

# 高原鼠兔繁殖期攻击行为的动态格局

陈千权<sup>1,2</sup> 曲家鹏<sup>1</sup> 张堰铭<sup>1\*</sup>

(1 中国科学院西北高原生物研究所高原生物适应与进化重点实验室, 西宁 810001) (2 中国科学院大学, 北京 100049)

**摘要:** 为探讨高原鼠兔繁殖期攻击行为强度的变化、检验进化博弈理论有关预测, 本研究于2009年5~8月采用标志重捕和中立竞技场法测定了高原鼠兔自然种群斗殴及进攻等行为的发生频率及持续时间。结果表明: 5月下旬及6月上旬高原鼠兔雄性斗殴行为发生频率及持续时间显著高于7月下旬和8月中旬; 而雌性差异不显著。5月下旬和6月上旬, 高原鼠兔雄性个体间的斗殴行为发生频率及持续时间显著高于雌性, 其余时期两性间无显著差异。进攻发起者通常是该次斗殴的获胜者; 自繁殖高峰期至末期, 种群中雄性高原鼠兔鹰对策者比例逐渐下降, 与进化博弈论的预测一致。

**关键词:** 高原鼠兔; 攻击行为; 进化博弈论; 繁殖期

**中图分类号:** Q958.1

**文献标识码:** A

**文章编号:** 1000 - 1050 (2013) 01 - 0063 - 05

## Variation in aggressive behavior of plateau pikas (*Ochotona curzoniae*) during different breeding seasons

CHEN Qianquan<sup>1,2</sup>, QU Jiapeng<sup>1</sup>, ZHANG Yanming<sup>1\*</sup>

(1 Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biota, Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China)

(2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

**Abstract:** In order to explore the variation of aggressive level in a plateau pika (*Ochotona curzoniae*) population during different breeding seasons and test the predictions of evolutionary game theory, the methods of mark recapture and neutral arena were used to measure the frequencies and durations of fight behaviors of plateau pikas in the wild from May to August 2009. Frequencies and durations of fight behaviors between males from later May to early June were significantly higher than those from later July to middle August, while no significant differences of these two parameters between female were detected during the whole study period. Frequencies and durations of fight behaviors between males were significantly higher than those between females from later May to early June, while no significant differences of these two parameters between sexes were detected among other periods. The initiator of a fight was always the winner. Aggressor proportions in the population declined after the peak of reproductive cycle, which coincided with the predictions of evolutionary game theory.

**Key words:** Aggressive behaviors; Breeding period; Evolutionary game theory; Plateau pika (*Ochotona curzoniae*)

竞争是物种进化最主要的驱动力之一, 种群内部个体因竞争配偶、保卫领域和维护社会等级等而经常发生驱赶、对峙及斗殴等行为 (Verbeek *et al.*, 1996; Koskela *et al.*, 1997; Duckworth and Badyaev, 2007; Ebensperger and Blumstein, 2007)。进化博弈论 (Evolutionary game theory) 预测个体间的斗殴、追逐及对峙等行为发生频率及持续时间依竞争资源的重要性和稀缺程度而改变

(Renison *et al.*, 2006)。多数哺乳动物的繁殖具有季节性特点, 种群繁殖时期, 雌性个体由潜在的配偶资源转变为性可利用资源, 雄性个体为提高自身繁殖适合度, 与其它同性个体在配偶占有及交配等方面存在激烈的竞争, 从而导致种群中鹰对策者比例升高, 鸽对策者比例下降, 斗殴行为发生频率及持续时间显著增加, 攻击行为强度在繁殖高峰期达到最大值 (Saito *et al.*, 1998; Muller and Wrang-

**基金项目:** 国家自然科学基金资助项目 (31270467); 中国科学院“西部之光”人才培养计划 (Y229161211); 青海省自然科学基金资助项目 (2012 - Z - 925Q)

**作者简介:** 陈千权 (1983 -), 男, 博士研究生, 主要从事种群生态学研究. E-mail: qqchencwnu@yahoo.com.cn

**收稿日期:** 2012 - 05 - 20; **修回日期:** 2012 - 10 - 17

\* 通讯作者, Corresponding author, E-mail: zhangym@nwipb.cas.cn

ham, 2004)。

高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 是青藏高原高寒草甸的优势小哺乳动物, 营群居性生活, 为典型的季节性繁殖动物 (Smith *et al.*, 1986)。其繁殖期主要集中于每年的 3~8 月, 4~6 月为高峰期 (Li *et al.*, 1998; Qu *et al.*, 2012)。已有的研究表明, 高原鼠兔攻击行为强度与种群密度存在显著的正相关关系 (王金龙等, 2005), 攻击行为水平亦因性别及个体的熟悉性而存在差异 (魏万红等, 2000)。然而, 攻击行为是否与繁殖及配偶资源可利用性等因素相关, 仍是一个值得探索的问题。

本研究采用标志重捕和中立竞技场方法, 测定高原鼠兔野外种群繁殖期斗殴及进攻行为的发生频率及持续时间, 力图反映个体的攻击水平及强度, 探讨攻击行为强度依种群繁殖特征而变化的规律, 在此基础上验证进化博弈理论有关的假设及预测。

## 1 研究方法

### 1.1 研究地点

本研究于 2009 年 5~8 月在青海省玛沁县大武镇东南侧 17 km 处 (北纬 34°24', 东经 100°21') 进行, 该地区海拔 3 846 m, 为典型高原大陆性气候, 其自然概况、植被类型、鸟及兽类分布已有详细报道 (曲家鹏等, 2007)。选择地势开阔、相对平坦的 4 hm<sup>2</sup> (200 m × 200 m) 的草地作为实验样地, 将其划分为 A、B、C、D 4 个样区; 样地内每隔 10 m 设置一标志物, 用于确定方位。

### 1.2 高原鼠兔的捕捉与标志

采用绳套法捕捉高原鼠兔。记录捕获位置、性别、年龄、体重及繁殖状况, 采用剪趾法和耳标标记法进行双重标志后释放于原捕获点。

### 1.3 行为测定

采用竞技场技术测定高原鼠兔的行为。中立竞技场大小为 70 cm × 40 cm × 40 cm, 由透明有机玻璃制成, 中间用黑色塑料板将其均分为两部分。该装置设于样地 50 m 外的草地上。中立竞技场上方用遮阳伞覆盖, 防止实验动物长时间暴晒死亡。将捕获位点大于 40 m 的两只个体随机配对, 分别放入中立竞技场隔板两侧; 适应 5 min 后, 抽掉隔板, 开启摄像机, 记录 10 min 内目标动物的行为。实验结束后, 取出个体放回原捕获点。用 95% 的酒精清洁中立竞技场, 待酒精完全挥发后, 再进行下一组实验。每月上、中、下旬分别进行 10~15 组实验。同一时期每只个体仅进行一次实验, 整个

实验期共观察雄性 88 组, 雌性 64 组。

### 1.4 行为定义及分析

参照 Smith 等 (1986) 的行为定义, 将高原鼠兔的行为分为:

攻击行为 (Aggressive behavior): 个体间直接或潜在的打斗, 包括进攻 (Attack)、斗殴 (Fight)、追逐 (Chase) 和对峙 (Offensive posture);

防御行为 (Defensive behavior): 个体应对对手进攻所采取的行为, 包括退却 (Retreat) 和逃跑 (Escape);

亲昵行为 (Amicable behavior): 个体间表现出的友好行为, 包括接触 (Contact) 和修饰 (Allogrooming);

休息 (Rest): 个体在中立竞技场中保持静止状态;

其它行为: 包括移动 (Locomotion)、取食 (Feeding) 和自我修饰 (Self-groom) 等。

采用录像回放法计算和统计 10 min 内两只个体的行为发生频次和持续时间。为实现时间尺度的均匀化, 将实验时间作如下转换: 5 月 25 日计为 1、5 月 26 日计为 2, 以此类推。由于原始数据变异较大, 对所有斗殴、进攻和对峙行为发生频率及持续时间数据进行对数转换。以繁殖时期为自变量, 斗殴行为发生频次和持续时间为因变量, 分别进行回归分析。采用 One-way ANOVA 分析不同时间段斗殴行为发生频率和持续时间的差异, 采用 *t*-test 比较相同时间段雌性组和雄性组斗殴行为强度的差异; 进攻行为发生频率较高的个体视为获胜者 (Spritzer *et al.*, 2005)。将高原鼠兔进攻行为次数大于退却和逃跑行为次数的个体视为鹰对策者 (简称鹰), 反之视为鸽对策者 (简称鸽)。

所有结果以平均值 ± 标准误 (Mean ± SE) 表示,  $P < 0.05$  为差异显著。数据用 SPSS for Windows 16.0 软件包进行统计分析。

## 2 结果

### 2.1 斗殴行为强度的变化

雄性高原鼠兔斗殴行为发生频次和持续时间与时间呈显著的负相关关系 (频次:  $R^2 = 0.22$ ,  $P = 0.002$ ; 持续时间:  $R^2 = 0.26$ ,  $P < 0.001$ , 图 1a, b)。

5 月下旬至 6 月上旬, 雄性高原鼠兔的斗殴行为频次和持续时间显著高于 7 月下旬至 8 月中旬

(频次:  $F = 2.57, df = 5, P = 0.045$ ; 持续时间:  $F = 3.34, df = 5, P = 0.015$ ), 其余时间段之间均无显著差异 ( $P > 0.05$ , 图 2a, b)。

雌性高原鼠兔斗殴行为频次和持续时间随时间均无显著变化 (频次:  $R^2 = 0.02, P > 0.05$ ; 持续时间:  $R^2 = 0.06, P > 0.05$ , 图 1c, d)。

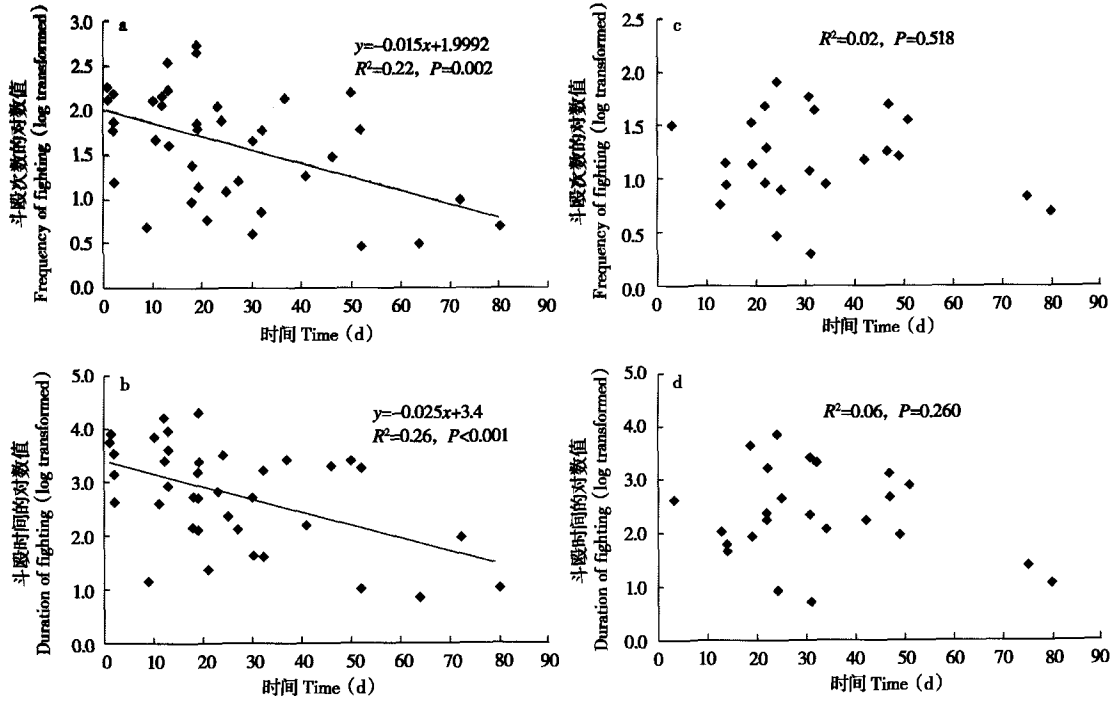


图 1 高原鼠兔斗殴行为强度与繁殖期的相关性. a、c 表示雄性和雌性的斗殴频次, b、d 表示雄性和雌性的斗殴行为持续时间  
Fig. 1 Relationships between fight behaviors of plateau pika and breeding season. a and c indicate the frequency of fight behaviors of males and females, respectively; b and d indicate the duration of fight behaviors of males and females, respectively

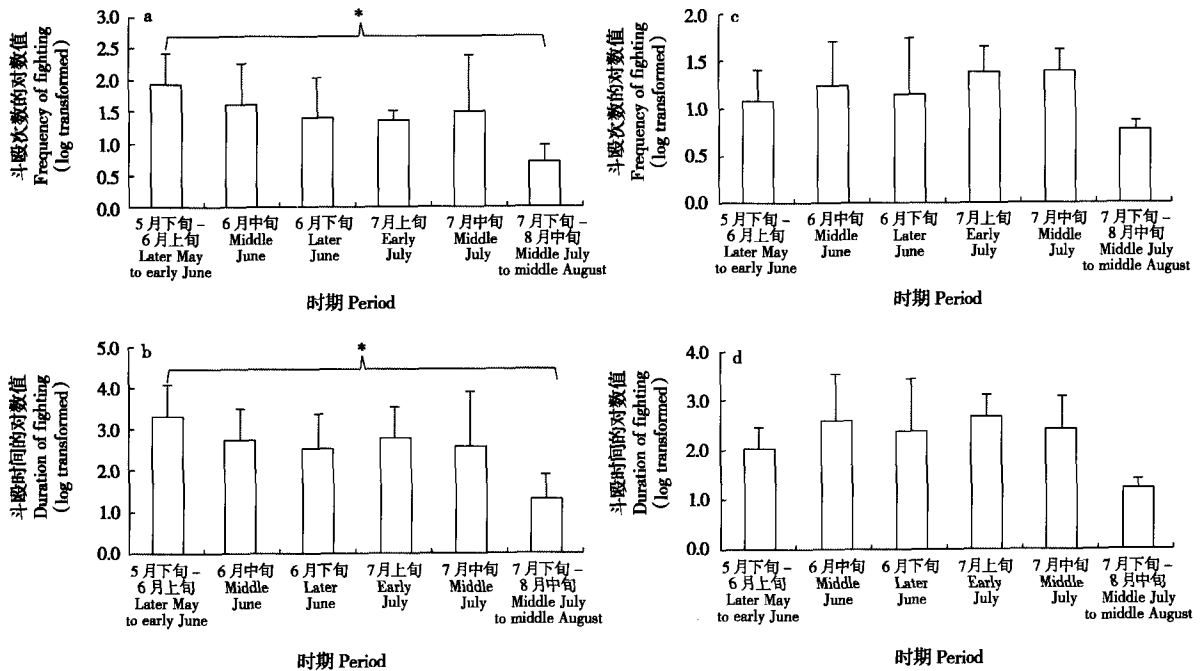


图 2 不同繁殖期高原鼠兔斗殴行为强度. a、c 表示雄性和雌性的斗殴频次, b、d 表示雄性和雌性的斗殴行为持续时间. \*  $P < 0.05$   
Fig. 2 Fighting behaviors for plateau pikas during different reproductive seasons. a and c indicate the frequency of fight behaviors of males and females, respectively; b and d indicate the duration of fight behaviors of males and females, respectively. \*  $P < 0.05$

雌性高原鼠兔在整个繁殖季节中,不同时期间斗殴行为强度均无显著差异(频次:  $F = 0.61$ ,  $df = 5$ ,  $P > 0.05$ ; 持续时间:  $F = 1.09$ ,  $df = 5$ ,  $P > 0.05$ , 图 2c, d)。

## 2.2 斗殴行为强度性别差异

5月下旬至6月上旬,雄性组斗殴行为强度显著高于雌性组(频次:  $t = 3.18$ ,  $df = 17$ ,  $P = 0.006$ ; 持续时间:  $t = -3.14$ ,  $df = 17$ ,  $P = 0.006$ ); 其余各时期,雄性组和雌性组斗殴行为强度均无显著差异( $P > 0.05$ )。

高原鼠兔雄性和雌性个体进攻发起者的获胜次数均显著高于被进攻者(雄性:  $\chi^2 = 6.89$ ,  $df = 1$ ,  $P < 0.05$ ; 雌性:  $\chi^2 = 7.84$ ,  $df = 1$ ,  $P < 0.05$ , 图 3)。

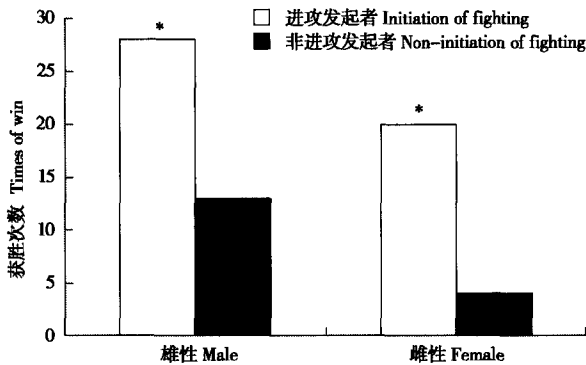


图3 高原鼠兔繁殖期进攻发起与获胜次数的关系。\*  $P < 0.05$

Fig. 3 Relationships between initiator of fight and times that individual won during the breeding seasons. \*  $P < 0.05$

## 2.3 斗殴行为对策

5月下旬至6月下旬,高原鼠兔雄性中鹰对策者比例下降,7、8月份为55%。5月下旬至6月上旬,高原鼠兔雌性中鹰对策者比例仅占0.8%,6月中旬至8月中旬维持在45%~55.6%。

表1 不同时期高原鼠兔种群中鹰对策者所占比例

Table 1 The proportions of aggressors in a population of plateau pikas during different periods

时期 Period		5月下旬 至6月上旬 Later May to early June	6月 中旬 Middle June	6月 下旬 Later June	7月上旬至 8月中旬 Early July to middle August
鹰对策者比例 Proportion of aggressors	雄性 Male	80.0%	65.4%	50.0%	55.0%
	雌性 Female	0.8%	55.6%	50.0%	45.0%

## 3 讨论

本研究表明,繁殖高峰期雄性高原鼠兔斗殴行为强度显著大于雌性,繁殖末期,雄性与雌性间斗殴行为强度无显著差异;繁殖高峰期雄性斗殴行为强度显著高于繁殖末期;而整个繁殖季节雌性个体斗殴行为强度无显著变化。动物雌雄个体斗殴强度的差异源于繁殖期个体分工的不同。雌性主要负责繁殖育幼,而雄性主司领域保护和配偶保卫。高原鼠兔的社群结构存在多态性,以多雄多雌制为主(王学高和 Smith, 1989),家群中一只雄性成体为优势个体,其他雄性为从属个体。优势个体拥有较高的交配权,从属个体在家群中具有较低或无交配权。为获得较高的繁殖适合度,从属个体可能会与其它家群的雌性成体交配。已有研究表明,雌性高原鼠兔成体能够与其它家群的入侵个体交配(王学高和戴克华, 1990),即发生“偷情”现象。因此,在长期的进化过程中,高原鼠兔形成雌性保卫交配策略(Storey *et al.*, 1995; Spritzer, 2005)。已有的研究表明繁殖高峰期雄性高原鼠兔血浆中睾丸激素含量达到最大,导致个体间打斗、追逐和驱赶等行为的发生频率显著增加(Benus, 1991; Li *et al.*, 1998; Korte, 2005),与本研究繁殖高峰期高原鼠兔攻击行为强度高于繁殖末期的结果一致。许多小哺乳动物繁殖高峰期雌性个体的睾丸激素含量及攻击行为强度亦会明显增加(Danato *et al.*, 2006),进而有利于提高后代的存活率(Sinn *et al.*, 2008)。尽管本研究繁殖盛期雌性高原鼠兔的攻击行为强度大于繁殖末期,但未达到显著水平,说明生活史对策因物种而存在较大的差异和多样性。

攻击行为水平较高的个体,通常具有很强的进攻性,更易攻击其它个体(Earley *et al.*, 2000),也往往是遭遇战中的获胜者。

动物生存的主要目的之一是获得较高的繁殖适合度。繁殖期雄性间的配偶资源竞争强度显著高于非繁殖期,因此,种群中鹰对策者比例越高。随着繁殖期的结束,雌性个体由性的可利用资源转回为潜在资源,为维系种群或家群的稳定性,鹰对策者比例下降,鸽对策者上升,雄性个体间斗殴行为强度降低。本研究结果与上述预测基本一致,说明性资源可利用性是决定种群鹰鸽对策比例的重要因素。

攻击行为是动物长期进化适应的结果,与诸多

环境条件和种群自身内部因素密切相关, 本文仅研究了繁殖时期高原鼠兔攻击行为特征, 证明其与性资源可利用性存在必然联系。但配偶资源是否与其它外部和内部因素存在耦合关系, 影响攻击行为的表达模式, 仍需进一步探索。

### 参考文献:

- Benus R F, Bohus B, Koolhaas J M, van Oortmerssen G A. 1991. Heritable variation for aggression as a reflection of individual coping strategies. *Experientia*, **47**: 1008 - 1019.
- Danato F R, Rizzi R, Moles A. 2006. Aggression and anxiety in pregnant mice are modulated by offspring characteristics. *Anim Behav*, **72**: 773 - 780.
- Duckworth R A, Badyaev A V. 2007. Coupling of dispersal and aggression facilitates the rapid range expansion of a passerine bird. *PNAS*, **104** (38): 15017 - 15022.
- Earley R L, Hsu Y, Wolf L L. 2000. The use of standard aggression testing methods to predict combat behavior and contest outcome in *Rivulus marmoratus* dyads (Teleostei: Cyprinodontidae). *Ethology*, **106** (8): 743 - 761.
- Ebensperger L A, Blumstein D T. 2007. Nonparental infanticide. In: Wolff J O, Sherman P W eds. *Rodent Societies: An Ecological and Evolutionary Perspective*. Chicago: University of Chicago Press, 267 - 279.
- Korte S M, Koolhaas J M, Wingfield J C, McEwen B S. 2005. The Darwinian concept of stress: benefits of allostasis and costs of allostatic load and the trade-offs in health and disease. *Neurosci Biobehav R*, **29** (1): 3 - 38.
- Koskela E, Mappes T, Ylonen H. 1997. Territorial behaviour and reproductive success of bank vole *Clethrionomys glareolus* females. *J Anni Ecol*, **66**: 341 - 349.
- Li Z W, Sun R Y, Du J Z. 1998. Seasonal reproductive cycles in male plateau pika (*Ochotona curzoniae*). *Acta Theriol Sin*, **18** (1): 42 - 49.
- Muller M N, Wrangham R W. 2004. Dominance, aggression and testosterone in wild chimpanzees: a test of the "the challenge hypothesis". *Anim Behav*, **67** (1): 113 - 123.
- Qu J P, Li K X, Yang M, Li W J, Zhang Y M, Smith A T. 2007. Seasonal dynamic pattern of spacial territory in social groups of plateau pikas (*Ochotona curzoniae*). *Acta Theriol Sin*, **27** (3): 215 - 220. (in Chinese)
- Qu J P, Liu M, Yang M, Zhang Y M, Ji W H. 2012. Reproduction of plateau pika (*Ochotona curzoniae*) on the Qinghai-Tibet plateau. *European J Wildlife Res*, **58**: 269 - 277.
- Renison D, Boersma P D, Van Buren A N, Martella M B. 2006. Agonistic behavior in wild male Magellanic penguins: when and how do they interact? *J Ethol*, **24** (2): 189 - 193.
- Saito C, Sato S, Suzuki S, Sugiura H, Agetsuma N, Takahata Y, Sasaki C, Takahashi H, Tanaka T, Yamagiwa J. 1998. Aggressive intergroup encounters in two populations of Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Primates*, **39** (3): 303 - 312.
- Sinn D L, While G M, Wapstra E. 2008. Maternal care in a social lizard: links between female aggression and offspring fitness. *Anim Behav*, **76** (4): 1249 - 1257.
- Smith A T, Smith H J, Wang X G, Yin X C, Liang J X. 1986. Social behavior of the steppe-dwelling black lipped pika (*Ochotona curzoniae*). *Acta Theriol Sin*, **6** (1): 13 - 44.
- Spritzer M D, Meikle D B, Solomon N G. 2005. Female choice based on male spatial ability and aggressiveness among meadow voles. *Anim Behav*, **69** (5): 1121 - 1130.
- Storey A E, French R J, Payne R. 1995. Sperm competition and mate guarding in meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*). *Ethology*, **101** (4): 265 - 279.
- Verbeek M E M, Boon A, Drent P J. 1996. Exploration, aggressive behaviour and dominance in pair-wise confrontations of juvenile male great tits. *Behav*, **133**: 945 - 963.
- Wang J L, Wei W H, Zhang Y M, Yin B F. 2005. Behavior patterns of plateau pika *Ochotona curzoniae* at different population densities. *Acta Zool Sin*, **51** (4): 598 - 607. (in Chinese)
- Wang X G, Dai K H. 1990. A study on the breeding area and the territorial behavior in plateau pika (*Ochotona curzoniae*). *Acta Theriol Sin*, **10** (3): 203 - 209. (in Chinese)
- Wang X G, Smith A T. 1989. Studies on the mating system in plateau pikas (*Ochotona curzoniae*). *Acta Theriol Sin*, **9** (3): 210 - 215. (in Chinese)
- Wei W H, Fan N C, Zhou W Y, Yang S M, Cao Y F. 2000. Aggressive behaviour of plateau pika in reproductive period. *Acta Zool Sin*, **46** (3): 278 - 286. (in Chinese)
- 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.
- 王学高, Smith A T. 1989. 高原鼠兔交配关系的研究. *兽类学报*, **9** (3): 210 - 215.
- 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.
- 曲家鹏, 李克欣, 杨敏, 李文靖, 张堰铭, Smith A T. 2007. 高原鼠兔家群空间领域的季节性动态格局. *兽类学报*, **27** (3): 215 - 220.
- 魏万红, 樊乃昌, 周文扬, 杨生妹, 曹伊凡. 2000. 繁殖期高原鼠兔的攻击行为. *动物学报*, **46** (3): 278 - 286.