical reflections and a synthesis. In: *Populations of Small Mammals Under Natural Conditions (Special Publication No. 5)*. Pymatunning Labarary Ecology, 1978. 122~141.
- [64] Hilborn R and Sterns S C. On inference in ecology and evolutionary biology: the problem of multiple causes. *Acta Biotheoretica*, 1982, **31**: 145~164.
- [65] Desy E A and Batzli G O. Effects of food availability and predation on prairie vole demography: a field experiment. *Ecology*, 1989, **70**: 411~421.
- [66] Liu J K, Su J P, Liu W, *et al.* Field experimental studies on the multifactorial hypothesis of population system regulation for small rodents: an analysis of effects of food availability and predation on population dynamics of root vole. *Acta Theriologica Sinica*, 1994, **14**: 117~129.
- [67] Krebs C J, Boutin S, Boonstra R, *et al.* Impact of food and predation on the snowshoe hare cycle. *Science*, 1995, **269**: 1112~1115.
- [68] Keith L B. Dynamics of snowshoe hare population. In: Genoways, ed. *Current Mammalogy*. New York: Plenum Press, 1990.

参考文献:

- [2] 张知彬. 鼠类种群数量的波动与调节. 见:王祖望,张知彬主编. 鼠害综合治理的理论和实践. 北京:科学出版社,1996. 145~165.
- [5] 杨卫平,杨荷芳. 天敌对鼠类种群的影响. 见:王祖望,张知彬主编. 鼠害综合治理的理论和实践. 北京:科学出版社,1996. 182~203.
- [6] 姜永进,王德华. 浅谈田鼠亚科动物的种群调节-食物、营养及复合因子假说. 生态学杂志,1994, **13**: 68~70.
- [16] 舒凤梅,杨习兴,郭明江,等. 伊春林区鼠害与预报意见. 动物学报, 1975, **26**: 266~273.
- [20] 孙儒泳编著. 动物生态学原理(第3版). 北京:北京师范大学出版社,2001.
- [62] 王振龙,刘季科. 艾鼬气味对根田鼠社会行为和繁殖的影响. 动物学报, 2002, **48**: 20~26.
- [66] 刘季科,苏建平,刘伟,等. 小型啮齿动物种群系统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, 1994, **14**: 117~129.