大型野外围栏实验揭示增食对布氏田鼠种群动态的复杂效应

殷宝法^{1,2}, 李国梁¹, 宛新荣¹, 尚国珍², 魏万红^{2*}, 张知彬^{1*}

1. 中国科学院动物研究所, 农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100101;

2. 扬州大学生物科学与技术学院, 扬州 225009

* 联系人, E-mail: whwei@yzu.edu.cn; zhangzb@ioz.ac.cn

收稿日期: 2017-08-10; 接受日期: 2017-08-20; 网络版发表日期: 2017-09-08

中国科学院战略性先导科技专项(批准号: XDB11050300)资助

摘要 尽管大多数实验都证明增加食物能提高动物的种群密度, 但有关增食对动物的繁殖、存活和迁移的影响机制仍然存在争议. 建立有效排除种群扩散和天敌捕食引起的复杂效应的野外大型围栏实验是目前解决这一争议必不可少的前提条件. 2010~2014年, 本课题组调查了增食处理对8个大型野外围栏(每个0.48 ha)内布氏田鼠(*Lasiopodomys brandtii*)种群动态和植物群落的影响. 结果表明, 增食通过增加幼体补充数量对种群密度产生正效应. 然而, 增食对布氏田鼠的存活产生复杂的效应: 即在非繁殖季节产生正效应, 在繁殖季节产生负效应. 另外, 增食提高了布氏田鼠植物食物的质量(蛋白质含量增加), 但降低了围栏内植物群落中不喜食植物的数量. 因此, 增食通过增加食物的供给直接对小型啮齿类动物产生正效应. 同时, 食物引起的种群密度增加又通过密度制约效应间接对动物种群产生负效应, 并且通过改变植物群落的结构和数量分布对啮齿动物产生长期的影响.

关键词 直接和间接效应, 食物数量和质量, 植物群落组成, 种群动态, 幼体补充数, 存活

了解影响动物种群密度波动的因素是种群生态学研究的主要目标之一. 食物的丰富度由于极易受气候变化和人类活动的影响, 因此被认为是影响动物(尤其是啮齿动物)种群动态和分布的主要因素之一^[1-3]. 由于全球气候变化在世界范围内引起的高温和极端降雨的发生频率增加, 人们开始重视由极端天气引起的食物变化对鼠类种群的影响^[2,4-6]. 尽管食物的数量和质量(尤其是食物质量)被广泛认为是影响草食性啮齿动物的繁殖率和种群动态的关键因素, 但是有关食物影响动物繁殖、存活和扩散的统计学机制仍需要

进行充分的研究^[2,3,6-8].

人工增加食物是研究食物可利用量对鼠类种群动态影响的主要研究方法^[7,8]. 然而, 关于增加食物对动物繁殖、存活和迁移的影响机制目前仍然存在争论^[9-11]. 大多数前期的研究都已经表明, 增食提高了草食动物的种群密度、幼体补充数量和身体条件^[8,10-13]. 一些研究也证实增食对草食动物的存活率产生正效应^[10,14,15], 但在其他一些研究中却发现增食对草食动物的存活无显著影响. 前期大多数的野外增食研究都是在没有控制扩散和捕食等干扰因素的条件下进行

引用格式: 殷宝法, 李国梁, 宛新荣, 等. 大型野外围栏实验揭示增食对布氏田鼠种群动态的复杂效应. 中国科学: 生命科学, 2017, 47: 997-1006, doi: 10.1360/N052017-00206

英文版见: Yin F B, Li G L, Wan X R, et al. Large manipulative experiments reveal complex effects of food supplementation on population dynamics of Brandt's voles. Sci China Life Sci, 2017, 60: 911-920, doi: 10.1007/s11427-017-9114-9

的, 因此增食对幼体补充量和存活率的影响会受到个体迁移和捕食的干扰^[3,7,8]. Prevedello等人^[8]在最近的研究中指出, 增食处理通常会把动物吸引到补充食物的区域, 进而增加了该地块内的群体数量, 产生“拥挤效应”(crowding effect). 因此, 如果要研究食物是如何通过影响动物的繁殖、存活和扩散来改变动物的种群密度, 设计实验时必须排除扩散和捕食的潜在干扰, 这样得到的研究结果才有可能消除有关增食研究的争议^[8]. 然而, 这种实验研究目前非常少见.

增加食物对啮齿动物通常产生直接效应(如食物)和间接效应(食物诱导的密度制约). (i) 增食将直接提高动物的繁殖能力和/或存活率, 进而提高其种群密度. 在这里, 本研究组将这种由于食物数量和质量的改善而引起种群密度增加的现象定义为食物促进假说(food facilitation hypothesis). 这个假说也被广泛称为食物假说(food hypothesis)^[2,16]. (ii) 由于增加食物会引起种群密度增加, 而过高的种群密度会间接降低动物繁殖和/或存活率, 进而对其种群密度造成负面影响, 这在繁殖季节特别明显. 在这里把这种现象定义为食物诱导密度制约假说(food-induced density dependence hypothesis). 在以前的研究中, 增食对啮齿动物种群产生的间接效应(食物诱导的密度效应)通常都被忽略了.

人工增加的食物可以减少草食动物对植物的选择性觅食强度, 进而改变植物群落内植物的生长速度和物种之间的资源竞争. 作为初级生产者, 植物为啮齿动物提供能量和营养, 直接影响其种群动态^[17]. 通过选择性觅食, 啮齿动物可以通过移除其喜食植物的生物量来改变植物群落结构^[18]. 相比大型野生动物, 小型啮齿类动物对植物群落组成的变化特别敏感^[19,21]. 因此, 分析增食条件下植物群落的变化, 尤其是不同功能群植物的营养质量的变化, 可以揭示增食在啮齿动物种群动态变化中的作用, 为了解啮齿动物的种群调节提供有力的研究工具.

布氏田鼠(*Lasiopodomys brandtii*)是一种典型的草原食草动物, 广泛分布于蒙古、中国和俄罗斯的草原上^[21]. 近几十年来, 该物种在草原生态系统(大多数捕食者的主要食物资源)以及与人潜在的冲突中都扮演着重要的角色, 受到了广泛的关注^[1,21]. 前期的研究表明, 降水或放牧活动可以通过改变食物的丰富度来影响布氏田鼠的种群动态^[1,21,22]. 然而, 有关食物丰富度的控制实验在该物种中尚未进行, 增食对其种群密

度的影响机制仍然未知. 基于此, 2010~2014年, 本研究调查了野外大型增食围栏内布氏田鼠的种群动态和植物群落的变化, 分析了增食对布氏田鼠种群动态和植物群落的影响. 旨在检验增食对布氏田鼠种群产生的直接和间接效应, 并检验食物促进假说和食物诱导密度制约假说.

1 材料与方法

1.1 研究地点

本研究是在位于内蒙古锡林浩特市东北38 km的毛登牧场(44°11'N, 116°27'E)进行. 该研究地点位于半干旱地区, 降水是调节该地区生态系统净初级生产力的关键因子. 据当地气象观测数据, 研究期间(2010~2014年)的年际降水量差异较大. 研究地区的平均年降水量为241 mm, 其中75%降水发生在植物生长季节(5~8月). 气象资料还显示, 7月和8月的白天最高气温约为40℃, 而1月的最低气温低于-35℃. 研究地区是布氏田鼠典型的栖息地, 植被主要以多年生的禾本科植物羊草(*Leymus chinensis*)、针茅(*Stipa capillata*)和糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)为主, 植物生长通常在4月中旬开始, 9月初停止.

1.2 实验设计

本课题组建造了8个可以阻隔田鼠迁入和迁出的铁丝网围栏(每个60 m×80 m; 关于围栏的详细描述见李国梁等人^[23]的文献). 为了排除天敌动物的捕食干扰, 每个围栏的四周利用铁丝网(网眼大小为1 cm)加高50 cm, 顶部覆盖尼龙网(网眼大小为10 cm). 随机将8个围栏分为对照组和增食组, 每种处理4个重复. 每个增食围栏内分别放入20个聚氯乙烯(PVC)塑料管(直径为10 cm, 深度为40 cm)作为食物临时供应点. 每个PVC管都牢牢地固定在每个田鼠家族的洞道出口附近的地面上. 为了防止优势动物对食物资源的垄断, 大鼠(*Rattus norvegicus*)饲料(粗蛋白18%、粗脂肪4%、粗纤维5%、粗灰分8%和10%的水)的供应是不连续的. 在植物的生长季节(5~8月), 按照7天的间隔将约100 g的实验大鼠饲料分别放到每个PVC管中. 研究期间, 每年每个增食围栏内布氏田鼠消耗的大鼠饲料平均为30 kg. 在每年4月上旬, 将围栏内所有的田鼠捕获、移出; 然后在5月份之前放入13对野外捕获的成年布

氏田鼠来建立新的种群. 放入的田鼠性别比为1:1, 每个围栏的初始密度与野外种群密度相似(约54只/ha).

1.3 数据收集

每两周采用标志重捕法(mark-capture-recapture methods)调查布氏田鼠在5~10月份的种群动态, 每次标志重捕持续4天. 根据4月初连续3天的活捕量估计田鼠的越冬种群数量. 采用花生作为诱饵, 每个围栏放入180个诱捕笼, 每个诱捕笼都放在每个洞口的附近, 1 h后检查. 由于高温和太阳暴晒易对诱捕笼内的田鼠造成伤害, 本研究的诱捕时间安排在05:00和17:00两个时段进行. 首次捕捉到的田鼠都采用标有编号的金属耳标进行标记. 每次重捕时都详细记录每个动物的耳标号、性别、体重(精确到0.1 g)和繁殖状况(根据外阴检查确定). 雄性的繁殖状况根据睾丸的位置确定, 睾丸下降到阴囊记录为繁殖状态, 睾丸在腹部记录为非繁殖状态; 雌性的繁殖状态根据阴道栓是否形成(阴道开口或闭锁)、身体形态(正常或扩大)来判定. 各测量指标记录完成后, 将田鼠在捕获地点释放. 每次重捕都从诱捕笼中收集不少于10份的田鼠新鲜粪便样本. 为了评估田鼠食物数量的变化, 每月在每个围栏中随机设置5个1 m²的样方, 调查样方内每种植物的盖度、生物量和植株密度. 每个样方内分种剪取25 cm×25 cm样方内植株的地上部分, 分别装入信封内放入55℃的烘箱内烘干48 h, 称量每种植物的干重(精确到0.01 g)作为该植物的地上生物量(g/m²). 为了评估布氏田鼠植物食物质量的变化, 采用下列公式计算植物食物中粗蛋白、水解单宁和总酚的含量:

$$\sum_{i=1}^n N_i * d_i,$$

其中 N_i 是植物 i 的粗蛋白、水解单宁或总酚的含量; d_i 是植物 i 在田鼠食谱中占的比例.

采用凯氏定氮法测定植物的蛋白质含量. 利用修正的福林酚(Folin Ciocalteu)法测定植物的总酚和单宁含量^[24]. 采用粪便显微分析法测定田鼠的食物组成^[25]. 采用相对偏好指数(the relative preference, RPI)评估布氏田鼠对不同植物的偏好程度(网络版附表1)^[26]. 每种植物的RPI是其在田鼠食谱中百分比和在围栏内植物群落内百分比的比值. 如果RPI大于1.0, 则该植物定义

为布氏田鼠的喜食植物(preferred plant); 否则, 该植物被定义为不喜食植物(less-preferred plant).

1.4 统计分析

利用CAPTURE软件估计标志重捕期间每个围栏内布氏田鼠的种群密度^[27]. 4年间布氏田鼠种群的平均重捕率为86.8% (95%置信区间: 86%~87.6%), 所以可将种群的幼体补充数定义为每次标志重捕期间首次捕获的个体(不考虑其体重大小和年龄). 利用R软件^[28]中的nlme程序包^[29]构建线性混合模型, 分析增食处理和各变量(如动物种群大小、幼体补充数量、存活、植物盖度、生物量和植株密度)之间的关系. 增食因素和时间因素作为模型的固定效应, 而围栏因素和年度因素作为模型中的随机效应. 采用MARK软件^[30]中的CJS (Cormack-Jolly-Seber)模型估算布氏田鼠的存活率(ϕ)和捕获率(p). 存活率模型同时引入了增食处理、性别和标志重捕时间等因素; 利用Pearson卡方检验分析Logistic回归中的过度离散(overdispersion). 最优模型的判定基于小样本的大小调整的QAICc (quasi Akaike's information criterion)值(越小越优)和单模型解释度权重(越大越优)^[31]. 利用Logistic回归模型分析体重、性别和增食处理对布氏田鼠越冬存活率的影响, 依据普通的似然比检验(likelihood ratio test, LRT)和AIC值确定各因素的显著性.

2 结果

2.1 种群密度和幼体补充数量

在繁殖季节, 布氏田鼠的种群密度显著地受到增食($F_{1,24}=16.1, P<0.001$)和捕捉时间($F_{10,270}=44.5, P<0.001$)的影响, 并且增食和捕捉时间之间具有显著的交互作用($F_{10,270}=3.67, P<0.001$). 增食处理组的种群密度比对照组增加了83.83% (图1). 在非繁殖季节, 增食组布氏田鼠的种群密度稍微高于对照组($F_{1,18}=4.03, P=0.06$; 图1), 并且在不同年际之间具有显著的差异($F_{2,18}=21.92, P<0.001$), 但食物处理和年际之间无显著的交互作用($F_{2,18}=1.67, P=0.22$). 整个研究期间, 增食组的幼体补充数量显著高于对照组(食物处理: $F_{1,24}=19.41, P<0.001$; 季节: $F_{10,263}=29.23, P<0.001$; 食物×季节: $F_{10,263}=4.87, P<0.001$). 增食组的平均幼体补充数量是对照组的1.8倍.

图1 布氏田鼠(*Lasiopodomys brandtii*)在增食组和对照组的种群密度变化
数据用 $\bar{x} \pm SE$ 表示

2.2 存活率和体重

在繁殖季节, 2011和2013年增食组的存活率都显著低于对照组(2011: $\beta = -0.39$, 95% CI = $-0.54 - (-0.24)$; 2013: $\beta = -0.33$, 95% CI = $-0.53 - (-0.12)$). 在2010和2012年, 增食组与对照组的存活率相似(表1). 在非繁殖季节, 最佳拟合模型的Logistic回归分析表明增食(LRT $\chi^2 = 22.81$, $df = 1$, $P < 0.001$)、年份(LRT $\chi^2 = 204.52$, $df = 2$, $P < 0.001$)、体重(LRT $\chi^2 = 33.73$, $df = 2$, $P < 0.001$)、密度(LRT $\chi^2 = 15.83$, $df = 1$, $P < 0.001$)都对布氏田鼠的存活率具有显著的影响, 并且体重和性别之间存在交互作用(LRT $\chi^2 = 5.51$, $df = 1$, $P = 0.02$). 在非繁殖季节, 增食组的存活率高于对照组(odds ratio: 1.84, 95% CI = 1.43–2.38), 并且布氏田鼠的种群密度与存活率呈负相关(odds ratio: 0.99, 95% CI = 0.991–0.997). 研究结果还表明, 增食处理显著增加了雄性个体的体重($F_{1,27} = 7.24$, $P = 0.01$, 图2).

2.3 食物数量

本研究中布氏田鼠共采食9种不同的植物. 最喜食的植物为羊草、狗尾草(*Setaria viridis*)和紫花苜蓿(*Medicago sativa*), 不喜食植物主要是针茅和糙隐子草(网络版附表1). 对于喜食植物, 其盖度($F_{4,760} = 5.04$, $P < 0.001$), 生物量($F_{4,760} = 4.69$, $P = 0.001$)和植株密度($F_{4,760} = 10.92$, $P < 0.001$)在研究期间都具有明显的季节性变化(图3). 然而, 增食对布氏田鼠的喜食植物的盖度($F_{1,27} = 1.57$, $P = 0.22$), 地上生物量($F_{1,27} = 1.27$, $P = 0.27$)和植株密度($F_{1,27} = 2.25$, $P = 0.14$)都无显著的影响. 增食轻微降低了不喜食植物的盖度($F_{1,27} = 4.15$, $P = 0.05$), 但对地上生物量($F_{1,27} = 0.44$, $P = 0.51$)和植株密

度($F_{1,27} = 0.41$, $P = 0.53$)都无显著影响(图4).

2.4 食物质量

增食组布氏田鼠植物食物中的粗蛋白含量增加了10.5%, 显著高于对照组($F_{1,27} = 8.18$, $P = 0.01$). 增食处理也轻微增加了布氏田鼠食物中的单宁含量($F_{1,27} = 3.85$, $P = 0.06$), 但对总酚含量无显著影响($F_{1,27} = 2.97$, $P = 0.10$, 图5).

3 讨论

通过连续4年的大型野外围栏控制实验(排除了迁移和捕食效应的干扰), 发现增食通过增加繁殖季节幼体的补充数量和非繁殖季节的存活率对布氏田鼠的种群密度产生显著的正效应, 支持食物促进假说. 此外, 本课题组也发现增食处理在繁殖季节对布氏田鼠的存活率产生负面影响, 支持食物诱导密度制约假说. 本研究清晰地证明增食对动物种群的繁殖和生存过程具有直接和间接的影响.

Boutin^[7]在早期的一篇有关增食研究的综述中指出, 实验区域内种群密度的增加是通过提高存活率、幼体补充数量和迁入实现的. 最近, Prevedello等人^[8]采用meta分析比较了148篇有关增食实验的论文, 认为增加食物会造成增食样方周围的迁入增加, 进而产生拥挤效应. 前期的野外实验表明, 增食对田鼠种群密度产生的正效应归因于较高的幼体补充量, 而不是提高了存活率^[12]. Prevedello等人^[8]还注意到增食有利于动物的繁殖, 但对动物存活没有影响. Hamel等人^[32]通过综述有关自由生活的哺乳动物的繁殖投入研究,

表 1 综合考虑了增食、性别和标志重捕时间的因素, 利用模型估计布氏田鼠(*Lasiopodomys brandtii*)的存活率^{a)}

模型	参数数量	QAICc [*]	Δ QAICc ^{**}	ω_i ^{***}	Qdeviance ^{****}
2010					
φ (时间)	21	1806.59	0.00	0.36	417.62
φ (增食+时间)	22	1806.63	0.04	0.36	415.61
φ (时间+性别)	22	1808.44	1.85	0.14	417.41
2011					
φ (增食+时间+ 增食 $\times$ 时间)	29	11270.34	0.00	0.81	1588.41
φ (增食+时间)	21	11274.27	3.94	0.11	1608.43
φ (性别+增食+时间)	22	11276.27	5.94	0.04	1608.42
2012					
φ (增食+时间+ 增食 $\times$ 时间)	29	9189.40	0.00	0.36	1429.39
φ (时间)	19	9189.56	0.16	0.33	1449.66
φ (增食+性别+时间)	21	9191.08	1.69	0.15	1447.17
2013					
φ (性别+时间+增食)	20	3938.68	0.00	0.78	876.15
φ (性别+增食 $\times$ 时间)	28	3941.67	2.98	0.17	862.94
φ (时间+增食)	19	3944.94	6.26	0.03	884.43

a) 参数数量为模型中参数的数量; +: 模型中变量间的可加效应; $\times$: 模型中变量间的交互效应; *: QAICc为根据样本大小和数据的过度离散分布而做的矫正后的AIC值; **: Δ QAICc是指该模型与最优模型之间QAICc相差的绝对值; ***: ω_i 是指单模型的解释度权重, 范围0~1, 值越大意味该模型解释度越高; ****: Qdeviance是指模型方差. 表中仅展示了排名前3的模型, 而关于捕获率的模型估计, 所有模型均仅考虑时间变量的影响, 故表中统一未作展示

图 2 雄性布氏田鼠(*Lasiopodomys brandtii*)在增食组和对照组的体重变化
数据用 $\bar{x} \pm SE$ 表示

指出提高当前繁殖投入可能是短寿命哺乳动物的最佳繁殖对策. 通过排除迁移的干扰, 本研究清晰地表明增食显著地提高了幼体补充数量, 进而提高了布氏田鼠种群密度, 本研究结果与许多先前的研究结果相一致^[10,11,33].

然而, 本研究也表明增食对繁殖季节和非繁殖季节的存活率具有复杂的效应, 这与许多前期的研究结果不一致^[8,12]. 虽然增食组布氏田鼠的体重高于对照组(图2), 但围栏内绝大多数个体的体重(约40 g)都比饲养在实验室内个体(约60 g)小得多. 因此, 繁殖期和非繁殖期的存活率变化不是由肥胖引起. 存活率的变化很可能受到食物丰富度的直接影响和密度制约的间接影响. 随着种群密度的增加, 野外可以观察到田鼠家族之间的巢域重叠程度增加, 从而导致种内竞争强度增加, 涉及的活动包括应激、领域防御、杀婴行为^[34,35]、寄生虫的丰度以及感染疾病的风险^[36]. 本研究结果表明, 密度制约效应可能是造成2011和2013年的繁殖季节增食组存活率较低的原因, 具体的原因

图3 布氏田鼠(*Lasiopodomys brandtii*)喜食植物的盖度(A)、生物量(B)和植株密度(C)在增食组和对照组的变化
数据用 $\bar{x} \pm SE$ 表示

可能源于配偶竞争而引起的田鼠之间的社会冲突增加。然而,增食组的存活率在非繁殖期显著高于对照组,这与前期的一些研究结果相一致^[14,16,37]。增食组在非繁殖期具有更高的存活率可能归因于布氏田鼠营养状况的改善,具体表现为增食组的体重高于对照组(图2),而非繁殖期间营养状况的改善对田鼠存活产生的正效应可能大于密度制约引起的负效应。

许多研究证实,食物的数量和质量(尤其后者)是影响一些啮齿类动物的繁殖和种群动态的关键因素^[3,38-40]。由于蛋白质在植物组织中的含量很低,

对许多食草动物来说,蛋白质是一种限制性营养素^[41]。动物取食高质量食物可以分配更多的营养资源到繁殖和生长活动中,这必然会增加幼体补充数量^[42]。本研究中补充的大鼠饲料具有较高的蛋白质含量,可以改善个体的生理状况,进而增加其繁殖投入。

在植物中,一些广泛存在的次生代谢产物能够降低草食动物对植物蛋白的消化率。例如,单宁能够与蛋白质结合形成络合物,进而降低草食动物对蛋白质的消化吸收能力^[39]。因此,植物蛋白和次生代谢物含量通常被用来衡量植物营养价值的指标^[39,40]。本研究

图4 布氏田鼠(*Lasiopodomys brandtii*)不喜植物的盖度(A)、生物量(B)和植株密度(C)在增食组和对照组的变化
数据用 $\bar{x} \pm SE$ 表示

中增食对布氏田鼠植物食物中的总酚含量无明显影响,但提高了植物食物中粗蛋白含量.增食组植物食物中粗蛋白含量增加可能是补充食物中蛋白质含量过高引起的,高蛋白食物可以通过布氏田鼠的尿液和粪便转移到土壤中被植物吸收,进而提高了植物的蛋白质含量.

许多研究表明,增食能改变啮齿类动物的觅食行为^[8].影响动物食物选择的因素是复杂和偶然的,食物的营养质量、可利用性以及捕食风险被认为是影响动物在野外食物选择的重要因素^[43,44].小型啮齿动

物为了降低捕食风险,通常更倾向于在靠近洞口的区域觅食,这使得靠近洞口的喜食植物急剧减少甚至消失^[18],最后为了获取足够的高质量食物而不得不远离洞口采食.本研究中实验大鼠饲料(高蛋白和低含水量)被放置在洞口附近,这使得田鼠在洞口附近就能采食到高质量的食物,减少了对远离洞口的喜食植物的采食强度.因此,虽然增食组的田鼠密度显著高于对照组(图3),但布氏田鼠喜食植物的数量在两处理组之间并没有明显的差异.高蛋白和低含水量的补充食物可能需要更多的水来周转代谢^[9].在本研究地区,布氏

图5 布氏田鼠(*Lasiopodomys brandtii*)植物食物中单宁含量(A)、总酚含量(B)和粗蛋白含量(C)在增食组和对照组的变化
数据用 $\bar{x} \pm SE$ 表示. 注: 缺少2010年5月份数据

田鼠主要依靠采食植物来满足对水的需求, 这无疑增加了田鼠对绿色植物的需求. 粪便分析的结果表明, 针茅和糙隐子草在植物群落中的比例高于其在采食总量中的比例, 为布氏田鼠不喜食的植物种类. 但这两种禾本科植物占布氏田鼠采食总量的42% (网络版附表1), 原因可能是为了满足对水的需求. 针茅和糙隐子草在围栏内的数量非常丰富, 使田鼠不必远离洞口采食. 田鼠在洞口附近采食会降低生理应激, 有利于雌性的繁殖成功^[45]. 但这会增加对不喜食植物的采食强度, 本研究中增食围栏内不喜欢的植物的盖度显

著低于对照组(图4).

总的来说, 本研究结果表明, 增食在非繁殖季节主要通过增加存活来提高种群密度, 而在繁殖季节由于密度制约效应而降低了存活率. 增食显著地改变布氏田鼠对植物的采食压力, 进而影响了植物群落的组成. 本研究结果进一步证实降水或放牧因素引起的食物数量变化会导致布氏田鼠种群数量发生显著的波动^[1,21,22]. 本研究只关注了增食条件下布氏田鼠种群在1年内的种群动态变化, 将来的研究需要进一步探讨增食对小型哺乳动物的跨年效应.

参考文献

- 1 Zhang Z, Pech R, Davis S, et al. Extrinsic and intrinsic factors determine the eruptive dynamics of Brandt's voles *Microtus brandti* in Inner Mongolia, China. *Oikos*, 2003, 100: 299–310
- 2 White T C R. The role of food, weather and climate in limiting the abundance of animals. *Biol Rev*, 2008, 83: 227–248
- 3 White T C R. What has stopped the cycles of sub-Arctic animal populations? Predators or food? *Basic Appl Ecol*, 2011, 12: 481–487
- 4 Canepuccia A D, Alberti J, Pascual J, et al. ENSO episodes modify plant/terrestrial-herbivore interactions in a southwestern Atlantic salt marsh. *J Exp Mar Biol Ecol*, 2010, 396: 42–47
- 5 Ims R A, Yoccoz N G, Killengreen S T. Determinants of lemming outbreaks. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108: 1970–1974
- 6 Meserve P L, Kelt D A, Previtali M A, et al. Global climate change and small mammal populations in north-central Chile. *J Mammal*, 2011, 92: 1223–1235
- 7 Boutin S. Food supplementation experiments with terrestrial vertebrates: patterns, problems, and the future. *Can J Zool*, 1990, 68: 203–220
- 8 Prevedello J A, Dickman C R, Vieira M V, et al. Population responses of small mammals to food supply and predators: a global meta-analysis. *J Anim Ecol*, 2013, 82: 927–936
- 9 Ylönen H, Jacob J, Runcie M J, et al. Is reproduction of the Australian house mouse (*Mus domesticus*) constrained by food? A large-scale field experiment. *Oecologia*, 2003, 135: 372–377
- 10 Fey K, Banks P B, Korpimäki E. Voles on small islands: effects of food limitation and alien predation. *Oecologia*, 2008, 157: 419–428
- 11 Morris G, Hostetler J A, Mike Conner L, et al. Effects of prescribed fire, supplemental feeding, and mammalian predator exclusion on hispid cotton rat populations. *Oecologia*, 2011, 167: 1005–1016
- 12 Saitoh T. Effects of added food on some attributes of an enclosed vole population. *J Mammal*, 1989, 70: 772–782
- 13 Yoccoz N G, Stenseth N C R, Henttonen H, et al. Effects of food addition on the seasonal density-dependent structure of bank vole *Clethrionomys glareolus* populations. *J Anim Ecol*, 2001, 70: 713–720
- 14 Forbes K M, Stuart P, Mappes T, et al. Food resources and intestinal parasites as limiting factors for boreal vole populations during winter. *Ecology*, 2014, 95: 3139–3148
- 15 Liu W, Wang G, Wan X, et al. Winter food availability limits winter survival of Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Acta Theriol*, 2011, 56: 219–227
- 16 Huitu O, Koivula M, Korpimäki E, et al. Winter food supply limits growth of northern vole populations in the absence of predation. *Ecology*, 2003, 84: 2018–2118
- 17 Turchin P, Batzli G O. Availability of food and the population dynamics of arvicoline rodents. *Ecology*, 2001, 82: 1521–1534
- 18 Howe H F, Zorn-Arnold B, Sullivan A, et al. Massive and distinctive effects of meadow voles on grassland vegetation. *Ecology*, 2006, 87: 3007–3013
- 19 Olson R A, Brewer M J. Small mammal populations occurring in a diversified winter wheat cropping system. *Agr Ecosyst Environ*, 2003, 95: 311–319
- 20 Borchgrevink M B, Derner J D, Weston T R, et al. Small mammal and plant community responses to mechanical disturbance and rest in Wyoming big sagebrush grassland. *Arid Land Res Manage*, 2010, 24: 57–67
- 21 Zhong W, Wang M, Wan X. Ecological management of Brandt's vole (*Microtus brandti*) in Inner Mongolia, China. In: Singleton G R, Hinds L A, Leirs H, et al, eds. *Ecological-Based Management of Rodent Pests*. Canberra: Australian Center for International Agricultural Research, 1999. 199–214
- 22 Jiang G, Zhao T, Liu J, et al. Effects of ENSO-linked climate and vegetation on population dynamics of sympatric rodent species in semiarid grasslands of Inner Mongolia, China. *Can J Zool*, 2011, 89: 678–691
- 23 Li G, Hou X, Wan X, et al. Sheep grazing causes shift in sex ratio and cohort structure of Brandt's vole: implication of their adaptation to food shortage. *Integr Zool*, 2016, 11: 76–84
- 24 Makkar H P S, Blümmel M, Borowy N K, et al. Gravimetric determination of tannins and their correlations with chemical and protein precipitation methods. *J Sci Food Agr*, 1993, 61: 161–165
- 25 殷宝法, 淮虎银, 张镱锂, 等. 可可西里地区藏羚羊、藏原羚和藏野驴的营养生态位. *应用生态学报*, 2007, 18: 766–770
- 26 Vandyne G M, Heady H F. Botanical composition of sheep and cattle diets on a mature annual range. *Hilgardia*, 1965, 36: 465–492
- 27 Otis D L, Burnham K P, White G C, et al. Statistical-inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monogr*, 1978, 62: 7–135
- 28 R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>. 2013
- 29 Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, et al. *nlme*: linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1–117, <http://CRAN.R->

- project.org/package=nlme. 2014
- 30 White G C, Burnham K P. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 1999, 46: S120–S139
- 31 Burnham K P, Anderson D R. Model Selection and Multimodal Inference: a Practical Information Theoretic Approach. New York: Springer-Verlag, 2002
- 32 Hamel S, Gaillard J M, Yoccoz N G, et al. Fitness costs of reproduction depend on life speed: empirical evidence from mammalian populations. *Ecol Lett*, 2010, 13: 915–935
- 33 Doonan T J, Slade N A. Effects of supplemental food on population dynamics of cotton rats, *Sigmodon hispidus*. *Ecology*, 1995, 76: 814–826
- 34 Krebs C J, Lambin X L, Wolff J O. Social behavior and self-regulation in murid rodents. In: Wolff J O, Sherman P W, eds. Rodent Societies: an Ecological and Evolutionary Perspective. Chicago: University of Chicago Press, 2007. 173–181
- 35 Lima M, A. Berryman A, Chr. Stenseth N. Feedback structures of northern small rodent populations. *Oikos*, 2006, 112: 555–564
- 36 Korpimäki E, Norrdahl K, Klemola T, et al. Dynamic effects of predators on cyclic voles: field experimentation and model extrapolation. *Proc R Soc B-Biol Sci*, 2002, 269: 991–997
- 37 Liu W, Wang G, Wan X R, et al. Effects of supplemental food on the social organization of Mongolian gerbils during the breeding season. *J Zool*, 2009, 278: 249–257
- 38 Woods B C, Armitage K B. Effect of food supplementation on juvenile growth and survival in *Marmota flaviventris*. *J Mammal*, 2003, 84: 903–914
- 39 DeGabriel J L, Moore B D, Foley W J, et al. The effects of plant defensive chemistry on nutrient availability predict reproductive success in a mammal. *Ecology*, 2009, 90: 711–719
- 40 McArt S H, Spalinger D E, Collins W B, et al. Summer dietary nitrogen availability as a potential bottom-up constraint on moose in south-central Alaska. *Ecology*, 2009, 90: 1400–1411
- 41 White T C R. The Inadequate Environment: Nitrogen and the Abundance of Animals. Berlin: Springer, 1993
- 42 Zera A J, Harshman L G. The physiology of life history trade-offs in animals. *Annu Rev Ecol Syst*, 2001, 32: 95–126
- 43 Searle K R, Stokes C J, Gordon I J. When foraging and fear meet: using foraging hierarchies to inform assessments of landscapes of fear. *Behav Ecol*, 2008, 19: 475–482
- 44 Tuft K D, Crowther M S, Connell K, et al. Predation risk and competitive interactions affect foraging of an endangered refuge-dependent herbivore. *Anim Conserv*, 2011, 14: 447–457
- 45 Jonsson P, Hartikainen T, Koskela E, et al. Determinants of reproductive success in voles: space use in relation to food and litter size manipulation. *Evol Ecol*, 2002, 16: 455–467