

布氏田鼠空间分布格局的季节动态*

房继明 孙儒泳

(北京师范大学生物系)

摘 要

布氏田鼠种群在繁殖初期为随机分布, 在其它时期为聚集分布。雌鼠之间的空间竞争进入繁殖季节时增强, 尤其在繁殖期, 雌鼠对雄鼠有很强的吸引力。雄鼠选择雌鼠作为最近邻体的观测值高于期望值, 但没有显著性差异。雄鼠对雌鼠在非繁殖期有很强的吸引力。种群在繁殖期之前为聚集趋势, 从非繁殖期进入繁殖期显示扩散趋势, 繁殖期结束后又呈聚集趋势。此研究对同一生态学问题的探讨有重要作用。

关键词: 空间分布格局, 季节变化, 布氏田鼠。

啮齿动物种群生态研究中, 空间格局的工作愈来愈受到学者们的重视, 而且种群动态和空间格局的结合, 是动物生态学中远未解决的问题^[1,2]。施大钊分析了布氏田鼠鼠洞的空间分布格局, 指出鼠洞是以洞系为基本单元的聚集分布, 春夏聚集程度较低, 秋季较高, 洞系的表现面积为50—100m²^[3]。Fang and Sun(1990)也曾有过进一步的研究^[4], 但有关布氏田鼠空间分布格局的季节动态, 以及雄雌鼠之间的空间联系尚未有深入研究, 本文以此为研究目标, 作初步探讨。

一、材料与方方法

研究区位于内蒙古锡盟正镶白旗, 其自然景观为小叶锦鸡儿灌丛为背景的杂类草草原^[5]。1988年4月至10月, 在布氏田鼠同一类型栖息生境内逐月设60×80m²样方一块, 捕尽样方内的鼠, 记录鼠的准确位置、性别和体长, 并依据中国科学院动物研究所(1979)提出的年龄标准划分鼠龄^[6]。

鼠与鼠之间的空间关系, 采用Lark and Evens(1954)提出的最近邻体法进行分析^[7]。

依次测量样方内每一个体到最近邻体的距离 r , 计算平均观察距离 $\bar{r}_A = \sum_{i=1}^N r_i / N$ ($i=1, 2, \dots, N$), N 为样方内个体总数。再计算样方内个体随机分布时最近邻体间的平均距离期望值, $\bar{r}_E = 1/(2\sqrt{D})$, D 为种群密度, $D = N/\text{样方面积}$ 。 $R = \bar{r}_A / \bar{r}_E$, $R = 1$ 时为随机分布; $R < 1$ 时为聚集分布; $R > 1$ 时为均匀分布。 R 偏离1的显著性检验如下:

$C = \frac{\bar{r}_A - \bar{r}_E}{\sigma_{\bar{r}_E}}$, 其中 $\sigma_{\bar{r}_E}$ 为 $\bar{r}_E$ 的标准误, 且等于 $\frac{0.26136}{\sqrt{ND}}$ 。如果 $|C| \geq 1.96$ 或2.58, 则 R 值显著性偏离1, 显著性水平分别为5%、1%。如果 R 显著地小于1则为聚集分布, 反之, 则为均匀分布。

样方内个体间的交往采用Randolph(1977)方法^[2]。设样方内有 n_1 个雄鼠, n_2 个雌

* 本文是国家自然科学基金资助课题, 研究中得到张耀星、邱炳来、蔡兵、刘志龙及张存浩等同志的帮助, 特此致谢, 本文于1990年2月26日收到。

鼠,则以同性为最近邻体的概率,雄鼠是 $(n_1-1)/(n_1+n_2-1)$,雌鼠是 $(n_2-1)/(n_1+n_2-1)$;以异性为最近邻体的概率,雄鼠是 $n_2/(n_1+n_2-1)$,雌鼠是 $n_1/(n_1+n_2-1)$ 。

种群聚集度的测定采用Lloyd(1967)定义的平均拥挤度 M^* ,和聚块性指标 M^*/m ^[8]。

$$M^* = \frac{\sum_{i=1}^n x_i(x_i-1)}{\sum_{i=1}^n x_i}, x_i (i=1, 2, \dots, n), m = \frac{\sum_{i=1}^n x_i}{n}, n \text{ 为样方单位数, } N \text{ 为}$$

个体总数, x_i 为 i 样方单位内的个体数。

二、结 果

1. 空间格局的季节动态

种群中,各类成员之间的空间分布格局的季节变化列于表1。SP: 空间分布格局; AD: 聚集分布; RD: 随机分布; UD: 均匀分布。*: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$ 。表中第一栏是前一种鼠作为后一种鼠的最近邻体。其中鼠-鼠的生态学含义是前面这只鼠的空间分布格局在种群中受其它鼠的空间格局影响的情况。如果是聚集分布,说明其它鼠对这只鼠有很强的吸引力,使之靠近;如果是随机分布,则表示其它鼠的存在对这只鼠的空间分布格局没有影响;如果是均匀分布,表明其它鼠对这只鼠有排斥作用,使之尽量远离,由此类推。雄鼠-雌鼠表示雌鼠对雄鼠的吸引情况,雌鼠-雌鼠表示雌鼠对雌鼠的吸引情况,其它类推。

表1 布氏田鼠空间分布格局的最近邻体分析

Table 1 Nearest neighbor analysis for spatial patterns of Brandt's voles

邻体		月份					
		4	5	6	7	9	10
鼠-鼠	R	0.83**	1.11	0.89	0.50**	0.62**	0.56**
	SP AD RD RD AD AD AD						
雄鼠-雄鼠	R	0.96	1.38	1.18	0.55**	0.66**	0.56**
	SP RD RD RD AD AD AD						
雄鼠-雌鼠	R	0.77	0.47**	0.41**	0.42**	1.19	1.23
	SP RD AD AD AD RD RD						
雌鼠-雌鼠	R	0.85	1.44*	1.17	0.74**	0.61*	1.02
	SP RD UD RD AD AD RD						
雌鼠-雄鼠	R	0.65**	1.09	1.06	0.84*	0.71*	0.35*
	SP AD RD RD AD AD AD						

2. 雌雄个体之间的交往

雄鼠、雌鼠以同性和异性个体为最近邻体的期望值和观察值之间随季节变化无显著性差异,种群中同性对、异性对的情况也一样(表2)。

3. 个体群面积的季节变化

把样方分成不同等级的样方单位,从 $5 \times 5\text{m}^2$, $5 \times 10\text{m}^2$, $10 \times 10\text{m}^2$, $10 \times 20\text{m}^2$, $20 \times 20\text{m}^2$ 到 $20 \times 40\text{m}^2$,并按样方单位梯度作 M^*/m 曲线(图1)。 M^*/m 曲线下最陡时,样方单位大小相当于个体群的面积。由此,初春鼠个体群面积较大,50—100 m^2 ,进入繁殖期后,7月的个体群面积缩小至25—50 m^2 ,9月的图形与7月的相似,5,6月因种群为随机分布,不存在个体群(表1),到10月,个体群面积又回升至50—100 m^2 。

4. 种群聚集和扩散趋势的季节变化

Lloyd(1967)根据 m , M^* 的变化^[8],给出了判断种群聚集、扩散趋势的方法。用于布氏田鼠所得结果见表3。1988年鼠种群从春季到秋季,种群从聚集状态进入扩散状态,7月以后又恢复聚集状态,一直到10月。

表 2 同性和异性最近邻体交往的期望值和观测值

Table 2 Observed and expected proportions of same and opposite-sex nearest neighbors

	月份	全个体数 (个)	雄鼠作为最近邻体		雌鼠作为最近邻体	
			观测值	期望值	观测值	期望值
雄鼠	4	17	0.41	0.43	0.59	0.67
	5	7	0.00	0.35	1.00	0.66
	6	18	0.09	0.34	0.91	0.86
	7	42	0.43	0.46	0.57	0.54
	9	23	0.85	0.63	0.35	0.37
	10	11	0.82	0.77	0.18	0.23
F值			1.11	1.60		
t-检验			0.68	0.31		
雌鼠	4	21	0.87	0.46	0.33	0.54
	5	11	0.54	0.41	0.48	0.59
	6	32	0.47	0.38	0.53	0.62
	7	48	0.37	0.47	0.63	0.53
	9	13	0.81	0.68	0.39	0.34
	10	3	1.00	0.85	0.00	0.15
F值			1.25	1.22		
t-检验			0.49	0.31		
全体	月份	同性对		异性对		
		观测值	期望值	观测值	期望值	
	4	0.37	0.48	0.83	0.52	
	5	0.37	0.47	0.83	0.58	
	6	0.37	0.48	0.63	0.52	
	7	0.59	0.49	0.47	0.51	
9	0.56	0.43	0.44	0.62		
10	0.64	0.48	0.36	0.54		
F值			1.04	1.08		
t-检验			0.39	0.01		

1987年的结果引自 Fang and Sun (1990)^[4]。春季到夏季和 1988 年一样,从聚集进入扩散状态,但整个繁殖期多保持为扩散状态,这与 1988 年不同。入冬前恢复聚集状态(表 3)。

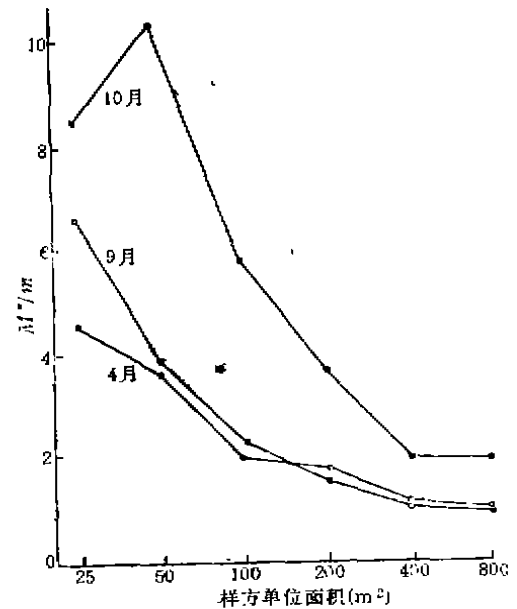


图 1 聚块性指标(M^*/m)的曲线图
Fig. 1 The changes in the index of 'patchiness' (M^*/m) in different quadrat sizes

表 3 种群动态的季节变化

Table 3 Seasonal changes in the dynamics of population

年	月	平均密度 m	平均拥挤度 M^*	聚块性指标 M^*/m	M^*+1 m	判断
1987	4	0.72	0.75	1.04	2.43	聚集
	5	0.52	1.39	2.68	4.80	聚集
	6	3.04	6.08	1.87	2.00	扩散
	7	4.84	8.76	1.81	2.01	聚集或扩散
	8	2.68	3.81	1.48	1.86	扩散
	9	2.88	3.83	1.33	1.88	扩散
	10	1.20	2.01	1.67	2.61	聚集
1988	4	0.79	1.68	2.12	3.39	聚集
	5	0.75	0.78	1.04	2.37	扩散
	6	1.00	1.33	1.33	2.33	扩散或聚集
	7	1.88	4.37	2.31	2.83	聚集
	9	0.75	1.72	2.29	3.83	聚集
	10	0.29	1.67	5.41	8.88	聚集

三、讨 论

1. 种群的空间分布格局的季节动态

鼠-鼠的空间格局从春至初夏,由聚集分布转为随机分布,同时个体群面积缩小,种群从聚集状态转为扩散状态,这和黑龙江草原灭鼠办公室(1976)^[10]直接观察到的布氏田鼠春

季分群现象一致。

当年生幼鼠开始地面活动后,种群从随机分布转为聚集分布。这是因为幼鼠同母鼠共占一个巢域,后代与亲代共同形成一个家庭所致^[11,12]。

入冬前,繁殖停止,鼠种群仍为聚集分布,其间个体群的面积也有回升,这是由于入冬前的集群过冬行为所致^[10]。在非繁殖期,集群过冬是多数田鼠动物的特点^[13]。

布氏田鼠在高数量的1987年繁殖期,以扩散趋势为主,这和种群数量迅速上升一致,而在低数量的1988年,繁殖期以聚集分布为主。这种差异有待研究。布氏田鼠种群的季节变化呈单峰型,春秋低,夏季较高^[6],对此种群密度和空间分布格局的季节变化,尚未发现一致的内在联系。

2. 雌、雄之间的空间关系的季节变化

不同性别的哺乳动物成体的空间分布的决定因素是不同的。雌鼠为了繁衍后代,以得到所需的必要的能量(即食物)和活动空间,作为其繁殖成功与否的制约^[14],因此,比雄鼠更注重栖息地的性质,对资源的依赖性也高于雄鼠^[15]。相比之下,雄鼠在生殖、哺育后代上的投资少得多,其繁殖成功由接近雌鼠与否所限制^[14],所以,雄鼠对生殖中的资源敏感性差,成年雄鼠的空间分布格局在很大程度上由雌鼠的空间分布格局所决定^[16]。从行为上也可看清这一点,雌鼠有攻击性是为生存空间,而雄鼠有攻击性是为了雌鼠。

下面通过详细分析雌、雄鼠之间的空间关系,以支持上述论断。

(1)雄鼠-雄鼠 在繁殖初期前后,雄鼠-雄鼠为随机分布,即雄鼠不受其它雄鼠空间分布的影响。4月至5月,虽然都是随机分布,但 R 却从0.96上升到1.38(表1),即在随机分布中孕含着进入繁殖时,雄鼠之间空间竞争性有所增强这一特征。繁殖中期以后,雄鼠-雄鼠转成聚集分布,这有两方面原因:一是形成了大的家庭,二是越冬集群^[12,17]。

(2)雄鼠-雌鼠 4月至5月进入繁殖期的同时,雄鼠-雌鼠由随机分布进入聚集分布,体现了雌鼠对雄鼠的空间位置选择有很强的吸引力。整个繁殖期雄鼠-雌鼠都是聚集分布, R 值很小(表1),雄鼠选择雌鼠作为最近邻体,以达到其繁殖成功的目的。繁殖期一过,雄鼠-雌鼠又变成随机分布,上述雌鼠的作用消失,雄鼠继续以雌鼠为最近邻体已失去意义。

(3)雌鼠-雌鼠 雌鼠-雌鼠在繁殖初期为了争夺生存空间以成功地进行当年的繁殖,从4月关系不密切的随机分布,转入5月竞争性很强的均匀分布。到了6月关系缓和,成为随机分布。7至9月幼鼠及亚成体与母鼠共同生活,占据一个巢域^[11,12],空间格局为聚集分布。入冬前,雌鼠-雌鼠空间格局又转为关系不甚紧密的随机分布。

Ostfeld(1985)分析田鼠属动物的食谱有三大类,一类以果实、种子为食,一类以非禾本科草为食,一类是以禾本科草为食^[14]。以前二类食物为食的田鼠,因食物相对稀疏,难以更新,并且是斑块状分布,其雌鼠具有领域性,呈均匀分布,而以禾本科草为食的雌鼠,因食物均匀分布,更新快,不存在领域性,呈聚集分布。冬季挖掘布氏田鼠洞群发现贮存的草主要是冷蒿,因此,布氏田鼠春季、秋末和冬季以非禾本科的冷蒿为食物,春季为随机分布和均匀分布,秋末为随机分布(表1)。夏季和秋初以禾本科羊草为主食^[18],这个期间布氏田鼠以聚集分布为主。布氏田鼠因食性杂,既有禾本科草,又有非禾本科草,雌鼠的空间分布格局也兼而有之,随季节、食物的改变,分布型也发生改变。因此食物也是控制空间分布的一个重要因子^[19]。

(4)雌鼠-雄鼠 在整个繁殖季节的5—8月,雄鼠对雌鼠的吸引不强,其分布型多为随机分布。在非繁殖季节,雌鼠-雄鼠为聚集分布,此期雄鼠对雌鼠的吸引,不会是因为繁殖的需要,可能和群居生活有关,如警戒、挖洞、贮食等活动中雌鼠依赖雄鼠,或需要雄鼠的帮助。

综上,雄鼠和雌鼠之间的空间关系体现了它们在繁殖策略上的性别差异,即繁殖初期和中期,雌鼠的存在吸引雄鼠的接近。4—6月,雄鼠以雌鼠为最近邻体的观测值高于期望值,差值为0.31,而雌鼠以雄鼠为最近邻体的观测值虽高于期望值,但差值为0.15(表2),从另一角度证实了上述的分析。

3. 布氏田鼠的婚配系统

虽然存在雌鼠对雄鼠的吸引关系,但未形成显著性差异,也就是说布氏田鼠的婚配系统不会是一雄一雌制(monogamy),或一雄多雌制(polygyny),只可能是群居混交制(promiscuity)。因为Elwood(1983)和Wolff(1985)分析啮齿动物中现已确定的婚配关系。

只有上述三种,如果是一雄一雌制,则异性最近邻体的观测值应显著地高于期望值,同性最近邻体的情况应相反;如果是一雄多雌制,则雄鼠的异性最近邻体的观测值应显著地高于期望值,雄鼠的同性最近邻体的情况也应相反。可对布氏田鼠的分析(表2)说明,不存在上述结果,故布氏田鼠的婚配系统应为混交。张洁等对布氏田鼠的洞群内群体结构的分析也证实了这一点^[12]。

4. 空间分布格局的研究方法

本文同时采用了距离、样地两种抽样方法,所得结论一致,但两种方法所能提供的生态学信息不同,距离抽样不仅可以分析鼠-鼠、雄-雄、雌-雌的空间关系,而且还能分析后两者的空间关系。而样地抽样法只能分析前者的空间关系,但它可用于测定个体群面积。所以两者可相互补充,提高研究水平。

参 考 文 献

- [1] Danielson, D. I. and Gains, M.S., 1978, spatial patterns in two syntopic species of microtines, *Microtus Ochrogaster* and *Synaptomys cooperiopri* J. Mammal 68(2):313—322.
- [2] Randolph, S.E., 1977, Changing spatial relationships in a population of *Apodemus sylvaticus* with the onset of breeding, J. Anim. Ecol. 46:663—676.
- [3] 施大钊, 1985, 布氏田鼠洞群的分布格局的初步研究, 内蒙古农牧学院学报 6(2):111—117.
- [4] Fang, J. and Sun Ruyang, 1981, Spatial patterns of Brandt's vole, *Journal of Beijing Normal University (Natural Sciences)* 27(1):76—81.
- [5] 房继明、孙儒泳, 1989, 布氏田鼠种群数量的季节动态与鼠洞的关系, 兽类学报 9(3):202—209.
- [6] 中国科学院动物研究所生态室一组, 1979a, 布氏田鼠年龄结构的研究, 动物学报 24(4):344—358.
- [7] Clark, P. J. and F. C. Evens, 1954, Distance to nearest neighbour as a measure of spatial relationships in populations, *Ecology* 35:445—453.
- [8] Lloyd, M., 1967, Mean crowding, J. Anim. Ecol. 36:1—30.
- [9] Hairston, N. G., Hill R. W. and Rittle U., 1971, The interpretation of aggregation patterns, In *Statistical Ecology* Vol. 1 (G. P. Patil et al. Eds), 337—356.
- [10] 黑龙江省革委会草原灭鼠办公室, 1976, 掌握布氏田鼠活动规律, 大打草原灭鼠的人民战争, 动物学报 22(3):237—248.
- [11] 中国科学院动物研究所生态室一组, 1979, 布氏田鼠巢域的研究, 动物学报 25(2):169—175.
- [12] 张洁、钟文勒, 1981, 布氏田鼠洞群内群体结构的研究, 兽类学报 1(1):51—56.
- [13] Madison, D. M., 1985, Activity rhythms and spacing, In: *The Biology of New World Microtus*, (R. H. Tamarin ed.), 373—419.

- [14] Ostfeld, R. S., 1985 Limiting resources and territoriality in Microtine rodents. *American Naturalist* 126: 1—15.
- [15] Cameron, G. N. and Spener S. R., 1985 Assessment of space use patterns in the hispid cotton rat. *Oecologia* 68:133—139.
- [16] Ims, R. A., 1988 Spatial clumping of sexually receptive females induces space sharing among male voles. *Nature* 335:541—543.
- [17] Weisner, J. and Gorecki A., 1982 Small mammals and their habitats in the arid steppe of Central Mongolia. *Pol. Ecol. Stud.* 8:7—21.
- [18] 呼伦贝尔草原鼠害调查组, 1975. 布氏田鼠的活动对草原生产力影响的研究, 动物学报 21(1):40—45.
- [19] Batzli, G. O., 1968, Dispersion pattern of mice in California annual grassland. *J. Mamm.* 49:239—250.

SEASONAL DYNAMICS OF THE SPATIAL PATTERNS OF BRANDT'S VOLES

Fang Ji-Ming Sun Ru-Yong

(Department of Biology, Beijing Normal University)

The distribution of Brandt's vole were aggregated in the whole year except the initial breeding period. During that period, the voles were randomly distributed, and the females showed an increasing competitive trend for living space. The females had a strong attraction to the males, especially in the reproduction season. The observed proportion that males selected females as the nearest neighbours was higher than the expected one, but not significantly. The males had a strong attraction to the females in the non-reproduction season. The population showed an aggregated tendency before the reproduction season, a dispersal tendency from non-reproduction to reproduction season, an aggregated tendency again after the reproduction season.

Key words: spatial patterns, seasonal changes, Brandt's vole (*Microtus brandti*).