

# 赤狐气味对高原鼠兔繁殖的影响

魏万红<sup>1,2</sup> 曹伊凡<sup>1</sup> 张堰铭<sup>1</sup> 殷宝法<sup>1</sup> 王金龙<sup>1</sup>

(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)

**摘要:** 在野外条件下, 利用赤狐的粪尿气味增加高原鼠兔的捕食风险, 研究捕食风险对高原鼠兔繁殖的影响。结果表明, 作为衡量高原鼠兔繁殖投入大小的定量指标, 成体高原鼠兔的体重变化在捕食风险处理样方与对照样方之间没有明显的不同, 随着繁殖期的延长, 两样方内雌雄个体的体重均显著减少, 说明捕食风险对高原鼠兔的繁殖投入无明显影响, 因此, 捕食风险对幼体的生长、发育也无明显的作用。捕食风险增加后, 高原鼠兔平均每个雌性成体拥有的后代数目、性比和居留率与对照样方比较均无明显不同, 但是由于扩散等原因使每个雄性成体拥有的后代数、繁殖期结束后幼体的性比有明显的差异。以上结果并未显示出捕食者气味作为捕食风险对高原鼠兔的繁殖产生抑制作用, 其主要原因是捕食风险的类型不同和研究期间高原鼠兔本身承受的捕食风险较大, 高原鼠兔可能通过行为变化调节捕食风险增加对其产生的不利影响。

**关键词:** 高原鼠兔; 捕食风险; 气味; 繁殖抑制; 赤狐

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000 - 1050 (2004) 02 - 0145 - 07

## The Influence of Red Fox s Odor on the Reproduction of the Plateau Pika

WEI Wanhong<sup>1,2</sup> CAO Yifan<sup>1</sup> ZHANG Yanming<sup>1</sup> YIN Baofa<sup>1</sup> WANG Jinlong<sup>1</sup>

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

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

**Abstract:** The influence of the predation risk by using feces and urine of the red fox on the reproduction of the plateau pika (*Ochotona curzoniae*) was studied and the reproduction suppression hypothesis was verified in the field. The results showed that the body weight of the pika, which was the index to assess the reproduction investment of the pika, has no significant difference between treatment and control plots. The red fox s odor could not influence the reproduction investment of the pika. During the early period of their reproduction, both of male and female obviously increased their reproduction investment, but the investment of female was much higher than that of male during the late period of reproduction, because the male finished his mating activity and spent less time to care for the offspring than female. The reproductive success of the female, sexual ratio and resident rate for plateau pika have no difference between the treatment and control plots, but the reproductive success of male and the sexual ratio of the offspring for plateau pika were different between two plots. The pika could make decision and behaviorally decrease the predation risk. The results did not supported the reproduction suppression hypothesis and the predation risk did not suppress the reproduction of the plateau pika significantly.

**Key words:** Plateau pika (*Ochotona curzoniae*); Predation risk; Odor; Reproduction suppression; Red fox (*Vulpes vulpes*)

捕食者与猎物之间的相互关系是生态学与动物行为学研究的主要内容之一。捕食作用可直接调节猎物的种群密度, 也可通过影响猎物的怀孕率、性比、种群结构等间接地对猎物种群进行调节<sup>[1,2]</sup>。

迄今为止, 已有许多学者研究了捕食风险对猎

物繁殖的影响。同一猎物面临不同的捕食风险时有不同的繁殖对策, 而不同的猎物在相同捕食风险条件下的繁殖对策也表现出明显的差异, 一些动物在捕食风险增加后通过行为调节降低捕食风险, 其繁殖活动不受捕食风险的影响。也有研究表明, 捕食

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

作者简介: 魏万红 (1963 - ), 男, 博士, 教授, 主要从事动物行为生态学研究. Email: whwei @yzu.edu.cn

收稿日期: 2003 - 10 - 17; 修回日期: 2004 - 02 - 19

风险对猎物的繁殖有抑制作用,在捕食风险存在时,猎物通过内分泌的调节而改变繁殖周期或动情期,或通过减少交配活动抑制繁殖<sup>[3-7]</sup>。目前,有关捕食者对猎物繁殖和种群调节作用的研究主要在实验室模拟和围栏条件下进行,所采用的方法主要是直接去除或增加捕食者以改变捕食风险的大小,或以捕食者的气味和鸣叫声增加捕食风险的大小<sup>[5,8]</sup>。

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,其捕食者主要有香鼬 (*Mustela altaica*)、艾鼬 (*M. eversmanni*)、赤狐 (*Vulpes vulpes*)、大鵟 (*Buteo hemilasius*)、猎隼 (*Falco cherrug*) 和红隼 (*F. tinnunculus*) 等,因此,作为高寒草甸生态系统中食物链的主要组成部分和维持生态系统稳定性的高原鼠兔承受高的捕食风险。边疆晖等<sup>[9]</sup>采用增加地表覆盖物的方法研究了捕食风险对高原鼠兔栖息地选择的影响,魏万红等<sup>[10]</sup>在研究香鼬的繁殖行为与取食行为时确定了香鼬对高原鼠兔种群数量的控制作用。有关捕食者本身及气味等捕食风险对高原鼠兔的繁殖影响的研究迄今尚无报道。本文在野外自然条件下利用捕食者赤狐的粪尿气味模拟增加高原鼠兔的捕食风险,测定捕食风险对高原鼠兔的繁殖投入、繁殖成功、性比、居留率及幼体生长发育的影响,探讨赤狐气味对高原鼠兔产生繁殖抑制的机制和高原鼠兔面临捕食风险时的权衡策略,验证捕食风险对动物繁殖抑制的假说。

## 1 研究地点和方法

本项研究于2001年4月至2002年5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。2001年4月,在高原鼠兔密度较高的区域选取面积均为1 hm<sup>2</sup>的两样方,分别作为捕食风险处理样方和对照样方。两样方相距500 m。两样方的地形一致,植被类型均为矮嵩草 (*Kobresia humilis*) 草甸,对照样方中高原鼠兔的种群密度为68只/hm<sup>2</sup>,捕食风险处理样方中高原鼠兔的种群密度为61只/hm<sup>2</sup>,两样方中除了少许高原鼯鼠 (*Myospalax baileyi*) 的土丘外,均未捕获其它鼠类。因此,实验前两样方的地貌特征、植被类型、高原鼠兔的种群密度及鼠类群落基本相同。首先,采用绳套捕捉高

原鼠兔,对捕获个体称量体重,确定性别,记录繁殖状态,然后,采用耳标法和剪趾法双重标志捕获个体并在原捕捉点释放。第1次标志后,在捕食风险处理样方以10 m ×10 m的方格设置赤狐气味源站,每站放入约50 g新鲜的赤狐粪尿,每隔1周更换新鲜的赤狐粪尿。在对照样方中不作任何处理。在高原鼠兔新生幼体开始地面活动时进行重捕和标志。本项研究中所观察的行为主要包括以下几个变量。移动 (Moving): 高原鼠兔从草地某一点移动到另一点;观察 (Observing): 高原鼠兔四肢着地,蹲坐在草地上或在取食过程中的抬头观望;鸣叫 (Calling): 高原鼠兔发出的鸣叫声,包括短鸣和长鸣;取食 (Feeding): 高原鼠兔为消费而采集和咀嚼食物的过程;社会行为 (Social behaviours): 指与其它个体发生关系的一些行为,包括接触、修饰、哺乳、交配、追逐、搏斗等。捕食风险处理样方中高原鼠兔的行为观察分两个时期,即放入新鲜赤狐粪尿后的第1天和第5天,而对照样方中高原鼠兔的行为观察在同一周内任选。每次观察选定高原鼠兔活动的高峰期07:00~11:00时和16:00~19:00时进行,首先,根据耳标颜色和染色位置确定观察个体的性别及编号,然后采用目标动物抽样法记录10 min内各变量发生的频次,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,由此计算10 min内高原鼠兔的平均移动距离。

高原鼠兔的繁殖投入以体重和繁殖成功 (Reproductive success) 度量<sup>[11,12]</sup>。Hoogland<sup>[12]</sup>以幼体开始地面活动时的数量计算成体的繁殖成功,但是,在高原鼠兔的繁殖过程中,家族中幼体的所属关系难以确定,因此,以幼体开始地面活动时平均每个成体拥有的后代数计算高原鼠兔的繁殖成功。

利用 Statistic 4.5 软件包进行数据分析。采用多因素方差分析 (MNOVA) 对两样方中不同时期高原鼠兔的体重变化进行检验,采用单因素方差分析 (ANOVA) 对两样方间高原鼠兔的体重、同一时期雌雄个体体重的差异及高原鼠兔的行为变量进行检验,利用  $\chi^2$  检验确定处理样方与对照样方之间繁殖成功、性比及居留率的差异。文中体重数值以平均数 ± 标准误差 (Mean ± SE) 表示,以  $P < 0.05$  作为差异显著的标准。

## 2 结果

### 2.1 赤狐气味对高原鼠兔行为的影响

将高原鼠兔的行为在捕食风险处理样方中赤狐气味源被放置后的第 1 天与第 5 天之间比较 (表 1), 高原鼠兔的移动频次、移动距离和社会行为频次在两个时期均无明显的差异 ( $F(1, 118) = 0.915, P = 0.341$ ;  $F(1, 118) = 0.471, P = 0.494$ ;  $F(1, 118) = 0.863, P = 0.355$ ), 但是, 高原鼠兔的观察频次、鸣叫频次和取食频次在两个时期均有显著的不同 ( $F(1, 118) = 5.967, P = 0.016$ ;  $F(1, 118) = 8.004, P = 0.005$ ;  $F(1, 118) = 28.689, P = 0.000$ )。与对照样方中高原鼠兔的行为比较, 在捕食风险处理样方中赤狐气味被放置后的第 5 天, 高原鼠兔的移动频次、平均移动

距离均明显低于对照样方中 ( $F(1, 124) = 8.448, P = 0.004$ ;  $F(1, 124) = 5.491, P = 0.004$ ), 鸣叫频次显著高于对照样方中 ( $F(1, 124) = 7.659, P = 0.007$ ), 而观察频次、取食频次和社会行为频次与对照样方中基本相同 ( $F(1, 124) = 3.251, P = 0.073$ ;  $F(1, 124) = 0.163, P = 0.687$ ;  $F(1, 124) = 2.363, P = 0.127$ )。这表明赤狐的气味作为捕食风险对高原鼠兔的行为有一定程度的影响, 高原鼠兔通过减少移动、降低取食活动、增加观察和鸣叫的频次以减少捕食风险, 放置的赤狐气味在第 5 天时仍对高原鼠兔的行为有影响。

表 1 不同条件下高原鼠兔的行为比较

Table 1 The comparison of behaviors of plateau pika in different conditions

行为变量 Behavioural variable	处理 Treatment 第 1 天 First day (N = 56)	处理 Treatment 第 5 天 Fifth day (N = 64)	对照 Control (N = 62)
移动频次 Moving frequency	4.250 ±0.572	3.578 ±0.426	5.806 ±0.643
移动距离 (m) Moving distance (m)	1.140 ±0.121	1.022 ±0.122	1.503 ±0.166
观察频次 Observing frequency	8.393 ±0.809	5.922 ±0.628	7.640 ±0.723
鸣叫频次 Calling frequency	2.375 ±0.402	1.141 ±0.206	0.500 ±0.100
取食频次 Feeding frequency	0.339 ±0.138	2.359 ±0.331	2.161 ±0.362
社会行为频次 Social behavioral frequency	0.500 ±0.105	0.359 ±0.108	0.661 ±0.166

## 2.2 赤狐气味对高原鼠兔体重的影响

繁殖是动物消耗能量较高的一种活动, 因此, 动物的体重会明显下降 (表 2)。以体重作为衡量高原鼠兔繁殖投入的一个定量指标, 对捕食风险处理样方与对照样方之间的体重变化以及不同时期之间的体重进行方差分析, 结果表明, 在三个时期, 雌雄成体的体重变化均明显不同 ( $F = 99.111, df = 2, 135, P = 0.000$ ;  $F = 29.639, df = 2, 92, P = 0.000$ ), 而在对照样方与捕食风险处理

样方之间, 雌雄成体的体重均无明显的差异 ( $F = 2.630, df = 1, 135, P = 0.107$ ;  $F = 0.386, df = 1, 92, P = 0.536$ )。同时, 对 5 月 30 日至 6 月 3 日雌雄个体的体重进行分析, 在性别间没有明显差异 ( $F = 2.161, df = 1, 100, P = 0.145$ ), 而分别对 7 月 10~24 日和 8 月 19~25 日雌雄个体的体重进行比较, 雄性个体的体重均明显高于雌性个体 ( $F = 8.488, df = 1, 67, P = 0.005$ ;  $F = 47.386, df = 1, 65, P = 0.000$ )。

表 2 不同时期捕食风险处理样方与对照样方中成体高原鼠兔的体重 (g)

Table 2 The body weight of adult plateau pika in predation risk treatment and control plots during different periods (g)

时期 Period	处理 Treatment		对照 Control	
	F	M	F	M
5 月 30 日 ~ 6 月 3 日 30th May - 3rd June	166.433 ±2.778 (N = 30)	165.686 ±2.306 (N = 35)	162.667 ±1.725	(N = 24)
7 月 10 ~ 24 日 10th - 24th July	141.867 ±2.556 (N = 15)	149.200 ±5.185 (N = 10)	136.769 ±3.446 (N = 26)	148.790 ±2.002 (N = 19)
8 月 19 ~ 25 日 19th - 25th Aug.	131.667 ±1.626 (N = 15)	144.400 ±3.807 (N = 10)	125.800 ±2.368 (N = 20)	143.000 ±2.331 (N = 22)

F: 雌性 Female; M: 雄性 Male

亲代在育幼过程中的繁殖投入对其幼体的生长发育有重要作用。在捕食风险处理样方与对照样方之间,成体高原鼠兔体重的无差异性也反映出繁殖投入的相同性,因此,赤狐气味对高原鼠兔幼体的生长、发育不会有明显的影响(表3)。雄性幼体的体重变化在三个时期有明显的不同( $F = 259.937$ ,  $df = 2, 24$ ,  $P = 0.000$ ),而在对照样方与

捕食风险处理样方之间的差异没有达到显著水平( $F = 3.687$ ,  $df = 1, 241$ ,  $P = 0.056$ );同样,雌性幼体的体重变化在三个时期也有明显的不同( $F = 165.760$ ,  $df = 2, 223$ ,  $P = 0.000$ ),而在对照样方与捕食风险处理样方之间没有明显不同( $F = 1.005$ ,  $df = 1, 223$ ,  $P = 0.317$ )。

表3 不同时期捕食风险处理样方与对照样方中幼体高原鼠兔的体重(g)

Table 3 The body weight of offspring plateau pika in predation risk treatment and control plots during different periods (g)

时期 Period	处理 Treatment		对照 Control	
	F	M	F	M
5月30日~6月3日 30th May - 3rd June	80.207 ±2.696 (N = 29)	66.323 ±4.470 (N = 31)	73.744 ±3.151 (N = 43)	75.600 ±3.465 (N = 35)
7月10~24日 10th - 24th July	121.500 ±4.523 (N = 32)	127.293 ±4.087 (N = 41)	121.622 ±3.687 (N = 45)	133.196 ±2.278 (N = 56)
8月19~25日 19th - 25th Aug.	130.324 ±1.705 (N = 37)	137.042 ±1.819 (N = 48)	129.116 ±1.461 (N = 43)	136.056 ±1.577 (N = 36)

F: 雌性 Female; M: 雄性 Male

### 2.3 赤狐气味对高原鼠兔繁殖成功的影响

繁殖成功是衡量物种繁殖投入大小的一个定量指标,也是衡量物种适合度的一个主要标准。2001年,捕食风险处理样方与对照样方中高原鼠兔的种群结构如表4所示。由表4中数据计算雌雄高原鼠兔的繁殖成功。在对照样方中,平均每个雌性高原鼠兔的繁殖成功在三个时期分别为2.23只、3.89只和3.95只,每个雄性高原鼠兔的繁殖成功在三个时期分别为3.25只、5.32只和3.59只;在捕食风险处理样方中,平均每个雌性高原鼠兔的繁殖成

功在三个时期分别为2.00只、4.87只和5.67只,雄性高原鼠兔的繁殖成功在三个时期分别为4.62只、7.30只和8.50只。以对照样方中高原鼠兔的繁殖成功作为期望值,以捕食风险处理样方中高原鼠兔繁殖成功作为观察值,对两样方中雌雄高原鼠兔的繁殖成功进行检验,结果表明,雌性成体的繁殖成功在两样方间无明显的不同( $\chi^2 = 1.070$ ,  $P < 0.601$ ),而雄性成体的繁殖成功在两样方间有明显的差异( $\chi^2(2) = 8.030$ ,  $P < 0.018$ )。

表4 捕食风险处理样方与对照样方中高原鼠兔的种群结构(只/hm<sup>2</sup>)

Table 4 The population structure of plateau pika in predation risk treatment and control plots (Ind./hm<sup>2</sup>)

时期 Period	处理 Treatment				对照 Control			
	AF	AM	OF	OM	AF	AM	OF	OM
5月30日~6月3日 30th May - 3rd June	30	13	29	31	35	24	43	35
7月10~24日 10th - 24th July	15	10	32	41	26	19	45	56
8月19~25日 19th - 25th Aug.	15	10	37	48	20	22	43	36

AF: 雌性成体 Female adult; AM: 雄性成体 Male adult; OF: 雌性幼体 Female offspring; OM: 雄性幼体 Male offspring

### 2.4 赤狐气味对高原鼠兔性比的影响

2001年,对照样方中,成体高原鼠兔在三个

时期的性比( $\frac{\text{雄}}{\text{雌}}$ )分别为0.59、0.58、0.48,幼体在三个时期的性比分别为0.55、0.45、

0.54; 捕食风险处理样方中, 成体高原鼠兔在三个时期的性比分别为 0.70、0.60、0.60, 幼体在三个时期的性比分别为 0.48、0.44、0.44。以对照样方中各时期的性比乘以捕食风险处理样方中同一时期捕获成体或幼体的数量计算对照样方中各时期雌雄成体或幼体的理论值, 以捕食风险处理样方中同期捕获的成体或幼体数量为观察值进行检验, 结果表明, 三个时期内的成体性比在对照样方与捕食风险处理样方之间均无明显差异 ( $\chi^2 = 1.943$ ,  $P < 0.163$ ;  $\chi^2 = 0.051$ ,  $P < 0.821$ ;  $\chi^2 = 1.535$ ,  $P < 0.265$ ), 前两个时期内, 幼体的性比在对照样方与捕食风险处理样方之间也无明显的不同 ( $\chi^2 = 1.122$ ,  $P < 0.290$ ;  $\chi^2 = 0.015$ ,  $P < 0.902$ ), 而第三个时期内, 幼体的性比在对照样方与捕食风险处理样方之间的差异达到显著的水平 ( $\chi^2 = 4.076$ ,  $P < 0.044$ )。2002 年 4 月的调查结果表明, 在对照样方中雌性高原鼠兔 15 只, 雄性高原鼠兔 8 只, 其性比为 0.65, 在捕食风险处理样方中雌性高原鼠兔 12 只, 雄性高原鼠兔 7 只, 其性比为 0.63, 高原鼠兔的性比在两样方间也基本一致。

### 2.5 赤狐气味对高原鼠兔居留率的影响

以每次标志重捕的雌性或雄性数量除以前一次捕获动物的总数量计算高原鼠兔在不同时期的居留率。对照样方中, 雌性成体在三个时期的居留率分别为 51.47%、44.07%、44.44%, 雄性成体在三个时期的居留率分别为 35.29%、32.20%、48.89%; 捕食风险处理样方中, 雌性成体在三个时期的居留率分别为 44.12%、34.88%、60.00%, 雄性成体在三个时期的居留率分别为 19.12%、23.26%、40.00%。分别以对照样方中同一时期雌雄个体的居留率乘以捕食风险处理样方中前一时期捕获个体的总数作为捕食风险处理样方中的理论值, 而以捕食风险处理样方中实际捕获的雌雄个体数作为观察值进行分析, 雌性动物的居留率在捕食风险处理样方与对照样方间无明显不同 ( $\chi^2 = 2.900$ ,  $P < 0.235$ ), 但雄性动物的居留率在捕食风险处理样方与对照样方间有显著差异 ( $\chi^2 = 6.515$ ,  $P < 0.039$ )。高原鼠兔完成繁殖活动后, 由于扩散、捕食和越冬过程中的死亡等因素, 2002 年 4 月, 在捕食风险处理样方中, 雌性高原鼠兔的居留率只有 10.91%, 雄性高原鼠兔的居留率只有 6.36%; 在对照样方中, 雌雄高原鼠兔的居留率分

别为 12.40% 和 6.61%, 两样方中的居留率基本相同。

## 3 讨论

许多模型预测, 捕食风险的增加对动物的体重有明显的影响, 野外研究也表明, 动物在捕食风险存在时, 其取食活动受到抑制、摄食量急剧下降或代谢过程发生改变, 使动物的体重下降, 因此, 许多动物将会依据捕食风险的大小来调节体重的变化, 从而在当前资源和未来资源之间做出权衡<sup>[13~15]</sup>。本项研究结果显示, 随着繁殖期的延长, 在捕食风险处理样方和对照样方中, 成体高原鼠兔的体重均明显减小, 幼体高原鼠兔的体重均明显增加, 但是成体和幼体的体重变化在捕食风险处理样方和对照样方间无明显差异, 说明赤狐气味对高原鼠兔的体重变化无明显的影响。由于繁殖是动物能量消耗较高的一种活动, 动物为了寻找更多的配偶或提高幼体的成活率, 将会明显增加繁殖投入, 引起体重的下降, 因此, 体重可以作为衡量动物繁殖投入大小的一个定量指标。两样方中高原鼠兔体重变化的一致性显示出其繁殖投入在捕食风险处理样方与对照样方之间的无差异性。高原鼠兔的体重变化主要受繁殖投入的影响。雌雄个体在繁殖期内随着时间的推移, 其繁殖投入不断增加, 但是, 雌雄个体的投入大小在三个时期有所差异。5 月底是高原鼠兔的繁殖盛期, 8 月底时, 高原鼠兔的繁殖活动基本结束, 因此, 高原鼠兔的体重在第三时期相对于第二时期的变化小于第二时期相对于第一时期的变化。由于繁殖过程中雄性高原鼠兔可能以交配投入为主, 而雌性高原鼠兔可能以育幼投入为主, 因此, 在繁殖的后期, 雄性高原鼠兔完成交配活动, 雌性高原鼠兔仍然承担育幼的任务, 雌性个体的繁殖投入也高于雄性个体, 从而导致雌性个体的体重变化明显高于雄性个体的体重变化。亲代繁殖投入的大小决定着幼体的生长和发育。在捕食风险增加后, 黑田鼠 (*Microtus agrestis*) 用于防御捕食者的时间增加, 用于取食的时间明显减少, 相应降低了亲代动物的繁殖投入, 使黑田鼠幼体的发育和性成熟速度受到明显的抑制<sup>[16]</sup>。本项研究中, 由于高原鼠兔的繁殖投入不受捕食风险赤狐气味的影响, 因此, 赤狐气味对高原鼠兔幼体的生长、发育不会产生影响。

捕食风险对猎物的种群数量及繁殖有明显的影 响,其作用形式主要表现为对繁殖周期、存活率、扩散率、怀孕率、性比及交配活动等方面的影响<sup>[17,18]</sup>。繁殖活动本身会增加猎物被捕食的风险,降低自身的防御能力,当捕食风险明显增加时,猎物将在繁殖和存活之间做出权衡,如果猎物继续繁殖或增加繁殖能力,其生产的幼体死亡率增加,这将使猎物未来的繁殖机会减少,因此,许多动物在捕食风险增加的短期内将会降低繁殖投入,以增加未来的繁殖机会,当捕食风险降低时,再增加繁殖投入,提高自身的内在适合度<sup>[6]</sup>。本项研究中并未发现如上所述的研究结果,2001年,在高原鼠兔的繁殖后期,由于雄性幼体的扩散导致幼体的性比及居留率发生了变化,但是高原鼠兔的种群结构在捕食风险处理样方与对照样方之间基本相同,而且越冬后,两样方中高原鼠兔的种群数量及性比无明显的差异,这表明赤狐气味对高原鼠兔的种群及繁殖没有影响,其结果也不能支持繁殖抑制假说。产生这种结果的主要原因可能有两个方面。一是捕食者的类型不同。Andersson 和 Erlinge<sup>[19]</sup>将捕食者按其功能分为居留型的特化捕食者(Resident specialist)、游牧型的特化捕食者(Nomadic specialist)和居留型的泛化捕食者(Resident generalist)。在研究区域内,作为高原鼠兔的捕食者,以上三种捕食者均存在<sup>[10,20,21]</sup>。香鼬和艾鼬是居留型的特化捕食者,赤狐是居留型的泛化捕食者,大鸮、猎隼和红隼等是游牧型的特化捕食者。已有的研究表明,当环境条件发生变化时许多啮齿动物可相应地改变动情周期。鼬科动物的捕食风险增加时,欧鼯(*Clethrionomys glareolus*)通过缩短动情周期而增加了繁殖抑制<sup>[22]</sup>。对于依靠气味寻找食物的捕食者,其猎物的气味在繁殖期对捕食者的吸引作用更大,因此,雌性猎物缩短繁殖周期或产生繁殖抑制以减少气味的引诱作用,从而减少捕食风险。同时,Ronkainen 和 Ylönen<sup>[7]</sup>在研究中发现,黑田鼠在捕食风险较高时,其交配的次数明显减少,通过限制交配活动降低其繁殖力。香鼬和艾鼬均主要以高原鼠兔为食,在捕食过程中主要搜寻高原鼠兔的洞道系统,在高原鼠兔的繁殖期,香鼬捕杀成窝幼体鼠兔的取食方式对高原鼠兔的种群数量有明显的影 响<sup>[10,20]</sup>,因此,鼬科动物对高原鼠兔种群及繁殖的影响也许更大。本项研究中采用赤狐的粪尿气味

模拟高原鼠兔的捕食风险,其结果对高原鼠兔的繁殖没有影响,但是,赤狐的气味在室内模拟条件下对根田鼠(*Microtus oeconomus*)的繁殖可产生抑制作用<sup>[23]</sup>,说明实验条件的不同和物种的差异会导致不同的研究结果。在自然状况下,赤狐活动时遗留的气味是始终存在的,本项研究中模拟的捕食风险只是强化了赤狐气味的作用,由于赤狐在捕食过程中只能捕获地面活动的高原鼠兔,当高原鼠兔面临危险时,可凭借众多的洞口提高自身的防御能力,即使赤狐数量增加,与鼬科动物比较,对高原鼠兔的种群及繁殖所产生的影响可能要小。因此,高原鼠兔面对不同的捕食者将采用不同的策略。二是捕食风险的强度尚未达到影响高原鼠兔繁殖的水平。像其它动物一样<sup>[24]</sup>,高原鼠兔能够权衡捕食风险的大小并采用相应的行为决策。虽然通过赤狐粪尿气味增加了高原鼠兔的被捕食风险,但是,其程度可能在高原鼠兔可以承受的范围内,高原鼠兔只要通过改变取食和防御等行为的时间分配就可以弥补天敌动物气味的增加所带来的影响,而在天敌动物数量增加时,高原鼠兔主要通过扩散行为减少捕食风险的压 力。2002年3月,青海省开展全省范围内的灭鼠活动,只保留研究区域附近约6 km<sup>2</sup>范围内的高原鼠兔,因此,研究样地附近高原鼠兔的捕食者数量明显增加,常发现4~6只大鸮在样方附近蹲坐、2~3只香鼬和艾虎在样方内觅食,也有香鼬和艾虎居住在样方内,天敌动物数量的增加导致两样方内高原鼠兔的种群数量明显下降,高原鼠兔只有通过扩散增加其种群的存活率,这一现象在1990年的同一研究区域内也有所发现<sup>[10]</sup>。

#### 参考文献:

- [1] Longland W S, Jenkins S H. Sex and age affect vulnerability of desert rodents to owl predation [J]. *Journal of Mammalogy*, 1987, **68**: 746 - 754.
- [2] Dickman C R, Predavec M, Lynam A J. Differential predation of size and sex classes of mice by the barn owl, *Tyto alba* [J]. *Oikos*, 1991, **62**: 67 - 76
- [3] Meserve P L, Gutierrez J R, Jaksic F M. Effects of vertebrate predation on a caviomorph rodent, the degu (*Octodon degus*), in a semi-arid thorn scrub community of Chile [J]. *Oecologia*, 1993, **94**: 153 - 158.
- [4] Reid D G, Krebs C J, Kenney A. Limitation of collared lemming population growth at low densities by predation mortality [J].

- Oikos*, 1995, **73**: 387 - 398.
- [5] Klemola T, Koivula M, Korpimäki E, Norrdahl K. Small mustelid predation slows population growth of *Microtus* voles: a predator reduction experiment [J]. *Journal of Animal Ecology*, 1997, **66**: 607 - 614.
- [6] Korpimäki E, Norrdahl K, Valkama J. Reproductive investment under fluctuating predation risk: microtine rodents and small mustelids [J]. *Evolutionary Ecology*, 1994, **8**: 357 - 368.
- [7] Ronkainen H, Ylönen H. Behavior of cyclic bank voles under risk of mustelid predation: to female avoid copulation? [J]. *Oecologia*, 1994, **97**: 477 - 381.
- [8] Jonsson P, Koskela E, Mappes T. Does risk of predation by mammalian predators affect the spacing behaviour of rodents? Two large-scale experiments [J]. *Oecologia*, 2000, **122**: 487 - 492.
- [9] 边疆晖, 景增春, 樊乃昌, 周文扬. 地表覆盖物对高原鼠兔栖息地利用的影响 [J]. *兽类学报*, 1999, **19** (3): 212 - 220.
- [10] 魏万红, 周文扬, 樊乃昌. 香鼬的栖息地选择、觅食和育幼行为 [J]. *兽类学报*, 1994, **14** (3): 184 - 188.
- [11] Cantoni D, Brown R E. Paternal investment and reproductive success in the California mouse, *Peromyscus californiacus* [J]. *Anim Behav*, 1997, **54**: 377 - 386.
- [12] Hoogland J L. The Black-Tailed Prairie Dog: Social life of a burrowing mammal [M]. Chicago: Chicago University Press, 1995.
- [13] McNamara J M, Houston A I. The value of fat reserves and the trade-off between starvation and predation [J]. *Acta Biotheoret*, 1990, **38**: 37 - 61.
- [14] McNamara J M, Houston A I. The common currency for behavioral decisions [J]. *Am Nat*, 1986, **127**: 358 - 378.
- [15] Lima S L, Dill L M. Behavioural decisions make under the risk of predation: a review and prospectus [J]. *Can J Zool*, 1990, **68**: 619 - 640.
- [16] Heikkilä J, Kaarsalo K, Mustonen O, Pekkarinen P. Influence of predation risk on early development and maturation in three species of *Clethrionomys* voles [J]. *Ann Zool Fenn*, 1993, **30**: 153 - 161.
- [17] Ylönen H. Weasels *Mustela nivalis* suppress reproduction in cyclic bank vole *Clethrionomys glareolus* [J]. *Oikos*, 1989, **55**: 138 - 140.
- [18] Esa K, Ylönen H. Suppressed breeding in the field vole *Microtus agrestis*: an adaptation to cyclically fluctuating predation risk [J]. *Behav Ecol*, 1995, **6** (3): 311 - 315.
- [19] Andersson M, Erlinge S. Influence of predation on rodent populations [J]. *Oikos*, 1977, **29**: 591 - 597.
- [20] 周文扬, 魏万红. 艾虎种群动态及其影响因素的研究 [J]. *高原生物学集刊*. 北京: 科学出版社, 1994, **12**: 161 - 171.
- [21] 周文扬, 魏万红. 赤狐的活动节律与产仔洞穴的选择 [J]. *兽类学报*, 1995, **15** (4): 267 - 272.
- [22] Koskela E, Horne T J, Mappes T, Ylönen H. Does risk of small mustelid predation affect the oestrous cycle in the bank vole, *Clethrionomys glareolus*? [J]. *Anim Behav*, 1996, **51**: 1159 - 1163.
- [23] 王振龙, 刘季科. 银狐气味对根田鼠繁殖和觅食的影响 [J]. *兽类学报*, 2002, **22** (1): 22 - 27.
- [24] Abrahams M V, Dill L M. A determination of the energetic equivalence of the risk of predation [J]. *Ecology*, 1989, **70**: 999 - 1007.