

DOI: 10.20103/j.stxb.202212233648

胡高鑫, 黎昌雄, 李波, 汪玲, 王霞, 覃三立, 李俊年, 陶双伦, 游国洪. 东方田鼠家群个体体重、攻击性及胆量对其扩散的影响. 生态学报, 2024, 44(4): 1539-1548.

Hu G X, Li C X, Li B, Wang L, Wang X, Qin S L, Li J N, Tao S L, You G H. Effects of body weight, aggressiveness, and boldness on dispersal in a family group of reed voles (*Microtus fortis*). Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(4): 1539-1548.

东方田鼠家群个体体重、攻击性及胆量对其扩散的影响

胡高鑫¹, 黎昌雄¹, 李波¹, 汪玲¹, 王霞¹, 覃三立¹, 李俊年¹, 陶双伦^{1,*}, 游国洪²

¹ 吉首大学生物资源与环境科学学院, 吉首 416000

² 镇远文德民族中学, 凯里 556000

摘要: 扩散作为动物适应生存环境的重要特征之一, 受到自身生物学特征及环境等方面的制约。以家群形式生活和子代雄鼠扩散为主的东方田鼠, 其成员个体是否因领地食物和空间资源竞争导致体重小、攻击性弱及胆小个体先行扩散。以新鲜马唐叶片构建三块密集均质的食物斑块, 在食物斑块周边以透明玻璃设置观测箱, 采用透明塑胶管连接三块食物斑块作为动物扩散的通道, 构建东方田鼠扩散行为观测装置。将东方田鼠家群子代成员投放至带有自身家群气味的食物斑块, 测定成员个体在食物斑块上的觅食行为序列过程和参数, 以及向其他食物斑块扩散的行为过程和参数以及家群中先行扩散个体体重、攻击性及胆量占所有家群数的比率, 检验成员个体的体重、攻击性及胆量对扩散的影响。结果发现, 体重小、攻击性弱和胆小个体的觅食启动时间极显著地大于体重大、攻击性强和胆大个体的, 但其先行扩散的比率却显著地大于体重大、攻击性强和胆大个体的; 然而体重小、攻击性弱及胆小个体的扩散开始时间显著或极显著地大于体重大、攻击性强及胆大个体的。结果揭示, 东方田鼠家群成员随着年龄的增长和对食物及空间资源竞争的加剧, 体重大、攻击性强及胆大个体会迫使体重小、攻击性弱及胆小个体先行扩散。
关键词: 东方田鼠家群; 体重; 攻击性; 胆量; 扩散

Effects of body weight, aggressiveness, and boldness on dispersal in a family group of reed voles (*Microtus fortis*)

HU Gaoxin¹, LI Changxiong¹, LI Bo¹, WANG Ling¹, WANG Xia¹, QIN Sanli¹, LI Junnian¹, TAO Shuanglun^{1,*}, YOU Guohong²

¹ College of Biology and Environment Sciences, Jishou University, Jishou 416000, China

² Zhenyuan Wende Ethnic High School, Kaili 556000, China

Abstract: Dispersal is a crucial characteristic for animal adaptation to their environment, but it can be influenced by various biological and environmental factors. In the case of the reed voles (*Microtus fortis*), which lives in family groups with male offspring predominantly responsible for dispersal, the question arises as to whether individual members with smaller body size, lower aggression, and timidity disperse earlier due to competition for territorial food and spatial resources. To test this hypothesis, an observation device was constructed to record the dispersal behavior of reed voles. This device consisted of three densely packed and homogeneous food patches made of fresh crabgrass (*Digitaria sanguinalis*) leaves. Surrounding each food patch, we placed transparent glass observation boxes, and transparent plastic tubes connected the three food patches, serving as channels for animal dispersal. We released offspring members of reed vole families into the

基金项目: 国家自然科学基金项目(31760109); 湖南省自然科学基金项目(2020JJ4502); 湖南省科技厅重点领域研发项目(2020NK2040); 吉首大学校级科研项目(JGY21090)

收稿日期: 2022-12-23; 网络出版日期: 2023-11-27

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: taoshl_xj@126.com

food patches, which were scented with their own family odor. The experimental approach involved the implementation of clipped fur markings and video recording techniques, as well as post-experimental slow-motion video replay. We measured the foraging behavior sequence and parameters of individual members on the food patches, as well as the behavioral processes and parameters related to dispersal to other food patches. Additionally, we calculated the ratio of body weight, aggressiveness, and boldness of the first individuals to disperse compared to the total number of families in the group. This allowed us to assess the impact of individual body weight, aggression, and boldness on dispersal. The results showed that individuals with smaller body size, lower aggressive, and timidity exhibited a significantly longer delay in foraging initiation compared to individuals with larger body size, higher aggressive, and boldness. Surprisingly, the rate of initial dispersal among the smaller, less aggressive, and timid individuals was significantly higher than that of the larger, more aggressive, and bold individuals. However, the smaller individuals also had a significantly or extremely significantly longer dispersal start time compared to their larger counterparts. The results suggest that as reed vole family members age and face increased competition for food and spatial resources, individuals with larger body size, higher aggression, and boldness force the smaller, less aggressive, and timid individuals to disperse earlier. This finding highlights the influence of individual characteristics and resource competition on the dispersal behavior within the family group. In conclusion, our study reveals the dynamics of dispersal behavior in reed vole family groups. As individuals grow older and competition for food and spatial resources intensifies, larger, higher aggression and boldness individuals tend to exert pressure on smaller, less aggressive, and timid individuals to disperse earlier. These findings enhance our understanding of the factors shaping dispersal behavior in animal populations and contribute to the study of animal adaptation and population dynamics.

Key Words: *Microtus fortis* family group; body weight; aggressiveness; boldness; dispersal

扩散是动物从出生地或者繁殖地迁移到另外一个繁殖地,是动物生活史中重要的特征之一,对其存活、繁殖、生长及种群动态和种群空间结构进化都有着重要的影响^[1-4]。引起动物扩散的因素众多,其中包括全球温度变化^[5]、亲缘竞争^[6]、避免近亲繁殖和资源竞争^[7]等。无论是哪种因素引起的扩散,动物扩散都是为了使自己的适合度最大化。

以往,有关动物扩散的研究主要集中于种群密度^[8]、遗传—行为多态^[9]、社群凝聚^[10]、资源竞争及避免近交^[7]与扩散间的关系。扩散形态假说^[6]认为,扩散能力强的个体一般具有特定的形态特征如体重大和行为特征如攻击性强,这些特征有助于个体成功地迁移、定居和繁殖。该假说一经提出,就受到了相关研究者的关注。如上所述,引起动物扩散的原因众多,但依据扩散形态假说,亲缘关系不但能促进个体的扩散进化^[11-15],而且会驱动动物扩散的社会性进化^[12,16]。

在亲缘关系上引起动物扩散的主要因素是避免近亲交配和资源竞争,而扩散又受到生物学特征的支配。在亲缘竞争上,灰噪鸦(*Perisoreus canadensis*)^[17]、赤狐(*Vulpes vulpes*)^[18]、白足鼠(*Peromyscus leucopus*)^[19]等被证实,扩散行为受到亲缘竞争的调控;细嘴乌鸦(*Corvus corone corone*)^[20]及侧斑鬣蜥(*Uta stansburian*)^[9]亲缘竞争能影响其栖息地选择。亲缘竞争不仅影响动物的去、留决策,而且也促进了形态和行为上不同个体的扩散决策^[14,21-22]。在形态学中,测度动物扩散能力的一个常用指标是体重,认为体重较大的后代的扩散能力较强^[23]。

在行为学中,动物个性与扩散行为及能力的关系受到越来越多的关注。动物个性是指不同个体在各种生存环境条件下做出一致性的行为反应^[24]。个性作为动物长期适应环境的进化产物,影响着动物生活史特征的诸多方面。行为表型制约假说^[24]认为,积极主动的个体较保守的个体更具攻击性,且生长速度快、活动能力强和活动范围大。然而,实证研究^[25-26]发现,行为表现型不同,动物扩散后果亦不尽相同,例如活跃、探索性强的大山雀(*Parus major*)较不活跃、探索性弱的扩散得更远^[25];相反,优势草原田鼠(*Microtus ochrogaster*)的攻击会促使年幼温顺的次优势雄鼠表现出更强烈的扩散倾向^[26]。

出现这些与扩散形态假说^[6]及行为表型制约假说^[24]预测不一致的结果, 尽管可能与不同研究设置的研究对象的生存环境条件^[27]、种群密度^[28]、交配制度^[29]及生物学特征^[30]相关, 但我们认为, 问题的关键在于, 这些研究没能很好地区分扩散发生时和发生后的行为和生态学过程, 以及定居繁殖的行为过程; 另外部分研究在实验处理上未能区分, 动物扩散发生后的行为过程及定居结果与最初的扩散行为发生时的境况是不同的。最初的扩散驱动力主要来自父母双亲及同窝幼子即家群成员个体间的食物和空间资源的竞争压力; 而在扩散发生后的扩散过程中, 个体扩散的驱动力则来自于与亲缘关系较远的个体间的食物和空间资源以及配偶的竞争压力。但由于上述一些研究在测定个体攻击性强弱时, 是将来自亲缘群后代而非同窝幼子以试验手段比较确定其攻击性和胆量的, 并未考虑到同窝幼子中攻击性较强的个体在遇到同种亲缘关系较远的非同窝幼子时, 可能成为攻击性较弱的个体, 反之亦然。加之野外活捕投放的同一季节繁殖的后代个体的具体年龄难以确定, 使得在测定后代个体攻击性及探索性等特征时受到年龄的制约。因此以扩散能力来反映扩散行为过程及后果, 遮蔽了动物生物学特征差异所引起的个体的扩散行为及过程, 使得将动物扩散行为过程简单化, 导致在对动物扩散能力及后果的研究中得出了相异的和难以解释的一些结果和结论。

田鼠亚科 (Microtine) 啮齿动物东方田鼠 (*Microtus fortis*) 是典型地以母系为纽带组成家群, 共占共享同一块生境, 作为自己的生存领地^[31]。该鼠每年春季 2—3 月份开始分娩, 分娩后的幼子吮吸母乳生活, 约 20 日龄后自然断乳^[32]。断乳后的幼子跟随母亲开始学习觅食家域内的各种可利用的幼嫩的植物。随着幼子的成长和对食物需求量的增加, 以及雌性幼子对空间的敏感性, 家群个体间对食物和空间资源的竞争开始逐渐加强, 会迫使部分雄性幼子在亚成体时便离开家域向外扩散^[33]。雄性幼子性成熟后通常离开家域, 而雌性幼子则与双亲生活在一起^[34]。由于雄性幼子的扩散是从自己的家域开始启动的, 离开家域的驱动因素除了上文所述的避免近交外, 幼子对家域内食物和空间资源的竞争则成为其内在的关键性驱动力。鉴于此, 东方田鼠家群中体重较小、攻击性较弱及胆量较小个体是否会先行扩散?

为了探明上述问题, 以栖息于湖南省洞庭湖区的田鼠亚科啮齿动物东方田鼠为实验对象。野外捕捉后带回实验室驯养, 人工配对繁育建立东方田鼠家群。扩散行为实验开始前 1 周, 称取家群子代雄鼠的体重, 测定和排序家群子代雄鼠的攻击性和胆量。在实验室条件下, 以新鲜马唐 (*Digitaria sanguinalis*) 叶片构建单一均质食物斑块, 设置三块面积相等的食物斑块, 其中一食物斑块置放有本家群成员的巢垫物, 另两块为空白气味食物斑块, 测定家群成员个体从投放区进入觅食区的觅食启动时间、在食物斑块的觅食行为过程、序列和参数、从带有自身家群气味的食物斑块扩散至空白气味食物斑块花费的时间即扩散开始时间、以及家群中不同体重、攻击性及胆量个体先行扩散数占家群个体总数的比率; 通过比较家群成员个体体重、攻击性及胆量探讨其对扩散的影响, 以期阐明东方田鼠扩散的适应性策略。检验的特定假设为: 东方田鼠家群成员因食物和空间资源的竞争, 导致体重小、攻击性弱及胆小个体先行离开家域进行扩散。

1 材料与方法

1.1 实验用动物

以栖息于湖南省洞庭湖区的东方田鼠为实验用动物。于 2021 年 6 月在岳阳华容县注滋口镇野外捕捉后, 带回实验室以木屑为巢垫物, 兔颗粒饲料为主要食物, 附加一定量的新鲜草料, 供给充足的饮水, 单只驯养于塑胶饲养鼠笼 (61 cm×43.5 cm×21.5 cm)。实验室温度控制在 (22±1) °C, 光照周期 12 L:12 D。2021 年 10 月, 将雌、雄鼠配对。配对鼠于翌年 2 月开始陆续分娩。幼子一般于 20 日龄断乳, 同窝幼子与双亲共同饲养于同一饲养笼。共建立 50 个东方田鼠家群。由于东方田鼠是以雄鼠扩散为主^[33], 为了有助于检验我们提出的假设, 必须满足家群雄性幼子数在 2 只及以上, 因此有 27 个家群达到实验要求。1 个月, 从中选取 22 窝子代成员个体毛色光亮、觅食活跃的家群作为实验对象, 幼子年龄约在 1.7—2.0 个月。

1.2 食物斑块配置

以木质纤维板构建 160 cm×60 cm 大小相同的三个斑块, 以 7.0 cm×7.0 cm 的空间距离在纤维板上钻孔,

孔口直径约 0.5 cm。控制单个新鲜马唐叶片大小,干重为 (6.08 ± 0.10) mg,用小型塑料软塞将新鲜马唐叶片固定于孔口处,三个斑块上的食物总质量相同,约 (364.80 ± 6.60) mg,构成被试家群动物的食物密集斑块。

1.3 扩散行为观测装置

为有效控制家群子代实验个体的活动范围,便于准确测定子代雄鼠的觅食启动时间、扩散行为过程、次序、时间以及扩散比率,在所有的食物斑块上部周边设立观测箱(图 1)。观测箱由透明玻璃构成,底部面积与食物斑块大小一致为 $160 \text{ cm} \times 60 \text{ cm}$,高度为 40 cm。观测箱由投放区/隐蔽区(R)和觅食区(F)两部分组成,其中投放区面积为 $40 \text{ cm} \times 60 \text{ cm}$,觅食区面积为 $120 \text{ cm} \times 60 \text{ cm}$ 。在投放区周边玻璃覆以牛皮纸,作为家群成员个体觅食时规避风险的隐蔽区。两区间以底部带孔的隔板相隔,此孔可作为成员个体在两区间自由活动的通路。在带有被试家群气味的观测箱(图 2)的觅食区边缘处设置两个直径 7.0 cm 的圆形出口,以直径 7.0 cm、长 10.0 m 的透明无味的两个塑胶管道将观测箱与另外两个空白气味扩散实验装置相连接,作为实验个体在扩散至空白气味食物斑块的通路(图 2)。

1.4 体重测定与行为参数定义

根据研究内容测定实验对象体重和如下行为参数:

体重:行为测定实验前,称取家群子代雄鼠的体重(g),根据体重排序家群子代雄鼠的体重大小;本研究共选取 22 个家群的子代雄鼠作为实验对象,其中,15 个家群的子代雄鼠数为 2 只,7 个家群的子代雄鼠数为 3 只。家群子代雄鼠为 2 只时,将体重大的作为大体重个体,体重小的作为小体重个体;家群子代雄鼠数为 3 只时,将体重最大的个体作为大体重个体,其余为小体重个体。

攻击性:在带有自身家群粪便巢垫物的透明观测鼠笼($61 \text{ cm} \times 43.5 \text{ cm} \times 21.5 \text{ cm}$)内,测定和排序子代雄鼠在家群中的攻击性水平。测定前,饥饿雄鼠 4—6 h。测定时,投放半径约 1.25 cm、厚度约 0.3 cm 的单个新鲜胡萝卜片于鼠笼内,让成员个体争夺。若被试家群子代雄鼠为 2 只,将占有食物时间(min)长的个体确定为攻击性强的个体;若被试家群子代雄鼠大于 2 只以上时,一次食物争斗测定结束后,把该次争斗中占有食物时间最长的获胜者定义为攻击性最强的个体,将其移出鼠笼并进行标志;再次投放同等大小的单个胡萝卜片,重复上述测定过程,直至确定和排序完家群中所有子代雄鼠的攻击性。

胆量:以觅食行为观测装置(图 1)测定和排序家群子代雄鼠的胆量。将饥饿 4—6 h 的家群全部个体从投放区(R)投放,打开投放区和觅食区(F)的挡板,观测和记录个体进入空白气味食物斑块的时间(min)。将进入食物斑块花费时间最少的个体,作为胆量最大的个体,排序家群子代雄鼠的胆量。

觅食启动时间:家群成员全部投放于扩散行为观测装置投放区(R),至成员个体离开投放区进入觅食区(F),开始采食第一口食物的时间(min)。

扩散开始时间:家群成员个体从带有自身家群气味的食物斑块扩散至空白气味食物斑块花费的时间(min)。

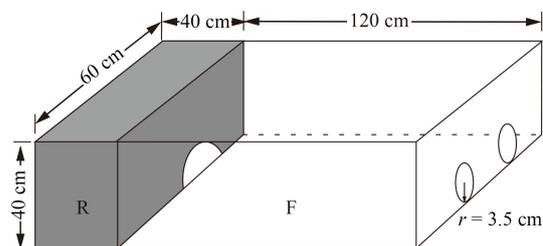


图 1 觅食行为实验观测装置示意图

Fig.1 The schematic diagram of the experimental observation device for foraging behavior

R:投放区 release area;F:觅食区 Foraging area

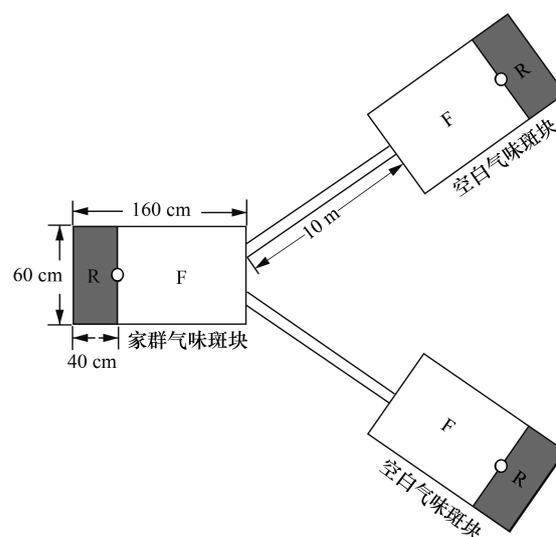


图 2 扩散实验装置示意图

Fig.2 The schematic diagram of dispersion experimental device

扩散比率: 家群中不同体重、攻击性及胆量个体先行扩散数占家群个体总数的比率(%)。

1.5 实验设计

以实验用东方田鼠家群子代雄鼠的体重、攻击性和胆量作为影响其扩散的内在因素, 探讨这三种因素对东方田鼠家群子代雄鼠扩散的影响。实验开始前 1 周, 测定和排序被试家群子代雄鼠的体重、攻击性及胆量。实验期间, 测定被试家群不同体重、攻击性和胆量水平的子代雄鼠的觅食启动时间、扩散行为过程、次序、扩散开始时间及扩散比率。

实验配置三块质量相同的均质食物斑块(图 2), 其中一块为被试东方田鼠家群觅食的食物斑块, 斑块上置放其自身家群已使用 7 天的木屑巢垫物。如此, 可使家群个体进入该食物斑块后, 感知到自己进入了自己的领地; 另两块食物斑块(图 2)置放于距家群食物斑块 10 m 的位置, 该食物斑块为空白气味, 预示着无同类个体栖居的空白栖息地; 将空白气味斑块与家群觅食斑块以透明无味的塑胶管道相连, 作为家群个体扩散的通道。

行为测定前, 实验人员戴无菌塑胶手套, 用 95% 医用酒精溶液消毒后的铁铲, 将被试家群使用过 7 天的鼠笼内木屑巢垫物连同其尿液粪便等排泄物充分混合均匀(鼠笼每 7 天更换并清洗一次, 实验开始前收集其使用至将要更换清洗前的木屑巢垫物), 用 95% 酒精溶液消毒后的镊子, 夹取该混合物作为实验用巢垫物。将巢垫物以 10.0 cm×20.0 cm 的空间距离, 布放于配置有马唐叶片的均质食物斑块上, 每个点置放巢垫物重约 (0.60±0.23) g; 空白气味食物斑块仅配置马唐叶片。

1.6 实验程序及行为参数测定

在吉首大学基础生物学实验室测定被试家群子代雄鼠的扩散行为。行为测定开始前 15 日, 以新鲜马唐茎秆和叶片为主、兔颗粒饲料为辅饲喂动物。每天 7:00—9:00 及 17:00—19:00, 分两次将单个东方田鼠家群全部成员投放至配置有马唐叶片的扩散实验观测箱, 使其适应观测装置 15 min。每日重复 2 次, 重复 1 周。待其充分适应实验装置后, 从 27 个家群中选取 22 个所有成员个体均毛色光亮、觅食活跃的家群。每个家群由同窝子代组成, 雄性成员数 2—3 只, 作为实验对象, 称取家群子代雄鼠的体重。为便于能准确地观测到家群所有子代雄鼠的行为过程、序列及参数, 以左臀、右臀、左肩或右肩剪毛方式分别标志各被试家群子代雄鼠的体重、攻击性及胆量。

行为测定前, 饥饿被试家群 4—6 h。测定时, 将家群子代成员全部从观测箱投放区投入, 打开三台摄像机及投放区与觅食区的挡板, 用录像机录像记录家群子代雄鼠的觅食启动时间、扩散比率和扩散开始时间, 实验持续时间为 2 h。在此过程中, 为使家群个体有充足的食物保障, 每隔 0.5 h 对被试家群觅食区的食物斑块进行更换。更换后的食物斑块上以相同方式配置本家群巢垫物, 而扩散区空白气味食物斑块则不更换。行为测定结束后, 清除斑块上剩余的马唐植株, 以自来水冲洗斑块和塑胶管道, 去除遗留气味, 避免影响后续实验。待斑块和管道阴干后, 重新配置食物斑块和以塑胶管道连接三块食物斑块, 重复上述试验。实验期, 行为测定均由同一观测者执行。

1.7 统计分析

家群实验个体的体重、攻击性、胆量、觅食启动时间、扩散开始时间均以平均值±标准差 (Mean±SD) 表示; 因实验个体的体重、攻击性及胆量单个参数指标的实验数据存在非独立性, 因此采用广义线性混合模型 (Generalized Linear Mixed Models, GLMM)^[35] 检验体重、攻击性及胆量对家群个体觅食启动时间和扩散开始时间的影响; 采用联列表卡方检验 (Chi-square Test)^[36], 检验家群中不同体重、攻击性及胆量个体先行扩散数占家群个体总数比率的差异性。显著性标准为 $P < 0.05$, 双尾检验。

以上统计分析均由 SPSS 27.0 软件执行。

2 结果

实验结束后, 慢速重播实验录像, 获取家群子代雄鼠的觅食启动时间、扩散开始时间。共收集到 49 只雄

鼠的觅食启动时间,22 只雄鼠的扩散开始时间;对最先扩散的 22 只雄鼠的体重、攻击性及胆量进行识别,以对不同体重、攻击性及胆量个体的扩散比率进行汇总分析。

2.1 觅食启动时间

GLMM 检验结果显示,东方田鼠家群中体重大($F_{49} = 12.054, P < 0.001$)、攻击性强($F_{49} = 13.546, P < 0.001$)及胆量大($F_{49} = 7.237, P < 0.01$)的个体的觅食启动时间极显著地低于体重小、攻击性弱及胆量小个体的(图 3)。

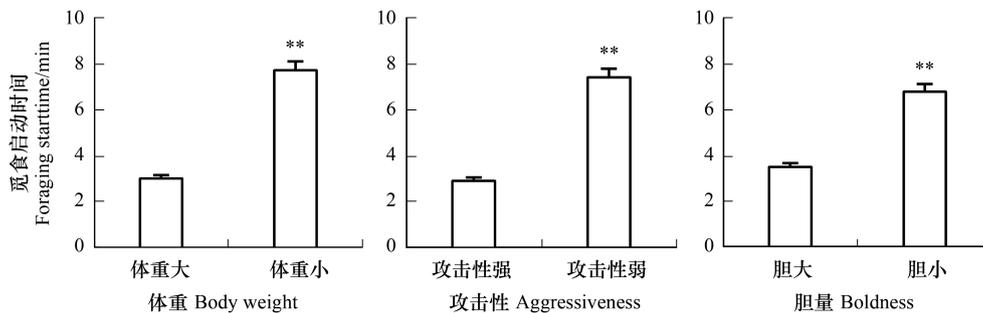


图 3 东方田鼠家群子代雄鼠的体重、攻击性及胆量与觅食启动时间的关系

Fig.3 Relationship between body weight, aggressiveness and boldness of male offspring and foraging start time in reed voles' family groups

* * 表示差异极显著 ($P < 0.01$)

2.2 扩散比率

联列表卡方检验结果显示,体重($K_{(2)} = 9.667, P = 0.007 < 0.01$)、攻击性($K_{(2)} = 7.188, P = 0.027 < 0.05$)及胆量($K_{(2)} = 6.632, P = 0.036 < 0.05$)对家群成员个体先行扩散比率存在显著或极显著的影响(表 1);体重小($K_{(1)} = 6.571, P = 0.01 < 0.05$)、攻击性弱($K_{(1)} = 6.571, P = 0.01 < 0.05$)及胆小($K_{(1)} = 3.970, P = 0.046 < 0.05$)个体的先行扩散比率显著地大于体重大、攻击性强及胆大个体的,其分别占先行扩散总数的 77.3%、77.3%和 72.7%(图 4)。

表 1 东方田鼠家群子代雄鼠的体重、胆量及攻击性对其扩散影响的联列表检验结果

Table 1 Results of the Chi-square of independence test for the effect of body weight, boldness and aggressiveness on the dispersal of individual male members of the reed voles' family groups

| 参数 Parameters | 排序 Ranking | 样本数 sample number | 平均值±标准差 Mean±SD | 最先扩散 First dispersal | 非最先扩散 Non-first dispersal | K | df | P |
|---------------------------|---------------|----------------------|--------------------|-------------------------|------------------------------|-------|----|---------|
| 体重/g Body weight | 体重第一 1st | 22 | 41.97±5.50 | 22.70% | 77.30% | 9.967 | 2 | 0.007** |
| | 体重第二 2nd | 22 | 36.26±5.07 | 68.20% | 31.80% | | | |
| | 体重第三 3rd | 7 | 34.18±3.30 | 28.60% | 71.40% | | | |
| 攻击性/min Aggressiveness | 攻击性第一 1st | 22 | 2.35±0.64 | 22.70% | 77.30% | 7.188 | 2 | 0.027* |
| | 攻击性第二 2nd | 22 | 1.06±0.71 | 54.50% | 45.50% | | | |
| | 攻击性第三 3rd | 7 | 0.57±0.41 | 71.40% | 28.60% | | | |
| 胆量/min Boldness | 胆量第一 1st | 22 | 1.4±1.25 | 27.30% | 72.70% | 6.632 | 2 | 0.036* |
| | 胆量第二 2nd | 22 | 4.15±3.01 | 63.60% | 36.40% | | | |
| | 胆量第三 3rd | 7 | 6.71±4.11 | 28.60% | 71.40% | | | |

K: 卡方统计量 Chi-square statistic; df: 自由度 degrees of freedom; P: 显著性水平 P-value; * 表示差异显著 ($P < 0.05$), ** 表示差异极显著 ($P < 0.01$)

2.3 扩散开始时间

GLMM 检验结果显示,体重大($F_{20} = 4.668, P = 0.043 < 0.05$)、攻击性强($F_{20} = 9.395, P = 0.006 < 0.01$)及胆大

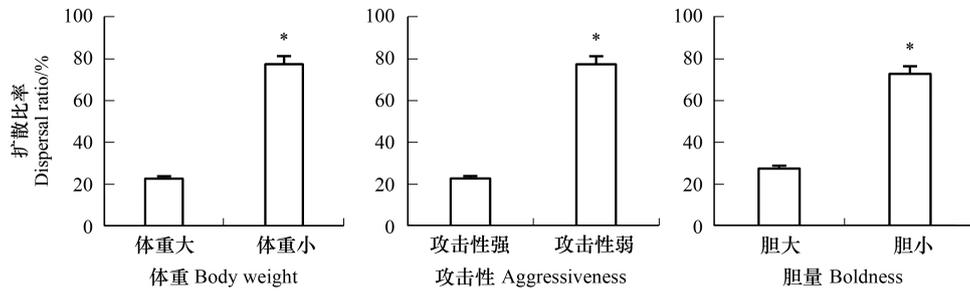


图4 东方田鼠家群子代雄鼠体重、攻击性及胆量与扩散比率的关系

Fig.4 Relationship between body weight, aggressiveness and boldness of male offspring and dispersal ratio in reed voles' family groups

* 表示差异显著 ($P < 0.05$)

($F_{20} = 10.446, P = 0.004 < 0.01$) 个体的扩散开始时间显著或极显著地低于体重小、攻击性弱及胆小个体的 (图5)。

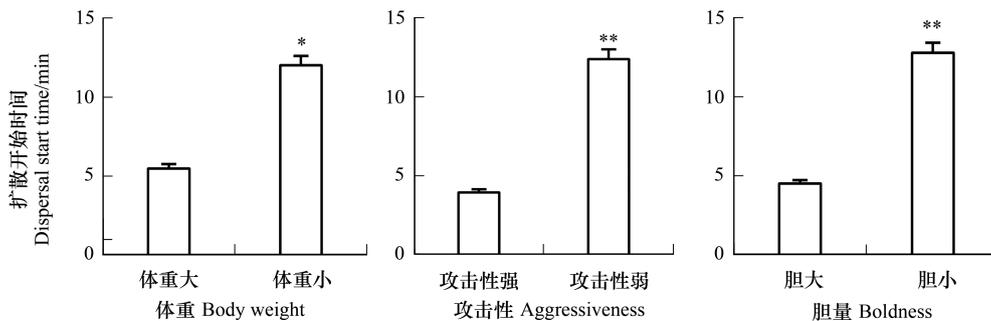


图5 东方田鼠家群子代雄鼠体重、攻击性及胆量与扩散开始时间的关系

Fig.5 Relationship between body weight, aggressiveness and boldness of male offspring and dispersal start time in reed voles' family groups

* 表示差异显著 ($P < 0.05$), ** 表示差异极显著 ($P < 0.01$)

上述检验结果充分说明,以家群形式进行社群领域性生活的植食性小型哺乳动物东方田鼠,子代个体自出生之日起,因在吮吸母乳、玩耍嬉戏及觅食等活动的竞争中,成员个体间已形成一定的社会等级和秩序。随着幼子的年龄增长和自身发育成长以及对食物资源需求量的增加,使得成员个体间对领地内食物和空间资源的竞争日趋激烈,导致家群中体重小、攻击性弱及胆小个体因等级地位低和竞争力弱而先行扩散。

3 讨论

研究结果揭示,以家群形式在家域进行社会领域性生活的东方田鼠,子代个体自出生之日起,因在吮吸母乳、玩耍嬉戏及觅食等活动的竞争中,已形成一定的社会等级和秩序,使得个体对家域食物和空间等资源的竞争导致家群中体重小、攻击性弱及胆小个体先行扩散。

尽管家群中体重小、攻击性弱及胆小个体先行扩散,但体重、攻击性及胆量不同的雄鼠进入觅食区进行觅食活动的觅食启动时间明显不同(图3)。将家群子一代成员从投放区即类似于巢区投入扩散行为观测装置后,因在投放区和觅食区有自己家群粪便气味,成员个体在投放区和觅食区活动犹如在自己的家域内活动一样。家群个体从投放区进入觅食区后,均会在觅食区沿食物斑块周边对觅食区环境进行巡视。体重大、攻击性强和胆大个体巡视一周后就进入了觅食活动,其从投放区至进入觅食区进行觅食活动的觅食启动时间仅需 (3.14 ± 2.55) min; 而体重小、攻击性弱和胆小个体在沿觅食区食物斑块周边巡视一周后,仍在觅食区斑块周

边走边行走边观察,同时不断地嗅闻和静听,然后才进入觅食活动,其投入的觅食启动时间为 (7.23 ± 5.41) min。说明,家群幼子随年龄增长在资源竞争如吮吸母乳和在玩耍争斗中所确立的社会等级,在自己家域活动中表现出了社会秩序。由于体重大、攻击性强和胆大个体在家群成员间的竞争中处于优势,加之又是在熟悉的气味环境^[37-38],因此在饥饿状态下会依据所以形成的社会等级和秩序较体重小、攻击性弱和胆小个体优先出巢觅食。

当个体在食物斑块边缘处发现连接空白气味食物斑块的通道后,会将其前半身或全身探入通道,经多次反复进出试探后才进入通道,离开带有自身家群气味的食物斑块,进入空白气味食物斑块。在 22 个家群中,仅少数家群是体重大(22.7%)、攻击性强(22.7%)及胆大(27.3%)的个体先行扩散,其余家群最先扩散个体皆为体重小、攻击性弱及胆小的个体(图 4)。但体重大、攻击性强及胆大个体进入空白气味食物斑块所花费的时间即扩散开始时间明显小于体重小、攻击性弱和胆小个体的(图 5)。这是由于后者较前者在对食物斑块周边巡视的过程中能更早地探知到通道的存在,它们通常会在通道口附近徘徊和试探,因此进入通道时较前者花费更多的时间。社群领域性动物随着幼子年龄的增大,对领地食物资源和隐蔽地及跑道等空间资源的竞争愈加激烈,父母双亲及优势后代个体会通过驱赶、威吓和攻击等方式迫使劣势个体先行离开家域的例子并不鲜见^[31]。然而,令人惊异的是,家群成员个体进入食物斑块后,除了在食物斑块周边巡视的时间不同外,个体间并没有因对食物等资源的竞争而发生驱赶、追逐和争斗等行为。这并不是说成员个体在自己的领地上只进行相互协作如共同警觉周围环境和应对闯入领地的来犯之敌等,不会发生因食物及空间等资源竞争而引起成员间的各种争斗^[39-40],而是成员个体在家群中因体重、攻击性及胆量等方面的差异而建立的社会等级和秩序,使得个体在各种社会性活动中表现出相异的行为。

东方田鼠是典型地以母系为纽带组成家群,共占共享同一块生境作为自己的领地,进行各种社会性活动的小型植食性哺乳动物。其子代雌鼠通常与母鼠生活在一起,共同照顾和抚育父母双亲的后代。若巢区食物资源丰富,竞争力强的雌鼠会在母鼠巢区的边缘区建立自己的巢区^[34]。饶有兴味的是,实验观测发现,当家群中的子代雌鼠达到 3 只(共计有 8 个家群)以上时,部分家群(3 个家群)中的子代雌鼠会发生扩散。该现象与杨月伟等人^[33]发现东方田鼠实验围栏种群中子代雌鼠在扩散中占比较低观点相一致。就小型植食性哺乳动物而言,雌鼠争夺领地食物和空间等资源,主要是为以后的繁殖做准备^[41]。因此,子代雌鼠较多的家群,由于领地食物及空间等资源的有限性,竞争力强的子代雌鼠性成熟后会在母亲巢区的边缘区或靠近巢区边缘的空白领域建立自己的巢区。

基于上文的探讨可以看出,尽管我们所得的结果与扩散形态假说^[6]及个性依赖假说^[4]预测的结果不一致,但实质上并非如此。扩散形态假说^[6]旨在探讨扩散能力与形态间的关系,而我们提出的假说则从扩散的源头即社会领域性动物的家域出发,力图探明哪种形态及个性类型的个体先行扩散。在仔细研读了基于扩散形态假说近 40 余项研究工作后,我们发现将亲缘关系近的同种个体组成的实验种群作为扩散源种群的研究,一般会得出体重小、攻击性弱的个体先行扩散的结论^[26, 42-43];而将亲缘关系较远的同种个体组成的实验种群作为扩散源种群的研究,普遍会给出体重大、攻击性强及胆大的个体先行扩散^[25, 44-45]。说明,这些研究尽管探讨了动物扩散与其形态及个性间的关系,但探讨的核心问题实质上是扩散启动后即离开家域后的迁移、定居及繁殖成功等生态学过程;虽然也指出了驱动扩散的主要动因除了繁殖扩散外,也包括食物和空间等资源的竞争,由于甚少关注领域性动物是从自身领地开始向外扩散的这个重要的生态学过程,而驱动该扩散行为发生的主要动因则是对领地内食物和空间资源的竞争,使得这些研究就初始扩散即离开自己领地的个体的扩散与其形态特征间的关系问题得出了相互对立的结论。

为了避免不合理的实验设置对动物扩散行为造成潜在的影响,我们在实验观测装置的投放区及觅食区,置放了东方田鼠本家群自身气味的巢垫物,尽可能真实地模拟和还原自然环境条件下动物的生存环境,展现实验动物于其中所发生的各种行为及生态学过程;另一方面,对于以家群形式在家域内进行社会性活动的植食性小型哺乳动物而言,从其扩散的源头即家域出发,探讨其扩散行为自然发生的一般过程,则不失为一种较

为有效的手段。广泛分布和栖息于长江中下游地区的植食性小型哺乳动物东方田鼠, 尽管栖息地常常会因季节性雨季、洪水的侵袭和淹没, 迫使其不得不举家迁徙。除此之外, 家群成员个体因受到食物和空间资源的制约^[46], 以单只个体被迫离开家域的形式进行扩散依然是扩散的主要方式^[33], 这与我们实验所观测的结果相一致。从扩散的源头即家群出发, 不但能解释扩散发生后即离开家群后, 体重小、攻击性弱及胆小的先扩散个体往往会因竞争力弱和被捕食等原因而难逃厄运, 而且也有助于理解那些体重大、攻击性强和胆大个体扩散定居成功后, 由于是在自己的家域内进行各种生命活动, 对家域环境比较熟悉, 其主要任务是保卫领地和繁育后代, 因而使得其“攻击性依然保持强劲, 但胆量即探索性却不高^[27]”的原因了。

本研究在实验室条件下除去同种陌生或非亲缘个体的竞争、天敌的捕食及食物资源差异等外部环境因子的影响, 探讨了东方田鼠家群因后代个体在体重及个性上的差异导致在食物及空间等资源竞争能力上的不同, 而引起哪一类个体先行离开家域进行扩散。未涉及家域食物质量及密度、与家域相邻的同种个体间因各种资源竞争及捕食风险等因子对家群个体扩散的影响, 以及这些个体离开家域后的扩散、迁移及定居等各种复杂的生态学过程^[33, 47]。因此, 充分考虑动物扩散是从家域开始的这一现象出发, 结合其生存环境中上述因子对个体扩散的各种生态学过程的影响, 探讨动物扩散的各种机制及个体的适应性策略, 以及不同个体在扩散过程中的命运及结果, 是未来动物扩散生态学研究的重要方向之一。

综括上述, 我们以实验用动物东方田鼠家群作为扩散的元群体, 在实验室条件下模拟自然环境东方田鼠从自己的家域向外扩散的初始过程, 测定其扩散的行为过程及参数, 进而验证了本文提出的假设: 东方田鼠家群子代成员因个体间的资源和空间竞争, 从其家域最先进行扩散的个体为体重小、攻击性弱和胆小的个体。因而能很好地探明, 东方田鼠家群在初始扩散阶段的行为过程和进化适应性策略, 为长江以南地区, 尤其是洞庭湖周边地区鼠类的管理等提供理论支撑。

参考文献 (References):

- [1] Skellam J G. Random dispersal in theoretical populations. *Bulletin of Mathematical Biology*, 1991, 53(1): 135-165.
- [2] Bullock J M, Kenward R E, Hails R S. population dynamics of vertebrates // *Dispersal Ecology: 42nd Symposium of the British Ecological Society*. Cambridge University Press, 2002, 42: 237.
- [3] Clutton-Brock T H, Lukas D. The evolution of social philopatry and dispersal in female mammals. *Molecular Ecology*, 2012, 21(3): 472-492.
- [4] Cote J, Clobert J, Brodin T, Fogarty S, Sih A. Personality-dependent dispersal: characterization, ontogeny and consequences for spatially structured populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 2010, 365(1560): 4065-4076.
- [5] Rosenzweig C, Karoly D, Vicarelli M, Neofotis P, Wu Q G, Casassa G, Menzel A, Root T L, Estrella N, Seguin B, Tryjanowski P, Liu C Z, Rawlins S, Imeson A. Attributing physical and biological impacts to anthropogenic climate change. *Nature*, 2008, 453(7193): 353-357.
- [6] Cote J, Clobert J, Fitz P S. Mother-offspring competition promotes colonization success. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(23): 9703-9708.
- [7] Lambin X. Natal philopatry, competition for resources, and inbreeding avoidance in townsend's voles (*Microtus townsendii*). *Ecology*, 1994, 75(1): 224-235.
- [8] Christian J J. Mammalian evolution: is it due to social subordination? *Science*, 1970, 170(3955): 345-346.
- [9] Sinervo B, Clobert J. Morphs, dispersal behavior, genetic similarity, and the evolution of cooperation. *Science*, 2003, 300(5627): 1949-1951.
- [10] Bekoff M. Mammalian dispersal and the ontogeny of individual behavioral phenotypes. *The American Naturalist*, 1977, 111(980): 715-732.
- [11] Hanski I, Gaggiotti O. *Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations*. Academic Press, 2004, 131(4): 420.
- [12] Le Galliard J F, Ferrière R, Dieckmann U. Adaptive evolution of social traits: origin, trajectories, and correlations of altruism and mobility. *The American Naturalist*, 2005, 165(2): 206-224.
- [13] Cockburn A. Evolution of helping behavior in cooperatively breeding birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1998, 29(1): 141-177.
- [14] Léna J P, Clobert J, De Fraipont M, Lecomte J, Guyot G. The relative influence of density and kinship on dispersal in the common lizard. *Behavioral Ecology*, 1998, 9(5): 500-507.
- [15] West S A, Pen I, Griffin A S. Cooperation and competition between relatives. *Science*, 2002, 296(5565): 72-75.
- [16] Hamilton W D. The genetical evolution of social behaviour. *Journal of Theoretical Biology*, 1964, 7(1): 1-16.
- [17] Dan S. Juvenile dispersal in Gray Jays: dominant brood member expels siblings from natal territory. *Canadian Journal of Zoology*, 1991, 69(12):

- 2935-2945.
- [18] Harris S, Trehwella W J. An analysis of some of the factors affecting dispersal in an urban fox (*Vulpes vulpes*) population. *The Journal of Applied Ecology*, 1988, 25(2): 409.
- [19] Jacquot J J, Vessey S H. Influence of the natal environment on dispersal of white-footed mice. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1995, 37(6): 407-412.
- [20] Baglione V, Canestrari D, Marcos J M, Ekman J. Kin selection in cooperative alliances of carrion crows. *Science*, 2003, 300(5627): 1947-1949.
- [21] Meylan S, De Fraipont M, Clobert J. Maternal size and stress and offspring philopatry: an experimental study in the common lizard (*Lacerta vivipara*). *Écoscience*, 2004, 11(1): 123-129.
- [22] Moore J C, Loggenberg A, Greeff J M. Kin competition promotes dispersal in a male pollinating fig wasp. *Biology Letters*, 2006, 2(1): 17-19.
- [23] Kawata M. The effect of kinship on spacing among female red-backed voles, *Clethrionomys rufocanus bedfordiae*. *Oecologia*, 1987, 72(1): 115-122.
- [24] Réale D, Garant D, Humphries M M, Bergeron P, Careau V, Montiglio P O. Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 2010, 365(1560): 4051-4063.
- [25] Dingemanse N J, Both C, Van Noordwijk A J, Rutten A L, Drent P J. Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). *Proceedings Biological Sciences*, 2003, 270(1516): 741-747.
- [26] Brandt C A. Social factors in immigration and emigration. Stenseth NC, Lidicker WZ. *Animal Dispersal*. Dordrecht: Springer, 1992: 96-141.
- [27] Qu J P, Chen Q Q, Zhang Y M. Behaviour and reproductive fitness of postdispersal in plateau pikas (*Ochotona curzoniae*) on the Tibetan Plateau. *Mammal Research*, 2018, 63(2): 151-159.
- [28] Nevoux M, Arlt D, Nicoll M, Jones C, Norris K. The short- and long-term fitness consequences of natal dispersal in a wild bird population. *Ecology Letters*, 2013, 16(4): 438-445.
- [29] Stephen D F. Competition for mates and predominant juvenile male dispersal in mammals. *Animal Behaviour*, 1982, 30(4): 1183-1192.
- [30] O'Riain M J, Jarvis J U M, Faulkes C G. A dispersive morph in the naked mole-rat. *Nature*, 1996, 380(6575): 619-621.
- [31] 尚玉昌. 行为生态学. 北京: 北京大学出版社, 1998: 149-155.
- [32] 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.
- [33] 杨月伟, 刘季科, 刘震. 东方田鼠种群扩散及活动对外部因子的反应格局. *生态学报*, 2005, 25(6): 1523-1528.
- [34] Gliwicz J. The first born, their dispersal, and vole cycles. *Oecologia*, 1990, 83(4): 519-522.
- [35] Bolker B M, Brooks M E, Clark C J, Geange S W, Poulsen J R, Stevens M H H, White J S S. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 2009, 24(3): 127-135.
- [36] McHugh M L. The Chi-square test of independence. *Biochemia Medica*, 2013, 23(2): 143-149.
- [37] 张立, 房继明, 孙儒泳. 布氏田鼠嗅觉通讯的行为发育—幼体对群体气味的辨别. *兽类学报*, 2000, 20(1): 30-36.
- [38] Smith J E. Hamilton's legacy: kinship, cooperation and social tolerance in mammalian groups. *Animal Behaviour*, 2014, 92: 291-304.
- [39] 吴帅玲, 陶双伦, 章力, 马静, 唐显江, 汪玲, 左方明, 李俊年. 东方田鼠家族群对成员个体觅食行为的影响. *生态学报*, 2019, 39(13): 4966-4974.
- [40] 章力, 陶双伦, 吴帅玲, 左方明, 李波, 汪玲, 李俊年, 马静. 东方田鼠社群气味对家族群成员个体觅食行为的影响. *生态学报*, 2020, 40(5): 1750-1758.
- [41] 任宝红, 王振龙, 路纪琪. 年龄对小家鼠筑巢的影响. *四川动物*, 2011, 30(6): 940-944.
- [42] Zuri I, Terkel J. Ontogeny of agonistic behaviour in dispersing blind mole rats (*spalax ehrenbergi*). *Aggressive Behavior*, 1998, 24(6): 455-470.
- [43] Guerra P A, Pollack G S. Colonists and desperadoes: different fighting strategies in wing-dimorphic male Texas field crickets. *Animal Behaviour*, 2010, 79(5): 1087-1093.
- [44] Michelangeli M, Smith C R, Wong B B M, Chapple D G. Aggression mediates dispersal tendency in an invasive lizard. *Animal Behaviour*, 2017, 133: 29-34.
- [45] Howell S, Westergaard G, Hoos B, Chavanne T J, Shoaf S E, Cleveland A, Snoy P J, Suomi S J, Dee H J. Serotonergic influences on life-history outcomes in free-ranging male rhesus macaques. *American Journal of Primatology*, 2007, 69(8): 851-865.
- [46] 张宣, 张美文, 郭聪, 周训军, 王勇, 李波. 东方田鼠种群密度制约的迟滞效应. *兽类学报*, 2018, 38(5): 477-485.
- [47] Clobert J, Le Galliard J F, Cote J, Meylan S, Massot M. Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. *Ecology Letters*, 2009, 12(3): 197-209.