

繁殖期根田鼠种群密度对其种群统计参数及个体皮质酮水平的作用

边疆晖¹ 吴雁² 周抗抗²

(1 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

(2 杭州师范大学生命科学院, 杭州 310036)

摘要: 为探讨引起种群密度制约的近因, 本研究通过在野外建立的 4 个面积为 50 m × 30 m 的封闭围栏, 研究了繁殖期根田鼠种群密度对其种群统计参数及个体皮质酮水平的作用。在围栏设置高密度和低密度种群, 测定了繁殖期根田鼠种群密度对种群补充率、存活率、变化率及个体皮质酮水平的作用。高密度种群的补充率和变化率较低密度种群显著降低, 但其种群建群者存活率和子代存活率较低密度无显著变化。种群补充率和变化率分别与种群建群者数量呈显著回归关系。高密度处理建群者的血浆皮质酮含量和脾脏指数均显著高于低密度处理。上述结果说明, 繁殖期根田鼠种群对其补充率和变化率存在密度制约作用, 围栏种群建群者的数量是产生密度制约的唯一制约因子。密度制约与社群应激之间存在密切关联。社群应激可能是种群产生密度制约的近因之一。

关键词: 种群密度; 密度制约; 皮质酮; 根田鼠

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000 - 1050 (2008) 02 - 0135 - 09

Effects of population density on demography and individual corticosterone level during breeding period in root voles (*Microtus oeconomus*)

BIAN Jianghui¹, WU Yan², ZHOU Kangkang²

(1 Northwest Plateau Institute of Biology, The Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China)

(2 College of Life Science, Hangzhou Normal University, Hangzhou 310036, China)

Abstract: The proximate causation of density-dependence is not clear so far. Social stress may be related to density-dependence. To examine this hypothesis, we experimentally investigated the effects of population density on demography and individual corticosterone levels during the breeding period in root voles (*Microtus oeconomus*). We established replicate root vole populations at high and low densities in 4 field enclosures (50 m × 30 m) at the Haibei Research Station of Alpine Meadow Ecosystem, the Chinese Academy of Sciences, and tested the effects of population density on recruitment rate, survival rate, and rate of population change, as well as on individuals corticosterone level. The results showed that high density caused a lower rate of recruitment and a rate of population change. Significant linear regression relationship between the rate of population change, the rate of recruitment and founder number respectively were found. However, survival rate of founders or offspring were not different between high and low densities. In addition, under high density conditions root voles exhibited an increase in corticosterone level and spleen index. We conclude that the rate of recruitment and rates of change in population is density-dependent, which is only induced by founder numbers. The density dependence is related to social stress responses of individuals. The social stress may be a proximate causation to induce density dependence in population of root voles.

Key words: Corticosterone; Density-dependence; Population density; Root vole

密度制约 (density-dependence) 通过对种群统计参数的作用, 使种群波动趋于稳定 (Ostfeld and Canham, 1995)。因此, 密度制约在种群自动调节过程中具有重要的作用。

在探讨密度制约过程的研究中, 种群生态学家更多地关注种群统计参数的变化 (Ostfeld and Canham, 1995; Karels and Boonstra, 2000) 及生态学机制 (Rödel *et al.*, 2004), 而未探讨引起种群统

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30370249, 30570294)

作者简介: 边疆晖 (1964 -), 男, 博士, 副研究员, 主要从事动物生态学研究. E-mail: bjh@mwipb.ac.cn

收稿日期: 2007 - 08 - 17; 修回日期: 2007 - 11 - 30

计参数变化的近因 (proximate causation)。

关于密度制约的生态学机制有 3 种观点: 其一, 成体通过社群压力 (social stress) 抑制当年出生并具繁殖潜能的亚成体的繁殖能力 (Rödel *et al.*, 2004); 其二, 密度制约与雌体的繁殖投入 (reproductive effort) 有关。该观点认为, 雌体的繁殖投入或繁殖决策反映了当前繁殖与将来双亲及后代存活间的权衡 (Williams, 1966)。由此, 雌体的繁殖决策或繁殖投入与雌体对巢区、食物等繁殖资源的种内竞争程度密切关联; 其三, 社会性限制 (social constraint) 抑制了个体的生长与繁殖 (Bronson *et al.*, 1973; Li *et al.*, 2007)。上述 3 种机制的共同点在于, 密度制约与种内个体间的社会性冲突有关, 而社会性冲突与种群密度有密切的相关关系 (Nie and Liu, 2005)。高密度个体间的社会性冲突可慢性激活下丘脑—垂体—肾上腺 (hypothalamic-pituitary-adrenal, HPA) 轴系统, 使糖皮质激素持续升高, 引起个体一系列的应激反应 (Christian, 1980; Lee and Cockburn, 1985; Boonstra and Boag, 1992)。

应激是动物体内平衡受到威胁时所发生的生物学反应 (Johnson *et al.*, 1992)。应激至少可通过 4 种途径影响动物的繁殖 (Johnson *et al.*, 1992; Wingfield and Sapolsky, 2003): 其一, 通过促糖皮质激素释放激素、内啡肽和糖皮质激素抑制促性腺激素释放激素 (gonadotropin-releasing hormone, GnRH) 的分泌; 其二, 通过糖皮质激素介导而降低垂体对 GnRH 的应答, 继而抑制卵泡刺激素分泌; 其三, 糖皮质激素直接作用于性腺而影响性激素的分泌; 其四, 通过糖皮质激素作用而降低性腺靶组织对性激素的应答。此外, HPA 轴是影响免疫功能的主要轴系, 各种免疫细胞上都存在 HPA 轴各类激素的受体 (Padgett and Glaser, 2003)。动物应激时所释放和分泌的各类神经递质及激素对免疫系统有重要的调节作用。

另一方面, 密度制约表现为随种群密度增加而使个体死亡率增加和繁殖率降低的过程 (Karels and Boonstra, 2000)。Rödel 等 (2004) 的研究结果表明, 繁殖期穴兔 (*Oryctolagus cuniculus*) 雌体的密度与子代平均数量之间存在负相关关系; 而草原田鼠 (*Microtus pennsylvanicus*) 高密度种群的补充率显著降低 (Ostfeld and Canham, 1995)。李凤华等 (2003) 的研究结果也表明, 随着密度的升高, 布氏田鼠 (*Lasiopodomys brandtii*) 的体重和雄

性睾丸的重量有所降低。

基于上述研究结果与分析, 本研究做出如下假设: 种群密度制约与社群应激有密切关系。

本研究以栖息于青海高寒草甸地区根田鼠 (*Microtus oeconomus*) 为研究对象, 以实验生态学方法, 通过在围栏建立不同密度的种群, 以研究繁殖期根田鼠种群密度对种群补充率及存活率的效应, 以及对个体皮质酮水平及脾脏的影响, 以分析根田鼠种群密度对种群统计参数及个体皮质酮水平的作用, 旨在验证本研究提出的密度制约与社群应激有密切关系的假设。

1 实验设计与研究方法

1.1 研究样地概况

本项研究于 2005 年 4~7 月在中国科学院高寒草甸生态系统定位站地区进行。有关该地区的自然概况、植被类型以及鸟类和兽类的种类和数量已有详细报道 (夏武平, 1982; 刘季科等, 1982)。

实验围栏的植被类型为垂穗披碱草草甸。主要优势植物为垂穗披碱草 (*Elymus nutans*)、早熟禾 (*Poa* sp.)、矮嵩草 (*Kobresia humilis*)、苔草 (*Carex* sp.)、金露梅 (*Potentilla fruticosa*) 等。该植被类型土壤疏松, 植被覆盖度较大, 为根田鼠自然栖息地。

1.2 实验围栏与设计

围栏以 2 m × 1 m 的镀锌钢板构成。钢板埋入地下 0.5 m, 地上部分高 1.5 m。钢板之间用 L45 × 45 角钢固定。围栏总面积为 0.6 hm², 由 4 个 0.15 hm² (50 m × 30 m) 的围栏组成。实验前, 用 2 周时间去除围栏内留居根田鼠和非靶动物。

将放入围栏以建立围栏种群的个体称之为围栏种群的建群者 (founder)。建群者为 2004 年 9 月在研究地区不同地点捕获的当年未参加繁殖的亚成体 (雄性体重 < 25 g, 雌性体重 < 20 g)。各捕获点的密度均为低密度。将雌雄个体分别置于 TPX-CP-4 (44.60 cm × 31.40 cm × 20.00 cm) 聚丙烯饲养笼饲养, 每笼放置 3 只同性个体, 笼内以木屑和脱脂棉为巢材, 供给充足饮水和兔颗粒饲料 (北京实验动物饲养中心生产), 室温为 20 ± 2, 光照周期为 16L 8D。

2005 年 4 月 18 日, 将 4 个围栏划分成 2 个种群密度处理, 即高密度和低密度处理。每个密度处理有 2 个重复。高密度处理为每栏放入 30 对实验室饲养的建群者个体, 低密度处理为每栏放入 6 对建群

者个体。由于根田鼠在不同栖息地间及年内不同季节的种群数量均可相差 3 倍以上 (姜永进等, 1991; 孙平等, 2005), 且考虑到建群者在放入围栏初期可能由于某些原因而死亡, 故将高密度和低密度处理的实验动物数量设置为 5 倍的差异, 该配置分别为研究地区根田鼠自然种群的高和中等水平 (刘季科等, 1982; 姜永进等, 1991)。不同密度处理的围栏设置采用系统设计 (systematic design)。4 个围栏的建群者个体体重彼此相近 (高密度雌体: $23.22 \text{ g} \pm 5.75 \text{ g}$ 和 $24.99 \text{ g} \pm 4.46 \text{ g}$; 高密度雄体: $33.54 \text{ g} \pm 7.60 \text{ g}$ 和 $36.18 \text{ g} \pm 7.86 \text{ g}$; 低密度雌体: $22.52 \text{ g} \pm 7.92 \text{ g}$ 和 $25.05 \text{ g} \pm 3.36 \text{ g}$; 低密度雄体: $37.43 \text{ g} \pm 7.80 \text{ g}$ 和 $34.40 \text{ g} \pm 6.85 \text{ g}$; $F_{3,144} = 1.14$, $P = 0.336$)。建群者放入围栏适应 1 周后, 于 2005 年 4 月 26 日开始正式实验。

正式实验时, 采用标志重捕方法估计围栏种群数量及种群统计参数的变化。每围栏内, 以 $5 \text{ m} \times 5 \text{ m}$ 的网格设立置笼站。每置笼站附近放 1~2 只小型木质的自制活捕鼠笼。笼内放入脱脂棉作为根田鼠的巢材, 并放入少量胡萝卜块为诱饵。鼠笼顶部用一块木板遮挡, 以防气温过高或淋雨而造成进笼个体的死亡。每隔 1 周标志重捕 1 次, 每次持续 3~4 d。在标志重捕期, 6:00~6:30 开放鼠笼, 20:00~0:30 关闭鼠笼, 以防夜晚温度过低而使实验个体死亡。每天查笼 4~5 次。标志重捕的间隔期关闭鼠笼。

对首次捕获的个体剪指标记。对所有捕获的个体记录捕获位点、剪指号、性别、体重、繁殖状况及其他相关项目。阴囊肥大、睾丸下降的雄体为处于繁殖状态的雄体。雌体则以阴道开裂程度、腹部及乳房是否膨大, 以及乳头周围的毛发是否脱落判断其繁殖状态。2005 年 6 月 30 日结束围栏实验。

实验结束时, 将建群者从围栏带回实验室测定

激素。在与周围环境相同的光照和温度条件下, 建群者在实验室适应性饲养 3 d, 以消除饲养环境对个体的影响, 并使激素测定条件标准化。

1.3 激素及脾脏指数测定

由于妊娠雌体皮质酮变化较大, 故在测定血浆皮质酮含量时, 将妊娠雌体剔除。

将种群建群者个体快速断头采血。每只个体的采血过程在 1 min 内完成。在 4 条件下, 以 4000 r/min 离心 15 min, 分离血浆, 放入液氮速冻, 之后转移到 -20°C 冰箱保存以备皮质酮测定 (高密度: $n = 11$, $n = 12$; 低密度: $n = 3$, $n = 5$)。动物采血后, 取脾脏器官, 并称重。

血浆皮质酮的测定采用酶联免疫 (ELISA) 竞争法, 其原理是根据样品皮质酮和一定量的辣根过氧化物酶 (horse-radish peroxidase) 标记的皮质酮与包被在测定板上的皮质酮抗血清竞争结合的原理进行检测。检测试剂盒由 Biosource 公司提供。具体实验方法如下: 1) 取出抗皮质酮抗体包被好的 96 孔板; 2) 孔中分别加入 $25 \mu\text{L}$ 标准品 (0, 5, 15, 30, 60, 120, 240 nmol) 或样品, 再加入 $100 \mu\text{L}$ 酶标皮质酮试剂; 3) 轻轻混匀 30 s, 在 $20 \sim 25^\circ\text{C}$ 条件下温育 60 min; 4) 去除孔内液体, 用洗涤液清洗反应板 3 次; 5) 每孔加入 $200 \mu\text{L}$ 显色液, 轻轻混匀 10 s, 室温放置 15 min; 6) 每孔加入 $100 \mu\text{L}$ 终止液。轻轻混匀 30 s, 15 min 内在 450 nm 处读吸光值。本试剂盒的灵敏度为 0.7 nmol/L 。批内差和批间差分别小于 5% 和 7%。

1.4 统计分析

采用最小存活数 (minimum number alive) 估计围栏种群数量。由于实验期间各围栏不同密度处理根田鼠种群的平均捕获率均大于 70% (表 1), 因此, 采用标志重捕法获得的最少存活个体数能精确反映不同处理种群的密度 (Krebs *et al.*, 1976)。

表 1 各密度处理围栏根田鼠种群的捕获率 (%)

Table 1 Trapability (%) of enclosed population of root vole in different density treatments

密度处理 Density treatments	周 Weeks				平均 Mean
	1	3	5	7	
低密度种群 1 Low density population 1	100.00	70.00	60.00	66.67	76.17
低密度种群 2 Low density population 2	85.71	80.00	93.75	66.67	81.53
高密度种群 1 High density population 1	86.96	71.79	57.57	71.05	71.84
高密度种群 2 High density population 2	80.95	73.21	85.71	54.05	73.48

建群者存活率定义为 $t+1$ 诱捕期存活个体数占 t 诱捕期个体的比率。另外, 依据捕获日历, 统计了各诱捕期新生个体存活率。

种群补充率定义为 t 诱捕期捕获的未标记新生幼体数量与 $t-1$ 诱捕期雌体数量的比率。脾脏指数定义为脾脏重量与体重之比。

基于种群连续增长模型 $dN/dt = rN$, 种群变化率按下列公式计算:

$$r_t = 1/T \ln(N_{t+1} + T/N_t)$$

N_t 为 t 时的种群数量, T 为测定种群变化的时间间隔, 即为 2 个诱捕期的间隔时间。

在进行数据统计分析时, 首先将各种群数量进行 \ln 转换, 使其近似服从正态分布后, 再进行统计分析。为进一步分析密度制约作用, 分别将不同密度处理种群 t 时间的建群者数量与 t 时间的种群补充率与变化率进行回归分析。采用重复方差分析 (repeated ANOVA) 测定实验期间不同密度处理对种群数量、种群变化率、补充率、存活率等参数的效应。采用双因素方差分析 (two-way ANOVA) 分别检验不同密度处理及性别对皮质酮含量及脾脏指数的效应。

2 结果

2.1 不同密度处理种群数量的变化

在实验期间, 不同密度处理的种群数量具有显著差异 (图 1a, $F_{1,2} = 22.03$, $P = 0.043$)。在建立实验种群时 (第 0 周), 高密度处理种群数量是低密度的 5 倍 (高密度种群为 60 只 / 0.15 hm^2 , 低密度种群为 12 只 / 0.15 hm^2), 但实验结束时的第 9 周, 不同密度处理间种群数量间的差异仅约为 2 倍 (高密度种群为 54.5 只 / 0.15 hm^2 , 低密度种群为 31 只 / 0.15 hm^2), 表明, 不同密度处理种群数量间的差异呈降低趋势。

虽然不同密度建群者数量在整个实验期间呈降低趋势 (图 1b), 但实验结束时, 高密度种群的建群者数量仍约为低密度的 4 倍 (高密度为 19.5 只 / 0.15 hm^2 , 低密度为 5.5 只 / 0.15 hm^2), 且实验期间二者数量呈显著性差异 ($F_{1,2} = 209.12$, $P = 0.005$)。

在第 3 周, 不同处理各有 1 个围栏捕获到新生个体。从第 5 周开始, 在各个围栏均捕获到新生个体 (图 1c)。重复方差分析结果表明, 不同密度处理子代的数量在实验期间无显著差异 ($F_{1,2} = 0.37$, $P = 0.604$)。

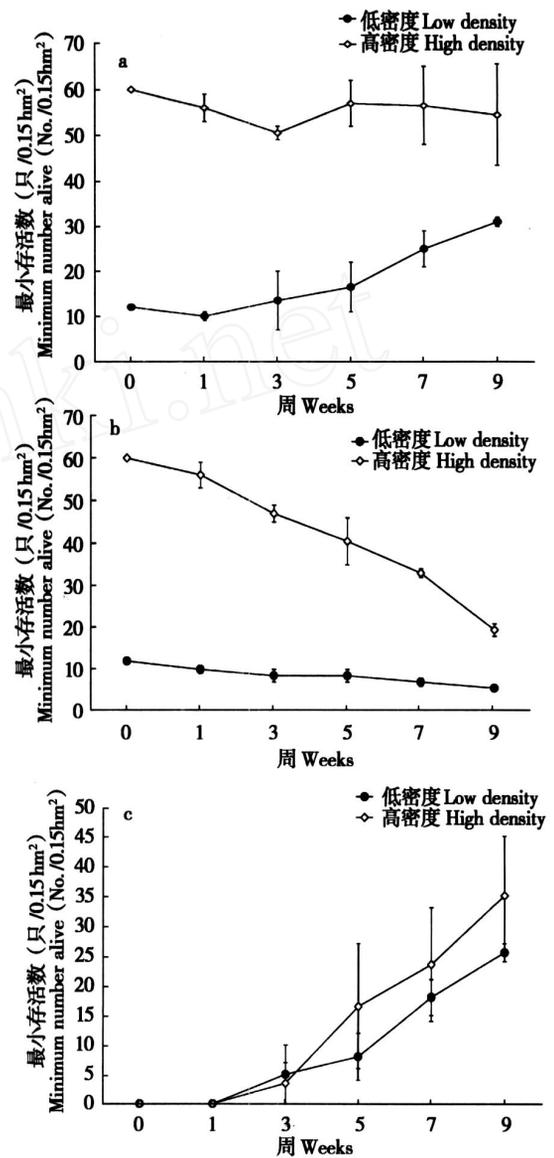


图 1 不同密度处理根田鼠种群 a)、建群者 b) 及子代 c) 的最小存活数量 (ME ± SE)。0 周为建立实验种群的时间, 1~9 周为正式实验期间

Fig. 1 Minimum number alive (ME ± SE) of population a), founder b) and offspring c) in the two density treatments for root voles. 0 week indicates the point when experimental populations were established experimental inside enclosures. 1-9 weeks indicate the period of the experiment to be carried out

2.2 不同密度处理种群存活率和种群补充率的变化

实验期间, 高密度种群建群者的存活率明显低于低密度 (图 2), 但二者间无显著差异 ($F_{1,2} = 13.23$, $P = 0.068$)。不同密度处理子代的存活率也无显著差异 ($F_{1,2} = 0.23$, $P = 0.679$)。

高密度种群的补充率低于低密度种群 (图 3)。从第 5 周至实验结束的第 9 周, 高密度种群的补充

率显著低于低密度 ($F_{1,2} = 41.95, P = 0.023$)。

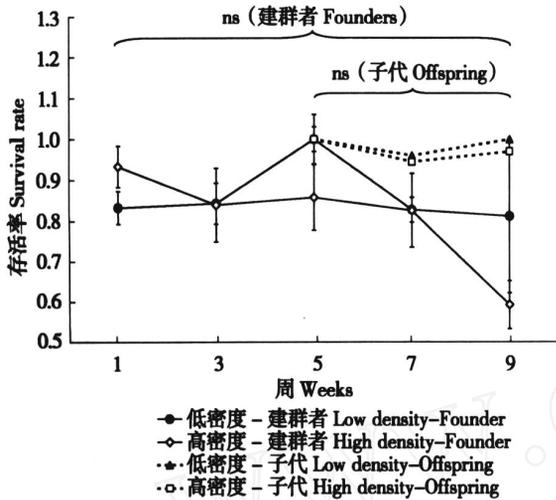


图 2 根田鼠建群者和子代在 2 个密度处理中的存活率 (ME ± SE). ns: 重复性方差分析表明, 实验期间不同种群密度对建群者和子代的存活率无显著作用

Fig. 2 Rates of survival (ME ±SE) of founders and offspring in 2 density treatments for root voles ns: Repeated-measures ANOVA showed no significant effects of density on survival rates for founders and offspring in experimental period in root voles ($P > 0.05$).

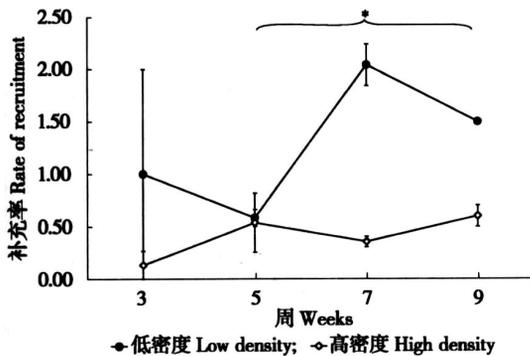


图 3 根田鼠种群在 2 个密度处理中的补充率 (ME ±SE). * 重复性方差分析表明, 从第 5 周至第 9 周不同密度种群存活率有显著差异 ($P < 0.05$)

Fig. 3 Rates (ME ±SE) of recruitment in 2 density treatments for root voles * Repeated-measures ANOVA showed a significant effect of density on rate of recruitment in the period from 5th week to 9th week ($P < 0.05$).

2.3 建群者及种群密度分别与种群补充率和种群变化率间的关系

重复性方差分析结果表明, 高密度种群在实验期间的种群变化率显著低于低密度处理 (图 4, $F_{1,2} = 2774.61, P = 0.000$)。种群变化率与建群者数量之间的回归分析结果表明, 二者存在显著的线性回归关系 (图 5a, $R^2 = 0.24, F_{1,19} = 5.62, P =$

0.029)。但种群变化率与种群数量 (建群者和子代数之和) 之间则无此关系 ($R^2 = 0.08, F_{1,19} = 1.60, P = 0.222$)。相应地, 种群补充率与建群

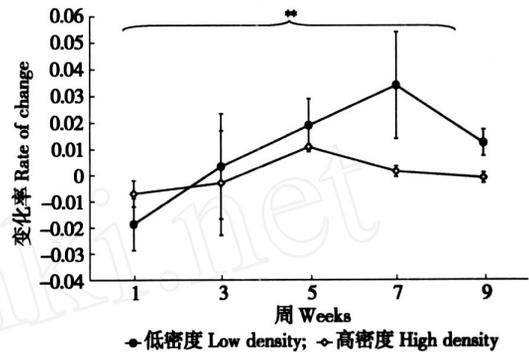


图 4 高密度和低密度处理根田鼠种群的变化率. ** 重复性方差分析表明, 实验期间不同密度的种群变化率有显著差异 ($P < 0.01$).

Fig. 4 Rates of population changes in high and low density treatments for root voles. ** Repeated-measures ANOVA showed a significant effect of density on rate of population change during the experiment ($P < 0.01$).

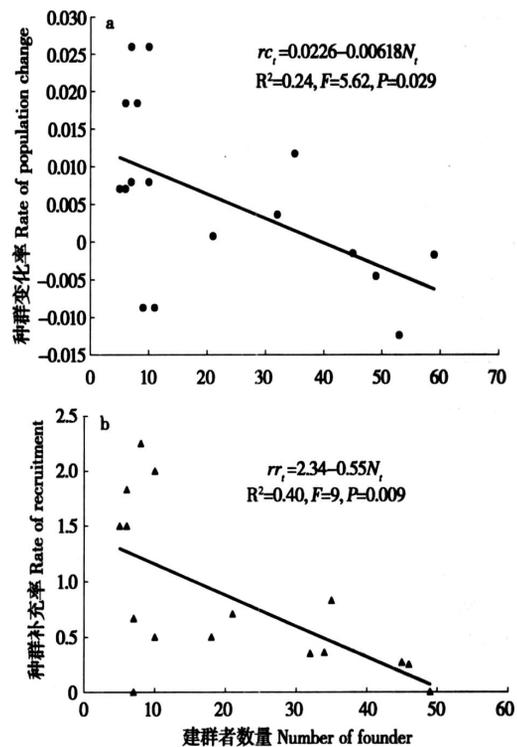


图 5 2 个密度处理根田鼠种群的 a) 变化率 r_c 和 b) 补充率 r_r 与种群建群者数量 N 之间的回归关系

Fig. 5 Relationships between rate of population changes r_c , a), or rate of population recruitment r_r , b) and founder number N , for 2 density treatments for root voles.

者数量之间也存在显著的线性回归关系 (图 5b, $R^2 = 0.40$, $F_{1,19} = 9.23$, $P = 0.009$), 但种群补充率与种群数量之间则无显著线性回归关系 ($R^2 = 0.04$, $F_{1,19} = 0.54$, $P = 0.473$)。表明, 在实验期间, 建群者数量对种群补充率和增长率有显著的密度制约性效应, 而种群数量则无此作用。

2.4 不同密度建群者的皮质酮及脾脏指数的变化

高密度建群者的皮质酮含量高于低密度处理 (图 6)。双因素方差分析结果表明, 不同密度处理对建群者皮质酮水平具有显著效应 ($F_{1,31} = 6.70$,

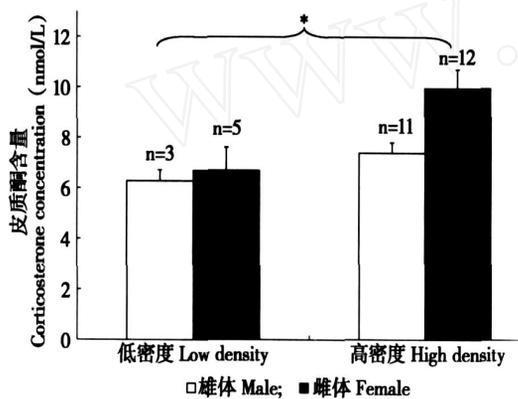


图 6 2个密度处理根田鼠建群者的血浆皮质酮含量 (ME \pm SE)。* 方差分析表明, 种群密度对建群者皮质酮水平有显著作用 ($P < 0.05$)

Fig. 6 Plasma corticosterone concentration (ME \pm SE) of founders in 2 density treatments for root voles. * ANOVA showed a significant effect of density on corticosterone level of founders for root voles ($P < 0.05$).

3 讨论

田鼠类密度制约效应的研究主要集中在种群的周期性波动与统计参数之间关系的探讨 (Krebs *et al.*, 1973; Krebs and Myers 1974; LeDuc and Krebs, 1975; Hansson and Henttonen 1985; Bemshstein *et al.*, 1989)。然而, 在密度制约过程中, 种群统计参数的变化应该是对当前密度而不是对波动期密度变化率的反应 (Ostfeld and Canham, 1995); 其次, 种群不同波动阶段具有不同的环境条件且存在迟滞性密度制约效应, 因而, 由于上述问题, 使此类研究结果存在局限性和不一致性 (Krebs and Myers, 1974; Mihok *et al.*, 1985; Rodd and Boonstra, 1984)。此外, 研究者还通过构建种群密度与种群变化率之间的回归关系, 以及用时间序列 (time-series) 分析以探讨密度制约效应 (Hanski *et al.*, 1993; Turchin, 1993)。但此类

$P = 0.015$)。虽然雌体皮质酮含量高于雄体, 但二者间无显著的性别差异 ($F_{1,31} = 3.17$, $P = 0.086$), 密度处理与性别间也无显著的交互作用 ($F_{1,31} = 1.68$, $P = 0.206$)。

高密度处理建群者的脾脏指数大于低密度处理 (图 7), 且不同密度处理对脾脏指数具有显著效应 ($F_{1,30} = 4.85$, $P = 0.037$), 但不同性别间的脾脏指数无显著差异 ($F_{1,30} = 0.19$, $P = 0.669$), 性别与密度处理间的交互作用也无显著性差异 ($F_{1,30} = 0.34$, $P = 0.567$)。

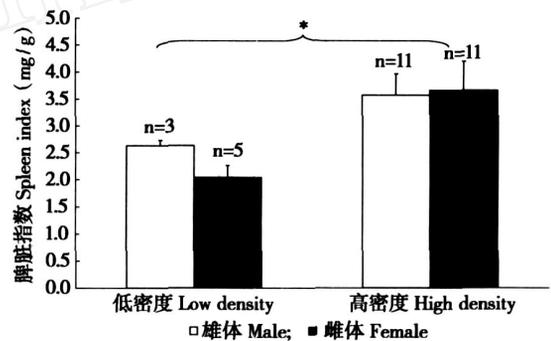


图 7 2个密度处理根田鼠建群者的脾脏指数 (ME \pm SE)。

* 方差分析表明, 种群密度对脾脏指数有显著作用 ($P < 0.05$)

Fig. 7 Spleen index (ME \pm SE) of founders in 2 density treatments for root voles. * ANOVA showed a significant effect of density on spleen index of founders for root voles ($P < 0.05$).

研究中, 前者无法阐明密度与种群变化率之间的直接因果关系, 而后者过高估计密度制约的作用且存在数据的时间自相关性 (autocorrelation)。目前, 通过围栏以调控种群密度的实验是探讨密度制约过程的最有效方法 (Karels and Boonstra, 2000)。

本研究结果表明, 高密度处理显著降低了种群补充率和种群变化率。种群补充率和变化率分别与建群者数量间呈显著的负相关关系。说明, 在繁殖期, 根田鼠种群密度对种群补充率存在密度制约作用, 而围栏种群建群者数量是产生密度制约的唯一制约因子。

对栖息于北半球、经历寒冷且漫长冬季的小型哺乳动物而言, 存活率, 尤其是冬季存活率是限制种群增长的一个重要因素 (Cherynavski *et al.*, 1981; Hansen *et al.*, 1999)。在青海高寒草甸地区, 根田鼠种群在繁殖末期, 越冬个体大量死亡, 而参加当年越冬个体的冬季存活率则决定着来年的种群繁殖基数, 直接影响根田鼠种群的波动幅度

(姜永进等, 1991)。然而, 本研究未发现高密度处理对其建群者及子代存活率的显著效应。其原因可能是由于实验时间较短而不足以充分反映密度对种群存活率的制约作用。因而, 本研究尚不能据此得出密度对存活率不存在密度制约的结论。Ostfeld和Canham (1995) 将草原田鼠种群调控成高、中、低密度 16 个月后, 高密度和中密度成体存活率显著降低。因此, 根田鼠种群对存活率尤其是越冬存活率的密度制约效应值得进一步研究和探讨。

姜永进等 (1991)、聂海燕等 (1995, 2006) 及 Nie 和 Liu (2005) 认为, 攻击行为在根田鼠种群波动过程中起主要调节作用。实际上, 攻击行为对种群的调节作用就是密度制约的一种行为机制。在小哺乳动物种群中, 随种群密度的增加, 动物繁殖和生存所需的相对资源量降低。为争夺有限资源, 个体间的攻击行为势必增加。聂海燕等 (2006) 和 Nie 和 Liu (2005) 在捕食和附加食物交互作用条件下对根田鼠攻击行为的研究表明, 具有明显攻击性的恐吓、进攻及争斗等行为分别与种群密度呈显著或极显著的线性正相关关系。而 Boonstra 和 Boag (1992)、Rogovin 等 (2003) 及 Li 等 (2007) 分别对草原田鼠和大沙鼠 (*Rhombomys opimus*) 及布氏田鼠的研究则表明, 攻击行为是引起种群个体糖皮质激素水平升高且使其处于应激状态的重要应激源 (stressor)。

本研究结果表明, 高密度处理建群者的血浆皮质酮水平和脾脏指数较较低密度建群者显著升高和增大。脾脏指数增大的原因可能是个体处于应激状态而使其对外界病菌抵抗力下降而引起的感染反应所致。Avitsur 等 (2002) 对小鼠的研究结果也表明, 社群应激引起个体脾脏肿大和免疫细胞功能及形态的改变。上述结果说明, 高密度处理使建群者处于亚病理状况的应激状态, 其主要原因应归结于建群者间的攻击行为或社会性冲突所致。

应激可通过下丘脑—垂体—性腺轴而影响动物的繁殖功能及性行为 (Johnson *et al.*, 1992; Marchlew ska-koj, 1997; Wingfield and Sapolsky, 2003)。Bian 等 (2005) 对根田鼠的研究表明, 将雄性根田鼠暴露给捕食者气味 20 d 后, 其皮质酮水平显著升高, 而性激素及性行为均被抑制。Boonstra 等 (1998) 对美洲兔 (*Lepus americanus*) 的研究发现, 在种群衰减期, 高捕食风险引起个体皮质醇水平升高, 使其处于慢性应激状态, 导致种群繁殖力的降低。Demas 等 (2004) 对加卡利亚苍鼠

(*Phodopus sungorus*) 的研究结果则表明, 社群应激改变了个体的繁殖功能。本项研究从第 3 周开始捕获到 F_1 子代。据此推算, 实验结束时 F_1 子代日龄 < 70 d。而此时的 F_1 代根田鼠尚不具备交配繁殖能力 (梁杰荣等, 1982), 加之, 实验结束时, 在低密度种群中未发现 F_1 代妊娠现象, 故可认为, 高密度种群补充率的降低只能是建群者之间的社会性冲突及对资源竞争所产生的综合效应所致, 而不是高密度种群的建群者对子代繁殖抑制作用的结果; 其次, 由于根田鼠不同密度种群子代数量无显著差异, 因而, 高密度补充率的降低反映了该种群参加繁殖的雌性建群者数量的降低。由此可见, 根田鼠密度制约性补充率和变化率实质上反映了社群应激对建群者繁殖能力的抑制效应。

需进一步说明的是, 高密度不仅可导致个体间社会冲突的加剧, 还可引起巢区缩小、可获得性资源降低, 社会等级次序不稳定等变化。因此, 种群密度引起的社群应激, 不完全是社会性冲突的结果, 而应是上述因子所产生的综合效应。该综合效应实际上是应激生物学代价累计效应 (Moberg and Mench, 2005) 的反映。Moberg 和 Mench (2005) 将应激诱导的生物功能的改变称之为应激的生物学代价, 并认为, 这种应激生物学代价具有累计效应, 即相同应激源重复作用于动物, 或不同应激源同时作用于动物后, 动物的应激反应则会被累计扩大, 甚至产生恶性应激反应。因此, 社群应激对种群统计参数的作用强度与种群密度相关, 换言之, 社群应激对种群统计参数的作用也表现为密度制约。

本研究基于高密度种群建群者的皮质酮含量增加, 种群建群者数量分别与种群补充率和种群变化率呈负相关关系的结果, 验证了本文所提出的社群应激与密度制约之间存在密切关联的假设, 并由此提示, 社群应激是种群产生密度制约的近因之一。

参考文献:

- Avitsur R, Stark J L, Dhabhar F S, Sheridan J F. 2002. Social stress alters splenocyte phenotype and function. *J Neuroimmunol*, **132**: 66-71.
- Bemshstein A D, Zhigalsky O A, Panina T V. 1989. Multi-annual fluctuations in the size of a population of the bank vole in European part of the Soviet Union. *Acta Theriologica*, **34**: 409-438.
- Bian J, Wu Y, Liu J. 2005. Breeding behavior under temporal risk of predation in male root voles (*Microtus oeconomus*). *J Mammal*, **86**: 953-960.

- Boonstra R, Boag P T. 1992. Spring declines in *Microtus pennsylvanicus* and role of steroid hormones. *J Anim Ecol*, **61**: 339 - 352.
- Boonstra R, Hik D, Singleton G R, Tinnikov A. 1998. The impact of predator-induced stress on the snowshoe hare cycle. *Ecological Monographs*, **79**: 371 - 394.
- Bronson F H, Stetson M H, Stiff M E. 1973. Serum follicle stimulating hormone and luteinizing hormone in male mice following aggressive and nonaggressive interaction. *Physiol Behav*, **10**: 369 - 372.
- Cherynavski F B, Kiriushchenko S P, Kiriushchenko T V. 1981. Material on winter ecology of Siberian (*Lemmus sibiricus*) and collared (*Dicrostonyx torquatus*) lemmings. In: Krivosheev V G ed. Ecology of Mammals and Birds on Wrangel Island. Vladivostok. 99 - 122.
- Christian J J. 1980. Endocrine factors in population regulation. In: Cohen M N, Malpass R S, Klein H G eds, Biosocial Mechanisms of Population Regulation. Yale University Press. New Haven. Connecticut, USA, 55 - 115.
- Demas G E, Johnson C, Polacek K M. 2004. Social interactions differentially affect reproductive and immune responses of Siberian hamsters. *Physiol Behav*, **83**: 73 - 79.
- Li F H, Zhong W Q, Wang Z X, Wang D H. 2007. Rank in a food competition test and humoral immune functions in male Brandt's voles (*Lasiopodanys brandtii*). *Physiology and Behavior*, **90**: 490 - 495.
- Hansen T F, Stenseth N C, Henttonen H, Tost J. 1999. Interspecific and intraspecific competition as causes of direct and delayed density dependence in a fluctuating vole population. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **96**: 986 - 991.
- Hanski I P, Turchin P, Korpimäki E, Henttonen H. 1993. Population oscillations of boreal rodents: regulation by mustelid predators leads to chaos. *Nature*, **364**: 232 - 235.
- Hansson L, Henttonen H. 1985. Gradients in density variations of small rodents: the importance of latitude and snow cover. *Oecologia*, **67**: 394 - 402.
- Johnson E O, Kamilaris T C, Chrousos G P, Gold P W. 1992. Mechanisms of stress: a dynamic overview of hormonal and behavioral homeostasis. *Neurosci Biobehav Rev*, **16**: 115 - 130.
- Karels T J, Boonstra R. 2000. Concurrent density dependence and independence in populations of arctic ground squirrels. *Nature*, **408**: 460 - 463.
- Krebs C J, Gaines M S, Keller B L, Myers J H, Tamarin R H. 1973. Population cycles in small rodent. *Science*, **179**: 35 - 41.
- Krebs C J, Myers J H. 1974. Population cycles in small mammals. *Advances in Ecological Research*, **8**: 267 - 399.
- Krebs C J, Wingate I, LeDuc J, Redfield J A, Taitt M, Hilborn R. 1976. *Microtus* population biology: dispersal in fluctuating population of *M. townsendii*. *Can J Zool*, **54**: 179 - 195.
- Jiang Y J, Wei S W, Wang Z W, Zheng S W, Cui R X, Sun R Y. 1991. Productivity investigation of the root vole (*Microtus oeconomus*) population in the Haibei alpine bushland (*Potentilla fruticosa*). I. Population dynamics. *Acta Theiologica Sinica*, **11**: 270 - 278. (in Chinese)
- Leduc J, Krebs C J. 1975. Demographic consequences of artificial selection at the LAP locus in voles (*Microtus townsendii*). *Canadian Journal of Zoology*, **53**: 1825 - 1840.
- Lee A K, Cockburn A. 1985. Spring declines in small mammal populations. *Acta Zoologica Fennica*, **173**: 75 - 76.
- Liu J K, Liang J R, Zhou X M, Li J H. 1982. The communities and density of rodents in the region of Haibei Research Station of Alpine Meadow Ecosystem. In: Xia W uping ed. Alpine Meadow Ecosystem. Lanzhou: Gansu people's publishing house, 34 - 43.
- Li F H, Wang D H, Zhong W Q. 2003. Population density and immune function in Brandt's vole (*Microtus brandtii*). *Acta Zool Sin*, **49**: 438 - 444. (in Chinese)
- Liang J R, Zeng J X, Wang Z W, Han Y C. 1982. Studies on growth and development in the root vole (*Microtus oeconomus*). *Acta Biologica Plateau Sinica*, **1**: 195 - 208. (in Chinese)
- Marchlewska-Koj A. 1997. Sociogenic stress and rodent reproduction. *Neurosci Biobehav Rev*, **21**: 699 - 703.
- Mihok S, Turner B N, Iverson S L. 1985. The characterization of vole population dynamics. *Ecological Monographs*, **55**: 399 - 420.
- Nie H, Liu J. 2005. Regulation of root vole population dynamics by food supply and predation: a two-factor experiment. *Oikos*, **109**: 387 - 395.
- Nie H Y, Liu J K, Su J P. 1995. Field experimental studies on the multifactorial hypothesis of population system regulation for small rodents: the effects pattern of food availability and predation on spacing behaviour of root voles and the function of spacing behaviour in population regulation. *Acta Theiologica Sinica*, **15**: 41 - 52. (in Chinese)
- Nie H Y, Liu J K. 2006. Demographic implications and ESS analysis of aggressive behavior of root voles. *Acta Ecologica Sinica*, **26**: 2139 - 2147. (in Chinese)
- Ostfeld R S, Canham C D. 1995. Density-dependent processes in meadow voles: an experimental approach. *Ecology*, **76**: 521 - 532.
- Padgett D A, Glaser R. 2003. How stress influences the immune response. *Trends in Immunology*, **24**: 44 - 448.
- Rodd F H, Boonstra R. 1984. The spring decline in the meadow vole, *Microtus pennsylvanicus*: the effect of density. *Canadian Journal of Zoology*, **62**: 1464 - 1473.
- Rödel H G, Bora A, Kaiser J, Kaetzke P, Khaschei M, Hols D. 2004. Density-dependent reproduction in the European rabbit: a consequence of individual response and age-dependent reproductive performance. *Oikos*, **104**: 529 - 539.
- Rogovin K, Randall J A, Kolbova I, Moshkin M. 2003. Social correlates of stress in adult males of the great gerbil, *Rhombomys opimus*, in years of high and low population densities. *Hum Behav*, **43**: 132 - 139.
- Sun P, Wei W H, Zhao Y J, Xu S X, Zhao T B, Zhao X Q. 2005. Effects of locally environmental warming on root vole population in winter. *Acta Theiologica Sinica*, **25**: 261 - 268. (in Chinese)
- Turchin P. 1993. Chaos and stability in rodent population dynamics: evidence from non-linear time-series analysis. *Oikos*, **68**: 167 - 172.
- Williams G C. 1966. Natural selection, the costs of reproduction, and a

- refinement of Lack's hypothesis *Am Nat*, **100**: 687 - 690.
- Wingfield J C, Sapolsky R M. 2003. Reproduction and resistance to stress: when and how. *Journal of Neuroendocrinology*, **15**: 711 - 724.
- 卢庆萍, 张宏福译. 2005. 动物应激生物学—动物福利的本质和基本原理. 北京: 中国农业出版社.
- 刘季科, 梁杰荣, 周兴民, 李建华. 1982. 高寒草甸生态系统定位站地区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, 34 - 43.
- 孙平, 魏万红, 赵亚军, 徐世晓, 赵同标, 赵新全. 2005. 局部环境增温对根田鼠冬季种群的影响. *兽类学报*, **25**: 261 - 268.
- 李凤华, 王德华, 钟文勤. 2003. 密度因素对布氏田鼠体重增长及免疫功能的影响. *动物学报*, **49**: 438 - 444.
- 姜永进, 魏善武, 王祖望, 郑生武, 崔瑞贤, 孙儒泳. 1991. 海北高寒草甸金露梅灌丛根田鼠种群生产力的研究 I 种群动态. *兽类学报*, **11**: 270 - 278.
- 夏武平. 1982. 高寒草甸生态系统. 兰州: 甘肃人民出版社, 1 - 33.
- 聂海燕, 刘季科, 苏建平. 1995. 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*, **15**: 41 - 52.
- 聂海燕, 刘季科, 苏建平, 边疆晖. 2006. 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. *生态学报*, **26**: 2139 - 2147.
- 梁杰荣, 曾缙祥, 王祖望, 韩永才. 1982. 根田鼠生长和发育的研究. *高原生物学集刊*, **1**: 19 - 20.