

利用不育技术防治高原鼠兔的理论模型^{*}

刘汉武^{1,2,*} 周立¹ 刘伟¹ 周华坤¹

(¹中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001; ²中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要 高原鼠兔数量的激增加剧了高寒草甸的退化,采取化学灭杀的方法控制高原鼠兔,只能暂时降低高原鼠兔的数量,在较短的时间内种群又会恢复到原来的水平。本文从理论上探讨不育控制对高原鼠兔种群的影响,建立了具有性别结构的高原鼠兔种群的数学模型,探讨在不育控制中两性的不育率对种群动态的影响并比较不育控制与化学灭杀的区别。结果表明:不育控制比化学灭杀在抑制和消灭种群上都具有更好的效果;在不育控制中雌性的不育率具有更为重要的作用,所以在利用不育技术控制高原鼠兔时要特别注意雌性不育率。

关键词 不育控制;高原鼠兔;性别结构;灭杀;数学模型

中图分类号 Q145 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2008)07-1238-06

Theoretical model of *Ochotona curzoniae* control via contraception. LU Han-wu^{1,2}, ZHOU Li¹, LU Wei¹, ZHOU Hua-kun¹ (¹Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China; ²Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2008, 27(7): 1238-1243.

Abstract: The proliferation of plateau pika (*Ochotona curzoniae*) aggravates the degradation of alpine meadow, and rodenticides are commonly used to annihilate plateau pika. However, the poisoning program can only temporarily reduce the abundance of plateau pika, and the remnant population can recover rapidly. Therefore, to control plateau pika via contraception is considered. This paper discussed in theory how contraception control affects the population of plateau pika. Mathematical models of plateau pika with sexual structure were formulated to assess the effects of two sexes' contraception rates on the dynamics of plateau pika population, and to clarify the difference between contraception control and lethal control. It was indicated that contraception control would have better effects than lethal control on eliminating or depressing plateau pika population. In contraception control, the contraception rate of female is more important, and thus, more attention should be paid to it.

Key words: contraception control; *Ochotona curzoniae*; sexual structure; annihilation; mathematical model

高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 是一种主要分布于青藏高原的小型哺乳动物。草甸退化使其猖獗,它的数量激增又加剧草甸的退化。高原鼠兔(以下称鼠兔)啃食牧草,与放牧动物争夺食物,是包囊虫的中间宿主,它们的挖掘活动破坏土壤结构。尽管如此,鼠兔却是青藏高原的生态关键种,它为小型鸟

类(如褐背拟地鸦、雪雀、坚鸟)和蜥蜴提供巢穴,为小型肉食动物(如香鼬、艾虎、兔狲、赤狐、猎隼、大鵟、苍鹰、小猫头鹰)提供食物,它的挖掘有助于营养物质的循环,它还是一种新开发的实验动物。正由于鼠兔的双重作用,应加强对种群动态的监控和管理,使其保持适当的种群数量和空间分布,能发挥其关键种的作用,同时不对草甸造成破坏。

在鼠兔数量比较多的地方常采用化学灭杀的方法对其控制,事实说明,这种做法只能暂时降低鼠兔的数量,在较短的时间内鼠兔又会恢复到原来的水

* 中国科学院西部行动计划项目(KZCX2-XB2-06-02)、国家科技支撑项目(2006BAC01A02-01)和国家自然科学基金资助项目(30700563)。

** 通讯作者 E-mail: hanwuli@mwib.ac.cn

收稿日期: 2007-08-12 接受日期: 2008-03-18

平(梁杰荣等,1984)。在一个高寒草甸生态系统中鼠兔有其重要的生态学意义。骤然改变这一环节将会导致物质流、能流和信息流的紊乱。防治鼠兔既要注重经济效益,也必须兼顾生态效益。化学灭杀还可能威胁到非靶向动物、污染环境。于是人们开始考虑利用不育技术防治鼠兔。

不育控制就是借助某种技术或方法使雄性或(和)雌性绝育,或阻碍胚胎着床发育,甚至阻断幼体生长发育,以降低生育率,从而控制种群数量的增长。不育控制后,不育个体的竞争性繁殖干扰作用使种群内参与有效繁殖的个体数减少,进一步降低种群的出生率,延缓种群数量的恢复。不育个体除不再生殖外,还继续占有巢域,消耗资源,保持社群紧张,能够抑制种群快速恢复。不育可以通过结扎输卵管和输精管实现(张知彬等,2001),也可以投放含有不育剂的饵料,靶向动物通过取食而不育,不育剂如:甲基炔诺酮(张显理等,2005)、左炔诺孕酮、炔雌醚(张知彬等,2005)、棉酚、天花粉、雷公藤(王慧春和邵发道,2003)、环丙醇类衍生物(王西之等,2003)、 α -氯代醇(张知彬等,1997)、秋水仙素、丝裂霉素C、长春新碱(彭惠民等,1995)、莪术醇(巨海兰等,2006)等。有关利用不育技术防治鼠兔的研究还刚刚开始,魏万红等(1999a,1999b)研究了复合不育剂对鼠兔种群的控制作用,同时还研究了实施不育后鼠兔的攻击行为及激素水平的变化;巩爱歧等(2001)利用不育剂控制进行了鼠兔的野外实验,但未成功。

数学模型常被用来研究不育控制对种群动态的影响(张知彬,1995; Zhang, 2000; Shi *et al*, 2002)。但这些模型未考虑性别结构,一般都假设雌性和雄性有相同的不育率。本文建立了有性别结构的数学模型,研究两性的不育率分别对鼠兔种群动态的影响,并比较不育控制和化学灭杀的不同,以期利用不育技术防治高原鼠兔提供理论依据。

1 模型的建立

在利用不育技术控制有害动物时,竞争性繁殖干扰有很重要的作用。实际参与繁殖的雌性比例称为竞争性繁殖干扰系数,这个量与种群的婚配制度及交配行为有密切的关系。有关鼠兔的婚配制度说法不一。梁杰荣(1981)认为可能是一夫一妻制,王学高和 Smith(1989)研究表明,一夫一妻占

39.73%,一夫多妻占45.21%,二夫一妻或多妻占15.07%。本文假定鼠兔是一夫一妻制,如果雌性的不孕比例为 x ,雄性的不育比例为 y ,则能够成功繁殖的雌性和雄性比例分别为 $1-x$ 和 $1-y$,只有能够成功繁殖的雌性和雄性交配才能使雌性繁殖,所以雌性实际繁殖比例为 $(1-x)(1-y)$,用 α 表示竞争性繁殖干扰系数,即 $\alpha = (1-x)(1-y)$,显然 $0 < \alpha < 1$ 。

一个在自然状态下的鼠兔种群满足 Logistic 模型,它的内禀增长率 r 等于出生率 b 减去死亡率 d ,环境容纳量用 K 表示,种群整体密度表示为 N ,即:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

式中: $\frac{dN}{dt}$ 为种群密度 N 对时间 t 的导数,即种群的增长率; $r(1 - \frac{N}{K})$ 表示种群的实际增长率,由于种群是密度制约的,当种群密度增大时, $r(1 - \frac{N}{K})$ 减小,这可能是由于出生率减小,也可能是由于死亡率增加,更可能是由于前面两种情况同时以不同程度发生。这里要讨论的是不育控制下种群的动态,其中有一部分个体不能生育。基于以上原因,本文将 $r(1 - \frac{N}{K})$ 表示为 B 与 D 的差,这里 B 和 D 分别为实际的出生率和死亡率,即:

$$\begin{cases} B - D = r(1 - \frac{N}{K}) \\ B = b - \frac{rN}{K} \\ D = d + \frac{(1 - \alpha)rN}{K} \end{cases}$$

式中:参数满足 $0 < \alpha < 1$,这是因为当 $\alpha < 0$ 或 $\alpha > 1$ 时不符合实际。 $\alpha = 1$ 表示密度制约因素只作用于种群的实际出生率, $\alpha = 0$ 表示密度制约因素只作用于种群的实际死亡率, $0 < \alpha < 1$ 表示密度制约因素既作用于种群的实际出生率又作用于实际死亡率, α 越大表示密度制约因素对实际出生率 B 的影响越强。

用 F 表示种群中可生育雌性的数量, f 表示不育雌性的数量, M 表示可育雄性的数量, m 表示不育雄性的数量, α 表示雌性不育率, β 表示雄性不育率。假设个体不育后不会恢复繁殖能力,没有因食用不育剂后导致的额外死亡。可建立以下模型:



$$\begin{cases} F = \left[b - d - \frac{(b-d)(+1-)(F+M+f+m)}{K} \right] F \\ M = \left[b - \frac{(b-d)(F+M+f+m)}{K} \right] F - \left[d + \frac{(1-)(b-d)(F+M+f+m)}{K} \right] M \\ f = F - \left[d + \frac{(1-)(b-d)(F+M+f+m)}{K} \right] f \\ m = M - \left[d + \frac{(1-)(b-d)(F+M+f+m)}{K} \right] m \\ = \frac{F}{F+f} \left[1 - \left(\frac{m}{M+m} \right) \right] \end{cases} \quad (1)$$

这是有性别结构的、不同性别不育率不同的不育控制下鼠兔种群的动态模型。式中, F 为 F 的导数, 是可生育雌性的变化率, M 、 f 、 m 的含义类似。

在自然状态下, 即 $\mu = m = f = 0$, $\lambda = 1$ 时, 模型 (1) 为:

$$\begin{cases} F = \left[b - d - \frac{(b-d)(F+M)}{K} \right] F \\ M = \left[b - \frac{(b-d)(F+M)}{K} \right] F - \left[d + \frac{(1-)(b-d)(F+M)}{K} \right] M \end{cases} \quad (2)$$

这是在自然状态下种群的动态模型。

如果采用化学灭杀的方法控制种群, 模型为:

$$\begin{cases} F = \left[b - d - \frac{(b-d)(F+M)}{K} \right] F - \mu F \\ M = \left[b - \frac{(b-d)(F+M)}{K} \right] F - \left[d + \frac{(1-)(b-d)(F+M)}{K} \right] M - \mu M \end{cases} \quad (3)$$

式中, μ 为灭杀率。

2 模型分析

为简单起见, 在模型 (1) 中将 λ 看作常数, 可计算出其平衡点为 $O_1(0, 0, 0, 0)$, 当 $b - d - \frac{(b-d)(+1-)(F+M+f+m)}{K} > 0$ 时, 还有 $P_1\left(\frac{K}{+}, \frac{K}{+}, \frac{K}{+}, \frac{K}{+}\right)$, 其中 $\lambda = d + \frac{(1-)(b-d-)}{+1-}$, $\lambda = \frac{(b-d-)(K)}{2(+1-)(b-d)}$ 。当 $b - d - \frac{(b-d)(+1-)(F+M+f+m)}{K} > 0$ 时, 在 P_1 点处模型 (1) 的 Jacob 矩阵有特征根 $\lambda_1 = - \frac{(b-d-)(K)}{2(+1-)(b-d)} < 0$, $\lambda_2 = - \frac{(b-d-)(K)}{2(+1-)(b-d)} < 0$, 另外的

2 个特征根 λ_3 和 λ_4 满足: $\lambda_3 + \lambda_4 = - \frac{(b-d-)(K)}{2(+1-)(b-d)} - \frac{(1-)(b-d-)}{(+1-)(+1-)} < 0$ 和 $\lambda_3 \lambda_4 = (b-d-)(+1-)(+1-) > 0$, 这样 $\lambda_3 < 0$, $\lambda_4 < 0$, 从而 P_1 点局部渐进稳定。类似可以证明, O_1 点当 $b - d - \frac{(b-d)(+1-)(F+M+f+m)}{K} < 0$ 时局部渐进稳定, 当 $b - d - \frac{(b-d)(+1-)(F+M+f+m)}{K} > 0$ 时不稳定。

对模型 (2) 可计算出其平衡点为 $O_2(0, 0)$ 和 $P_2\left(\frac{K}{2}, \frac{K}{2}\right)$, 可以证明 O_2 不稳定, P_2 局部渐进稳定。

模型 (3) 的平衡点为 $O_3(0, 0)$, 当 $b - d > \mu$ 时还有平衡点 $P_3\left(\frac{1}{2}\left(1 - \frac{\mu}{b-d}\right)K, \frac{1}{2}\left(1 - \frac{\mu}{b-d}\right)K\right)$ 。可以证明, 当 $b - d < \mu$ 时 O_3 局部渐进稳定, 当 $b - d > \mu$ 时 O_3 不稳定, P_3 局部渐进稳定。

鼠兔的出生率和死亡率分别为: $b=0.749$ (严作良等, 2005), $d=0.3311$ (王学高和 Smith, 1988), K 取值 100, 这样种群的大小也就是占环境容纳量的百分比。

通过模拟可以得到前面 6 个平衡点在局部稳定时都是全局稳定的。在模型 (1) 中当 λ 是变量时, 种群的动态受初值影响, 没有平衡点。

在自然状态和灭杀控制下正平衡点处种群的大小分别为 K 和 $\left(1 - \frac{\mu}{b-d}\right)K$, 在不育控制下正平衡点处种群的大小为:

$$\frac{(b-d-)(K)}{(b-d)(+1-)} \quad (4)$$

在没有竞争性繁殖干扰, 即 $\lambda = 1$ 时, 式 (4) 为 $\left(1 - \frac{\mu}{b-d}\right)K$ 。通过比较可以知道灭杀控制和不育控制对降低种群大小都有明显作用, 当灭杀率 μ 和雌性不育率 λ 相等时控制效果相同。实际上竞争性

繁殖干扰是经常存在的,也就是 $\delta < 1$ 。由函数 $g(\delta)$ $= \frac{b-d-\delta}{\delta+1}$ 的导数 $g'(\delta) = \frac{b(1-\delta)(1-\delta) + d + \delta}{(\delta+1)^2}$ > 0 可以知道随 δ 的减小 (4) 式也减小,也就是在竞争性繁殖干扰存在的情况下雌性不育率和灭杀率相等时不育的控制效果更好。

另外,当雌性不育率 $\delta > b-d$ 时可以通过不育控制导致种群灭绝,当灭杀率 $\mu > b-d$ 时可以通过灭杀导致种群灭绝。由于竞争性繁殖干扰的存在,即 $\delta < 1$, 导致种群灭绝的雌性不育率要比灭杀率低。当 $\delta = \mu$ 时,不育控制可以花费更短的时间使种群灭绝 (图 1), 其中 $\delta = 0.5, \mu = 0.5, \delta = 0.4$, 这里及后面的时间单位为年。

通过控制使种群规模很低后,控制就要停止。这时原来为不育控制的种群按模型 (1) 发展, 其中参数 $\delta = 0, \mu = 0, \delta = 1$; 原来为灭杀控制的种群按模型 (2) 发展, 即在模型 (3) 中 $\mu = 0$ 。此时 2 个模型的正平衡点分别为 $P_1(K/2, K/2, 0, 0)$ 和 $P_3(K/2, K/2)$, 种群将趋向于这两点。通过模拟可知, 停止控制后种群都会很快达到环境容纳量, 但是原来为不育控制的种群在达到环境容纳量之前规模要小, 且停止控制时不育个体所占比例越高种群越小 (图 2)。图 2 中 $\delta = 0.5, \mu = 1$, 初始时雌雄都是 4。

在 P_1 和 P_3 处雄性和雌性的比都是 1:1, 可见, 尽管不育控制时不同性别的生育率不同, 无论是灭杀还是不育控制都不影响种群的性比, 这是因为无论那种情况新出生的个体的性比都是 1:1, 且没有和性别有关的死亡。

在不育控制的正平衡点 P_1 处种群规模随 δ 递

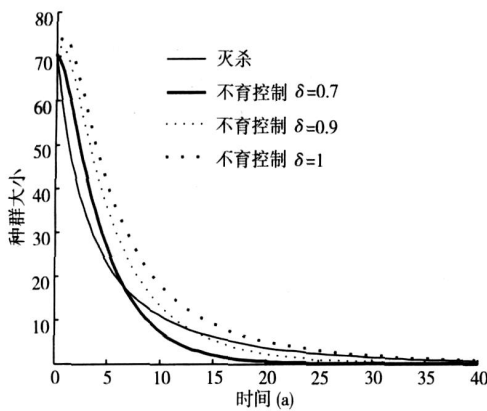


图 1 不育控制与灭杀导致种群灭绝的过程
Fig 1 Process of population extinction under contraception and lethal control, respectively

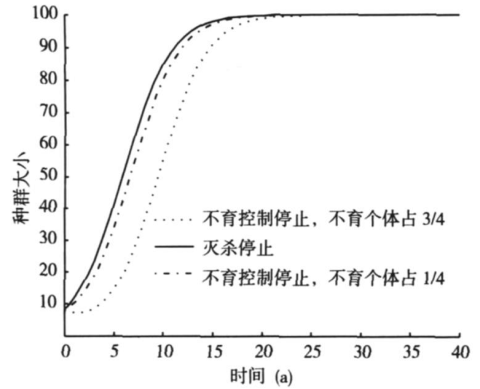


图 2 停止控制后种群动态
Fig.2 Population dynamics after stopping control

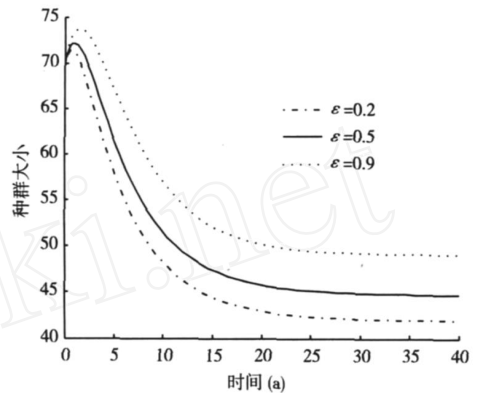


图 3 ϵ 对种群规模的影响
Fig.3 Influence of ϵ on population size

增, 也就是当 ϵ 更大时, 或说种群密度制约因素更多作用于出生率时, 种群规模会更大, 这种趋势也体现在种群的动态过程中, 这是因为 ϵ 较大时作为对种群减小的反应种群会生产更多新个体 (图 3), 其中 $\delta = 0.8, \mu = 0.1$ 。

在模型 (1) 的正平衡点 P_1 处只有雄性的数量受雌性不育率 δ 的影响, 而两性的数量及整个种群的规模都受雌性不育率 δ 的影响。更重要的是种群能否灭绝, 即 $b-d-\delta$ 是否小于零只与 δ 有关, 而与 μ 无关。可见在对种群进行不育控制时两性不育率的作用是不同的, 雌性不育率是一个更为重要的参数。有必要指出的是, 文章中在分析模型 (1) 时取 δ 为常数, 这种做法给分析带来方便的同时也掩盖了 δ 的作用。 δ 的值是由当时雌性的不孕比例和雄性的不育比例确定的, 而不孕不育比例受 δ 和 μ 的共同影响。尽管如此, 当 δ 变化时 δ 和 μ 作用的不对称性还是可以看到的。如图 4, 其中 $\mu = 0.5$ 。从图 4 还可看出, 在致使鼠兔种群灭亡或趋向于较低水平的过程中 δ 的作用要比 μ 大。

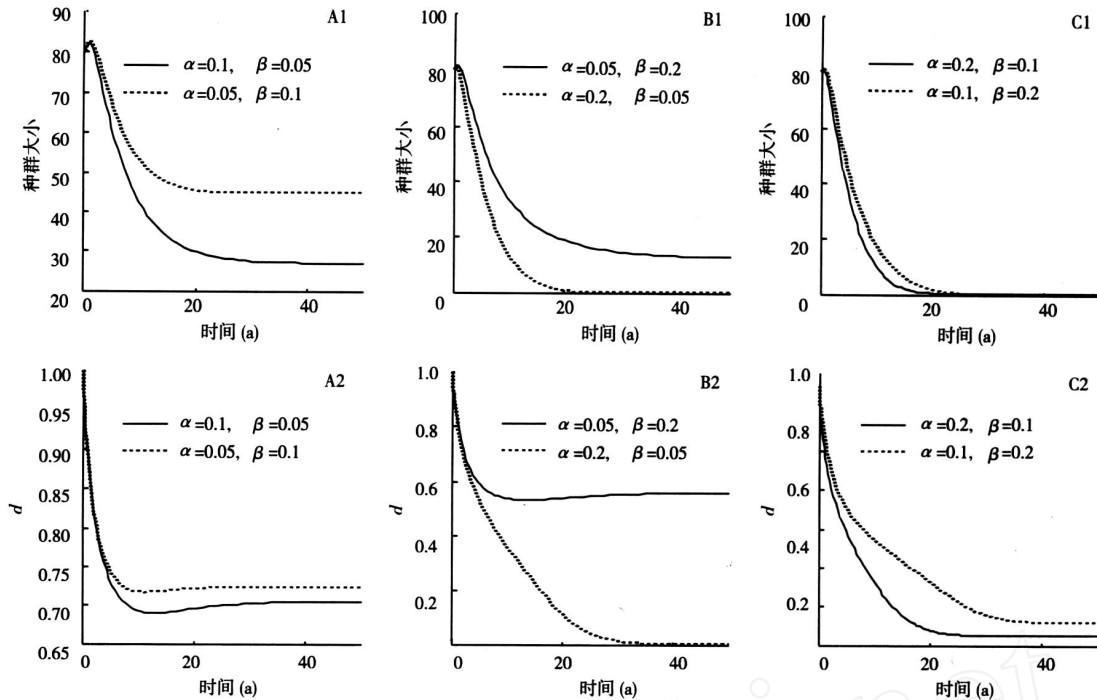


图 4 不育控制中雌性和雄性不育率作用的不对称性

Fig 4 Asymmetric effect of and in contraception control

A1、B1、C1 为鼠兔种群的整体规模；A2、B2、C2 为竞争性繁殖干扰系数的变化。

3 讨论

利用不育技术防治有害动物通常有 3 种方式：1) 释放不育昆虫种群到野外种群 (SIT) (夏大荣等, 1995)；2) 投放含不育剂的饵料, 靶向动物通过取食而不育；3) 以病毒为媒介的免疫不育 (VVIC) (Tyn-dale-Biscoe, 1994)。本文所研究的是第 2 种情况, 建立了有性别结构的鼠兔种群的不育控制模型。这一模型是连续的, 考虑了性别结构, 并且不同性别的不育率是不同的。以往的模型一般都是离散的, 没有考虑性别结构, 即使考虑了性别也假设两性的不育率相同或只对一种性别实施不育 (张知彬, 1995; Zhang, 2000; Shi *et al*, 2002)。本研究表明, 雌性不育率起着比雄性不育率更大的作用。其他一些模型可以看作这一模型的特殊情况。如果不区分性别, 就是这里 $\alpha = \beta$ 的情形; 如果只对雌性实施不育, 就是这里 $\alpha = 0, \beta > 0$ 的情形; 如果只对雄性实施不育, 就是这里 $\alpha > 0, \beta = 0$ 的情形。

当有害动物种群变得很大时才造成危害, 种群很小时, 作为生态系统中必要的一员, 发挥着它无可替代的生态作用。因此, 对有害动物不能简单的将其完全消灭, 而是应该使其保持适当的规模。从图 2 可以看出, 不育控制和灭杀停止后较小的高原鼠

兔种群会以很快的速度达到环境容纳量, 再次造成危害。所以不育控制和灭杀都只能暂时抑制种群, 不能使它保持适当的规模。要想将有害动物的危害彻底消除, 要考虑其他的治理措施。可以改变其栖息的环境, 使环境容纳量减小到适当的水平; 也可以控制食物链中它上面的和下面的环节, 使整个食物链或生态系统处于和谐的状态; 还可以考虑以病毒为媒介的免疫不育, 导致不育的病毒可以在有害动物种群中自己散播, 无须人类不断施加影响。

参考文献

- 巩爱歧, 张生合, 王孝发, 等. 2001. 鼠害控制综合配套技术实验研究. 青海草业, 10(2): 1-5
- 巨海兰, 马武星, 韩英, 等. 2006. 生物性不育剂防治林业鼠害试验. 青海农林科技, (4): 60-62
- 梁杰荣, 周立, 魏善武, 等. 1984. 高寒草甸灭鼠后鼠兔和鼢鼠数量恢复的数学模型. 生态学报, 4(1): 88-98
- 梁杰荣. 1981. 高原鼠兔的家庭结构. 兽类学报, 1(2): 159-165
- 彭惠民, 杨培, 段明松, 等. 1995. 口服药物对小鼠生育率的影响. 中国预防医学杂志, 29(5): 318
- 王慧春, 郇发道. 2003. 植物不育剂对害鼠繁殖的调节机制及利用. 陕西师范大学学报 (自然科学版), 31(专辑): 208-213
- 王学高, Smith AT. 1988. 高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 冬季自然死亡率. 兽类学报, 8(2): 152-156

- 王学高, Smith AT. 1989. 高原鼠兔交配关系的研究. 兽类学报, 9(3): 210-215.
- 王酉之, 马林, 陈东平, 等. 2003. 化学不育剂——环丙醇类衍生物控制鼠害: 灭鼠现场实验. 四川动物, 22(4): 215-217.
- 魏万红, 樊乃昌, 周文杨, 等. 1999a. 复合不育剂对高原鼠兔种群控制作用的研究. 草地学报, 7(1): 39-45.
- 魏万红, 樊乃昌, 周文杨, 等. 1999b. 实施不育后高原鼠兔攻击行为及激素水平变化的研究. 兽类学报, 19(2): 119-131.
- 夏大荣, 杨荣新, 顾伟平, 等. 1995. 应用辐射不育技术田间防治野蚕的研究. 中国生物防治, 11(2): 80-83.
- 严作良, 周立, 孙英, 等. 2005. 江河源区高寒草地高原鼠兔种群动态模式初步研究. 四川草原, (5): 17-19.
- 张显理, 唐伟, 顾真云, 等. 2005. 不育剂甲基炔诺酮对宁夏南部山区甘肃鼯鼠种群控制实验. 农业科学研究, 26(1): 37-39.
- 张知彬, 王淑卿, 郝守身, 等. 1997. 氯代醇对雄性大仓鼠的不育效果观察. 兽类学报, 17(3): 232-233.
- 张知彬, 王玉山, 王淑卿, 等. 2005. 一种复方避孕药物对围栏内大仓鼠种群繁殖力的影响. 兽类学报, 25(3): 269-272.
- 张知彬, 张健旭, 王福生, 等. 2001. 不育和“灭杀”对围栏内大仓鼠种群繁殖力和数量的影响. 动物学报, 47(3): 241-248.
- 张知彬. 1995. 鼠类不育控制的生态学基础. 兽类学报, 15(3): 229-234.
- Shi DZ, Wan XR, Davis SA, et al. 2002. Simulation of lethal control and fertility control in a demographic model for Brandt's vole *Microtus brandti*. *Journal of Applied Ecology*, 39: 337-348.
- Tyndale-Biscoe CH. 1994. Virus-vectored immunocontraception of feral mammals. *Reproduction, Fertility and Development*, 6: 281-287.
- Zhang ZB. 2000. Mathematical models of wildlife management by contraception. *Ecological Modelling*, 132: 105-113.
-
- 作者简介 刘汉武,男,1969年生,博士研究生,讲师。主要从事种群动力学研究,发表论文 5 篇。E-mail: hanwuliu@nwipb.ac.cn
- 责任编辑 刘丽娟
-