

食物、捕食及种间竞争对东方田鼠 (*Microtus fortis*) 种群攻击行为的作用

杨月伟^{1 2 3}, 刘 震^{2 4}, 刘季科^{2 3,*}

(1. 曲阜师范大学生命科学学院, 曲阜 273165 ; 2. 浙江大学生命科学院, 杭州 310012 ;
3. 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001 ; 4. 北京华大基因研究中心, 北京 101300)

摘要 在野外围栏条件下, 采用重复的 $2 \times 2 \times 2$ 析因实验设计, 测定食物、捕食和竞争物种黑线姬鼠对东方田鼠攻击行为作用的格局。东方田鼠各处理种群攻击水平与其种群密度的相关甚为复杂, 与 Chitty 多态行为假设的预测不一致。东方田鼠双冲突个体间的攻击水平与其体重的相关不显著, 而与冲突个体的体重差异则呈显著的负相关, 体重差异越大, 冲突个体间的攻击水平越低。雄体攻击水平与其繁殖特征无显著的相关关系, 而雌体间攻击水平则受繁殖状态的影响, 动情雌体间的攻击水平显著地高于非动情雌体。体重差异和食物对雄体的攻击行为具有极显著的独立作用, 捕食和种间竞争对雄体攻击行为的独立作用不显著, 而捕食与种间竞争交互作用对雄体攻击行为的效应则达到显著水平。体重差异、食物、捕食和种间竞争对动情雌体的攻击水平均有极显著的独立作用, 3 类外部因子交互作用的效应达到极显著水平, 而 3 类外部因子交互作用对非动情雌体攻击行为的效应则不显著。结果检验了外部因子食物、捕食、种间竞争对田鼠类动物种群攻击行为具有独立和累加的整合效应的假设。

关键词 攻击行为; 食物; 捕食; 种间竞争; 东方田鼠; 黑线姬鼠

文章编号: 1000-0933 (2007) 10-3983-10 中图分类号: Q143 Q958 文献标识码: A

Effect on aggressive behavior of reed voles *Microtus fortis* by food , predation and interspecific competition

YANG Yue-Wei^{1 2 3}, LIU Zhen^{2 4}, LIU Ji-Ke^{2 3,*}

1 College of Life Science , Qufu Normal University , Qufu 273165 , China

2 College of Life Sciences , Zhejiang University , Hangzhou 310012 , China

3 Northwest Plateau Institute of Biology , Chinese Academy of Sciences , Xining 810001 , China

4 Beijing Genomics Institute of Chinese Academy of Sciences , Beijing 101300 , China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (10) 3983 ~ 3992.

Abstract : The effect patterns of food , predation and *Apodemus agrarius* as competition species on the aggressive behavior of reed voles , *Microtus fortis* , were measured using repeat $2 \times 2 \times 2$ factorial experiment design under the field enclosure. The correlation between aggressive behavior and densities of reed vole populations in different treatments was very complicated. The result was not consistent with what was predicted by Chitty's polymorphic behavior hypothesis ; aggressive behaviors of

基金项目 国家自然科学基金资助项目 (39970133) ; 曲阜师范大学 “十一五” 省级重点建设项目

收稿日期 2006-11-07 ; 修订日期 2007-03-30

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 Corresponding author , E-mail : liujike_228@163.com

Foundation item The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 39970133) and the 11th Five-year Plan Provincial Key Construction Projects of Qufu Normal University

Received date 2006-11-07 ; **Accepted date** 2007-03-30

Biography : YANG Yue-Wei , Ph. D. , Associate professor , mainly engaged in population ecology and evolutionary ecology. . E-mail : yangyuewei@163.com

dyadic encounters were not correlated to body mass but to the difference of body mass negatively which means that there were more aggressive behaviors between dyadic encounters with similar body mass. Aggressive behaviors of male reed voles were not related with their reproductive status while those of females were. There were more aggressive behaviors between estrous females than between nonestrous females. The independent effects of food and the difference of body mass on aggressive behavior of male reed voles were extremely significant, the independent effects of predation and interspecific competition on male aggressive behavior were not significant while those of their interaction were. The effects of body mass difference, food, predation and interspecific competition on aggressive behaviors of estrous female reed voles were all extremely significant; effects of interaction among three external factors were also extremely significant. But, the effects of these three external factors on nonestrous females were not significant. The results in this paper supported the hypothesis that there were independent and additive intergrative effects of external factors of population such as food, predation and interspecific competition on aggressive behavior of voles.

Key Words: aggressive behavior; food; predation; interspecific competition; *Microtus fortis*; *Apodemus agrarius*

动物的攻击 (aggressiveness) 是多种因子引起的一类空间行为 (spacing behavior)^[1]。攻击行为 (aggressive behavior) 具有竞争配偶、食物等资源, 以及防卫领域的功能^[2]。种群相邻个体间的攻击行为格局可导致个体死亡、扩散及繁殖适合度改变。因此, 在小型哺乳动物的密度调节中具有重要意义^[3~5]。

Watson 和 Moss^[6]提出, 食物与空间行为能共同影响种群波动。食物可利用性的变化能直接改变田鼠的空间行为, 进而, 对种群密度产生影响。在食物丰富的条件下, 田鼠在较小范围内的觅食即可获得所需要的营养和能量。较少的活动能减少相邻个体的接触, 降低其攻击水平, 增加对较高密度的容忍性 (tolerance)。此外, 食物和行为可独立地对种群起作用。高质量的食物能提高田鼠的繁殖力, 使密度增高, 而攻击行为的递增则能导致从属个体的扩散, 导致种群密度衰减。

有关食物与行为关系的实验室研究^[7, 8]表明, 实验鼠在哺乳期对营养不良特别敏感, 低质量食物能够提高攻击行为的水平。而发育早期的营养不良, 无论在生理、形态、行为甚至动物的全部生命过程中都会产生作用^[7~10]。Hofmann 等指出, 在高密度条件下, 黄腹田鼠 (*Microtus ochrogaster*) 表现出高的攻击水平, 除攻击行为与高种群密度或季节性变化有关外, 亦与高密度引起食物资源的恶化有关^[11]。

捕食对小哺乳动物攻击行为的作用尚无专门的研究。Gray 等^[12]在对宅居小家鼠 (*Mus domesticus*) 栖息地复杂性与领域行为关系的模拟研究中发现, 开阔围栏中的居留个体对入侵个体表现出较低的攻击频率和较短的追逐时间, 此与居留个体在开阔地中面临较大的潜在捕食风险有关, 且必须权衡攻击行为所带来的利益与面临捕食风险的代价。

个体及其物种间的攻击行为对种群波动具有重要意义^[13, 14]。种间攻击行为是一物种对另一物种的优势 (dominance)^[15]。种间攻击行为对种内攻击行为不存在直接影响。在高密度条件下, 欧鼯 (*Clethrionomys glareolus*) 和黑线姬鼠 (*Apodemus agrarius*) 的种间争斗行为增大, 而种内攻击水平则无显著变化^[16]。

关于外部因子交互作用对田鼠亚科动物行为效应的研究更少, 仅 Desy 等^[17]和聂海燕等^[18]及 Nie 和 Liu^[19]在野外围栏条件下, 测定食物和捕食对雄性黄腹田鼠及根田鼠 (*M. oeconomus*) 攻击行为的作用, 但未测定种间竞争对目标种群攻击行为的作用, 更未探讨外部因子对雌体攻击行为的效应。

本研究在野外围栏条件下, 测定食物、捕食与同域分布的竞争物种黑线姬鼠对东方田鼠 (*M. fortis*) 攻击行为的作用, 目的在于检验外部因子食物、捕食、种间竞争对田鼠类动物攻击行为具有独立和累加的整合效应的假设, 初步检验 Chitty 的多态行为假设。

1 研究方法

1.1 实验样地

本研究于 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。有关该地区的自然

概况已有报道^[20]。

研究样地设在低洼草甸的弃耕地,优势草本植物为芒 (*Miscanthus sinensis*)、藨草 (*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^[21]。

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*)、长耳鸮 (*Asio otus*)及斑头鸺鹠 (*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 (*Agkistrodon actus*)及蝮蛇 (*Agakistrodon brevicaudus*)。

1.2 实验围栏及设计

实验围栏总面积为 0.6hm²,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)^[22]。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^[23]。

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 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 围栏上方悬挂 3cm × 3cm 网格化纤网 (浙江萧山渔具厂) 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。每周更换一次食物罐的食物,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同域分布且有竞争关系的两个物种^[24],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^[21]。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 月份非同胎个体,东方田鼠雄体平均体重为 (71.5g ± 10.6g) (n = 64),雌体平均体重为 (61.2g ± 8.5g) (n = 64)。

黑线姬鼠雄体平均体重为 $(33.1\text{ g} \pm 7.5\text{ g})$ ($n = 16$) ,雌体平均体重为 $(30.6\text{ g} \pm 6.9\text{ g})$ ($n = 16$) 。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 为一诱捕期。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^[25]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)^[26] 估计每诱捕期种群的最小存活数 (minimum number of animal known to be alive , MNKA) ,作为每诱捕期的种群密度。

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 ×) 统计出现的猛禽只次数。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的只次数及进出围栏的痕迹和粪便估计。实验期间 ,观测的鸢、苍鹰、长耳鸮及斑头鸺鹠等鸟类捕食者共 716 只次 ,估计的青鼬、黄鼬、花面狸、大灵猫及小灵猫等兽类捕食者共 900 余只次。此两类捕食者为实验提供了相对稳定的捕食风险源。

1.5 攻击行为测定

啮齿动物发育早期的食物质量能显著地影响成年时期的攻击行为^[8] ,该项实验中 ,所有建立者幼体于实验室内均获得相同质量的食物 ,且未进行过行为测定。行为测定是在建立者置入围栏 5 周后 ,当围栏内种群达到一定数量时进行。为避免繁殖对两性个体攻击性的影响 ,对成体 ,仅测定具有相同繁殖格局个体间的攻击行为。测定雄性动情成体间、雄性未动情成体间、雌性动情成体间、雌性未动情成体间的攻击行为。

在野外条件下 ,难以对小型哺乳类的个体攻击水平作出准确的测定^[27] ,因此 ,行为测定是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 × 30cm³ 的玻璃缸 ,其中心部位设一活动隔板。缸的底部铺设约 1cm 厚的碎木屑和少量的碎玉米作为床垫。在距玻璃缸 2.5m 处 ,置放一小型录相机 ,记录攻击行为的序列。

在同一处理种群的每一诱捕期 ,对每个体的测定不超过 2 次 ,且每次为不同的冲突个体。每次双冲突个体测定的时间为 30min。在提起活动隔板前给以 3min 的调整使目标个体探测巢室。然后 ,提起活动隔板 ,测定 10min。测定结束后 ,将测定个体置入鼠笼 ,并供给充足的食物和饮水 ,1h 内 ,在捕获地点释放。每次测定结束后 ,用肥皂水清玻璃缸 ,以除去玻璃缸内聚集的气味 ,进而 ,消除对下次行为测定的影响。

实验结束后 ,分析录制的行为序列 ,参照 Hofmann 等^[11] 对攻击行为的分类标准 ,记录冲突个体间如下行为的发生频次及持续时间 : (1) 恐吓 (threat) :一个体前足抬离地面 ,向另一个体伸头 ,尖叫 ,呲牙 ; (2) 直立 (upright) :后腿伸直 ,躯体伸长 ,在相互直立中 ,两个体的面部非常接近 ; (3) 冲击 (lunge) :一个体向另一个体伸头 ,双脚离地跳跃 ,冲击 ,争斗双方发生撕咬 ; (4) 拳击 (boxing) :直立者以前足打击另一个体的头部和肩部 ; (5) 摔跤 (wrestle) :两个体纠缠一起 ,跌落滚动 ,该行为经常迅速地发生 ,难以区分搏斗的发起者 ; (6) 追逐 (chase) :一个体追逐另一个体 ,被追击个体常以跳起攻击 ,结束追逐 ; (7) 退避 (retreat-avoid) :静止的个体逃离正在靠近或攻击的个体 ,或改变运动方向 ,而避免与另一个体的接触 ; (8) 靠近 (approach) :一个体移动至另一个体 5cm 以内 ,当一个体在靠近的距离内 ,即刻发生某一动作。退避是明显地对其它动作反应的被动防卫行为 ,因此 ,在分析中仅应用其它 7 种行为发生频次及持续时间。

1.6 统计分析

由于攻击频次为非正态分布 ,因此 ,所有与攻击频次的相关分析均采用 Spearman 秩相关检验。将原始数据进行平方根转换 ,以协方差分析 (analysis of covariance ,ANCOVA) 分离各种处理及冲突个体体重差异对攻

击水平的作用。应用多因素方差分析 (multi analysis of variance ,MANOVA)检验 3 类外部因子交互作用对 8 种处理种群攻击水平的独立作用和累加效应。上述统计分析均以 SPSS 统计软件包执行。

2 结果

2.1 攻击频次与持续时间

所有双冲突者的 7 种攻击行为的频次及持续时间的 Spearman 秩相关分析 (表 1)说明 ,各种攻击行为 频次与持续时间存在显著或极显著的线性正相关关系。因此 ,以攻击行为频次的总和作为个体攻击计数 ,即能反映个体的攻击水平。

表 1 东方田鼠攻击行为的频次和持续时间 (M ± SE)的 Spearman 秩相关分析

Table 1 Spearman rank correlation analysis for frequency and duration (M ± SE)of aggression in reed voles					
行为 Behavior	平均攻击频次 Average frequency of attacking	平均持续时间 Average duration of attacking (s)	<i>r</i>	样本数 Sample size	<i>p</i>
恐吓 Threat	4.25 ± 1.26	8.14 ± 4.52	0.932	179	0.001
直立 Upright	3.49 ± 1.85	6.23 ± 2.34	0.941	179	0.001
冲击 Lunge	14.36 ± 6.98	2.16 ± 0.87	0.929	179	0.001
拳击 Boxing	12.37 ± 3.58	1.14 ± 0.22	0.954	179	0.001
摔跤 Wrestle	7.34 ± 4.25	15.28 ± 5.66	0.899	179	0.006
追逐 Chase	3.14 ± 1.12	36.15 ± 12.47	0.667	179	0.042
靠近 Approach	4.86 ± 1.55	12.45 ± 4.88	0.893	179	0.008

2.2 种群动态行为及密度

研究时期 ,8 种处理东方田鼠种群的动态行为 (dynamics behavior)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 ,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 ,-F + P + C 种群最低 ,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 8 种处理种群的最小存活数变化 ,其变动趋势基本一致。

2.3 攻击行为与种群密度

2.3.1 雄体

成对动情雄体与成对非动情雄体攻击计数单因素 ANOVA 的结果 ($F=0.02$, $df=1$, 56 , $p=0.888$)表明 ,二者的差异不显著 ,因此 ,将二者合并处理。8 种处理种群攻击计数与种群最小

存活数的 Spearman 秩相关检验结果 (表 2)说明 ,仅 -F + P + C 种群及 +F - P - C 种群攻击计数与其种群最小存活数具有显著的相关 ,而其它种群的攻击计数与种群最小存活数的相关则不显著。

2.3.2 雌体

根据成年雌体的繁殖状况 ,分为未动情雌体、非哺乳动情雌体 ,以及哺乳雌体。双冲突者均为处于同一繁殖状态的个体。由于哺乳雌体的双冲突者极少 ,未予分析。未动情雌体与动情雌体攻击计数的 ANOVA 结果 ($F=517.91$, $df=1$, 66 , $p=0.000$)表明 ,二者具有极显著的差异 ,因此 ,对二者独立处理。

8 种处理雌体攻击计数与其种群最小存活数的 Spearman 秩相关检验 (表 3)揭示 8 处理种群雌体攻击计

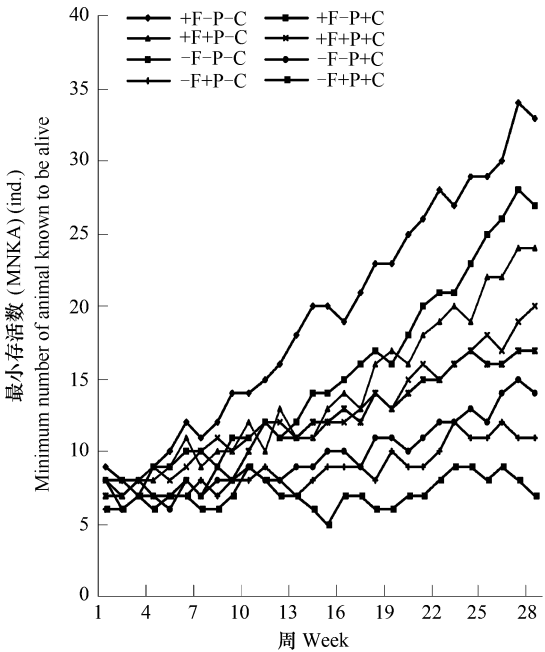


图 1 不同处理东方田鼠种群最小存活数动态
Fig. 1 Population dynamics of MNKA in different treatments

数与其种群最小存活数的相关性均不显著。

2.4 攻击行为与体重及体重差异

2.4.1 雄体

冲突个体的体重与攻击计数的 Spearman 秩相关检验结果 ($r = 0.132$ $n = 58$ $p = 0.323$)显示,二者的相关不显著。而冲突个体间体重差异与攻击计数的 Spearman 秩相关检验结果 ($r = -0.344$ $n = 58$, $p = 0.008$)则表明,冲突个体的体重差异与攻击计数呈显著的负相关。亦即攻击计数以冲突个体间体重差异的增大而减少。

表 2 不同处理东方田鼠种群雄性攻击计数与种群最小存活数的 Spearman 秩相关检验

Table 2 Spearman rank correlation between aggression counts and MNKA of males of reed voles population in different treatments

处理 Treatments	样本数 Sample sizes	<i>r</i>	<i>p</i>
- F - P - C	8	0.17	0.09
+ F - P + C	4	0.18	0.17
+ F + P + C	10	0.21	0.13
- F - P + C	6	0.26	0.18
- F + P + C	8	0.45	0.02
+ F - P - C	8	0.37	0.04
- F + P - C	7	0.11	0.13
+ F + P - C	7	0.15	0.10

表 3 不同处理种群雌体东方田鼠攻击计数与最小存活数的 Spearman 秩相关检验

Table 3 Spearman rank correlation between aggression counts and MNKA of female reed voles population in different treatments

处理 Treatments	<i>r</i>	<i>n</i>	<i>p</i>
- F - P - C	0.32	6	0.51
+ F - P + C	0.22	8	0.33
+ F + P + C	0.35	8	0.46
- F - P + C	0.12	10	0.78
- F + P + C	0.36	10	0.11
+ F - P - C	0.44	8	0.09
- F + P - C	0.30	10	0.57
+ F + P - C	0.14	8	0.66

2.4.2 雌体

动情雌体攻击计数与双冲突者体重差异的 Spearman 秩相关分析结果 ($r = -0.431$ $n = 40$ $p = 0.005$)表明,二者呈极显著的负相关,而与体重的 Spearman 秩相关分析结果 ($r = -0.162$ $n = 40$ $p = 0.317$)则表明,二者的相关不显著;未动情雌的攻击计数与体重差异秩相关 ($r = 0.149$ $n = 28$, $p = 0.448$)不显著,与体重也不存在显著的相关 ($r = 0.348$ $n = 28$ $p = 0.07$)。

2.5 各外部因子对攻击行为的效应

2.5.1 各因子对雄体攻击行为的作用

由于雄性东方田鼠双冲突者的体重差异与攻击计数的相关性显著,因此,在分析 3 种因子对攻击行为的作用时,须考虑内部因子体重差异的作用,为此,以体重差异为协变量采用 ANCOVA,检验食物、捕食和种间竞争对攻击行为的作用,检验结果(表 4)表明,体重差异和食物对雄体东方田鼠的攻击行为具有极显著的独立作用,捕食和种间竞争对雄体攻击行为的独立作用不显著,但二者对雄体攻击行为的交互作用则达到了显著水平。

表 4 以体重差异为协变量雄体东方田鼠平均攻击计数的 ANCOVA

Table 4 ANCOVAs with difference of body mass as covariance for average aggression counts of male reed voles

方差来源 Source of variance	SS	df	MS	<i>f</i>	<i>p</i>
修正模型 Corrected model	1701.785	8	212.723	3.066	0.008
截距 Intercept	17851.68	1	1785.683	157.336	0.000
体重差异 Difference of body mass	279.035	1	279.035	4.022	0.049
食物 Food (F)	407.217	1	407.217	5.870	0.020
捕食 Predation (P)	33.197	1	33.197	0.479	0.493
种间竞争 Interspecific competition (IC)	0.393	1	0.393	0.006	0.940
食物 × 捕食 F × P	27.529	1	27.529	0.397	0.532
食物 × 种间竞争 F × IC	103.135	1	103.135	1.487	0.230
捕食 × 种间竞争 P × IC	359.620	1	359.620	4.139	0.012
误差 Error	2844.215	41	69.371		
总和 Total	46596.00	50			
矫正总和 Corrected total	4546.000	49			

2.5.2 各因子对雌体攻击行为的作用

因动情雌体攻击计数与双冲突者的体重差异有显著的相关 ,因此 ,以体重差异为协变量 ,以 ANCOVA 检验食物、捕食和种间竞争对动情雌性攻击水平的影响 ,分析结果 (表 5)表明 ,体重差异、食物、捕食和种间竞争对动情雌体的攻击计数均有极其显著的作用 ,三类外部因子交互作用的效应也达到极显著水平。

表 5 以体重差异为协变量动情雌性东方田鼠平均攻击计数的 ANCOVA

Table 5 ANCOVA for mean aggression counts of estrous female reed voles with difference of body mass as covariance					
方差来源 Source of variance	SS	df	MS	f	p
矫正模型 Corrected model	2211.468	8	276.434	18.121	0.000
截距 Intercept	42154.190	1	42154.190	2763.292	0.000
体重差异 Difference of body mass	712.426	1	712.426	46.701	0.000
食物 Food (F)	924.132	1	924.132	60.579	0.000
捕食 Predation (P)	233.508	1	233.508	15.307	0.000
种间竞争 Interspecific competition (Ic)	116.428	1	116.428	7.632	0.010
食物 × 捕食 F × P	33.606	1	33.606	2.203	0.148
食物 × 种间竞争 F × Ic	1.339	1	1.339	0.088	0.769
捕食 × 种间竞争 P × Ic	28.569	1	28.569	1.873	0.181
食物 × 捕食 × 种间竞争 F × P × Ic	146.647	1	146.647	9.613	0.004
误差 Error	472.907	31	15.255		
总和 Total	83235.000	40			
矫正总和 Corrected total	2684.375	39			

对未动情雌体攻击水平的 MANOVA 结果 (表 6)说明 ,食物、捕食、种间竞争及其交互作用对未动情雌体攻击计数均无显著效应。

表 6 东方田鼠未动情雌体平均攻击计数的 MANOVA

Table 6 MANOVAs for mean aggression counts of nonestrous female reed voles					
方差来源 Source of variance	SS	df	MS	f	p
矫正模型 Corrected model	25.107	7	3.587	0.613	0.739
截距 Intercept	1768.900	1	1768.900	302.376	0.000
食物 Food (F)	0.400	1	0.400	0.068	0.796
捕食 Predation (P)	8.100	1	8.100	1.385	0.253
种间竞争 Interspecific competition (Ic)	2.500	1	2.500	0.427	0.521
食物 × 捕食 F × P	.000	1	0.000	0.000	1.000
食物 × 种间竞争 F × Ic	10.000	1	10.000	1.709	0.206
捕食 × 种间竞争 P × Ic	2.500	1	2.500	0.427	0.521
食物 × 捕食 × 种间竞争 F × P × Ic	1.600	1	1.600	0.274	0.607
误差 Error	117.000	20	5.850		
总和 Total	2015.000	28			

3 讨论

上文充分地证明 ,外部因子食物、捕食及种间竞争对东方田鼠种群攻击行为能产生直接的和间接的作用。其结果验证了本文提出的三类外部因子对田鼠类动物种群攻击行为具有独立和累加的整合效应的假设。

在小型哺乳动物种群动态调节领域 ,多态行为假设 (polymorphic behavior hypothesis)^[5]认为 ,种群攻击水平与其密度呈显著线性正相关 ,在种群密度高峰时期 ,攻击行为水平最高。然而 ,对此种假设的检验结果则不一致。Indiana 地区的黄腹田鼠及草原田鼠 (*M. pennsylvanicus*)的攻击水平与其种群密度存在显著的正相关^[28] ,而在 Illinois 地区 ,此两种种群的雄体及雌体攻击水平与其种群波动则无显著的正相关^[11,29]。相似的 ,

在高密度和低密度条件下,加州田鼠 (*M. californicus*) 的 33 种斗殴 (agonistic) 行为频率^[30],以及草原田鼠雄体攻击行为频率均无显著的差异^[31]。就年间波动种群而言,种群密度高峰期,长尾田鼠 (*M. longicaudus*) 的攻击性增高,而同域分布的墨西哥田鼠 (*M. mexicanus*) 的攻击行为则以其种群不同波动时期有显著的差异^[32]。

在攻击行为的研究中,Rose 和 Gaines^[33]以受伤程度作为攻击性指标,估计草原田鼠波动种群的攻击水平,发现其种群高峰期的雄体繁殖活动频繁,较种群增长期有更多的创伤,而在种群衰退期,其受伤程度则更高,在种群高峰期,同种雌体较其它时期的创伤少。Christian^[34]则提出,在高密度年份,受伤的雄体草原田鼠较少,但受伤的程度则高。在种群高峰期,加州田鼠具有少的创伤^[35],而 Lidicker 则发现,此物种的创伤程度与其种群密度的相关不一致^[36]。To 和 Tamarin 认为^[37],麻省田鼠 (*M. breweri*) 循环及非循环种群 (cycling and noncycling population) 的受伤程度与其种群密度间的相关不显著。

在食物、捕食和种间竞争交互作用条件下,东方田鼠 - F + P + C 种群及 + F - P - C 种群的雄体攻击水平与其种群密度呈显著的线性正相关关系 (表 2),此与 Chitty 多态行为假设之预测相似,而其它处理种群雄体攻击水平 (表 2),以及所有处理种群雌体攻击水平与其种群密度的相关则不显著 (表 3)。此种格局与 Chitty 多态行为假设的预测不一致。

在田鼠类动物种群系统动态调节的研究中^[33~47],已证明外部因子食物和捕食对种群密度具有直接的作用,而内部因子空间行为与种群密度的关联则以外部因子的作用强度而改变^[17~19]。本项研究显示,3 类外部因子对东方田鼠种群攻击行为能产生直接的独立效应。

值得强调的是,聂海燕等^[38]发现,在食物和捕食交互作用条件下,根田鼠种群有明显攻击性的恐吓,进攻和争斗行为分别与种群密度呈显著和极显著的线性正相关关系,其结果与 Chitty 多态行为假设的预测一致,建立了外部因子食物和捕食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之假设。

对啮齿动物社会行为的早期研究^[42,43]集中于对雄体攻击水平的测定。在非繁殖期,雌体无攻击性或攻击性较弱,在与雄体相遇时则产生明显的攻击性^[44]。因此,雌体攻击行为对种群的繁殖成功、社会等级的建立和种群波动具有一定的调节作用^[45~47]。本项研究同时测定东方田鼠雄体间及不同繁殖状态的雌体间的攻击水平。发现处于不同繁殖状态的雄体有较高的攻击水平,未动情雌体间的攻击水平相对较弱,但动情期的雌体间则有极高的攻击水平。食物、捕食和种间竞争对两性成体攻击水平的作用不一致。三类外部因子对未动情雌体的作用不显著,可能是由于其较低攻击水平对外部因子的反应不敏感有关。雄体攻击水平除受冲突者的体重差异影响外,仅食物对其攻击水平具有显著的独立作用,捕食与种间竞争交互作用的效应亦达到显著水平。食物、捕食和种间竞争对动情雌体的攻击水平均具有显著或极显著的独立作用,3 类外部因子交互作用对动情雌体攻击行为的效应亦达到极显著水平。与雄体比较,动情雌体不仅要维护自身生存所需要的食物和空间,还要为其繁殖所需能量及其未来后代贮备充足的资源,因此,在动情期间,对同性个体具有更为强烈的攻击行为,对外部因子的作用亦更为敏感。

对实验室小鼠和欧维家鼠 (*Rattus owiensis*) 的研究^[48,49]表明,体重较大的个体在种群中具有优势地位。白足鼠属 (*Peromyscus*)^[50]及田鼠动物^[17]亦有此种现象。然而,Hall 和 Klein^[51]发现,其它鼠类并未有与之一致的关系。本项研究发现,东方田鼠成体体重与攻击水平不存在显著的相关。产生上述结果差异的原因,可能与未分析双冲突者的体重差异有关。Turner 和 Iverson^[51]发现,当成对草原田鼠双冲突者体重差异增大时,其攻击计数降低,而相近体重的草原田鼠间的攻击性最强。因此,必须分析体重差异对攻击行为的影响。本项研究证明,双冲突者的体重差异,对雄性成体及动情雌性成体的攻击计数均有显著的作用。

在北美 Kansas 地区,黄腹田鼠两性个体在繁殖季节均有较多的创伤^[33]。Batzli 和 Pitelka^[35]以及 Lidicker^[36]发现,在繁殖季节,加州田鼠的创伤较其它季节有所增加。繁殖期田鼠个体攻击水平的增高,是田鼠动物空间行为的主要模式。本项研究发现,东方田鼠动情雌体间较未动情雌性间具有更高的攻击水平,然

而 ,以睾丸降位区分的动情与未动情的雄性间攻击水平则无显著差异。相似的格局亦见于草原田鼠及黄腹田鼠种群^[1 33]。睾丸激素的分泌与雄体繁殖活动密切相关 ,且能提高诸如啮齿动物^[52 53]等许多小型哺乳动物的攻击性。可见 ,以睾丸的腹位尺度 ,尚不能充分地鉴别田鼠雄体的繁殖状态^[11]。

Reference :

[1] Krebs C J. Aggression , dispersal , and cyclic changes in populations of small rodents. In : Krames L , Pliner P and Alloway T eds. Aggression , dominance , and individual spacing. New York : Plenum Press ,1978. 49 — 60.

[2] Wilson E O. Sociobiology. Cambridge : Belknap Press ,1975. 697.

[3] Chitty D. The natural selection of selection of self-regulatory behavior in animal populations. Proc. Ecol. Soc. Aus. ,1967 ,2 51 — 78.

[4] Chitty D. Do lemmings commit suicide ?Beautiful hypotheses and ugly facts. New York : Oxford University Press ,1996. 1 — 268.

[5] Krebs C J. A review of the Chitty hypothesis of population regulation. Can. J. Zool. ,1978 ,56 2463 — 2480.

[6] Watson A , Moss R. Dominance , spacing behavior and aggression in relation to population limitation in vertebrates. In : Watson eds. Animal populations in relation to their food resources. Oxford : Blackwell Scientific Publications ,1970. 167 — 220.

[7] Warson T S , Smart J L , Dobbing J. Social interactions among adult male rats after early undernutrition. Brit. J. Nut. ,1974 ,32 #13 — 419.

[8] Smart J L. Undernutrition and aggression. In : Brain P F , Benton O eds. Multidisciplinary approaches to aggression research. Elsevier : North-Holland Biomedical Press ,1981. 179 — 191.

[9] Levitsky D A , Barns R H. Nutritional and environmental interactions in the behavioral development of rat ; Long term effects. Science ,1972 ,176 : 68 — 71.

[10] Ranett C T , Blizard D A , Friedman E. Early life undernutrition and aggression in two mouse strains. Devel. Psych. ,1975 ,8 :175.

[11] Hofmann J E , Getz L L , Klatt B. Levels of male aggressiveness in fluctuating populations of *Microtus ochrogaster* and *M. pennsylvanicus*. Can. J. Zool. ,1982 ,60 898 — 912.

[12] Gray S J , Jensen S P , Hurst J L. Structural complexity of territories : preference , use of space and defense in common house mice , *Mus domesticus*. Anim. Behav. ,2000 60 765 — 772.

[13] Morris R D. Competitive exclusion between *Microtus* and *Clethrionomys* in the aspen parkland of Saskatchewan. J. Mamm. ,1969 ,50 291 — 301.

[14] Morris R D. Grant P R. Experimental studies of competitive interaction in a two species system IV. *Microtus* and *Clethrionomys* species in a single enclosure. J. Anim. Ecol. ,1972 ,41 275 — 290.

[15] Wiens J A. The ecology of bird communities Vol. 2. Cambridge : Cambridge University Press ,1989. 1 — 316.

[16] Kozakiewicz A , Boniecki P. Intra- and interspecific behaviors in bank vole and striped-field mouse under enclosure conditions. Acta Theriol. , 1994 ,39 (1) 29 — 36.

[17] Desy E A , Batzli G O , Liu J K. Effect 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 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 Theriol. Sinica ,1995 ,15 (1) #1 — 52.

[19] 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.

[20] Yang Y W , Zhang S Y , Cheng A X. Characters of habitats used by Sika deers in winter and spring in south China. J. NE. for. Univ. ,2002 30 (6) 57 — 60.

[21] Sheng H L , Qian G Z. Ecological observation on reed voles. Chin. J. Zool. ,1964 ,6 (5) 200 — 204.

[22] Myers J H , Krebs C J Genetics , behavioral and reproductive attributes of dispersing field voles *Microtus pennsylvanicus* and *M. ochrogaster*. Ecol. Monogr. ,1971 ,41 52 — 78.

[23] Cole F R , Batzli G O. Influence of supplemental feeding on a vole population. J. Mamm. ,1978 ,59 809 — 819.

[24] Bao Y X , Zhuge y. Study on rodents in Tianmu mountain natural reserve. Acta Theriol. Sinica ,1984. 4 (3) :197 — 205.

[25] Wu Z J. Growth and development of reed voles. Chin. J. Zool. ,1996 ,31 (5) 26 — 30.

[26] Petrusiewicz 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.

[27] Taitt M J , Krebs C J. Population dynamics and cycles. In : Tamariny R H eds. Biology of New World *Microtus*. Shippens : The American Society of Mammalogists ,1985. 567 — 620.

[28] Krebs C J. *Microtus* population biology : Behavioral changes associated with the population cycle in *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus*. Ecology , 1970 ,51 34 — 52.

[29] 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.

[30] Tamura M. Aggressive behavior in the California meadow mouse *Microtus californicus*. Berkeley : University of California Press , 1966.

[31] 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.

[32] Conley W H. Competition between *Microtus* : a behavioral hypothesis. *Ecology* , 1976 , 57 : 224 — 237

[33] 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.

[34] Christian J J. Fighting , maturity , and population density in *Microtus pennsylvanicus*. *Journal of Mammalogy* , 1971 , 52 : 556 — 567

[35] Batzli G O , Pitelka F A. Condition and diet of cycling populations of the California vole , *Microtus californicus*. *J. Mamm.* , 1971 , 52 : 141 — 163.

[36] Lidicker W Z. Regulation of numbers in an island population of the California vole , a problem in community dynamics. *Ecol. Monogr.* , 1973 , 43 : 271 — 302.

[37] To L P , Tamarin R H. The relation of population density and adrenal gland weight in cycling and noncycling voles (*Microtus*). *Ecology* , 1977 , 58 : 928 — 934.

[38] Nie H Y , Liu J K , Su J P , Bian J H. Analysis on aggressive levels and behavior polymorphism of root voles in seasonal fluctuation populations under the interaction between predation and food availability. *Acta Ecologica Sinica* , 2006 , 26 (7) : 2139 — 2147.

[39] Erlinge S , G ransson G , Hansson L , H gstedt G , Liberg O , Nilsson I N , Nilsson T , Von. Schantz T , Sylvn M . Predation as a regulation factor on small rodent population fluctuations in southern Sweden. *Oikos* , 1983 , 40 : 36 — 52.

[40] Desy E A , Batzli G O. Effects of food availability and predation on prairie vole demography : a field experiment. *Ecology* , 1989 , 70 : 411 — 421.

[41] Liu J K , Su J P , Liu W , Wang X , Nie H Y , Li Y M. Field experiment studies on the multifactorial hypothesis of population system regulation for small rodents : The analysis on effect of food availability and predation on population dynamics of root voles. *Acta Theriol. Sinica* , 1994 , 14 (2) : 117 — 129.

[42] Brown J L. The Evolution of behavior. New York : Norton Press , 1975.

[43] Mackintosh J H. Behavior of the house mouse. *Symp. Zool. Soc. Lond.* , 1981 , 47 : 337 — 345.

[44] Parmigiane S. Inhibition of infanticide in male house mouse (*Mus domesticus*) : is kin recognition involved ? *Ethol. Ecol. Evol.* , 1989 , 1 : 93 — 98.

[45] Lloyd J A , Christian J J. Reproductive activity of individual females : three experimental freely growing population of house mice (*Mus musculus*). *J. Mamm.* , 1969 , 50 : 49 — 59.

[46] Hurst J L. Behavioral variation in wild house mice (*Mus domesticus Ratty*) : a quantitative assessment of female social organization. *Anim. Behav.* , 1987 , 35 : 1846 — 1857.

[47] Gray L E. The effects of reproductive status and prior housing condition on the aggressiveness of female mice. *Behav. Neural. Biol.* , 1979 , 26 : 508 — 513.

[48] Uhrich J. The effect of experience on fighting behavior of albino mice. *Ecology* , 1940 , 21 : 100 — 101.

[49] Payne A P , Swanson H H. Agonistic behavior between pairs of hamsters of the same and opposite sex in a neutral observation arena. *Behavior* , 1970 , 36 : 259 — 269.

[50] Healey M C. Aggression and self-regulation of population size in deer mice. *Ecology* , 1967 , 48 : 377 — 392.

[51] Hall C S , Klein S J. Individual differences in aggressiveness in rats. *J. Comp. Psychol.* , 1942 , 33 : 371 — 383.

[52] Beeman E A. The effect of male hormone on aggressive behavior in mice. *Physiol. Zool* , 1974 , 20 : 373 — 405.

[53] Vandenberg J G. The effects of gonadal hormones on the aggressive behavior of adult golden hamsters (*Mesocricetus auratus*). *Anim. Behav.* , 1971 , 19 : 589 — 594.

参考文献：

[18] 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) : 31 ~ 41.

[20] 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.

[21] 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.

[24] 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.

[25] 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.

[38] 聂海燕 , 刘季科 , 苏建平 , 边疆晖. 捕食和食物交互作用下根田鼠季节性波动种群攻击水平及其行为多态性分析. *生态学报* , 2006 , 26 (7) : 2139 ~ 2147.

[41] 刘季科 , 苏建平 , 刘伟 , 王溪 , 聂海燕 , 李玉敏. 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种群动态作用的分析. *兽类学报* , 1994 , 14 (2) : 117 ~ 129.