

高寒草甸生态系统中高原鼠兔的繁殖特征

殷宝法¹ 王金龙¹ 魏万红^{2*} 张堰铭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)

摘要: 2002 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附近, 采用标志重捕法对高原鼠兔的繁殖特征进行了研究。高原鼠兔的繁殖具有明显的季节性差异, 4 月下旬和 5 月为繁殖高峰期, 雄性的睾丸重而饱满, 雌性的怀孕率最大。雄性成体的体重和睾丸重在繁殖期的不同时段具有显著的差异, 在 4 月 11 日至 5 月 10 日、6 月 11 日至 7 月 10 日体重和睾丸重之间呈显著正相关。雌性怀孕早期胚胎数与临产前胚胎数没有显著差异, 未发现胚胎吸收现象; 同时, 胚胎数在繁殖期的不同时段存在显著差异。采用种群统计学中同生群的划分方法, 将 5~8 月份出生的幼体依次记为 L₁、L₂、L₃、L₄。在出生后 20 天内 L₁、L₂ 幼体存活率明显高于 L₃、L₄; 在从出生 50 天至 80 天期间 L₁ 的存活率显著高于 L₂。当年出生的雌雄幼体在发育上存在不同步现象, 当年出生的雌性幼体性成熟早, 有的可以直接参加繁殖, 但当年出生的雄性幼体却无此现象。结果表明: 在海北地区, 经过综合治理后, 高原鼠兔的生境发生改变, 其繁殖策略也随之发生改变, 即, 减少每次繁殖活动的投入, 增加繁殖次数, 延长繁殖时间。

关键词: 高原鼠兔; 繁殖成功; 繁殖策略

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050(2004)03-0222-07

Population Reproductive Characteristics of Plateau Pika in Alpine Meadow Ecosystem

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

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

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

Abstract: From April to August of 2002, the population reproductive ecology of plateau pikas (*Ochotona curzoniae*) were studied in the Haibei Research Station of Alpine Meadow Ecosystem by mark-recapture method. The reproduction of the plateau pika had significant difference in different reproductive periods. From late of April to May, it was the breeding peak of pika, at that time, the testis weight and the rate of gestation are the biggest. The body weight and testis weights of male adult also had apparent difference in different reproductive periods. There was a positive correlations between body weight and testis weights during 11 April to 10 May and 11 June to 10 July. The litter size had apparent difference in different reproductive time. But the litter size had no apparent difference in early stage of pregnancy and parturient stage. The young pikas which were borned from May to August were marked as L₁, L₂, L₃, L₄ by the method of cohort. The survival rates of L₁ and L₂ were much higher than that of L₃ and L₄ at 20 days after birth. The survival rate of L₁ was evident higher than that of L₂ at 80 days after birth. The growth of different gender young pikas were not synchronization maturation. The young female pikas were developing faster than young male pikas in sexual maturation. So some young female pikas could take part in reproductive activity directly but young male could not. These results indicated that the reproductive strategy of plateau pikas had changed with the habitats in Haibei area. The plateau pika had decreased the investment of every reproductive activity, increased the times of reproductive activity and extended the reproductive period.

Key words: Plateau pika (*Ochotona curzoniae*); Reproductive success; Reproductive strategy

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

作者简介: 殷宝法 (1975-), 男, 硕士, 主要从事动物生态学研究。

收稿日期: 2003-10-22; 修回日期: 2003-11-28

* 通讯作者, Email: whwei@yzu.edu.cn

高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 是一种植食性小哺乳动物, 为青藏高原高寒草甸地区危害最为严重的优势物种之一^[1,2]。多年来研究人员对高原鼠兔的生物学、生态学、行为学和防治技术等方面有较多的研究, 先后发表有关论文 70 余篇。关于高原鼠兔的繁殖方面的研究也有许多报道, 主要工作有年繁殖次数、每胎仔数以及其家庭结构、婚配制度、交配行为等研究^[3~5]。近几年, 由于各种因素的作用, 诸如综合治理、灭鼠、保护天敌动物和恢复原有植被等, 高原鼠兔的生境条件发生改变, 种群数量明显下降, 并在该区域呈斑块状分布。研究高原鼠兔在新环境条件下的繁殖生态学, 可以揭示其种群调节机制, 确定种群数量的变动规律, 为有效地控制高原鼠兔的危害提供理论依据。本研究从动态的角度研究高原鼠兔的繁殖特征, 探讨高原鼠兔的繁殖策略及其进化意义。

1 研究地点及方法

1.1 研究地点及样方设置

本研究在中国科学院西北高原生物研究所海北高寒草甸生态系统定位站区域进行, 该地区自然状况及生物群落类型已有报道^[6,7]。2002 年 2 月, 该地区进行了大面积的药物灭杀高原鼠兔, 投药地区高原鼠兔已基本消失, 仅在距定位站 5 km 的地方 (约 100 hm²), 由于沼泽地的阻隔而没有被投药, 高原鼠兔的种群密度约为 50 只/hm², 为较高密度种群。植被类型为矮嵩草 (*Kobresia humilis*) 草甸, 单子叶植物以矮嵩草、异针茅 (*Stipa aliena*)、垂穗披碱草 (*Elymus nutans*)、早熟禾 (*Poa annua*)、苔草 (*Carex* spp.) 为主, 双子叶植物常见的有细叶亚菊 (*Ajania tenuifolia*)、鹅绒委陵菜 (*Potentilla anserine*)、矮火绒草 (*Leontopodium nanum*)、雪白委陵菜 (*Potentilla nivea*)、二裂委陵菜 (*Potentilla bifurca*)、萼果香薷 (*Elsholtzia calycocarpa*)、摩苓草 (*Morina chinensis*)、麻花苳 (*Gentiana straminea*) 及多种毛茛 (*Ranunculus* spp.) 类。

在该区域内, 选取一块面积为 1 hm² (100 × 100 m) 的样地, 样地内每间隔 10 m 设立一标志物 (土块或竹筷), 将样地划分为 100 个 10 m × 10 m 的方格, 在此样地上进行标志重捕工作。同时, 在距标志重捕样地 1 000 m 以外的区域, 采用目测法选择高原鼠兔种群密度与其重捕样地内密度基本相

同的地方, 以 10 d 为一个时间段, 采用绳套活捕法捕捉动物, 每一时间段内捕捉高原鼠兔的数量达到 50 只时即停止捕捉, 每次捕捉都集中在约 2 hm² 的区域内进行, 且各个时间段的捕捉地点都不相同。将捕获的动物带回实验室后, 立即进行称重、解剖、检查繁殖和发育状况。对于雄性动物, 剥离其睾丸, 用电子秤称其双睾重量 (精确到 0.01g), 以睾丸下降作为性成熟的标志; 对于雌性动物, 分离子宫, 记数胚胎数, 以胚胎是否成形为标准, 将胚胎分为未成形胚胎 (怀孕早期) 和成形胚胎 (临产前期)。

1.2 高原鼠兔的标记和后代存活时间的划分

在第一胎幼体刚开始出洞活动时采用绳套活捕法进行第 1 次捕捉 (5 月 29 日至 6 月 1 日), 记录性别、年龄、体重、繁殖状态及所处的位置, 用耳环标记法和剪趾法进行双重标记, 然后用黑色染发剂染色后释放于捕获地点。首次活捕体重小于 40 g 的幼鼠, 仅在被毛上染色并断趾, 以区分雌雄, 并在下一个重捕期进行标志。以后采用目标动物抽样法进行观察, 观察时间为每天的 08:00~11:30, 15:00~18:30。如连续几天在样地内及其附近未发现某一鼠兔, 则认为该鼠兔已经死亡。每隔 25 d 左右, 在高原鼠兔新出生幼体出洞活动时重捕 (6 月 25~29 日; 7 月 19~23 日; 8 月 18~22 日)。根据施银柱等^[8]和王学高等^[9]的报道, 高原鼠兔仔鼠出生后在洞内生活 12 d, 即出洞活动。因此我们将幼体第 1 次被捕到时的已存活时间定为 20 d, 第 2 次捕捉到时的已存活时间为 50 d, 依次类推, 第 3 次为 80 d, 第 4 次为 110 d, 其误差为 ±4 d。每次捕捉都将样地内的高原鼠兔全部捕尽 (样地内无未被染色的鼠兔)。研究期间, 共捕获和标记成体鼠兔 54 只 (其中雌性 32 只, 雄性 22 只), 当年出生的幼体 121 只 (其中雌性 72 只, 雄性 49 只)。

1.3 高原鼠兔后代的划分

从解剖资料可以看出, 在 4 月中旬所捕到的雌体中, 有的个体已经怀孕。在 5 月上旬所捕到的雌体中, 有 8 只已经分娩, 27 只孕鼠的胎儿都已成型。说明 5 月上、中旬为第 1 次繁殖的临产期。大多数兔形目雌性动物产仔后即迅速交配, 并在很短的时间内再次怀孕^[10]。由此采用种群统计学中同生群 (Cohort) 的划分方法^[11], 将 5 月份出生的幼体记为 L₁, 6 月份出生的幼体记为 L₂, 7 月份出生

的幼体记为 L_3 ，8月份出生幼体记为 L_4 。

1.4 高原鼠兔繁殖指数、存活率和繁殖成功率的计算

1.4.1 高原鼠兔的繁殖指数

繁殖指数是指整个繁殖过程中在一定的时间内平均每只鼠可能增殖的数量，它表示种群中参加繁殖个体的比例、妊娠率及胚胎数等之间的关系^[12]。

繁殖指数用下式计算， $I = \frac{NE}{P}$

I 为繁殖指数； P 为总捕获只数； N 为怀孕数； E 为平均胚胎数。

1.4.2 高原鼠兔的存活率

高原鼠兔存活率的计算采用计算式： $S_r = \frac{N_1}{N_2}$

其中， S_r 为：存活率， N_1 为本次重捕时的个体数； N_2 为上次标记时的个体数

各胎次出生幼体数量计算采用以下公式进行估算： $N = \text{成雌个数} \times \text{繁殖指数}$ 。

成雌个数由标记流放样地中获得，繁殖指数由同时期解剖资料获得（分别为每次捕捉时20天前的繁殖指数）。

1.5 统计分析

采用单因素方差（One - Way ANOVA）检验不同繁殖时段雄性成体体重、睾丸重和雌性胚胎数等的变化，并进行最小显著性差数检验（LSD法）；采用双相关（Bivariate correlation）分析雄性成体体重和睾丸重之间的关系；采用两个样本频率的假设检验来分析不同胎次后代存活率之间的差异。所有的统计分析都在大型统计软件 SPSS for Windows 10.0 中进行，文中实验数值以平均数 \pm 标准误差（Mean \pm SE）表示，以 $P < 0.05$ 作为差异显著的标准。

2 结果

从2002年4月15日至8月10日，在标志重捕样地以外地区共捕获并解剖高原鼠兔标本610只（其中雄性310只，雌性300只）。在标志重捕样地标志重捕动物4次。

2.1 雄性高原鼠兔的繁殖特征

2.1.1 雄性成体

在解剖的310只雄性高原鼠兔中，成体185

只，不同时间段的幼体125只。成体资料表明，雄性高原鼠兔成体在3月中旬即已进入发情状态。体重、睾丸重量具有明显的季节性变动，在5月达到繁殖高峰期，5月中旬睾丸重量最大，6月中旬睾丸开始萎缩，重量明显降低，到8月上旬时睾丸重量已不到繁殖高峰期的1/10（表1）。单因素方差检验表明，不同繁殖时段（4月11~5月10日，5月11~6月10日，6月11~7月10日，7月11~8月10日）体重变化明显（ $df = 3$ ， $F = 14.742$ ， $P < 0.01$ ），进行最小显著性差数检验（LSD法）发现：4月11~5月10日和5月11~6月10日之间无显著的差异（ $P > 0.05$ ），但都极显著地高于6月11日~7月10日、7月11~8月10日时段（ $P < 0.01$ ），6月11~7月10日和7月11~8月10日时段差异不显著（ $P > 0.05$ ）。不同繁殖时段睾丸重变化极显著（ $df = 3$ ， $F = 64.206$ ， $P < 0.01$ ），进行最小显著性差数检验发现：高原鼠兔的睾丸重在5月11~6月10日时段极显著地高于其它3个时段（ $P < 0.01$ ）。4月11~5月10日时段极显著地高于6月11~7月10日、7月11~8月10日时段（ $P < 0.01$ ）。6月11~7月10日时段极显著地高于7月11~8月10日时段（ $P < 0.01$ ）。对各个时段的体重和睾丸重做双相关分析发现：在4月11~5月10日时段，雄性成体体重和睾丸重显著正相关（ $r = 0.266$ ， $P < 0.05$ ），在6月11~7月10日时段极显著地正相关（ $r = 0.602$ ， $P < 0.01$ ）。而在5月11~6月10日和7月11~8月10日时段相关不显著（ $r = 0.060$ ， $P > 0.05$ ； $r = -0.302$ ， $P > 0.05$ ）。

2.1.2 雄性幼体

在标志流放样地中，当年出生的雄性后代在整个繁殖期结束后睾丸都未下降。在解剖的125只幼鼠中，雄性睾丸小而充实，呈粉红色，附睾也不发达，单睾重不大于0.8g（0.526 \pm 0.051）。因此当年出生的雄性后代不能直接参与交配活动。虽然在野外行为观察中会看到当年出生的雄性幼体有爬跨行为，这也许是一种学习行为，并不能获得成功交配。

2.2 雌性高原鼠兔的繁殖特征

雌性动物的繁殖强度影响动物的种群动态，而小型哺乳动物的繁殖强度取决于性成熟的速度、一年内繁殖的次数、每次产仔多少等多种因素。

表 1 成年雄性高原鼠兔的繁殖特征

Table 1 Reproductive characteristics of male adult plateau pikas

时间 Time	捕获只数 No. captured	体重 (g) Weight (g) (Mean ±SE)	睾丸重 (g) Testis weight (g) (Mean ±SE)	睾丸下降率 (%) Testis descending rate %
4 月 15 ~ 20 日 15 - 20 Apr.	22	154.18 ±1.91	3.99 ±0.16	100
4 月 24 ~ 29 日 24 - 29 Apr.	31	149.29 ±1.74	4.20 ±0.11	100
5 月 4 ~ 9 日 4 - 9 May	22	146.55 ±2.65	4.24 ±0.18	100
5 月 11 ~ 20 日 11 - 20 May	24	150.00 ±1.95	4.84 ±0.19	100
5 月 23 ~ 26 日 23 - 26 May.	21	152.81 ±2.20	4.36 ±0.14	95.2
6 月 8 ~ 10 日 8 - 10 Jun.	16	148.38 ±2.95	4.41 ±2.95	87.5
6 月 18 ~ 19 日 18 - 19 Jun.	20	142.25 ±1.90	3.68 ±0.11	90.0
6 月 24 ~ 30 日 24 - 30 Jun.	3	152.00 ±5.29	3.86 ±0.16	100
7 月 8 ~ 9 日 8 - 9 Jun.	8	146.25 ±5.05	2.90 ±0.31	75.0
7 月 17 ~ 18 日 17 - 18 Jul.	7	144.14 ±4.57	2.22 ±0.38	42.9
7 月 27 ~ 30 日 27 - 30 Jul.	9	147.22 ±2.79	2.61 ±0.31	44.4
8 月 5 ~ 10 日 5 - 10 Aug.	2	155.00 ±3.00	0.36 ±0.05	0

2.2.1 雌性性成熟的速度

根据生活史理论, 性成熟的年龄是动物首次产生后代的年龄, 而不是某些形态学上或生理学上成熟标准所用的年龄。一般讲, 性成熟越早, 动物的年出生率越高。7 月底在标志流放样地进行的标志重捕中, L_1 的雌性有的已经怀孕 (4 只, 占 16.00%), 但在 8 月份未捕到怀孕的个体。在解剖的幼鼠中, 在 7 月份也看到当年出生的 L_1 雌性后代, 而且有的开始怀孕 (7 只, 占 26.93%), 但在整个繁殖期间, L_2 个体未发现怀孕。说明雌性后代性成熟依其出生时段而存在显著差异, 有的 2 个月左右就达到性成熟, 当年可进行繁殖。

2.2.2 雌性个体的繁殖期

雌性高原鼠兔的成体在整个繁殖期一般繁殖 3 次, 极少数可繁殖 4 次。雌性成体在 4 月中旬已开始怀孕, 怀孕率为 57.14% ($n = 35$)。5 月为繁殖高峰期, 怀孕率达 70% 以上。随后怀孕率逐渐下降, 伴随有小的波动, 到 8 月仍然有雌体怀孕, 8 月 10 日还捕获 1 只怀孕雌性。

2.2.3 每胎产仔数

高原鼠兔一般产仔 1~5 只, 偶有 6 只, 以 3~4 只为最多。6 月上旬胚胎数最大, 全年平均胚胎数为 3.8 ± 0.1 只。单因素方差检验表明: 在繁殖期的相同时段雌性怀孕前期和临产期的胚胎数无显著差异 ($P > 0.05$), 说明在繁殖期间高原鼠兔无胚胎吸收现象。在繁殖期的不同时段高原鼠兔胚胎数变化极显著 ($df = 3, F = 4.065, P < 0.01$), 经最小显著性差数检验发现: 4 月 11~5 月

10 日、5 月 11~6 月 10 日和 6 月 11~7 月 10 日时段的胚胎数无显著的差异 ($P > 0.05$), 都极显著地高于 7 月 11~8 月 10 日 ($P < 0.01$)。

2.2.4 繁殖指数

繁殖期间高原鼠兔繁殖指数变化见表 2。从表 2 可知, 高原鼠兔在 4 月下旬和 5 月份繁殖指数较高, 处于繁殖的高峰期, 在 8 月份繁殖指数最低, 到 8 月中旬时, 已基本不繁殖。

2.3 高原鼠兔的存活率

在研究物种的繁殖特性时, 物种个体的存活率是一个重要的指标, 它可以表明物种个体繁殖成功和繁殖适合度的大小, 从而可以进一步探讨物种繁殖行为的进化机制。

2.3.1 成体的存活率

成体在繁殖期的不同时段, 其存活率不同 (表 3)。在整个繁殖期间, 雄性成体的存活率 (63.64%) 大于雌体的存活率 (34.38%), 但在繁殖期的相同时段, 二者之间的差异并不显著 ($F = 3.823, P > 0.05$)。

2.3.2 幼体的存活率

各个出生段幼体的存活率见表 4。采用两个样本频率的假设检验表明: 从出生到 20 天时 L_1 、 L_2 的存活率之间无显著的差异 ($u = 0.716, P > 0.05$), 但都显著地高于 L_3 、 L_4 ($P < 0.05$); L_1 、 L_2 、 L_3 幼体从 20~50 d 的存活率无显著的差异 ($P > 0.05$); L_1 、 L_2 幼体从 50~80 d 的存活率存在极显著差异 ($t = 2.930, P < 0.01$)。

表2 高原鼠兔的繁殖指数

Table 2 Reproductive indices of the plateau pikas

时间 Time	捕获只数 No. captured	怀孕个数 No. pregnancies	胚胎数 No. embryo	繁殖指数 Reproductive indices
4月15~20日 15-20 Apr.	27	13	3.92 ±0.21	1.887
4月24~29日 24-29 Apr.	18	15	3.27 ±0.23	2.723
5月4~9日 4-9 May.	35	28	3.93 ±0.16	3.144
5月11~20日 11-20 May	28	21	3.88 ±0.22	2.910
5月23~26日 23-26 May	28	16	3.63 ±0.29	2.074
6月8~10日 8-10 Jun.	23	6	4.50 ±0.43	1.174
6月18~19日 18-19 Jun.	17	12	4.50 ±0.23	3.176
6月24~30日 24-30 Jun.	26	4	3.75 ±0.25	0.577
7月8~9日 8-9 Jul.	24	5	3.60 ±0.40	0.750
7月17~18日 17-18 Jul.	22	7	2.71 ±0.36	0.862
7月27~30日 27-30 Jul.	26	8	3.38 ±0.42	1.040
8月5~10日 5-10 Aug.	28	6	2.83 ±0.48	0.606
8月18~20日 18-20 Aug.	31	1	3	0.097

表3 高原鼠兔成体在繁殖期中的存活率

Table 3 Survival rate of adult plateau pika in the time of breeding

成体性别 Adult gender	时间 Time			
	4月12~5月2日 12 Apr. - 2 May	5月29~6月29日 29 May - 29 Jun.	6月29~7月23日 29 Jun. - 23 Jul.	7月23~8月23日 23 Jul. - 23 Aug.
雄性 Male	66.67 % (12/18) *	90.91 % (20/22)	80.00 % (16/20)	87.50 % (14/16)
雌性 Female	57.69 % (15/26)	71.88 % (23/32)	78.26 % (18/23)	61.11 % (11/18)

*括号内数字为样本数量 The number in the parentheses are the amount of sample

表4 不同出生时段高原鼠兔存活率变化

Table 4 Survival rate variation in different birth period of plateau pika

胎次 Litter	存活时间 Survival time (d)			
	1~20	20~50	50~80	80~110
L ₁	76.92 % (70/91) *	68.57 % (48/70)	85.42 % (41/48)	65.85 % (27/41)
L ₂		71.43 % (35/49)	68.57 % (24/35)	50.00 % (12/24)
L ₃			44.83 % (13/29)	53.85 % (7/13)
L ₄				27.27 % (3/11)

*括号内数字为样本数量 The number in the parentheses are the amount of sample

2.4 高原鼠兔的年龄结构

高原鼠兔种群的年龄结构在整个繁殖期的不同时段有着明显的变化。结果如图1所示。

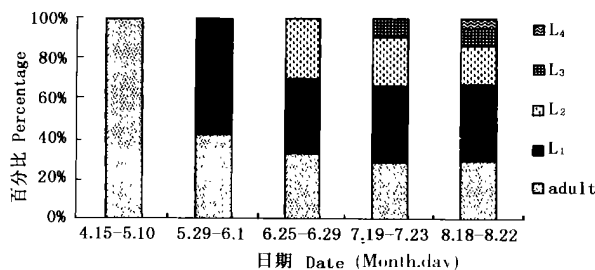


图1 高原鼠兔不同繁殖时段的年龄结构

Fig. 1 The age structure of plateau pika in the time of breeding

高原鼠兔在繁殖期的前期，种群主要由成体组成，当L₁幼体出洞后，幼体数量开始在种群中占优势，但不同出生时段的幼体在种群中所占比例不同，L₁始终占优势，繁殖期结束后，种群中主要由L₁、成体和L₂个体组成（占86.21%）。

3 讨论

李子巍等^[14]的研究表明，高原鼠兔的睾丸重与其血清中睾酮含量变化具有同步现象，睾酮能够增加攻击行为的频次和强度。魏万红等^[15]通过比较高原鼠兔不同性别间攻击行为的差异，认为雄性更具攻击性，个体攻击性越强，在种群内的优势地位就更明显。对高原鼠兔的体重和睾丸重作相关性分析，发现在4月11~5月10日和6月11~7月10

日，雄性成体体重与其睾丸重显著正相关。4月11~5月10日正是高原鼠兔的交配期，高原鼠兔的体重和睾丸重正相关，说明体重大的雄性将具有强的攻击行为，处于高的等级地位，从而在竞争配偶中处于优势。所以雄性高原鼠兔在繁殖期间睾丸重量的变化反映了雄性繁殖强度的变化，体重和睾丸重的大小将直接和自身的适合度正相关。

当年出生的雌性幼体有的可直接参加繁殖，但当年出生的雄性幼体却不能直接参加繁殖活动，雌雄幼体发育的不同步在一定程度上可以提高雄性后代的适合度。许多研究指出雄性的繁殖成功不是简单地决定于它产生精子的能力；更重要的是取决于雄体战胜其他雄体的生理状况及吸引雌体的能力，而当年生雄体很难在以上方面与那些体形较大、体力强壮、性经验丰富的雄性成体进行有效的交配竞争^[15,16]。因此在繁殖巢区已经确定的情况下，多数当年雄鼠采取性活动休止对策，既减少或避免了与成年雄鼠间处于劣势的交配竞争，又在一定程度上降低了成年雄鼠对它们的伤害性或致死性攻击，提高了它们的存活机会，增加了在下一个繁殖季节中成功繁殖的几率，从而最终保证其获得较大的繁殖收益。

施银柱等^[8]在青海省天峻县快尔地区对高原鼠兔繁殖特性进行研究，该地区高原鼠兔一般年繁殖1~2次，每窝胚胎数1~8个，有的为9个，但有一部分胚胎在其发育的各时段被吸收、死亡，当年出生的雌性不直接参加繁殖。在门源县海北高寒草甸生态系统定位研究站地区，经过近40年的鼠害防治工作，高原鼠兔的种群数量得到有效的控制，草原植被得到了恢复，而且由于使用新型化学药剂（如C型肉梭菌毒素）在大范围内灭杀高原鼠兔，提高了灭杀效果，并且无二次中毒现象，保护了天敌动物，使天敌动物的数量较以前有了明显的增加^[18]。在此环境条件下，高原鼠兔年繁殖3~4次，每窝胚胎数1~5个，偶有6个。这说明高原鼠兔减少了每次繁殖活动的投入（减少每窝胎仔数），增加繁殖次数和繁殖时间。这种繁殖策略的改变可能是对高捕食压力的响应，因为该地区的天敌动物如香鼬（*Mustela altaica*）和艾虎（*M. evermanni*），捕杀高原鼠兔的方式主要是进洞捕杀，其进入高原鼠兔的洞道系统内，会将遇到的高原鼠兔全部捕杀^[19]，减少每次繁殖活动中的繁殖投入，

可以减少天敌动物每次捕杀所造成的损失，通过增加繁殖次数，可以避免由于高原鼠兔的一次捕杀而使得全年的繁殖成功大大降低。1977~1978年，梁杰荣^[20]在该地区调查了灭鼠后高原鼠兔的种群恢复情况，灭鼠后，种群密度很低，种内竞争压力小，加上当时使用的药物灭杀剂具有明显的二次中毒现象，使天敌动物因大量中毒而数量减少，捕食压力大大降低，高原鼠兔增加了每次繁殖活动的投入，平均每次生产的胎仔数为4.40只，年繁殖2~3次，并且部分当年幼体直接参加繁殖，使该地区高原鼠兔的种群数量得到迅速的恢复。高原鼠兔的这种繁殖策略是对低种群密度和低捕食压力的响应。

高原鼠兔不同出生时段幼体的存活率间存在显著差异， L_1 、 L_2 的存活率明显高于 L_3 、 L_4 。从种群的年龄结构来看：在繁殖期结束后，种群中主要有成体和 L_1 、 L_2 的个体组成，占总体的86.21%。可见高原鼠兔的繁殖成功主要集中在 L_1 、 L_2 ，尤其是 L_1 。高原鼠兔冬季死亡率很高^[21]，只有第1次生产的后代才有可能存活到下一个繁殖期，其它后代的死亡率可达100%。按照适合度理论，只有那些生存到下一个繁殖季节并能成功繁殖的后代对母体来说是有意义的。如果是这样，高原鼠兔进行第2、3次的生产将是一种无效生产，不能提高自身的适合度。但笔者认为，在高原鼠兔的繁殖期，食物资源丰富，气候条件适宜，造成高原鼠兔死亡的主要原因是天敌动物的捕杀。虽然第2、3、4次生产的后代死亡率很高，但能使种群保持在一定的规模，可以大大减少每一个个体被捕杀的可能性。对于任何一种捕食动物的攻击来说，猎物群越大，其中每一个个体被猎杀的机会也就越小，这样，一个动物就会由于同其它同种动物生活在一起而得到保护，这就是所谓的稀释（Dilution）和保护效应。因此第2、3、4胎后代的出生可以降低第1胎和成体被天敌动物捕杀的几率，从而间接地提高了母体的适合度。

王学高等^[21]在1985~1988年期间对采用耳标法标志的鼠兔种群的连续观测资料分析表明，繁殖期较长的年份，繁殖群体中雌性年产胎次越多，亲体、幼体鼠兔的死亡率越高，越冬种群数量大幅度下降，次年种群呈下降趋势；在繁殖期短的年份里，亲体及幼鼠兔的健康情况均佳，越冬种群数量

较大, 次年种群呈上升趋势。本研究中的高原鼠兔繁殖期增长(8月份仍能捕到孕鼠), 繁殖次数增多, 亲体、幼体鼠兔的死亡率高, 且雌性成体的死亡率大于雄性, 因此可以预测来年种群将呈下降的趋势, 种群数量不会增加。这说明经过多年的鼠害综合治理, 在海拔高寒草甸地区, 高原鼠兔的种群数量得到了有效的控制。但同时也应看到, 在此地区的高原鼠兔增加了自身的繁殖努力(Reproductive effort), 如增加繁殖次数、延长繁殖时间、当年出生的雌性幼体直接参加繁殖活动等。因此高原鼠兔的生殖力大大增加, 如遇到适宜的环境条件, 其种群数量会迅速地增加。因此对高寒草甸地区高原鼠兔危害的综合治理(尤其是植被的恢复和天敌动物的保护工作)仍需长期的坚持下来。

参考文献:

- [1] 梁杰荣. 高原鼠兔的家庭结构 [J]. 兽类学报, 1981, 1 (2): 159 - 165.
- [2] Smith A T, Smith H J, 王学高, 印象初, 梁俊勋. 草原栖息高原鼠兔的社会行为 [J]. 兽类学报, 1986, 6 (1): 13 - 44.
- [3] 王学高, Smith A T. 高原鼠兔交配关系的研究 [J]. 兽类学报, 1989, 9 (3): 210 - 215.
- [4] 王学高. 高原鼠兔交配期及交配行为模式的研究 [J]. 兽类学报, 1990, 10 (1): 60 - 65.
- [5] 王学高. 高原鼠兔的繁殖空间及其护域行为的研究 [J]. 兽类学报, 1990, 10 (3): 203 - 209.
- [6] 杨福圉. 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.
- [7] 夏武平, 周兴民, 刘季科, 张晓爱. 高寒草甸地区的生物群落 [A]. 见: 刘季科, 王祖望主编. 高寒草甸生态系统 [C]. 北京: 科学出版社, 1991. 3: 1 - 8.
- [8] 施银柱, 樊乃昌, 王学高, 何新桥. 高原鼠兔种群年龄及繁殖的研究 [A]. 灭鼠和鼠类生物学研究报告第3集 [C]. 北京: 科学出版社, 1978. 104 - 117.
- [9] 王学高, 戴克华. 高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 自然寿命研究 [J]. 兽类学报, 1989, 9 (1): 56 - 62.
- [10] Smith A T. Patterns of pika (*Genus Ochotona*) life history variation [A]. In: Boyce M S ed. Evolution of life histories: Theory and patterns from mammals [C]. Yale University Press, 1988. 233 - 256.
- [11] 孙儒泳. 动物生态学原理, 第三版 [C]. 北京: 北京师范大学出版社, 2001.
- [12] 夏武平, 廖崇惠, 钟文勤, 孙崇璐, 田云. 内蒙古阴山北部农业区长爪沙鼠的种群动态及其调节的研究 [J]. 兽类学报, 1982, 2 (1): 51 - 71.
- [13] 李子巍, 孙儒泳, 杜继曾. 高原鼠兔的季节性繁殖 [J]. 兽类学报, 1998, 18 (1): 42 - 49.
- [14] 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.
- [15] Donald O P. Genetic models of sexual selection [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1981.
- [16] Clutton-Brock T H, Guinness F E, Albon S D. Red deer behavior and ecology of two sexes [M]. Chicago: University of Chicago Press, 1982.
- [17] 沈世英. C型肉毒梭菌毒素杀灭高原鼠兔的研究 [J]. 兽类学报, 1987, 7 (2): 147 - 153.
- [18] 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.
- [19] 梁杰荣. 灭鼠后高原鼠兔和中华鼯鼠的数量恢复 [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: 178 - 183.
- [20] 王学高, Smith A T. 高原鼠兔冬季自然死亡率 [J]. 兽类学报, 1988, 8 (2): 152 - 156.