

# 根田鼠攻击行为模式及其进化稳定对策分析

聂海燕<sup>1, 2</sup>, 刘季科<sup>1\*</sup>

(1. 浙江大学生命科学学院, 杭州 310012; 2. 中南林学院生命科学学院, 株洲 412006)

**摘要:**在捕食和附加食物交互作用条件下,测定根田鼠种群攻击水平与种群参数之间的关系,应用对策论分析攻击行为的模式。通过观测 165 对实验个体的攻击行为,发现体重和繁殖特征决定根田鼠个体的攻击水平。体重较大个体及繁殖个体的攻击频次最高。攻击水平的性别差异显著。Kruskal-Wallis 单侧秩方差检验结果表明,雄体攻击水平显著高于雌体。攻击水平与种群密度呈负相关关系,但不显著。与留居个体比较,扩散个体的攻击性弱。高质量的附加食物可降低根田鼠的攻击水平,捕食者的存在不直接影响攻击水平。根田鼠的攻击行为属仪式化非伤害行为。ESS 的鹰-鸽对策模型分析结果与实验结果一致;不同处理种群 ESS 集的鹰型对策者比例有显著差异,环境条件愈差,取胜的价值愈大,种群中鹰型对策者比例愈高。有捕食者、无附加食物(+P, -F)种群的环境条件最差,鹰型对策者比例最高,为 0.40;次为无捕食者、无附加食物(-P, -F)种群,为 0.33;有捕食者、有附加食物(+P, +F)种群,为 0.18;无捕食者、有附加食物(-P, +F)种群的环境条件最优越,鹰型对策者比例最低,为 0.17。验证了捕食和食物交互效应能改变田鼠类动物攻击行为格局及对策模式的假设。

**关键词:**根田鼠;攻击行为;进化稳定对策;食物;捕食

## Demographic implications and ESS analysis of aggressive behavior of root voles

NIE Hai-Yan<sup>1, 2</sup>, LIU Ji-Ke<sup>1</sup> (1. College of Life Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310029; 2. College of Life Sciences, Central South Forestry University, Zhuzhou, 412006). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(7): 1406~1412.

**Abstract:** The demographic implications and strategy of aggressive behavior of root voles under different food, predation treatments were analyzed by using statistical methods and game theory models. In ethological laboratory, the following 8 behaviors of animals captured from experimental enclosure were recorded: (1) Threat—raising forelegs and stretching head, shaking forelegs, grinning and screaming; (2) Upright—hind legs standing straight, body extending, the two individuals facing each other closely during mutual upright; (3) Lunge—one individual stretching head toward the other, leaping from ground, attacking and biting each other; (4) Boxing—the upright individual striking head and shoulders of the other one; (5) Wrestle—this behavior occurred rapidly and it was difficult to tell the launcher; (6) Chase—one individual pursuing the other, often ended with one jumping on to the other's rear violently; (7) Retreat—one individual fleeing away from the approaching or attacking individual; (8) Approach—one individual moving toward the other to a distance shorter than 5cm. Among which threat, lunge and chase were initiative and non-defensive, or obviously aggressive. Therefore, the total counts of threat, lunge and chase was calculated as to stand for the relative aggression level of individuals. The experimental results showed that body weight and reproductive condition determined aggression status of root voles. The heavier and reproductively active individuals exhibited typical aggressive behavior more frequently. The aggression level of male root voles was significantly higher than that of female root voles according to the result of one-way Kruskal-Wallis test. Aggression levels under different treatments were negatively but not significantly correlated with population densities. The aggression level of dispersers was lower than that of

基金项目:国家自然科学基金资助项目(3870345, 30270242);湖南省青年骨干教师基金资助项目

收稿日期:2003-10-25;修订日期:2004-12-10

作者简介:聂海燕(1966~),女,江西,博士生,副教授,主要从事行为生态学和进化生态学研究。E-mail: niehaiyan@eyou.com

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: liujike-228@163.com.

致谢:本项研究承蒙中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站提供实验条件,在野外实验数据收集过程中,曾得到魏美才、刘伟、苏建平和王溪老师的大力帮助,在此表示衷心的感谢

Foundation item: National Natural Science Foundation of China(No. 3870345, 30270242)

Received date: 2003-10-25; Accepted date: 2004-12-10

Biography: NIE Hai-Yan, Ph. D. candidate, Associate professor, mainly engaged in behaviour ecology and evolutionary ecology.

residents. Additional high quality food reduced aggressive behavior of root voles. Predation did not affect aggression level of root voles. The conventional agonistic behavior of root voles was ritualized non-injurious behavior. The experimental results of aggressive behavior of root voles were consistent with the prediction from ESS Hawk-Dove model, i. e. the proportion of “hawks” in root vole populations under unfavorable conditions was higher than those of root vole populations under favorable conditions: Hawk proportion was 0.40 in +P, -F population, 0.33 in -P, -F population, 0.18 in +P, +F population, 0.17 in -P, +F population.

**Key words:** *Microtus oeconomus*; root vole; aggressive behavior; evolutionary stable strategy; food; predation

文章编号:1000-0933(2004)07-1406-07 中图分类号:Q958 文献标识码:A

同种动物个体间的攻击(aggressiveness)是其为争夺资源、领域以及配偶而采取的斗殴行为(agonistic behavior)。在两个雄体的争斗中,取胜者常获得配偶、统治权、领域等渴望的利益,与失败者比较,能以更高的频率将其基因遗传给后代,自然选择的结果应最大限度地发展有效武器以进行全面战争(total war)。然而,大量的观察和实验发现,同种个体间的常规争斗(conventional fighting)为仪式化非伤害行为(ritualized non-injurious behavior, RNIB),亦即在每场争斗中,动物采用有限战争的策略,很少使用致命性的武器,常以获胜者占优势地位、失败者退却而告终,争斗双方无一遭受致命的创伤或死亡,即使在争夺很有价值的资源时亦如此<sup>[1]</sup>。

群选择(group selection)论<sup>[2, 3]</sup>将此类行为解释为物种水平的自然选择。Huxley<sup>[3]</sup>认为,争斗行为的不断升级、激化,将导致个体严重受伤,进而不利于物种的生存。然而,依据自然选择论,采取以强对强的报复对策(strategy of retaliation)对个体有利。因此,Maynard Smith 和 Price 等个体选择(individual selection)论者认为,群选择论不能解释自然选择压力的条件下,个体之间如何逐步进化为仪式化非伤害的常规争斗。Maynard Smith 和 Price<sup>[4]</sup>创造性地将对策论引入动物行为的研究中,提出进化稳定对策(evolutionarily stable strategy, ESS)理论。当种群内所有个体都采取某对策后,若其它对策者不能侵入该种群,则该对策在进化上是稳定的,此即 ESS。ESS 是不可被其它策略替代的策略,当种群完全由 ESS 对策者组成时,ESS 对策者的适合度将大于所有突变对策者的适合度<sup>[4, 5]</sup>。ESS 理论从个体水平的自然选择角度分析同种个体间的常规争斗行为为何是仪式化非伤害行为。

当前,动物行为的对策分析是行为生态学家广泛关注的焦点,对策论和 ESS 理论已广泛地应用于昆虫<sup>[6~9]</sup>、灵长类等大型哺乳动物的社会行为研究中<sup>[1, 10, 11]</sup>。然而,有关小型啮齿动物空间行为(spacing behavior)对策论和 ESS 理论的研究还未见报道。本文试图应用 ESS 理论的鹰-鸽对策模型分析根田鼠(*Microtus oeconomus*)的攻击行为模式,探讨根田鼠种群攻击水平变化与捕食和食物的关系,旨在检验捕食和食物交互效应能改变田鼠类动物攻击行为格局及对策模式的假说。

## 1 实验设计与研究方法

### 1.1 野外围栏设计

本项研究的野外围栏位于中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站地区。定位站地处北纬 37°29′~37°45′,东经 101°12′~101°33′,位于祁连山东段冷龙岭南麓,大通河河谷西北部。海拔 3200~3400m,无四季之分,仅有冷暖季之别,冷季漫长而寒冷,暖季短暂而气温稍高;温度年差较小,日差悬殊,太阳辐射强烈,为典型的高原大陆性气候。年平均气温约为-2℃,1 月平均气温-13.0℃,极端最低气温-31.5℃,7 月平均气温 12.3℃,极端最高气温 27.5℃。年降水量为 500mm。植物生长期 130~140d。研究地区的植被为高原地带性和山地垂直地带性类型,由高寒草甸、高寒灌丛及沼泽植物组成。主要群系为金露梅(*Potentilla fruticosa*)灌丛,矮嵩草(*Kobresia humilis*)草甸,垂穗披碱草(*Elymus nutans*)草甸,以及华扁穗草(*Blysmus sinocompessus*),青藏苔草(*Carex moorcroftii*)沼泽化草甸等。

本项研究的样地设在垂穗披碱草草甸的弃耕地内,为原生植被破坏之后的次生类型。主要植物为垂穗披碱草,高原早熟禾(*Poa alpigena*),高山唐松草(*Thalictrum alpinum*),矮嵩草及金露梅。该植被类型土壤疏松、湿润、肥沃;植被总覆盖度为 60%~80%,植株高 15~30cm,叶层高 10cm 左右,为根田鼠良好的自然栖息地。优势植物垂穗披碱草质地柔软,营养丰富。粗蛋白含量为 10.05%~28.65%,脂肪含量为 3.79%~9.41%,纤维含量为 14.08%~44.11%,水分为 58.58%~72.46%,主要矿物质元素磷的含量为 0.23%~4.27%,为根田鼠优先选择的食物项目<sup>[12]</sup>。

栖息于研究地区的啮齿动物除根田鼠外,尚有高原鼯鼠(*Myospalax baileyi*),高原鼠兔(*Ochotona curzoniae*)及甘肃鼠兔(*O. cansus*)。分布于研究地区的鸟类和兽类捕食者有红隼(*Falca tinmuculus*),大鵟(*Bulteo hemilasius*),香鼬(*Mustala altaica*),艾鼬(*M. eversmanni*),狼(*Canis cupus*),红狐(*Vulpes vulpes*)及藏狐(*V. errilatus*)等,其优势种类为大鵟,红隼,香鼬和艾鼬。

围栏总面积为 0.15 hm<sup>2</sup>,由 8 个 0.15 hm<sup>2</sup> (50m×30m)小栏组成。围栏由 2 m×1m 的 δ0.5 镀锌钢板构成,钢板埋入地下 0.5m,地上部分为 1.50m。钢板之间以型号为 L 45×45 的角钢固定。在每一小栏对角线的两端设立 3.00m×0.30m×0.30m 的

扩散沟(dispersal sink),以避免围栏效应(fence effect)<sup>[13]</sup>。扩散沟与围栏之间的三角地块为去除面积(removal area)<sup>[14, 15]</sup>,田鼠通过扩散沟可进入去除面积。一些研究结果表明,田鼠能越过扩散沟形成的屏障<sup>[16, 17]</sup>。在每一小栏内,以 5m×7m 的格局设立置笼站(trapping station),在每个置笼站附近置放 1 只小型木质捕鼠笼,去除面积内仅放置 3 只鼠笼,每栏共放置鼠笼 45 只。以两个重复的 2×2 因子设计处理捕食和食物的水平。4 种处理依次为-*P*, +*F*:无捕食者,有附加食物;+*P*, +*F*:有捕食者,有附加食物;-*P*, -*F*:无捕食者,无附加食物;+*P*, -*F* 有捕食者,无附加食物,即对照。为预防鸟类捕食者侵入,在-*P*, +*F* 及-*P*, -*F* 两组围栏的顶部悬挂 3cm×3cm 网格的渔网(西安渔具厂制造)。并以 φ10cm×250cm 的木柱支撑渔网的顶部。在+*P*, +*F* 及+*P*, -*F* 两组围栏的顶部不悬挂渔网,且在其外围及其之间的钢板上,每隔 10m 设置 1.2m×0.3m 的缺刻,以便兽类捕食者进出。同时,在有缺刻处外围设置捕鼠笼,以监测穿越围栏的田鼠。附加食物为 TK-10 型兔饲料(上海饲料厂出品),该饲料具有根田鼠生长和繁殖所需的能量和营养。附加食物置于 500ml 的玻璃食物罐内。在各附加食物围栏,在每一行奇数置笼站附近放置食物罐。每小栏共放置食物罐 24 只。每周更换 1 次食物罐的食物,使添加的食物保持新鲜。

在去除围栏内原有的根田鼠留居个体以及非靶种类高原鼫鼠、高原鼠兔和甘肃鼠兔后,在每小栏内随机分配 5 对实验个体作为实验种群的建立者(founders),此配置约为研究地区根田鼠自然种群密度的中等水平<sup>[18]</sup>,初始种群的建立者为在实验室出生的 3~5 月非同胎个体。

### 1.2 实验动物攻击行为的测定程序

供攻击行为测定的个体是在围栏内出生的新个体,并在建立者置入围栏 5 周后,在种群达到一定数量的时期进行行为测定,以便选择更多实验个体。

在野外条件下,难于对小型哺乳类的个体攻击水平做出准确的测定<sup>[19]</sup>,因此,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 50cm×26cm×30cm 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 厚的木屑以及少量的碎玉米作为动物的巢垫。玻璃缸置于暗房内。为便于观测,在玻璃缸上方约 1m 处,悬置 1 支 40 W 荧光灯。观测在距玻璃缸 50cm 远的绿色布帘上的小孔前进行。

在同一处理中的各诱捕期内,对每只个体的观测不超过两次,且每次为不同的冲突者。每个体相继观测的间隔时间为 30min。观测中,在提起活动隔板之前,给以 3min 的调整时间使根田鼠探测巢室,然后,提起活动隔板,观测 10min。每次观测结束后,将根田鼠放入蹄状盒式塑料养鼠笼内,并供给充分的碎玉米和饮水。1~2h 内,带回捕获地点释放。每次观测后,用肥皂水清洗玻璃缸,以除去玻璃缸内聚集的气味。

观测中,参照 Hoffmann 等<sup>[20]</sup>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,或尖叫;②直立(upright),后腿立直,躯体伸长,在相互直立中,两个体的面部非常靠近;③冲击(Plunge),一个体向另一个体伸头,双脚离地跳跃,冲击,争斗双方撕咬;④拳击(boxing),直立者以其前肢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逃避(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。其中,恐吓、冲击及追逐为主动的非防卫性反应,具有最明显的攻击性。因此,在一双冲突者的遭遇战中,将恐吓、冲击和追逐次数的总和定义为攻击计数,作为每一个体的相对攻击水平<sup>[20]</sup>。

### 1.3 Hawk-Dove 对策模型的构建

参照 Maynard Smith 和 Price<sup>[43]</sup>的 Hawk-Dove 对策模型,建立根田鼠种群成年雄体攻击行为的盈利矩阵 (payoff matrix),并求其 ESS 解。

## 2 结 果

1990 年 6~10 月在 20 周的诱捕期中,于 4 种处理条件下,在实验室测定 165 对一双冲突者的攻击行为。其中,雌-雌 78 对,雌-雄 35 对,雄-雄 52 对。

### 2.1 种群密度与种群攻击水平

由于雌体攻击行为受繁殖状态的影响较大,仅以雄体的攻击计数作为种群的攻击水平。根田鼠种群密度与其攻击计数的 Spearman 秩相关分析结果表明,种群密度与攻击计数呈负相关关系,除-*P*, +*F* 种群相关显著外( $r = -0.532, n = 18, P = 0.028$ ),其它种群相关均不显著(+*P*, +*F* 种群,  $r = -0.329, n = 20, P = 0.151$ ; -*P*, -*F* 种群,  $r = -0.183, n = 9, P = 0.606$ ; +*P*, -*F* 种群,  $r = -0.112, n = 5, P = 0.823$ )。

### 2.2 雄性体重与攻击行为

在一双雄体的攻击行为观测中发现,体重较大的个体在攻击争斗中占据主动地位,最后成为优势者,体重相对较小的个体成为从属者。体重与攻击计数的相关关系分析结果表明,体重与攻击计数呈显著的正相关( $r = 0.375737, n = 52, P = 0.01$ )。

### 2.3 性别与攻击水平

经过 35 场雌-雄个体之间攻击行为的观测发现,雌-雄个体间的攻击性极弱,因此,不予分析,仅分析同性别个体间的攻击行为。为避免不同处理条件对攻击行为的影响,分别比较 4 种处理条件下根田鼠种群雌-雌及雄-雄的攻击计数和平均攻击计数(图 1)。

由于攻击计数为非正态分布参数,且各处理种群测定的雌、雄个体样本数不相等,因此,采用 Kruskal-Wallis 单测秩方差分析检验零假设(null hypothesis),各处理种群雌-雌与雄-雄之间攻击计数无显著差异。其结果为: +P, +F 种群,  $H=2.029, df=1, P<0.25$ ; -P, +F 种群,  $H=5.023, df=1, P<0.025$ ; -P, -F 种群,  $H=14.438, df=1, P<0.005$ ; +P, -F 种群:  $H=6.818, df=1, P<0.01$ 。分析结果表明,除 +P, +F 种群外,零假设被排除,亦即不同处理条件下根田鼠种群雌-雌和雄-雄之间攻击计数的差异极显著。

2.4 繁殖与攻击水平

繁殖状况对根田鼠种群的攻击水平影响极大,处于繁殖活动期的个体攻击频次更多。哺乳雌体的攻击计数大于非繁殖个体,常将对手追逐得四处逃窜,即使对体重较大的对手也如此。 $t$  检验结果表明,繁殖个体与非繁殖个体攻击计数差异显著( $t=11.885, df=50, P=0.0026$ )。

2.5 捕食及食物交互作用与攻击水平

Kruskal-Wallis 单侧秩方差分析检验零假设的结果(表 1)说明,不同处理根田鼠种群攻击计数无显著差异( $H=24.12, df=3, P<0.001$ )。显然,分析结果排斥了零假设,亦即不同处理种群的攻击计数的差异极显著。比较不同处理根田鼠种群的平均攻击计数,附加食物种群的平均攻击计数(18,14) 低于无附

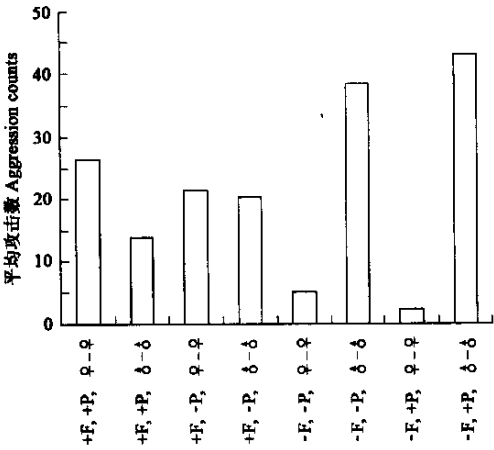


图 1 不同处理根田鼠种群雌体及雄体平均攻击计数  
Fig. 1 Average aggression counts of root voles under different treatments  
处理符号同表 1 Treatment code is as same as table 1

表 1 不同处理根田鼠种群攻击水平的 Kruskal-Wallis H 检验*								
Table 1 H test of Kruskal-Wallis for aggression levels of root vole populations under different treatments								
处理 Treatment	+P, -F		+P, -F		+P, -F		+P, -F	
	观测值 Experiment Data	秩 Rank	观测值 Experiment data	秩 Rank	观测值 Experiment data	秩 Rank	观测值 Experiment data	秩 Rank
攻击记数 Aggression Accounts	3.00	4.00	32.00	41.00	65.00	49.00	36.00	45.00
	25.00	37.50	53.00	47.00	60.00	48.00	35.00	43.50
	20.00	30.50	13.00	19.50	78.00	51.00	74.00	50.00
	2.00	3.00	25.00	37.50	25.00	37.50	33.00	42.00
	5.00	6.00	11.00	16.00	24.00	35.00	37.00	46.00
	1.00	2.00	35.00	43.50	21.00	32.00		
	13.00	19.50	10.00	14.00	22.00	33.00		
	8.00	10.50	14.00	21.50	23.00	34.00		
	7.00	8.50	16.00	25.50	26.00	40.00		
	6.00	7.00	16.00	25.50				
	25.00	37.50	7.00	8.50				
	90.00	52.00	15.00	23.50				
	10.00	14.00	12.00	17.50				
	0.00	1.00	10.00	14.00				
	12.00	17.50	18.00	28.00				
	4.00	5.00	19.00	29.00				
	8.00	10.50	20.00	30.50				
	9.00	12.00	17.00	27.00				
	15.00	23.50						
	14.00	21.50						
R		323.00		469.00		359.50		220.00

\*  $R_i$  为第  $i$  个处理样本的秩和  $R_i$  is the rank sum of sample from  $i$  treatment; -P, +F: 无捕食者, 有附加食物 no predation, with additional food; +P, +F: 有捕食者, 有附加食物 under predation, with additional food; -P, -F: 无捕食者, 无附加食物 no predation, no additional food; +P, -F 有捕食者, 无附加食物, 即对照 under predation, no additional food, the control



加食物的种群(43,38);而捕食者的存在对根田鼠种群的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,预防捕食者处理种群的平均攻击计数(38)低于有捕食者处理种群(43)。

2.6 攻击对策的模拟

在本项行为观测中,当一个体与另一个体距离<5cm 时,斗殴行为 1~7 频繁地发生,其中冲击及追逐是主动的非防卫性反应,具有明显的攻击性,因此,在一双冲突个体的遭遇战(encounter action)中,将采取此 2 种行为的个体定义为鹰型对策者(hawk);将逃避对手者定义为鸽型对策者(dove)。

对攻击行为进行对策分析,将攻击行为分为投资(cost)和收益(benefit)两部分。假若一个体取胜一场战斗,收益  $V$  单位,若受重伤则投资  $W$  单位,若长时间处于攻击状态,其投资为  $T$  单位。攻击行为的盈利(payoff)是由争斗中的投资或收益引起的结果。根田鼠攻击行为鹰-鸽对策的盈利矩阵列于表 2。

若鹰型对策者攻击鹰型对策者(a),由于争斗场所的其它条件对每个对策者相同,故每一对策者取胜的机会均为 50 : 50;若取胜,获得  $V$  单位;若失败,则支付  $W$  单位。由于两种结果的概率相同,因此,每次遭遇的平均盈利为两个值的平均数,即  $a = (V - W)/2$  单位。

若鹰型对策者攻击鸽型对策者(b),则鹰型对策者总是取胜而不蒙受损失,故鹰型对策者的平均盈利为  $V$  单位,即  $b = V$  单位。

当鸽型对策者遇到鹰型对策者(c),鹰型对策者将攻击鸽型对策者,鸽型对策者退却,既无任何投资又无任何收益,因而鸽型对策者的盈利为 0 单位,即  $c = 0$  单位。

若鸽型对策者与鸽型对策者相遇(d),其争斗场所的其它条件一致,每一对策者均有 50 : 50 的取胜机会,若考虑相互对峙的损耗, $d$  值应为  $V/2 - T$ 。但根据实验观察,根田鼠个体之间相互对峙的行为很少,故  $T \approx 0$ 。因此,平均盈利为  $d = V/2$  单位。根田鼠鹰-鸽对策者的盈利列于表 3。

若种群完全由鸽对策者组成,鹰对策者一旦进入,适合度可增加  $V$ ,鸽型对策者的适合度仅为  $V/2$ 。因此,完全的鸽对策属于进化不稳定对策,易于被鹰对策者侵入;若种群完全由鹰对策者组成,其结果将取决于  $V$  和  $W$  值的相对大小:鹰对策者的平均赢利为  $(V - W)/2$ ,而入侵的鸽对策者的赢利为 0,若  $V > W$ ,则鹰对策者的适合度大于鸽型对策者;反之,若  $V < W$ ,则鸽型对策者的适合度大于鹰对策者的适合度,那么,鸽型对策者能够成功地入侵鹰型对策者的种群。因此,纯鹰对策者种群和纯鸽对策者种群均不是 ESS 种群。由此可见,ESS 种群必定是鹰对策与鸽对策的混合体。

假定鹰型对策者所占的比例为  $p$ ,则鸽型对策者的比例为  $1 - p$ 。种群中鹰型对策者与鸽型对策者随机地遭遇,鸽型对策者的平均盈利  $P_D$  为:

$$P_D = p \cdot c + (1 - p) \cdot d$$
 (1)

鹰型对策者的平均盈利为:

$$P_H = p \cdot a + (1 - p) \cdot b$$
 (2)

当每一纯对策者的平均盈利相等时,两种纯对策的适合度相等,此时,该种群为 ESS 种群<sup>[10]</sup>,即  $P_D = P_H$  时,鹰型对策者与鸽型对策者得到相同的平均盈利。

由上式,联合方程(1)和(2),并将表 3 中  $a, b, c, d$  的值代入,得攻击对策模拟模型:

$$p = (b - d)/(b - d + c - a) = V/W$$
 (3)

由上式可知,当  $W$  值一定时,若取胜的收益值  $V$  越高,则种群中鹰型对策者的比例越大;反之,种群中鸽型对策者的比例越高;当  $V$  值一定, $W$  值升高时, $p$  值降低,即鹰型对策者比例降低。

不同处理根田鼠种群中鹰型对策者所占的比例  $p$  不一(表 4)。显然,鸽型对策者比例为  $1 - p$ 。

表 2 根田鼠种群攻击行为鹰-鸽对策的盈利矩阵

Table 2 Payoff matrix for the hawk-dove game of aggression behavior in the population of root voles

		对 Against	
		鹰型 Hawk	鸽型 Dove
盈利	鹰型 Hawk	$a$	$b$
Payoff to	鸽型 Dove	$c$	$d$

表 3 根田鼠种群成年雄体攻击行为鹰-鸽型对策的盈利\*

Table 3 Payoffs in the Hawk-dove game of aggression behavior in the population of root voles\*

		对 Against	
		鹰型 Hawk	鸽型 Dove
盈利	鹰型 Hawk	$(V - W)/2$	$V$
Payoff to	鸽型 Dove	0	$V/2$

\*  $V$  为获胜值  $V$  is the value of winning;  $W$  为受伤的代价  $W$  is the cost of injury

表 4 不同处理根田鼠种群攻击行为鹰型对策者的比例

Table 4 Proportion of hawks in the populations of root voles under different treatments

处理 Treatments	-P, +F	+P, +F	-P, -F	+P, -F
鹰型对策者比例	0.17	0.18	0.33	0.40
Proportion of hawks				

3 讨论

本项研究表明,繁殖状况与食物对根田鼠攻击水平的作用显著,繁殖个体的攻击水平显著高于非繁殖个体,高质量的附加食物可降低根田鼠的攻击水平,捕食者的存在不直接影响攻击水平。体重对根田鼠雄体的攻击计数及争斗结果影响较大,一次冲突遭遇中,体重较大者攻击性较强,且其争斗的结果总是成为优势者,而体重较小个体最后成为从属者。扩散个体的攻击性较留居个体弱。种群密度与攻击水平的负相关关系,除 $-P,+F$ 种群显著外,其它处理种群均不显著。此结果不支持 Krebs 和 Chitty 的多态行为假设(polymorphic behavior hypothesis)<sup>[21, 22]</sup>。

攻击对策模拟模型的预测结论与实验测定的结果(表 4)一致。不同处理条件下根田鼠种群中鹰型对策者的比例不一, $+P,-F$ 种群最高,为 0.40; $-P,-F$ 种群和 $+P,+F$ 种群居中,分别为 0.33 及 0.18; $-P,+F$ 种群最低,为 0.17。在无附加食物且捕食者存在的处理中,个体需要扩充巢区以获得更多的食物资源及逃避捕食的场所,其  $V$  值最大,领域占有者保护其领域及挑战者入侵该领域的意义均最大,因而,种群中鹰型对策者的比例最大;在附加食物处理条件下,根田鼠个体易于获取生存所需的食物资源,取胜的意义降低,即  $V$  值变小,因而鹰型对策者较无附加食物处理种群明显减少(表 4)。当  $V$  值一定, $W$  值很高时, $p$  值极小,即鹰型对策者比例降低,因此,根田鼠种群的常规攻击行为模式为仪式化非伤害行为。在 4 种处理条件下,鹰型对策者比例均明显低于鸽型对策者(表 4)。

对策论用于探讨相互依赖的几个对手之间的经济和社会问题。进化生物学家将其用于进化生态学的研究<sup>[4,5,11,23]</sup>。目前,对策论已被广泛用于各种复杂的决策分析。进化对策论则是运用对策论的原理和方法研究生物表型特征或表型行为的进化过程,其核心概念是 ESS,它是现代生态学和行为学最重要的理论之一,它几乎适用于一切有利益冲突的决策分析中,因此,一直受到生态学家们的重视,发展甚为迅速。ESS 理论被认为是自 Darwin 以来进化论最重要的发展之一。它将使生态学发生彻底的变革<sup>[23]</sup>。ESS 对策是当种群中大多数个体采用它时,不存在另一对策使个体具有更高的繁殖适合度。因此,可有效地防止背叛种群利益的行为在群体中蔓延和扩散,故在进化上是稳定的<sup>[4]</sup>。迄今为止,ESS 理论不仅被广泛地用于研究诸如动物的仪式化争斗<sup>[4, 24]</sup>,资源领域和求偶场冲突<sup>[5, 9, 11, 25]</sup>,竞争与合作行为<sup>[26]</sup>,生活史对策<sup>[27, 28]</sup>以及利他行为<sup>[29]</sup>等种内进化问题,而且还被用于探讨种间的协同进化<sup>[30]</sup>以及由多物种组成的生物群落、生态系统等高层社会组织的进化过程。然而,实验研究及野外行为观察数据的 ESS 理论分析一直存在着一个悬而未决的难题——赢利矩阵中支付值的量化,迄今,此问题仍是 ESS 理论面临的挑战<sup>[31]</sup>。

References:

[1] Lendrem D W. *Modelling in Behavior Ecology: An Introductory Text*. New York: Columbia University Press, 1984.

[2] Huxley J S. Ritualization of behavior in animals and man. *Phil. Trans. Roy. Soc. B.*, 1966, **251**: 249~71.

[3] Lorenz K. *On Aggression*. London: Methuen, 1966.

[4] Maynard Smith J and Price G R. The logic of animal conflict. *Nature*, 1973, **246**: 16~18.

[5] Maynard Smith J. Evolution and the theory of games. *American Scientist*, 1976, **64**: 41~45.

[6] Davies N B. Territorial defense in the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*): The resident always wins. *Animal Behavior*, 1978, **26**: 138~147.

[7] Riechert S E. Games spiders play I. Behavioral variability in territorial disputes. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1978, **2**: 135~162.

[8] Riechert S E. Games spiders play II. Resource Assessment Strategies. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1979, **6**: 121~128.

[9] Wickman P O and Wicklund C. Territorial defence and its seasonal decline in the speckled wood butterfly *Pararge aegeria*. *Animal Behavior*, 1983, **31**: 1206~1216.

[10] Parker G A. Evolutionarily Stable Strategies. In: Krebs J R and Davies N B, eds. *Behavioral Ecology: An Evolutionary Approach*. 2nd ed. Oxford: Blackwell, 1984. 30~61.

[11] Maynard Smith J. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge Univ. Press, 1982.

[12] Liu J K, Wang X, Liu W. Studies on the nutritional ecology of small herbivorous mammals: patterns of food selection and resource utilization for root voles and Gansu pikas. In: Liu J K and Wang Z W, eds. *Alpine Meadow Ecosystem, Fasc. 3*. Beijing: Science Press, 1991. 111~124.

[13] Krebs C J, Keller B L and Tamarin R H. *Microtus* population biology: demographic changes in fluctuating population of *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* in southern Indiana. *Ecology*, 1969, **50**: 587~607.

[14] Krebs C J, Wingate I, LeDuc J, et al. *Microtus* population of biology: dispersal in fluctuating population of *M. townsendii*. *Canadian Journal of Zoology*, 1976, **54**: 79~95.

[15] Myers J H and Krebs C J. Genetics, behavioral and reproductive attributes of dispersing field voles *M. pennsylvanicus* and *M.*

*ochrogaster*. *Ecological Monographs*, 1971, **41**: 53~78.

- [16] Cole F R and Batzli G O. Influence of supplemental feeding on a vole population. *J. Mamm.*, 1978, **59**: 809~819.
- [17] Ford R G and Pitelka F A. Resource limitation in populations of the California vole. *Ecology*, 1984, **65**: 122~136.
- [18] Liu J K, Liang J R, Zhou X M, *et al.* Communities and quantity of rodents in Alpine Meadow Ecosystems. In: Xia W P ed. *Alpine Meadow Ecosystem*, Fasc. 1. Lanzhou: Gansu People's Publishing House, 1982. 24~43.
- [19] Taitt M J and Krebs C J. Population dynamics and cycles. In: Tamarin, R. ed. *Biology of New World Microtus*. Spec. Publ. Am. Soc. Mammal, 1985, **8**: 567~62.
- [20] Hoffmann J E, Getz L L, Klatt B J. Levels of male aggressiveness in fluctuating populations of *Microtus ochrogaster* and *M. pennsylvanicus*. *Canadian Journal of Zoology*, 1982, **60**: 898~912.
- [21] Chitty D. *Do lemmings commit suicide?: beautiful hypotheses and ugly facts*. New York: Oxford University Press, 1996. 1~268.
- [22] Krebs C J. A review of the Chitty hypothesis of population regulation. *Can. J. Zool.*, 1978, **5**: 2463~2480.
- [23] Dawkins R. Good strategy or evolutionarily stable strategy? In: Barlow G W & Silverberg J ed. *Sociobiology: Beyond Nature/Nurture?* Boulder: Westview Press, 1980. 331~367.
- [24] Sjerps M J and Haccou P. Effects of competition on optimal patch leaving: A war of attrition. *Theor. Popul. Biol.*, 1994, **46**: 300~318.
- [25] Mesterton-Gibbons M. Ecotypic variation in the asymmetric Hawk-Dove Game: When is Bourgeois an evolutionarily stable strategy? *Evolutionary Ecology*, 1992, **6**: 198~222.
- [26] Dugatkin L A, Alfieri M. Guppies and the TIT FOR TAT strategy: preference based on past interaction. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1991, **28**: 243~246.
- [27] Charnov E L, Berrigan D. Dimensionless numbers and the assembly rules for life histories. *Philos. Trans. Roy. Soc. B.*, 1991, **332**: 41~48.
- [28] Hastings A. *Population biology - Concept and models*. New York: Spring-Verlag, 1997.
- [29] Dugatkin L A, Reeve H K. Behavioral ecology and "levels of selection": dissolving the group selection controversy. *Advances in the Study of Behaviour*, 1994, **23**: 101~133.
- [30] Abrams P A, Harada Y, Matsuda H. On the relationship between quantitative genetic and ESS models. *Evolution*, 1993, **47**: 877~887.
- [31] Nowak M A and Sigmund K. Evolutionary dynamics of biological games. *Science*, 2004, **303** (6): 793~799.

#### 参考文献:

- [12] 刘季科, 王溪, 刘伟. 植食性小哺乳动物营养生态学的研究 I. 根田鼠和甘肃鼠兔的食物选择及资源利用模式. 见: 刘季科, 王祖望主编. 高寒草甸生态系统(第3集). 北京: 科学出版社, 1991. 111~124.
- [18] 刘季科, 梁杰荣, 周兴民, 等. 高寒草甸生态系统定位站地区的啮齿动物群落与数量. 见: 夏武平主编. 高寒草甸生态系统(第1集). 兰州: 甘肃人民出版社, 1982. 24~43.