

甘肃鼠兔幼子生长的初步研究^{*}

苏建平

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁, 810001)

刘季科

(浙江大学生命科学院, 杭州, 310029)

摘要: 根据 3 窝 14 只甘肃鼠兔幼子 56 天的生长发育资料初步分析了甘肃鼠兔的生长发育规律。依据逻辑斯蒂曲线的拐点, 甘肃鼠兔的体重生长可划分为加速增长相 (0~20.5 日龄) 和减速增长相 (20.5 日龄以后)。按照瞬时生长率曲线的拐点, 体重增长过程可分为 3 个时期, 即缓慢生长期 (0~6.5 日龄)、快速生长期 (6.5~34.5 日龄) 和渐进生长期 (34.5 日龄以后)。文章对使用逻辑斯蒂方程和其它“S”形曲线描述动物生长过程存在的一些问题进行了讨论, 认为: 如果只用 1 条“S”形曲线描述动物的整个生长过程, 就有可能因为成年期动物生长规律的变化而破坏模型参数的生物学意义, 同时引起模型拟合精度的降低。为克服这一问题, 作者建议: 在使用“S”形曲线拟合动物生长模型时, 生长过程的资料最好不要覆盖体重波动较大的成年阶段。

关键词: 甘肃鼠兔; 生长; 逻辑斯蒂曲线

中图分类号: Q958.1 **文献标识号:** A **文章编号:** 1000-1050(2001)02-0094-07

动物的生长是动物生活史进化研究的重要内容, 通过比较不同分类单元之间或物种之间生长参数的特征, 可以揭示动物生活史特征的进化以及动物对环境的适应^[1~2]。迄今为止, 国内外已有很多文献^[1~12]专门研究各类动物的生长和发育规律。但是, 生长参数需要长期积累, 特别是哺乳动物因其生活史周期较长, 有关参数不易获得, 从而在一定程度上影响了对其生活史进化的探讨。1998 年 7 月 24 日, 作者在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站地区活捕到临产甘肃鼠兔雌体 3 只, 在以天然牧草为饲料的人工饲养条件下, 获得了一些有关甘肃鼠兔生长的宝贵资料, 现报道如下。

1 材料和方法

1.1 饲养条件

将每只临产的甘肃鼠兔雌体用铁丝网笼 (45 cm × 40 cm × 22 cm) 单独饲养, 笼内铺垫充足的干草和少量棉花供其营巢, 饲料为新采集的天然食物。通常, 饲养条件是影响动物繁殖和生长的重要因素, 特别是饲料的成分和营养价值对繁殖母体的生理状况会产生决定性的影响。作者在野外采用扣笼法直接观察甘肃鼠兔的食物选择发现, 它们特

^{*} 基金项目: “西部之光” 资助项目

作者简介: 苏建平 (1964 -), 男, 研究员, 主要从事动物生态学研究。

收稿日期: 2000 - 04 - 26; 修回日期: 2000 - 11 - 22

别喜食蒲公英 (*Taraxacum mongolicum*)、棘豆 (*Oxytropis* sp.) 以及马先蒿 (*Pedicularis* sp.) 等双子叶植物, 偶尔也取食一些单子叶的禾本科 (如垂穗披针草 *Elymus nutans*、异针茅 *Stipa aliena*、羊茅等) 和莎草科 (如矮嵩草 *Kobresia humilis*、苔草 *Carex* sp. 等) 植物。因此, 我们选择甘肃鼠兔喜食程度最高的蒲公英的地上部分作为饲料喂养它们。实践证明, 这种选择是成功的。此外, 饲养过程中, 无需提供额外的饮水, 也不必特意控制光照。由此可见, 甘肃鼠兔比较容易饲养。

1.2 资料收集

每天观察记录出生后的幼子发育状况和母鼠兔的育幼行为。为了尽可能多地获得幼子生长的实测数据, 同时还要减少人工操作对幼子生长发育的影响, 因此, 在幼子出生后的第 1 周内仅测体重 2 次, 其中包括对初生体重的测定, 以后隔日测量体重, 直至 56 日龄。本研究中, 采用精度为 0.5 g 的克秤测定体重。

2 结果

2.1 产子情况

为方便叙述, 将 3 只繁殖雌体分别编号为 1 号、2 号和 3 号, 其产后体重分别为 1 号 80.0 g, 2 号 72.0 g, 3 号 75.5 g。1 号和 2 号雌体的产子时间是 7 月 25 日早晨, 3 号的产子时间是 7 月 26 日上午。1 号产 6 子, 初生体重分别为 6.0 g (2 只) 和 6.5 g (4 只); 2 号和 3 号各产 4 子, 初生体重均为 6.0 g。幼子出生后因未得到母体的及时照料而死亡者有 2 只: 1 号产的 1 只 6.0 g 重幼子和 3 号产的 1 只幼子就死于这种原因。2 号产子后拒绝照料幼子, 在笼内多动, 显得烦躁不安, 其原因可能是不太适应笼养环境所致, 结果它所生的 4 只幼子中 3 只死亡, 剩下的 1 只先交 3 号母鼠兔收养, 但它拒绝哺乳, 后由 1 号母鼠兔收养成活。全部 (14 只) 幼子的初生体重为 6.14 ± 0.23 g (均值 \pm 标准差)。

2.2 幼子的发育

幼子的发育和生长似乎与雌体的产子数有关。我们仅有的两窝数据虽然还很少, 不足以给出一个强有力的结论, 但其现象仍值得在此一提: 1 号雌体 7 月 25 日产 6 子, 死 1 子, 活 5 子; 3 号雌体 7 月 26 日产 4 子, 死 1 子, 活 3 子。至 7 月 29 日第二次测定全部幼子的体重时, 1 号雌体生的 5 只幼子体重在 6.5~8.0 g 之间, 平均 7.6 ± 0.74 g, 身上没有长毛; 3 号雌体生的 3 只幼子虽然出生时间晚了一天, 但其体重已达到 9.0~10.0 g, 平均 9.67 ± 0.58 g, 并且已开始长毛。根据这一观察结果, 可以推测, 幼子身体长出体毛的日龄是不固定的, 这与体重有关, 即当体重接近 10.0 g 时开始长毛。尽管两窝幼子的初生体重差别不大 (只有 0.5 g), 但由于母体所能提供的乳汁量限制, 使得“多子女家庭的幼子”发育迟缓, 而“少子女家庭的幼子”发育较快。

此外, 幼子在 6~7 日龄时睁眼。睁眼后即可出巢活动。野外自然条件下, 可以捕到出巢活动 (包括觅食) 而体重仅 11.0~12.0 g 的幼子, 大约相当于 7~8 日龄, 这种幼子的活动能力很差, 只能缓慢爬行, 往往找不到返巢的路径, 极易被天敌捕食。

2.3 幼子的体重生长

动物的体重生长一般近似于“S”形曲线，通常人们采用 Logistic 方程、Von Bertalanffy 生长公式和 Gompertz 曲线描述动物的体重生长过程^[6]。3 种生长模型与甘肃鼠兔幼子体重观测数据的拟合优度 (R²值) 依次为 0.956, 0.942 和 0.830, 表明 Logistic 方程的拟合结果最优, Von Bertalanffy 生长公式次之, 最差的是 Gompertz 曲线。因此, 本文选用逻辑斯蒂曲线 (Logistic curve) :

$$W = \frac{k}{1 + \exp(a - rt)} \quad (1)$$

描述甘肃鼠兔幼子体重的增长过程。式 1 中, W 为体重, 以克计, t 为时间, 以天计。在拟合逻辑斯蒂曲线时, 采用了 Marquardt 算法^[13], 它能够保证拟合结果最优。另外, 由于所测动物样本数相对较少 (每个测定日一般测 3~7 只动物, 52 日龄以后每个测定日只有 2 只动物), 因此, 本文在拟合逻辑斯蒂方程时, 采用了甘肃鼠兔幼子体重生长的全部原始数据, 而不是象通常人们所做的那样, 先计算出每个日龄组的平均体重, 然后用平均体重拟合逻辑斯蒂曲线方程。上述拟合过程由大型统计软件 SPSS for Windows 完成, 输出结果见表 1、表 2 和图 1。表 1、表 2 的数据说明, 逻辑斯蒂曲线的参数估计和回归效果都比较好。

表 1 逻辑斯蒂曲线的参数估计

Table 1 Estimate of Parameters in Logistic curve

参数	估计值	标准误	T 值	显著性概率
Parameters	Estimates	Standard error	T-value	Prob (t)
k	51.4208	1.3996	36.74	0.00001
a	1.9289	0.0775	24.90	0.00001
r	0.0940	0.0055	17.20	0.00001

表 2 逻辑斯蒂回归的方差分析

Table 2 Analysis of Variance for the logistic regression

方差来源	自由度	平方和	均方	F 值	显著性水平
Source	DF	Sum of squares	Mean square	F-value	Prob (F)
回归 Regression	2	26079.84	13039.92	1050.12	0.00001
误差 Error	120	1490.10	12.42		
总计 Total	122	27569.94			

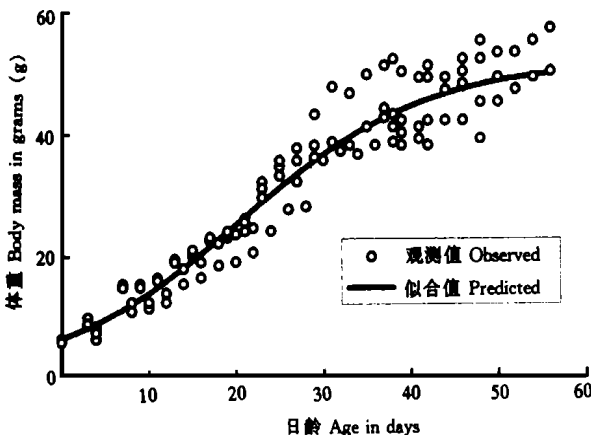


图 1 甘肃鼠兔的体重生长

Fig. 1 The growth of body mass of Gansu pika

2.4 体重生长特征

根据回归结果, 可用以下公式表示甘肃鼠兔的体重与日龄的关系:

$$W = \frac{51.4208}{1 + \exp(1.9289 - 0.0940t)} \quad (t)$$

按照逻辑斯蒂曲线的固有性质, 甘肃鼠兔的体重瞬时生长速率在 W = K/2 (25.71g) 处有最大值, 为 1.21 g/d, 此时对应的日龄约为 20.52 d, 该点还是逻辑斯蒂曲线的拐点。在拐点前, 甘肃鼠兔的体重增长呈加速态势, 即瞬时生长速率

(dw/dt) 越来越大,直到拐点处的最大值;在拐点以后,体重增长则呈减速态势,即瞬时生长率越来越小,逐渐趋于零。由于拐点前后生长特征的改变,可以把拐点之前叫加速生长相,拐点之后叫减速生长相。

需要指出的是,无论是在加速生长相还是减速生长相,瞬时生长率变化都不是匀速的。图 2 显示,瞬时生长率在 6.5 日龄左右增加最快,在大约 34.5 日龄时下降最快,其实这两点正是瞬时生长率曲线的拐点,由此可以把整个生长过程依次划分为 3 个时期,即缓慢生长期 (0 ~ 6.5 日龄)、快速生长期 (6.5 ~ 34.5 日龄) 和渐进生长期 (34.5 日龄以后)。缓慢生长期的特点是,瞬时生长速率较低且增加缓慢,因此,体重增长也慢。刚进入快速生长期时,瞬时生长速率继续增加,但增加速度已开始下降;到 20.5 日龄左右时,瞬时生长速率的增加停止,并从此以后开始下降,而且下降速度越来越快直到大约 34.5 日龄快速生长期结束。实际上,快速生长期包含了加速生长相和减速生长相各一部分,其特点是瞬时生长速率高于其余两个时期,因此,体重的增加也很快。渐进生长期的特点是,瞬时生长速率继续下降并缓慢地趋于零,与此相应,体重也缓慢地趋于渐进值。

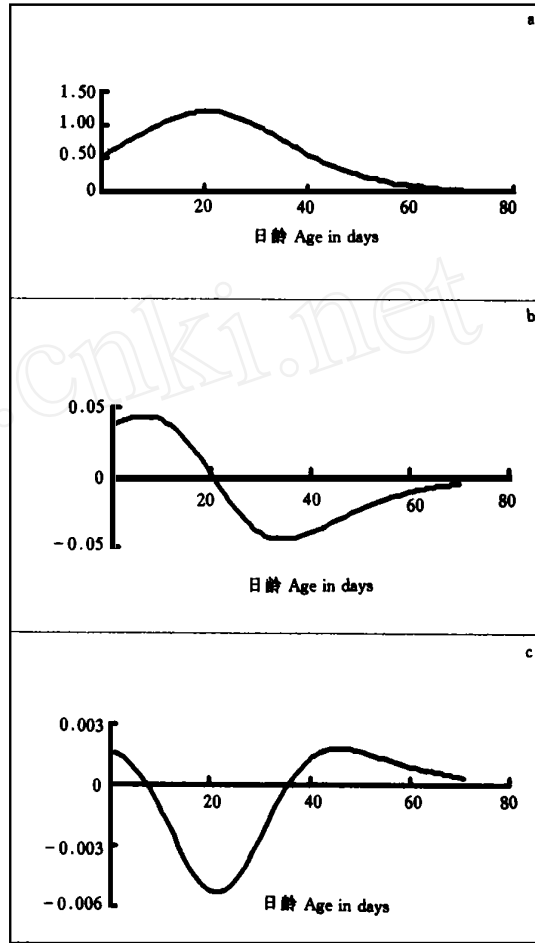


图 2 甘肃鼠兔瞬时生长率的动态特征

Fig. 2 Dynamic characteristics of instantaneous growth rate

(IGR) of Cansu pika

a: 瞬时生长率 IGR (dw/dt); b: 瞬时生长率的一阶导数 The first derivative of IGR; c: 瞬时生长率的二阶导数 The second derivative of IGR

3 讨论

3.1 甘肃鼠兔体重生长的阶段性

逻辑斯蒂曲线和其它类型的

“S”形曲线一样,都只是对动物生长过程的近似描述,它们不可能完全反映调节动物生长的生物学机制。比如,发育的阶段性就不能完全地由这些数学公式来描述。在逻辑斯蒂生长模型中,根据体重与时间的关系曲线(只有 1 个拐点,即 $W = K/2$ 或 $d^2W/dt^2 = 0$ 时),生长过程只能划分为加速生长相和减速生长相两个时期;如果按照瞬时生长率(体重对时间的一阶导数)随时间的变化规律(有两个拐点,即 $d^3W/dt^3 = 0$ 时),最

多也只能区分出 3 个生长期, 即缓慢生长期、快速生长期和渐进生长期。而依据实际观测结果, 很多研究者^[7~12]把小哺乳动物的发育过程划分为 4 个阶段, 即哺乳期 (母乳是幼子的唯一食物)、幼年期 (开始取食一定量的天然食物或人工饲料, 并过渡到完全独立生活)、亚成年期 (性器官开始发育至性成熟) 和成年期 (性成熟以后)。在本研究中, 作者收集的甘肃鼠兔生长资料仅覆盖前 3 个时期。根据实际观察, 甘肃鼠兔的哺乳期应该对应于体重的缓慢生长期, 幼年期对应于快速生长期, 而亚成年期则对应于渐进生长期。

3.2 阶段性生长的生理特征及其对模型拟合的影响

值得讨论的是, 渐进生长期是否应该包含成年期? 其实, 上述 4 个发育阶段各自具备某些独有的生理特征, 但大多数生理特征对体重生长有何影响至今并不清楚。因此, 研究者在使用某个生长模型拟合特定的生长过程时, 很有可能在不知不觉的情况下犯某种错误。例如, 一些研究者收集的生长资料所覆盖的时间很长, 以至包含了成年阶段的很多资料, 也许有人会认为, 这不应该有任何问题, 相反它可以全面地反映生长规律。然而事实并不一定如人意。众所周知, 成年哺乳动物 (无疾病情况下) 的正常体重变化可能相当大, 除了雌性妊娠外, 主要原因是体内脂肪堆积或消耗的结果, 这也是大多数成年哺乳动物体重出现季节性差异的原因。显然, 成年动物脂肪堆积引起体重增加的机制与幼小动物身体全面增长导致体重增加的机制是完全不同的, 在一个逻辑斯蒂方程中, 不能同时容纳这两种机制。因此, 为了安全地使用逻辑斯蒂方程或其他“S”形曲线描述动物生长, 我们建议, 所用的生长资料最好不要覆盖体重波动较大的成年阶段。这样做并不会影响生长曲线的拟合精度。陆国泉曾指出^[13], 如果生长过程确实属于“S”形增长, 则取样误差愈小, 生长过程部分资料的拟合结果愈接近全程资料的拟合结果。因此, 只要取样精度足够高, 则依据从出生至性成熟期间的生长资料建立起来的生长模型是足以反映生长规律的。如果该生长模型本身具有较高的拟合精度, 但对成年阶段生长的预测结果不能很好地与实际观测值相吻合, 则恰好说明, 成年阶段的生长规律发生了变化, 而不能认为模型本身存在什么问题。要反映成年阶段的生长规律, 需寻求别的模型。这意味着, 为了精确地描述动物生长规律, 有时不得不采用分段拟合的方法。

陆国泉反对用分段拟合的方式来建立动物的生长模型^[13], 他认为, 如果没有可靠的机制说明各分段的生长机制不同 (具有本质上不同的模型参数), 则分段拟合将破坏逻辑斯蒂方程参数的生物学意义。但是, 也应该看到, 如果把生长机制存在本质差别的各发育阶段牵强地放进只能容纳一种生长机制的模型之中, 也必定会使模型的参数估计出现大的偏差, 参数的生物学意义遭到破坏。

3.3 渐进体重 (K 值) 的生物学意义

很多研究者把逻辑斯蒂方程或其它“S”形曲线的渐进体重 (K 值) 理解为成年动物可能的最大体重或直接观测到的某一最大值^[6,9,10], 例如 Zullinger 等^[6]就采用了这种方式直接指定“S”形体重生长曲线的渐进体重, 并在此条件下拟合生长模型。当然, Zullinger 等^[6]只在两种情况下采用这种方式指定 K 值。其一, 有些物种的生长资料太少, 且大多是“S”形曲线拐点之前的数据, 所以资料本身不能很好地反映生长规律。

其二，另一些物种的体重在成年阶段仍在继续缓慢增长，且没有趋于某一渐进值的迹象。对于前一种情况而言，资料本身存在较大缺陷，但又要建立生长模型，只好强制使生长过程符合某种假定的“S”形曲线。而后一种情况本身就意味着成年阶段的生长规律不满足“S”形曲线的条件。因此，可以认为，两种情况下，只用1条“S”形曲线描述整个生长过程，其模型精度和参数意义都会受到很大影响。

必须指出，渐进体重（K值）本是模型的一个参数，可以在拟合过程中估计出来，完全没有必要人为指定，这是其一。其二，如果动物在成年期出现大量的脂肪积累，其生长规律发生明显变化，则该最大体重肯定不能理解为性成熟时动物真正的渐进体重（K值）。总之，运用生长模型描述动物生长过程、揭示生长规律是一个看似容易，实则有很多问题需要进一步研究的课题。

参考文献：

- [1] Case T J. On the evolution and adaptive significance of postnatal growth rates in the terrestrial vertebrates [J]. *Quart Rev Biol*, 1978, 53: 243 - 282.
- [2] Millar J S. Adaptive features of mammalian reproduction [J]. *Evolution*, 1977, 31: 370 - 386.
- [3] Kingsley M C S. Fitting the von Bertalanffy growth equation to polar bear age-weight data [J]. *Canadian J Zool*, 1979, 57: 1020 - 1025.
- [4] Koepl J W, Hoffmann R S. Comparative postnatal growth of four ground squirrel species [J]. *J Mamm*, 1981, 62: 41 - 57.
- [5] Ricketts R E. A graphical method of fitting equations to growth curves [J]. *Ecology*, 1967, 48: 978 - 983.
- [6] Zullinger E M, Ricketts R E, Redford K H, Mace G M. Fitting sigmoidal equations to mammalian growth curves [J]. *J Mamm*, 1984, 65 (4): 607 - 636.
- [7] 王祖望, 曾缙祥, 李经才, 戴克华. 小家鼠的生长和发育 [A]. 灭鼠和鼠类生物学研究报告 [C], 1978, 3: 51 - 68.
- [8] 秦耀亮, 廖崇惠, 黄进同. 黄毛鼠 (*Rattus rattoides exiguus*) 的生长和发育 [A], 灭鼠和鼠类生物学研究报告 [C], 1981, 4: 105 - 113.
- [9] 梁杰荣, 曾缙祥, 王祖望, 韩永才. 根田鼠生长和发育的研究 [J]. 高原生物学集刊, 1982, 1: 195 - 207.
- [10] 叶润蓉, 梁俊勋. 人工饲养条件下高原鼠兔生长和发育的初步研究 [J]. 兽类学报, 1989, 9 (2): 110 - 118.
- [11] 张道川, 周文扬, 张堰铭. 人工饲养高原鼫鼠生长和发育的观察 [J]. 兽类学报, 1993, 13 (4): 304 - 306.
- [12] 杨玉平, 周延林, 张鹏利, 侯希贤, 董维惠. 黑线仓鼠生长发育的研究 [J]. 兽类学报, 1996, 16 (4): 309 - 311.
- [13] 陆国泉. 高原鼠兔体重生长动态数学模型之再研究 [J]. 高原生物学集刊, 1990, 9: 257 - 262.

A PRIMARY STUDY ON THE POSTNATAL GROWTH OF GANSU PIKA (OCHOTONA CANSUS)

SU Jianping

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

LIU Jike

(College of Life Science, Zhejiang University, Hangzhou, 310029)

Abstract : The growth data of 14 Gansu pikas of 3 litters from birth to age of 56 days were collected in 1998. Fitting a Logistic equation to the data yielded the following relationship between body weight (w) and age (t) :

$$W = \frac{51.4208}{1 + \exp(1.9289 - 0.0940t)}$$

Where w was expressed in grams and t in days.

Based on the above equation, the postnatal growth of Gansu pika was divided into two phases, i. e. accelerating growth before the Logistic curve's inflexion point at which w is about 25.71 grams and t is about 20.5 days, and decelerating growth after the inflexion point.

According to the dynamics of instantaneous growth rate of body weight (the first derivative of w to t), the growth was divided into three periods. The first was slow-growing period, which was from birth to age of about 6.5 days. The second was fast-growing period starting at age of about 6.5 days and ending at age of about 34.5 days. And the last was asymptotic growing period, which was the part after about 34.5 days.

Key words : Gansu pika (*Ochotona cansus*); growth; Logistic curve