

捕食和食物交互作用条件下根田鼠季节性波动种群攻击水平及其行为多态性分析

聂海燕^{1, 2}, 刘季科^{1, *}, 苏建平³, 边疆晖¹

(1. 浙江大学生命科学院, 杭州 310012; 2. 中南林业科技大学生命科学与技术学院, 长沙 410004;

3. 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

摘要:在捕食和附加食物交互作用条件下,以恐吓、进攻、追逐、争斗及回避5类行为为变量,以恐吓、进攻、追逐计数之和的平均值作为攻击水平,测定根田鼠种群不同波动时期成体的攻击水平。发现根田鼠的攻击性与种群波动时期之间,存在明显的关联。统计分析结果表明,在种群3个波动时期,4种处理种群两性攻击型个体比例差异显著。除预防捕食者无附加食物(-P, -F)种群的雌体外,其它处理种群增长期和高峰期雌性和雄性攻击型个体的比例高于其衰减期。其中,预防捕食者附加食物(-P, +F)种群、-P, -F种群及未预防捕食者附加食物(+P, +F)种群,雄性攻击型个体的比例均为增长期>高峰期>衰减期;在未预防捕食者无附加食物(+P, -F)种群,雄性攻击型个体比例为高峰期>增长期>衰减期。各处理种群雌性攻击型个体比例的格局与雄体的不同。其中,-P, +F种群及+P, +F种群为增长期>高峰期>衰减期,+P, -F种群为高峰期>增长期>衰减期,而-P, -F种群攻击型个体比例为高峰期>衰减期>增长期。虽不同处理种群雌体及雄体的5类行为变量与种群密度的相关性不一致,而具有明显攻击性的恐吓、进攻及争斗3类行为则分别与种群密度呈显著或极显著的线性正相关关系,其结果与Chitty多态行为假设预测的一致;验证了所提出的特定假设:种群外部因子捕食和食物交互效应介导的攻击行为选择,是引起田鼠类种群季节性波动的主要内部因子。

关键词:攻击行为;行为多态性;捕食;食物;根田鼠(*Microtus oeconomus*)

文章编号:1000-0933(2006)07-2139-09 中图分类号:Q958 文献标识码:A

Analysis on aggressive levels and behavior polymorphism of root voles in seasonal fluctuating populations under the interaction between predation and food availability

NIE Hai-Yan^{1, 2}, LIU Ji-Ke^{1, *}, SU Jian-Ping³, BIAN Jiang-Hui¹ (1. College of Life Science, Zhejiang University, Hangzhou 310012, China; 2. Life Science and Technology College, Central South Forestry University, Changsha 410004, China; 3. Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(7): 2139 ~ 2147.

Abstract: The relationship between aggression level and fluctuating phase of population density of root voles, *Microtus oeconomus*, was studied under different predation and food treatments, predator-access and food supplemented (+P, +F), predator-excluded and food supplemented (-P, +F), predator-excluded and non-supplemented (-P, -F), and predator-access and non-supplemented (+P, -F). The aggressive behaviors observed in the study were threat, attack, chase, wrestle and retreat. The sum of the accounts of three aggressive behaviors, threat, attack and chase, was defined as aggressive account, which stood for aggression level of the population. The individuals that showed active threat, attack, and chase behavior were defined as aggressive individuals.

The results showed that the proportions of aggressive individuals were variable during different fluctuating phases in the four

基金项目:国家自然科学基金资助项目(3870345, 30270242)

收稿日期:2004-09-26; **修订日期:**2006-04-10

作者简介:聂海燕(1966~),女,江西人,博士,教授,主要从事行为生态学及进化生态学研究。E-mail: niehaiyan@126.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liujike_228@163.com

Foundation item: The project was supported by National Natural Science Foundation of China (No. 3870345, 30270242)

Received date: 2004-09-26; **Accepted date:** 2006-04-10

Biography: NIE Hai-Yan, Ph.D., Professor, mainly engaged in behavior ecology and evolutionary ecology. E-mail: niehaiyan@126.com

populations. The proportions of aggressive individuals during increase and peak phases were significantly higher than those in decline phase under all treatments except that of females under - P, - F treatment. During the whole fluctuating periods, the average counts of threat, attack and wrestle in every trapping session under all treatments were all significantly positively correlated with population density. In general, experimental data from all root vole populations were consistent with what was predicted by Chitty's polymorphic behavior hypothesis. The experimental results testified our specific hypothesis: aggressive behavior selection, which was mediated by the interaction of predation and food availability as external factors, was the main internal regulating factor in seasonal fluctuating populations of arvicoline rodents.

Key words: aggressive behavior; behavior polymorphism; predation; food; root vole; *Microtus oeconomus*

在自然种群动态中,个体间的攻击性(aggressiveness)是由多重因子引起的一类空间行为^[1-3]。对波动种群(fluctuating population),空间行为的基因型能通过自然选择交替地获得利益^[4]。Chitty^[5,6]及 Krebs^[7]的多态行为假设认为,在种群密度波动的增长期(increase phase, IP)及高峰期(peak phase, PP)选择攻击性基因型(aggressive genotype)个体,种群波动的低密度期(low phase, LP)及衰减期(decline phase, DP)则选择非攻击性基因型(non-aggressive genotype)个体,亦即在种群密度增长的后期及高峰期攻击型个体的比例高于其它时期。在增长期和高峰期,由于攻击性个体的大部分能量不用于繁殖,而用于争斗,种群的繁殖率降低,死亡率升高或迁出率增加,导致种群数量降低;而低密度期及衰减期则相反^[8-11]。

然而,攻击性对种群密度波动的反应仍存在差异。在一双冲突个体间的斗殴行为(agonistic behavior)测定中,在田鼠亚科啮齿动物的黄腹田鼠(*Microtus ochrogaster*)^[12,13]、草原田鼠(*M. pennsylvanicus*)^[12-14]、加氏鼯(*Clethrionomys gapperi*)^[15]、西岸田鼠(*M. townsendii*)的波动种群^[16]中,仅 Krebs^[12]发现,黄腹田鼠及草原田鼠种群密度的增长期选择攻击型个体。

在以个体受创伤程度作为攻击性指标的研究中,某些田鼠波动种群的攻击性与种群波动的季节性相关。在冬季,黄腹田鼠雄体的攻击水平高于其它季节^[21],其雌体则相反;而草原田鼠两性个体的攻击性在此季节均较高^[22]。由此推理,个体攻击性的此种季节变动,其潜在的原因可能是由自然选择导致的不同种群波动时期的攻击性差异所致。

然而,在此领域,仅 Hofmann 和 Getz^[23]根据黄腹田鼠和草原田鼠波动种群不同波动时期雌体攻击水平的变化格局,分析了 Chitty 的多态行为假设。

在捕食和食物交互作用条件下,Desy 等^[17]、聂海燕等^[18]、聂海燕和刘季科^[19],以及 Nie 和 Liu^[20]虽测定了黄腹田鼠和根田鼠(*M. oeconomus*)4种处理种群雄体的攻击计数(aggressive count),探讨两个物种种群的总密度与其雄体攻击水平的相关关系,但未检验种群不同波动时期密度与攻击水平的变动格局。

在检验捕食与食物及其交互作用对根田鼠种群波动调节效应的研究期间^[18],获得了4个波动种群每一诱捕期的种群密度及两性成体攻击行为的数据,发现攻击性存在显著的性别差异^[19]。由于多态行为假设是探讨种群波动调节机制的重要理论,在此,分析4个处理根田鼠种群两性成体攻击水平与种群波动时期及其密度的关系,试图在捕食和食物交互作用条件下,对多态行为假设进行分析和检验;提出和检验下述特定假设:种群外部因子捕食和食物交互作用介导的(mediated)攻击性选择,是导致田鼠类种群季节性波动的主要内部因子。

1 实验设计与研究方法

本项研究于1990年4~10月,在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站地区(37°45'N, 101°33'E)进行。有关该地区的自然概况,植被和土壤结构^[24],以及鸟类和兽类捕食者的种类和数量已有详细报道^[25]。

1.1 实验设计与种群密度估计

本项研究的实验围栏设在垂穗披碱草(*Elymus nutans*)草甸的弃耕地内。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(*Kobresia humilis*)及金露梅(*Potentilla fruticosa*)

等。该植被类型土壤疏松、湿润、肥沃,覆盖度大,其优势植物是根田鼠强烈选择的食物项目^[26],为根田鼠良好的自然栖息地。实验围栏总面积为 1.20hm²,由 8 个 0.15 hm² (50m × 30m) 的小栏组成。在每小栏内,以 5m × 7m 的网格设立置笼站(trapping station),每站附近置放 1 只活捕笼。

采用重复的 2 × 2 析因设计,处理捕食和食物的水平。4 种处理依次为: - P 无捕食者, + F 有附加食物; + P 有捕食者, + F 有附加食物; - P 无捕食者, - F 无附加食物; + P 有捕食者, - F 无附加食物,此为对照。附加食物为 TK-10 型颗粒兔饲料,该饲料具有根田鼠生长和繁殖所需的能量和营养。诱捕期间,以碎玉米作为诱饵。有关实验围栏的设置已有详尽报道^[27]。

在去除围栏内原有的根田鼠留居个体以及其它啮齿动物后,在每小栏内随机分配 5 对实验室出生的 > 5 月龄的非同胞个体,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^[25]。应用标志重捕法估计种群密度。以每周每小栏诱捕 3d 为一诱捕期。对首次捕获的个体,以铝制数字微型耳标在左耳作一标记。对重捕个体,记录其耳标号、性别、体重、捕获位置以及繁殖状况等。雄体体重 > 25g,雌体体重 > 22g 为成体,其它为幼体^[28]。以睾丸肥大及下降作为雄性繁殖个体;对雌体,则以阴道口的开裂程度及乳房大小判别其妊娠或哺乳。

参照 Desy 和 Batzli^[29]对黄腹田鼠围栏种群密度的计算方法及论述,采用捕捉日历法(trapping calendar method)^[30]估计每诱捕期的最小存活数(minimum number known to be alive),作为各处理种群每诱捕期的种群密度。

1.2 攻击水平的测定

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,种群达到一定数量时进行行为测定,以获得更多的实验个体。由于实验目的在于测定攻击水平对种群密度的反应模式,关注攻击行为对种群密度的反应模式中,攻击性基因选择的可能性,因此,为避免妊娠或泌乳对雌体攻击性短期改变的混淆性效应^[31],在行为测定中,使用的一双冲突个体为成年雄体及非繁殖的成年雌体。

利用行为学实验室的中立竞技场(neutral arena)测定一双冲突个体的斗殴行为,分析其攻击行为序列及攻击水平^[18, 19]。尽管, Ostfeld^[32]认为,与巢区分离的个体,其攻击性可能改变,然而, Harper 和 Batzli^[33]则指出,在中立竞技场测定的行为数据可代表特定个体在其巢区的攻击水平。鉴于上述,不同处理根田鼠种群的攻击水平均来自围栏附近行为学实验室的中立竞技场,对斗殴行为测定的数据。

供斗殴行为测定的中立竞技场为 50cm × 26cm × 30cm 的玻璃缸,其中心部位有一活动隔板。观测前,在玻璃缸底部铺设大约 1cm 厚的木屑作为动物的巢垫。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。距玻璃缸 50cm 远处悬挂绿色布帘,通过开于绿色布帘上的小圆孔进行斗殴行为序列的观测。

在同一处理种群的各诱捕期,对每个体的观测不超过两次,且每次为不同的冲突者。每个体观测的间隔时间为 30min。观测中,提起活动隔板,观测 10 min。有关测定程序,已有专文报道^[18],不予赘述。

参照 Hofmann 等^[13]对黄腹田鼠和草原田鼠斗殴行为的分类标准,对一双冲突个体记录以下 7 种斗殴姿态和动作:恐吓(threat)、直立(upright)、冲击(Plunge)、拳击(boxing)、争斗(wrestle)、追逐(chase)及退却/回避(retreat/avoid)。对上述各种斗殴行为的描述,聂海燕等^[18]、Nie 和 Liu^[20]已有报道。为确定攻击性分数(aggressive score),将恐吓与直立的计数综合作为恐吓计数,将冲击与拳击的计数累加作为进攻(attack)计数。

1.3 种群密度波动时期

在捕食和食物交互作用条件下,根据 4 种处理根田鼠种群密度波动的诱捕期(周)序列(图 1),以 IP、PP 及 DP 分别定义其种群密度波动的 3 个时期(表 1)。

4 种处理根田鼠种群 3 个波动时期经历的诱捕期如下: - P, + F 种群,种群波动的 IP 在诱捕期 1 ~ 6 周, PP 在诱捕期 7 ~ 16 周, DP 在诱捕期 17 ~ 20 周;而 - P, - F 种群的 3 个波动时期则分别为: 1 ~ 6 周, 7 ~ 14 周及 15 ~ 20 周; + P, + F 种群的 3 个波动时期分别为: 1 ~ 7 周, 8 ~ 15 周及 16 ~ 20 周;而 + P, - F 种群波动的 IP、PP

及 DP 则分别为:1~12 周、13~15 周及 16~20 周。

1.4 统计分析

采用单因素 ANOVA 检验 IP、PP 及 DP 种群密度之间差异的显著性。

为确定各处理不同种群密度波动期攻击性个体比例的变动格局,将每个体归类为攻击型或非攻击型。依据 20 周诱捕期中 130 对同性别、体重相近的一双冲突个体攻击行为的观测,参照 Hofmann 和 Getz^[23] 对黄腹田鼠和草原田鼠个体攻击型及非攻击型的分类,将主动采取恐吓、进攻及追逐行为的个体定义为攻击型个体,反之,为非攻击型个体。以列联表 χ^2 分析检验零假设 (null hypothesis):攻击型个体及非攻击型个体的数量与种群密度波动时期无关。

为测定特定行为参数与种群密度的关系,参照 Krebs^[12] 和 Hofmann 等^[13] 的分析方法,对恐吓、进攻、追逐、争斗及回避 5 类行为的每一变量与种群密度进行线性相关分析。

2 结果与分析

2.1 种群波动时期的密度

4 种处理根田鼠种群不同波动时期的平均密度及其变动范围具有明显的差异(表 1),且 $IP < PP > DP$ 。在 $-P, +F$ 种群,IP 的平均密度为 32.17 只/0.3hm²,PP 为 47.10 只/0.3hm²,DP 为 30.00 只/0.3hm²;在 $-P, -F$ 种群,3 个波动时期的平均密度分别为 26.33 只/0.3hm²,41.88 只/0.3hm² 及 25.17 只/0.3hm²;在 $+P, +F$ 种群,分别为 21.43 只/0.3hm²、27.75 只/0.3hm² 及 19.00 只/0.3hm²;而在 $+P, -F$ 种群,3 个波动时期的平均密度则分别为 16.75 只/0.3hm²、24.00 只/0.3hm² 及 10.44 只/0.3hm²。4 种处理种群 3 个波动时期,种群平均密度单因素 ANOVA 的结果分别为: $-P, -F$ 种群 $F = 12.58097, df = 15, p = 0.00062$; $-P, +F$ 种群 $F = 8.514354, df = 9, p = 0.008405$; $+P, +F$ 种群 $F = 8.891438, df = 17, p = 0.00227$; $+P, -F$ 种群 $F = 26.54517, df = 17, p = 5.9E-06$ 。说明 4 种处理根田鼠种群 3 个波动时期种群平均密度的差异极显著。

表 1 捕食和食物处理根田鼠种群的波动时期(周)及其种群密度(只/0.3hm²)($M \pm 1SE$)

处理 Treatments	IP		PP		DP	
	诱捕期	密度	诱捕期	密度	诱捕期	密度
	Trapping session	Density	Trapping session	Density	Trapping session	Density
$-P, +F$	1-6	32.17 $\pm$ 5.71 (25 ~ 40)	7-16	47.10 $\pm$ 3.38 (43 ~ 51)	17-20	30.00 $\pm$ 9.42 (21 ~ 40)
$-P, -F$	1-6	26.33 $\pm$ 3.88 (23 ~ 33)	7-14	41.88 $\pm$ 2.36 (38 ~ 46)	15-20	25.17 $\pm$ 9.75 (9 ~ 30)
$+P, +F$	1-7	21.43 $\pm$ 2.44 (18 ~ 24)	8-15	27.75 $\pm$ 1.58 (24 ~ 30)	16-20	19.00 $\pm$ 7.25 (10 ~ 21)
$+P, -F$	1-12	16.75 $\pm$ 1.86 (15 ~ 20)	13-15	24.00 $\pm$ 1.00 (21 ~ 28)	16-20	10.44 $\pm$ 4.28 (5 ~ 16)

* IP= 增长期, Increase phase; PP= 高峰期, Peak phase; DP= 衰减期, Decline phase; 括号数字为种群密度变动范围, Numbers in parentheses are variation range

就种群波动的同一时期论,4 种处理种群平均密度明显不同,其变动序列依次为: $-P, +F$ 种群 $> -P, -F$ 种群 $> +P, +F$ 种群 $> +P, -F$ 种群。在种群波动的 PP, $-P, +F$ 种群平均密度(47.10 只/0.3hm²) 最高,

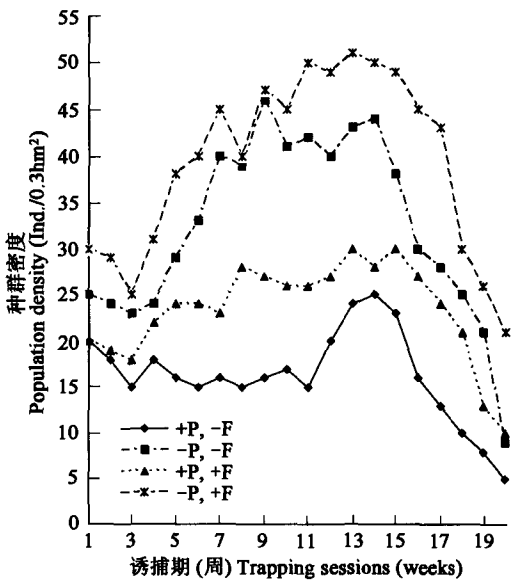


图 1 捕食和食物处理根田鼠波动种群的密度

Fig.1 Population density of root voles under different food and predation treatments
+ F: 附加食物 Food supplemented; - F: 无附加食物 No supplemented food; + P: 有捕食者 Predators access; - P: 无捕食者 Predators excluded; 下同 the same below

+ P, - F种群者(24.00 只/0.3hm²)最低,而 - P, - F种群者(41.88 只/0.3hm²)及 + P, + F 种群者(27.75 只/0.3hm²)则居中。在种群波动的 IP,4 种处理种群的平均密度明显低于 PP,但高于其 DP, - P, + F 种群者为 32.17 只/0.3hm², - P, - F 种群者为 26.33 只/0.3hm², + P, + F 种群者为 21.43 只/0.3hm², + P, - F 种群者为 16.75 只/0.3hm²。在种群波动的 DP,4 种处理种群的平均密度明显低于其 IP 及 PP, - P, + F 种群者为 30.00 只/0.3hm², - P, - F 种群者为 25.17 只/0.3hm², + P, + F 种群者为 19.00 只/0.3hm²,而 + P, - F 种群者则为 10.44 只/0.3hm²。

2.2 种群波动时期与攻击型个体比例

由于根田鼠体重的差异及性别,对其攻击行为有显著的作用^[19],因此,分别分析每处理种群同性别且体重相似个体的攻击行为。

在 4 种处理条件下,除 - P, - F 种群 IP 的雌性攻击型个体比例低于 DP 的外,其它处理种群 DP 的雌性和雄性攻击型个体比例均低于其 IP 和 PP(表 2)。其中, - P, + F 种群、 - P, - F 种群及 + P, + F 种群,雄性攻击型个体比例均为 IP > PP > DP;而在 + P, - F 种群,雄性攻击型个体比例则为 PP > IP > DP。各处理种群雌性攻击型个体比例变化格局与雄性的不同(表 2)。其中, - P, + F 种群及 + P, + F 种群为 IP > PP > DP, + P, - F 种群为 PP > IP > DP,而 - P, - F 种群攻击型个体比例则为 PP > DP > IP。

表 2 捕食和食物处理根田鼠种群不同波动时期攻击型个体及非攻击型个体的比例 (%)

Table 2 Proportions (%) of aggressive and non-aggressive individuals for root vole populations in different fluctuating phases under predation and food treatments

处理 Treatments	波动时期 Fluctuating phase	雄体 Males		雌体 Females	
		攻击型个体比例	非攻击型个体比例	攻击型个体比例	非攻击型个体比例
		Aggressive individual proportions	Non-aggressive individual proportions	Aggressive individual proportions	Non-aggressive individual proportions
- P, + F	IP	50.00 (14)	50.00 (14)	33.30 (6)	66.70 (6)
	PP	12.50 (8)	87.50 (8)	20.00 (5)	80.00 (5)
	DP	10.00 (10)	90.00 (10)	9.10 (11)	90.90 (11)
- P, - F	IP	37.50 (8)	62.50 (8)	0.00 (4)	100.00 (4)
	PP	20.00 (5)	80.00 (5)	12.50 (8)	87.50 (8)
	DP	8.33 (12)	91.67 (12)	9.09 (11)	90.91 (11)
+ P, + F	IP	50.00 (20)	50.00 (20)	36.36 (22)	63.64 (22)
	PP	25.00 (16)	75.00 (16)	31.03 (29)	68.97 (29)
	DP	20.83 (24)	79.17 (24)	10.00 (10)	90.00 (10)
+ P, - F	IP	41.67 (12)	58.33 (12)	40.00 (10)	60.00 (10)
	PP	50.00 (16)	50.00 (16)	57.14 (7)	42.86 (7)
	DP	11.11 (9)	88.89 (9)	10.00 (10)	90.00 (10)

* IP = 增长期, Increase phase; PP = 高峰期, Peak phase; DP = 衰减期, Decline phase; 括号内数字为样本数, The number in parenthesis is sample size

各处理根田鼠种群不同波动时期,雄性攻击型个体比例存在明显的差异(表 2)。 χ^2 检验结果表明,3 个波动时期,各处理种群根田鼠雄性攻击型个体比例的差异均达到极显著水平(- P, + F 种群 $\chi^2 = 54.789$, $df = 2$, $p = 0.01$; + P, + F 种群 $\chi^2 = 22.896$, $df = 2$, $p = 0.01$; + P, - F 种群 $\chi^2 = 37.233$, $df = 2$, $p = 0.01$; - P, - F 种群, $\chi^2 = 25.170$, $df = 2$, $p = 0.01$)。

相应地,4 种处理根田鼠种群 3 个波动时期,雌性攻击型个体比例的差异显示出与雄体相似的格局(表 2)。各处理种群根田鼠雌性攻击型个体比例的差异亦达到极显著水平(- P, + F 种群 $\chi^2 = 17.842$, $df = 2$, $p = 0.01$; + P, + F 种群 $\chi^2 = 20.296$, $df = 2$, $p = 0.01$; + P, - F 种群 $\chi^2 = 49.596$, $df = 2$, $p = 0.01$; - P, - F 种群 $\chi^2 = 12.502$, $df = 2$, $p = 0.01$)。

2.3 攻击行为变量与种群密度

研究期间,4 种处理根田鼠种群雄体恐吓、进攻、追逐、争斗及回避 5 类行为变量的每一行为计数与种群密度的线性相关关系不一致(表 3)。在 + P, + F 种群,争斗行为的计数($r = 0.7983$, $p = 0.010$, $df = 7$)与种群

密度相关极显著, 恐吓($r = 0.7457$, $p = 0.025$, $df = 7$)及进攻($r = 0.6374$, $p = 0.050$, $df = 7$)分别与种群密度呈显著的相关关系, 而追逐($r = 0.4131$, $p = 0.400$, $df = 7$)及回避($r = 0.0410$, $p = 0.800$, $df = 7$)与种群密度相关不显著。在 $-P$, $+F$ 种群, 恐吓($r = 0.7842$, $p = 0.050$, $df = 4$), 进攻($r = 0.8081$, $p = 0.050$, $df = 4$)及争斗($r = 0.8057$, $p = 0.050$, $df = 4$)分别与种群密度有显著的相关, 然而, 追逐($r = 0.3467$, $p = 0.500$, $df = 4$)及回避($r = 0.2227$, $p = 0.700$, $df = 4$)分别与种群密度相关不显著。在 $+P$, $-F$ 种群, 争斗与种群密度呈极显著的正相关关系($r = 0.9889$, $p = 0.01$, $df = 2$), 恐吓($r = 0.9347$, $p = 0.020$, $df = 2$)及进攻($r = 0.7714$, $p = 0.050$, $df = 2$)分别与种群密度有显著的正相关, 但追逐($r = 0.3843$, $p = 0.400$, $df = 2$)及回避($r = 0.2905$, $p = 0.500$, $df = 2$)则分别与种群密度显示不显著的正相关。在 $-P$, $-F$ 种群, 恐吓($r = 0.8727$, $p = 0.010$, $df = 3$)与种群密度的相关达到极显著水平, 进攻($r = 0.6998$, $p = 0.050$, $df = 3$)、追逐($r = 0.5587$, $p = 0.050$, $df = 3$)、争斗($r = 0.5048$, $p = 0.050$, $df = 3$)及回避($r = 0.6246$, $p = 0.050$, $df = 3$)分别与种群密度相关显著。

表 3 捕食和食物处理根田鼠种群雄体攻击行为变量(回合/10min)与种群密度(只/0.3hm²)

Table 3 Male aggressive behavior variables (bout/10min) and population density (Ind./0.3hm²) under predation and food treatments

+ P, + F									
行为变量	种群密度 Population density								
Behavior variables	24	23	28	27	26	27	30	30	24
恐吓 Threat	10	15	13	28	18	25	35	26	14
进攻 Attack	30	35	41	36	28	29	46	35	23
追逐 Chase	3	10	6	2	20	28	26	10	2
争斗 Wrestle	12	15	26	21	18	20	19	25	11
回避 Retreat	3	10	5	10	20	6	5	8	0
- P, + F									
行为变量	种群密度 Population density								
Behavior variables	31	40	45	47	50	51			
恐吓 Threat	40	53	54	58	49	61			
进攻 Attack	43	45	54	49	50	52			
追逐 Chase	3	10	5	12	16	2			
争斗 Wrestle	24	25	32	37	35	31			
回避 Retreat	4	6	7	10	5	4			
+ P, - F									
行为变量	种群密度 Population density								
Behavior variables	16	15	16	5					
恐吓 Threat	23	20	25	14					
进攻 Attack	24	20	30	16					
追逐 Chase	3	15	34	7					
争斗 Wrestle	16	13	15	4					
回避 Retreat	6	25	40	15					
- P, - F									
行为变量	种群密度 Population density								
Behavior variables	33	40	39	40	44				
恐吓 Threat	28	38	30	35	40				
进攻 Attack	45	54	40	55	61				
追逐 Chase	6	13	14	12	10				
争斗 Wrestle	40	50	40	50	45				
回避 Retreat	5	10	10	15	10				

与雄体相似, 4 种处理根田鼠种群雌体 5 类行为变量的每一行为计数与种群密度的线性相关关系甚为复杂(表 4)。各处理种群恐吓行为与种群密度的相关均达到显著或极显著水平($+P$, $+F$ 种群 $r = 0.8724$, $p = 0.001$, $df = 12$; $-P$, $+F$ 种群 $r = 0.8977$, $p = 0.025$, $df = 4$; $+P$, $-F$ 种群 $r = 0.9728$, $p = 0.050$, $df = 2$; $-P$, $-F$ 种群 $r = 0.9065$, $p = 0.050$, $df = 3$), 进攻行为与种群密度相关显著($+P$, $+F$ 种群 $r = 0.6499$, $p = 0.025$, $df = 12$; $-P$, $+F$ 种群 $r = 0.8401$, $p = 0.050$, $df = 4$; $+P$, $-F$ 种群 $r = 0.9857$, $p = 0.05$, $df = 2$; $-P$, $-F$ 种群 $r = 0.9522$, $p = 0.025$, $df = 3$), 争斗行为与种群密度有显著或极显著的相关($+P$, $+F$ 种群 $r = 0.7773$, $p =$

0.005, $df = 12$; - P, + F 种群 $r = 0.8004$, $p = 0.050$, $df = 4$; + P, - F 种群 $r = 0.5549$, $p = 0.700$, $df = 2$; - P, - F 种群 $r = 0.9805$, $p = 0.005$, $df = 3$ 。

就雌体追逐行为与种群密度的相关关系而论,仅 + P, + F 种群达到显著水平($r = 0.6385$, $p = 0.025$, $df = 12$),其它各种种群的相关均不显著(- P, + F 种群 $r = 0.0226$, $p = 0.950$, $df = 4$; + P, - F 种群 $r = 0.5549$, $p = 0.700$, $df = 2$; - P, - F 种群 $r = 0.7859$, $p = 0.100$, $df = 3$)。各处理种群雌体回避行为与种群密度的相关均不显著(+ P, + F 种群 $r = 0.0998$, $p = 0.700$, $df = 12$; - P, + F 种群 $r = 0.1252$, $p = 0.800$, $df = 4$; + P, - F 种群 $r = 0.2002$, $p = 0.900$, $df = 2$; - P, - F 种群 $r = 0.7803$, $p = 0.100$, $df = 3$)。

表 4 捕食和食物处理根田鼠种群雌体攻击行为变量(回合/10min)与种群密度(只/0.3hm²)

Table 4 Female aggressive behavior variables (bout/10min) and population density (Ind./0.3hm²) under predation and food treatments

+ P, + F														
行为变量	种群密度 Population density													
Behavior variables	22	24	23	28	26	28	30	29	30	27	24	21	13	9
恐吓 Threat	29	33	32	37	32	39	43	41	29	26	25	20	15	10
进攻 Attack	10	12	18	20	19	23	25	24	27	26	15	23	18	10
追逐 Chase	0	13	6	18	11	10	18	12	20	8	7	20	2	2
争斗 Wrestle	25	26	20	29	30	31	32	27	26	33	28	23	25	12
回避 Retreat	1	13	0	0	6	0	18	2	0	2	0	15	2	2
- P, + F														
行为变量	种群密度 Population density													
Behavior variables	39		45		50		51		45		26			
恐吓 Threat	20		23		44		43		31		12			
进攻 Attack	55		57		66		52		58		35			
追逐 Chase	40		21		0		10		20		1			
争斗 Wrestle	50		55		60		56		53		50			
回避 Retreat	35		31		0		20		0		1			
+ P, - F														
行为变量	种群密度 Population density													
Behavior variables		16		15		16							5	
恐吓 Threat		20		18		23							7	
进攻 Attack		28		29		32							10	
追逐 Chase		8		15		24							7	
争斗 Wrestle		21		16		20							9	
回避 Retreat		7		22		42							18	
- P, - F														
行为变量	种群密度 Population density													
Behavior variables	33		40		39		40		44					
恐吓 Threat	38		45		40		46		50					
进攻 Attack	42		45		46		47		50					
追逐 Chase	5		6		16		28		45					
争斗 Wrestle	30		45		39		43		50					
回避 Retreat	10		15		26		15		38					

上述分析揭示,在 4 种处理根田鼠种群 5 类行为变量中,具有明显攻击性的恐吓、进攻及争斗行为分别与种群密度存在显著($p < 0.05$)或极显著($p < 0.01$)的线性正相关关系;除 - P, - F 种群雄体回避行为与种群密度相关显著外,其它种群回避行为与种群密度相关不显著;除 - P, - F 种群雄体、+ P, + F 种群雌体追逐行为与种群密度相关显著外,其它种群追逐行为与种群密度相关不显著($p > 0.05$)。

3 讨论

Dennis Chitty^[5]提出的多态行为假设是理论种群生态学研究的一次勇敢的尝试^[34],它已成为探讨田鼠亚科(arvicoline)及其它小型哺乳动物种群自动调节的重要理论^[35-38]。Chitty 假设的实质是生态时间尺度(ecological timescale)与进化时间尺度(evolutionary timescale)的差距不显著^[34],此与传统的理论生态学论点不

同。Chitty 认为,啮齿动物的种群波动时期与作用于其不同表型(phenotypes)的周期性选择(cyclic selection)密切相联。Chitty 假设的核心是,两相互竞争的行为表型,若其进化速度足够快,则其中之一成为优势的竞争者(superior competitor),且为劣势的繁殖者(inferior reproducer),而另一表型则与之相反。二者竞争的结果必为种群的周期性波动。Chitty 假设预测,种群的攻击性随种群波动时期而异。随着种群密度的增长,自然选择有利于攻击性基因型个体,在种群波动的增长期及高峰期具有更高比例的攻击型个体。然而,在大量的研究^[12-16,22]中,仅 Krebs^[12]提出,黄腹田鼠和草原田鼠种群增长期选择攻击型个体;其后,Myers 和 Krebs^[39]通过对此两物种扩散个体多态行为及遗传特征的测定,验证了 Chitty 假设。然而,Turner 和 Iverson^[14]、Hofmann 等^[13]对黄腹田鼠和草原田鼠雄体攻击行为,以及 Hofmann 和 Getz^[23]对此两种群雌体攻击水平的研究结果则与 Chitty 多态行为假设之预期不一致。

本文研究的结果与 Krebs^[12]对黄腹田鼠和草原田鼠的同类研究结果一致。在相同的捕食和食物处理条件下,根田鼠种群不同波动时期两性攻击型个体比例差异显著或极显著,除 -P, -F 种群的雌性外,各处理种群衰减期雌性和雄性攻击型个体比例均显著地低于增长期和高峰期(表 2);虽不同处理根田鼠种群 5 类攻击行为变量与种群密度的相关关系甚为复杂(表 3,表 4),但两性个体具有显著攻击性的恐吓、进攻及争斗行为变量与种群密度存在显著或极显著的线性正相关关系。

尽管,在小型哺乳动物种群调节领域,对 Chitty 多态行为假设尚有争论^[7,13,23,36],但在捕食和食物处理条件下,受控根田鼠种群攻击行为与其种群季节性波动时期仍存在显著的关联。因此,在种群外部因子的交互作用条件下,根田鼠种群攻击行为对其种群波动时期的反应格局与 Chitty 假设预测的相似,其结果验证了本文提出的特定假设。种群外部因子捕食和食物交互效应介导的攻击行为选择,是导致田鼠类种群季节性波动的主要内部因子。

References:

- [1] Krebs C J, Gaines M S, Keller B L, et al. Population cycles in small rodents. *Science*, 1973, 179: 35 ~ 41.
- [2] Grisolia, J S, et al. *Violence: from biology to society*. Elsevier, Amsterdam, 1997.
- [3] Filley C M, et al. Toward an outstanding of violence: neurobehavioral aspects of unwarranted physical aggression: Aspen Neurobehavioral Conference Consensus Statement. *Neuropsychiatry Neuropsychol. Neurol. Behav. Neurol.*, 2001, 14: 1 ~ 14.
- [4] Taitt M J and Krebs C J. Population dynamics and cycles. In: Tamarin, RH eds. *Biology of New World Microtus*. Spec. Pub. Am. Soc. Mammal. No. 8. Lawrence, Kansas: Allen Press, 1985. 567 ~ 620.
- [5] Chitty D. The natural selection of self-regulation behavior in animal populations. *Proceedings of the Ecological Society of Australia*, 1967, 2: 51 ~ 78.
- [6] Chitty D. Do lemmings commit suicide? beautiful hypotheses and ugly facts. New York: Oxford University Press, 1996. 1 ~ 268.
- [7] Krebs C J. A review of the Chitty hypothesis of population regulation. *Can. J. Zool.*, 1978, 5: 2463 ~ 2480.
- [8] Christian J J, Davis D E. Endocrines, behavior and populations. *Science*, 1964. 146: 1550 ~ 1560.
- [9] Christian J J. Neurobehavioral endocrine regulation of small mammals population. In: Synder D P, ed. *Populations of small mammals under natural conditions*. Spec Publ Ser Pymatuning Lab Ecol, No.5. Linesville. Pennsylvania: University of Pittsburg, 1978. 143 ~ 158.
- [10] Krebs C J. Dispersal, spacing behavior and genetics in relation to population fluctuations in the vole, *Microtus townsendii*. *Fort. Zool.*, 1979, 24: 61 ~ 77.
- [11] Tamarin R H. Animal population regulation through behavioral interactions. In: Eisenburg J F and Kleiman D G, eds. *Advances in the study of mammalian behavior*. Spec Pub Am Soc Mammal. No. 7. Lawrence, Kansas: Allen Press, 1983. 698 ~ 720.
- [12] Krebs C J. *Microtus* population biology: behavioral changes associated with the population cycle in *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus*. *Ecology*, 1970, 51:34 ~ 52.
- [13] Hofmann J E, Getz L L, Klatt B J. Levels of male aggressiveness in fluctuation populations of *Microtus ochrogaster* and *M. pennsylvanicus*. *Can. J. Zool.*, 1982, 60: 898 ~ 912.
- [14] Turner B N, Iverson S L. The annual cycle of aggression in male *Microtus pennsylvanicus* and its relation to population parameters. *Ecology*, 1973, 54: 967 ~ 981.
- [15] Mihok S. Chitty's hypothesis and behavior in sub arctic red-backed voles, *Clethrionomys gapperi*. *Oikos*, 1981, 36: 281 ~ 295.
- [16] Taitt M J, Krebs C J. Manipulation of female behavior in field populations of *Microtus townsendii*. *J. Anim. Ecol.*, 1982, 51: 681 ~ 690.
- [17] Desy E A, Batzli G O, Liu J K. Effects of food and predation on behavior of prairie voles: a field experiment. *Oikos*, 1990, 58: 159 ~ 168.

- [18] Nie H Y, Liu J K, Su J P. Field experimental studies on the multifactorial hypothesis of population system regulation for small rodents: effect pattern of food availability and predation on spacing behavior of root voles and the function of spacing behavior in population regulation. *Acta Theriol. Sinica*, 1995, 15 (1): 41 ~ 52.
- [19] Nie H Y, Liu J K. Demographic implications and ESS analysis of aggressive behavior of root voles. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(7): 1406 ~ 1412.
- [20] Nie H Y, Liu J K. Regulation of root vole population dynamics by food supply and predation: a two-factor experiment. *Oikos*, 2005, 109 (2): 387 ~ 395.
- [21] Rose R K, Gaines M S. Levels of aggression in fluctuating populations of the prairie vole, *Microtus ochrogaster* in eastern Kansas. *J. Mamm.*, 1976, 57: 43 ~ 57.
- [22] Rose R K. Levels of wounding in the meadow vole *Microtus pennsylvanicus*. *J. Mamm.*, 1979, 60: 37 ~ 45.
- [23] Hofmann J E, Getz L L. Levels of female aggressiveness in fluctuating populations of *Microtus ochrogaster* and *M. pennsylvanicus*. *Acta Theriol. Sinica*, 2004, 24 (2): 125 ~ 131.
- [24] Xia W P. Alpine Meadow Ecosystem. Fasc 1. Lanzhou: Gansu People's Publishing House, 1982.
- [25] 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.
- [26] Liu J K, Wang X, Liu W. Studies on the nutritional ecology of small herbivorous mammals: patterns of food selection and resources 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.
- [27] Liu J K, Su J P, Liu W, *et al.* Field experimental studies on the multifactorial hypothesis of population system regulation for small rodents: effects of food availability and predation on population dynamics of root voles. *Acta Theriol. Sinica*, 1994, 14(2): 117 ~ 129.
- [28] Liang J R, Zeng J X, Wang Z W, *et al.* Study on the growth and development of root voles. *Acta Biologica Plateau Sinica*, 1982, 1: 19 ~ 20.
- [29] Desy E A, Batzli G O. Effects of food availability and predation on prairie vole demography: a field experiment. *Ecology*, 1989, 70 (2): 411 ~ 421.
- [30] Petruszewicz K. and Andrzejewski R. Natural history of free-living populations of house mice (*Mus musculus*) with particular reference to grouping within the population. *Ekol. Pol. A.*, 1962, 10: 85 ~ 122.
- [31] Ostermeyer M C. Maternal aggression. In: Elwood R W, ed. Paternal behavior of rodents. Chichester: John Wiley and Sons, 1983. 151 ~ 179.
- [32] Ostfeld R S. Experimental analysis of aggression and spacing behavior in California voles. *Can. J. Zool.*, 1985, 63: 2277 ~ 2282.
- [33] Harper S J and Batzli G O. Are staged dyadic encounters useful for studying aggressive behavior of arvicoline rodents? *Can. J. Zool.*, 1997, 75: 1051 ~ 1058.
- [34] Bjørnstad O N. Chitty cycles — at last! *Trends Ecol. Evol.*, 2001, 16 (2): 72.
- [35] Batzli G O. Dynamics of small mammal populations: a review. In: McCullough D R and Barrett R H eds, *Wildlife 2001: populations*. New York: Elsevier Applied Science, 1992. 831 ~ 850.
- [36] Batzli G O. Population cycles revisited. *Trends Ecol. Evol.*, 1996, 11: 448 ~ 449.
- [37] Stenseth N C and Ims R A. Population dynamics of lemmings: temporal and spatial variation — an introduction. In: Stenseth N C and Ims R A eds. *The biology of lemmings*. London: Academic Press, 1993. 61 ~ 96.
- [38] Oli, M K. The Chitty effect: a consequence of dynamic energy allocation in a fluctuating environment. *Theor. Pop. Biol.*, 1999, 56: 293 ~ 300.
- [39] Myers J H and Krebs C J. Genetic, behavioral, and reproductive attributes of dispersing field voles *Microtus ochrogaster* and *M. pennsylvanicus*. *Ecol. Monogr.*, 1971, 41(1): 53 ~ 78.

参考文献:

- [18] 聂海燕, 刘季科, 苏建平. 小型啮齿动物种群系统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种群空间行为的作用模式及其对种群调节的探讨. *兽类学报*, 1995, 15(1): 41 ~ 52.
- [19] 聂海燕, 刘季科. 根田鼠攻击行为模式及其进化稳定对策分析. *生态学报*, 2004, 24 (7): 1406 ~ 1412.
- [24] 夏武平. 高寒草甸生态系统, 兰州: 甘肃人民出版社, 1982. 1: 1 ~ 8.
- [25] 刘季科, 梁杰荣, 周兴民, 李建华. 高寒草甸生态系统定位站的啮齿动物群落与数量. 见: 夏武平主编, 高寒草甸生态系统, 兰州: 甘肃人民出版社, 1982. 1: 24 ~ 43.
- [26] 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. 北京: 科学出版社, 1991. 3: 111 ~ 124.
- [27] 刘季科, 苏建平, 刘伟, 等. 小型啮齿动物种群系统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种群动态作用的分析. *兽类学报*, 1994, 14(2): 117 ~ 129.
- [28] 梁杰荣, 曾缙祥, 王祖望, 韩永才. 根田鼠生长和发育的研究. *高原生物学集刊*, 1982, 1: 19 ~ 20.