

繁殖期高原鼠兔的行为时间分配与后代存活率的关系*

殷宝法^{1,2} 魏万红^{1**} 张堰铭² 曹伊凡² 王金龙²

1. 扬州大学生物科学与技术学院, 江苏 扬州 225009

2. 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001

摘要 2002年4-8月份, 在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站附近, 采用标志流放、直接观察法和解剖法对青藏高原特有的植食性小哺乳动物——高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 的行为时间分配、繁殖特征和后代存活率等方面进行了研究。结果表明, 雌、雄成体平均地面活动时间占总时间的比例分别为 88.67% 和 89.88%, 在不同的繁殖时段, 成体的各种行为时间分配存在显著的变化, 并影响后代的存活率。幼体从出生到 15 d 的存活率和雌、雄性成体的每次移动距离以及雌性成体的地面活动强度都显著的正相关; 从 15 d 到 45 d 的存活率和雄性成体的地面活动强度、观望强度显著的正相关。在相同的观察时期, 高原鼠兔雌、雄成体的一些行为时间分配存在显著差异, 如雄性成体地面移动距离、频次在繁殖前期显著的高于雌性成体; 雄性成体的观望强度在 6、7 月份显著高于雌性成体。说明雄性成体在领域防卫中较雌性成体承担更多的责任, 雌、雄成体在育幼活动中的繁殖投入存在互补性 [动物学报 52(3): 444-453, 2006]。

关键词 高原鼠兔 行为时间分配 繁殖投入 存活率

Relationship between activity budgets of the plateau pika *Ochotona curzoniae* and survival rates of offspring*

YIN Bao-Fa^{1,2}, WEI Wan-Hong^{1**}, ZHANG Yan-Ming², CAO Yi-Fan², WANG Jin-Long²

1. College of Bioscience and Biotechnology, Yangzhou University, Yangzhou 225009, Jiangsu, China

2. Northwest Plateau Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China

Abstract The plateau pika (*Ochotona curzoniae*, also called the black-lipped pika) is a small non-hibernating diurnal lagomorph which inhabits alpine meadows in Qinghai-Xizang plateau (Tibetan), China. During the period April to August 2002, time budget of behavior and survival rates of their offspring were studied in the Haibei Research Station of Alpine Meadow Ecosystem, using mark-recapture, direct field observations and anatomical methods. The results showed that above-ground activities for males and females from 07:00 to 18:00 were 89.88% and 88.67%, respectively. Activities on the surface during the early breeding period was significantly higher than that of the later breeding period in both mature males and females. Activity on surface had a direct effect on the survival of juveniles. The survival rate of juveniles from birth to 15 days old had a significant positive correlation with mature females on surface activity. On the other hand, the surviving rate of juveniles from 15 to 45 days old was positively correlated with surface activity of mature males. Meanwhile, the distance of each movement of mature plateau pika was positively correlated with the survival of juveniles from birth to 15 days of age. The observation behavior of mature males had also a significant positive correlation with survival of juveniles from 15 to 45 days of age. The results are in accord with predictions that the reproductive cost of parents

2005-12-01 收稿, 2006-01-24 接受

* 国家自然科学基金项目 (No. 39770106, No. 30270200)、中国科学院知识创新工程资助项目 (No. KSCX2-1-03, No. KSCX2-SW-103) [This research was funded by the grants from the National Natural Science Foundation of China (No. 39770106, No. 30270200) and the Innovation Project (No. KSCX2-1-03, No. KSCX2-SW-103)]

** 通讯作者 (Corresponding author). E-mail: whwei@yzu.edu.cn

© 2006 动物学报 *Acta Zoologica Sinica*

would influence their reproductive success. In the same period, there was an apparently difference between the activity budget of mature males and females. Mature males showed significantly higher frequency (cases/ 15 min), distance of locomotion from April to May, 2002 and the intensity, frequency (cases/ 15 min) of observation behavior from June to July, 2002 compared with mature females. The results indicated that, mature males spend more time on the defence of territory than mature females. In conclusion, there is a mutually complementarity between the reproductive investment of mature males and females in nursing off-spring [Acta Zoologica Sinica 52 (3): 444 - 453, 2006].

Key words Plateau pika, *Ochotona curzoniae*, Time budget of behavior, Reproductive investment, Survival rate

高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 是青藏高原特有的一种植食性小型哺乳动物, 主要栖息在海拔 3 100 - 5 100 m 的高寒草甸、高寒草原、草甸草原及高寒荒漠草原地带 (施银柱、樊乃昌, 1980), 它们必须面对天敌捕食、植被低矮、食物匮乏以及冬季漫长等恶劣的自然条件。这些因子的综合作用促成了高原鼠兔反捕食策略、觅食策略、繁殖策略、相互合作以及栖息地选择等行为的进化, 使之对青藏高原高寒低氧的环境形成高度的适应, 成为该地区分布最广、栖息密度最大、在高数量时期会对草地构成严重危害的物种 (施银柱、樊乃昌, 1980), 同时, 高原鼠兔还是许多青藏高原特有食肉兽类或猛禽的主要食物资源, 在食物网结构中占有承上启下的地位, 为维护和保持该地区物种多样性具有不可替代的作用 (Smith and Foggin, 1999, 2000)。因此, 如何对高原鼠兔的种群数量进行合理的管理将对维持该地区生态系统的稳定性具有重要意义。

繁殖活动是种群延续的基础, 动物能否成功的繁殖, 关系到整个种群的存在与灭绝。影响动物繁殖成功的因素很多, 繁殖投入是其中一个重要因素 (Canton and Brown, 1996)。为了最大限度地提高自身繁殖成功, 动物能根据环境条件和自身状况在取食、防御、交配和育幼等行为活动之间进行权衡, 确定各种行为活动的时间分配 (Lederman and Rosso, 1981)。而行为时间分配的变化会造成繁殖投入的改变, 进而影响其自身的繁殖成功, 如幼体的存活率 (Emlen and Oring, 1977; Ims, 1987; Bujalska and Grum, 1989)。高原鼠兔的繁殖期相对较短, 但却能在一个繁殖期内进行多次繁殖 (施银柱、樊乃昌, 1980), 因此, 通过观察高原鼠兔不同繁殖时段各种行为活动的时间分配, 可分析其行为时间分配的变化, 结合后代的存活率, 分析其繁殖投入与繁殖成功之间的相互关系, 进而探讨该物种的繁殖对策和生存对策, 为其种群数量的管理提供重要的理论依据。

多年以来, 国内外学者对高原鼠兔的行为进行了大量研究 (Smith et al., 1986; 王学高, 1990;

王学高、戴克华, 1990; 樊乃昌、张道川, 1996; 魏万红等, 2004;) 但有关高原鼠兔的行为时间分配及其与后代存活率之间的关系尚无报道。本研究通过观察高原鼠兔在繁殖期间各种行为活动的变化, 确定雌雄成体在不同繁殖时段的行为时间分配, 结合每个繁殖时段幼体存活率的大小, 探讨以下三个问题: 1) 雌雄成体的行为时间分配在相同繁殖时段是否存在明显差异; 2) 雌雄成体的行为时间分配、幼体存活率在不同繁殖时段是否存在明显差异; 3) 成体行为时间分配的变化能否影响到后代的存活率。

1 研究地点与方法

1.1 研究地点与样方设置

本研究在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站区域进行, 该地区自然状况已有报道 (杨福囤, 1982; 殷宝法等, 2004), 不再赘述。2002 年 4 月, 在距定位站东侧 5 km 的地方, 选取一块面积为 1 hm² (100 m × 100 m) 的样地。样地内每间隔 10 m 设立一标志物 (土块), 将样地划分为 100 个 10 m × 10 m 的网格, 在此样地上进行标志流放、动物行为观察工作。因为高原鼠兔是在地下的洞巢里分娩, 幼体出生后在洞内生活 12 d 左右才可出洞活动, 因此无法准确确定出生幼仔数量。我们在距标志流放样地 1 000 m 以外的区域, 采用目测法 (施银柱, 1983) 选择与标志流放样地内种群密度基本相同的地方设置解剖样地, 以 10 d 为一个时间段, 采用绳套活捕法捕捉动物, 每次捕捉都集中在 2 hm² 的区域进行, 且各个时间段的捕捉地点都不相同。将捕获的动物带回实验室后, 立即进行解剖、检查繁殖和发育状况, 分离雌性动物子宫, 记数胚胎数, 由此计算该时段的怀孕率和平均胎仔数。利用怀孕率、平均胎仔数、种群中雌性成体的数量来估算出生幼体的数量。

1.2 高原鼠兔的标志及后代年龄的划分

4 月 10 日到 11 日, 采用绳套活捕法对标志流放样地的高原鼠兔种群进行第一次捕捉, 记录个体性别、年龄、体重、繁殖状态及所处的位置, 用耳

环标记法和剪趾法进行双重标记,再用黑色的染发剂染色后释放于捕获地点。在第一胎幼体开始出洞活动时进行第二次捕捉(5月29日-6月1日),体重小于40g的幼鼠,仅被毛染色并断趾,在下一个活捕期进行耳环标志。在每次捕捉工作结束后,再隔25d左右进行重捕(6月25日-6月29日;7月19日-7月23日;8月18日-8月22日)。

根据施银柱、樊乃昌(1980)和王学高、Smith(1988)的报道,高原鼠兔幼体出生后在洞内生活12d左右,即可出洞活动。因此我们将幼体第一次被捕到时的年龄定为15d,第二次捕捉到时的年龄为45d,依次类推,第三次为75d,第四次为105d,其误差为 ± 4 d。每次捕捉都将样地内的高原鼠兔捕尽(标准是样地内无未被染色的鼠兔)。研究期间,共捕获和标记成体鼠兔56只(雌性32只,雄性24只),当年出生的幼体121只(雌性72只,雄性49只)。

1.3 幼体的划分及存活率的计算

5月上旬的解剖资料显示,所捕到的35只雌体中,有7只已经分娩,28只孕鼠的胎儿都已成型,说明5月上、中旬为第一次繁殖的临产期。大多数兔形目雌性动物产仔后即迅速交配,并在很短的时间内再次怀孕(Smith, 1988)。观察资料显示,绝大多数高原鼠兔的繁殖同步,由此可以采用种群统计学中同生群的划分方法对后代进行划分(孙儒泳, 2001),用 L_1 、 L_2 、 L_3 、 L_4 分别表示5、6、7、8月份出生的幼体。

不同繁殖时段刚出生幼体的数量采用公式进行估算: $N = \text{成雌个数} \times \text{平均胎仔数} \times \text{怀孕率}$

其中成雌个数为该时段标志流放样地中成年雌鼠的数量;平均胎仔数、怀孕率为20d前解剖样地中的成年雌鼠平均胎仔数、怀孕率。

不同繁殖时段高原鼠兔幼体存活率的计算采用

$$\text{计算式: } Sr = \frac{N_1}{N_2} \times 100\%$$

其中 N_1 :本时段末期标志流放样地中捕捉到的幼体数量 N_2 :本时段初期标志流放样地中捕捉到的幼体数量。

1.4 行为变量的定义

高原鼠兔所有的行为活动共分为非社会行为和社会行为两大类(Smith et al., 1986),非社会行为包括取食(Feeding)、观望(Observation)、移动(Locomotion)、进洞(Entering burrow)、出洞

(Exiting burrow)等行为变量,参照Smith et al. (1986)、王学高(1990)、樊乃昌、张道川(1996)的方法对其定义如下。

取食:动物采集、咀嚼、吞咽食物的行为;观望:前肢支撑地面或离地,后肢及臀部着地,或蹲伏在草地上,双目凝视固定方向或四面张望;移动:动物从某一地点向另一地点的移动;进洞:动物从洞口进入地下洞道系统,身体全部消失于地面;出洞:动物的任何一个部位显露出洞口。

高原鼠兔的社会行为包括坐立接触(Sit in contact)、全身接触(Whole body contact)、嘴鼻摩擦(Mouth/nose rub)、相互修饰(Allogroom)、哺乳(Nurse)、交配(Mate)、跟随(Follow)、拳击(Box)、摔跤(Wrestle)、追逐(Chase)、殴斗(Fight)等行为变量,其定义同Smith et al. (1986)。为了便于统计分析,按照Smith et al. (1986)的方法,将坐立接触、全身接触、亲吻、相互修饰、哺乳、交配、追逐、接近、拳击、摔跤等行为合并为亲昵行为(Affiliative behavior);追逐及殴斗行为合并为攻击行为(Aggressive behavior)。

1.5 行为的测定

每次捕捉工作完成后的第5d,在高原鼠兔活动的高峰期8:00-11:30,15:00-18:30时,采用目标动物抽样法(Focal animal sampling)观察动物的行为。在样地内随机选取1只标志动物,记录该动物的耳标颜色、性别及年龄,用望远镜(8 \times 40)观察目标动物的行为过程,记录各种行为发生的频次和持续的时间,同时,根据样方中的坐标位置记录观察个体每次移动的距离,采用矢量法(起点到终点的距离)计算每次移动的距离(m)。在每天的观察中,每个动物只观察一次,持续观察时间为15min,在观察进行期间,如果动物从观察者视野中消失,则为无效观察,该次观察数据不计入数据分析。研究期间,共有效观察动物582只。

1.6 数据分析

在数据分析时,以动物地面活动时间占总观察时间的百分比表示活动强度,以取食、观望行为的总时间占地面活动时间的百分比分别表示取食强度和观望强度。以15min内目标动物观望行为、攻击行为、亲昵行为、移动发生的总次数分别作为观望频次、攻击行为频次、亲昵行为频次、移动频次(次/15min)。

采用两个样本频率的假设检验分析各个出生段

幼体存活率之间的差异; 因所测行为数据均为非正态分布 (单个样本 K-S 检验), 故采用 Kruskal-Wallis 检验分析总体间的差异, 若总体差异显著, 则进一步用 Mann-Whitney U 检验分析相同观察时期的性别差异以及不同时期相同性别之间的差异。采用双相关法 (Bivariate correlation) 确定不同时段成体各种行为的时间分配与该时段后代存活率之间的相互关系。全部统计分析由软件 SPSS for Windows 10.0 完成, 文中数值均以 Mean \pm SE 表

示, $P < 0.05$ 表示差异显著。

2 结果

2.1 繁殖指数、后代存活率

繁殖期间雌性高原鼠兔繁殖指数的变化如表 1 所示。4 月下旬和 5 月份怀孕率最高, 处于繁殖的高峰期, 8 月份怀孕率最低, 到 8 月中旬时, 已基本不繁殖。

表 1 雌性高原鼠兔成体的繁殖指数

Table 1 Reproductive indices of the mature female plateau pikas

时段 Period	捕获只数 Number captured	怀孕个数 Number of pregnancies	胚胎数 Number of embryo	怀孕率 Rate of pregnancy (%)
4 月 15 - 20 日 15 - 20 April	27	13	3.92 \pm 0.21	48.1
4 月 24 - 29 日 24 - 29 April	18	15	3.27 \pm 0.23	83.3
5 月 4 - 9 日 4 - 9 May	35	28	3.93 \pm 0.16	80.0
5 月 11 - 20 日 11 - 20 May	28	21	3.88 \pm 0.22	75.0
5 月 23 - 26 日 23 - 26 May	28	16	3.63 \pm 0.29	57.1
6 月 8 - 10 日 8 - 10 June	23	6	4.50 \pm 0.43	26.1
6 月 18 - 19 日 18 - 19 June	17	12	4.50 \pm 0.23	70.6
6 月 24 - 30 日 24 - 30 June	26	4	3.75 \pm 0.25	15.4
7 月 8 - 9 日 8 - 9 July	24	5	3.60 \pm 0.40	20.8
7 月 17 - 18 日 17 - 18 July	22	7	2.71 \pm 0.36	31.8
7 月 27 - 30 日 27 - 30 July	26	8	3.38 \pm 0.42	30.8
8 月 5 - 10 日 8 - 10 August	28	6	2.83 \pm 0.48	21.4
8 月 18 - 20 日 18 - 20 August	31	1	3	3.2

各个出生段幼体的存活率如表 2 所示。采用两个样本频率的假设检验表明: 从出生到 15 d 时 L_1 、 L_2 的存活率之间无显著的差异 ($u = 0.716$, $P = 0.342$), 但都显著高于 L_3 、 L_4 ($P < 0.05$); L_1 、

L_2 、 L_3 幼体从 15 d 到 45 d 的存活率无显著差异 ($P > 0.05$); L_1 、 L_2 幼体从 45 d 到 75 d 的存活率存在极显著差异 ($t = 2.930$, $P = 0.003$)。

表 2 不同出生时段高原鼠兔幼体存活率变化

Table 2 Survival variation rate between birth period of plateau pika juveniles

组别 Team	年龄 Age (d)			
	1 - 15	15 - 45	45 - 75	75 - 105
L_1	76.9 % (70/91) *	68.6 % (48/70)	85.4 % (41/48)	65.9 % (27/41)
L_2	71.4 % (35/49)	68.6 % (24/35)	50.0 % (12/24)	-
L_3	44.8 % (13/29)	53.9 % (7/13)	-	-
L_4	27.3 % (3/11)	-	-	-

L_1 : 出生于 5 月份的幼体; L_2 : 出生于 6 月份的幼体; L_3 : 出生于 7 月份的幼体; L_4 : 出生于 8 月份的幼体。* 括号内数字为样本数量。

L_1 : Born in May; L_2 : Born in June; L_3 : Born in July; L_4 : Born in August. * Sample sizes are given in parentheses.

2.2 行为时间分配

2.2.1 地面活动强度、取食强度、移动频次及每次移动距离 Mann-Whitney U 检验表明: 7、8 月份雄性成体的地面活动强度显著高于雌性成体 ($P < 0.05$); 6 月份雌性成体的取食强度显著高于雄性成体 ($P = 0.024$); 4 月份雄性成体的移动频次

和每次移动距离都显著高于雌性 ($P < 0.05$); 并且 5 月份雄性成体的每次移动距离也显著高于雌性 ($P = 0.032$)。在其它月份, 雌雄成体之间的地面活动强度、取食强度、移动频次及每次移动距离无显著差异 ($P > 0.05$) (表 3)。

表 3 不同繁殖时段高原鼠兔成体的地面活动强度、取食强度、移动频次和每次移动距离

Table 3 Intensity of activity on surface, Intensity of feeding, frequencies of locomotion (cases/ 15 min), distance (m) of locomotion for mature pikas from April to August 2002

月份 Month	性别 Gender	样本数 Sample size	地面活动强度 Intensity of activity on surface (%)	取食强度 Intensity of feeding (%)	地面移动频次 Frequency of locomotion (cases/ 15 min)	每次移动距离 Distance of locomotion (m)
4		83	94.2 ±1.0 ^a	71.2 ±3.4 ^a	3.6 ±0.3 ^a	2.2 ±0.3 ^a
		104	93.8 ±1.1 ^a	63.5 ±2.8 ^a	5.4 ±0.5 ^b	2.9 ±0.2 ^b
5		54	90.9 ±2.5 ^a	59.6 ±4.5 ^a	3.9 ±0.5 ^a	2.3 ±0.2 ^a
		55	92.8 ±2.1 ^a	56.1 ±3.5 ^a	5.1 ±0.6 ^a	2.9 ±0.2 ^b
6		79	86.2 ±1.7 ^a	67.9 ±3.0 ^a	5.7 ±0.5 ^a	2.4 ±0.1 ^a
		90	87.2 ±1.9 ^a	56.0 ±3.1 ^b	6.1 ±0.6 ^a	2.6 ±0.2 ^a
7		26	77.7 ±3.5 ^a	68.5 ±3.8 ^a	4.8 ±0.7 ^a	1.8 ±0.2 ^a
		47	87.0 ±2.1 ^b	61.7 ±3.6 ^a	4.5 ±0.5 ^a	1.8 ±0.2 ^a
8		20	57.8 ±1.5 ^a	47.9 ±8.5 ^a	3.9 ±0.5 ^a	1.6 ±0.4 ^a
		24	82.2 ±5.6 ^b	49.64 ±6.06 ^a	3.6 ±0.6 ^a	1.2 ±0.3 ^a

*同一列中, 相同上标表示差异不显著 ($P > 0.05$); 不同上标表示差异显著 ($P < 0.05$)。

* Within a column, the same superscripts indicate no significant difference ($P > 0.05$), different superscripts indicate significant difference ($P < 0.05$).

观察期间, 高原鼠兔雌、雄成体的地面活动强度在不同的繁殖时段具有极显著的差异 (Kruskal-Wallis test: 雌性: $\chi^2 = 40.819$, $df = 4$, $P < 0.001$; 雄性: $\chi^2 = 17.589$, $df = 4$, $P < 0.001$)。雌性成体 4、5 月份的地面活动强度极显著地高于

7、8 月份; 6 月份的地面活动强度显著高于 7 月份, 极显著的高于 8 月份; 7 月份的地面活动强度极显著的高于 8 月份。雄性成体 4 月、5 月的地面活动强度无显著的差异, 但均显著高于 6、7、8 月份 (表 4)。

表 4 不同繁殖时段高原鼠兔成体地面活动强度的 Mann-Whitney U 检验

Table 4 Mann-Whitney U-test for intensity of activity (%) on surface for mature pikas from April to August of 2002

月 Month	性别 Gender	P (Mann-Whitney U-test)							
		5 月 May	6 月 June	7 月 July	8 月 August				
4 月		0.593	-	0.046	-	0.000	-	0.000	-
April		-	0.452	-	0.021	-	0.029	-	0.033
5 月		-	-	0.076	-	0.001	-	0.000	-
May		-	-	-	0.012	-	0.018	-	0.021
6 月		-	-	-	-	0.019	-	0.000	-
June		-	-	-	-	-	0.725	-	0.280
7 月		-	-	-	-	-	-	0.003	-
July		-	-	-	-	-	-	-	0.143

取食是高原鼠兔最常见的行为, 在所有的观察时间内, 雌、雄成体的取食强度分别达到 63.04% 和 57.41%, 并在不同的繁殖时段具有极显著差异 (Kruskal-Wallis test: 雌性: $\chi^2 = 30.192$, $df = 4$, $P < 0.001$; 雄性: $\chi^2 = 23.673$, $df = 4$, $P =$

0.001)。雌性成体 4 月份的取食强度极显著高于 5、8 月份, 显著高于 6、7 月份, 6、7 月份的取食强度显著高于 8 月份; 4 月份雄性成体的取食强度显著高于 5、6、8 月份, 7 月份的取食强度显著高于 8 月份 (表 5)。

表 5 不同繁殖时段高原鼠兔成体取食强度的 Mann-Whitney U 检验

Table 5 Mann-Whitney-U test for intensity of feeding (%) for mature pikas from April to August of 2002

月 Month	性别 Gender	P (Mann-Whitney U-test)							
		5 月 May		6 月 June		7 月 July		8 月 August	
4 月		0.001	-	0.026	-	0.034	-	0.000	-
April		-	0.015	-	0.041	-	0.324	-	0.013
5 月		-	-	0.176	-	0.196	-	0.098	-
May		-	-	-	0.652	-	0.118	-	0.061
6 月		-	-	-	-	0.598	-	0.043	-
June		-	-	-	-	-	0.325	-	0.280
7 月		-	-	-	-	-	-	0.024	-
July		-	-	-	-	-	-	-	0.043

高原鼠兔雌性成体的地面移动频次在不同的观察时期具有显著差异 (Kruskal-Wallis test: $\chi^2 = 12.141$, $df = 4$, $P = 0.018$)。6 月份的地面移动频次极显著的高于 4 月份 (Mann-Whitney U-test: $P = 0.002$), 显著高于 5 月份 (Mann-Whitney U-test: $P = 0.021$)。雄性成体的地面移动频次在不同的观察时期无显著差异 (Kruskal-Wallis test: $\chi^2 = 4.068$, $df = 4$, $P = 0.081$)。

雌、雄成体的每次移动距离在不同的繁殖时段具有极显著的差异 (Kruskal-Wallis test: 雌性: $\chi^2 = 12.871$, $df = 4$, $P = 0.005$; 雄性: $\chi^2 = 15.203$, $df = 4$, $P = 0.001$)。雌性成体 6 月份的每次移动距离极显著的高于 4 月份, 显著高于 5 月份; 雄性成体 4、5 月份的每次移动距离显著高于 7、8 月份, 6 月份的地面移动距离又显著高于 7 月份, 极显著高于 8 月份 (表 6)。

表 6 不同繁殖时段高原鼠兔成体每次移动距离的 Mann-Whitney U 检验

Table 6 Mann-Whitney U-test for distance (m) of locomotion of mature pikas from April to August of 2002

月 Month	性别 Gender	P (Mann-Whitney U-test)							
		5 月 May		6 月 June		7 月 July		8 月 August	
4 月		0.803	-	0.001	-	0.211	-	0.823	-
April		-	0.810	-	0.619	-	0.037	-	0.006
5 月		-	-	0.014	-	0.399	-	0.767	-
May		-	-	-	0.920	-	0.043	-	0.004
6 月		-	-	-	-	0.171	-	0.071	-
June		-	-	-	-	-	0.011	-	0.001
7 月		-	-	-	-	-	-	0.244	-
July		-	-	-	-	-	-	-	0.034

2.2.2 观望强度及频次、亲昵行为频次及攻击行为频次 Mann-Whitney U 检验表明: 6、7 月份,

雄性成体的观望强度都显著高于雌性成体 ($P < 0.05$), 4、6 月份, 雄性成体的攻击行为频次都显

著高于雌性成体 ($P < 0.05$), 在其它月份, 雌雄成体的观望强度及频次、攻击行为频次、亲昵行为

表 7 不同繁殖时段高原鼠兔两性成体的观望强度及频次、亲昵行为频次及攻击行为频次

Table 7 Intensities (%) of observation and frequencies (cases/15 min) of observation, familiarly behavior and aggressively behavior for mature pikas from April to August of 2002

月份 Month	性别 Gender	样本数 Sample	观望强度 Intensity of observation (%)	观望频次 Frequency of observation (Cases/15min)	亲昵行为频次 Frequency of familiarily behavior (Cases/15 min)	攻击行为频次 Frequency of aggressively behavior (Cases/15 min)
4		83	23.2 ± 2.7 ^{a*}	5.6 ± 0.5 ^a	2.6 ± 0.2 ^a	1.1 ± 0.1 ^a
		104	23.7 ± 3.2 ^a	6.0 ± 0.5 ^a	2.8 ± 0.3 ^a	2.1 ± 0.1 ^b
5		54	35.5 ± 3.6 ^a	6.6 ± 0.9 ^a	1.5 ± 0.2 ^a	0.6 ± 0.1 ^a
		55	36.7 ± 4.5 ^a	8.1 ± 1.1 ^a	1.6 ± 0.2 ^a	0.7 ± 0.1 ^a
6		79	25.7 ± 2.7 ^a	11.8 ± 1.3 ^a	2.0 ± 0.2 ^a	0.5 ± 0.1 ^a
		90	35.9 ± 2.9 ^b	11.1 ± 1.2 ^a	2.4 ± 0.3 ^a	0.7 ± 0.2 ^b
7		26	24.1 ± 3.0 ^a	8.9 ± 1.1 ^a	2.3 ± 0.4 ^a	0.6 ± 0.1 ^a
		47	36.4 ± 3.5 ^b	10.2 ± 1.5 ^a	2.6 ± 0.5 ^a	0.5 ± 0.1 ^a
8		20	27.5 ± 5.3 ^a	3.8 ± 0.9 ^a	1.2 ± 0.2 ^a	0.1 ± 0.0 ^a
		24	20.4 ± 6.5 ^a	6.7 ± 1.3 ^a	1.1 ± 0.1 ^a	0.2 ± 0.1 ^a

*同一列中, 相同上标表示差异不显著 ($P > 0.05$); 不同上标表示差异显著 ($P < 0.05$)。

* Within a column, the same superscripts indicate no significant difference ($P > 0.05$). Different superscripts indicate significant difference ($P < 0.05$).

雌、雄成体的观望强度在不同的繁殖时段具有显著的差异 (Kruskal-Wallis test: 雌性: $\chi^2 = 9.880$, $df = 4$, $P < 0.05$; 雄性: $\chi^2 = 28.867$, $df = 4$, $P < 0.001$)。Mann-Whitney U 进一步检验表明: 雌性成体 4 月份的观望强度极显著的低于 5 月份 ($P = 0.008$); 雄性成体 4 月份的观望强度极显著的低于 5 月份 ($P < 0.001$)、6 月份 ($P < 0.001$)、7 月份 ($P < 0.001$)。

雌、雄成体的观望频次在不同的繁殖时段存在极显著的差异 (Kruskal-Wallis test: 雌性: $\chi^2 = 23.334$, $df = 4$, $P = 0.001$; 雄性: $\chi^2 = 24.455$, $df = 4$, $P < 0.001$)。雌性成体 6、7 月份的观望频次都极显著的高于 4 月份, 显著高于 5、8 月份; 雄性成体 6、7 月份的观望频次都极显著的高于 4、5 月份 (表 8)。说明雌、雄成体在繁殖中期都增加了观望投入。

表 8 不同繁殖时段高原鼠兔成体观望频次的 Mann-Whitney U 检验

Table 8 Mann-Whitney U -test for frequency (cases/15min) of observation behavior of mature pikas from April to August of 2002

月 Month	性别 Gender	P (Mann-Whitney U -test)							
		5 月 May	6 月 June	7 月 July	8 月 August				
4 月 April		0.157	-	0.000	-	0.002	-	0.441	-
		-	0.737	-	0.000	-	0.001	-	0.088
5 月 May		-	-	0.025	-	0.041	-	0.215	-
		-	-	-	0.001	-	0.001	-	0.052
6 月 June		-	-	-	-	0.838	-	0.014	-
		-	-	-	-	-	0.751	-	0.499
7 月 July		-	-	-	-	-	-	0.013	-
		-	-	-	-	-	-	-	0.552

成体的亲昵行为频次在不同的繁殖时段存在极显著的差异 (Kruskal-Wallis test: 雌性: $\chi^2 = 59.216$, $df = 4$, $P < 0.001$; 雄性: $\chi^2 = 77.321$, $df = 4$, $P = 0.002$)。Mann-Whitney U 进一步检验表明: 雌性成体 8 月份的亲昵行为频次显著的低于 4 月份 ($P = 0.015$)、6 月份 ($P = 0.032$)、7 月份 ($P = 0.019$); 雄性成体 8 月份的亲昵行为频次极显著的低于 4 月份 ($P < 0.001$), 显著低于 6 月份 ($P = 0.041$)、7 月份 ($P = 0.031$)。

成体的攻击行为频次在不同的繁殖时段存在极显著的差异 (Kruskal-Wallis test: 雌性: $\chi^2 = 63.321$, $df = 4$, $P < 0.001$; 雄性: $\chi^2 = 74.253$, $df = 4$, $P < 0.001$)。雌、雄成体 4 月份的攻击行为频次都显著高于 5、6、7 月份, 极显著的高于 8 月份; 雌性成体 5、6、7 月份的攻击行为频次极显著的高于 8 月份, 雄性成体 5、6、7 月份的攻击行为频次显著高于 8 月份 (表 9)。

表 9 不同繁殖时段高原鼠兔成体攻击行为频次的 Mann-Whitney U 检验

Table 9 Mann-Whitney U -test for frequency (cases/15 min) of aggressively behavior of mature pikas from April to August of 2002

月 Month	性别 Gender	P (Mann-Whitney U -test)							
		5 月 May		6 月 June		7 月 July		8 月 August	
4 月 April		0.038	-	0.032	-	0.041	-	0.000	-
		-	0.029	-	0.031	-	0.024	-	0.000
5 月 May		-	-	0.525	-	0.741	-	0.000	-
		-	-	-	0.641	-	0.732	-	0.032
6 月 June		-	-	-	-	0.738	-	0.000	-
		-	-	-	-	-	0.753	-	0.039
7 月 July		-	-	-	-	-	-	0.000	-
		-	-	-	-	-	-	-	0.042

2.3 行为时间分配与幼体存活率的相互关系

2.3.1 地面活动强度和取食强度 高原鼠兔成体的地面活动强度影响其后代的存活。幼体从出生到 15 d 时的存活率与该时段雌性成体的地面活动强度显著正相关 ($r = 0.961$, $P = 0.039$), 但与雄性成体的地面活动强度无显著相关性 ($r = 0.869$, $P = 0.131$)。幼体从 15 d 到 45 d 的存活率与该时段雄性成体的地面活动强度显著正相关 ($r = 0.999$, $P = 0.023$), 但与雌性成体的地面活动强度无显著相关性 ($r = 0.957$, $P = 0.188$)。成体的取食强度和幼体的存活率之间无显著的相关性 ($P > 0.05$)。

2.3.2 每次移动距离和移动频次 繁殖期间, 幼体从出生到 15 d 的存活率与该时段雌性成体的每次移动距离显著正相关 ($r = 0.988$, $P = 0.012$), 与雄性成体的每次移动距离极显著的正相关 ($r = 0.999$, $P = 0.001$), 与雌、雄成体的移动频次无显著的相关 ($r = 0.350$, $P = 0.650$; $r = 0.879$, $P = 0.121$)。幼体其它时段的存活率和成体每次移动距离、移动频次无显著的相关 ($P > 0.05$)。

2.3.3 观望强度及频次、亲昵行为频次和攻击行为频次 幼体从出生到 15 d 时的存活率与该时段雌雄成体的观望强度、观望频次、亲昵行为频次、攻击行为频次都无显著相关。从 15 d 到 45 d 时的存活率与雄性成体的观望强度显著正相关 ($r = 1.000$, $P = 0.017$), 但与雄性成体的观望频次、雌性成体的观望强度、观望频次以及雌、雄成体的亲昵行为频次、攻击行为频次之间都无显著的相关 ($P > 0.05$)。

3 讨论

3.1 行为时间分配在不同繁殖时段发生变化的原因

在所有的观察时间内, 雄性和雌性高原鼠兔平均地面活动时间占总观察时间的 89.88% 和 88.61%, 说明地面是高原鼠兔从事各种活动的主要区域。高原鼠兔的地面活动强度、取食强度在不同的繁殖时段具有明显的变化, 繁殖早期的地面活动强度、取食强度显著高于繁殖后期 (表 4、表

5)。原因可能是在高原鼠兔繁殖早期,绝大多数植物仍处于休眠期(杨福国,1982),所能取食的食物多为蛋白质含量极低的枯草,营养价值匮乏,增加地面活动时间可以寻找到更多的食物资源,积蓄充足的能量,以利于繁殖活动的需要(Sheridan and Tamarin, 1988),而繁殖后期,大多数成体已经停止生殖,对能量的需求相对减少,加上此时期食物丰富,花费较少的时间就可满足自身的能量需求;其次,繁殖的早期时段是动物求偶、交配的主要时期,地面活动的增加有利于迅速发现并垄断性地占有可交配资源,增加交配成功机率及配偶选择的机会;再次,许多学者认为捕食风险水平的提高是导致植食性哺乳动物地面活动时间减少的一个重要原因(Brown et al., 1988; Jonsson et al., 2000),在繁殖后期,天敌动物当年出生的幼体已具有捕食能力,且捕食效率不断提高(魏万红等,1994),对高原鼠兔的捕食压力也随之增大,降低地面活动强度可以降低自身的捕食风险。

高原鼠兔繁殖中期的观望强度和频次、每次移动距离和移动频次都显著高于繁殖前期和繁殖后期(表3、表7),原因可能是在繁殖中期,幼体大量出洞活动,为了有效地保护后代,两性个体均增加了对环境的监视。因为动物移动频次和每次移动距离的增加会加强对领域的巡视,而观望是动物判别环境变化的一种行为,观望中含有动物对环境捕食风险水平的评估、个体社会关系识别、领域巡视和食物选择等多方面的生物学意义(Mcfarland, 1977)。到了繁殖末期,当年出生的 L_1 、 L_2 幼体在体型上已经接近成体,有的已经达到性成熟,这些幼体会参加到领域防御的工作中(王学高、戴克华,1990),从而减少了成体对领域防御的投入,故在繁殖末期成体地面移动距离和移动频次、观望强度和频次都会降低。

个体之间的亲昵行为和攻击行为反映出个体之间的社会关系(Smith et al., 1986)。在繁殖早期,个体之间亲昵行为主要是交配行为,繁殖中期,则主要是幼体对成体的跟随行为,繁殖后期,大多数成体都停止了繁殖活动,地面活动显著降低,故该时期亲昵行为也显著的降低。整个繁殖期间,成体的攻击行为频次都呈下降的趋势(表9),原因可能是:繁殖早期,各个家族的领域和配偶关系还没有完全确定,领域入侵和争夺配偶的情况比较多(Smith and Wang, 1991),故攻击行为的频次较高。随着领域和配偶关系的确定,成体的精力主要

放在抚育后代和防御天敌动物的捕食上,减少了攻击行为的发生。

3.2 两性成体的繁殖投入对策

繁殖期间,不同时段出生的幼体之间的存活率存在显著差异(表2),原因可能与成体的行为时间分配有关,双相关分析结果显示:幼体从出生到15 d的存活率和雌、雄成体的每次移动距离、雌性成体的地面活动强度都显著正相关,从15 d到45 d的存活率和雄性成体的地面活动强度、观望强度显著正相关。原因可能是幼体从出生到15 d时主要生活在洞穴中,靠母体的乳汁获取营养(施银柱、樊乃昌,1980),此时雌性成体地面活动强度的提高可以摄取充足的食物,为幼体提供丰富的乳汁,而雌、雄成体的每次移动距离的增加可以加强对洞穴的保护,故雌、雄成体的每次移动距离、雌性成体的地面活动强度会影响幼体从出生到20 d的存活率;幼体从15 d到45 d,基本上已经脱离了母体的喂养,能独立生活,但地面活动时主要跟随在成体的周围,仍然依靠成体为其提供保护。这种保护主要由雄性成体承担(王学高、戴克华,1990),故雄性成体的地面活动强度、观望强度会影响该时期幼体的存活率。

在相同的观察时期,高原鼠兔雌、雄成体的行为时间分配存在不同:雄性成体的地面活动强度在5、6月份略高于雌性成体,而在7、8月份则显著高于雌性成体(表3);雄性成体每次移动距离、移动频次、攻击行为频次在繁殖前期显著高于雌性成体;雄性成体的观望强度在6、7月份显著高于雌性成体。相对于雌性个体的哺乳行为,雄性增加地面活动强度、观望强度、攻击行为频次、每次移动距离和移动频次会加强对领域的巡视和防御,更多地承担发现天敌、驱逐入侵者的任务,以保证领域内具有相对稳定的环境,从而降低捕食风险和同种间的竞争压力(Brandt, 1989; Canton and Brown, 1996; James et al., 1999),因此雄性成体的领域防御行为可看作是一种间接的繁殖投入,两性成体在育幼活动中的繁殖投入存在互补性。

总的来看,高原鼠兔的行为时间分配是繁殖能量需求、捕食风险水平、邻里之间矛盾冲突等多种因素综合作用的结果,能最大限度地增加自身的适合度。

参考文献 (References)

Brandt CA, 1989. Mate choice and reproductive success of pikas. *An-*

- im. Behav. 37: 118 - 132.
- Brown JS, Burt P K, Smith RJ, William OW, 1988. The effects of owl predation on the foraging behavior of heteromyid rodents. *Oecologia* 76: 408 - 415.
- Bujalska G, Grum L, 1989. Social organization of the bank vole *Clethrionomys glareolus* and its demographic consequences: a model. *Oecologia* 80: 70 - 81.
- Canton D, Brown RE, 1996. Paternal investment and reproductive success in the California mouse *Peromyscus californicus*. *Anim. Behav.* 54: 377 - 386.
- Emlen ST, Oring LW, 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215 - 223.
- Fan NC, Zhang DC, 1996. Foraging behavior of *Ochotona curzoniae* and *Ochotona daurica* and their adaptation to habitat. *Acta Theriologica Sinica* 16 (1): 48 - 53 (In Chinese).
- Ims RA, 1987. Differential reproductive success in a peak population of the greysided vole *Clethrionomys rufocanus*. *Oikos* 50: 103 - 113.
- James NW, Huston AI, Menamara JM, 1999. Multiple patterns of parental care. *Anim. Behav.* 58: 983 - 993.
- Jonsson P, Koskela E, Mappes T, 2000. Does risk of predation by mammalian predators affect the spacing behaviour of rodents? Two large-scale experiments. *Oecologia* 122: 487 - 492.
- Lederman SA, Rosso P, 1981. Effects of fasting during pregnancy on maternal and fetal weight and body composition in well-nourished and undernourished rats. *J. Nutr.* 11: 1 823 - 1 832.
- McFarland DJ, 1977. Decision making in animals. *Nature* 169: 15 - 21.
- Sheridan M, Tamarin RH, 1988. Space use, longevity, and reproductive success in meadow voles. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 22: 85 - 90.
- Shi YZ, Fan NC, 1980. Rodent-like Pest in Grassland and Their Management. Xining: Qinghai People Press, 67 - 105 (In Chinese).
- Shi YZ, 1983. Study on the effect of grassland vegetation to density of plateau pika. *Theriologica Sinica* 3 (2): 111 - 187 (In Chinese).
- Smith AT, Smith HJ, Wang XG, Yin XC, Liang JX, 1986. Social behavior of the steppe-dwelling black-lipped pika *Ochotona curzoniae*. *Acta Theriologica Sinica* 6 (1): 13 - 14.
- Smith AT, 1988. Patterns of pika *Genus ochotona* life history variation. In: Boyce MS ed. *Evolution of Life Histories: Theory and Patterns from Mammals*. New Haven: Yale University Press, 233 - 256.
- Smith AT, Wang XG, 1991. Social relationships of adult black-lipped pikas *Ochotona curzoniae*. *Journal of Mammalogy* 72 (2): 231 - 247.
- Smith AT, Foggin JM, 1999. The plateau pika *Ochotona curzoniae* is a keystone species for biodiversity on the Tibetan Plateau. *Animal Conservation* 2: 235 - 240.
- Smith AT, Foggin JM, 2000. The plateau pika *Ochotona curzoniae*: a keystone species for biodiversity on the Tibetan Plateau. In: Du Z ed *Formation and Evolution, Environmental Changes and Sustainable Development on the Tibetan Plateau*. Beijing: Academy Press, 387 - 396.
- Sun RY, 2001. *Animal Ecology Principle*. Beijing: Beijing Normal University Press, 130 - 136 (In Chinese).
- Wang XG, Smith AT, 1988. The mortality rate of *Ochotona curzoniae* in winter. *Acta Theriologica Sinica* 8 (2): 152 - 156 (In Chinese).
- Wang XG, 1990. Study on mating period and behavior pattern of plateau pika. *Acta Theriologica Sinica* 10 (1): 60 - 65 (In Chinese).
- Wang XG, Dai KH, 1990. Research on the reproductive space and territory defending of plateau pikas. *Acta Theriologica Sinica* 10 (3): 203 - 209 (In Chinese).
- Yang FT, 1982. A general view of the natural geography in the region of the research station of alpine meadow ecosystem. In: Xia WP ed. *Alpine Meadow Ecosystem*. Lanzhou: Gansu People's Press, 1 - 8 (In Chinese).
- Yin BF, Wang JL, Wei WH, Zhang YM, Cao YF, 2004. Population reproductive characterizes of plateau pika in alpine meadow ecosystem. *Acta Theriologica Sinica* 24 (3): 222 - 228 (In Chinese).
- Wei WH, Cao YF, Zhang YM, Yin BF, Wang JL, 2004. Influence of the predation risk on the behavior of the plateau pika. *Acta Zool. Sinica* 50 (3): 278 - 286.
- 樊乃昌, 张道川, 1996. 高原鼠兔与达乌尔鼠兔的摄食行为及对栖息地适应性的研究. *兽类学报* 16 (1): 48 - 53.
- 施银柱, 樊乃昌, 1980. 草原害鼠及其防治. 西宁: 青海人民出版社, 67 - 105.
- 施银柱, 1983. 草场植被影响高原鼠兔密度的探讨. *兽类学报* 3 (2): 111 - 187.
- 孙儒泳, 2001. *动物学生态原理*. 北京: 北京师范大学出版社, 130 - 136.
- 王学高, Smith AT, 1988. 高原鼠兔冬季自然死亡率. *兽类学报* 8 (2): 152 - 156.
- 王学高, 1990. 高原鼠兔交配期及交配行为模式的研究. *兽类学报* 10 (1): 60 - 65.
- 王学高, 戴克华, 1990. 高原鼠兔的繁殖空间及其护域行为的研究. *兽类学报* 10 (3): 203 - 209.
- 杨福园, 1982. 青海高寒草甸生态系统定位站的自然地理概况. 见: 夏武平主编. *高寒草甸生态系统*. 兰州: 甘肃人民出版社, 1 - 8.
- 殷宝法, 王金龙, 魏万红, 张堰铭, 曹伊凡, 2004. 高寒草甸生态系统中高原鼠兔的繁殖特征. *兽类学报* 24 (3): 222 - 228.
- 魏万红, 曹伊凡, 张堰铭, 殷宝法, 王金龙, 2004. 捕食风险对高原鼠兔行为的影响. *动物学报* 50 (3): 278 - 286.