

甘肃鼠兔贮草越冬及其生物学意义

苏建平¹ 连新明¹ 张同作¹ 崔庆虎¹ 刘季科²

(1 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁, 810001); (2 浙江大学生命科学学院, 杭州, 310027)

摘要: 对采自草甸、灌丛和弃耕地 3 种类型栖息地共 27 个甘肃鼠兔草堆的研究结果表明, 每个草堆干重在 23.8 ~ 984.2 g 之间, 平均 184.2 g, 总计含有 26 种双子叶植物和一些禾本科单子叶植物。分析显示, 草堆大小(食物重量)与栖息地植被类型无关。在贮存干草堆时, 甘肃鼠兔对不同植物成分具有强烈的选择性, 其中, 单子叶植物和双子叶植物分别占总重量的 8.06% 和 84.61%, 与它们各自在栖息地中的生物量百分比 51.76% 和 39.57% 形成鲜明对照。甘肃鼠兔对植物种类的选择性在一定程度上受栖息地植被类型的影响, 但最喜食的几种植物却基本不变, 它们是美丽风毛菊、棘豆、麻花苻、禾草、线叶龙胆。人工去除栖息地中的干草堆后, 甘肃鼠兔种群越冬存活率从对照样地的 51.84% 下降到 21.33%, 表明草堆食物对其成功越冬有一定正效应。野外观察证实, 甘肃鼠兔的鸣声不及同域分布的高原鼠兔发达, 但前者具有贮存食物越冬的习性, 而后者却不贮存越冬食物, 此结果不支持“鼠兔类动物建立草堆的行为与鸣声行为平行发育”的观点。

关键词: 甘肃鼠兔; 干草堆; 栖息地植被类型; 鸣声; 平行发育

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050(2004)01-0023-07

Hay-pile Caches as Winter Food by Gansu Pikas and Its Biological Significance

SU Jianping¹ LIAN Xinming¹ ZHANG Tongzuo¹ CUI Qinghu¹ LIU Jike²

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

(2 College of Life Science, Zhejiang University, Hangzhou, 310027)

Abstract: Composition of hay-pile caches as winter food by Gansu pikas (*Ochotona cansus*) and its relationships to habitat vegetation type were studied based on the 27 hay-piles collected in late fall of 1999 from meadow, shrub, and old fields at the Haibei Research Station of Alpine Meadow Ecosystem, the Chinese Academy of Sciences. The results showed that each hay-pile had a dried weight of 23.8 - 984.2 g with average of 184.2 g, and no significant difference was detected between samples collected from meadow, shrub, and old fields. There were 26 species of dicotyledons and some unidentified monocotyledons in Gramineae in the hay-pile materials. The proportion of dicotyledons in dried weight was 84.61%, much higher than that of monocotyledons (8.06%). Compared to their proportions in the environment (39.57% for dicotyledons and 51.76% for monocotyledons), this meant that Gansu pikas preferred dicotyledons to monocotyledons when they cached their winter food. Preferences of plant materials were relatively stable, even though their availability in habitats affected their proportions in hay-piles. The most preferring plants were *Saussurea superba*, *Oxytropis* spp., *Gentiana straminea*, some grasses in Gramineae, and *Gentiana farreni*. Overwinter survival of Gansu pikas reduced from 51.84% for control plot (1 hm²) to 21.33% for treatment plot (1 hm²) by removing hay-piles, implying that cached food was critical for the animal to live over the winter. Field observations indicated that vocal behavior of Gansu pikas developed poor than that of sympatric plateau pika (*Ochotona curzoniae*) without the habit of caching winter food. This disagreed with Kawamichi's (1976, 1985) opinion that the development of calling parallels the occurrence of harvesting behavior.

Key words: Gansu pika (*Ochotona cansus*); Hay-pile; Habitat vegetation type; Vocal behavior; Parallel development

基金项目: “西部之光”人才培养计划资助项目

作者简介: 苏建平 (1964 -), 男, 博士, 研究员, 主要从事动物生态学与保护生物研究。E-mail: jpsu@mail.nwipb.ac.cn

收稿日期: 2003-02-27; 修回日期: 2003-04-18

许多小哺乳动物在长期的进化过程中形成了贮存食物越冬的习性,以适应寒冷和食物严重匮乏的冬季环境^[1-3],这些动物大多数分布在纬度较高的地区或海拔较高的寒冷地带,如蒙古黄兔尾鼠(*Lagurus przewalskii*)^[4]、红松鼠(*Tamiasciurus hudsonicus*)^[5]和多种田鼠,如 *Micotus californicus*、*M. ochrogaster*、*M. pennsylvanicus*、*M. xanthognathus*^[6]和 *M. oeconomus*^[7]。但 Kawamichi^[8,9]却认为,鼠兔类动物贮存食物的行为与领域性的进化有关,即“建立草堆的行为与鸣声行为平行发育”。

在现存的 26 种鼠兔科动物^[10]中,早已确认 10 个种具有贮存食物越冬的行为,它们是北美鼠兔(*Ochotona princeps*)^[8,9,11-14]、达乌尔鼠兔(*O. daurica*)^[11,15-17]、帕氏鼠兔(*O. pallasi*)^[2,16-18]、草原鼠兔(*O. pusilla*)^[2]、阿富汗鼠兔(*O. refescens*)^[3,19]、灰鼠兔(*O. roylei*)^[20]、红鼠兔(*O. rutila*)^[17]、北鼠兔(*O. hyperborean*)^[8,9]、斑颈鼠兔(*O. collaris*)^[9]和红耳鼠兔(*O. erythrotis*)^[21]。然而,有关鼠兔科动物贮存越冬食物的意义至今仍有争论,一种观点认为,贮存的干草堆不是主要的越冬食物,仅在食物极端匮乏的年份才被明显利用,正常年份条件下,鼠兔冬季仍会正常取食,因此,贮存食物仅仅是为了应付冬季食物条件的不可预测性^[22-24]。另一种观点则强调,干草堆是鼠兔冬季的主要食物,对种群越冬存活具有决定作用^[12,15]。

此外,钟文勤等^[1]还发现,达乌尔鼠兔贮存越冬食物时具有明显的选择性,并且这种选择性会受到栖息地植被类型的影响,即在不同类型的栖息地中贮存的越冬食物有所不同,表现出一定的适应性调节能力。张道川^[15]的研究再次证实了这种选择性的存在,但其余种类的鼠兔是否也具有这种选择性和适应性调节能力并不清楚。近来,苏建平等^[7]发现,甘肃鼠兔(*O. cansus*)亦有贮存干草堆越冬的习性。本文将根据不同栖息地类型甘肃鼠兔草堆食物成分的分析结果,检验甘肃鼠兔是否在贮存越冬食物时具有选择性,以及这种选择性是否受栖息地植被类型的影响,并探讨草堆食物对种群越冬存活的重要性。最后,还将结合有关文献资料,对 Kawamichi 关于鼠兔类动物“建立草堆的行为与鸣声行为平行发育”的观点进行讨论。

1 材料和方法

1.1 研究地点

本研究于 1999~2000 年在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站地区进行,该地区的地理位置、自然概况^[25]、植被类型^[26]和动物群落^[27]均已报道,不再赘述。

1.2 甘肃鼠兔的自然栖息地

甘肃鼠兔喜选择稀疏金露梅(*Potentilla fruticosa*)灌丛、未被破坏的草甸和弃耕地 3 类生境,其共同特点是食物条件良好,且植被较高、郁闭度较大、便于隐蔽。9 月下旬,大多数单子叶植物已经枯黄,双子叶植物已形成种子或仍处于花果期。此时,甘肃鼠兔开始收集喜食植物,堆于洞口附近,晾晒,逐渐形成干草堆。在未被破坏的草甸栖息地中,植被极其稠密,盖度近 100%,以垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、针茅(*Stipa* spp.)等为主的禾本科植物成分无论在决定植被高度还是在植物群落中的生物量都处于绝对优势的地位;而在弃耕地中,植被比较稀疏,盖度仅在 60%~75%不等,上层是稀疏禾草,下层为双子叶杂草,禾草的作用虽有所减弱,但仍较重要;稀疏的金露梅灌丛一般面积较小(150~500 m²不等),上层主要由金露梅构成,下层是双子叶杂草,灌丛四周夹杂少量禾本科植物。尽管上述 3 种栖息地的植被特征差异十分明显,但都有较丰富的甘肃鼠兔喜食的禾本科植物和双子叶植物,如风毛菊(*Saussurea* spp.)、麻花苳(*Gentiana straminea*)、甘肃马先蒿(*Pedicularis kansuensis*)、棘豆(*Oxytropis* spp.)、披针叶黄花(*Thermopsis lenceolata*)、箭叶囊吾(*Ligularia sagitta*)等,甘肃鼠兔的种群密度也较高(30~60 只/hm²)。本研究将在以上 3 种栖息地类型的基础上,分析贮草成分与栖息地植被类型的关系。

1.3 材料收集与处理

1999 年 9~10 月,选择两块种群密度(活动高峰期目测统计分别为 50 只/hm²和 45 只/hm²)相近、面积为 1 hm²的样地,两者均包括上述 3 种类型的栖息地斑块,且每种斑块类型的面积也大致相等。两块样地之间相距约 5 km,有公路、河流以及甘肃鼠兔不栖息的稠密灌丛阻隔,因此,基本不存在样地间的个体迁移。在密度为 50 只/hm²的样地上,观察记录草堆所在位置的栖息地斑块类型,

然后将所有草堆的植物材料全部收集, 分别装于不同纸袋之中, 带回实验室按种类分拣, 烘干后称重。另一块样地上的草堆全部保留。2000年5月初(繁殖初期), 于活动高峰期用目测计数法统计两块样地上的甘肃鼠兔种群密度, 以检验干草堆食物对甘肃鼠兔越冬的重要性。

2 结果

2.1 草堆干重

共收集 27 个草堆, 最小干重 23.8 g, 最大干重 984.2 g, 平均 184.2 g, 变异幅度很大。其中, 草甸栖息地 14 个草堆, 干重在 23.8 ~ 375.6 g 之

间; 灌丛栖息地 6 个草堆, 干重 62.3 ~ 305.6 g; 弃耕地 7 个草堆, 干重 39.4 ~ 984.2 g。统计结果显示, 3 种栖息地草堆干重无明显差异 (Kruskal Wallis Test: $x^2 = 0.687$, $df = 2$, $P = 0.709$)。

2.2 草堆成分与选择性

从 27 个草堆越冬食物中, 共获得植物材料的烘干重 4 973.0 g, 通过分检识别出 27 种植物, 分别隶属于菊科 (Compositae)、豆科 (Leguminosae)、龙胆科 (Gentianaceae)、禾本科 (Gramineae) 等 13 科。因叶片碎裂或种子脱落, 一部分材料难以辨认, 我们称之为不可识别成分, 其重量占总重量的 7.33%, 详细情况见表 1。

表 1 不同栖息地的草堆食物成分与选择性

Table 1 Composition and preference of food item in hay-piles collected by Gansu pika in different habitats

食物项目 Food item	草甸 Meadow			弃耕地 Old field			灌丛 Shrub			合并 Total		
	干重 Dried weight (g)	百分比 Percent (%)	选择等级 Rank of preference	干重 Dried weight (g)	百分比 Percent (%)	选择等级 Rank of preference	干重 Dried weight (g)	百分比 Percent (%)	选择等级 Rank of preference	干重 Dried weight (g)	百分比 Percent (%)	选择等级 Rank of preference
美丽风毛菊 <i>Saussurea superba</i>	633.9	26.39	1	423.8	26.85	1	645.2	65.02	1	1703.0	34.24	1
棘豆 <i>Oxytropis</i> spp.	207.0	8.62	2	591.5	37.47	1	63.6	6.41	2	862.1	17.34	1
麻花苣 <i>Gentiana straminea</i>	367.4	15.29	1	30.5	1.93	3	6.8	0.69	4	404.7	8.14	2
禾草 <i>Gramineae</i>	228.6	9.52	2	95.6	6.06	2	76.6	7.72	2	400.8	8.06	2
线叶龙胆 <i>Gentiana farreni</i>	268.5	11.18	1	15.2	0.96	4	60.2	6.072	290.7	5.85	2	
甘肃马先蒿 <i>Pedicularis kansuensis</i>	167.8	6.98	2	48.5	3.07	3	7.0	0.71	4	234.5	4.72	3
细叶艾菊 <i>Ajania tenuifolia</i>	53.4	2.22	3	118.1	7.48	2	18.2	1.83	3	172.5	3.47	3
披针叶黄花 <i>Thermopsis lenceolata</i>	168.6	7.02	2	0.0	0.00	5	1.0	0.10	4	168.6	3.39	3
摩苓草 <i>Morina chinensis</i>	78.1	3.25	3	5.2	0.33	4	0.0	0.00	5	83.3	1.68	3
香青 <i>Anaphalis lacteal</i>	34.8	1.45	3	33.8	2.14	3	0.0	0.00	5	83.2	1.67	3
鹅绒委陵菜 <i>Potentilla anserine</i>	16.5	0.69	4	32.8	2.08	3	14.6	1.47	3	62.8	1.26	3
箭叶橐吾 <i>Ligularia sagitta</i>	0.0	0.00	5	3.2	0.20	4	13.5	1.36	3	39.8	0.80	4
西北利亚蓼 <i>Polygonum sibiricum</i>	0.0	0.00	5	5.0	0.32	4	36.6	3.69	3	29.2	0.59	4
金露梅 <i>Potentilla fruticosa</i>	1.7	0.07	5	0.7	0.04	5	24.2	2.44	3	21.2	0.43	4
萼果香薷 <i>Elsholtzia calycocarpa</i>	0.0	0.00	5	18.4	1.17	3	18.8	1.89	3	20.7	0.42	4
二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>	0.0	0.00	5	9.3	0.59	4	2.3	0.23	4	10.5	0.21	4
獐牙菜 <i>Swertia tetraptera</i>	3.6	0.15	4	0.0	0.00	5	1.2	0.12	4	4.6	0.09	5
苜蓿 <i>Trigonella ruthenica</i>	0.5	0.02	5	2.7	0.17	4	1.0	0.10	4	4.3	0.09	5

续表1 Continued from table 1

食物项目 Food item	草甸 Meadow			弃耕地 Old field			灌丛 Shrub			合并 Total		
	干重 Dried weight (g)	百分比 Percent (%)	选择等级 Rank of preference	干重 Dried weight (g)	百分比 Percent (%)	选择等级 Rank of preference	干重 Dried weight (g)	百分比 Percent (%)	选择等级 Rank of preference	干重 Dried weight (g)	百分比 Percent (%)	选择等级 Rank of preference
火绒草 <i>Leontopodium nanum</i>	0.0	0.00	5	3.4	0.22	4	1.1	0.11	4	3.4	0.07	5
高山唐松草 <i>Thalictrum alpinum</i>	0.0	0.00	5	1.9	0.12	4	0.0	0.00	5	1.9	0.04	5
兰石草 <i>Lancea tibetica</i>	0.0	0.00	5	1.4	0.09	5	0.0	0.00	5	1.5	0.03	5
蚤缀 <i>Arenaria kansuensis</i>	1.4	0.06	5	0.0	0.00	5	0.1	0.01	5	1.4	0.03	5
雅毛茛 <i>Ranunculus pulchellus</i>	1.0	0.04	5	0.0	0.00	5	0.0	0.00	5	1.0	0.02	5
海乳草 <i>Glaux maritime</i>	0.9	0.04	5	0.0	0.00	5	0.0	0.00	5	0.9	0.02	5
鸢尾 <i>Iris potaninii</i>	0.2	0.01	5	0.7	0.04	5	0.0	0.00	5	0.9	0.02	5
银莲花 <i>Anemone obtusiloba</i>	0.7	0.03	5	0.0	0.00	5	0.0	0.00	5	0.7	0.01	5
雪白委陵菜 <i>Potentilla nivea</i>	0.2	0.01	5	0.1	0.01	5	0.0	0.00	5	0.6	0.01	5
不可识别物 Unidentifiable parts	167.5	6.97		136.6	8.65		0.3	0.03		364.3	7.33	
合计 Total	2402.0	100		1578	100		992.3	100		4973	100	

在 27 种可识别成分中, 美丽风毛菊和棘豆最多, 两者的重量分别占总重量的 34.24% 和 17.34%, 按照蒋志刚等^[28]划分喜好等级的标准, 甘肃鼠兔对这 2 种成分的喜好等级为 1 级 (> 10%); 对麻花苻、禾草和线叶龙胆 3 种成分的喜好等级为 2 级 (5% ~ 10%); 另有 6 种成分的喜好程度为 3 级 (1% ~ 5%), 5 种为 4 级 (0.1% ~ 1%), 11 种为 5 级 (< 0.1%)。

若按单子叶植物和双子叶植物两大类统计, 则甘肃鼠兔贮存的草堆食物成分分别占总重量的 8.06% 和 84.61% (另有 7.33% 为不可识别物), 表明甘肃鼠兔在收集草堆食物时具有强烈的选择性。这是因为环境中两大类植物的生物量分别为 51.76% 和 39.57% (另有 8.67% 为枯枝落叶), 如果甘肃鼠兔随机收集草堆食物, 则两类植物在草堆中的生物量比例应大致与它们在环境中的比例相同。

2.3 不同栖息地中草堆的成分

表 1 数据显示, 在不同栖息地条件下, 甘肃鼠兔的草堆食物成分具有一定差异。例如在草甸栖息地中, 超过 10% 的成分有 3 种, 分别是美丽风毛

菊 (26.39%)、麻花苻 (15.29%) 和线叶龙胆 (11.18%), 3 种成分累计占总重量的 52.86%; 在弃耕地中, 超过 10% 的成分有 2 种, 它们是美丽风毛菊 (26.85%) 和棘豆 (37.47%), 累计占总重量的 64.32%; 而在灌丛栖息地中, 超过 10% 的成分仅有 1 种, 即美丽风毛菊, 其重量占总重量的 65.02%。说明甘肃鼠兔草堆的主要食物成分亦随栖息地植被组成不同而有所变化。此外, 含量低于 10% 的其它草堆成分的分布在不同栖息地之间也有不同。

但是, 草堆成分的百分比在 3 种栖息地之间却存在极显著的正相关 (草甸—弃耕地, $r = 0.613$, $n = 27$, $P = 0.001$; 草甸—灌丛, $r = 0.786$, $n = 27$, $P < 0.001$; 弃耕地—灌丛, $r = 0.618$, $n = 27$, $P = 0.001$), 说明: 尽管草堆各成分的含量会受到栖息地植被类型的影响, 但甘肃鼠兔对每种成分的选择性却具有相对的稳定性。

2.4 干草堆与种群越冬存活的关系

于 2000 年 5 月 5 ~ 7 日连续 3 d 上午活动高峰期 (08:30 ~ 10:30), 用目测法测定两块样地甘肃鼠兔数量, 结果显示: 在去除草堆的样地上, 甘

肃鼠兔的数量分别为 10 只、11 只和 11 只，平均密度是 10.67 只/hm²，仅为越冬前密度的 21.33%；而在保留草堆的样地上，甘肃鼠兔的数量分别为 22 只、27 只和 21 只，平均密度是 23.33 只/hm²，为越冬前密度的 51.84%。说明草堆的存在，可大大提高甘肃鼠兔种群越冬存活率。

3 讨论

3.1 贮存越冬食物的意义

鼠兔类动物贮存越冬食物的意义至今仍有较大争议。早期的一些学者^[23, 24]发现，北美鼠兔 (*Ochotona princeps*) 虽然有贮存食物越冬的习性，但如果气候条件允许，它们仍然会在冬季继续觅食；在一般情况下，人为移去草堆并不会影响其越冬存活率；而且，贮存的食物量难以满足整个冬季的消耗，因此这些学者认为，北美鼠兔以干草堆形式贮存的食物并不是冬季食物的主要成分，仅仅是在出现异常恶劣的极端气候条件无法取食时才利用这些事先贮存的食物。贮存食物的目的是为了适应不可预测的极端恶劣的冬季气候。Conner^[22]再次对北美鼠兔贮存干草堆越冬的行为进行研究，并仍然认为，北美鼠兔堆积干草的行为是对环境条件的不可预测性作出的适应性反应。春季和夏初的恶劣气候条件阻止了地面取食活动，并且推迟了植物的萌发，在这种形势下，贮存的干草对于个体存活具有重要意义。这意味着，北美鼠兔领域性的进化与下列需要相关，即在冬季延长或气候条件特别恶劣的年份，需要收集足够多的干草作为冬季潜在食物。

然而，张道川^[15]的研究表明，草堆中贮存的食物对达乌尔鼠兔的成功越冬至关重要，如果人为移去草堆，其越冬存活率将大大下降，甚至出现种群局部消失的后果。Dearing^[12]采用挖掘法测定北美鼠兔贮存的草堆食物量，结果显示，草堆可提供 350 d 的食物，扣除腐烂霉变部分后，仍能提供超过 175 d 的食物，由此断然否定了“北美鼠兔的草堆只能作为冬季辅助应急食物”的看法，认为草堆是其冬季食物的主要来源。

在本研究中，甘肃鼠兔贮存的干草堆食物量比较小，干草堆似乎不太可能成为其冬季食物的主要来源；在去除干草堆以后，种群越冬存活率显著下降的事实意味着贮存的干草堆应该是主要的越冬食物。野外观察暗示，导致这种不一致现象的原因可

能有以下几个方面。其一，在收集到的 27 个草堆中，最大干重可达 984.2 g，而最小干重仅有 23.8 g，且绝大部分不超过 300 g，说明在我们收集干草堆时，大部分草堆正处于贮存食物的早期；其二，由于受到去除草堆的人为干扰，甘肃鼠兔停止修建尚未完成的草堆，甚至有很多个体迁出该样地；其三，在保留草堆的样地中，甘肃鼠兔能够继续贮存食物直到满足其越冬需要为止。如果这些推测成立，则干草堆就是甘肃鼠兔的主要越冬食物，否则，就是为应付不可预测的食物严重短缺而贮存的辅助越冬食物。总之，这个问题尚需进一步观察证实。

3.2 草堆成分的选择性

野外观察表明，甘肃鼠兔夏季对禾本科植物的喜食程度仅次于棘豆居第 2 位，说明甘肃鼠兔对禾本科植物具有很强的选择性。但是，在干草堆中，禾本科植物的含量只有约 8%，甘肃鼠兔对其喜好程度下降至第 4 位，这与其在栖息地中的生物量比例（约 52%）极不相称。也许禾本科植物干枯以后其营养价值远不及双子叶植物的果实，导致甘肃鼠兔对其选择性下降。但更重要的是，贮存越冬食物与直接取食相比需要消耗更多的时间和能量用于收集和搬运食物，由于禾本科植物的植株比双子叶杂类草细长，虽然收集禾草的效率可能不会太低，但搬运却比双子叶植物的果实要困难得多，除非把它们咬断成适当的长度，但是这会增加处理时间，因此从整体上看，收集贮存禾草的效率可能会比贮存双子叶植物的效率低很多，按照最佳觅食理论食物选择模型^[29]的预测，甘肃鼠兔应该尽量回避对禾草的选择性收集和贮存。那么，草堆中为什么还会出现大约 8% 的禾草成分呢？可能的原因是：在修建每个草堆之初，甘肃鼠兔很容易在草堆周围一定距离范围内收集和贮存双子叶植物，但随着时间的推移，草堆周围双子叶植物的丰富度会逐渐下降，如果继续收集和贮存双子叶植物，其效率就有可能比转而收集禾本科植物还低，因此，我们推测每个草堆中最先贮存的部分可能仅仅是双子叶植物，后面贮存的部分则可能包含部分单子叶植物。事实上，在收集草堆材料时观察到的现象证实了这一推测，即凡是有禾本科植物成分的草堆，其禾草成分都夹杂在草堆的表面，草堆的内部或最下面则全为双子叶植物。

3.3 关于鸣声与贮草行为平行发育的看法

Fomozov^[2]认为, 栖息于欧亚草原上的小哺乳动物, 冬季躲在洞中利用事先贮存好的食物是对寒冷环境的适应。Conner^[22]则强调, 北美鼠兔堆积干草堆的选择压力主要是气候条件对食物可利用性的影响是不可预测的。此外, 影响动物在恶劣气候条件下直接取食能力的因素(如与身体大小相关的适应严寒低温的生理产热能力和散热面积)也可能成为是否贮存越冬食物的选择压力^[7]。因此, 尽管对鼠兔类动物贮存的干草堆是否为其主要的越冬食物存在不同观点, 但一般都认为鼠兔的贮草行为起源于它们对严寒和食物匮乏等极端生存环境的适应, 似乎与鸣声的起源关系不大。

但是, Kawamichi^[8]在研究北美鼠兔的行为时发现, 雌、雄个体均有明显的领域性, 通常以草堆为领域中心。在种群中, 体重较大的个体具有明显优势, 常常侵入比它们弱小的个体所占据的领域。同时, 这个种的鸣声行为也很发达。他认为, 北美鼠兔与北鼠兔、大耳鼠兔(*Ochotona macrotis*)、灰鼠兔的差别在于, 北美鼠兔存在强烈的个体领域性, 而其它3种没有, 且这种领域行为的主要功能是有利于保护领域占有者个体收集的草堆。配对的北鼠兔之间草堆的领域保护行为的完全缺失^[30, 31]可能是由于雌雄个体共同收集、消耗草堆食物所致。在大耳鼠兔及其亲缘种灰鼠兔中, 没有发现贮存草堆的行为^[32], 因此它们必须冬季取食。在大耳鼠兔^[32]和灰鼠兔^[32, 33]中, 鸣声发育差, 它们也不堆积草堆; 相反, 在北鼠兔和北美鼠兔中, 鸣声高度发育, 且堆积大量干草, Kawamichi^[8]由此提出鼠兔鸣声与贮草行为平行发育的观点。在此基础上, Kawamichi^[9]又加进了斑颈鼠兔的资料进行比较, 结果更加强了鼠兔鸣声与贮草行为平行发育的结论。

现有的资料表明, 在本研究工作地区, 甘肃鼠兔和高原鼠兔呈现典型的同域分布现象。甘肃鼠兔的鸣声类型少于高原鼠兔, 与领域性相关的长鸣无论是发生频次还是持续时间均不及高原鼠兔^[34], 说明甘肃鼠兔的鸣声行为和领域性不及高原鼠兔发达。按照 Kawamichi^[8, 9]的观点, 应该是高原鼠兔而不是甘肃鼠兔更有可能具有贮草越冬的行为, 但事实却完全相反。值得注意的是, Kawamichi^[8, 9]先后两次的分析都是以其自己的观察资料为基础进行

的, 涉及的物种最多不过5种, 带有明显的局限性, 难免因资料不足而出错。例如, 灰鼠兔贮存食物的习性已被证实^[20], 但在 Kawamichi^[32, 33]的两次观察(1967年12月13日至1968年1月27日, 1969年10月15日至1970年1月16日)中却未被发现, 主要原因可能是他的观察时间比较短。如果 Kawamichi^[8, 9]能够及时发现灰鼠兔贮存食物的习性, 他很可能不会提出鼠兔鸣声与贮草行为平行发育的观点。

应该指出, 在 Kawamichi^[8, 9]的分析中还存在着一些片面理解, 即把鼠兔的鸣声完全等同于领域性的象征, 而领域性又与保护越冬食物(草堆)的安全性密切相关。然而, 事实上, 鼠兔的鸣声极为复杂, 除长鸣(Long call)以外的其它鸣声如短鸣(Short call)、哀鸣(Whine)、闷鸣(Muffle)、颤鸣(Trill)等几乎都与领域性无关。Smith等^[35]对高原鼠兔和北美鼠兔的社会行为进行比较后认为, 两者分别代表哺乳动物中社会性连续体的两个极端, 前者是高度社会化的动物, 而后者却是极端非社会化动物, 与此相应, 前者的鸣声十分繁杂, 而后者只有长鸣和短鸣。看来, 鸣声的起源主要是与社会性动物个体之间增多的交流需要密切相关, 而与是否收集草堆并无直接关系, 因为两者的进化选择压力完全不同。

参考文献:

- [1] 钟文勤, 周庆强, 孙崇潞. 达乌尔鼠兔的贮草选择与其栖息地植物群落的关系[J]. 生态学报, 1982, 2(1): 77-84.
- [2] Fomozov A N. Adaptive modification of behavior in mammals of the Eurasian steppes [J]. *J Mammal*, 1966, 47(2): 208-223.
- [3] Smith C C, Reichman O J. The evolution of food caching by birds and mammals [J]. *Ann Rev Ecol Syst*, 1984, 15: 329-351.
- [4] 赵肯堂. 蒙古黄兔尾鼠的生态观察[J]. 兽类学报, 1984, 4(3): 217-222.
- [5] 蒋志刚. 红松鼠的食物贮藏行为[A]. 见: 张洁. 中国兽类生物学研究[C]. 北京: 中国林业出版社, 1995. 185-190.
- [6] Wolff J O. Behavior [A]. In: Tamarin R H eds. *Biology of new world Microtus* [C]. Spec. Publ. No. 8. Boston: Amer Soc of Mamm, 1985. 340-372.
- [7] 苏建平, 刘季科. 高寒地区植食性小哺乳动物的越冬对策[J]. 兽类学报, 2000, 20(3): 186-192.
- [8] Kawamichi T. Hay territory and dominance rank of pikas (*Ochotona princeps*) [J]. *J Mammal*, 1976, 57(1): 133-148.
- [9] Kawamichi T. Behavior and social organization of five species of pikas and their evolution [A]. In Kawamichi T eds. *Contemporary mamm*

- malogy in China and Japan [C]. Osaka: Mamm Soc Japan, 1985. 43 - 50.
- [10] 于宁. 中国鼠兔属分子系统及进化研究 [D]. 西宁: 中国科学院西北高原生物研究所, 1997, 1 - 117.
- [11] Huntly N J, Smith A T, Ivins B L. Foraging behavior of the pika (*Ochotona princeps*) with comparisons of grazing versus haying [J]. *J Mammal*, 1986, **67** (1): 139 - 148.
- [12] Dearing M D. The function of haypiles of pikas (*Ochotona princeps*) [J]. *J Mammal*, 1997, **78** (4): 1156 - 1163.
- [13] McKechnie A M, Smith A T, Peacock M M. Kleptoparasitism in pikas (*Ochotona princeps*): theft of hay [J]. *J Mammal*, 1994, **75** (2): 488 - 491.
- [14] Smith A T. Territoriality and social behavior of *Ochotona princeps* [A]. In Myers K, MacInnes C D eds. Proc World Lagmorph Conf Guelph [C]. Canada: Guelph Univ Press, 1981, 310 - 323.
- [15] 张道川. 达乌尔鼠兔 (*Ochotona dauurica*) 贮草行为 [J]. 高原生物学集刊, 1994, 12: 195 - 200.
- [16] 李新民, 段权红. 蒙古鼠兔和草原鼠兔脊柱胸廓和肩带骨的比较研究 [J]. 兽类学报, 1990, **10** (1): 71 - 74.
- [17] Smith A T. Population dynamics of pikas [A]. In Myers K, MacInnes C D eds. Proc World Lagmorph Conf Guelph [C]. Canada: Guelph Univ Press, 1981. 572 - 586.
- [18] 李思华. 北塔山地区褐斑鼠兔的生活习性 [J]. 动物学杂志, 1980, 3: 35 - 36.
- [19] Fulk G W, Khokhar D R. Observation on the natural history of a pika from Pakistan [J]. *Mammalia*, 1980, 44: 51 - 58.
- [20] 冯祚建, 郑昌琳. 中国鼠兔属 (*Ochotona*) 的研究—分类与分布 [J]. 兽类学报, 1985, 5 (4): 269 - 290.
- [21] 张荣祖, 王宗祯. 青海甘肃兽类调查报告 [R]. 北京: 科学出版社, 1964. 1 - 80.
- [22] Conner D A. Seasonal changes in activity patterns and the adaptive value of haying in pikas (*Ochotona princeps*) [J]. *Can J Zool*, 1983, 61: 411 - 416.
- [23] Millar J S, Zwickel F C. Characteristics and ecological significance of haypiles of pikas [J]. *Mammalia*, 1972, 36: 657 - 667.
- [24] Millar J S. Success of reproduction in pikas *Ochotona princeps* (Richardson) [J]. *J Mammal*, 1974, 55: 527 - 542.
- [25] 杨福国. 高寒草甸生态系统定位站自然概况 [A]. 见: 夏武平. 高寒草甸生态系统第 1 集 [C]. 兰州: 甘肃人民出版社, 1982. 1 - 8.
- [26] 周兴民, 李建华. 海北高寒草甸生态系统定位站的主要植被类型及地理分布规律 [A]. 见: 夏武平. 高寒草甸生态系统第 1 集 [C]. 兰州: 甘肃人民出版社, 1982. 9 - 18.
- [27] 刘季科, 梁杰荣, 周兴民, 李建华. 高寒草甸生态系统定位站的啮齿动物群落和数量 [A]. 见: 夏武平. 高寒草甸生态系统第 1 集 [C]. 兰州: 甘肃人民出版社, 1982. 34 - 43.
- [28] 蒋志刚, 夏武平. 高寒草甸生态系统中牦牛、藏系绵羊和高原鼠兔的生态学研究 [J]. 高原生物学集刊, 1987, 6: 115 - 146.
- [29] Pyke G H. Optimal foraging theory: a critical review [J]. *Ann Rev Ecol Syst*, 1984, 15: 523 - 575.
- [30] Kawamichi T. Behavior and daily activities of the Japanese pika, *Ochotona hyperborean yesonensis* [J]. Faculty of Science, Hokkaido University, Series , *Zoology*, 1969, **17** (1): 127 - 151.
- [31] Kawamichi T. Social pattern of the Japanese pika, *Ochotona hyperborean yesonensis*, preliminary report [J]. Faculty of Science, Hokkaido University, Series , *Zoology*, 1970, **17** (3): 462 - 473.
- [32] Kawamichi T. Daily activities and social pattern of two Himalayan pikas, *Ochotona macrotis* and *O. roylei*, observed at Mt. Everest [J]. Faculty of Science, Hokkaido University, Series , *Zoology*, 1971, **17** (4): 587 - 609.
- [33] Kawamichi T. Winter behaviour of the Himalayan pika, *Ochotona roylei* [J]. Faculty of Science, Hokkaido University, Series , *Zoology*, 1968, **16** (1): 582 - 594.
- [34] Jiang Y J, Wang Z W. Social behavior of *Ochotona cansus*: adaptation to the alpine environment [J]. *Acta Theriol Sin*, 1991, **11** (1): 23 - 40.
- [35] Smith A T, Smith H J, Wang X G, Yin X C, Liang J X. Social behavior of the steppe-dwelling black-lipped pika (*Ochotona curzoni*) [J]. *Acta Theriol Sin*, 1986, **6** (1): 13 - 32.