

捕食风险与动物行为及其决策的关系

边疆晖

樊乃昌

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001) (浙江师范大学, 金华 310000)

The Effect of Predation Risk on Animals' Behavior and Their Decision. Bian Jianghui (*Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Science, Xining 810001*); Fan Naichang (*Zhejiang Normal University, Jinhua 310000*). *Chinese Journal of Ecology*, 1997, 16(1): 34-39.

The research progress of the effect of predation risk on animals' behavior and their decision was introduced in the paper. In recent decade, a lots of researches dealt with effects of predation on prey foraging behavior (including when to feed, where to feed, what to eat, how to consume), habitat selection and defensive behavior in the various types of ecological systems. The results showed that animals had the ability to assess and control their risk of being pred in ecological time and they could incorporate this information with their making of decision during the lifetime. Some researches suggested that the decision reflected apparent trade-offs between the risk of predation and the benefits to be gained from engaging in a given activity. It was stressed that predation risk was an important and necessary trade-off factor for animals' decision making. In addition, the effect of indirect predation at community level was one of the forces of shaping community structure and become an important way for studying mechanism of community organization. At the population level, it also may be significant advers effecting on population distribution, density and reproduction.

Key words: predation risk, behavior, decision, trade-off.

在进化过程中,捕食是一个重要的选择压力并对动物反捕食进化适应起重要作用的观点已被生态学家们认同。但是在生态时间内,捕食风险对动物行为及其决策的影响曾长期被忽略或根本未予考虑。据 Sih 等^[26]对 7 种核心刊物检索,80 年代前,有关捕食方面研究主要涉及被捕食者的多样性、总的和相对的丰富度、种群数量、结构及其增长率等方面。80 年代初期,这一观点才引起许多生态学家们的高度重视。据作者不完全统计,1985~1994 年发表的论文约 150 余篇。研究对象涉及节肢动物、鱼类、两栖类、爬行类、鸟类和陆栖哺乳动物等,研究内容主要包括摄食行为、空间行为(主要为栖息地选择)、防御行为及其它,并深刻地影响动物群落组织的机理性研究。目前,随着这方面研究的蓬勃发展和对行为生态学研究的重要性认识

的增强,越来越多的生态学家已认识到需要通过动物行为本质的深层理解才能更全面认识种群和群落组织中的一些现象和机理^[3,14]。本文对这一方面工作做一简单介绍,以期对同行有所裨益。

1 概述

广义讲,捕食是不同营养级物种相互作用中的能量流动^[26]。显然,自然界中的任何摄食者都具捕食者和被捕食者的双重身份,从而随时面临被更高营养级物种捕食的风险,并贯穿于整个生活史中。因此,动物在生态时间内对捕食的行为灵活性便

作者简介:边疆晖,男,31岁,助研。主要从事动物生态及鼠害治理方面的研究工作,发表论文 10 余篇。

樊乃昌,男,55岁,研究员,中国动物学会常务理事,中国生态学会动物生态专业委员会副主席,农业虫鼠害综合治理国家重点实验室研究员。主要从事动物生态及鼠害治理方面的研究工作,发表论文 60 余篇。

具有重要作用,能调整其行为以适应于变化着的环境条件,最大限度降低捕食风险对个体适合度的负效应及由此而对种群产生的负作用,成为自然系统中自动平衡机制的一部分^[14]。动物的这种行为为灵活性实质上就是动物所做出的行为决策,其含义是指在生态时间内,动物从一系列可能行为中通过权衡选择某一特定的行为,以适应于当前环境。该方面研究的主要论点是:在生态时间内,动物对捕食风险具有一定的评估和行为调控能力,并对其行为及其决策有着重要的作用,即动物要进行某一项活动时,必须依据所处环境的风险状况进行利与弊的权衡,从而做出相应的决策,并强调捕食风险是动物做出决策时所需要权衡的一个重要因子。对此问题的理解,必然涉及到对捕食风险概念的认识。以往对此仅简单看作被捕食者在某一阶段内被捕杀或攻击的概率。而 Covich 曾认为在上述含义中还应有的“离开隐蔽所距离”这一可度量的限定词^[13]。Lima 和 Dill 则极力强调捕食风险应由若干能被被捕食者评估和行为调控的要素组成^[24]。虽然目前仍未有一个能被众多生态学家们所认同的确切定义,但 Lima 和 Dill 的上述观点代表了生态学家们的一些初露端倪的意见,并引导目前的试验及野外工作,也为今后进一步完善和修正提供了一个可行的基本框架。

2 捕食风险对动物摄食行为的影响

传统生态学中,对动物摄食行为的研究仅局限于对食物的摄取活动方面,或忽略或根本未予考虑与能量无关的其它一些重要的行为限定因子。自然界中由于捕食者在种类、活动节律及其它限定因子在时间和空间上的变异,使动物个体在某一区域的捕食风险并非在每时每刻都为常量。大量

研究表明,间接捕食风险(如影响捕食者和被捕食者视觉能力且昼夜不断变化的光照,被一些动物视为风险源的地表覆盖物及捕食者的气味和排泄物)及直接捕食风险(捕食者的存在与出现)等都显著影响和降低了动物摄食活动时间及食物资源的摄取率,表明了对捕食风险水平的一种评估和行为调控能力,同时也反映了避免与捕食者相遇和食物获取利益间的权衡^[12,21,22]。

在不同类型生态系统中,间接或直接捕食风险也影响动物的栖息地选择和利用。其影响程度与以下 3 个方面有关。

捕食风险水平。大量研究表明,动物能依据所处环境的风险水平做出相应的决策。如,当人工增加夜晚的光照强度或皓月当空时,在美洲荒漠更格卢鼠科(Heteromyidae)啮齿动物中,除个体最大的荒漠更格卢鼠(*Dipodomys deserti*)对栖息地利用无显著变化外,其余动物都显著降低对开阔生境的利用^[5,12,17]。Brown 等的研究则进一步表明,在试验动物(*D. merriami*, *Perognathus amplus*, *P. baileyi*)中直接放入捕食者(白草 *Tyto alba*)后,所有动物都转移到灌丛中^[7]。另外,一些研究还发现,当风险水平增高时,动物往往在隐蔽所或覆盖物附近取食,这表明,它们能通过调控取食位点和隐蔽所或覆盖物之间的距离以降低捕食风险,这种现象在陆栖脊椎动物中尤为普遍^[5,27]。

动物的反捕食形态及行为特征。如同食性分化一样,有些种在栖息地选择中也存在特化现象,产生这种特化的条件之一就是形态或行为上对该栖息地的高度适应。以小哺乳动物为例,在同一类群动物中,特化于开阔生境的动物往往具有较大的体重和奔跑能力强等特点。如美洲的荒漠更格卢鼠和青藏高原地区的高原鼠兔(*O-*

chotona curzoniae), 同样在行为上也有明显特征, 如分配更多的时间和以较高的频率观察、警戒和采食等; 而严格栖息于郁闭生境的动物往往体形小、奔跑能力弱, 如白足鼠属的鹿鼠 (*P. maniculatus*) 和根田鼠 (*Microtus oeconomus*), 在行为上也不具备上述特征。不难理解, 前一类动物在开阔生境中能更有效地发现和逃避捕食者, 因而间接捕食风险对这类动物的栖息地选择影响不大, 其中, 一些依赖于视觉观察或奔跑逃避为主要防御方式的动物, 如黄腹旱獭 (*Marmota flaviventris*), 几种非洲羚羊及高原鼠兔等, 在取食时总是远离郁闭生境, 它们把地表覆盖物视为一种风险源^[1, 9, 10, 28]; 相反, 视覆盖物为隐蔽所或不具备上述形态及行为特征的动物对间接风险则很敏感, 当风险水平发生改变时, 则严格栖息于或转入郁闭生境中, 即使是在开阔生境中有相对丰富的食物, 也是如此。

能量需求。捕食风险对动物栖息地选择的影响还与自身的营养需求程度有关。一些研究结果表明, 当动物处于十分饥饿状态时, 则宁可承受较大被食风险而去选择和利用食物丰富的栖息地, 以满足对能量的需求^[25]。

综上所述, 动物在栖息地选择和利用中, 根据自身的反捕食形态及行为特征来评估捕食风险大小, 在此基础上, 结合其他活动的需求程度权衡利弊, 以做出适宜的决策。

捕食风险还影响动物的食物资源谱成分。一些研究表明, 捕食风险增大时, 动物的最适食谱会发生某些变化, 它们往往舍弃需要花费较长搜寻时间才能得到的喜食食物, 而去利用搜寻时间较短、但不甚喜食的食物, 使其食谱中适口性较差的食物种类成分增多^[5, 15], 反映了动物对可能遭致捕食者攻击的危险时间与可利用食物间的

权衡。这同样也反映在对食物的消费方式中。Lima^[19]和 Lima 等^[23]发现, 黑冠山雀 (*Parus atricapillus*) 和灰松鼠 (*Sciurus carolinensis*) 是否在取食点就地进食, 主要取决于它们对就地进食时间和把食物运送到隐蔽所的往返时间之间的权衡, 当就地进食时间大于往返时间时, 动物运送食物的行为强度随距隐蔽所距离的减少和食物体积的增加而增加。而另一些动物, 如大山雀 (*Parus major*)、高原鼠兔由于需低头进食, 则采用啄食式进食模式 (即进食过程中频频地抬头观察^[1, 24]), 以降低进食时的被食风险。此外, 进食时间与特定栖息地风险水平及与离开隐蔽所距离之间也具有密切的关系, 往往在较安全和隐蔽所附近进食的时间较长, 反之较短。

在以往的最优摄食行为模式研究中, 仅是单一地从能量获取角度研究动物的食物摄取有效率, 如传统的边界值理论^[11]。该理论的前提条件是, 动物在栖息地利用中, 除了摄食活动外, 不存在其他活动。

动物的摄食不会造成整个栖息地食物资源的耗竭。在这些条件下, 该理论认为, 当摄食者在某一摄食区域的食物获取率等于在整个摄食区域获取率的平均值时, 动物应放弃这个摄食小区。显然, 动物的摄食行为仅与能量获取有关, 其摄食代价仅是代谢价。但是, 从上述众多研究结果中不难看出, 动物的摄食行为与捕食风险具密切关系, 确切说, 捕食风险是摄食行为中的一个必不可少的摄食代价, 正因如此, Brown 对边界值理论进行了修正并扩展成“放弃密度”学说^[6], 他认为, 动物在某摄食小区的食物摄取不再大于代谢价、捕食风险价和丧失机会价 (由于动物在摄食时无法进行其它的活动, 如护域、寻求配偶等, 从而丧失了对其适合度的其他某些贡献量, 这种代价称丧失机会价) 的总和时,

动物放弃该小区而转入另一小区摄食,此时的食物获取率称终止获取率;当食物获取率是摄食小区的食物资源密度的函数时,可用放弃密度(在某小区内,动物停止取食时所剩余的食物资源密度)来估算终止获取率。不难发现,该理论较边界值理论更全面和更现实,因而在美洲荒漠食种子啮齿动物群落中得到广泛应用。纵观对最优行为模式研究的发展历程,许多生态学家已清楚地认识到动物在各种需求的冲突下,不得不做出更为复杂的决策,其模型也更趋复杂化和更具现实性^[14]。

3 捕食风险与防御行为

3.1 警觉和集群

对警觉行为的防御功能的研究表明,随集群数量的增加,个体警觉时间相应减少,这主要表现在哺乳动物及鸟类中^[10,20]。但 Lima 和 Dill 认为,建造于集群效应的警觉存在一个缺点,即警觉作为一种代价,任何与警觉行为相抵触的因子的变化(如食物的匮乏)均导致警觉水平的下降^[24]。在集群及其结构方面,集群具有防御敌害功能的直接证据尚不很充足,一般认为集群的防御作用主要表现在 集群对警觉的效应; 社会性逃避对策,即集群中的个体被捕食者发现后,由于它们的四处惊逃,使捕食者无法很快选择一个固定猎取目标,使得猎物有机会逃回隐蔽所,从而降低了捕食风险。在鸟类中,捕食者出现后在其周围的齐鸣现象就可能具有这种功能。另外,集群大小也取决于对安全与食物竞争间的权衡^[29]。对陆栖脊椎动物集群结构的研究表明,小型兽类及鸟类中的优势种大多位于集群中间较安全的位置,而次优势种则被迫处于风险较大的集群边缘。即便如此,次优势种也从中得到一定的利益,要比单居安全得多。而在具

有社群结构的大型兽类尤其是在灵长目动物中,当受到捕食者攻击时,强壮的雄性个体则居于集群的前面并围成圈进行抵抗,而幼体和一些雌性个体则集聚于集群中间。有趣的是,有些鱼群会组成一个对捕食者具有威胁作用的可怕形象以防御捕食。

3.2 与捕食者相遇后的行为

大多数情况下,动物发现有捕食者存在或察觉其气味时,往往降低活动水平,增加对隐蔽所利用,但这并不意味着猎物与捕食者相遇后就立刻做出逃跑的决策,因为逃跑不仅消耗能量,而且丧失了进行其它活动的机会。因此,这种决策主要取决于与捕食者相遇后对风险的评估。一般而言,这种风险主要依赖于猎物逃回隐蔽所所花费的时间。作者在野外工作中也发现,高原鼠兔在洞口活动时,可与人保持 4~6m 的距离,当它离开洞口后,该距离扩大为 10m 以上。此外,该风险水平还在一定程度上取决于被捕食者发现的概率。在一些水生生物中,如蟹,当发现捕食者或察觉其气味时,往往用海葵或海藻装饰自己,使其不易被捕食者发现^[4]。与此相反,鸟类和小哺乳动物发现捕食者后的报警鸣叫也是一种反捕食对策,这种鸣叫音调高且频带窄,可能会使捕食者很难判别鸣叫方位,还可迷惑捕食者,从而具有报警和增加逃跑机会的功能。另外,被捕食者在捕获后的假死行为也是企图再次逃跑的一种适应。

4 对捕食风险权衡的生态结果

4.1 对种群的负作用

动物对捕食风险的权衡,显然是基于反捕食利益上的一种行为投资,是以降低或抑制动物日常需要的活动为代价,而这种代价对动物的生长发育及繁殖有很大的

负效应,如降低幼体的成活率和具有较长的发育时间等。虽然目前对种群的生态结果尚无很详细的例证,但 Zart 在其《捕食与淡水群落》一书中作了精辟的阐述^[30]。他指出:“为了防御捕食,动物必需在形态或行为上付出更多的代价,这种间接捕食效应对种群分布、密度及繁殖能力上的影响远比直接捕杀一少部分个体有效的多”。这一观点已被众多生态学家所认同^[7,24]。

4.2 群落水平的捕食效应

动物群落中,各微栖息地具有不同的结构特征(如植被类型),而不同种类的捕食者在不同微栖息地中的捕食能力也有差异,例如,对于靠视觉搜寻和以追逐方式捕获猎物的捕食者而言,开阔生境比郁闭生境更有利;另一方面,在捕食者和猎物长期协同进化过程中,不同猎物对各自栖息地都获得了形态或行为上的某种适应,这对于防御捕食、生存与繁衍具有重要的意义,而这种适应与栖息地之间又有着一定的对应关系,因此,在群落水平上,就被捕食者而言,栖息地环境中存在着一个连续变化的捕食风险梯度,动物在其适应的微栖息地环境中具有相对较强的反捕食能力。基于上述观点,Carco 等^[8]和 Kotler^[17]分别在鸟类及更格卢鼠科啮齿动物群落研究中提出了捕食风险学说。他们认为,捕食风险强化了动物的栖息地选择并使同域分布的种间的微栖息地产生分化。另外,Holt^[16]和 Dill^[14]认为,在生态时间内,当捕食风险水平发生变化时,具有相同或相似反捕食特征的动物都趋于利用风险较低微栖息地,从而增加了种间对共同资源的竞争,并最终导致种群数量发生变化。这两种观点的共同之处在于,物种的一些重要生态学特征(即种的生态位元素)受竞争者与捕食者影响。这在不同生态系统中已取得充分证据^[14,18]。对此,Sih 等认为,生态位理论

将不得不结合竞争和种的反捕食需求来研究群落结构^[26],事实也是如此。在荒漠啮齿动物群落中,捕食和竞争存在着相互作用并共同塑造了群落结构,捕食风险通过改变动物行为,增加或降低种间竞争及其强度的观点已成为从事这方面研究的生态学家们的共识。其中,传统的密度调节效应学说(即由于捕食者对猎物的直接捕杀而使猎物种间竞争缓和,并促使多样性提高)已受到批评^[7]。在水域生态系统中的工作也表明了相同观点,并认为二者的相互作用在理论或实际中往往难以区分。另外,Abrams 从食物链的角度提出了一个很有意义的“蛙跳效应”学说^[2]。他认为,通过对中间营养级物种的行为效应,两个非邻近营养级物种能产生彼此的相互作用,如最低水平的营养级物种的丰富度增加,可引起中间营养级物种摄食活动的增加,同时也导致顶级营养级物种对中间营养级物种捕食概率的增大,从而表现为最低水平营养级物种通过间接作用提高了顶级营养级物种的摄食率;反之,顶级营养级物种通过对中间营养级物种行为的作用而间接影响最低营养级物种的种群数量。这种作用程度依赖于中间营养级物种对风险和能量的权衡。并认为,在理论上,这种间接作用应该大于相邻营养级物种间的直接作用。

从上述各学说中不难看出,捕食风险通过对动物行为的影响,即为其自身最大的适合度而做出的权衡决策,以不同方式深刻地影响到群落结构的塑造,并由此而为群落组织机理研究提供了一个新的思路 and 理论框架,正如 Dill 乐观地指出,“建立于群落组成种的行为特征基础上的群落组织理论将会有很大的发展前景。”^[14]

参考文献

- [1] 边疆晖等.高原鼠兔和甘肃鼠兔摄食行为及其对

- 栖息地适应性的研究. 中国动物学会成立 60 周年: 纪念陈祯教授诞辰 100 周年论文集. 科学出版社, 1994, 403—408.
- [2] Abrams, P. Foraging time optimization and interactions in food webs. *Am. Nat.*, 1984, **124**: 80 - 96.
- [3] Batzli, G. O. Special feature: mammal-plant interactions. *J. Mamm.*, 1994, **75**: 813 - 815.
- [4] Brooks, W. R. and Mariscal, R. N. Population variation and behavioral changes in two pagurids in association with the sea anemone *Calliactis tricolor*. *J. Exp. Mar. Biol. ecol.*, 1986, **103**: 275 - 289.
- [5] Bowers, M. A. Seed removal experiments on desert rodents: the microhabitat by moonlight effect. *J. Mammal.*, 1988, **69**: 201 - 204.
- [6] Brown, J. S. Patch use as an indicator of habitat preference, predation risk, and competition. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1988, **22**: 37 - 47.
- [7] Brown J. S. et al. The effects of owl predation on the foraging behavior of heteromyid rodents. *Oecologia*, 1988, **76**: 408 - 415.
- [8] Carco, T. et al. Avian flocking in the presence of a predator. *Nature*, 1980, **285**: 400 - 401.
- [9] Carey, H. V. The use of foraging areas by yellow-bellied marmots. *Oikos*, 1985, **44**: 273 - 279.
- [10] Carey, H. V. and Moore, P. Foraging and predation risk in yellow-bellied marmots. *Am. Midl. Nat.*, 1986, **121**: 552 - 561.
- [11] Charnov, E. L. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theor. Pop. Biol.*, 1976, **123**: 151 - 171.
- [12] Clarke, J. A. Moonlight 's influence on predator/prey interactions between short-eared owls (*Asio flammeus*) and deermice (*Peromyscus maniculatus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1983, **13**: 205 - 209.
- [13] Covich, A. P. Analyzing shapes of foraging areas: some ecological and economical theories. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1976, **7**: 235 - 257.
- [14] Dill, L. M. Animal decision making and its ecological consequences: the future of aquatic ecology and behaviour. *Can. J. Zool.*, 1987, **65**: 803 - 811.
- [15] Dill, L. M. and Fraser, A. H. G. Risk of predation and the feeding behavior of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1984, **16**: 65 - 71.
- [16] Holt, R. D. Predation, apparent competition and the structure of prey communities. *Theor. Popul. Biol.*, 1977, **12**: 197 - 229.
- [17] Kotler, B. P. Risk of predation and the structure of desert rodent communities. *Ecology*, 1984, **65**: 689 - 701.
- [18] Kotler, B. P. and Holt, R. D. Predation and competition: the interaction of two types species interactions. *Oikos*, 1989, **54**: 256 - 260.
- [19] Lima, S. L. Maximizing feeding efficiency and minimizing time exposed to predators: a trade-off in the black-capped chickadee. *Oecologia*, 1985, **66**: 60 - 67.
- [20] Lima, S. L. Distance to cover, visual obstructions, and vigilance in house sparrows. *Behaviour*, 1987, **102**: 231 - 238.
- [21] Lima, S. L. Initiation and termination of daily feeding in dark-eyed juncos: influences of predation risk and energy reserves. *Oikos*, 1988a, **53**: 3 - 11.
- [22] Lima, S. L. Vigilance during the initiation of daily feeding in dark-eyed juncos. *Oikos*, 1988b, **53**: 12 - 16.
- [23] Lima, S. L. et al. Foraging efficiency predation risk trade-off in the grey squirrel. *Anim. Behav.*, 1985, **33**: 155 - 165.
- [24] Lima, S. L. and Dill, L. M. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can. J. Zool.*, 1990, **68**: 619 - 640.
- [25] Nonacs, P. and Dill, L. M. Mortality risk versus food quality trade-offs in common currency: patch preferences in *Lasius pallitarsis* ants. *Ecology*, 1990.
- [26] Sih, A. et al. Predation, competition, and prey communities: a review of field experiments. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 1985, **16**: 269 - 311.
- [27] Travers, S. E. et al. Differential use of experimental habitat patches by foraging *peromyscus maniculatus* on dark and bright nights. *J. Mammal.*, 1988, **69**: 869 - 871.
- [28] Underwood, R. Vigilance behavior in grazing African antelopes. *Behaviour*, 1982, **79**: 81 - 107.
- [29] Van Havre, N. and FitzGerald, G. J. Shoaling and kin recognition in the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Biol. Behav.*, 1988, **13**: 190 - 201.
- [30] Zaret, T. M. Predation and freshwater communities. Yale University Press, New Haven, CT., 1980, 148.

(收稿: 1995年5月16日, 改回: 8月2日)