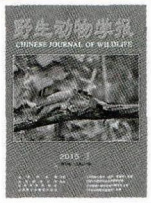
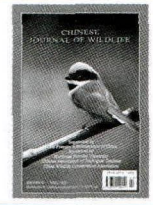
野生动物学报 Chinese Journal of Wildlife 2015，36（1）：018－023



Chinese Journal of Wildlife
野生动物学报
http：//ysdw. paperopen. com



食物及密度对高原鼠兔第二胎幼体体重增长的影响

李生庆[1,2,3]　曲家鹏[1]　杨虎虎[1]　刘力华[1,2]　张堰铭[1]

（1. 中国科学院西北高原生物研究所高原生物适应与进化重点实验室，西宁，810001；
2. 中国科学院研究生院，北京，100049；3. 青海省畜牧兽医科学院兽医科学院，西宁，810016）

稿件运行过程

收稿日期：2014－10－16
修回日期：2015－01－27
发表日期：2015－02－10

关键词：高原鼠兔；
食物；
密度；
体重增长模式

Key words：Plateau pika；
Food；
Density；
Weight growth pattern

中图分类号：Q958
文献标识码：A
文章编号：
2310－1490（2015）01－018－06

摘　要：

采用 Gompertz 模型对高原鼠兔野外围栏种群幼体体重增长进行了比较，旨在探讨食物与密度因素对高原鼠兔生活史特征的作用模式。＋F ＋R 处理组高原鼠兔第二胎幼体平均成熟体重为 163.67 g，成熟率 6.27%，为最高组，其次为－F ＋R 组，平均成熟体重 154.46 g，成熟率 5.87%，＋F －R 组平均成熟体重 146.97 g，成熟率 5.29%，而－F －R 试验组平均成熟体重 132.93 g，成熟率 4.25%，为最低。研究结果表明，当恶劣环境导致高原鼠兔第一胎繁殖失败时，高原鼠兔第二胎能利用食物和低密度空间资源来改变自身的体重增长模式，进而维持种群数量的稳定状态。

The Influence of Food and Density on the Pattern of Weight Growth in Juvenile Plateau Pika

Li Shengqing[1,2,3]　Qu Jiapeng[1,2]　Yang Huhu[1,2]
Liu Lihua[1,2]　Zhang Yanming[1]

（1. Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biota，Northwest Institute of Plateau Biology，Chinese Academy of Sciences，Xining，810001，China；
2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences，Beijing，100049，China；
3. Qinghai Academy of Animal and Veterinary Sciences，Xining，810016，China）

Abstract：We evaluated body weight growth of young plateau pika（*Ochotona curzoniae*）through use of the Gompertz model to investigate the effect of food and density factors on plateau pika life history characteristics. The mature weight and maturation rate of the second litters of plateau pika differed by treatment conditions. Among them，the treatment group（＋F＋R），the second litters plateau pika average mature body weight（163.67 g）and mature（6.27%）are highest，followed are groups（－F＋R）and（＋F－R），The experimental group（－F－R）average mature body weight（132.93 g）and maturation rate（4.25%）are the lowest. The results show when the harsh

第一作者简介：李生庆，男，36 岁，副研究员；主要从事动物疾病与防治。E－mail：lsq. 8008@163. com

?1994-2015 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

environment led to the failure of the first litters plateau pika, the second litters of plateau pika can use food and low-density space resources to change their weight and growth patterns, and thus play a role in the maintenance of population stability.

种群调节是种群生态学最重要的理论与核心，影响种群调节的环境因素可以分为非密度制约因素和密度制约因素两大类，前者主要是指非生物因素，如气候因素等，而后者则主要是指生物因素，如寄生、捕食、竞争等。高原鼠兔幼体生长发育对于维持种群数量和调节种群动态起到至关重要的作用。其生长发育过程也同样受到密度因素(食物、捕食、竞争及寄生)和非密度因素(气候等)的制约，因此采用复合因子理论探讨野外控制种群的实验能够测定附加食物及去除第一胎对于种群动态的变化情况[1-3]准确预测种群的发展动态积累相关资料。

近年来，受全球气候变化的影响，青藏高原气温明显升高[4]，单位面积植物生物量显著增加，这一环境变化能够增加高原鼠兔幼体生长发育过程中所需的食物资源，另一方面，主要极端天气气候频率和强度发生了明显变化，雪灾、霜冻、低温冷害等灾害发生频次增加，强度加大、危害加重，降雪在一定程度上阻碍了动物获取食物[5-7]，因此，春季灾害性大雪可能导致局部区域高原鼠兔幼体第一胎繁殖失败，从而导致高原鼠兔种群数量发生变化[8]。

高原鼠兔(*Ochotona curzoniae*)广泛分布于青藏高原高寒草甸、高寒草原地区，是该地区优势物种之一[9-10]。为适应青藏高原复杂的地理、气候环境和高捕食压力，高原鼠兔生活史特征及行为呈现较大的变异性和可塑性[11-12]。李凤华等[13]指出，栖息地食物量对高原鼠兔幼体生长发育具有显著影响。

本项研究在野外大型实验围栏内，以2 × 2 析因实验设计，人为增加食物丰富度，并去除相应样方内的第一胎高原鼠兔降低样方内初始密度，分析研究食物丰度及种群初始密度对第二胎高原鼠兔体重增长的影响。目的在于分析当气候条件可能导致第一胎高原鼠兔繁殖失败后，第二胎高原鼠兔能否通过改变自身的部分生活史特征来维持种群的稳定。

1 研究方法

1.1 实验场地

本研究分别于2011 年4 ~8 月和2012 年4 月，在青海省玛沁县大武地区(N 34°24′，E 100°21′)进行。该地区海拔3 713 m，属典型的高原大陆性气候，冷季长达8 个月，暖季仅4 个月，年平均气温-2.3℃，1 月平均气温为- 12.4℃，平均降水量542.1 mm，主要集中于5 ~ 9 月。植被类型为矮生嵩草(*Kobresia humilis*)草甸，单子叶植物以矮生嵩草、针茅(*Stipa* sp.)、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、高山嵩草(*K. pygmaea*)、线叶嵩草(*K. capillifolia*)为主；常见的双子叶植物有细叶亚菊(*Ajania tenuifolia*)、鹅绒委陵菜/蕨麻(*Potentilla anserina*)、矮火绒草(*Leontopodium nanum*)、麻花艽(*Gentiana straminea*)、铁棒棰(*Aconitum pendulum*)等。研究区域地势平坦，四季放牧，无休牧期。高原鼠兔的主要天敌有大鵟(*Buteo hemilasius*)、猎隼(*Falco cherrug*)、赤狐(*Vulpes vulpes*)、香鼬(*Mustela altaica*)及艾虎(*Mustela eversmanni*)等[10]。

1.2 实验围栏及设计

实验围栏总面积为38 400 m^2，由8 个4 800 m^2 80 m×60 m 小围栏组成。围栏以2 m×1 m 的镀锌钢板构成，钢板埋入地下0.50 m，地上部分高1.50 m。钢板之间用L45 ×45 角钢固定。试验围栏于2009 年建成。该实验围栏不仅可以阻止陆生捕食者的进入，同时也能够避免高原鼠兔种群迁入与迁出。

采用重复两因素析因实验设计处理食物(F)与去除第一胎(R)的水平。4 种处理分别是：添加食物和去除第一胎(+ F +R)实验组；不添加食物和去除第一胎(- F +R)实验组；添加食物不去除第一胎(+ F -R)实验组；不添加食物和不去除第一胎(- F - R)实验组。添加食物为燕麦，按每天20 g/只添加食物，每周集中投放1 次，实验时间为2011 年4 ~8 月。从5 月中旬开始去除相应样方内的第一胎高原鼠兔。

?1994-2015 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

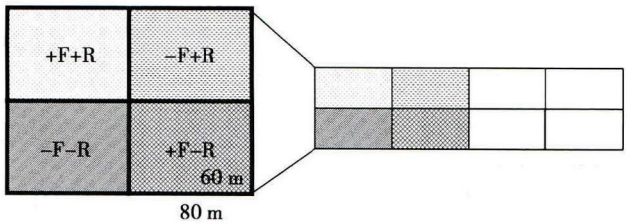


图1 食物及密度对高原鼠兔幼体体重增长的影响实验围栏示意图

Fig. 1 The draft of the enclosing fence for experiments on influence of food and density to weight growth in plateau pika litter

注：+F+R：添加食物和去除第一胎；－F+R：不添加食物和去除第一胎；－F－R：不添加食物和保留第一胎；+F－R：添加食物和保留第一胎

Note：+F+R：Food supply and remove the first litter；－F+R：Without food supply and remove the first litters；－F－R：Without food supply and reserve the first litters；+F－R：Food supply and reserve the first litters

1.3 实验动物及数据采集

于2011年4月，从围栏附近，采用绳套法捕捉健康的高原鼠兔，补充到未添加食物的实验围栏内，使8个小栏对应组的高原鼠兔成年个体数为32只，性比1∶1。对捕获个体记录性别、毛色、体重及繁殖状态，用耳标法和剪趾法进行双重标志[14]。采用绳套法[10]于5～8月进行连续标志重捕，以每10 d每小栏诱捕1 d为一个重捕期，对捕获个体记录捕获位置、性别、年龄、体重及繁殖状态，以阴囊状况及睾丸的位置确定雄体繁殖状况，然后将捕获鼠在原捕获点释放。6月利用绳套重捕法人工去除其中4个围栏内的第一胎高原鼠兔(未标记且体重低于30 g的幼体)。

本文利用野外围栏种群的标志重捕资料，在4种处理条件下，在每一处理组中随机挑选2010年4～5月上旬以及5月末至6月出生的个体各15只，共30只，雌雄比例为1∶1。选用个体在首次捕获时，体重在30 g之内，并根据陆国泉等[15]关于高原鼠兔体重生长数据，推断其日龄，对标志个体体重数据进行连续记录。

1.4 统计分析

数学模型拟合小型哺乳动物体重生长模式，可以有效地采用参数形式解释生长规律及其生物学意义[16]，由于Gompertz方程中的参数生长系数可能具有种的特异性，适合于不同物种间的比较研究，该方程在啮齿动物生长发育研究中为越来越多的学者所关注和应用[17－18]，本实验采用上述模型对不同处理下的高原鼠兔体重增长模式进行分析。以SPSS 17.0进行数据处理与分析。采用双因素析因实验设计的方差分析(Two－way ANOVA)检验种群成熟体重及体重成熟率。

2 结果

2.1 不同处理下高原鼠兔第二胎平均成熟体重的变化

+F和+R处理组对高原鼠兔种群各参数间均无显著的交互作用(表1)；4种处理高原鼠兔平均成熟体重具有显著差异，+F与－F处理组，高原鼠兔第二胎成熟体重具有显著差异($F=11.11$，$df=1，4$，$P=0.029$)(表1)+R与－R处理组，高原鼠兔第二胎成熟体重具有极显著差异($F=29.332$，$df=1，4$，$P=0.006$)。+F+R组平均成熟体重最高，与－F+R组($P=0.013$)、+F－R组($P=0.016$)差异显著；－F－R组平均成熟体重最低，与+F－R组($P=0.044$)差异显著，与+F+R组($P=0.002$)、－F+R组($P=0.004$)有极显著的差异；+F－R与－F+R组差异不显著($P=0.844$)(图2)。

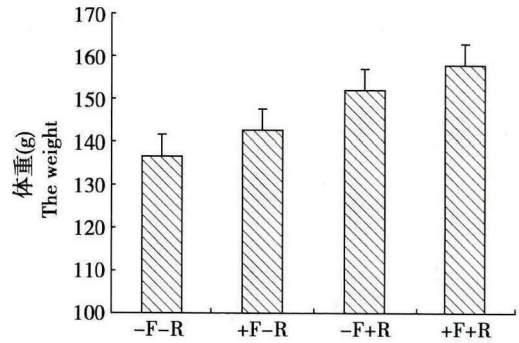


图2 不同处理下高原鼠兔第二胎平均成熟体重分析

Fig. 2 The average mature body weight of the second litters plateau pika under different treatment

注：+F+R：添加食物和去除第一胎；－F+R：不添加食物和去除第一胎；－F－R：不添加食物和保留第一胎；+F－R：添加食物和保留第一胎

Note：+F+R：Food supply and Remove the first litters；－F+R：Without food supply and Remove the first litters；－F－R：Without food supply and reserve the first litters；+F－R：Food supply and reserve the first litters

2.2 不同处理下高原鼠兔第二胎平均体重成熟率的变化

+F+R处理组对高原鼠兔二胎平均成熟率无显著的交互作用(表1)；4种处理高原鼠兔二胎平均成熟率具有显著差异，+F与－F处理组，成熟率具有显著差异($F=13.29$，$df=1，4$，$P=0.022$)；+R与－R处理组，成熟率具有极显著差异($F=35.96$，$df=1，4$，$P=0.004$)(表1)。+F+R组平均成熟率最

?1994-2015 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

高，与 +F－R 组($P=0.019$)差异显著；与－F +R 组($P=0.286$)差异不显著，－F－ R 组平均成熟率最低，与+ F+R 组($P=0.002$)、－F +R 组($P=0.004$)有极显著的差异；与+ F － R 组($P=0.024$)差异显著，+F－R 与－F+R 组差异不显著($P=0.201$)(图 3)。

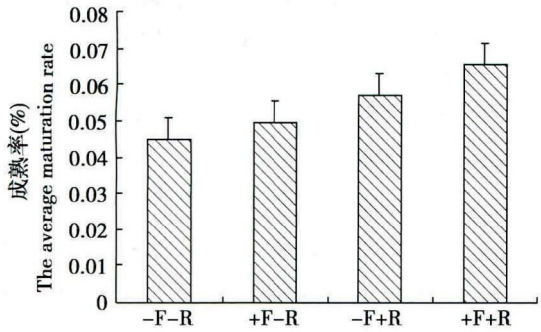


图 3 不同处理下高原鼠兔第二胎平均成熟率比较

Fig. 3 The average mature rate of the second litters plateau pika under different treatment

注：+F+R：添加食物和去除第一胎；－F+R：不添加食物和去除第一胎；－F－R：不添加食物和保留第一胎；+F－R：添加食物和保留第一胎

Note：+F+R：Food supply and remove the first litter；－F+R：Without food supply and remove the first litters；－F－R：Without food supply and reserve the first litters；+F－R：Food supply and reserve the first litters

表 1 不同处理条件第二胎高原鼠兔体重生长模式参数的方差分析

Tab. 1 Analysis of variance of the parameters of the second litters weight growth patterns under different processing conditions

方差来源 Source of variance	处理对象 Object	*SS*	*df*	*MS*	*F*	*P*
校正模式 Corrected model	出生体重(g) Birth weight	1.135	3	0.378	1.667	0.310
	拐点体重(g) POI weight	122.945	3	40.982	1.474	0.348
	成熟率(%) Mature rate	0.001	3	0.000	14.999	0.012
	成熟体重(g) Mature Weight	1011.287	3	337.096	16.606	0.010
食物 Food(F)	出生体重(g) Birth weight	0.443	1	0.443	1.952	0.235
	拐点体重(g) POI weight	53.510	1	53.510	1.925	0.238
	成熟率(%) Mature rate	0.000	1	0.000	11.108	0.029
	成熟体重(g) Mature Weight	269.806	1	269.806	13.291	0.022

续表 1

方差来源 Source of variance	处理对象 Object	*SS*	*df*	*MS*	*F*	*P*
去除第一胎 Remove(R)	出生体重(g) Birth weight	0.529	1	0.529	2.331	0.201
	拐点体重(g) POI weight	31.721	1	31.721	1.141	0.346
	成熟率(%) Mature rate	0.001	1	0.001	29.332	0.006
	成熟体重(g) Mature Weight	729.880	1	729.880	35.955	0.004
交互作用 F×R	出生体重(g) Birth weight	0.163	1	0.163	0.719	0.444
	拐点体重(g) POI weight	37.715	1	37.715	1.357	0.309
	成熟率(%) Mature rate	1.861	1	1.861	0.082	0.788
	成熟体重(g) Mature Weight	11.601	1	11.601	0.571	0.492
误差 Error	出生体重(g) Birth weight	0.908	4	0.227		
	拐点体重(g) POI weight	111.181	4	27.795		
	成熟率(%) Mature rate	90.296	4	22.574		
	成熟体重(g) Mature Weight	0.000	4	4.670		
校正总和 Corrected total	出生体重(g) Birth weight	2.043	7			
	拐点体重(g) POI weight	234.126	7			
	成熟率(%) Mature rate	0.001	7			
	成熟体重(g) Mature Weight	1092.487	7			

表 2 不同处理下第一胎去除数、第二胎补充量及终密度统计

Tab. 2 Statistic table about number of the first litter the removed, supply of second litters and population density under different treatment

组份	+F －R	－F +R	－F －R	+F+R
第一胎去除数	/	23	/	32
第二胎补充量	63.5	55.5	44.5	57

?1994-2015 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

表3 不同处理下、不同时期种群密度统计

Tab. 3 Statistic table about population density under different treatment and times

组份	+F -R	-F +R	-F -R	+F+R
初始密度	32	32	32	32
第一胎出生后	55	32	49	32
第二胎出生后	96	84	76	89
种群终密度	51	55	48	58

3 讨论

Kuhn 等[19]认为，食物条件的季节性变化可对动物生理、形态和行为等方面产生持续的作用，进而影响其未来的存活及繁殖[20-21]。Desy 等[3]以黄腹田鼠(*Microtus ochrogaster*)为例，采用重复的 2×2 析因实验设计，验证了高质量食物的可利用性和捕食对其种群动态独立的和累加的效应。实验结果表明，附加高质量食物可使黄腹田鼠的身体生长率、种群内成体的比例、成年雄性身体大小、繁殖活动、新生个体和种群密度明显增加。本研究按 Hilborn 等[22]的析因实验设计原理和标准，模拟青藏高原地区可食性食物资源增加及极端恶劣天气频发的自然状况，以 2×2 因子的重复设计测定附加食物和去除第一胎高原鼠兔降低其初始密度对第二胎高原鼠兔生活史特征的影响，进而分析其对种群动态的影响。实验结果表明，第二胎高原鼠兔成熟体重和平均成熟率在添加食物与不添加食物之间差异显著，这一结果表明，当青藏高原地区雪灾等自然灾害发生导致高原鼠兔第一胎繁殖失败，高原鼠兔第二胎利用可食性食物资源优势改变体重增长模式，显著提高其成熟体重和成熟率，为维持种群数量的稳定打下基础。

已有的许多研究证实种群密度与动物的生长发育密切相关，高密度对布氏田鼠的生长具有抑制作用[23-28]。Armario 等[23]和 Gamallo 等[25]分别发现，饲养密度为每笼 10 只的成年雄性大鼠的体重增长显著低于每笼 3 只和每笼 5 只的个体。李凤华等的研究结果也表明密度能够影响布氏田鼠的生长、繁殖和免疫状况，且这些影响存在着性别差异[13]。本次试验结果显示密度因素对于第二胎高原鼠兔成熟体重和平均成熟率的影响呈极显著差异。这一结果表明当气候因素导致第一胎高原鼠兔繁殖失败时，第二胎高原鼠兔可利用更为广阔的空间资源，改变其自身的体重增长模式，进而保障其快速生长成熟，参与种群的动态调节。

高原鼠兔成熟体重和成熟率与其冬季死亡率有着密切的关系，因而与种群数量的维持也密切相关，由于本次试验于 2011 年 4 ~ 8 月进行，故未能分析高原鼠兔冬季死亡率和越冬后的种群数量变化，我们将继续采集相关数据，进而验证食物及种群初始密度对高原鼠兔种群动态的影响。

综上所述，附加食物和种群初始密度对第二胎高原鼠兔体重增长模式均有显著的影响，因此，我们分析认为，当青藏高原地区灾害性天气可能导致第一胎高原鼠兔繁殖失败时，其第二胎可通过不断增加的可食性食物资源以及空间资源，改变自身的体重增长模式，进而为维持种群数量的稳定打下坚实的基础。

参考文献：

[1] Watson A, Moss R. Dominance, spacing behaviour and aggression in relation to Hopulation limitation in vertebrates [M] // Watson A. Animal Populations in Relation to their Food Resources. Oxford: Blackwell, 1970: 167 -223.

[2] Tamarin R H. Biology of new world microtus [M], Stillwater, Okla: American Society of Mammalogists, 1985.

[3] Desy E A, Thompson C F. Effects of supplemental food on a *Microtus pennsylvanicus* population in central Illinois [J]. The Journal of Animal Ecology, 1983: 127 -140.

[4] Liu Xiaodong, Chen Baode. Climatic warming in the Tibetan Plateau during recent decades [J]. International Journary of Cimatology, 2000, 20(14): 1729 -1742.

[5] Hassell M P. Density - dependence in single - species populations [J]. The Journal of Animal Ecology, 1975: 283 -295.

[6] Hassell M P, Lawton J H, May R M. Patterns of dynamical behaviour in single - species populations [J]. The Journal of Animal Ecology, 1976: 471 -486.

[7] May R M. Simple mathematical models with very complicated dynamics [J]. Nature, 1976, 261(5560): 459 -467.

[8] 宗浩，夏武平，孙德兴. 一次大雪对鼠类数量的影响 [J]. 高原生物学集刊，1986(5): 85 -90.

[9] 宗浩，樊乃昌，于福溪，高寒草甸生态系统优势鼠种高原鼢鼠(*Myospalax fontanierii*)和高原鼠兔(*Ochotona curzoniae*)种群空间格局的研究 [J]. 生态学报，1991, 11(2): 125 -129.

[10] 曲家鹏，杨敏，李文靖，等. 高原鼠兔家群结构的季节变化

?1994-2015 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

[J]. 兽类学报，2008，28(2)，144－150.

[11] 张堰铭，张知彬，魏万红，等. 高原鼠兔间断性移动模式与反捕食对策分析 [J]. 兽类学报，2005，25(3)：242－247.

[12] 聂海燕. 植食性小哺乳动物种群进化生态学研究：高原鼠兔种群生活史进化对策 [D]. 杭州：浙江大学，2005：50－88.

[13] 李凤华，王德华，钟文勤. 密度因素对布氏田鼠体重增长及免疫功能的影响 [J]. 动物学报，2003，49(4)：438－444.

[14] Smith A T, Gao W X. Social relationships of adult black－lipped pikas(*Ochotona curzoniae*) [J]. Journal of Mammalogy, 1991, 72(2): 231－247.

[15] 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.

[16] Fitzhugh H A. Analysis of growth curves and strategies for altering their shape [J]. Journal of Animal Science, 1976, 42(4): 1036－1051.

[17] Kyriazakis I, Emmans G C. The growth of mammals following a period of nutritional limitation [J]. Journal of Theoretical Biology, 1992, 156(4): 485－498.

[18] Yoshinaga Y, Okayama T, Ohno W, et al. Growth, development, and reproductive patterns in the Japanese field vole, *Microtus montebelli* [J]. Journal of Mammalogy, 1997, 78(3): 830－838.

[19] Kuhn K M, Vander Wall S B. Linking summer foraging to winter survival in yellow pine chipmunks(*Tamias amoenus*) [J]. Oecologia, 2008, 157(2): 349－360.

[20] Myers J P. Cross－seasonal interactions in the evolution of sandpiper social systems [J]. Behavioral Ecology and Sociobiology, 1981, 8(3): 195－202.

[21] Wingfield J C, Maney D L, Breuner C W, et al. Ecological bases of hormone－behavior interactions: the emergency life history stage [J]. Americam Zoologist, 1998, 38: 191－206.

[22] Hilborn R, Redfield J A, Krebs C J. On the reliability of enumeration for mark and recapture census of voles [J]. Canadian Journal of Zoology, 1976, 54(6): 1019－1024.

[23] Armario A, Ortiz R, Balasch J. Effect of crowding on some physiological and behavioral variables in adult male rats [J]. Physiology & Behavior, 1984, 32(1): 35－37.

[24] Klir P, Bondy R, Lachout J, et al. Physiological changes in laboratory rats caused by different housing [J]. Physiologia Bohemoslovaca, 1983, 33(2): 111－121.

[25] Gamallo A, Villanua A, Beato M J. Body weight gain and food intake alterations in crowd－reared rats [J]. Physiology & Behavior, 1986, 36(5): 835－837.

[26] Agrell J, Erlinge S, Nelson J, et al. Delayed density－dependence in a small－rodent population [J]. Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences, 1995, 262(1363): 65－70.

[27] Nelson R J, Fine J B, Demas G E, et al. Photoperiod and population density interact to affect reproductive and immune function in male prairie voles [J]. American Journal of Physiology－Regulatory, Integrative and Comparative Physiology, 1996, 270(3): 571－577.

[28] Pettorelli N, Gaillard J M, Van Laere G, et al. Variations in adult body mass in roe deer: the effects of population density at birth and of habitat quality [J]. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 2002, 269(1492): 747－753.

?1994-2015 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net