典型草原区鹰隼类密度对啮齿动物密度的 数值响应

宋文韬^① 王 也^① 赛 那^② 孙长乐^② 任娅茹^① 林荣凤^③ 陈 卫^① 张子慧^{①*}

- ① 首都师范大学生命科学学院 北京 100048; ② 内蒙古锡林郭勒盟自然保护区 锡林浩特 026000;
 - ③ 内蒙古锡林郭勒盟阿巴嘎旗疾病预防控制中心 阿巴嘎旗 011400

摘要: 捕食者与猎物的关系是动物生态学研究的热点之一,捕食者应对猎物密度的变化往往呈现出特定的数值响应特征。为研究典型草原区鹰隼类对其猎物——啮齿动物密度变化的数值响应关系,于2005 年 7 月在内蒙古自治区锡林郭勒盟阿巴嘎旗白音图嘎苏木选取 15 个实验样地,采用标准夹线法调查了啮齿类密度,同时采用目视方法调查了鹰隼类密度。本次实验共捕获鼠类 2 675 只,主要为布氏田鼠(Lasiopodomys brandtii),观察到鹰隼类活动 450 只次。回归分析结果表明,鼠类密度和鹰隼类密度的数值反应关系符合 S 型曲线,可用 Gompertz 方程 W = 22.765 e -3.735 e -0.0781 来拟合,拟合优度 R² 达 0.984,表明鼠类密度对鹰隼类密度有显著影响,验证了 Holling 所提出的脊椎动物捕食者和猎物数量关系属于 S 型反应曲线的观点。从本文的结果看,鹰隼类数量对鼠类数量的反应可分为三个阶段: (1) 平缓期,随着鼠类密度的逐渐增加,鹰隼类活动频次增长非常缓慢; (2) 快速反应期,当鼠类密度达到 5 只/hm²时,鹰隼类活动频次随鼠类密度的增加迅速增长,期间出现一个增长拐点值; (3) 稳定平台期,当鼠类的密度达到 40 只/hm²左右时,鼠类密度虽然继续增加,但鹰隼类活动频次保持稳定,不再增加。本研究可为草原鼠害的天敌控制方法提供参考。

关键词: 鹰隼类; 啮齿动物; 数值反应; 捕食; Gompertz 方程

中图分类号: Q958 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263 (2016) 04-529-07

Numerical Response of Hawks Density to the Rodents Density in Typical Steppe

SONG Wen-Tao $^{\odot}$ WANG Ye $^{\odot}$ SAI Na $^{\otimes}$ SUN Chang-Le $^{\otimes}$ REN Ya-Ru $^{\odot}$ LIN Rong-Feng $^{\otimes}$ CHEN Wei $^{\odot}$ ZHANG Zi-Hui $^{\odot}$ *

 $\textcircled{1} \textit{College of Life Sciences, Capital Normal University, Beijing} \quad 100048; \textcircled{2} \textit{Xilinguole Grassland Nature Reserve, Xilinhot} \quad 026000; \\$

3 Abagaqi Centre for Disease Control and Prevention, Abagaqi 011400, China

基金项目 公益性行业(农业)科研专项经费项目(No. 201203041);

第一作者介绍 宋文韬,男,硕士研究生;研究方向:动物生态学;E-mail: wintersong42@live.com。

收稿日期: 2015-10-12, 修回日期: 2016-01-29 DOI: 10.13859/j.cjz.201604003

^{*} 通讯作者,E-mail: zihuizhang@mail.cnu.edu.cn;

Abstract: The relationship between predator and prey is one of the hot topics in ecological research. To study the quantitative relationship between Rodents and Hawks in typical steppe, we investigated the density of Rodents and Hawks at 15 experimental areas in Abagaqi, Xilinguole League, Inner Mongolia during July 2005. By using standard killing trap method, we estimated the density of Rodents; at the same time, we observed and counted the density of Hawks. Altogether 2 675 Rodents were captured, and Hawks were observed for 450 times (Table 1). The regression analysis showed that the density of Rodents had significantly impact on the density of Hawks. This relationship between Rodents and Hawks, which is in line with the sigmoidal S-shaped curve, can be fitted by Gompertz model, $W = 22.765 \, \mathrm{e}^{-3.735} \, \mathrm{e}^{-0.078} \, t$ goodness-of-fit (R^2) is 0.984 (Fig. 1a). The growth of Hawks was extremely slow at the initial stage, then rapidly increased to maximal value as the Rodent density increase until an inflexion was showed. After then Hawk density kept stable (Fig. 1b). This finding is agree with the viewpoint that the numerical response of vertebrate predators to preys could be simulated by the models of Holling-III. According to our results, the functional response can be roughly divided into three stages: (1) the steady phase, that the activity of Hawks slowly grows as the density of Rodents increases; (2) the rapid reaction phase, Hawks increase their activity rapidly as Rodents density exceeds 5 ind/hm²; (3) the stable platform phase, the activity frequency of Hawks is stable when the density of Rodents reaches about 40 ind/hm² and over. Our results can provide reference for the Rodent density controlling by their natural enemies.

Key words: Hawk; Rodent; Numerical response; Predation; Gompertz model

内蒙古草原是我国北方重要的生态屏障,啮齿动物则是草原生态系统的重要类群(张知彬等 1998)。啮齿动物的活动能够影响植物群落的物种组成、多样性、高度、结构、生物量和生产力等特征(杨生妹等 2007)。近年来,由于草场过度利用,内蒙古草原遭受大面积鼠害,严重影响畜牧业生产和发展(苏永志等2013,张小倩等 2014)。草地鼠类还是许多自然疫源性疾病的保存宿主(张知彬等 1998),控制鼠类密度对控制鼠传疾病也起到关键性的作用。一些研究人员相继开展了利用天敌防控的研究工作(蒋光藻 2006,宛新荣等 2006),分析了天敌对鼠类种群数量动态和结构的影响。

已有研究表明,天敌与鼠类种群存在紧密的相互作用关系(聂海燕等 2006,杜桂林等 2016)。天敌对鼠类种群动态、社群行为、觅食对策和栖息地选择都有显著的影响(Jonsson et al. 2000,边疆晖等 2001,魏万红等 2004)。宛新荣等(2006)发现,在鹰架设立地区,草

原鼠类的密度随着鹰类活动频次的下降而呈现上升势态。草原鼠类还是许多哺乳动物、鸟类和爬行动物的食物来源,其种群数量是决定捕食者数量变化的重要因素。鼠类密度与天敌动物数量之间往往存在一定的数值关系,鼠类天敌数量一般随着鼠类密度的增加而增加(Lomolinoa et al. 2003,杨生妹等 2007)。

有关猎物和天敌种群的数量反应关系,Holling(1959)提出了三种基本的曲线,即 I型、II型和III型反应曲线,后来 Fujii等(1986)又补充了第IV型反应。其中, I型曲线特征是初期阶段猎物被捕获数量随猎物密度是直线上升关系,通常与天敌数量呈正比,后期进入直线平台期; II型曲线表现为上渐近线,或者是负加速曲线,这个类型事实上包含了逆密度制约的关系,多为无脊椎动物的功能反应曲线; III型曲线是一种 S型曲线,多为脊椎动物的反应曲线; IV型曲线呈钟形,表示捕食过程中猎物对捕食者发生抑制或消灭作用(丁岩钦1994)。

白尾鸢(Elanus leucurus)和加州田鼠(Microtus californicus)数量动态关系符合非线性的S型曲线特征(Pearson 1985),这个结果支持了Holling(1959)所提出的观点,即脊椎动物捕食者和猎物之间属于III型反应的观点。总体上看,关于猛禽密度对鼠类密度变化的数值响应关系,目前还很缺乏直接的野外研究范例。在内蒙古典型草原区,猛禽种类和数量都比较多(刘松涛等 2011),但猛禽数量与被捕食者——草原鼠类密度之间的数值关系还缺乏定量分析报导。为此,于 2005 年 7 月份在内蒙古锡林郭勒盟阿巴嘎旗白音图嘎苏木开展了调查研究,对鼠类和鹰隼类的密度进行分析,并探讨两者之间的数量关系,为阐明捕食者和猎物数量的动态变化提供依据。

1 材料与方法

1.1 研究地点

实验样地位于内蒙古锡林郭勒盟阿巴嘎旗 白音图嘎苏木(44°16′~45°6′N,114°21′~ 114°55′E,海拔1200~1460m),本地区草场 属于典型草原区。该地区的主要优势植被为羊 草 (Leymus chinensis)、克氏针茅 (Stipa krylovii)、糙隐子草(Cleistogenes squarrosa)、 冷蒿 (Artemisia frigida)、麻花头 (Serratula centauroides)、菊叶委陵菜 (Potentilla tanacetifolia)、小叶锦鸡儿 (Caragana microphylla 〉、狭叶锦鸡儿(C. stenophylla)等 类群。2005年度,该地区布氏田鼠高发,布氏 田鼠的主要扩散方向为自南向北,草场上有大 量鹰隼类活动。为研究不同鼠类密度对鹰隼类 密度的影响, 我们在白音图嘎苏木大致沿南北 方向(也是田鼠的主要扩散方向)选取了 15 个实验样点,自北向南依次为边界围栏、哨卡、 边防公路、旱獭坡地、信号塔、草库伦、边墙、 旱獭洞、四方山北、四方山、四方山南、蒙古 包泉、泉南、塔拉北、塔拉,每个样地之间的 平均距离大约 10 km。该地区以鼠类为食的鹰 隼类主要有大鹭(Buteo hemilasius)、红隼 (Falco tinnunculus)、白腹鹞(Circus spilonotus)、黑耳鸢(Milvus migrans)等。其中,大舊为鹰隼类的主要优势种,在鹰隼类中占70%左右。该年度该草场的主要鼠种为布氏田鼠,占总捕获鼠种95%以上,其他鼠种包括蒙古黑线毛足鼠(Phodopus campbelli)、长爪沙鼠(Meriones unguiculatus)、达乌尔黄鼠(Citellus dauricus)、五趾跳鼠(Allactaga sibirica)和小毛足鼠(P. roborovskii)等。

1.2 实验样地鼠类密度的调查方法

采用标准夹线法调查各实验样地的鼠类数据(施大钊等 1998)。每个样地布放 300 个木板夹,设置两条夹线,夹线距离 50 m,每条夹线 150 个木板夹,夹距 5 m,样地面积合计7.5 hm²。鼠夹连续放置 3 d,每天检查 2 次,收取夹线上捕获的鼠类,放入布袋中,熏蚤后进行常规生物学解剖,记录鼠类名称、捕获时间和地点、体重、体长、胴体重、繁殖特征等(张知彬等 1998)。夹线密度采用 3 d 内 300夹累计捕获的鼠类总数作为该样地内鼠类密度指标,本次实验中 15 个样地采用同一种指标衡量 啮齿动物的密度,计算面积单位都是7.5 hm²。

1.3 实验样地鹰隼类密度的调查方法

鹰隼类主要在白天活动,鉴于草原地区比较空旷,因此可以采用简单的目测计数法统计鹰隼类的只次数作为其相对密度指标(杨月伟等 2005)。具体方法是,采用目视方法调查样地 5 km 长度范围内鹰隼类的活动数量,以鼠类夹线调查样地为基点向南北方各延长 2.5 km,地面的观察视野宽度一般为 1 km,以南北向调查路线为中轴,向东西方各延伸 0.5 km,因此每个样地的鹰隼类的调查面积大约是 5 km²,每日上午下午各统计 2 次。上下午都是自北向南或者是自南向北各调查一次,在匀速行车过程中(车速为 20 km/h),各有 1 人估算沿途东西两侧 0.5 km 范围内的鹰隼类出现频次。将每日 4 次累计观察到的鹰隼类活动总只次数记录为当日的鹰隼类活动总数量,各实验样地内的

鹰隼类活动数量按照 3 d 观察到的每日活动总数量(只次数)的平均值来计算。

1.4 数据统计和分析

本文的实验数据用 R3.1.3(R Core Team 2015)软件进行回归分析。根据数据的散点图分布特征,我们选用了线性方程和 Gompertz 方程建立鼠类密度与鹰隼类密度的回归方程,并采用线性回归和非线性回归两种模型进行曲线拟合。线性方程为 $W = k \cdot t + b$,Gompertz 方程为(宛新荣等 2007): $W = f \cdot e^{-be^{-kt}}$,式中,W表示鹰隼类密度,t表示鼠类密度,t为常系数,其中 t表示鹰隼类密度的稳定终值,t为鹰隼类密度的增长系数(常数),方程的拐点值为(t的)/tk(France et al. 1996)。

2 结果与分析

实验样地共捕获鼠类 2 675 只,观察到鹰 隼类活动 450 只次。各样地捕获的鼠类数量(取 样面积为 7.5 hm²) 及观察记录的鹰隼类平均活动数量见表 1。

根据表 1 中所列出的鼠类捕获密度(只/hm²)与鹰隼类活动数据,利用统计软件 R3.1.3,应用线性方程和 Gompertz 方程建立回归方程,并通过线性回归和非线性回归进行曲线拟合。线性回归模型: W=0.390~t+0.725, $R^2=0.945$, P<0.01; Gompertz 拟合模型: $W=22.765e^{-3.735}e^{-0.078t}$, $R^2=0.984$, P<0.01, 式中,W 为鹰隼类密度,t 为鼠类密度。

从分析结果来看,线性方程和 Gompertz 方程的拟合优度分别为 0.945 和 0.984。虽然实验数据也符合线性方程,但 Gompertz 方程显然具有更好的拟合优度,这表明鹰隼类密度与鼠类密度变化的数值反应更吻合 Gompertz 模型,根据所得 Gompertz 拟合模型作出两者之间的拟合曲线,求其一阶导函数获得其鹰隼类密度增长率曲线(图 1)。

草场中的鼠类密度显著地影响鹰隼类密度

表 1 各实验样地啮齿动物捕获数量与鹰隼类活动数量

Table 1 The sample quantity of Rodents and Hawks in experimental areas

样地编号 No.	经度(东经) Longitude(E)	纬度(北纬) Latitude(N)	鼠类密度(只/hm²) Density of Rodents (ind/hm²)	鹰隼类平均活动数量 [*] Mean times of Hawks observed
1	114°45′52″	44°30′43″	12.00	6.67
2	114°45′04″	44°35′55″	18.93	11.00
3	114°44′38″	44°44′52″	68.27	24.00
4	114°43′29″	44°48′51″	27.87	13.67
5	114°41′29″	44°52′51″	43.47	18.33
6	114°36′11″	44°56′27″	52.27	20.00
7	114°31′42″	44°59′02″	32.00	17.33
8	114°26′06″	45°02′02″	54.40	22.33
9	114°23′34″	45°04′34″	6.93	3.00
10	114°20′34″	45°05′47″	3.33	0.67
11	114°48′05″	44°24′49″	8.67	2.67
12	114°50′25″	44°20′45″	5.47	1.00
13	114°52′47″	44°18′16″	4.27	0.67
14	114°55′07″	44°15′30″	2.13	0.33
15	114°44′43″	44°40′01″	16.67	8.33

^{*} 鹰隼类平均活动数量为平均每天观察到的只次数。* Mean density of Hawks means occurrence frequency per day.

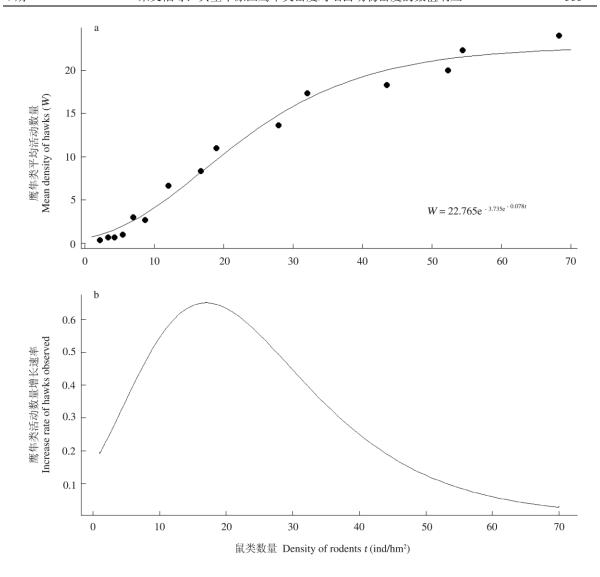


图 1 鼠类密度和鹰隼类密度的 Gompertz 方程拟合曲线 (a) 及增长曲线 (b)

Fig. 1 The fitting curve of Gompertz model about the density of Rodents and Hawks (a), The increasing rate of Hawks changes with the density of Rodents (b)

和增长速率(图 1)。鹰隼类密度对鼠类密度的变化响应呈现出 S 型曲线,并大致可分为三个阶段。平缓期: 当鼠类捕获密度小于 5 只/ hm²时,鹰隼类密度很低(不足 1 只),且增长速率较缓慢;快速反应期: 当鼠类捕获数量介于 5 ~ 40 只/hm²之间时,鹰隼类密度随鼠类的密度增长迅速增加,当鼠类捕获数量达到 Gompertz方程的拐点值 16.933 只/ hm²时,鹰隼类密度增长速度达到最大值;稳定平台期: 当鼠类捕获密度超过 40 只/ hm²时,鹰隼类密度增加速率

逐渐变慢并趋于平缓,最后达到平衡值(模型 参数 f = 22.765)。

3 讨论

已有研究表明,捕食者会根据猎物的密度做出反应,优先选择捕食个体大、密度大的猎物以提高捕食效率(魏万红等 2004),进而抑制和调节猎物种群,强化猎物生存竞争能力(张堰铭等 2005)。贾举杰等(2015)对大鹭的研究表明,猛禽主动选择在猎物密度高的地区捕

食,以获取最佳的捕食效益。关于捕食性天敌 对鼠类密度的响应曲线,已经有一些野外研究 报导,但总体上案例不是很多。杨生妹等(2007) 分析了天敌与鼠类的密度关系, 发现两者之间 呈现出显著的正相关性。北美加州田鼠的密度 和猛禽类捕食者白尾鸢密度之间呈明显的S型 曲线关系 (Pearson 1985)。 白尾鸢的密度与加 州田鼠的密度关系也具备平缓期、快速反应期 和稳定平台期三个阶段。该结果与本文的分析 结果基本一致。在动物疾病传染病模型中,有 类似的情形,但不是 S型(Reijniers et al. 2012)。 在宿主密度较低时, 鼠疫不流行; 仅当动物密 度高于一定的数值的时候, 鼠疫才开始迅速传 播流行,这个密度点一般认为是疾病流行的宿 主密度阈值; 当宿主密度较高时, 患病个体死 亡率升高而限制了鼠疫的扩散。这与捕食者-猎物系统中的数量变化有一定相似性。

本文通过野外调查数据,综合分析了线性模型和 S 型曲线对数据的拟合结果,发现直线回归也能大致反映鹰隼类密度和鼠类密度的关系($W=0.390\ t+0.725$, $R^2=0.945$,P<0.01),但采用 S 型曲线能更好地符合实验数据的趋势($W=22.765e^{-3.735e^{-0.078t}}$, $R^2=0.984$,P<0.01)。这表明在内蒙古典型草原区,鹰隼类密度与鼠类密度之间的数值响应关系呈现出明显的 S 型曲线。本次实验结果证实了 Holling(1959)所总结的对于脊椎动物类群来说,捕食者对被捕食者数量的反应类型属于 S 型的结论。

然而,鹰隼类密度为什么与鼠类密度之间 呈现出 S 型曲线?我们针对本次调查数据,作 了如下的分析。首先,平缓期,当鼠类密度较 低时,鹰隼类的捕食效率势必会降低,此阶段 鹰隼类因食物难以维系其正常的需要,而倾向 于选择猎物密度较高的地区(贾举杰等 2015), 因此,在这个阶段,无论鼠类密度如何增加, 鹰隼类出现概率都非常低,因此鹰隼类的密度 基本维持不变,变化非常平缓,出现的鹰隼类 个体可以解释为路过的个体,根据本文的分析 结果,这个鼠类密度数值大约是5只/hm²以下。 当样地中的鼠类密度持续增加, 达到能够维持 鹰隼类捕食的密度阈值(5只),鹰隼类的捕获 效率正好能达到维持其日常食物需求水平,所 以鹰隼类能够持续地出现在该样地,此时,随 着鼠类密度的增加, 鹰隼类捕食效率将显著提 高,因此在这个阶段,鹰隼类的密度将随鼠类 密度呈快速增长趋势。鼠类密度增长到最后阶 段, 鹰隼类密度也逐步上升。一些鸟类为了获 取食物和繁殖空间等会占领一定领域,包括繁 殖领域和非繁殖领域(如食物领域、种间领域 等),而且会通过巡行、驱赶等行为保卫其领域 (丁平等 1987)。7月份大5等仍处于繁殖期, 为获取足够的空间和食物,种内种间竞争比较 强烈,这些领域行为可能引发鹰隼类捕食者相 互干扰而降低其捕食效率, 因此达到一定的密 度时候, 鹰隼类的密度不再增加, 最终出现一 个稳定平台期。结合本次调查数据,我们推测 鹰隼类个体之间的相互干扰和竞争以及鹰隼类 的最低捕食需求最终使得鹰隼类与鼠类密度之 间呈现出典型的 S 型曲线。

致谢 野外调查得到阿巴嘎旗草原站和内蒙古草原动物生态研究站的协助,在此一并致谢!

参考文献

France J, Dijkstra J. 1996. A simple but flexible growth function. Growth, Development & Aging, 60(2): 71–83.

Fujii K, Holling C S, Mace P M. 1986. A simple generalized model of attack by predators and parasites. Ecological Research, 1(2): 141–156.

Holling C S. 1959. Some characteristics of simple types of population and Parasitism. Canadian Entomologist, 91(7): 385–398.

Jonsson P, Koskela E, Mappes T. 2000. Does risk of predation by mammalian predators affect the spacing behaviour of rodents? Two large-scale experiments. Oecologia, 122(4): 487–492.

Lomolinoa M V, Smith G A. 2003. Terrestrial vertebrate communities at black-tailed prairie dog (*Cynomys ludovicianus*) towns. Biological Conservation, 115(1): 89–100.

Pearson O P. 1985. Predation // Tamarin R H. Biology of New World

- *Microtus*. New York: American Society of Mammalogists, 535–566.
- Reijniers J, Davis S, Begon M, et al. 2012. A curve of thresholds governs plague epizootics in Central Asia. Ecology Letters, 15(6): 554–560
- 边疆晖, 景增春. 2001. 相关风险因子对高原鼠兔摄食行为的影响. 兽类学报, 21(3): 187–193.
- 丁平,诸葛阳. 1987. 鸟类领域和领域行为. 浙江大学学报: 理学版, (4): 464-472.
- 丁岩钦. 1994. 昆虫数学生态学. 北京: 科学出版社, 252-317.
- 杜桂林, 洪军, 王勇, 等. 2016. 布氏田鼠秋季家群数量与捕食风险的关系. 动物学杂志, 51(2): 176-182.
- 贾举杰,李锋,倪亦非,等. 2015. 大鹭对不同数量布氏田鼠越冬 洞群的选择偏好. 动物学杂志,50(5):795-800.
- 蒋光藻. 2006. 川西北草原害鼠之天敌控鼠效果初探. 西南农业学报, 19(6): 1169-1171.
- 刘松涛,李欣海,格日乐朝克图,等. 2011. 呼伦贝尔草原鸟类调查报告//刘松涛,宛新荣,赵家明. 呼伦贝尔草原野生动物调查报告. 呼伦贝尔: 内蒙古文化出版社,2-84.
- 聂海燕, 刘季科, 苏建平, 等. 2006. 捕食和食物交互作用条件下根田鼠季节性波动种群攻击水平及其行为多态性分析. 生态学报, 26(7): 2139-2147.
- 施大钊,海淑珍,刘雪龙. 1998. 布氏田鼠数量调查方法的比较.

- 草地学报,6(3):185-190.
- 苏永志,宛新荣,王梦军,等. 2013. 典型草原区布氏田鼠鼠害防治经济阈值的研究. 动物学杂志,48(4):10-16.
- 宛新荣, 刘伟, 王梦军, 等. 2007. 常见生物生长模型的时差性分析及其应用. 应用生态学报, 2007(5): 1159-1162.
- 宛新荣,石岩生,萨仁花,等. 2006. 人工鹰架对草地鼠类防治效果的观察//成卓敏. 科技创新与绿色植保:中国植物保护学会 2006 学术年会论文集. 北京:中国农业科学技术出版社,371-375.
- 魏万红, 曹伊凡, 张堰铭, 等. 2004. 捕食风险对高原鼠兔行为的 影响. 动物学报, 50(3): 319–325.
- 杨生妹,魏万红,殷宝法,等. 2007. 高寒草甸生态系统中高原鼠兔和高原鼢鼠的捕食风险及生存对策. 生态学报,(27):4972-4978.
- 杨月伟, 刘季科, 刘震. 2005. 东方田鼠种群扩散及活动对外部因子的反应格局, 生态学报, 25(6): 1523-1528.
- 张小倩,郑思思,苏永志,等. 2014. 贮草期布氏田鼠采食距离及 集群数量对采食量的影响. 动物学杂志,49(1):24-30.
- 张堰铭,张知彬,魏万红,等. 2005. 高原鼠兔领域行为时间分配格局及其对风险环境适应的探讨. 兽类学报,(4): 333–338.
- 张知彬, 王祖望. 1998. 农业重要害鼠的生态学及控制对策. 北京: 海洋出版社. 209-220.