

高原鼠兔种群的性比

王金龙¹ 魏万红^{1,2,*} 张堰铭¹ 殷宝法¹ 曹伊凡¹

(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)

关键词: 高原鼠兔; 性比; 幼体;

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050(2004)02-0177-05

The Sex Ratio of Plateau Pika's Population

WANG Jinlong¹ WEI Wanhong^{1,2,*} ZHANG Yanming¹ YIN Baofa¹ CAO Yifan¹

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

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

Abstract: The sex ratio (♂/♀) of plateau pika's (*Ochotona curzoniae*) population was studied by re-captured method in the region of the Haibei Alpine Meadow Ecosystem Research Station, Northwest Institute of Plateau Biology, the Chinese Academy of Sciences from April of 2001 to August of 2002. The result showed that there was no significant difference from 1:1 in adult's sex ratio in whole breeding season, whereas the sex ratio of juvenile had some fluctuations among different age stages. The sex ratio of the second litter varied significantly from embryo to 60-day-old, but no difference at the first and the third litter. We concluded it was caused by conflict between maternal strategy and juvenile's strategy. No significant differences of sex ratio were found both in adult and juvenile between 2001 and 2002. The sex ratio of plateau pika before and after overwintering did not vary. In summary, we proposed that sex ratio of plateau pika's population was not influenced by exogenous factors, but some self-regulation mechanisms may be involved.

Key words: Plateau pika; Sex ratio; Juvenile

性比是反映动物种群的基本特征之一, 因此成为种群生态学的主要研究内容。就种群的性比而言, 在不同的物种、或同一物种在不同的时期和条件下都有极大的不同^[1~4]。性比的改变将影响动物的种群结构、家庭组成和交配关系, 也影响动物两性的配偶竞争、繁殖投入、繁殖成功以及性二型的分化等^[4~13]。在繁殖过程中, 动物可以采用改变性比的方法调节种群的密度和大小^[2,14,15]。同时, 动物的性比受多种因素的影响, 不仅存在季节、年间以及地理变化的差异, 而且受环境条件(如气温和降水量)的影响^[2~4]。捕食风险也是影响性比的主要因素。虽然许多动物出生时的性比是一样的, 但是, 由于捕食者在捕食猎物的过程中存在明显的选择性, 使其性比发生了明显的变化^[16]。对于动物种群性比的研究已有诸多报道, 其研究的动物包

括海蛇尾 (*Ophiactis savignyi*)^[5]、龙虾 (*Homarus gammarus*)^[6]、射毒蛙 (*Dendrobates pumilio*)^[9]、斑马雀 (*Taeniopygia guttata castanotis*)^[8]、褐家鼠 (*Rattus norvegicus*)^[17]等。高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 是青藏高原草地生态系统中的优势小哺乳类动物。有关高原鼠兔种群性比的研究, 国内学者有过涉及^[18,19], 但所作工作多是在高原鼠兔繁殖生态学研究中的静态描述, 对种群性比的年龄变化, 季节和年度变化及其与环境条件的关系等方面的研究尚缺详细的报道。本文通过对高原鼠兔种群性比的年间比较、不同胎次性比的分析和越冬对其性比影响的研究, 旨在探讨高原鼠兔的性比变化在其种群调节中的作用。

1 研究地点和方法

基金项目: 中国科学院知识创新工程试点项目 (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, 硕士研究生, 主要从事动物行为生态学研究。

收稿日期: 2003-02-27; 修回日期: 2003-06-02

* 通讯作者, E-mail: whwei@yzu.edu.cn

本研究于2001年4月至2002年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')进行。有关该地区的自然状况、植被和土壤结构已有报道^[19], 不再赘述。

2001年4月在定位站东南部约3 km处的高寒草甸中选择1块面积为1 hm²的样地, 用于动物的性比研究工作。样地植被以矮嵩草(*Kobresia humilis*)为建群种, 主要伴生有紫羊茅(*Festuca rubra*)、羊茅(*F. ovina*)、早熟禾(*Poa* spp.)、圆穗蓼(*Polygonum sphaerostachyum*)、异针茅(*Stipa aliena*)、火绒草(*Leontopodium nanum*)、雪白委陵菜(*Potentilla nivalis*)、苔草(*Carex* spp.)等。在研究区域内, 高原鼠兔的主要天敌动物有艾虎(*Mustela eversmanni*)、香鼬(*Mustela altaica*)、赤狐(*Vulpes vulpes*)和大鸮(*Buteo hemilasius*)等。实验开始时, 采用绳套捕捉法将样地内的高原鼠兔全部捕尽, 捕捉后的动物, 确定其性别, 采用耳标法和剪趾法双重标志, 待标志完毕, 在原捕捉点释放。在高原鼠兔各胎次幼体开始出地面活动时, 进行重捕, 每次新捕的动物采用相同的方法进行处理。2002年4月, 研究样地附近高原鼠兔的天敌动物数量明显增加, 一方面由于天敌动物的直接捕食作用使高原鼠兔的数量锐减, 另一方面高原鼠兔为了减轻捕食压力开始向其它区域扩散, 两样地中高原鼠兔的种群趋于崩溃。因此, 在高原鼠兔数量较高的其它区域重新设置1块面积为1 hm²的实验样地, 继续进行不同胎次、不同发育状况下高原鼠兔性比变化的研究。同时, 为了获得高原鼠兔胚胎期的性比资料, 在研究样地附近, 动物密度相同的区域, 每隔一段时间捕捉一

定数量的高原鼠兔, 带回实验室进行解剖。将已经成型容易区分性别的胚胎取出, 解剖, 根据胚胎的生殖器官(睾丸和卵巢)确定其性别。

幼体的胎次根据其体重和出洞时间来区分。据施银柱^[20]观察, 仔鼠出生后在洞内生活12 d, 即可出洞活动。因此将每胎幼体标志前12 d作为该胎次幼体的出生日期, 再取出生前10 d以内的解剖数据作为胚胎性比, 进行分析。

性比以雄性数量与雌性数量之比来表示, 即: 性比(Sex ratio, SR) = 雄/雌(Male/Female, /)。

利用SPSS 10.0软件包进行数据分析, 采用 χ^2 检验性比与理论值1:1的差异性, 用Mann-Whitney test检验不同年度间性比的差异性。越冬前后性比变化采用样本频率检验, 确定雄性个体在种群中比率的变化情况。 $P < 0.05$ 被认为差异显著。

2 结果

2.1 高原鼠兔种群性比的年间变化

2001年和2002年, 样方内的高原鼠兔标志重捕都为4次(表1, 表2)。两年内高原鼠兔成体性比在各个时期都趋于一致, 表现为1:1。2001年幼体的性比与成体相似, 4次标志均表现为1:1; 2002年幼体性比在第3次标记时(, 29; , 52)性比偏离1:1, 其它3次标记时均表现为1:1。

将2001年高原鼠兔的性比与2002年的性比进行比较, 结果表明, 它们性比没有明显差异(Mann-Whitney test, Adult, $P = 0.663$; Juvenile, $P = 0.289$) (图1, 2)

表1 2001年高原鼠兔的性比

Table 1 The sex ratio of plateau pika in 2001

| 时间 Time | 年龄 Age | 雄性 Male | 雌性 Female | 性比 SR | χ^2 值 χ^2 Value | P 值 P Value | |
|---------------------------|-------------|------------|--------------|----------|------------------------------|----------------|----|
| 第1次标记 First Recording | 成体 Adult | 29 | 33 | 0.88 | 0.145 | $P > 0.500$ | NS |
| 第2次标记 Second Recording | 成体 Adult | 15 | 14 | 1.07 | 0.000 | $P > 0.900$ | NS |
| 第3次标记 Third Recording | 成体 Adult | 19 | 26 | 0.73 | 0.800 | $P > 0.250$ | NS |
| 第4次标记 Fourth Recording | 成体 Adult | 22 | 20 | 1.10 | 0.024 | $P > 0.750$ | NS |
| | 幼体 Juvenile | 29 | 26 | 1.12 | 0.073 | $P > 0.750$ | NS |
| | 幼体 Juvenile | 56 | 45 | 1.24 | 0.990 | $P > 0.250$ | NS |
| | 幼体 Juvenile | 35 | 43 | 0.81 | 0.628 | $P > 0.250$ | NS |

NS: 表示性比不偏离1:1 NS means no significant difference from 1:1; SR: Sex ratio

表 2 2002 年高原鼠兔的性比

Table 2 The sex ratio of plateau pika in 2002

| 时间 Time | 年龄 Age | 雄性 Male | 雌性 Female | 性比 SR | χ^2 值 χ^2 Value | P 值 P Value | |
|-----------------------------|-------------|------------|--------------|----------|------------------------------|----------------|----|
| 第 1 次标记 First Recording | 成体 Adult | 21 | 27 | 0.78 | 0.521 | $P > 0.250$ | NS |
| | 幼体 Juvenile | 14 | 17 | 0.82 | 0.129 | $P > 0.500$ | NS |
| 第 2 次标记 Second Recording | 成体 Adult | 19 | 18 | 1.06 | 0.000 | $P > 0.900$ | NS |
| | 幼体 Juvenile | 31 | 33 | 0.94 | 0.016 | $P > 0.750$ | NS |
| 第 3 次标记 Third Recording | 成体 Adult | 16 | 15 | 1.07 | 0.000 | $P > 0.900$ | NS |
| | 幼体 Juvenile | 29 | 52 | 0.56 | 5.975 | $P < 0.025$ | S |
| 第 4 次标记 Fourth Recording | 成体 Adult | 13 | 11 | 1.18 | 0.042 | $P > 0.500$ | NS |
| | 幼体 Juvenile | 27 | 29 | 0.93 | 0.018 | $P > 0.500$ | NS |

S: 表示性比明显偏离 1:1; NS: 表示性比不偏离 1:1 S means significant difference from 1:1; NS means no significant difference from 1:1; SR: Sex ratio

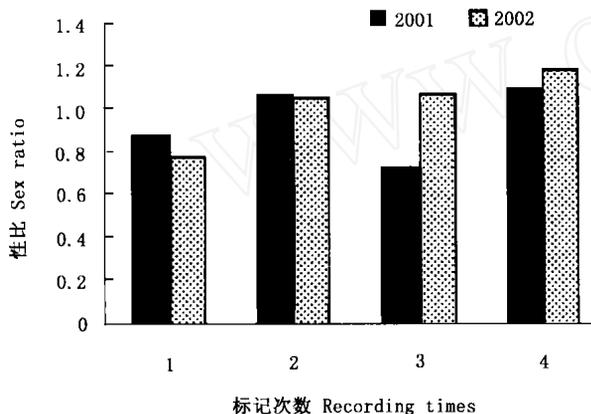


图 1 成体性比的年间比较

Fig. 1 The comparison of the Sex ratio of adults between 2001 and 2002

1. The first recording; 2. The second recording; 3. The third recording; 4. The fourth recording

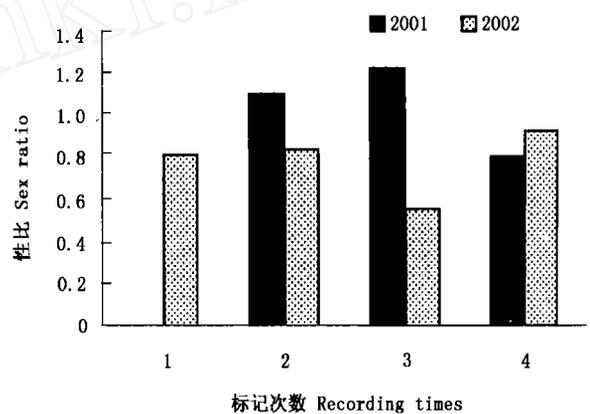


图 2 幼体性比的年间比较

Fig. 2 The comparison of the sex ratio of juveniles between 2001 and 2002

1. The first recording; 2. The second recording; 3. The third recording; 4. The fourth recording

2.2 越冬对高原鼠兔性比的影响

以 2001 年对照样方最后一次重捕时全部个体计算高原鼠兔越冬前的性比，而以 2002 年 4 月第一次重捕时对照样方中高原鼠兔的性比作为越冬后的资料，比较越冬前后高原鼠兔性比的变化。越冬

前和越冬后，高原鼠兔的性比均表现为 1:1 (表 3)，用样本频率检验越冬前后雄性在总体中的比率，结果显示，两个时期雄性比率没有显著变化 ($t = 0.686, P > 0.40$)。

表 3 高原鼠兔越冬性比变化

Table 3 The sex ratio variation of plateau pikas before and after overwintering

| 时间 Time | 雄性 Male | 雌性 Female | 性比 SR | χ^2 值 χ^2 Value | P 值 P Value | |
|-----------------------------|------------|--------------|----------|------------------------------|----------------|----|
| 越冬前 Before overwintering | 57 | 63 | 0.90 | 0.300 | $P = 0.584$ | NS |
| 越冬后 After overwintering | 18 | 27 | 0.67 | 1.800 | $P = 0.180$ | NS |

NS: 表示性比不偏离 1:1 NS means no significant difference from 1:1; SR: Sex ratio

2.3 高原鼠兔不同胎次中的性比

研究期间共解剖高原鼠兔 609 只，其中，临产

前雌体 25 只，得胚胎 88 只 (雄性胚胎 48 只，雌性胚胎 40 只)。根据容易分辨性别的临产前雌体的

胚胎确定性比, 其性比为 1.2 : 1, 统计检验表明, 雌雄二者数量不存在差异 (Mann - Whitney test, $P = 0.278$)。将所解剖的胚胎按不同胎次分组 (解剖雌体数分别为一胎 4 只, 二胎 14 只, 三胎 7 只), 再将胚胎性比与同胎次标志重捕样方 30 日龄、60

日龄时的性比比较 (表 4), 结果表明, 一、三胎性比在年龄间没有显著差异, 均表现为 1 : 1; 但是, 二胎性比发生显著变化, 胚胎期, 雄性多于雌性, 30 日龄时, 雌雄趋于一致, 60 日龄时, 雌性明显多于雄性。

表 4 2002 年高原鼠兔幼体不同年龄的性比变化

Table 4 The sex ratio variation among three age stages of plateau pikas in 2002

| 胎次 Generation of litter | 胚胎 Embryo | | | 30 天 30-day-old | | | 60 天 60-day-old | | |
|-------------------------------|-------------|----|----------|-----------------|----|----------|-----------------|----|----------|
| | 雄性 | 雌性 | 性比 SR | 雄性 | 雌性 | 性比 SR | 雄性 | 雌性 | 性比 SR |
| 第一胎 First litter | 7 | 8 | 0.88 | 14 | 17 | 0.82 | 25 | 23 | 1.09 |
| | $P = 0.796$ | | NS | $P = 0.590$ | | NS | $P = 0.773$ | | NS |
| 第二胎 Scend litter | 31 | 16 | 1.94 | 6 | 10 | 0.60 | 3 | 15 | 0.20 |
| | $P = 0.029$ | | S | $P = 0.317$ | | NS | $P = 0.005$ | | S |
| 第三胎 Third litter | 10 | 16 | 0.63 | 6 | 12 | 0.50 | 4 | 7 | 0.57 |
| | $P = 0.239$ | | NS | $P = 0.157$ | | NS | $P = 0.366$ | | NS |

S: 表示性比明显偏离 1 : 1; NS: 表示性比不偏离 1 : 1 S means significant difference from 1 : 1; NS means no significant difference from 1 : 1;

SR: Sex ratio

3 讨论

从我们的研究结果可以看出, 高原鼠兔的性比变化比较稳定, 基本为 1 : 1, 这与已有的研究一致^[17,18]。Boonstra 等在研究草甸田鼠 (*Microtus pennsylvanicus*) 时提出, 终身只繁殖一次的雄性动物由于需将大量时间和主要精力花费在竞争雌性配偶上, 因而雄性内的冲突非常激烈, 会造成生殖季节内雄性的大量死亡; 而一生可多次繁殖的动物由于其雄性有多次参与繁殖的机会, 其在一次竞争雌性失败时还有可能在下次生殖时获得机会, 故其对策为通过提高自身的存活来提高其适合度, 雄性内的冲突会相对缓和得多^[21]。高原鼠兔属于一年多次繁殖的动物, 每年能繁殖 2~4 胎。这样, 种群中处于相对从属地位的雄性高原鼠兔的最佳繁殖对策应该是提高自身的存活, 而不是同优势个体战斗以竞争配偶。从我们的研究结果也能看出这种趋势, 在整个生殖季节中, 成体的性比没有出现明显的偏向。

2002 年样方内二胎的性比发生显著变化, 雄性数量从胚胎期到 60 日龄时显著减少, 这种现象产生可能与二胎出生时所处的“尴尬”地位有关。在自然界, 动物一般对自己在一个生殖季节中最先产下的后代给予更多的照顾, 以使自己的后代能尽早地进入社群而不需要经历太多的竞争, 所

以, 一胎得到雌性成体的投资应该比其弟妹更多, 北美鼠兔就存在这种现象, 其第一胎的存活率远高于二胎^[22,23]。高原鼠兔的繁殖季节开始于 4 月上旬, 由于青藏高原冬季严酷的气候导致动物大量死亡, 此时大多数洞道系统由单个雄性和雌性占领^[23]。第一胎出生时, 种群密度还比较低, 社群内的竞争相对较低, 这样, 当一胎幼体长大后, 能够迅速地加入到家庭和社群中而不需要经历太多的斗争。而二胎幼体出生以后, 此时种群中既有越冬成体又有当年的一胎幼体, 种群内的社会压力会大得多, 因为雄性比雌性更具攻击性, 更多地参与“战斗”, 这样二胎雄性会因为与成体和一胎个体争夺资源、空间的争斗而死亡, 其性比也相应地发生变化。野外观察中, 也多次发现, 一胎幼体经常追击和捕杀二胎的幼体。因此, 二胎幼体的死亡率较高。第三胎出生时, 高原鼠兔已接近繁殖末期, 雄性睾丸开始萎缩, 雄性间为争夺资源、雌性的战斗程度会轻得多, 我们在实验样地观察中也发现, 7 月以后, 高原鼠兔之间的攻击行为比生殖季节早期明显较低, 同时, 雌性成体也因为繁殖接近结束, 可以把更多的精力放在照料、保护三胎幼体上, 从而三胎不会出现剧烈的死亡和性比变化。对褐家鼠的研究发现其幼仔性比偏向与雄性的性静止、交配时间长度有关, 褐家鼠雌性可以通过选择交配行为发生的时间来调整后代的性比以获得最大的繁殖成

功率^[17]。高原鼠兔二胎的胚胎中雄性多于雌性, 可能是因为与褐家鼠同样的机制。二胎中生产雄体多, 是母体的一种繁殖策略, 由于二胎的特别, 受到母体的关照较少, 而雄体的竞争性和攻击性高^[24], 这样母体可以通过多生产雄体来提高其后代在种群中的优势地位, 也许还可以提高成活率, 但是正是由于雄性攻击性高, 其死亡率也增加, 导致幼体的性比发生偏离。母体策略和幼体策略的冲突导致了高原鼠兔二胎幼体性比的波动。

总之, 高原鼠兔的性比在整个生殖季节中基本保持稳定, 不受越冬等外界因子的影响, 也不具年间变化。而高原鼠兔幼体各胎次的性比在不同年龄阶段存在显著差异, 是由于母体繁殖策略和幼体生存策略的冲突造成的, 这种内部调节机制是动物长期进化的结果, 对于调节高原鼠兔种群的数量具有重要的意义。

参考文献:

- [1] 孙儒泳. 动物生态学原理 [M]. 北京: 北京师范大学出版社, 2001.
- [2] 鲍伟东, 王德华, 王祖望, 周延林, 王利民. 内蒙古库布齐沙地和呼和浩特平原黑线仓鼠种群繁殖特征的比较 [J]. 动物学研究, 2001, **36** (1): 15 - 18.
- [3] 李金钢, 王廷正. 甘肃鼯鼠种群性比的研究 [J]. 动物学研究, 1999, **20** (6): 431 - 434.
- [4] Tershy B R, Croll D A. Parental investment, adult sex ratios, and sexual selection in a socially monogamous seabird [J]. *Behav Ecol Sociobiol*, 2000, **48**: 52 - 60.
- [5] McGovern M T. Sex-ratio bias and clonal reproduction in the Brittle Star *Ophiactis savignyi* [J]. *Evolution*, 2002, **56** (3): 511 - 517.
- [6] Debuse V J, Addison J T, Reynolds J D. The effects of sex ratio on sexual competition in the European lobster [J]. *Anim Behav*, 1999, **58** (5): 973 - 981.
- [7] Jirotkul M. Operational sex ratio influences female preference and male-male competition in guppies [J]. *Anim Behav*, 1999, **58** (2): 287 - 294.
- [8] Burley N T, Calkins J D. Sex ratios and sexual selection in socially monogamous zebra finches [J]. *Behav Ecol*, 1999, **10** (6): 626 - 635.
- [9] Pröhl H. Population differences in female resource abundance, adult sex ratio, and male mating success in *Dendrobates pumilio* [J]. *Behav Ecol*, 2002, **13** (2): 175 - 181.
- [10] Dearborn D C, Anders A D, Parker P G. Sexual dimorphism, extrapair fertilizations, and operational sex ratio in great frigatebirds [J]. *Behav Ecol*, 2001, **12** (6): 746 - 752.
- [11] Kristoffersen J B, Salvenes A G V. Sexual size dimorphism and sex ratio in muller's pearlside (*Maurollicus muelleri*) [J]. *Marine Biol*, 2001, **138**: 1087 - 1092.
- [12] Hardy I C W, Mayhew P J. Sex ratio, sexual dimorphism and mating structure in bethylid wasps [J]. *Behav Ecol Sociobiol*, 1998, **42**: 383 - 395.
- [13] Hakoyama H, Matsubara N, Aguchi K. Female-biased operational sex ratio of sexual host fish in a gynogenetic complex of carassius auratus [J]. *Popul Ecol*, 2001, **43**: 111 - 117.
- [14] 卢浩泉, 李玉春, 张学栋. 黑线仓鼠种群年龄组成及其数量季节消长的研究 [J]. 兽类学报, 1987, **7** (1): 28 - 34.
- [15] 杨荷芳, 王淑卿. 鼠类种群密度、性比对其数量的调节作用 I. 不同密度、性比对雌小白鼠繁殖的作用 [J]. 兽类学报, 1984, **4** (4): 301 - 309.
- [16] Hornig L E, McClintock M K. Male sexual rest affects litter sex ratio of newborn Norway rats [J]. *Anim Behav*, 1996, **51** (5): 991 - 1005.
- [17] 沈世英, 陈一耕. 青海省果洛大武地区高原鼠兔生态学初步研究 [J]. 兽类学报, 1984, **4** (2): 107 - 115.
- [18] 张承德. 高原鼠兔繁殖特征 [J]. 东北林业大学学报, 2001, **29** (3): 90 - 92.
- [19] 杨福园. 青海高寒草甸生态系统定位站的自然地理概况 [A]. 见: 夏武平主编. 高寒草甸生态系统 [C]. 兰州: 甘肃人民出版社, 1982. 1 - 8.
- [20] 施银柱, 樊乃昌, 王学高, 何新桥. 高原鼠兔种群年龄和繁殖的研究 [A]. 灭鼠和鼠类生物研究报告第三集 [C], 北京: 科学出版社, 1978. 104 - 117.
- [21] Boonstra R, Boag P T. Spring declines in *Microtus pennsylvanicus* and the role of steroid hormones [J]. *J Anim Ecol*, 1992, **62**: 339 - 352.
- [22] Miller J S. Success of reproduction in pikas, *Ochotona princeps* (Richardson) [J]. *J Mamma*, 1974, **55** (3): 527 - 542.
- [23] Smith A T. Patterns of pika (Genus *Ochotona*) life history variation [M]. In: Boyce M S. Evolution of Life Histories: Theory and Patterns from Mammals. Yale University Press, 1988. 233 - 256.
- [24] 魏万红, 樊乃昌, 周文扬, 杨生妹, 曹伊凡. 繁殖期高原鼠兔的攻击行为 [J]. 动物学报, 2000, **46** (3): 278 - 286.