

种群密度对高原鼠兔类固醇激素水平的影响

王金龙^{1,3} 魏万红^{2*} 张堰铭¹ 殷宝法²

(1 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁, 810001) (2 扬州大学生物科学与技术学院, 扬州, 225009)

(3 南京农业大学渔业学院, 无锡, 214081)

摘要: 本研究于 2003 年在野外条件下, 通过比较不同密度种群间高原鼠兔的种群增长、4 种类固醇激素水平和肾上腺重量的变化, 探讨种群密度与其内分泌水平间的相互关系。结果表明, 在最高密度的种群内高原鼠兔种群密度增长最大, 在最低密度种群内种群密度增长最小。繁殖盛期时高密度种群内雄性高原鼠兔血浆皮质酮水平显著高于低密度种群内个体, 肾上腺重量在不同密度种群间也有显著差异, 而血浆雌二醇、睾酮、皮质醇水平均未表现出种群密度间的显著变化。整个繁殖期内, 高密度和低密度种群间高原鼠兔的皮质酮水平和肾上腺重量呈现不一致的季节变化模式, 高密度种群内繁殖盛期和中期显著高于其它繁殖时期, 低密度种群内则无明显变化。不同密度种群内高原鼠兔的雌二醇、睾酮、皮质醇水平的季节性变化具有相似的模式。本研究结果表明, 在当前种群密度相对较低的自然情况下, 高种群密度不能使高原鼠兔产生强烈的社群应激, 从而限制其种群增长。

关键词: 高原鼠兔; 种群密度; 类固醇激素

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000 - 1050 (2006) 03 - 0241 - 08

Effect of population density on the steroid hormone levels of plateau pika (*Ochotona curzoniae*)

WANG Jinlong^{1,3}, WEI Wanhong^{2*}, ZHANG Yanming¹, YIN Baofa²

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

(2 College of Bioscience and Biotechnology, Yangzhou University, Yangzhou, 225009, China)

(3 Fisheries College, Nanjing Agriculture University, Wuxi, 214081, China)

Abstract: This research investigated differences in population increases, plasma concentrations of four steroid hormones, and paired adrenal masses of plateau pika (*Ochotona curzoniae*) at different population densities under field conditions in 2003, to test the relationship between population density and endocrine level. Population density increased the most the in population with the highest density. In contrast, the population with the lowest density increased the least. There were some differences significant in plasma corticosterone levels and adrenal masses between or among population densities. Furthermore, throughout the reproductive period, the variation patterns of corticosterone levels and adrenal masses were different between higher and lower density populations. This change was more obvious in the higher density population than in the lower density population. However, there were no significant differences in the estradiol, testosterone and cortisol levels between or among population densities, and the different seasonal patterns were not observed. We concluded an intense social stress was not elicited by the high population density, and subsequently limited the population increase of plateau pika in the current nature with a low population density.

Key words: Plateau pika (*Ochotona curzoniae*); Population density; Steroid hormone

动物的内分泌水平受多种环境因素的影响, 包括物理作用和社会冲突等, 其中, 种群密度是影响动物内分泌水平的重要因素。在不同的种群密度下, 动物的内分泌、免疫功能等均可能发生改变 (Christian, 1980; Boonstra and Boag, 1992; Chap-

man *et al.*, 1998; Nephew and Romero, 2003; Demas *et al.*, 2004)。种群密度升高时, 将导致强烈的社会应激, 使种群内的个体产生一系列的内分泌反应, 如低血糖、肝脏萎缩、脂肪沉积、肾上腺肥大、淋巴组织退化、糖皮质激素增加、免疫功能下

基金项目: 中国科学院知识创新工程试点资助项目 (KSCX2 - 1 - 03 和 KSCX2 - SW - 103); 国家自然科学基金资助项目 (39770106, 30270200)

作者简介: 王金龙 (1975 -), 男, 硕士, 主要从事动物行为学和动物生态学研究。

收稿日期: 2005 - 12 - 17; 修回日期: 2006 - 03 - 05

通讯作者, correspondence author, E - mail: whwei@yzu.edu.cn

降等,并最终可能影响动物的繁殖和存活,限制种群增长 (Christian, 1950, 1980; Boonstra and Boag, 1992; Chapman *et al.*, 1998; 李凤华等, 2003)。长期以来,学者们在种群密度对动物内分泌的影响方面做了大量工作,以探讨种群密度和内分泌间的关系 (Christian, 1950, 1980; Boonstra and Boag, 1992; Chapman *et al.*, 1998; Nephew and Romero, 2003; 李凤华等, 2003)。但是,在不同动物的种群内,实验室和野外条件下,种群密度对动物内分泌的影响结果并不一致,暗示动物的种群密度和内分泌水平间的关系相当复杂,需要进行更多的工作对其进行深入研究。

高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 是青藏高原高寒草甸生态系统中的优势小哺乳动物之一,在高寒草甸生态系统中起着重要作用 (Smith and Foggin, 1999; Lai and Smith, 2003),其最高密度可达到 300 只 /hm²,最低趋近于 0 (刘季科等, 1980)。关于高原鼠兔种群密度的工作曾有过报道 (施银柱, 1983; 宗浩等, 1986),但均未涉及种群密度对其内分泌水平变化的效应。近几年,由于草原综合治理、灭鼠、保护天敌动物和恢复植被等,使高原鼠兔的栖息地发生改变,种群数量明显下降,并呈斑块状分布。在当前种群密度相对较低的自然条件下,研究种群密度对高原鼠兔内分泌水平的影响及这种影响对其种群动态的效应,可以加深对其种群数量变化机制的了解,亦可为研究动物种群密度和内分泌水平之间关系的工作增加理论基础。为此,我们在野外条件下对不同种群密度条件下高原鼠兔的内分泌水平变化进行了研究,通过比较不同密度种群间高原鼠兔血浆睾酮、雌二醇、皮质酮和皮质

醇 4 种固醇激素水平和肾上腺重量的变化,以及不同密度种群内动物内分泌季节性变化模式间的差异,探讨高种群密度是否能对高原鼠兔产生强烈的社群应激,并进一步限制其种群增长。

1 材料和方法

1.1 研究地点

本研究于 2003 年 4 月至 8 月在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站 (北纬 37°29' ~ 37°45', 东经 101°12' ~ 101°33') 地区进行。该地区的自然状况、动植物群落结构及土壤类型已有报道 (杨福国, 1982; 刘季科等, 1982)。

1.2 样方设置

2003 年 4 月初,采用目测法 (施银柱, 1983) 选取高原鼠兔种群密度明显不同的两块样地,两样地内的地形特征和植被类型基本一致,样地 I 密度为 35 只 /hm²; 样地 II 密度为 12 只 /hm²。两样地相距约 10 km, 面积均达 50 hm² 以上。在每块样地的中央区域,分别选取面积为 1 hm² (100 m × 100 m) 的样方,将其中的高原鼠兔全部捕尽,确定精确密度,以此代替整个样地的密度,并在高原鼠兔新生幼体开始地面活动时进行重捕和标志,整个繁殖期共标志重捕 4 次。2003 年 7 月,在与样地 I 相距约 2 000 m 的区域增加一个样地,即样地 III, 该样地密度介于样地 I 和样地 II 之间,以增加密度梯度。样地设置如图 1。3 块样地周围的捕食者种类和数量基本相同,且近距离 (100 m) 内没有电线杆和围栏。样地 I、样地 II 和样地 III 相对应种群分别为种群 I、种群 II 和种群 III。

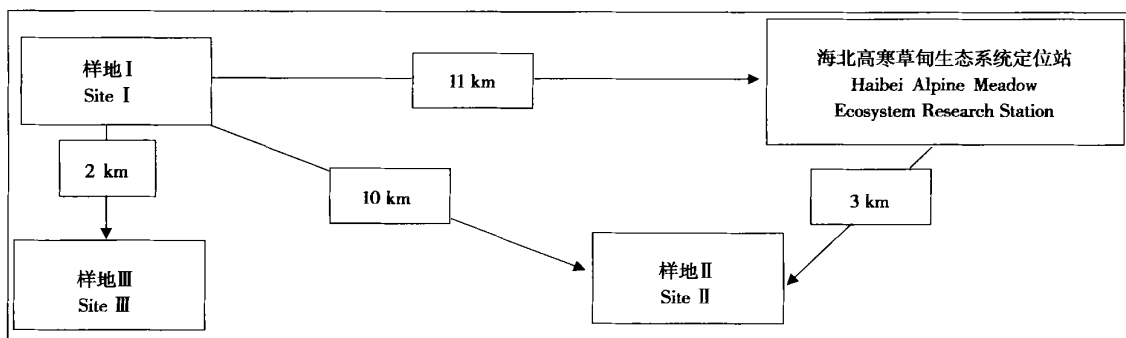


图 1 样地设置示意图

Fig. 1 Sketch map of three sites

1.3 取样程序

在高原鼠兔的不同繁殖时期,在各样地内,距

标志重捕样方 300 m 外,采用绳套法随机捕捉高原鼠兔。采用长 30 ~ 40 cm 细尼龙绳,一端制成活

扣,置于高原鼠兔频繁出入的洞口,另一端系于竹篾,并将其插入草皮5~10 cm。随时检查,一旦套住鼠兔立即进行取血。从颈部取血3~4 ml,放入加有抗凝剂的5 ml离心管中,充分摇匀,用冰壶保存在4℃下不超过8 h。在室温下,10 000 r/min离心4 min取血浆,分离后的血浆在-20℃以下保存。取血后的鼠尸带回实验室解剖、称重、量体长。取双侧肾上腺,称量剥离后的肾上腺(精确到0.001 g)。高原鼠兔被捕获到完成取血的整个过程不超过2.5 min (Brown and Martin, 1974; Levine and Treiman, 1964)。整个繁殖期共取样4次,分别为4月初至5月上旬、5月上旬至6月上旬、6月上旬至7月上旬、7月上旬至8月下旬,这4个时期分别为高原鼠兔的繁殖初期、繁殖盛期、繁殖中期和繁殖末期(李子巍等,1998)。

1.4 激素测定

雌二醇、睾酮和皮质醇的测定采用放射免疫法。试剂盒为人用抗血清试剂盒,购自天津九鼎医学生物工程有限公司。批内差和批间差分别小于5%和10%。测定所用 β -放免仪型号为CAP-R16型(美国CAPITEC公司生产),离心机为KDC-2046低温离心机(中国科大中佳光电公司生产)。样品的测定均在同一次完成。

皮质酮的测定采用荧光测定法(杜继曾等,1983;熊忠和索有瑞,1998)。标准品购自Sigma公司。操作过程为:取血浆0.5 ml,加入0.5 ml 0.04 mol/L NaOH溶液,充分混匀后加入5 ml二氯甲烷萃取,静止分层,取有机相,加入2.5 ml硫酸乙醇呈色液(硫酸无水乙醇为7:3),充分摇匀2 min,静置30 min,将二氯甲烷层吸去,下层呈色液静置30 min,用日产岛津RF-540型荧光分光光度计以 $\text{ex}/\text{em} = 470/525 \text{ nm}$ 参数在低灵敏条件下测定。

1.5 数据分析

不同种群密度间激素水平、肾上腺重量的差异采用Kruskal-Wallis检验和Mann-Whitney U检验。同一密度种群内的季节性变化采用Kruskal-Wallis检验,若总体差异显著,则进一步采用Mann-Whitney U检验分析同一种群内不同繁殖时期之间的差异。所有分析均通过SPSS for windows 10.0完成。文中数据均以 $\text{Mean} \pm \text{SE}$ 表示, $P < 0.05$ 表示差异显著。

2 结果

第1次标记结果表明,种群I内的种群密度为

35只/hm²,种群II的种群密度为12只/hm²。整个繁殖期内,种群I的高原鼠兔种群密度最高,其增长量也最大,从繁殖初期的35只/hm²增加到繁殖末期的89只/hm²;种群II的种群密度最低,其增长量较小,整个繁殖季节种群密度无大的变化;中等密度的种群III只调查了两个繁殖时期,种群密度变化也不明显(图2)。

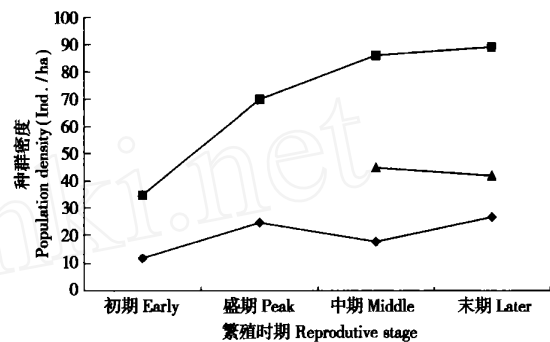


图2 高原鼠兔种群密度的变化

□: 种群I, ○: 种群II, △: 种群III

Fig. 2 Changes in population density of plateau pikas.

Population I (□), Population II (○), Population III (△)

2.1 高原鼠兔血浆雌二醇水平

对不同密度种群内高原鼠兔的血浆雌二醇水平(表1)进行比较,各个繁殖期均未表现出密度间的显著差异。

整个繁殖期内,种群I和种群II内雌鼠的血浆雌二醇水平均无显著的季节性变化($\chi^2 = 0.538$, $df = 3$, $P = 0.146$; $\chi^2 = 5.507$, $df = 3$, $P = 0.138$);而雄鼠有所差异:种群I内雄性个体无显著的季节性变化($\chi^2 = 2.357$, $df = 3$, $P = 0.502$),种群II内的雄性高原鼠兔雌二醇水平整个繁殖季节内变化显著($\chi^2 = 9.528$, $df = 3$, $P = 0.023$),繁殖末期血浆雌二醇含量显著高于其它3个时期($Z = -2.717$, $P = 0.004$; $Z = -2.079$, $P = 0.042$; $Z = -2.646$, $P = 0.006$)。

2.2 高原鼠兔血浆睾酮水平

对不同密度种群之间高原鼠兔的血浆睾酮含量进行比较,各繁殖期均无显著差异(表2)。

整个繁殖期内,种群I的雌性个体睾酮含量表现出显著的季节性变化($\chi^2 = 9.391$, $df = 3$, $P = 0.025$),繁殖盛期睾酮含量显著高于其他3个时期($Z = -2.355$, $P = 0.019$; $Z = -1.967$, $P = 0.049$; $Z = -2.517$, $P = 0.012$),种群II内的雌鼠睾酮水平在整个繁殖季节内同样变化显著($\chi^2 = 10.966$, $df = 3$, $P = 0.006$)。

=0.012), 繁殖盛期和中期显著高于初期和末期 (盛期: $Z = -2.475$, $P = 0.013$, $Z = -2.371$, $P = 0.018$; 中期: $Z = -2.205$, $P = 0.027$, $Z = -2.117$, $P = 0.034$); 雄鼠血浆睾酮含量的季节性变化与雌鼠类似, 两个种群内均变化显著: 种群内雄性个体的睾酮含量在整个繁殖期内变化极显著 ($\chi^2 = 16.839$, $df = 3$, $P = 0.001$), 繁殖末期极显著低于前3个时期 ($Z = -3.701$, $P < 0.001$; $Z = -3.334$, $P = 0.001$; $Z = -2.680$, $P = 0.007$), 种群内, 雄

鼠也显示出极显著的季节性差异 ($\chi^2 = 11.526$, $df = 3$, $P = 0.009$), Mann-Whitney U 检验表明, 繁殖初期和繁殖盛期睾酮含量保持在较高水平, 二者之间没有显著差异 ($Z = -1.156$, $P = 0.279$), 但是到繁殖中期, 血浆睾酮含量即已开始明显下降, 显著低于繁殖初期和盛期 ($Z = -2.201$, $P = 0.029$; $Z = -1.852$, $P = 0.072$), 接近于繁殖末期的睾酮水平 ($Z = -1.701$, $P = 0.109$).

表1 不同密度种群高原鼠兔血浆雌二醇水平 (pg/ml)

Table 1 Plasma estradiol level of plateau pika in different density populations (pg/ml)

繁殖时期 Reproductive period		种群 Population	种群 Population	种群 Population	显著水平 Significant level
繁殖初期 Early	雌 Female	54.27 ±7.48 (14)	68.11 ±3.93 (5)	-	$Z = -1.389$, $P = 0.186$
	雄 Male	52.13 ±4.12 (8)	53.59 ±7.49 (15)	-	$Z = -0.452$, $P = 0.681$
繁殖盛期 Peak	雌 Female	62.48 ±6.86 (12)	76.72 ±15.88 (7)	-	$Z = -0.845$, $P = 0.432$
	雄 Male	46.11 ±14.39 (7)	61.90 ±6.44 (9)	-	$Z = -1.535$, $P = 0.142$
繁殖中期 Middle	雌 Female	66.91 ±10.90 (8)	57.10 ±14.93 (8)	-	$Z = -0.840$, $P = 0.442$
	雄 Male	59.00 ±9.41 (7)	66.68 ±11.12 (5)	-	$Z = -0.244$, $P = 0.876$
繁殖末期 Later	雌 Female	89.48 ±11.93 (9)	69.89 ±13.10 (5)	98.58 ±11.50 (7)	$\chi^2 = 2.454$, $P = 0.293$
	雄 Male	122.88 ±11.06 (4)	45.94 ±10.69 (7)	89.60 ±14.54 (9)	$\chi^2 = 7.550$, $P = 0.023$

注: 在繁殖早期、盛期和中期用 Mann-Whitney U 检验进行检验; 在繁殖末期用 Kruskal-Wallis 检验进行检验。括号内数字为样本量
Note: The Mann-Whitney U test was performed for early, peak, and middle reproductive periods. The Kruskal-Wallis test was performed for the later reproductive period. The sample size is indicated in the parentheses.

表2 不同密度种群内高原鼠兔的睾酮含量 (ng/ml)

Table 2 Testosterone concentration of plateau pika in different density populations (ng/ml)

繁殖时期 Reproductive period		种群 Population	种群 Population	种群 Population	显著水平 Significant level
繁殖初期 Early	雌 Female	16.32 ±3.47 (14)	10.77 ±1.75 (5)	-	$Z = -0.926$, $P = 0.390$
	雄 Male	1061.75 ±191.45 (8)	1231.85 ±139.84 (15)	-	$Z = -0.646$, $P = 0.548$
繁殖盛期 Peak	雌 Female	45.72 ±14.00 (13)	39.77 ±10.32 (7)	-	$Z = -0.357$, $P = 0.757$
	雄 Male	830.42 ±77.32 (8)	986.22 ±145.06 (9)	-	$Z = -0.962$, $P = 0.370$
繁殖中期 Middle	雌 Female	37.30 ±14.40 (8)	14.59 ±5.09 (8)	-	$Z = -1.365$, $P = 0.195$
	雄 Male	463.56 ±139.47 (7)	1086.05 ±278.82 (5)	-	$Z = -1.868$, $P = 0.073$
繁殖末期 Later	雌 Female	21.26 ±13.17 (10)	6.16 ±3.54 (5)	2.49 ±0.80 (7)	$\chi^2 = 0.283$, $P = 0.868$
	雄 Male	164.30 ±162.18 (4)	38.65 ±35.11 (7)	49.26 ±26.49 (9)	$\chi^2 = 2.344$, $P = 0.310$

注: 在繁殖早期、盛期和中期用 Mann-Whitney U 检验进行检验; 在繁殖末期用 Kruskal-Wallis 检验进行检验。括号内数字为样本量
Note: The Mann-Whitney U test was performed for early, peak, and middle reproductive periods. The Kruskal-Wallis test was performed for the later reproductive period. The sample size is indicated in the parentheses.

2.3 高原鼠兔血浆皮质醇水平

对不同密度种群间高原鼠兔血浆中皮质醇水平进行比较, 每个繁殖时期, 雌雄个体血浆皮质醇水平均没有表现出显著差异 (表3)。

种群内, 雌、雄高原鼠兔血浆皮质醇水平在整个繁殖季节内均无显著变化 (雌: $\chi^2 = 3.815$, $df = 3$, $P = 0.282$; 雄: $\chi^2 = 0.556$, $df = 3$, $P = 0.456$); 种群内, 雌雄个体血浆皮质醇水平在

整个繁殖期同样均无显著变化 (雌: $\chi^2 = 0.021$, $df = 3$, $P = 0.884$; 雄: $\chi^2 = 6.034$, $df = 3$, $P = 0.110$)。

2.4 高原鼠兔血浆皮质酮水平

对不同密度种群间高原鼠兔血浆中皮质酮水平进行比较 (表4), 繁殖盛期密度较高的种群内雌性个体显著高于较低密度的种群内的雌鼠 ($Z = -2.418$, $P = 0.014$), 其它繁殖时期不同密度

种群间比较差异均未达到显著水平。

整个繁殖期内, 种群 I 和种群 II 内高原鼠兔皮质酮水平的季节性变化模式不一致: 在种群 I 内, 雌雄高原鼠兔的皮质酮含量在整个繁殖季节内均无显著差异 ($\chi^2 = 7.728$, $df = 3$, $P = 0.052$; $\chi^2 = 0.464$, $df = 3$, $P = 0.927$); 而在种群 II 内, 雌性个体血浆皮质酮含量 4 个繁殖时期比较, 差异达到极显著水平 ($\chi^2 = 19.796$, $df = 3$, $P < 0.001$), 繁殖初期和盛期

均显著高于繁殖中期和末期 (初期: $Z = -2.490$, $P = 0.012$; $Z = -3.056$, $P = 0.002$; 盛期: $Z = -2.940$, $P = 0.003$; $Z = -3.639$, $P < 0.001$); 同样, 雄鼠整个繁殖季节内差异也极显著 ($\chi^2 = 18.497$, $df = 3$, $P < 0.001$), 繁殖初期和盛期均极显著高于繁殖中期和末期 (初期: $Z = -3.243$, $P = 0.001$; $Z = -2.717$, $P = 0.007$; 盛期: $Z = -3.127$, $P = 0.002$; $Z = -2.717$, $P = 0.007$)。

表 3 不同密度种群高原鼠兔血浆皮质醇水平 (ng/ml)

Table 3 Plasma cortisol level of plateau pika in different density populations (ng/ml)

繁殖时期 Reproductive period	种群 Population	种群 Population	种群 Population	显著水平 Significant level
繁殖初期 Early	雌 Female	55.97 ±22.46 (14)	23.96 ±2.76 (5)	-
	雄 Male	28.92 ±5.72 (8)	22.54 ±2.72 (15)	-
繁殖盛期 Peak	雌 Female	35.53 ±6.60 (13)	33.47 ±4.89 (7)	-
	雄 Male	13.95 ±2.53 (8)	18.92 ±3.07 (9)	-
繁殖中期 Middle	雌 Female	39.75 ±15.31 (8)	82.31 ±35.71 (8)	-
	雄 Male	20.02 ±2.32 (7)	21.54 ±5.28 (5)	-
繁殖末期 Later	雌 Female	38.47 ±8.14 (9)	22.51 ±6.40 (5)	32.63 ±7.08 (7)
	雄 Male	22.21 ±8.63 (4)	22.85 ±3.50 (7)	20.43 ±5.10 (9)

注: 在繁殖早期、盛期和中期用 Mann-Whitney U 检验进行检验; 在繁殖末期用 Kruskal-Wallis 检验进行检验。括号内数字为样本量

Note: The Mann-Whitney U test was performed for early, peak, and middle reproductive periods. The Kruskal-Wallis test was performed for the later reproductive period. The sample size is indicated in the parentheses.

表 4 不同密度种群高原鼠兔血浆皮质酮水平 (ug/ml)

Table 4 The plasma corticosterone level of plateau pika in different density populations (ug/ml)

繁殖时期 Reproductive period	种群 Population	种群 Population	种群 Population	显著水平 Significant level
繁殖初期 Early	雌 Female	0.09 ±0.01 (12)	0.11 ±0.02 (5)	-
	雄 Male	0.09 ±0.00 (8)	0.07 ±0.01 (14)	-
繁殖盛期 Peak	雌 Female	0.10 ±0.01 (13)	0.06 ±0.01 (7)	-
	雄 Male	0.12 ±0.02 (8)	0.08 ±0.02 (9)	-
繁殖中期 Middle	雌 Female	0.06 ±0.01 (9)	0.06 ±0.01 (8)	-
	雄 Male	0.05 ±0.01 (7)	0.07 ±0.02 (5)	-
繁殖末期 Later	雌 Female	0.04 ±0.01 (9)	0.08 ±0.02 (4)	0.08 ±0.03 (7)
	雄 Male	0.05 ±0.00 (4)	0.11 ±0.03 (7)	0.04 ±0.01 (9)

注: 在繁殖早期、盛期和中期用 Mann-Whitney U 检验进行检验; 在繁殖末期用 Kruskal-Wallis 检验进行检验。括号内数字为样本量

Note: The Mann-Whitney U test was performed for early, peak, and middle reproductive periods. The Kruskal-Wallis test was performed for the later reproductive period. The sample size is indicated in the parentheses.

2.5 高原鼠兔肾上腺重量

比较不同密度种群间高原鼠兔肾上腺重量的差异, 繁殖中期种群 II 内雌鼠肾上腺重量极显著低于种群 I 内雌性个体, 繁殖初期和末期不同密度种群间雄鼠的肾上腺重量差异达到显著水平, 较低密度的种群 I 内动物高于其它种群内个体。其它繁殖时期, 不同密度种群间高原鼠兔的肾上腺重量无显著差异 (表 5)。

整个繁殖期, 种群 I 内的雌性高原鼠兔肾上腺重量变化极显著 ($\chi^2 = 11.672$, $df = 3$, $P = 0.009$), 繁殖初期显著低于繁殖盛期和末期 ($Z = -2.680$, $P = 0.007$; $Z = -2.095$, $P = 0.036$), 种群 II 内, 雌鼠肾上腺重量差异同样达到极显著差异水平 ($\chi^2 = 28.768$, $df = 3$, $P < 0.001$), 繁殖盛期和中期均极显著高于繁殖初期和末期 (盛期: $Z = -3.885$, $P < 0.001$; $Z = -3.446$, $P = 0.001$;

中期: $Z = -3.765$, $P < 0.001$; $Z = -3.711$, $P < 0.001$; 整个繁殖时期内两个种群内雄鼠肾上腺重量的变化模式有所差异, 种群内雄性个体无显著变化 ($\chi^2 = 7.526$, $df = 3$, $P = 0.057$), 而种群

内, 雄鼠表现出显著的季节变化 ($\chi^2 = 12.347$, $df = 3$, $P = 0.006$), Mann-Whitney U 检验显示, 繁殖盛期极显著高于繁殖初期和末期 ($Z = -2.894$, $P = 0.004$; $Z = -2.693$, $P = 0.007$)。

表 5 不同密度种群高原鼠兔的肾上腺重量 (g)

Table 5 Paired adrenal masses of plateau pika in different populations (g)

繁殖时期		种群	种群	种群	显著水平
Reproductive period		Population	Population	Population	Significant level
繁殖初期	雌 Female	0.03 \pm 0.00 (11)	0.03 \pm 0.00 (5)	-	$Z = -0.319$, $P = 0.799$
	雄 Male	0.03 \pm 0.00 (8)	0.05 \pm 0.00 (14)	-	$Z = -3.586$, $P < 0.001$
繁殖盛期	雌 Female	0.04 \pm 0.00 (15)	0.04 \pm 0.00 (7)	-	$Z = -0.247$, $P = 0.837$
	雄 Male	0.04 \pm 0.00 (10)	0.05 \pm 0.01 (10)	-	$Z = 1.440$, $P = 0.165$
繁殖中期	雌 Female	0.05 \pm 0.00 (10)	0.03 \pm 0.00 (9)	-	$Z = -3.108$, $P = 0.001$
	雄 Male	0.03 \pm 0.00 (8)	0.04 \pm 0.00 (5)	-	$Z = -0.220$, $P = 0.833$
繁殖末期	雌 Female	0.03 \pm 0.00 (10)	0.04 \pm 0.00 (5)	0.03 \pm 0.00 (6)	$\chi^2 = 5.285$, $P = 0.071$
	雄 Male	0.02 \pm 0.00 (4)	0.04 \pm 0.01 (8)	0.02 \pm 0.00 (8)	$\chi^2 = 12.807$, $P = 0.002$

注: 在繁殖早期、盛期和中期用 Mann-whitney U 检验进行检验; 在繁殖末期用 Kruskal-wallis 检验进行检验。括号内数字为样本量。

Note: The Mann-Whitney U test was performed for early, peak, and middle reproductive periods. The Kruskal-Wallis test was performed for the later reproductive period. The sample size is indicated in the parentheses.

3 讨论

机体对各种有害刺激会产生应激反应, 表现为皮质功能增强, 皮质激素分泌增加等 (Christian, 1950, 1980; 杜继增等, 1983)。皮质酮和皮质醇属于急性应激激素, 其含量受实验操作等多种应激因素影响, 因此在早期的研究中, 用内分泌腺的重量来代替皮质激素的含量, 但激素含量和腺体重量并不完全一致 (Christian and Davis, 1964; Christian, 1980)。后来, 对大鼠的研究表明, 在电击等急性刺激 3~5 min 后, 血浆皮质酮水平才显著上升 (Brown and Martin, 1974; Levine and Treman, 1964)。本研究中, 高原鼠兔从被捕获到取血整个过程均在 2.5 min 之内完成, 大多数个体的操作时间更短, 且 3 块样地的实验操作过程一致, 从不同繁殖时期血浆皮质酮水平具有显著差异也说明应激并未完全掩盖皮质激素的真实变化, 因此可以认为, 本研究中实验操作不会对高原鼠兔的皮质激素水平造成大的影响, 实验结果表现出来的差异是真实可靠的。杜继增等 (1983) 在对高原鼠兔进行低氧刺激的研究中, 发现皮质酮水平对低氧变化反应不明显, 故提出皮质酮可能并不一定是高原鼠兔皮质激素的主要代表者, 因此本项研究采用皮质醇、皮质酮和肾上腺重量 3 个指标来反映肾上腺的功能。

本项研究结果显示, 不同密度种群间, 血浆雌二醇、睾酮和皮质醇水平均未表现出种群密度间的显著差异, 血浆皮质酮水平和肾上腺重量的变化亦不明显, 仅个别繁殖时期不同密度种群间有所差异, 同时, 最高密度的种群内其种群增长反而最大, 说明在当前种群密度相对较低的自然条件下, 种群密度增加不能使高原鼠兔产生明显的应激反应, 并影响其种群动态。在对动物种群密度和内分泌水平变化所做的大量研究中, 研究结果并不一致。较高密度种群内的草原田鼠 (*Microtus pennsylvanicus*) 具有较高的皮质酮和皮质酮结合球蛋白水平, 而雄激素水平在不同密度种群间无显著差异 (Boonstra and Boag, 1992), 且最高密度种群数量减少的幅度最小, 说明高的种群密度能引起更大的社群应激, 但是这种社群应激不能导致种群衰落。在实验室内对雌性小家鼠 (*Mus musculus*) 进行的研究则显示, 高密度种群内雌性小家鼠血浆皮质酮和睾酮含量显著增加, 并表现雄性化的攻击行为, 其种群增长受到限制 (Chapman *et al.*, 1998)。而对布氏田鼠 (*Lasiopodomys brandtii*) 进行的研究显示, 在实验室条件下, 密度因素未必对布氏田鼠个体造成社群压力, 但密度能够影响布氏田鼠的生长、繁殖和免疫状况 (李凤华等, 2003)。因此, 我们推测, 种群密度和动物内分泌变化间的关系可能具有种的特异性。

本项研究中种群密度不能引起高原鼠兔产生强烈的应激反应也可能由其自身特性所决定。高原鼠兔属群居性动物，具有稳定的多种形式的家庭结构（梁杰荣，1981；Smith and Wang, 1991），当年出生的幼鼠一般不离开出生地，具有很强的恋家性（Smith *et al.*, 1986；Dobson *et al.*, 1998），很少有追逐、殴斗等攻击行为出现（张堰铭，2002），因此，在家族领域内，每一个体周围的动物皆为自己的“亲戚”，而与陌生个体接触的机会较少，使动物之间的攻击行为很少发生，个体之间的冲突降低。这样，在当前种群密度相对较低的自然条件下，种群密度增加不能产生强烈的社群压力，导致糖皮质激素水平等表现出种群密度间的明显差异。对不同密度种群间高原鼠兔的行为研究也表明，高密度和低密度种群间其攻击行为强度没有显著差异（王金龙等，2005）。类似的结果也出现在另一种营家族生活的小哺乳动物——布氏田鼠上，实验室条件下，比较融洽的种内关系未必对布氏田鼠个体造成社群压力（李凤华等，2003）。

种群和种群内高原鼠兔的皮质酮水平及肾上腺重量的季节性变化模式并不一致，可能是因为两个种群内动物的繁殖压力有所差异导致。在很多啮齿类动物中，生殖引起皮质酮含量上升、肾上腺增大（McDonald *et al.*, 1988；Boonstra and Boag, 1992）。本研究中高密度种群内高原鼠兔的皮质酮水平及肾上腺重量在繁殖盛期和中期显著高于其它繁殖时期，可能是动物提高其繁殖努力的结果。高低密度种群内高原鼠兔的血浆睾酮水平也呈现出显著的季节性变化，繁殖盛期和中期显著高于其它繁殖时期，可能也是繁殖高峰期动物增加其繁殖努力的体现。而高密度种群内雄鼠繁殖末期血浆雌二醇含量显著高于前3个繁殖时期，其具体原因有待于进一步探讨。

致谢：皮质酮测定过程中得到中国科学院西北高原生物研究所分析测试中心胡凤祖高级工程师的大力帮助，特此感谢。

参考文献：

- Boonstra R, Boag P T. 1992. Spring declines in *Microtus pennsylvanicus* and the role of steroid hormones. *J Anim Ecol*, **62**: 339 - 352.
- Brown G M, Martin J B. 1974. Corticosterone, prolactin, and growth hormone responses to handling and new environment in the rat. *Psychosomat Med*, **36**: 241 - 247.
- Chapman J C, Christian J J, Pawlikowski M A, Michael S D. 1998. Analysis of steroid hormone levels in female house mice at high population density. *Physiol Behav*, **64** (4): 529 - 533.
- Christian J J. 1950. The adreno-pituitary system and population cycles in mammals. *J Mammal*, **31**: 247 - 259.
- 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*. New Haven, Connecticut, USA: Yale University Press, 55 - 115.
- Christian J J, Davis D E. 1964. Endocrines, behavior, and population. *Science*, **146**: 1550 - 1560.
- Demas G E, Corey J, Kelly M P. 2004. Social interactions differentially affect reproductive and immune responses of Siberian hamsters. *Physiol Behav*, **83**: 73 - 79.
- Dobson F S, Smith A T, Wang X G. 1998. Social and ecological influences on dispersal and philopatry in the plateau pika *Ochotona curzoniae*. *Behav Ecol*, **9** (6): 622 - 635.
- Du J Z, Li Q F, Chen X G. 1983. The changing of corticosterone level in native *Ochotona curzoniae*. *Acta Theriologica Sinica*, **3** (1): 47 - 52. (in Chinese)
- Lai C H, Smith A T. 2003. Keystone status of plateau pika (*Ochotona curzoniae*): effect of control on biodiversity of native birds. *Biodivers Conserv*, **12**: 1901 - 1912.
- Levine S, Treiman D M. 1964. Differential plasma corticosterone response to stress in four inbred strains of mice. *Endocrinology*, **75**: 142 - 144.
- Li Z W, Sun R R, Du J Z. 1998. Seasonal reproductive cycles in male plateau pika *Ochotona curzoniae*. *Acta Theriologica Sinica*, **18** (1): 42 - 49. (in Chinese)
- Li F H, Wang D H, Zhong W Q. 2003. Population density and immune function in Brandt's voles (*Microtus brandti*). *Acta Zool Sin*, **49** (4): 438 - 444. (in Chinese)
- Liang J R. 1981. Family structure of plateau pika. *Acta Theriologica Sinica*, **1** (2): 159 - 165. (in Chinese)
- Liu J K, Zhang Y Z, Xin G W. 1980. Relationship of plateau pika number and damage grade. *Acta Zool Sin*, **26** (4): 378 - 385. (in Chinese)
- Liu J K, Liang J R, Zhou X M, Li J H. 1982. Rodent community number in the region of the research station of alpine meadow ecosystem. *Alpine Meadow Ecosystem*, **1**: 34 - 43 (in Chinese).
- McDonald I R, Lee A K, Than K A, Martin R W. 1988. Concentration of free glucocorticoids in plasma and mortality in the Australian bush rat (*Rattus fuscipes* Waterhouse). *J Mammal*, **69**: 740 - 748.
- Nephew B C, Romero L M. 2003. Behavioral, physiological, and endocrine responses of starlings to acute increases in density. *Hum Behav*, **44** (3): 222 - 232.
- Shi Y Z. 1983. Study on the effect of grassland vegetation to density of plateau pika. *Acta Theriologica Sinica*, **3** (2): 181 - 187. (in Chinese)
- Smith A T, Foggin J M. 1999. The plateau pika (*Ochotona curzoniae*) is a keystone species for biodiversity on the Tibetan plateau. *Anim Conserv*, **2**: 235 - 240.
- Smith A T, Smith H J, Wang X G, Yin X C, Liang J R. 1986. Social behavior of the steppe-dwelling black-lipped pika *Ochotona curzoniae*. *Acta Theriologica Sinica*, **6** (1): 13 - 43.
- Smith A T, Wang X G. 1991. Social relationships of adult black-lipped pikas *Ochotona curzoniae*. *J Mammal*, **72** (2): 231 - 247.
- Wang J L, Wei W H, Zhang Y M, Yin B F. 2005. Behavior patterns of plateau pika in different population densities. *Acta Zool Sin*, **51** (4): 598 - 607. (in Chinese)
- Xiong Z, Suo Y R. 1998. Spectrofluorometric determination of cortico-

- terone in plasma and tissue. *Spectroscop SpectAnaly*, **18** (2): 237 - 239. (in Chinese)
- Yang F T. 1982. A general view of the natural geography in the region of the research station of alpine meadow ecosystem. *Alpine Meadow Ecosystem*, **1**: 1.
- Zhang Y M. 2002. Behavior characteristics of plateau pika and adaptation to the extreme environment. A postdoctoral report of the Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences.
- Zong H, Xia W P, Sun D X. 1986. The influence of a heavy snow on the population density of small mammals. *Acta Biology Plateau Sinica*, **5**: 85 - 90.
- 王金龙, 魏万红, 张堰铭, 殷宝法. 2005. 不同种群密度下高原鼠兔的行为模式. *动物学报*, **51** (4): 598 - 607.
- 刘季科, 张云占, 辛光武. 1980. 高原鼠兔数量与危害程度的关系. *动物学报*, **26** (4): 378 - 385.
- 刘季科, 梁杰荣, 周兴民, 李健华. 1982. 高寒草甸生态系统定位站的啮齿动物群落与数量. *高寒草甸生态系统*, **1**: 34 - 43.
- 杜继曾, 李庆芬, 陈晓光. 1983. 高原鼠兔肾上腺皮质功能的每日节律及急性低氧效应. *兽类学报*, **3** (1): 47 - 52.
- 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** (4): 438 - 444.
- 李子巍, 孙儒泳, 杜继增. 1998. 高原鼠兔的季节性繁殖. *兽类学报*, **18** (1): 42 - 49.
- 杨福国. 1982. 高寒草甸生态系统定位站的自然地理概况. *高寒草甸生态系统*, **1**: 1 - 8.
- 张堰铭. 2002. 高原鼠兔社会行为特征及其对高寒极端环境的适应. 中国科学院动物研究所博士后研究工作报告.
- 宗浩, 夏武平, 孙德兴. 1986. 一次大雪对鼠类数量的影响. *高原生物学集刊*, **5**: 85 - 90.
- 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): 181 - 187.
- 梁杰荣. 1981. 高原鼠兔的家庭结构. *兽类学报*, **1** (2): 159 - 165.
- 熊忠, 索有瑞. 1998. 血浆和组织中皮质酮的荧光测定法. *光谱学与光谱分析*, **18** (2): 237 - 239.