

# 高原鼠兔个性特征的地理变异及其对环境的适应

程琪<sup>1 2</sup> 曲家鹏<sup>1</sup> 张贺<sup>1 2</sup> 张堰铭<sup>\*</sup>

(1 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001) (2 中国科学院大学, 北京 100049)

**摘要:** 个性特征是指动物稳定且可遗传的综合行为特征, 反映出其对特定环境的适应。限制性假说认为个性特征主要受遗传因素制约, 个体间行为的表达差异不以环境条件而发生随意性改变; 然而, 适应性假说则认为个性特征主要由环境因素决定, 生活于相同环境中的物种, 其个性特征将产生趋同现象。本研究通过比较两个高原鼠兔地理种群的个性特征, 检验适应性假说和限制性假说的相关预测。结果表明, 刚察县高原鼠兔野外种群个体的行为特征聚为 3 类, 玛沁县则为 2 类。实验室内驯化 2–3 个月后, 两个地理种群个体行为特征聚为 1 类。两地理种群个体的观察、攀爬行为及边缘区域活动、移动累计时间均无显著差异, 但静止累计时间存在明显地理差异。个体的中心区域活动累计时间在野外和驯化后均存在明显差异, 且与地理空间的交互作用不显著。两地理种群之间个体的温顺性无明显差异; 心率亦无明显差异。高原鼠兔个性特征中主要行为参数无显著的地理差异, 主要由遗传因素决定, 验证了限制性假说的相关预测。

**关键词:** 高原鼠兔; 个性特征; 环境; 遗传

中图分类号: Q958.12

文献标识码: A

文章编号: 1000–1050 (2017) 02–0115–09

## Personality variation and adaptation to the environment of the plateau pika (*Ochotona curzoniae*)

CHENG Qi<sup>1 2</sup>, QU Jiapeng<sup>1</sup>, ZHANG He<sup>1 2</sup>, ZHANG Yanming<sup>\*</sup>

(1 Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Science, Xining 810001, China)

(2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

**Abstract:** Personality reflects an individual's set of typical behavioral tendencies exhibited in various situations and refer to animal's stable and heritable behavioral characteristics. The constraint hypothesis assumes that personality is heritable, is determined by genetic factors, and does not evolve easily. In contrast, the adaptive hypothesis assumes that personality is mainly affected by environmental factors. Personality traits of different species in the same environment will produce convergence. To examine the predictions of the constraint hypothesis and adaptive hypothesis, we compared personality differences in plateau pika (*Ochotona curzoniae*) between two different regions. The results of cluster analysis show that the personality of wild plateau pika populations from Gangcha County clustered into 3 categories, Maqin County clustered into 2, and after rearing 2–3 months in laboratory, personality of plateau pika from both counties clustered into 1 category. Scanning, climbing, centrality, border behavior of two geographical populations showed no significant difference, but immobility between geographic populations still showed significant differences, the ambulation between two geographic populations and wild, interior populations both showed significant differences. No significant difference was found in docility between two geographic populations; there was no significant difference between geographical populations for heart rate. The results indicate that there are no significant geographical differences in major behavioral parameters of plateau pika personality traits. So personality is determined by genetic factors and confirmed the prediction of constraint hypothesis.

**Key words:** Environment; Genetics; Plateau pika (*Ochotona curzoniae*); Personality

在长期进化中, 动物形成特定的行为模式, 以 适应其生存环境 (Jiang, 2004)。这些行为模式不

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31300320, 31270467)

作者简介: 程琪 (1990–), 男, 硕士, 主要从事动物生态学研究。

收稿日期: 2016–04–20; 修回日期: 2016–09–10

\* 通讯作者, Corresponding author, E-mail: zhangym@nwipb.cas.cn

仅取决于个体的体型大小和生理学特征,还受到温度、降雨、栖息环境以及食物资源等因素的制约 (Prates and Bicca-Marques, 2008)。个性特征是动物适应栖息环境而表现出的一系列综合行为表达方式,能够对环境变化做出必要的响应,反映出两个或两个以上个体在特定环境条件下行为表达的差异性 (Penke *et al.*, 2007)。

许多研究表明,同一物种个性特征因环境条件不同而存在明显差异 (Huntingford, 1976; Verbeek *et al.*, 1994; Koolhaas *et al.*, 2010),特别是当个体置身陌生环境 (Drent *et al.*, 2003)、遭遇攻击 (Koolhaas *et al.*, 1999; Carere *et al.*, 2001; Sih *et al.*, 2004a, 2004b; Carere and Eens, 2005; Réale *et al.*, 2007; Bell *et al.*, 2009) 以及强烈特殊信号刺激 (Broom, 2001) 等,个性特征的差异将愈加明显。例如,对不同地理种群的北美漏斗网蜘蛛 (*Agelenopsis aperta*) 个性特征的长期研究发现,在攻击猎物频次、潜伏时间等方面,蜘蛛的行为表达存在着明显的地理差异 (Hedrick and Riechert, 1989)。

Stamps (1991) 认为动物个性特征的多个行为并非独立进化,各种行为的表达存在特定的相关性,互为彼此的限制性因素,即限制性假说 (The constraint hypothesis)。该假说强调个性特征主要受遗传因素影响,尽管个体在不同环境行为的表达存在一定的可塑性,但个体之间差异相对稳定,即冒失者或怯懦者的个性特征不因环境而发生转变。然而, Wilson (1998) 认为动物行为间的相关性不是一成不变,行为的表达与个体生存的环境密切相关,个体可根据自身适合度大小来调节其行为策略,因此个性特征具有环境制约性,称之为适应性假说 (The adaptive hypothesis)。适应性假说强调环境因素对个体个性特征的影响,动物可依环境条件采取不同的行为策略,以利于自身具有最大适合度,从而导致物种间个性特征差异不稳定。近年来,也有学者从行为可塑性角度,提出动物可通过改变等位基因频率以适应生存环境,进而导致个性特征在一定范围内具有可变性,被称为环境—遗传可塑性假说 (The environmental genetic plasticity hypothesis) (Dingemanse *et al.*, 2009)。该假说强调环境因子和遗传因素可共同作用于个性特征,进而使其产生适应性进化。

青藏高原是地球上海拔最高、面积最大、年代最新并仍在隆升的一个高原 (李吉均和方小敏, 1998),其环境和生态系统类型具有极高的复杂性,植物物候、植被组成及草地生物量亦依环境而有明显的变化 (王青霞等, 2014),继而对该地区植食性动物的觅食、能量分配、繁殖及生长发育等产生重要的影响 (Qu *et al.*, 2012)。高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 是伴随青藏高原隆升而形成的特有物种,主要分布于 3 200–5 200 m 的高寒草甸、高寒草原等地区,是生态系统的关键物种 (Smith *et al.*, 1999)。高原鼠兔种群波动具有明显的密度制约性和非密度制约性 (Qu *et al.*, 2012),繁殖启动时间及胎次存在明显的地理变异 (Qu *et al.*, 2012),例如环青海湖低海拔地区高原鼠兔每年繁殖 3–5 胎,平均胎仔数 4.5 个;玛沁县高海拔地区高原鼠兔每年繁殖 2 胎,平均胎仔数 4.0 个 (王学高和戴克华, 1991; Qu *et al.*, 2012)。此类生活史特征的变异是否与高原鼠兔行为表达存在特定的联系,环境和遗传因素如何影响个性特征的表达,已成为探讨高原动物极端环境适应性进化研究的焦点。本研究拟通过比较地理种群间高原鼠兔不同的个性特征差异,检验适应性假说和限制性假说的相关预测,回答高原动物行为表达是否具有环境制约性、个性特征是否存在地理变异等科学问题,以增进对高原动物适应极端环境及行为进化的认识。

## 1 研究方法

### 1.1 研究样地

本研究选取青海省玛沁县 (北纬 34°48', 东经 100°26') 和刚察县 (北纬 37°32', 东经 100°27'),开展高原鼠兔个性特征研究。玛沁县位于青海省东南部,属唐古拉山系,平均海拔 4 100 m 以上;年平均气温 -3.8℃–3.5℃,年平均降水量 423–565 mm,全年日照时间为 2 313–2 607 h (王长庭等, 2004; 王启基等, 2004);植被类型以高寒嵩草草甸类为主,地上生物量为 (176.77 ± 12.99) g/m<sup>2</sup> (刘哲等, 2015),植物物候期约 119 d (李红梅等, 2010)。刚察县位于青海省东北部,属祁连山系,平均海拔 3 300 m;年平均气温 -0.6℃,年降水量 370.5 mm,平均年日照时数 3 037 h;该地区植被也属典型的高寒草甸,

环青海湖地区地上生物量为  $220.3 \text{ g/m}^2$  (朱宝文等, 2008), 植物物候期约 142 d (李红梅等, 2010)。

### 1.2 实验动物

本实验动物是 2014 年 12 月至 2015 年 1 月, 采用绳套法分别在刚察县和玛沁县捕捉的成年高原鼠兔各 10 只。此时期高原鼠兔为越冬种群, 雌雄个体的生存对策主要以克服冬季恶劣环境为主, 性别间的行为表达无显著的差异 (Qu *et al.*, 2012)。尽管体重达到成年个体水平, 但由于环境条件限制, 仍处于非繁殖状态。其种群主要由 2014 年春季出生的个体为主。所有捕获的高原鼠兔带回实验室先单笼 (长  $\times$  宽  $\times$  高,  $40 \text{ cm} \times 25 \text{ cm} \times 20 \text{ cm}$ ) 饲养。饲养期间用干燥的锯末作为垫料, 自然光照, 足量供给饮水和兔颗粒饲料 (北京科澳协力饲料有限公司)。

### 1.3 实验设计

将两个地理种群的各 10 只高原鼠兔适应 2 - 3 d 后称重 (刚察县平均体重为  $(152.75 \pm 4.9) \text{ g}$ , 玛沁县则为  $(142.68 \pm 2.8) \text{ g}$ ), 并进行个性特征实验观测。刚察县和玛沁县两地理种群个体的野外行为特征观测分别设定为 GW 和 MW 处理组。测定后放回饲养笼, 正常饲养 2 - 3 月后再次称重 (刚察县平均体重为  $(163.86 \pm 1.5) \text{ g}$ , 玛沁县则为  $(147.25 \pm 3.8) \text{ g}$ ), 并测定其个性特征参数。来源于刚察县的个体设定为 GL 处理组, 玛沁县则为 ML 处理组。

### 1.4 个性特征测定

#### 1.4.1 心率

将高原鼠兔从饲养笼中取出, 用手将其固定, 把录音器探头贴近高原鼠兔心脏部位, 录制 30 s 的稳定心跳音频。

#### 1.4.2 温顺性 (Docility)

依据 Montiglio 等 (2012) 测定金花鼠 (*Tamias striatus*) 个性特征的方法, 分别采用铁笼实验测定高原鼠兔怯懦性, 铁笼大小为  $30 \text{ cm} \times 10 \text{ cm} \times 10 \text{ cm}$  (长  $\times$  宽  $\times$  高), 将高原鼠兔置于其中, 5 s 后, 记录 1 min 内其在铁笼中的活动时间。测定结束后清理铁笼, 清除气味, 以便下次测定使用。

网袋实验测定高原鼠兔的挣扎性, 用来反映高原鼠兔的温顺性特征。将高原鼠兔放入大小为  $20 \text{ cm} \times 15 \text{ cm}$  (长  $\times$  宽) 的半透明塑料网袋中,

悬空, 5 s 后, 记录 1 min 内高原鼠兔在网袋中的活动时间。测定结束后清理网袋, 清除气味, 以便下次测定使用。

#### 1.4.3 探究性 (Exploration)

参考 Montiglio 等 (2012) 测定个性特征的方法, 采用旷场实验测定高原鼠兔的探究行为。旷场箱使用木板材料制作为  $100 \text{ cm} \times 100 \text{ cm} \times 40 \text{ cm}$  (长  $\times$  宽  $\times$  高) 测定场, 底部划分为  $10 \text{ cm} \times 10 \text{ cm}$  的栅格。实验室保持安静通风, 测定场上方放置 25 W 日光灯。实验观测时将高原鼠兔置于旷场中心, 30 s 后, 摄像机摄录 2 min 内活动状况。结束后将观测动物放回饲养笼, 油漆刷清除测定场排泄物, 酒精棉擦拭旷场箱底板及四周, 待用。

根据高原鼠兔在旷场内活动状况, 统计观察 (Scanning)、攀爬 (Climb)、中心活动 (Centrality)、四周活动 (Immobility)、移动 (Ambution) 和静止 (Immobility) 等行为的累计发生时间。各行为定义为:

(1) 观察: 旷场中动物个体转动头部, 身体其他部位保持静止。

(2) 攀爬: 旷场中动物个体攀爬围墙。

(3) 中心活动: 在旷场中心 ( $50 \text{ cm} \times 50 \text{ cm}$ ) 奔跑、移动。

(4) 四周活动: 在旷场四周 ( $25 \text{ cm} \times 25 \text{ cm}$ ) 奔跑、移动。

(5) 移动: 旷场中动物个体奔跑移动。

(6) 静止: 旷场中动物个体保持静止不动。

#### 1.4.4 数据处理与统计分析

使用 Ethovision 软件对录像资料进行分析。使用 R-3.2.2 软件对高原鼠兔行为特征进行聚类分析 (The cluster analysis), 绘制聚类分析选择图和聚类树图。聚类分析是一组将研究对象分为相对同质的群组 (clusters) 的统计分析技术, 其基本原理是, 根据样本自身的属性, 用数学方法按照某种相似性或差异性指标, 定量地确定样本之间的亲疏关系, 并按这种亲疏关系程度对样本进行聚类。使用 Praat 软件分析心跳音频, 绘制波形图, 读取两次心跳间的时间间隔, 重复 12 次 (前 15 s 和后 15 s 各 6 次), 计算心率平均值。经 SPSS19.0 软件检验, 各行为特征数据不符合正态分布, 使用 Wilcoxon Sign Rank Test 方法进行统计学分析。因为本研究是在同一数据集同时检验两个独立的假设,

即：地理种群之间及野外和驯化种群个性特征是否存在差异，根据 Bonferroni 校正方法，用于每一假设的统计显著水平，应为仅检验一个假设时的显著水平的 1/2，即  $\alpha$  设为  $0.05/2 = 0.025$ 。

## 2 结果

### 2.1 心率

高原鼠兔野外与室内驯化后的心率在相同种群的个体之间不存在显著差异 ( $Z = -0.309$ ,  $P = 0.757$ )，地理种群间差异也不显著 ( $Z = -1.405$ ,  $P = 0.160$ ) (图 1)。

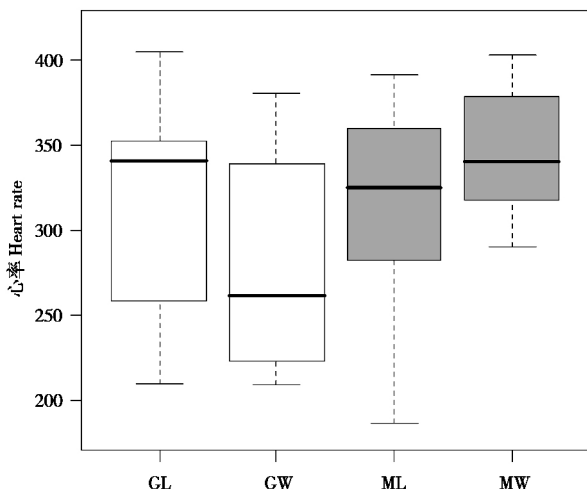


图 1 高原鼠兔心率比较。其中 GW、GL 分别表示高原鼠兔刚察县种群野外和室内驯化观测组，MW、ML 分别表示玛沁县种群野外和室内驯化观测组

Fig. 1 Comparisons of heart rate in different groups. GL, GW represent plateau pika from Gangcha County in the laboratory and in the wild, ML and MW represent plateau pika from Maqin County in the laboratory and in the wild

### 2.2 温顺性

野外种群与驯化种群铁笼静止时间存在极显著的差异 ( $Z = -3.650$ ,  $P = 0.001$ )，玛沁县及刚察县野外种群铁笼静止时间均显著低于驯化种群 (刚察  $P = 0.001$ ；玛沁  $P = 0.008$ )；地理种群间差异不显著 ( $Z = -1.019$ ,  $P = 0.308$ ) (图 2)。

野外种群与驯化种群网袋静止时间存在显著的差异 ( $Z = -1.969$ ,  $P = 0.049$ )，玛沁县及刚察县野外种群网袋静止时间均显著低于驯化种群 (刚察  $P = 0.023$ ；玛沁  $P = 0.015$ )；地理种群间差异不显著 ( $Z = -0.577$ ,  $P = 0.564$ ) (图 3)。

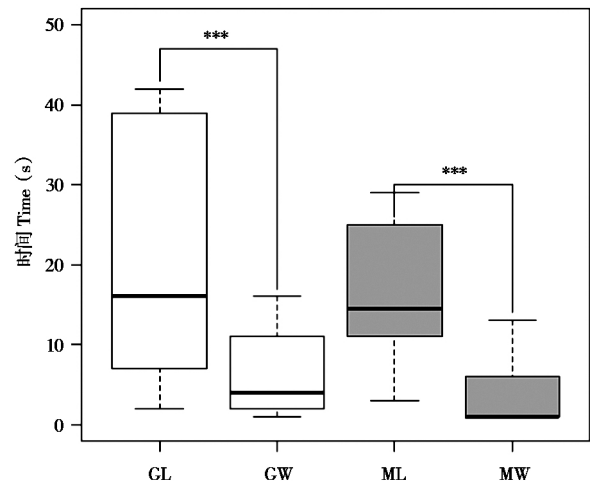


图 2 高原鼠兔铁笼静止时间差异性。其中 GW、GL 分别表示高原鼠兔刚察县种群野外和室内驯化观测组，MW、ML 分别表示玛沁县种群野外和室内驯化观测组。\*\*\*  $P < 0.001$

Fig. 2 Differences of immobility time in cage by different groups of plateau pika. GL, GW represent plateau pika from Gangcha County in the laboratory and in the wild, ML and MW represent plateau pika from Maqin County in the laboratory and in the wild field. \*\*\*  $P < 0.001$

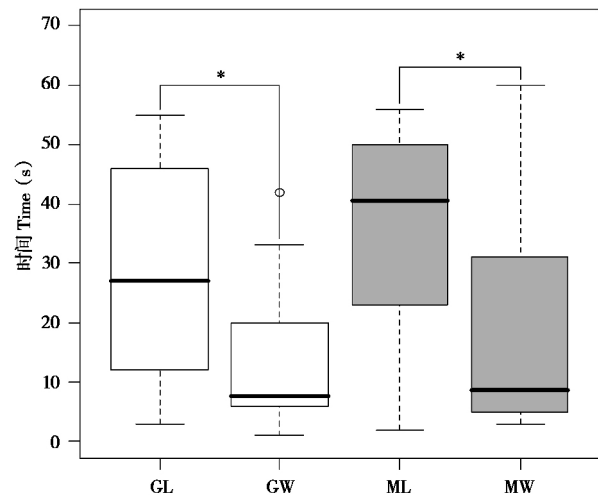


图 3 高原鼠兔网袋静止时间差异性。其中 GW、GL 分别表示高原鼠兔刚察县种群野外和室内驯化观测组，MW、ML 分别表示玛沁县种群野外和室内驯化观测组。\*  $P < 0.05$

Fig. 3 Differences of immobility time in bag by different groups of plateau pika. GL, GW represent plateau pika from Gangcha county in the laboratory and in the wild, ML and MW represent plateau pika from Maqin county in the laboratory and in the wild field. \*  $P < 0.05$

2.3 探究性

野外种群与驯化种群观察行为累计发生时间存在极显著的差异 ( $Z=5.282, P=0.001$ ), 玛沁县及刚察县野外种群观察行为累计发生时间均极显著高于驯化种群 ( $P=0.001$ ); 地理种群间差异不显著 ( $Z=-0.646, P=0.518$ ) (图4)。

野外种群与驯化种群攀爬行为累计发生时间存在极显著的差异 ( $Z=-4.412, P=0.001$ ), 玛沁

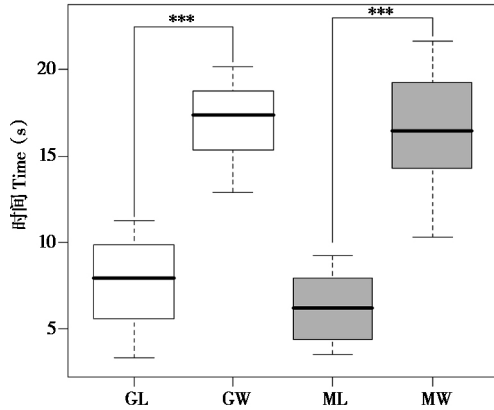


图4 高原鼠兔不同组别观察行为累计时间比较. 其中 GW、GL 分别表示高原鼠兔刚察县种群野外和室内驯化观测组, MW、ML 分别表示玛沁县种群野外和室内驯化观测组. \*\*\*  $P < 0.001$

Fig. 4 Comparisons of scanning time by different groups of plateau pika. GL, GW represent plateau pika from Gangcha County in the laboratory and in the wild, ML and MW represent plateau pika from Maqin County in the laboratory and in the wild field. \*\*\*  $P < 0.001$

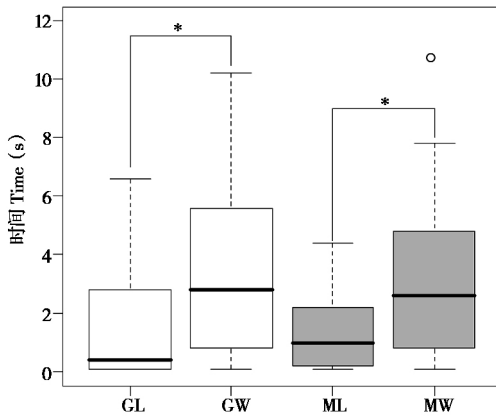


图6 高原鼠兔不同组别中心活动累计时间比较. 其中 GW、GL 分别表示高原鼠兔刚察县种群野外和室内驯化观测组, MW、ML 分别表示玛沁县种群野外和室内驯化观测组. \*  $P < 0.05$

Fig. 6 Comparisons of activity time at the center of the open-field among different groups of plateau pika. GL, GW represent plateau pika from Gangcha county in the laboratory and in the wild, ML and MW represent plateau pika from Maqin county in the laboratory and in the wild field. \*  $P < 0.05$

县及刚察县野外种群攀爬行为累计发生时间均极显著高于驯化种群 (刚察  $P=0.001$ ; 玛沁  $P=0.001$ ); 地理种群间差异不显著 ( $Z=-0.282, P=0.779$ ) (图5)。

野外种群与驯化种群中心活动累计发生时间存在显著的差异 ( $Z=-1.909, P=0.024$ ); 地理种群间差异不显著 ( $Z=-0.028, P=0.977$ ) (图6)。

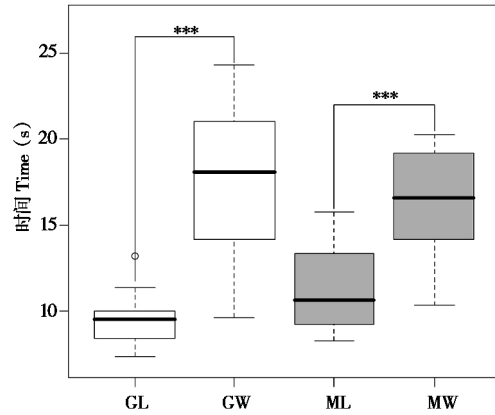


图5 高原鼠兔不同组别攀爬行为累计时间比较. 其中 GW、GL 分别表示高原鼠兔刚察县种群野外和室内驯化观测组, MW、ML 分别表示玛沁县种群野外和室内驯化观测组. \*\*\*  $P < 0.001$

Fig. 5 Comparisons of climbing time by different groups of plateau pika. GL, GW represent plateau pika from Gangcha County in the laboratory and in the wild, ML and MW represent plateau pika from Maqin County in the laboratory and in the wild field. \*\*\*  $P < 0.001$

野外种群与驯化种群边缘活动累计发生时间存在极显著的差异 ( $Z=-2.810, P=0.003$ ), 玛沁县及刚察县野外种群边缘活动累计发生时间均显著低于驯化种群 (刚察  $P=0.002$ ; 玛沁  $P=0.006$ ); 地理种群间差异不显著 ( $Z=-0.675, P=0.500$ ) (图7)。

野外种群与驯化种群移动累计时间存在显著的差异 ( $Z=-2.080, P=0.021$ ), 玛沁县野外种群移动累计时间极显著高于驯化种群 ( $P=0.019$ ), 刚察县野外种群移动累计时间显著高于驯化种群 ( $P=0.024$ ); 地理种群间不存在显著的差异 ( $Z=-2.431, P=0.046$ ) (图8)。

野外种群与驯化种群静止累计时间差异不显著 ( $Z=-1.771, P=0.077$ ); 地理种群间存在极显著的差异 ( $Z=-2.684, P=0.003$ ), 野外种群及

驯化种群刚察县高原鼠兔静止累计时间均显著高于玛沁县(野外  $P=0.001$ ; 驯化  $P=0.005$ ) (图 9)。

#### 2.4 聚类分析

聚类分析结果表明,当高原鼠兔行为特征类别  $K=3$  时,组间平均差异值最大(图 10)。说明,当高原鼠兔分成 3 组时,组间差异最大。

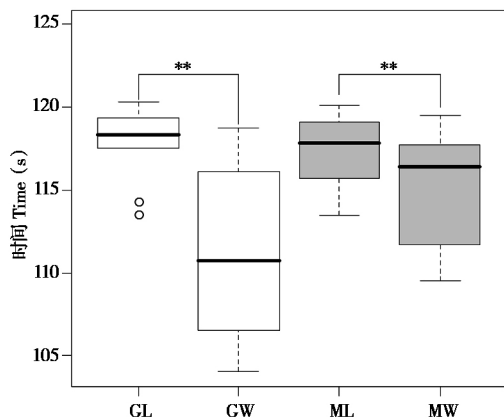


图 7 高原鼠兔不同组别边缘活动累计时间比较。其中 GW、GL 分别表示高原鼠兔刚察县种群野外和室内驯化观测组, MW、ML 分别表示玛沁县种群野外和室内驯化观测组。 \*\*  $P < 0.01$

Fig. 7 Comparisons of activity time at the border of the open-field by different groups of plateau pika. GL, GW represent plateau pika from Gangcha County in the laboratory and in the wild, ML and MW represent plateau pika from Maqin County in the laboratory and in the wild field. \*\*  $P < 0.01$

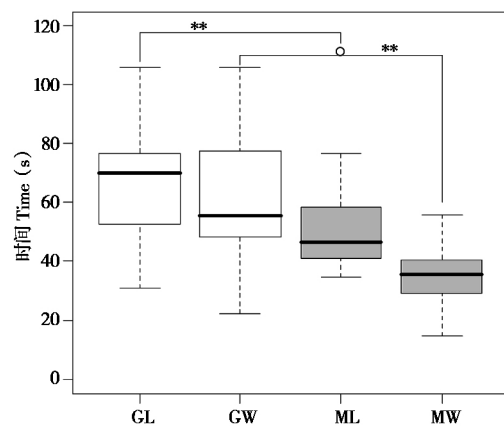


图 9 高原鼠兔不同组别静止累计时间比较。其中 GW、GL 分别表示高原鼠兔刚察县种群野外和室内驯化观测组, MW、ML 分别表示玛沁县种群野外和室内驯化观测组。 \*\*  $P < 0.01$

Fig. 9 Comparisons of immobility time by different groups of plateau pika. GL, GW represent plateau pika from Gangcha county in the laboratory and in the wild, ML and MW represent plateau pika from Maqin county in the laboratory and in the wild field. \*\*  $P < 0.01$

两地区高原鼠兔行为特征聚成 3 类(图 11)。其中,刚察县高原鼠兔野外种群的行为特征聚为 3 类(图中以 GW 表示),玛沁县则为 2 类(图中以 MW 表示),刚察县与玛沁县野外种群有一定程度重叠;实验驯化饲养 2-3 月后,2 个地理种群行为特征聚为 1 类(图中以 GL 和 ML 表示)。

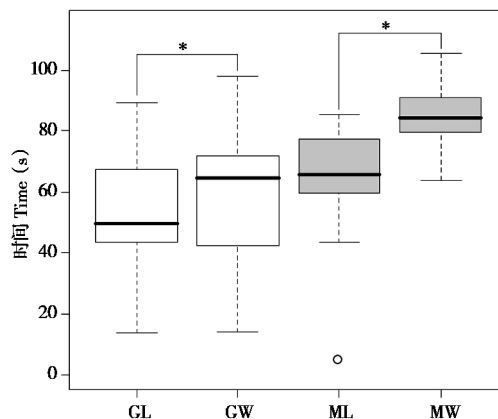


图 8 高原鼠兔不同组别移动累计时间比较。其中 GW、GL 分别表示高原鼠兔刚察县种群野外和室内驯化观测组, MW、ML 分别表示玛沁县种群野外和室内驯化观测组。 \*  $P < 0.05$

Fig. 8 Comparisons of ambulating time among different groups of plateau pika. GL, GW represent plateau pika from Gangcha County in the laboratory and in the wild, ML and MW represent plateau pika from Maqin County in the laboratory and in the wild field. \*  $P < 0.05$

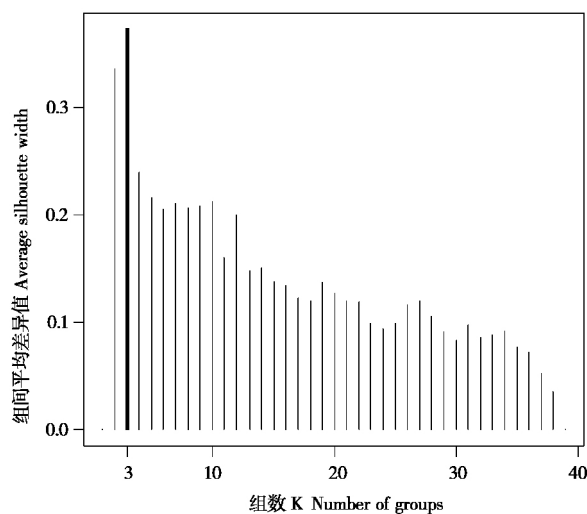


图 10 高原鼠兔聚类分析组间平均差异值

Fig. 10 The average difference value in the cluster analysis between the groups of plateau pika

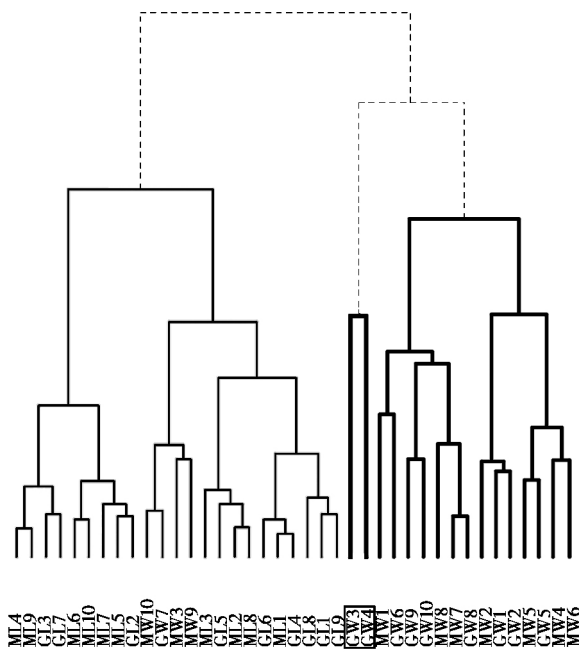


图 11 高原鼠兔个性特征聚类结果. 其中 GW、GL 分别表示高原鼠兔刚察县种群野外和室内驯化观测组, MW、ML 分别表示玛沁县种群野外和室内驯化观测组

Fig.11 Cluster dendrogram of the personalities of plateau pika. GL, GW represent plateau pika from Gangcha County in the laboratory and in the wild, ML and MW represent plateau pika from Maqin County in the laboratory and in the wild

### 3 讨论

根据高原鼠兔个性特征聚类分析结果可知, 两地区高原鼠兔行为特征聚成 3 类。其中, 刚察县高原鼠兔野外种群的行为特征聚为 3 类, 玛沁县为 2 类。就两个地理种群生存的环境而言, 玛沁县海拔较高、平均气温较低、日照时间较短以及冬季时间较长, 从而导致植被生长期短、食物丰富度低、地表覆盖物少和环境条件简单, 因此可能会降低高原鼠兔行为表达的方式, 从而导致该地理种群动物的特征行为类群较刚察县种群的少。实验驯化饲养 2-3 月后, 两个地理种群行为特征聚为 1 类, 驯化后动物特征行为类群的降低说明自然环境的复杂性会造成动物行为的多样化。周小平等 (2005) 通过比较圈养大熊猫 (*Ailuropoda melanoleuca*) 在兽舍和半野外条件下的行为特征, 发现在对不同竹子的利用及对不同区域的利用方面, 圈养大熊猫比半野外大熊猫主要行为活动时间短、频次少、行为多样性指数较低, 说明圈养单调环境促使大熊猫行为特征趋于一致。Hedrick 和 Riechert (1989) 对不

同地理种群的北美漏斗网蜘蛛进行了长期的个性特征研究调查, 发现不同地理种群蜘蛛个性特征有着明显差异, 而实验室培育的子代, 在攻击猎物频次和潜伏时间上产生趋同性。本研究结果也证明, 饲养环境条件下, 高原鼠兔行为的表达趋于简单和一致。

尽管两个地区环境及高原鼠兔生活史特征存在明显差异, 但两地理种群在观察、攀爬、中心活动时间、边缘区域活动时间等行为累计发生时间差异不显著, 说明上述行为特征主要由遗传因素决定。在大的地理空间上, 刚察县和玛沁县被黄河阻隔, 但直线距离仅为 300-400 km, 仍属典型的青藏高原生态系统, 自然环境相似, 且两地区植被类型均为高寒草甸, 据此推测高原鼠兔遗传特性并无较大改变。野外与驯化种群间存在明显差异, 说明由于环境的变化, 行为表达具有可塑性。Jones 等 (2003) 证明在啮齿动物中探究性强的个体有着较强的空间认知能力。Jozet-Alves 等 (2008) 对墨鱼 (*Sepiella maindroni*) 行为特征研究也发现, 墨鱼的空间认知能力与探究性呈正相关关系, 而空间认知能力影响个体的觅食行为、配对行为及躲避捕食风险等 (Galea *et al.*, 1996)。个体在野外环境下, 需要增加探究行为以更好地获取食物资源等; 而驯化条件下, 由于饲养笼的大小限制了个体活动以及食物资源的充足供应, 从而导致高原鼠兔个性特征趋于简单和单调。

Martin 和 Réale (2008) 的研究表明, 温顺性较高的金花鼠 (*Tamias striatus*) 主要选择环境干扰较少的地区营造洞穴。本研究结果表明, 高原鼠兔野外种群之间铁笼和网袋静止时间差异不显著, 但均显著低于驯化种群, 说明在实验室饲养条件下, 环境单调, 生境多样性降低, 外界刺激减少, 从而导致高原鼠兔对环境响应的敏感性减弱, 温顺性增加。

就心率指标而言, Montiglio 等 (2012) 对啮齿动物个性特征研究认为心率主要反映动物自身适应环境的特征, 是动物正常的生理指标, 可以通过体外录音技术测定。此外, Overli 等 (2007) 在啮齿动物 (如大鼠 *Rattus norvegicus*) 生理学研究中使用心率检测仪收集啮齿动物尾部脉搏信号测定心率。然而, 心率往往反映出个体特定模式下的应激水平, 当外界有刺激和环境干扰时心率会发生应激波动, 很难反映动物的正常心率。因此, 比较研究

方法与数据分析过程,本研究使用录音器录制高原鼠兔心脏部位稳定心跳音频,与 Montiglio 等 (2012) 的研究较为相近,所以认为所测得心率为高原鼠兔正常心率指标。两地区高原鼠兔的心率在野外和实验室内无显著差异,说明心率是高原鼠兔的固有属性,由遗传因素决定,不会随实验条件的改变而产生变化。

本研究结果多数支持了限制性假说的相关预测,即高原鼠兔个性特征中观察、攀爬行为及边缘区域活动、移动累计时间等主要行为表达无显著的地理差异,表明主要由遗传因素决定,并且个性特征在不同环境会产生适应性变化。

#### 参考文献:

- Allport G W. 1937. *Personality: A Psychological Interpretation*. New York, Holt: Rinehart & Winston.
- Archer J. 1973. Tests for emotionality in rats and mice: a review. *Animal Behavior*, **21**: 205–235.
- Bell A M, Hankison S J, Laskowski K L. 2009. The repeatability of behavior: a meta-analysis. *Animal Behavior*, **77**: 771–783.
- Boon A K, Réale D, Boutin S. 2007. The interaction between personality, offspring fitness and food abundance in North American red squirrels. *Ecology Letters*, **10**: 1094–1104.
- Broom D M. 2001. *Coping with Challenge: Welfare in Animals Including Humans*. Dahlem: Dahlem University Press.
- Bian J H, Jing Z C, Fan N C, Zhou W Y. 1999. Effect of groundcover on the use of habitat of plateau pika. *Acta Theriologica Sinica*, **19** (3): 52–60. (in Chinese)
- Carere C, Welink D, Drent P J, Koolhaas J M, Groothuis T G G. 2001. Effect of social defeat in a territorial bird *Parus major* selected for different coping styles. *Physiol Behavior*, **73**: 427–433.
- Carere C, Eens M. 2005. Unravelling animal personalities: How and why individuals consistently differ. *Behavior*, **142**: 1149–1157.
- Drent P J, van Oers K, van Noordwijk A J. 2003. Realized heritability of personalities in the great tit *Parus major*. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences*, **270**: 45–51.
- Dingemans N J, Kazem A J N, Réale D, Wright J. 2009. Behavioral reaction norms: animal personality meets individual plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*, **252**: 47–56.
- Galea L A, Kavaliers M, Ossenkopp K P. 1996. Sexually dimorphic spatial learning in meadow voles *Microtus pennsylvanicus* and deer mice *Peromyscus maniculatus*. *Journal of Experimental Biology*, **199**: 195–200.
- Hedrick A V, Riechert S E. 1989. Genetically-based variation between two spider populations in foraging behavior. *Oecologia*, **80**: 533–539.
- Huntingford F A. 1976. The relationship between anti-predator behaviour and aggression among conspecifics in the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus*. *Animal behavior*, **24**: 245–260.
- Jiang Z G. 2004. *Theories in Animal Behavioral Study and Conservation Methods*. Beijing: Science Press.
- Jiang Z G, Li C W, Peng J J, Hu H J. 2001. Structure, elasticity and diversity of animal behavior. *Biodiversity Science*, **9** (3): 265–274. (in Chinese)
- Jones C M, Braithwaite V A, Healy S D. 2003. The evolution of sex differences in spatial ability. *Behavior Neurosci*, **117** (3): 403–411.
- Jozet-Alves C, Moderan J, Dickel L. 2008. Sex differences in spatial cognition in an invertebrate: the cuttlefish. *Proceedings of the Royal Society B*, **275**: 2049–2054.
- Koolhaas J M, Korte S M, De Boer S F, Van der Vegt B J, Van Reenen C G, Hopster H, De Jong I C, Ruis M A W, Blokhuis H. 1999. Coping styles in animals: current status in behavior and stress physiology. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, **23** (7): 925–935.
- Koolhaas J M, De Boer S F, Coppens C M, Buwalda B. 2010. Neuroendocrinology of coping styles: towards understanding the biology of individual variation. *Front Neuroendocrin*, **31**: 307–321.
- Liu Z, Li Q, Chen D D, Zhai W T, Zhao L, Xu S X, Zhao X Q. 2015. Patterns of plant species diversity along an altitudinal gradient and its effect on above-ground biomass in alpine meadows in Qinghai-Tibet Plateau. *Biodiversity Science*, **23** (4): 451–462. (in Chinese)
- Li H M, Ma Y S, Wang Y L. 2010. Influences of climate warming on plant phenology in Qinghai Plateau. *Journal of Applied Meteorological Science*, **21** (4): 500–505. (in Chinese)
- Martin J G A, Réale D. 2008. Temperament, risk assessment and habituation to novelty in eastern chipmunks, *Tamias striatus*. *Animal Behavior*, **75**: 309–318.
- Montiglio P, Garant D, Pelletier F, Réale D J F. 2012. Personality differences are related to long-term stress reactivity in a population of wild eastern chipmunks, *Tamias striatus*. *Animal Behavior*, **84**: 1071–1079.
- Mason G J. 1991. Stereotypies: a critical review. *Animal Behavior*, **41**: 1015–1037.
- Øverli Ø, Sørensen C, Pulman K G T, Pottinger T G, Korzan W, Summers C H, Nilsson G E. 2007. Evolutionary background for stress-coping styles: relationships between physiological, behavioral and cognitive traits in mammalian vertebrates. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, **31**: 396–412.
- Penke L, Denissen J J A, Miller G F. 2007. The evolutionary genetics of personality. *European Journal of Personality*, **21**: 549–587.
- Plomin R, DeFries J C, McClearn G E, McGuffin P. 2001. *Behavioral Genetics*. New York: Worth Publishers.
- Prates H M, Bicca-Marques J C. 2008. Age-sex analysis of activity budget, diet and positional behavior in *Alouatta caraya* in an orchard forest. *Int J Primatol*, **29** (3): 703–705.
- Qu J P, Liu M, Yang M, Zhang Y M, Ji W H. 2012. Reproduction of plateau pika (*Ochotona curzoniae*) on the Qinghai-Tibetan Plateau. *European Journal of Wildlife Research*, **58**: 269–277.
- Réale D, Gallant B, Leblanc M, Festa-Bianchet M. 2000. Consisten-



- cy of temperament in bighorn ewes and correlates with behaviour and life history. *Animal Behavior*, **60**: 589 – 597.
- Réale D, Reader S M, Sol D, McDougall P T, Dingemanse N J. 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*, **82**: 291 – 318.
- Schluter D. 1996. Adaptive radiation along genetic lines of least resistance. *Evolution*, **50**: 1766 – 1774.
- Sih A, Bell A, Johnson J C. 2004a. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology, Evolution*, **19**: 372 – 378.
- Sih A, Bell A M, Johnson J C, Ziemba R E. 2004b. Behavioural syndromes: an integrative overview. *The Quarterly Review of Biology*, **79**: 241 – 277.
- Smith A T, Foggin J M. 1999. The plateau pika (*Ochotona curzoniae*) is a keystone species for biodiversity on the Tibetan Plateau. *Animal Conservation*, **2**: 235 – 240.
- Stamps J A. 1991. Why evolutionary issues are reviving interest in proximate behavioral mechanisms. *Animal Zoology*, **31**: 338 – 348.
- Verbeek M E M, Drent P J, Wiepkema P R. 1994. Consistent individual differences in early exploratory behavior of male great tits. *Animal Behavior*, **48**: 1113 – 1121.
- Wilson D S. 1998. Adaptive individual differences within single populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences*, **353**: 199 – 205.
- Wolf M, van Doorn G S, Leimar, Weissing F J. 2007. Life-history trade-offs favor the evolution of animal personalities. *Nature*, **447** (7144): 581 – 584.
- Wolf M, van Doorn, Weissing F J. 2008. Evolutionary emergence of responsive and unresponsive personalities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105** (41): 15825 – 15830.
- Wang C T, Wang Q J, Long R J, Jing Z C. 2004. Changes in plant species diversity and productivity along an elevation gradient in an alpine meadow. *Acta Phytocologica Sinica*, **28** (2): 52 – 57. (in Chinese)
- Wang Q X, Lv S H, Bao Y, Ma D, Li R Q. 2014. Characteristics of vegetation change and its relationship with climate factors in different time-scales on Qinghai-Xizang Plateau. *Plateau Meteorology*, **32** (2): 301 – 312. (in Chinese)
- Wang X G, Dai K Q. 1991. Studies on the population reproduction ecology of plateau pika. *Zoological Research*, **12** (2): 155 – 161. (in Chinese)
- Zhou X P, Tan Y C, Song S X, Wang P Y, Zhang H M, Swaisgood R R. 2005. Comparative study on behavior and ecology between captivity and semi-nature enclosure of Giant Panda. *Sichuan Journal of Zoology*, **24** (2): 143 – 146.
- Zhu B W, Zhou H K, Xu Y X, Li Y N, Tang K. 2008. Study on seasonal dynamics of biomass in meadow grassland of north shore of Qinghai Lake. *Pratacultural Science*, **25** (12): 62 – 66.
- 王长庭, 王启基, 龙瑞军, 景增春. 2004. 高寒草甸群落植物多样性和初级生产力沿海拔梯度变化的研究. *植物生态学报*, **28** (2): 52 – 57.
- 王青霞, 吕世华, 鲍艳, 马迪, 李瑞青. 2014. 青藏高原不同时间尺度植被变化特征及其与气候因子的关系分析. *高原气象*, **33** (2): 301 – 312.
- 王学高, 戴克华. 1991. 高原鼠兔种群繁殖生态的研究. *动物学研究*, **12** (2): 155 – 161.
- 边疆晖, 景增春, 樊乃昌, 周文扬. 1999. 地表覆盖物对高原鼠兔栖息地利用的影响. *兽类学报*, **19** (3): 52 – 60.
- 朱宝文, 周华坤, 徐有绪, 李英年, 唐凯. 2008. 青海湖北岸草甸草原牧草生物量季节动态研究. *草业科学*, **25** (12): 62 – 66.
- 刘哲, 李奇, 陈懂懂, 翟文婷, 赵亮, 徐世晓, 赵新全. 2015. 青藏高原高寒草甸物种多样性的海拔梯度分布格局及对地上生物量的影响. *生物多样性*, **23** (4): 451 – 462.
- 李吉均, 方小敏. 1998. 青藏高原隆起与环境变化研究. *科学通报*, **43** (15): 1569 – 1574.
- 李红梅, 马玉寿, 王彦龙. 2010. 气候变暖对青海高原地区植物物候期的影响. *应用气象学报*, **21** (4): 500 – 505.
- 周小平, 谭迎春, 宋仕贤, 王鹏彦, 张和民, Ronald R Swaisgood. 2005. 圈养大熊猫在兽舍与半野外条件下的行为和习性的初步比较. *四川动物*, **24** (2): 143 – 146.
- 蒋志刚, 李春旺, 彭建军, 胡慧建. 2001. 行为的结构、刚性和多样性. *生物多样性*, **9** (3): 265 – 274.