

# 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\*

刘季科 苏建平 刘伟 王溪 聂海燕 李玉敏

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁, 810001)

## 摘 要

本研究在野外围栏条件下采用析因实验设计, 测定营养、捕食及空间行为对根田鼠 (*Microtus oeconomus*) 种群统计特征的影响。本文旨在检验下述特定假设: 高质量食物可利用性和捕食对限制小型啮齿动物种群密度具有独立的和累加的效应。

3年期间, 4种野外实验处理6个重复的研究结果表明, 附加食物并预防捕食者处理的种群具有最高密度; 未附加食物及不预防捕食者处理(对照)的种群密度最低; 而单一处理的种群, 其密度居中。不同处理条件下, 新生个体在种群的补充模式以及种群瞬时增长率的变化均与种群密度的变动相应一致。

双因素 ANOVA 的结果证明, 附加高质量食物能明显地提高根田鼠的种群密度, 而对种群补充量的作用则较弱, 仅接近显著水平; 预防捕食者不仅能显著地作用于种群密度, 更能强烈地影响种群补充量。高质量食物和捕食者的作用具有累加的性质, 两者的交互作用对种群密度和补充量均无显著影响。

**关键词** 小型啮齿动物; 种群系统; 复合因子理论; 食物可利用性; 捕食; 根田鼠; 种群动态

种群调节是种群系统动力学的基本理论, 为生态学家所关注。Darwin (1859) 指出, 在每一物种生命的各个时期, 不同季节和年份, 各种限制因子都作用于种群。复合因子假设则是探讨动物种群系统动态和调节机制的主要理论之一。自 Lidicker (1978) 提出复合因子调节种群动态的模型以来, 田鼠亚科 (Microtinae) 啮齿动物种群调节复合因子理论的研究虽有进展 (Christian, 1978; Getz, 1978; Taitt 等, 1985; Lidicker, 1988; Hansson 等, 1989), 但由于控制动物种群及相互作用因子的困难性和艰巨性, 使这类研究的野外实验工作为数不多。仅有的研究, 只限于食物和捕食对 *Microtus ochrogaster* 围栏种群统计特征作用的分析 (Desy 等, 1989)。本文为小型啮齿动物种群系统调节复合因子理论野外实验研究的一部分。主要报道食物和捕食对根田鼠 (*Microtus oeconomus*) 种群动态的作用模式, 并探讨其对种群密度的调节作用。目的在于检验高质量食物可利用性和捕食对限制小型啮齿动物种群密度具有独立和累加效应的总假设。

\* 国家自然科学基金及中国科学院北海高寒草甸生态系统定位站基金资助项目  
承蒙夏武平、孙儒泳、王祖望教授及美国 Illinois 大学 G. O. Batzli 教授给予热情鼓励和支持, 谨此致谢  
本文于 1992 年 4 月 13 日收到, 1993 年 12 月 16 日收到修改稿

## 研究样地概况

本研究于1989年5—10月,1990年4—10月,及1991年5—10月在中国科学院海北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、植被和土壤结构已有报道(夏武平,1982),不再赘述。

研究样地设在垂穗披碱草(*Elymus nutans*)草甸的弃耕地内,为原生植被破坏后的次生类型。主要植物为垂穗披碱草、早熟禾(*Poa* sp.)、高山唐松草(*Thalictrum alpinum*)、金露梅(*Potentilla fruticosa*)、矮嵩草(*Kobresia humilis*)等。该植被类型土壤疏松、湿润、肥沃;植株和叶层较高,覆盖度大,为根田鼠的自然栖息地,其优势植物垂穗披碱草质地柔软,营养丰富,为根田鼠强烈选择的食物项目(刘季科等,1991)。

栖息于垂穗披碱草草甸的啮齿动物除根田鼠外,尚有高原鼢鼠(*Myospalax baileyi*)、甘肃鼠兔(*Ochotona cansus*)及高原鼠兔(*O. curzoniae*)。分布于研究地区的鸟类和兽类捕食者有红隼(*Falca tinnunculus*)、大鸮(*Buteo hemilasius*)、香鼬(*Mustela altaica*)、艾虎(*M. eversmanni*)、狼(*Canis lupus*)、红狐(*Vulpes vulpes*)及藏狐(*V. ferrilatus*)等。其优势种类为大鸮、红隼、香鼬和艾虎。

## 实验设计与研究方法

### 1. 实验围栏与设计

利用野外实验围栏阻止由于捕食者侵入而引起的食品库效应(pantry effect)(Batzli, 1983)掩盖了附加食物对根田鼠种群动态的作用,以及避免非靶种类对食物供应的干扰(Taitt等,1981a, b)。围栏总面积为1.20公顷,由8个0.15(50×30米)公顷的小栏组成。

围栏以2×1米的 $\delta 0.5$ 镀锌钢板构成,钢板埋入地下0.50米,地上部分高1.50米。钢板之间用L45×45角钢固定。在每小栏一条对角线的两端设立3×0.30×0.30米的扩散沟,以避免围栏效应(Krebs等,1969)。扩散沟与围栏之间的三角地块为去除面积,田鼠通过扩散沟可进入去除面积。

在每小栏内,以5×7米的格局设立置笼站,每个置笼站附近放1只小型木质鼠笼,在去除面积内仅放3只鼠笼,每小栏共放鼠笼45只。

实验采用析因设计测定食物和捕食及其相互作用对种群统计特征的效应。以每年两个重复的2×2因子设计处理附加食物和捕食的水平。4种处理依次为,+F,-P:有附加食物,无捕食者;+F,+P:有附加食物,有捕食者;-F,-P:无附加食物,无捕食者;-F,+P:无附加食物,有捕食者,即对照。为预防鸟类捕食者侵入,在+F,-P及-F,-P两组小栏的顶部悬挂3×3厘米网孔的鱼网(西安渔具厂制造),并以 $\Phi 10 \times 250$ 厘米的木柱支撑渔网。在+F,+P及-F,+P两组小栏的顶部则不悬挂渔网,仅在其外围及其之间的钢板上每隔10米设置1.20×0.30米的缺刻,以便兽类捕食者进出。同时,在有缺刻的外围放鼠笼,以监测穿越围栏的个体。

附加食物为TK-10型兔颗粒饲料(上海饲料厂出品),该饲料具有根田鼠生长发育和繁殖所需的能量和营养。附加食物置于500毫升的玻璃食物罐内。在各附加食物小栏,

于每一奇数行置笼站附近放食物罐。每小栏共置放食物罐 22 只。每周更换一次食物罐内的食物,以保持其新鲜。

## 2. 实验动物与种群密度估计

去除围栏内原有的根田鼠留居个体和非靶种类后,随即为每小栏分配 5 对实验动物作为实验种群的建立者,此配置约为研究地区根田鼠自然种群密度的中等水平(刘季科等,1982)。初始种群建立者为实验室出生的 3—5 月龄非同胞个体。正式实验前,建立者需在围栏内适应 1—2 周。

采用标志重捕法估计种群密度。每小栏两周有 3 天的诱捕期。在诱捕期前一天黄昏时开放鼠笼,加入适量脱脂棉和碎玉米作为垫褥和饵料。诱捕期内,每天检查 1—3 次,并在鼠笼上部覆盖一块 2 厘米厚的硬纸板,以防止气温过高或降雨淋湿造成进笼个体的死亡。诱捕期之间,关闭鼠笼。对首次捕获的个体,均配戴微型铝质数字号码耳标;对所有捕获的个体均在标准记录卡上记录其耳号、性别、体重、捕获位置、繁殖状况及其它有关项目。根据体重鉴别年龄,其标准为,雄性成体 $>25$ 克,雌性成体 $>22$ 克,其余为幼体(梁杰荣等,1982)。雄性繁殖状况按阴囊大小及睾丸位置确定。凡阴囊肥大且睾丸下降者均为繁殖个体;雌体则以其阴道口开裂程度、乳房大小判断其怀孕或哺乳。完成上述处理后,将动物于原捕获处释放。采用 Petruszewicz 等(1962)的捕捉日历法(the calendar of catches method)估计每一诱捕期的种群密度。

## 3. 观测捕食者的时间及其数量估计

实验围栏附近的鸟类和兽类捕食者的数量统计是在每一诱捕期后的第一天进行。观测时间为 7:00—19:00。观测中,每隔 0.50 小时,用 8×30 望远镜观察统计遇见的猛禽次数,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测的只数以及进出围栏的痕迹和粪便估计。

## 4. 统计分析

采用 Weiner(1971)介绍的双因素方差分析(two-way ANOVA)测定各种处理对根田鼠种群密度和补充量的影响,目的在于分析食物和捕食的独立作用以及它们交互作用的效应。由于在整个实验期间,各种处理一直作用于种群系统动态行为的全过程,因此采用每年全部诱捕期(1—20 周)获得的数据进行方差分析,而不是只用最后一个诱捕期(第 20 周)的数据。

诱捕期间,在 +F, -P 及 +F, +P 小栏,观察到根田鼠经常觅食的食物罐内附加食物,在食物罐及其附近还可见根田鼠取食后遗留的颗粒饲料碎屑及新鲜粪便。在不同诱捕期,4 个附加食物小栏内根田鼠消耗的附加食物量也明显不同。在 +F, +P 及 -F, +P4 个小栏及其附近,观测到各种兽类和鸟类捕食者,其中优势种类大鸮、红隼和香鼬的数量亦随诱捕期不同而有显著变化。说明测定食物可利用性和控制捕食者的设计是有效的。

Hilborn 等(1976)认为,当捕获率 $>55\%$ 时,种群密度的估计误差将 $<10\%$ 。本研究按各诱捕期内实际捕获的已知存活个体的比例估计其捕获率(Krebs 等,1976),结果显示,3 年中各项处理根田鼠种群的平均捕获率均 $>68\%$ (表 1)。其中,1991 年 -F, -P 种群的平均捕获率最高(0.8237);1989 年 +F, -P 种群的平均捕获率最低(0.6857)。在诱捕期中,死于笼内的个体极少。说明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。

表 1 1—20 周各种处理 (两个重复) 中根田鼠种群的捕获率 (M±1SE)

Table 1 Trappability of root vole populations in each treatment (two replicates) during 1—20WK. Data are expressed in mean±1SE

年 Year	处 理 Treatments*			
	+F, -P	+F, +P	-F, -P	-F, +P
1989	0.69±0.03	0.77±0.05	0.69±0.05	0.71±0.06
1990	0.76±0.02	0.79±0.03	0.69±0.04	0.79±0.04
1991	0.79±0.03	0.73±0.04	0.82±0.03	0.81±0.03

\* +F=有附加食物围栏, -F=无附加食物围栏; +P=捕食者进入围栏, -P=无捕食者进入围栏。+F refers to food-supplemented enclosures, -F to non-supplemented ones; +P signifies that predators had access to the enclosures, -P that predators were excluded.

## 结 果

### 1. 种群动态行为及密度

研究时期, 4 种处理根田鼠种群的动态行为 (dynamical behaviour) 具有明显的差异 (图 1), 所有处理种群于第 13 周之前均在增长。虽 -F, -P 种群在第 2 周和第 9 周稍高

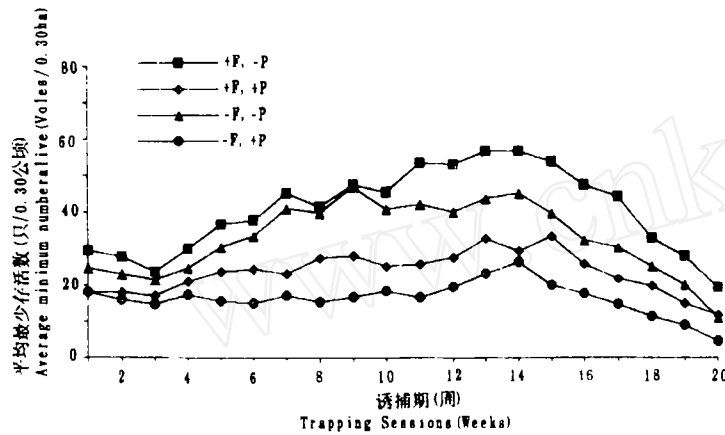


图 1 4 种处理根田鼠种群的平均最少存活数 (每年两个重复)

+F=附加食物围栏, -F=无附加食物围栏; +P=捕食者进入围栏, -P=无捕食者进入围栏

Fig. 1 Average minimum number of root voles known to be alive under four treatments (two replicates per year).

+F: food supplemented enclosures, -F: nonsupplemented ones;  
+P: predators had access to enclosures, -P: predators excluded.

于邻近诱捕期, 但都在第 14 周或第 15 周达到高峰, 并随之衰减, 至第 20 周降到最低。总览各种处理种群的变化, 其变动趋势基本一致, 且有一个高峰期。在 1—20 周的诱捕期内, 比较 3 年各种处理种群的平均最少存活数, 最高者当推 +F, -P 种群, 次为 -F, -P 及 +F, +P 种群, -F, +P 种群最低 (表 2)。若以表 2 列示的 3 年平均最少存活数乘以 3.33 估计各种处理种群的平均密度, 则分别为 +F, -P 种群 134.63 只/公顷, -F, -P 种群 108.95 只/公顷, +F, +P 种群 77.59 只/公顷和 -F, +P 种群 54.38 只/公顷。

表 2 1—20 周各种处理 (两个重复) 中根田鼠种群的平均最少存活数 ( $M \pm 1SE$ ) (处理符号定义见表 1)

Table 2 Average minimum number of root voles alive ( $M \pm 1SE$ ) for each treatment (two replicates) during 1—20 WK. Treatment codes are defined in table 1

年 Year	处 理 Treatments			
	+F, -P	+F, +P	-F, -P	-F, +P
1989	26.60 ± 1.72	17.10 ± 0.98	19.65 ± 1.35	12.25 ± 1.07
1990	34.25 ± 2.91	29.15 ± 1.82	26.75 ± 2.01	14.40 ± 0.88
1991	60.35 ± 3.68	23.65 ± 1.61	51.75 ± 3.47	22.35 ± 1.82
总计 Total	40.43 ± 1.91	23.30 ± 0.67	32.72 ± 1.81	16.33 ± 0.59

如图 2 所示, 尽管不同年份 4 种处理根田鼠种群的波动有所不同, 但各年内种群的变动趋势基本相似。每年各种处理种群最少存活数的变化与其 3 年平均值的变动相一致, 亦即 +F, -P 种群最高, -F, +P 种群最低, 而 -F, -P 和 +F, +P 种群居中 (表 2)。相应地, 种群密度的变动亦然。

1—20 周双因素 ANOVA 的结果 (表 3) 显示, 3 年期间, 食物处理及捕食处理分别对根田鼠种群密度有极显著的影响 ( $P < 0.001$ )。而且, 预防捕食者对种群密度的作用大于附加食物, 由于食物和捕食的交互作用不显著 ( $P > 0.05$ ), 因此, 二者对种群密度的作用具有累加的性质。

从不同年份看, 除 1991 年食物处理对种群密度的作用稍有降低, 仅在 0.09 的概率水准上达到显著外, 1989 和 1990 两年均已达到极其显著 ( $P < 0.001$ ) 水平, 而捕食对种群密度的影响, 3 年中无一例外都达到了极显著水平 ( $P < 0.001$ )。食物和捕食对种群密度作用的强度在 1989 和 1991 两年与 3 年平均值的分析结果相同, 而 1990 年却与之相反, 即食物的作用反而大于捕食的作用。此外, 食物和捕食两者的交互作用项对种群密度仍不构成显著影响。

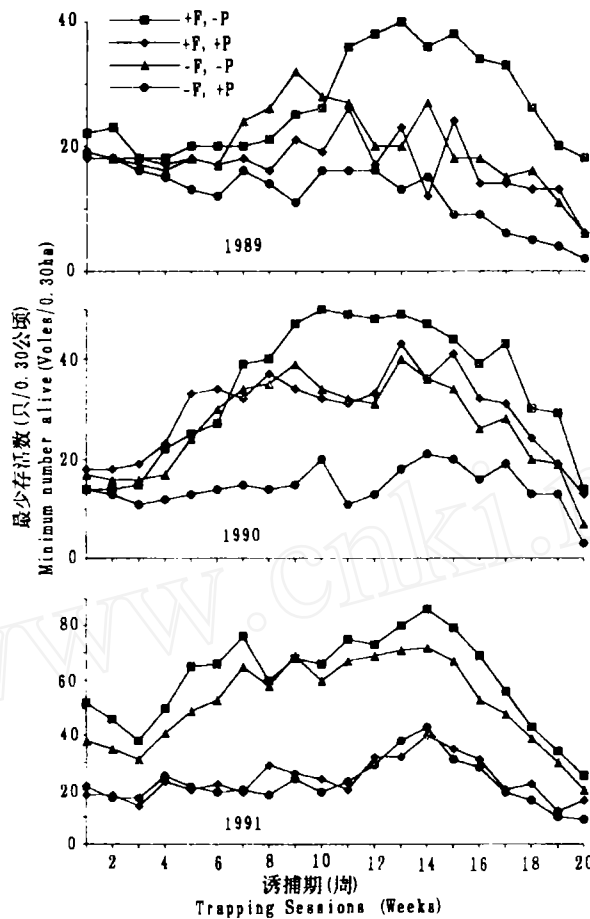


图 2 不同年份 4 种处理 (每年 2 个重复) 根田鼠种群的最少存活数 (处理符号的解释见图 1 注解)

Fig. 2 Minimum number of root voles known to be alive under four treatments (two replicates per year) in different years. Treatment codes are explained in Fig. 1 legend.

表 3 1—20 周根田鼠种群密度的双因素方差分析 (数据见图 1)

Table 3 Two-way ANOVAs on root vole's population density during 1—20WK. Data in Fig. 1

方差来源 Source of variance	SS	df	MS	F	P
1989					
食物 Food	696.20	1	696.20	19.28	3.60e-05
捕食 Predation	1428.05	1	1428.05	39.54	2.38e-07
交互作用 Interaction	22.05	1	22.05	0.61	0.437
剩余 Residual	2744.90	76	36.12		
1990					
食物 Food	2475.31	1	2475.31	28.32	1.07e-06
捕食 Predation	1522.51	1	1522.51	17.42	7.89e-05
交互作用 Interaction	262.81	1	262.81	3.01	0.086
剩余 Residual	6642.85	76	87.41		
1991					
食物 Food	500.00	1	500.00	3.02	0.086
捕食 Predation	21912.20	1	21912.20	132.34	0.000
交互作用 Interaction	373.80	1	373.80	1.65	0.203
剩余 Residual	12583.80	76	165.58		
1989—1991					
食物 Food	1077.73	1	1077.73	15.03	2.22e-04
捕食 Predation	5582.64	1	5582.64	77.87	1.19e-07
交互作用 Interaction	2.09	1	2.09	0.03	0.864
剩余 Residual	5448.21	76	71.69		

## 2. 种群补充量

表 4 1989—1991 年各种处理 (每年两个重复) 中根田鼠种群补充数 ( $M \pm 1SE$ ) (处理符号定义见表 1)  
Table 4 Number recruited of root voles ( $M \pm 1SE$ ) in each treatment (two replicates per year) during 1989—1991. Treatment codes are explained in table 1

处理 Treatment	补充数 Number recruited
+F, -P	109.00 ± 25.77
+F, +P	68.00 ± 9.20
-F, -P	93.00 ± 24.78
-F, +P	51.00 ± 16.30

研究期间, 首次捕获的新生个体其体重几乎都小于 20 克。在所有诱捕期中, 即使在数量最高的 1991 年, 也未发现相互穿越围栏的个体, 说明不存在越栏迁移现象。因此, 在某一特定的诱捕期中, 补充量能反映出可捕获新生个体进入种群的状况, 从而影响种群的大小和变动。由于种群建立者在实验的最初 3 周内很少繁殖, 即使出现了新生个体, 也很少达到可捕获的体重。因此, 3 年中任何一种处理的围栏在前 3 周, 捕获的新生个体极

少, 亦即在 1—3 周内补充数量极低, 故以 4—20 周的新生个体数估计补充量。

4种处理根田鼠种群3年平均累计补充量的差异(表4)与其平均种群密度的差异(表2)相平行,即+F, -P处理补充量最高, -F, +P者最低,而-F, -P和+F, +P处理居中。

补充数的双因素ANOVA结果(表5)说明,附加食物对补充数具有一定的作用,但尚未达到显著水平( $P=0.089$ )而预防捕食者的作用却极显著( $P<0.001$ ),二者对补充量的影响强度明显不同。与总的种群密度分析(表3)一样,附加食物和捕食者对补充数的作用亦具有累加效应。

表5 4—20周根田鼠种群补充数的双因素方差分析

Table 5 Two-way ANOVAs on number recruited of root vole population during 4—20WK

方差来源 Source of variance	SS	df	MS	F	P
1989					
食物 Food	18.01	1	18.01	2.04	0.158
捕食 Predation	29.78	1	29.78	3.37	7.10e-02
交互作用 Interaction	6.45	1	6.45	0.73	0.394
剩余 Residual	565.41	64	8.83		
1990					
食物 Food	23.58	1	23.58	2.47	0.120
捕食 Predation	33.88	1	33.88	3.56	6.34e-02
交互作用 Interaction	0.53	1	0.53	0.06	0.814
剩余 Residual	607.53	64	9.49		
1991					
食物 Food	16.01	1	16.01	0.49	0.484
捕食 Predation	353.31	1	353.31	10.91	1.57e-03
交互作用 Interaction	10.72	1	10.72	0.33	0.57
剩余 Residual	2072.71	64	32.39		
1989—1991					
食物 Food	168.37	1	168.37	2.97	8.93e-02
捕食 Predation	911.78	1	911.78	16.11	1.59e-04
交互作用 Interaction	0.02	1	0.02	2.76e-04	0.986
剩余 Residual	3620.12	64	56.56		

在同一年份中,4种处理根田鼠种群4—20周的总补充数变动(图3)与3年总补充数的平均值差异(表4)相似。每年+F, -P处理的补充数最高,次为+F, +P及-F, -P处理,而-F, +P处理总是最低。1991年, -F, -P与+F, +P处理出现相等的补充数,这与两个处理具有十分接近的种群密度(图2)相吻合。

不同年份补充数的双因素ANOVA结果与其3年平均值的分析结果有所不同(表

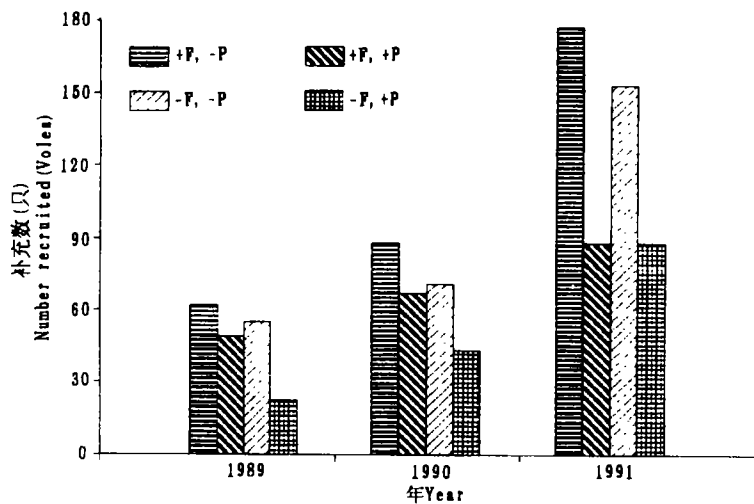


图3 4—20周不同处理根田鼠种群的总补充数，处理符号的定义见图1注解

Fig. 3 Total number of root voles recruited during 4—20 WK in different treatments. Treatment codes are defined in Fig. 1 legend.

5)。每年附加食物对补充数均无显著影响 ( $P > 0.10$ )；预防捕食者对补充数的作用则随年份而异，1989和1990两年，其作用接近显著水平 ( $0.05 < P < 0.075$ )，而1991年则达到了极显著水平 ( $P < 0.01$ )。与种群密度的分析结果一样，食物和捕食间的交互作用亦不对任何一年的种群补充数产生影响 ( $P > 0.10$ )。因此，附加食物和捕食对补充数的作用亦具有累加的性质。

### 3. 种群瞬时增长率

各种处理根田鼠种群瞬时增长率 (instantaneous rate of population increase) 的计算公式为

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

式中， $N_t$  为第  $t$  周的已知最少存活数， $N_{t+1}$  为  $t+1$  周的已知最少存活数。

正如预期的那样，各年份4种处理根田鼠种群  $r$  值的变化 (图4) 与其相应的种群密度变化相吻合。各年份每种处理的  $r$  值在不同时期差异很大。从总体上看，虽然第13周前，各年份每种处理都出现了一些负增长点，即  $r < 0$ ，但多数仍为正增长，相反，第13周以后则主要是负增长。与此相应，种群密度在第13周之前一直呈上升趋势，而在第14周之后均逐步下降 (图1，图2)。

## 讨 论

80年代以来，生态学家在实验室和野外条件下，对种群系统调节复合因子理论进行了广泛而深入的研究 (Mitchell 等, 1992)，其研究的物种不仅包括小型哺乳类 (Taitt 等, 1985; Sinclair, 1986; Lidicker, 1988; Hansson, 1989; Desy 等, 1989; 1990)、有袋类 (Newsome, 1989)、食肉类 (Fitzgerald, 1989)、有蹄类 (Fryxell 等, 1989; Page 等, 1989)，而且还涉及两栖类 (Wilbur, 1987)，以及无脊椎动物 (Vanni, 1987; Osenberg, 1989; Mitchell 等, 1992)。这些研究从不同侧面论证了各种因子复合作用对限制动物种群动态的影响，为发展复合因子理论提供了丰富的证据。

在探讨和阐明小型哺乳类种群系统动态的研究中，营养、捕食和空间行为经常作为



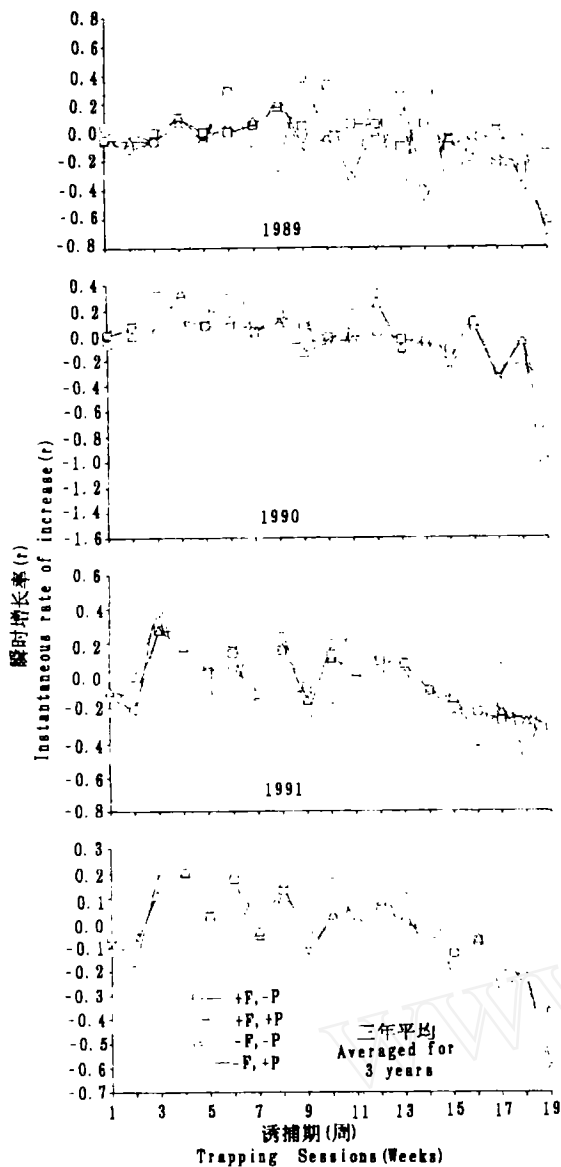


图 4 4种处理根田鼠种群的瞬时增长率, 处理符号的解释见图 1 注解

Fig. 4 Instantaneous rate of population increase,  $r$ , for root vole under four treatment. Treatment codes are defined in Fig. 1 legend.

引起种群波动的限制因子和调节因子 (Taitt 等, 1985)。这些因子能同时地和相互地作用于种群动态 (Lidicker, 1978)。虽然对复合因子作用的复杂假设曾有争论 (Krebs 等, 1974; Tamarin, 1978), 但 Hilborn 等 (1982) 仍断言, 单因子探讨种群动态的研究将导致对因子间的相互作用、间接效应以及在时间和空间上独立作用所引起的种群各种变化作出错误的解释。Taitt 等 (1985) 认为, 对野外控制种群的实验能测定各种因子的相互作用, 特别是空间行为、食物和捕食之间的关系。

无论在实验室还是在野外条件下, 重复的析因实验都是探讨种群限制的重要研究方法 (Watson 等, 1970; Hilborn 等, 1982; Desy 等, 1989; Sinclair, 1989; Mitchell 等, 1992)。尽管 Hilborn 等 (1982) 早已提出析因实验的 3 条标准, 并告诫生态学家应广泛采用析因设计研究种群限制, 但按此进行的实验却极少 (Mitchell 等, 1992)。在附加食物限制田鼠亚科啮齿动物种群的野外研究中亦是如此, 仅有少数工作 (Ford 等, 1984; Taitt 等, 1981; 1983) 把其它因子同食物一起处理, 但其实验都不是重复的析因设计。因此, 其结果不能反映出各种因子的独立作用及交互作用; 只有 Desy 等 (1989, 1990) 在附加食物和预防捕食者对 *Microtus ochrogaster* 控制种群作用的研究中, 使用了重复的析

因设计, 并获得了相应的结果。

本研究按 Hilborn 等 (1982) 的析因实验设计原理和标准, 以  $2 \times 2$  因子的重复设计测定附加食物和捕食者对根田鼠种群动态的影响, 其结果验证了高质量食物可利用性和捕食对限制根田鼠种群密度具有独立和累加效应的假设。本文报道的附加食物和预防捕食者对中亚青藏高原地区根田鼠种群密度的效应与北美中伊利诺地区 *M. ochrogaster* 种群的同类研究结果 (Desy 等, 1989) 相似。但比较两者, 在种群动态行为、食物和捕食以及它们的交互作用对种群密度和补充量的影响强度仍有许多不同之处。各种处理根田

鼠种群的密度在实验后期(14—20周)均有明显的衰减(图1,图2),即附加食物和预防捕食者都不能阻止根田鼠种群在秋季的衰减,而在 *M. ochrogaster* 的研究中,除1984年+F, -P种群在实验后期趋于衰减外,其余各年份各种处理的种群都一直处于增长趋势。从双因素 ANOVA 的结果看,食物与捕食对根田鼠种群密度和补充量的独立作用强度存在显著差异,即捕食处理的作用皆大于食物处理(表3,表5),而在 *M. ochrogaster* 中,两者的作用强度却很接近,处于同一数量级。就对种群补充量的影响而言,附加食物对根田鼠的影响仅勉强达到显著水平,而预防捕食者则极显著(表5)。但在 *M. ochrogaster* 的实验中,附加食物对补充量的影响无论在第14周还是在第24周均很显著,而预防捕食者的作用仅在第24周达到显著,在第14周则有所下降。食物和捕食两者交互作用对种群密度和补充量的影响虽在根田鼠(表3,表5)和 *M. ochrogaster* 的研究中均不显著,但其对前一种的作用量值明显大于对后一种。导致上述差异的原因,除研究对象和实验环境不同外,更可能与统计分析所使用的数据有关。我们认为,各种处理的种群分别作为一个动态系统,其行为的全部过程反映了处理因子的动态作用,故在我们的统计分析中使用全部或绝大部分实验获得的数据,而 Desy 等(1989)仅采用各年份实验末期的数据。

附加食物对根田鼠种群密度的正反馈作用与田鼠亚科其它种类,如 *Clethrionomys glareolus* (Andrzejewski, 1975; Bujalska, 1975)、*C. rutilus* (Gilbert 等, 1981)、*M. ochrogaster* (Cole 等, 1978; Desy 等, 1989)、*M. townsendii* (Taitt 等, 1981, 1983) 及 *M. pennsylvanicus* (Desy 等, 1983) 对附加食物的反应模式相似,亦即附加食物能显著地提高田鼠类的种群密度。

关于捕食对田鼠类种群密度的作用,本文结果已说明,预防捕食者对根田鼠种群密度有显著的影响。若将 -F, -P 种群的密度与 -F, +P 种群进行比较,前者约为后者的2倍,亦即捕食可使种群密度下降50%,可见捕食者对控制田鼠种群密度具有重要的作用。

本文揭示的捕食对种群的显著作用,种群对附加食物的正反应,以及捕食和高质量食物的累加效应,再次证明 Sinclair (1989) 关于复合因子限制种群的规范性论断。然而,在种群限制研究领域的主要争论仍是各种因子以何种方式结合达到其效应,而不是限制因子的数量 (Mitchell 等, 1992)。此种争论只能靠野外和实验室对多种生物进行析因实验加以解决。尽管如此,在本研究中,仍对动物消费的附加食物以及进入实验区的捕食者进行定量的测定,以期探讨两个外部因子对根田鼠种群动态的作用水平以及两种因子结合的方式。

综上所述,本文的结果及已报道的有关研究 (Hansson, 1989; Desy 等, 1989) 都阐明了食叶啮齿类 (folivorous rodent) 是受捕食者调节,并在附加的高质量食物以及特定的猎物—捕食者系统的限制下变化。在几种因子强烈的复合作用条件下,尽管难以鉴别各种因子独立调节的水平,但仍需仔细考虑重要因子交互作用对种群的影响,并以重复的析因实验和连续的比较研究测定其效应。然而,此类研究工作是艰巨且代价昂贵,但其揭示的规律却是有价值的。

### 参 考 文 献

- 刘季科, 王溪, 刘伟. 1991. 植食性小哺乳类营养生态学的研究 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, 3: 111—124.

- 刘季科, 梁杰荣, 周兴民, 李健华. 1982. 高寒草甸生态系统定位站地区的鼠类群落与数量. 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.
- 夏武平. 1982. 高寒草甸生态系统. 甘肃人民出版社, 1—33.
- 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: 195—206.
- Andrzejewski R. 1975. Supplemental food and the winter dynamics of bank vole population. *Acta Theriol*, 20: 23—40.
- Batzli G O. 1983. Response of arctic rodent populations to nutritional factors. *Oikos*, 40: 396—406.
- Bujalska G. 1975. The effect of supplementary food on some parameters in an island population of *Clethrionomys glareolus* (Scheber, 1780). Bulletin de l'Academie Polonaise des sciences, Serie des Sciences Biologiques, 23: 23—27.
- Christian J J. 1978. Neuro-behavioural-endocrine regulation of small mammal populations. In: Snyder D P, editor. Populations of small mammals under natural conditions. Pymatuning Lab Ecol Spec Publ, 5: 143—158.
- Cole F R, Batzli G O. 1978. Influence of supplemental feeding on a vole population. *J Mamm*, 59: 809—819.
- Darwin C. 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. John Murray, London, 502pp.
- Desy E A, Batzli G O. 1989. Effects of food availability and predation on prairie vole demography: a field experiment. *Ecology*, 70: 411—421.
- Desy E A, Batzli G O, Liu. J 1990. Effects of food and predation on behaviour of prairie voles: a field experiment. *Oikos*, 58: 159—168.
- Desy E A, Thompson O F. 1983. Effects of supplemental food on *Microtus pennsylvanicus* population in Central Illinois. *J Anim Ecol*, 52: 127—140.
- Ford R G, Pitelka F A. 1984. Resource limitation in population of the California vole. *Ecology*, 65: 122—136.
- Fitzgerald B M. 1989. Multiple factors and carnivore populations. Abstracts of papers and posters of Fifth International Theriological Congress, Rome, 756pp.
- Fryxell J M, Greever J, Sinclair A R E. 1989. Population regulation on migratory vs. nonmigratory ungulates. Abstracts of papers and posters of Fifth International Theriological Congress, Rome, 760pp.
- Getz L. 1978. Speculation on social structure and population cycle of microtine rodents. *The Biologist*, 60: 134—147.
- Gilbert B S, Krebs C J. 1981. Effects of extra food on *Peromyscus* and *Clethrionomys* population in the southern Yukon. *Oecologia* (Berlin), 51: 326—331.
- Hansson L, Henttonen H. 1989. Multifactorial regulation of small rodent populations. Abstract of papers and posters of Fifth International Theriological Congress. Rome, 761pp.
- Hilborn R, Redfield J A, Krebs C J. 1976. On the reliability of enumeration for mark and recapture census of voles. *Can J Zool*, 54: 1019—1024.
- Hilborn R, Stearns S C. 1982. On inference in ecology and evolutionary biology: the problem of multiple causes. *Acta Biotheor*, 31: 145—164.
- Krebs C J, Keller B L, Tamarin R H. 1969. *Microtus* population biology: demographic changes in fluctuating population of *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* in southern Indiana. *Ecology*, 50: 587—607.
- Krebs C J, Myers J H. 1974. Population cycles in small mammals. *Adv Ecol Res*, 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: 79—95.
- Lidicker W Z Jr. 1978. Regulation of numbers in small mammal populations Historical reflections and a synthesis. In: Snyder D P, editor. Populations of small mammals under natural conditions. Pymatuning Lab. Ecol Spec Publ, 5: 1—237.
- Lidicker W Z Jr. 1988. Solving the enigma of Microtine "cycle". *J Mamm*, 69: 225—235.

- Mitchell P, Arthur W, Farrow M. 1992. An investigation of population limitation using factorial experiments. *J Anim Ecol*, 61: 591—598.
- Newsome A E. 1989. Multiple factors controlling the population dynamics of macropod marsupials. Abstracts of papers and posters of Fifth International Theriological Congress, Rome, 768pp.
- Osenberg C W. 1989. Resource limitation, competition and the influence of life history in a freshwater snail community. *Oecologia*, 79: 512—519.
- Page R E, Peterson R O. 1989. Multiple causality in ungulate population dynamics. Abstracts of papers and posters of Fifth International Theriological Congress, Rome, 769pp.
- Petrusewicz K, Andrezejewski R. 1962. Natural history of free-living population of house mice (*Mus musculus*) with particular reference to grouping within the population. *Ekol Pol A*, 10: 85—122.
- Sinclair A R E. 1986. Testing multi-factor causes of population limitation; an illustration using snowshoe hares. *Oikos*, 47: 360—364.
- Sinclair A R E. 1989. Population regulation in animals. In: Cherrett J M, editor. *Ecological Concepts*. Blackwell Sci Publ. Oxford, 197—241pp.
- Taitt M J, Gipps J J W, Krebs C J, Dundjerski Z. 1981a. The effect of extra food and cover on declining population of *Microtus townsendii*. *Can J Zool*, 59: 1593—1599.
- Taitt M J, Krebs C J. 1981b. The effects of extra food on small rodent population: I. Voles (*Microtus townsendii*). *J Anim Ecol*, 50: 125—137.
- Taitt M J, Krebs C J. 1983. Predation, cover, and food manipulations during a spring decline of *Microtus townsendii*. *J Anim Ecol*, 52: 837—848.
- Taitt M J, Krebs C J. 1985. Population dynamics and cycles. In: Tamarin R H, editor. *Biology of New World Microtus*. Spec Publ Amer Soci Mammal, 8: 567—620.
- Tamarin R H. 1978. Dispersal, population regulation, and K-selection in field mice. *Amer Nat*, 112: 545—555.
- Vanni M J. 1987. Effects of food availability and fish predation on a zooplankton community. *Ecol Monogr*, 57: 61—88.
- Watson A, Moss R. 1970. Dominance spacing behaviour and aggression in relation to population limitation in vertebrate. In: Watson A, editor. *Animal population in relation to their food resources*. Blackwell Sci Publ, Oxford, 167—218pp.
- Wilbur H M. 1987. Regulation of structure in complex systems: experimental temporary pond communities. *Ecology*, 68: 1437—1452.
- Weiner B J. 1971. *Statistical principles in experimental design*. Second ed. McGraw-Hill, New York, USA.

# FIELD EXPERIMENTAL STUDIES ON THE MULTIFACTORIAL HYPOTHESIS OF POPULATION SYSTEM REGULATION FOR SMALL RODENTS: AN ANALYSIS OF EFFECTS OF FOOD AVAILABILITY AND PREDATION ON POPULATION DYNAMICS OF ROOT VOLE

LIU Jike SU Jianping LIU Wei WANG Xi NIE Haiyan LI Yumin  
(Northwest Plateau Institute of Biology, Academia Sinica, Xining, 810001)

## Abstract

This study determines the effects of nutrition, predation, and spacing behaviour interactions on the population demography of root voles, *Microtus oeconomus*, using a factorial experiment design under enclosures in field. The effect patterns of food availability and predation on the population dynamics of the voles reported in this paper is the first part of the multifactorial hypothesis of population system regulation for small rodents. The specific hypothesis tested is that the availability of high-quality food and predation act independently and additively to limit the population densities of small rodents.

The results from four experimental treatments generally supported the hypothesis that food availability and predation have independent and additive effects on the vole populations. The predictions that the populations with supplemental food and no predation would reach the highest densities, those with no supplemental food and predator access (control) show the lowest densities, and those with single treatment have intermediate densities have been confirmed. A two-way ANOVA indicated that both food and predation treatments had significant effects on densities during 1—20WK. Prevention of predator accessing significantly affected the recruitments during 4—20WK, but the effects of additional food on recruitments was somewhat less and only marginally significant.

The effects of both food and predation treatments on the densities and recruitments appeared to be additive (no significant interaction) and different in magnitude. Also as expected, the patterns of recruitment and the instantaneous rate of population increase under four different treatments paralleled the observed density patterns.

**Key words** Small rodents; Population system; Multifactorial hypothesis; Food availability; Predation; Root voles; Population dynamics