

东方田鼠种群扩散及活动对外部因子的反应格局

杨月伟^{1,2}, 刘季科^{1*}, 刘 震¹

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

摘要:在野外围栏条件下,采用 $2\times 2\times 2$ 析因实验,测定外部因子食物、捕食,以及同域分布物种黑线姬鼠的种间竞争对东方田鼠扩散和活动距离的独立作用及其交互作用的效应。研究表明,在所有的扩散个体中,幼体扩散的比例为 71.0%。雄体扩散的比例为 80.5%。东方田鼠扩散的趋势与其种群密度及补充量的变动一致。食物对扩散具有显著独立作用;捕食对扩散的作用接近显著;种间竞争对扩散的直接效应不显著;食物、捕食与种间竞争交互作用对扩散的效应亦不显著。在诱捕期内雄性的长距离活动比例及其诱捕期间长距离活动比例均显著大于诱捕期内雌性及其诱捕期间的长距离活动比例。不同处理种群间,仅雄体在诱捕期间的长距离活动比例具有显著差异;食物对雄体的长距离活动具有直接和间接(通过密度)的效应;而预防捕食者和竞争物种对不同处理种群雄体的长距离活动则无一致的效应。

关键词:扩散;活动距离;食物;捕食;种间竞争;东方田鼠;黑线姬鼠

文章编号:1000-0933(2005)06-1523-06 中图分类号:Q145,Q581.1 文献标识码:A

Effect patterns of external factors on dispersal and movement in reed vole populations

YANG Yue-Wei^{1,2}, LIU Ji-Ke^{1*}, LIU Zhen¹ (1. College of Life Science, Zhejiang University, Hangzhou 310012, China; 2. College of Life Science, Qufu Normal University, Qufu, 273165, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(6): 1523~1528.

Abstract: We studied the independent and interacting effects of external factors such as food, predation and interspecific competition on the dispersal and moving distance of reed voles, *Microtus fortis*, using a $2\times 2\times 2$ factorial experiment design under the field enclosure from March to December in 2001. The striped field mouse, *Apodemus agrarius*, a sympatric species of reed voles was regarded as a competitive species. Bird predators around the enclosures were observed and recorded every half an hour during the 24 hours after each trapping session. Kinds and numbers of mammal predators were estimated according to their trace or excrement. The minimum number of animals known to be alive was estimated as an index of population density using the calendar of capture method. Voles who had been captured more than once in removing areas in the enclosures were regarded as dispersers. Movement patterns were analyzed using the frequencies of short movement and long movement. The results showed that the proportion of juvenile voles was 71.0% and the proportion of male voles was 80.5% in all dispersers. Trends in the dispersal of the vole were consistent to the variance of population density and recruitment in the voles. The independent effects of food on the dispersal were significant, while those of predation were marginally significant. However the effects of interspecific competition on dispersal were insignificant. The interacting effects of food, predation and interspecific competition on the dispersal of the vole were not significant. The proportion of long distance movement in male voles was larger than that in the females during trapping sessions and between trapping sessions. There were significant differences of the proportion of long distance movement only in males between trapping sessions in different treatments. The effects of food on long distance movement were both direct and indirect (via density). Protection from predation and interspecific competition did

基金项目:国家自然科学基金资助项目(39970133)

收稿日期:2004-05-27;修订日期:2005-01-08

作者简介:杨月伟(1970~),男,山东人,博士,副教授,主要从事种群生态学及进化生态学研究。E-mail:yangyuewei@163.com

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

Foundation item: National Natural Science Foundation of China (No. 39970133)

Received date: 2004-05-27; Accepted date: 2005-01-08

Biography: YANG Yue-Wei, Ph. D., Associate professor, mainly engaged in population ecology and evolutionary ecology.

not show a consistent effect.

Key words: dispersal; movement distance; food; predation; interspecific competition; *Microtus fortis*; *Apodemus agrarius*

扩散(dispersal)是动物生活史中的重要特征之一。扩散可通过对种群遗传结构及种群再分的作用影响种群动态^[1~3],更是调节种群波动的重要因子^[4,5]。在特定地区,扩散可阻止种群的波动^[6,7]。因之,扩散对种群动态的效应已成为种群和行为生态学家关注的研究领域^[8]。

种群外部非生物因子是扩散的外部驱动力之一。个体的巢区因洪水及火灾,或隐蔽条件的缺乏、以及不适温度等而改变。如果原巢区不再具有个体存活及繁殖的条件,被动扩散(reluctant dispersal)的个体便迁移至其它地点,以改善其生存条件。此类由季节变化而导致的扩散是某些物种生活史的主要特征。黄颊田鼠(*Microtus xanthognathus*)每年有两次季节性扩散^[9]。东方田鼠也以季节性的洪水而扩散^[10]。

食物、水和隐蔽条件等是决定栖息地环境容纳量的基本因子。因而,较低的资源水平能引起个体的主动扩散(nonreluctant dispersal)。即使种群密度低于环境容纳量时,上述因子亦可驱动被动扩散。当资源充足时,个体可预测未来资源的缺乏而扩散。由于不同个体获取资源能力的差异,可使个体间潜在可利用性资源的分布不均^[11,12]。在此条件下,虽栖息地的资源能满足更多个体的需要,但某些个体仍面临资源缺乏,而被动扩散。有关捕食及种间竞争对扩散的效应的报道^[13]较少。本项研究采用析因实验设计,在野外围栏条件下,探讨食物和捕食,以及同域分布物种黑线姬鼠(*Apodemus agrarius*)的种间竞争对东方田鼠(*Microtus fortis*)扩散和活动距离的效应。

1 研究方法

1.1 实验样地

本项研究于 2001 年 3~12 月在浙江省清凉峰自然保护区干坑保护站地区进行。有关该区的自然概况见报道^[14]。研究样地设在低洼草甸的弃耕地内,优势草本植物为芒(*Miscanthus sinensis*)、草(*Phalaris arundinacea*)及白茅(*Imperata cylindrica*)等,次为灌木植物水马桑(*Weigela japonica*)、中华绣球(*Hydrangea macrophylla*)及野蔷薇(*Rosa multiflora*)等。植被总覆盖度为 60%~80%。土壤属山地灰化黄棕壤。土层厚,腐殖质丰富,表层松软呈酸性,pH 值为 6.0,硝态氮为 71mg/kg,速效钾为 57mg/kg,缺磷。弃耕地一侧则为经年不断的水溪,其内常有水洼,草丛潮湿,低洼多水,植被茂盛、土壤松软,是东方田鼠良好的栖息地^[15]。

分布于该地区的啮齿动物,除东方田鼠和黑线姬鼠外,尚有白腹巨鼠(*Rattus edwardsi*)、黄毛鼠(*R. losea*)及社鼠(*R. niviventer*)等。

栖息于研究地区的鸟类捕食者主要有鸢(*Milvus korschun*)、苍鹰(*Accipiter gentilis*),长耳(Asio otus)及斑头鸺(*Glaucidium cuculoides*);兽类捕食者有青鼬(*Martes flavigula*)、黄鼬(*Mustela sibirica*)、花面狸(*Paguma larvata*)、大灵猫(*Viverra zibetha*)及小灵猫(*Viverricula indeca*)。爬行类捕食者主要为,乌梢蛇(*Zaocys dnumnaeles*)、赤链蛇(*Dinodon rufozonatum*)、五步蛇(*Agkitrldon actus*)及蝮蛇(*Agakistrodon brevicaudus*)。

1.2 实验围栏及设计

实验围栏总面积为 0.6ha,由 16 个 0.0375(25m×15m)hm² 的小栏组成。采用 0.6m×1m 的机制石棉瓦构建实验围栏,地下部分为 0.4m,地上部分为 0.6m。石棉瓦之间固定紧密。在每一小栏对角线的两端设立 3.00m×0.30m×0.30m 的扩散沟,扩散沟与围栏之间的三角地块为去除地域(removal area)^[16]。此三角地块作为测定扩散个体的扩散库(dispersal sink)。从而有效地避免围栏效应(fence effect)。田鼠能越过扩散沟形成的屏障^[17]。在每一小栏内,以 3m×5m 的格局设立置笼站(trapping station),在每个置笼站附近置放 1 只小型木质活捕鼠笼,去除区域内仅放置 2 只木质鼠笼,每栏共放置 20 只鼠笼。

采用析因设计(factorial design)探讨食物可利用性、捕食及种间竞争的独立及其交互作用对种群空间行为的效应。以重复的 2×2×2 因子设计,处理附加食物、捕食和种间竞争的水平,设立 8 种处理,分别为+F+P-C,有附加食物,未预防捕食者,无竞争物种;+F+P+C,有附加食物,未预防捕食者,有竞争物种;+F-P+C,有附加食物,预防捕食者,有竞争物种;+F-P-C,有附加食物,预防捕食者,无竞争物种;-F+P+C,无附加食物,未预防捕食者,有竞争物种,此为对照;-F+P-C,无附加食物,未预防捕食者,无竞争物种;-F-P+C,无附加食物,预防捕食者,有竞争物种;-F-P-C,无附加食物,预防捕食者,无竞争物种。在预防捕食者的+F-P+C、+F-P-C、-F-P+C 及 -F-P-C 4 组围栏上方悬挂 3cm×3cm 网格化纤网(浙江萧山渔具厂制造),并以 φ10cm×200cm 木柱支撑化纤网的顶部,化纤网四周与石棉瓦围栏相连,以预防鸟类捕食者,阻止兽类捕食者进入。其它 4 组围栏的顶部不悬挂化纤网,并在围栏外缘每隔 5m 设置 30cm×20cm 的缺刻,使兽类捕食者可自由进入。同时,在有缺刻处外围设置捕鼠笼,以监测穿越围栏的田鼠。去除栏内的非靶种类及蛇类后,于围栏石棉瓦上涂洒少量硫磺

粉,以防止蛇类捕食者接近。

附加食物为 TK-10 型兔颗粒饲料(苏州饲料厂出品),该饲料具有田鼠繁殖所需要的能量和营养。附加食物置入 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 12 只。每周更换 1 次食物罐的食物,每次添加食物 10~20g。

1.3 实验动物及种群密度的估计

本次实验的目标物种为东方田鼠长江亚种(*M. f. calamorum*)。在亚热带林区及农田,黑线姬鼠与东方田鼠属于同域分布且有竞争关系的两个物种^[18],因此,本研究以黑线姬鼠为竞争物种,检验种间竞争对目标种群动态及行为作用的格局。在去除围栏内已有的田鼠和非靶类个体后,在每小栏内随机分配非亲缘关系的 4 对东方田鼠成体作为实验种群的建立者(founders),此配置约为东方田鼠自然种群密度的中等水平^[15]。在具有竞争物种围栏内,放置两对成体黑线姬鼠。同一处理初始种群的建立者均为在实验室出生的 3~5 个月非同胎个体,东方田鼠雄体平均体重为 71.5±10.6g(*n*=64),雌体平均体重为 61.2±8.5g(*n*=64)。黑线姬鼠雄体平均体重为 33.1±7.5g(*n*=16),雌体平均体重为 30.6±6.9g(*n*=16)。在实验前使建立者在围栏内适应 2 周后,开始正式实验。

采用标志重捕法估计种群密度。以每两周(14d)每小栏诱捕 3d 为 1 诱捕期。诱捕期前一天,开放鼠笼,以碎玉米为饵料。诱捕期每天检查 3 次,并在鼠笼的上部覆盖瓦片,以防止进笼的个体死亡。对首次捕获的个体,以铝制数字微型耳标在其左耳作一标志。对重复捕获的个体,在标准记录卡上记录其耳标号码、性别、体重、捕获位置、繁殖状况等。以阴囊状况及睾丸的位置确定雄体繁殖状况。凡阴囊肥大,睾丸下降者均为繁殖个体。对雌体则以其阴道口的开裂程度,乳房大小判断其是否怀孕或哺乳。以武正军^[19]的标准划分捕获个体的年龄。在完成上述处理后,将捕获个体在捕获地点释放。根据捕捉日历法(the calendar of capture method)^[20]估计每一诱捕期种群的最小存活数(minimum number of animal known to be alive, MNA),作为种群密度。

1.4 观察捕食者的时间及其密度估计

实验围栏附近的鸟类捕食者的密度统计,是在每一诱捕期后的 24h 进行。每隔 0.50 h,白天和夜间分别采用望远镜(8×)和微光夜视仪(2×)观察统计出现的猛禽次数。以总只次作为鸟类捕食者的相对数量。兽类捕食者则以诱捕期内观察到的只次数以及进出围栏的痕迹和粪便估计。实验期间,共观察到鸢、苍鹰、长耳 及斑头鸽 等鸟类捕食者 716 只次,估计青鼬、黄鼬、花面狸、大灵猫及小灵猫等兽类捕食者 900 余只次。此两类捕食者为实验提供了较为稳定的捕食风险源。

1.5 扩散和活动距离的测定

扩散个体为在去除区域捕获两次以上的个体^[21]。以扩散个体对种群密度的比率作为每诱捕期不同处理种群的扩散率(dispersal rate)^[16]。

在诱捕期内和诱捕期间,捕获个体的活动距离是非连续变量,因此,以个体短距离活动(short movement, SM)和长距离活动(long movement, LM)的频次来分析其活动模式。采用以下标准以避免较低的频次:(1)诱捕期内(≤2d)的 SM 为活动范围不超过相邻置笼站的距离(≤5.8m),即在 3m×5m 长方形对角线范围活动;反之,则为 LM(>8.6m);(2)诱捕期间(≤14d)的 SM 定义为,活动范围≤两个置笼站的距离(≤11.6m),即在 6m×10m 的长方形对角线范围活动;反之,则为 LM(>11.6m)。

1.6 统计分析

对 8 个处理种群 3~12 月份累计的补充数与扩散个体数进行线性相关分析;采用 MANOVA 检验各种因子及其交互作用对扩散的效应。对不同处理种群的诱捕期内及诱捕期间的雄体和雌体的长距离活动比率作同质 χ^2 检验(Chi-square test of homogeneity)。对活动距离、处理和 MNA(处理内≤20 或 ≥20 个体)进行 3 维列联分析(three-dimensional contingency analysis)。以上统计分析均以 SPSS 统计软件包完成。

2 结 果

2.1 种群密度动态

研究时期,8 种处理东方田鼠种群的动态具有明显的差异(图 1)。至 28 周末,+F-P-C 种群最小存活数最高,其它依次为 +F-P+C 种群,+F+P-C 种群,+F+P+C 种群,-F-P-C 种群,-F-P+C 种群和 -F+P-C 种群,最低的是一 F+P+C 种群(对照),除 +F+P+C 种群外,其他围栏种群最小存活数在实验结束时均达到最高值。总览各种处理种群的最小存活数变化,其变动趋势基本一致。

2.2 扩散

研究时期,从未发现逃出围栏的标志个体,在扩散沟外的去除区域,捕获的扩散个数变化较大,扩散率的范围为 2.32%~10.11%(表 1)。

扩散的趋势与种群密度和补充数的变化相似(图 1,表 1)。 $+F-P-C$ 种群扩散的个体数(12)和扩散率(10.11%)最高, $-F+P+C$ 种群的扩散个体数(3)和扩散率(2.32%)最低。所有处理种群的补充数与扩散个体数间的线性相关分析结果为

$r=0.806, n=8, p=0.016$, 说明二者间呈显著的线性正相关, 亦即扩散个体数以种群新生个体补充的增加而增高。

MANOVA 检验(表 2)的结果表明, 食物($F_{1,7}=7.266, p=0.008$)对扩散个体数具有显著的独立作用, 捕食($F_{1,7}=3.229, p=0.074$)的独立作用接近显著, 而种间竞争的独立作用($F_{1,7}=0.807, p=0.370$), 以及各种因子的交互作用均不显著。就总体而言, 该模型仅能解释扩散个体数变异的 6.5%。在所有的扩散个体中, 幼体扩散的比率为 71.0%。雄体扩散的比率为 80.5%。

2.3 活动距离

诱捕期内和诱捕期间 LM 的比例具有明显的性别差异(表 3)。在诱捕期间, 雄体的 LM 比例(0.36 ± 0.007)显著地大于雌体者(0.18 ± 0.067)($F_{1,138}=240.936, p=0.004$); 在诱捕期内, 雄体的 LM 比例(0.27 ± 0.047)亦显著地大于雌性 LM 比例(0.13 ± 0.047)($F_{1,113}=250.023, p=0.003$)。说明在诱捕期内及诱捕期间东方田鼠的活动模式具有显著的性别差异。

表 1 不同处理东方田鼠种群的扩散率和补充数

处理 Treatments	-F-P+C	-F+P+C	+F+P+C	-F+P-C	-F-P-C	+F-P+C	+F+P-C	+F-P-C
扩散率 Dispersal rates (%)	7.11(7)	2.32(3)	9.93(9)	5.42(4)	8.48(7)	9.54(10)	4.69(8)	10.11(12)
补充数 Recruitment numbers	17.4	10.4	14.8	12.3	18.4	22.6	20.7	27.0

* 括号内为扩散个体数 Numbers of disperser are in parentheses

同质 χ^2 检验的结果表明, 在诱捕期内, 不同处理种群的雄体 LM 比例的差异不显著($\chi^2=6.24, df=7, p=0.511$), 雌体 LM 比例亦无显著差异($\chi^2=6.87, df=7, p=0.433$); 在诱捕期间, 不同处理种群雌体 LM 比例的差异不显著($\chi^2=3.09, df=7, p=0.876$), 而不同处理种群雄体的 LM 比例则有显著的差异($\chi^2=16.53, df=7, p=0.021$)。在诱捕期间, 将附加食物群及无附加食物处理种群的 LM 比例(图 2)进行比较, 附加食物种群雄体的 LM 比例均低于无附加食物种群的雌体者。说明食物既可直接地, 又能通过密度间接地作用于雄体的 LM 比例。

对 LM, 处理和 MNA(处理内 ≤ 20 或 ≥ 20 只动物)进行 3 维列联分析, 结果表明, 3 个变量具有显著的联合制约(joint dependence)(总 $G=134.6, df=14, p=0.0002$)。将其分离为两因子相互作用后, 处理与 LM 比例间的交互作用显著($G=17.314, df=7, p=0.020$), MNA 与 LM 比例间亦有显著的交互作用($G=15.4, df=1, p=0.019$), 处理与 MNA 提供出交互作用的最大来源($G=99.836, df=7, p=0.0003$)。因此, 食物对 LM 具有直接(通过处理)和间接(通过 MNA)的影响。对 +F+P+C 种群与 +F-P+C 种群、+F+P-C 种群与 +F-P-C 种群、-F+P+C 种群与 -F-P+C 种群, 以及 -F+P-C 种群与 -F-P-C 种群中雄体的 LM(表 3)进行比较, 发现预防捕食者对雄体 LM 比例的效应不一致。对 +F+P+C 种群与 +F+P-C 种群、+F-P+C 种群与 +F-P-C 种群、-F+P+C 种群与 -F+P-C 种群, 以及 -F-P+C 种群与 -F-P-C 种群中雄体 LM 比例(表 3)的比较, 竞争物种对雄体 LM 比例的效应有所差异。

3 讨论

食物限制假设(food limitation hypothesis)^[22]和社群从属(social subordination)假设^[23]均预测, 种群扩散率随种群密度的增长而增高, 但实验研究结果并不一致。Myers 和 Krebs 发现, 草原田鼠(*Microtus pennsylvanicus*)的控制种群密度和扩散者的数量无相关性, 黄腹田鼠(*M. ochrogaster*)种群的这两

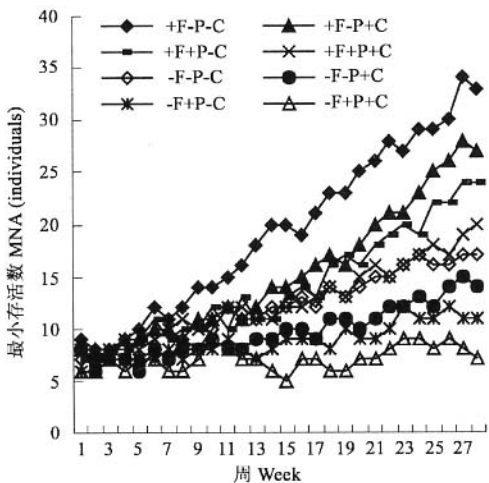


图 1 不同处理东方田鼠种群最小存活数动态

Fig. 1 Population dynamics of MNA in different treatments

表 2 东方田鼠种群扩散的 MANOVA

Table 2 MANOVAs for numbers of dispersers of reed voles populations

来源 Source	SS	df	MS	F	p
矫正模型 Corrected Model	3.000*	7	0.429	2.153	0.040
截距 Intercept	14.000	1	14.000	70.326	0.000
食物 Food(F)	1.446	1	1.446	7.266	0.008
捕食 Predation(P)	0.643	1	0.643	3.229	0.074
种间竞争 Interspecific Competition(IC)	0.161	1	0.161	0.807	0.370
捕食×食物 P×F	0.179	1	0.179	0.090	0.765
种间竞争×食物 IC×F	0.000	1	0.000	0.000	1.000
捕食×种间竞争 P×IC	0.446	1	0.446	2.243	0.136
食物×捕食×种间竞争 F×P×IC	0.286	1	0.286	1.435	0.232
误差 Error	43.000	216	0.199		
总和 Total	60.000	224			
矫正总和 Corrected Total	46.000	223			

个变量间则存在线性正相关^[16]。Krebs 等^[5]发现,西岸田鼠(*M. townsendii*)的围栏种群密度和种群增长率与扩散数量的波动趋势一致。Gains 等^[4]亦发现,黄腹田鼠的种群密度和扩散率呈线性正相关。Tamarin^[24]则发现,种群密度能够解释麻省田鼠(*M. breweri*)岛屿种群扩散数量变化的 66%,而仅能解释草原田鼠内陆种群扩散数量变化的 39%。Desy 和 Batzli^[21]发现,黄腹田鼠的扩散数量变化与种群密度和补充数的变动趋势一致,且与补充数呈正相关。本研究证明,东方田鼠扩散数量的变动与种群密度和补充数的变动趋势一致,并与种群补充数呈显著的线性正相关。近来的模型研究^[25]表明,每当扩散具有代价时,个体的扩散依赖于种群密度;已有的实验证据^[26]亦表明,扩散率可依种群密度的变动而有相应的改变。上述研究说明,除特定条件外,扩散率受密度的制约。

表 3 不同处理东方田鼠种群诱捕期内(<5.8m,≤2d)和诱捕期间(<11.6m,≤14d)的长距离活动比例

Table 3 Proportion of LM within a trapping session (5.8m, ≤2d) and between trapping sessions (<11.6m, ≤14d)

处 理 Treatments	诱捕期内 Within trapping session		诱捕期间 Between trapping session	
	雄体 Males	雌体 Females	雄体 Males	雌体 Females
+F+P+C	0.26(8)	0.21(5)	0.27(10)	0.09(6)
+F+P-C	0.21(9)	0.15(7)	0.40(12)	0.12(8)
+F-P+C	0.30(11)	0.17(8)	0.36(14)	0.14(7)
+F-P-C	0.27(14)	0.11(10)	0.32(16)	0.16(10)
-F+P+C	0.29(5)	0.09(3)	0.39(8)	0.19(6)
-F+P-C	0.28(7)	0.08(4)	0.41(4)	0.21(8)
-F-P+C	0.27(8)	0.16(5)	0.45(5)	0.23(11)
-F-P-C	0.33(7)	0.10(4)	0.48(4)	0.29(10)

括号内数字为样本数 Numbers in parentheses are sample sizes

在田鼠亚科啮齿动物中,幼体从其出生地迁出的现象极为普遍^[27]。在本项研究中,东方田鼠幼体扩散者占有较高比例,同时,在扩散个体中,雄体的比例为 80.5%。此类偏雄体扩散与 Chitty^[28]、Krebs^[29,30]、Krebs 和 Myers^[31]、Boobsrta 和 Krebs^[32]、Boonstra 等^[33]的研究结果一致。对幼体的偏性别扩散,Greenwood^[34]提出,扩散的偏性别依赖于对资源的竞争个体,若雄体竞争资源,无论其婚配制度是单配制还是多配制,雄性幼体的归家冲动(philophery),使雌性幼体扩散。若雌体竞争资源,无论其婚配制度如何,雌性幼体则具归家冲动,且雄性幼体扩散。Dobson^[35]则认为,雄性偏向性扩散是雄体间的竞争所致,在多配制中,雄性幼体扩散;在单配制中,相近数量的雄体和雌体扩散。Boonstra 等^[33]对加州田鼠(*M. californicus*)、黄腹田鼠、草原田鼠及西岸田鼠等大陆物种群的扩散研究表明,不论其婚配制度是单配制还是多配制,留居在出生地附近的雌体约为雄体的两倍,从而,验证了 Greenwood 的假设^[34]。对岛屿物种麻省田鼠、草原田鼠、黄腹田鼠及西岸田鼠的围栏种群的研究^[33]表明,留居在出生地附近的雄体和雌体数量相同,但雄体的活动距离约为雌体活动距离的两倍。在本项研究中,雄性东方田鼠扩散者占有较高比例,同时,其活动距离模式亦与此相似。无论在诱捕期内和诱捕期间,东方田鼠雄体的活动距离均显著大于雌体。

食物及捕食对黄腹田鼠扩散的作用接近显著^[21],而食物对根田鼠(*M. oeconomus*)的扩散作用极显著,食物与捕食的交互作用对扩散的效应亦达到极显著水平^[36]。在本项研究,MANOVA 的结果表明,捕食和种间竞争对东方田鼠的扩散均无显著作用,仅食物对东方田鼠的扩散具有显著的独立作用。整个 MANOVA 仅能解释种群扩散变异的 6.5%,说明,3 种种群外部因子对东方田鼠扩散的直接效应不明显。这可能与外部因子更多地通过作用于种群密度或种群补充数间接作用于田鼠种群的扩散^[37]有关。

本项关于外部因子对东方田鼠活动距离作用的分析表明,仅诱捕期间,各种处理种群雄体长距离活动具有显著的差异,捕食及竞争物种对各处理种群长距离活动的效应不同,仅食物对各处理种群内的长距离活动比例具有一致的效应,此与外部因子对扩散作用的模式基本一致。本项研究结果与黄腹田鼠^[37]的结果相似,而与捕食对根田鼠^[36]长距离活动的作用有所差异。

References:

[1] Gaines M S, McClenaghan L R. Dispersal in small mammals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 1980, **11**:163~196.
[2] Stenseth N C, Iidicker W Z. *Animal dispersal; small mammals as a model*. New York:Chapman and Hall, 1992.
[3] Gillis E A, Krebs C J. Natal dispersal of snowshoe hares during a cycle population increase. *Journal of Mammalogy*, 1999, **80**(3):933~939.
[4] Gaines M S, Vivas A M, Baker C L. An experimental analysis of dispersal in fluctuating vole populations; demographic parameters. *Ecology*, 1979, **60**:814~828.

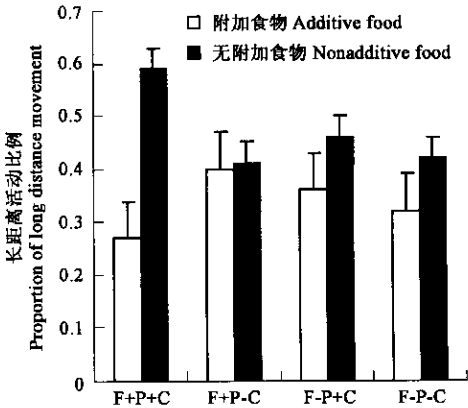


图 2 食物处理东方田鼠种群雄体诱捕期间的长距离活动比例

Fig. 2 The proportion of long distance movement of male reed voles in trapping session in food treatments

- [5] Krebs C J, Gaines M S, Keller B L, *et al.* Population cycles in small rodents. *Science*, 1973, **179**:35~41.
- [6] Buehler D A, Keith L B. Snowshoe hare distribution and habitat use in Wisconsin. *The Canadian Field-Naturalist*, 1982, **96**:19~29.
- [7] Dolbeer R A, Clark W R. Population ecology of snowshoe hares in the central Rocky Mountains. *The Journal of Wildlife Management*, 1975, **39**:535~549.
- [8] Kareiva P, Wennergren U. Connecting Landscape patterns to ecosystem and population processes. *Nature*, 1995, **373**:299~302.
- [9] Wolff J O, Lidicker W Z. Population ecology of taiga vole, *Microtus xanthognathus*, in interior Alaska. *Can. J. Zool.*, 1980, **58**: 1800~1812.
- [10] Guo C, Wang Y, Chen A, *et al.* Study on migration of reed voles in Dong Ting Lake. *Acta Theriologica Sinica*, 1997, **17**(4):279~286.
- [11] Lomnicki A. Individual differences between animals and the natural regulation of their numbers. *J. Anim. Ecol.*, 1978, **47**:461~475.
- [12] Lomnicki A. Regulation of population density due to individual differences and patchy environments. *Oikos*, 1980, **35**:185~193.
- [13] Fulk G W. The effect of shrews on the space utilization of voles. *Journal of Mammalogy*, 1972, **53**: 461~478.
- [14] Yang Y W, Zhang S Y, Cheng A X. Characters of habitats used by Sika deers in winter and spring in south China. *Journal of Northeast Forestry University*, 2002, **30**(6):57~60.
- [15] Sheng H L, Qian G Z. Ecological observation on reed voles. *Chinese Journal of Zoology*, 1964, **6**(5):200~204.
- [16] Myers J H, Krebs C J. Genetics, behavioral and reproductive attributes of dispersing field voles *Microtus pennsylvanicus* and *M. ochrogaster*. *Ecological Monographs*, 1971, **41**:52~78.
- [17] Cole F R, Batzli G O. Influence of supplemental feeding on a vole population. *Journal of Mammalogy*, 1978, **59**:809~819.
- [18] Bao Y X, Zhuge Y. Study on rodents in Tianmu mountain natural reserve. *Acta Theriologica Sinica*, 1984, **4**(3):197~205.
- [19] Wu Z J. Growth and development of reed voles. *Chinese Journal of Zoology*, 1996, **31**(5):26~30.
- [20] Petruszewicz K, Andrezejewski R. Natural history of free-living population of house mice (*Mus musculus*) with particular reference to grouping within the population. *Ecol. Pol. A.*, 1962, **10**: 85~122.
- [21] Desy E A, Batzli G O. Effects of food availability and predation on prairie vole demography: a field experiment. *Ecology*, 1989, **70**:411~421.
- [22] Windberg L A, Keith L B. Experimental analyses of dispersal in snowshoe hare populations. *Canadian Journal of Zoology*, 1976, **54**: 2061~2081.
- [23] Christian J J. Neurobehavioral endocrine regulation of small mammal populations. In: Snyder D P, ed. *Populations of Small Mammals in Natural Conditions*. Pennsylvania: University of Pittsburg, 1978. 143~158.
- [24] Tamarin R H. Dispersal in island and mainland voles. *Ecology*, 1977, **58**:1044~1054.
- [25] Travis J M, Murrell D J and Dythqm C. The evolution of density-dependent dispersal. *Proc. Roy. Soc. London. B*, 1999, **266**:1837~1842.
- [26] Diffendorfer J E. Testing models of Source-sink dynamics and balanced dispersal. *Oikos*, 1998, **81**:417~433.
- [27] Gliwicz J. The first born, their dispersal, and vole cycles. *Oecologia*, 1990, **83**:519~522.
- [28] Chitty D. The natural selection of selection of self-regulatory behaviour in animal populations. *Proceedings of the Ecological Society of Australia*, 1967, **2**:51~78.
- [29] Krebs C J. Dispersal, spacing behavior, and genetics in relation to population fluctuations in the vole, *Microtus townsendii*. *Fortschrift für Zoologie*, 1979, **25**:61~77.
- [30] Krebs C J. Population regulation revisited. *Ecology*, 1992, **73**:714~715.
- [31] Krebs C J and Myers J H. Population cycles in small mammals. *Advances in Ecological Research*, 1974, **8**:267~399.
- [32] Boonstra R, Krebs C J. A fencing experiment on a high-density population of *Microtus townsendii*. *Canadian Journal of Zoology*, 1977, **55**:1166~1175.
- [33] Boonstra R, Krebs C J, Gaines M S, *et al.* Natal philopatry and breeding systems in voles (*Microtus* spp.). *Journal of Animal Ecology*, 1987, **56**:655~673.
- [34] Greenwood P J. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Anim. Behav.*, 1980, **28**:1140~1162.
- [35] Dobson F S. Competition for mates and predominant juvenile male dispersal in mammals. *Animal Behavior*, 1982, **30**:1183~1192.
- [36] Nie H Y, Liu J K, Su J P. Field experiment studies on the multifactorial hypothesis of population system regulation for small rodents: The effect pattern of food availability and predation on spacing behavior of root voles and the function of spacing behavior in population regulation. *Acta Theriologica Sinica*, 1995, **15**(1):41~52.
- [37] Desy E A, Batzli G O and Liu J K. Effect of food and predation on behavior of prairie voles: a field experiment. *Oikos*, 1990, **58**:159~168.

参考文献:

- [10] 郭聪,王勇,陈安国,等. 洞庭湖区东方田鼠迁移的研究. 兽类学报, 1997, **17**(4):279~286.
- [14] 杨月伟,章叔岩,程爱兴. 华南梅花鹿冬春栖息地的特征. 东北林业大学学报, 2002, **30**(6):57~60.
- [15] 盛和林,钱国桢. 长江田鼠的生态观察. 动物学杂志, 1964, **6**(5):200~204.
- [18] 鲍毅新,诸葛阳. 天目山自然保护区啮齿类的研究. 兽类学报, 1984, **4**(3):197~205.
- [19] 武正军. 东方田鼠长江亚种(*Microtus fortis calamorum*)的生长与发育. 动物学杂志, 1996, **31**(5):26~30.
- [36] 聂海燕,刘季科,苏建平. 小型啮齿动物种群系统动态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空间行为的作用及其对种群调节的探讨. 兽类学报, 1995, **15**(1):41~52.