

捕食风险对不同饥饿状态下艾虎取食行为的影响

杨生妹^{1*} 魏万红^{1,3} 殷宝法¹ 樊乃昌² 周文扬³

(1扬州大学生物科学与技术学院, 扬州 225009) (2浙江师范大学生命与环境科学学院, 金华 321004)

(3中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

摘要: 在室内条件下, 将大鵟作为艾虎的天敌动物, 通过双通道选择实验确定 6 只成体艾虎在 3 个捕食风险水平和 4 种饥饿状态条件下的取食行为, 探讨艾虎在取食过程中对饥饿风险与捕食风险的权衡策略。研究结果表明: 在无捕食风险存在时, 艾虎被剥夺食物 0 d 和 1 d 后对食物量不同的两个斑块中的取食量和利用频次均无明显不同 ($P > 0.05$), 但对高食物量斑块的利用时间均明显高于低食物量斑块的 ($P < 0.05$), 而艾虎被剥夺食物 2 d 和 3 d 后对高食物量斑块中的取食量和利用时间均明显高于低食物量斑块中的 ($P < 0.05$), 但在利用频次上均无明显差异 ($P > 0.05$)。在面临低风险时, 艾虎在 4 种饥饿状态下均只利用无天敌动物存在的低食物量斑块, 而基本不利用有天敌动物存在的高食物量斑块。在面临高风险时, 艾虎不得不利用有天敌动物存在的食物斑块, 被剥夺食物 0 d 时艾虎对无风险、无食物量斑块的利用时间基本相同于对高风险、有食物量斑块的利用时间 ($P > 0.05$), 而被剥夺食物 1 d、2 d 和 3 d 后艾虎对高风险、有食物量斑块的利用时间明显高于无风险、无食物量斑块的 ($P < 0.05$)。在相同风险条件下, 随着饥饿程度增加, 艾虎在斑块中的取食量均明显增加 ($P < 0.05$), 而对斑块的利用时间和利用频次明显降低 ($P < 0.05$)。在相同的饥饿状态下, 不同风险水平时, 艾虎在斑块中的取食量无明显的差异 ($P > 0.05$), 但在低风险和高风险时对斑块的利用时间和频次均明显低于无风险时的 ($P < 0.05$)。以上结果说明艾虎能够根据食物摄取率和自身的能量需求在捕食风险和饥饿风险之间做出权衡, 当饥饿风险小于捕食风险时, 艾虎趋于躲避捕食风险, 当饥饿风险大于捕食风险时, 艾虎趋于面对捕食风险, 所采用的取食策略是减少活动时间和能量消耗, 最大程度地提高单位时间内获得的能量。

关键词: 艾虎; 天敌动物; 饥饿风险; 捕食风险; 食物斑块; 取食行为

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000 - 1050 (2007) 04 - 0350 - 08

The effect of predation risk on the feeding behavior of the steppe polecat in different starvation conditions

YANG Shengmei^{1*}, WEI Wanhong^{1,3}, YIN Baofa¹, FAN Naichang², ZHOU Wenyang³

(1 College of Bioscience and Biotechnology, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China)

(2 College of Life and Environment Science, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, China)

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

Abstract: In order to investigate the trade-off between the starvation risk and predation risk in the feeding process of the steppe polecat (*Mustela erversmanni*), the feeding behaviors of 6 adult steppe polecats in the patches with different food quantities were observed under three predation risks and four starvation levels by using two-choice test in the laboratory, with upland buzzard (*Buteo hemilasius*) as predator. The results showed that under no predation risk, firstly, all of the polecats took equal food in different patches with same frequency whether they were starved for 0 or 1 day, but they spent longer feeding time in the patch with more food ($P < 0.05$); secondly, they spent more time and obtained more food in the patch with high quantity ($P < 0.05$), but their feeding frequency was not different when they were deprived food for 2 or 3 days ($P > 0.05$). When facing lower predation risks, all of the animals only got food from the patch with less food and no upland buzzard under 4 different starvation levels ($P < 0.05$). And when there were high risks, polecats had to use the food from the patch with an upland buzzard; they spent same time in two different patches under the no starvation condition,

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (39770106, 30570289)

作者简介: 杨生妹 (1964 -), 女, 博士, 副教授, 主要从事动物生物化学教学与研究工作。

收稿日期: 2007 - 06 - 11; 修回日期: 2007 - 08 - 20

* 通讯作者, correspondence author, E-mail: yang_sm@hotmail.com

but spent longer time in the patch with food and upland buzzard than in the patch without food and enemy when starved for 1, 2 or 3 days ($P < 0.05$). It was also found that their food intake amount was proportional, but feeding time and frequency were inversely proportional to their starvation time, whatever the levels of the predation risk they facing ($P < 0.05$). Under the same starvation conditions, polecats took the same amount food in all of 3 predation risks, but compared to no predation risk, low and high predation risk made them decrease their active time and feeding frequency significantly ($P < 0.05$). These results indicated that the polecat could make a trade-off between the starvation risk and predation risk according to the need for energy. They were inclined to the risk-aversion when the starvation risk was lower than the predation risk and preferred to risk-proneness when the starvation risk was higher than the predation risk. It could be concluded that the feeding strategy of the polecat was to decrease the active time and energy consumption and get the largest net energy in unit time.

Key words: Food patch; Feeding behavior; Nature enemy; Predation risk; Steppe polecat (*Mustela eversmanni*); Starvation risk

捕食者的捕食活动受营养需求 (Greenstone, 1980; Bachman, 1993)、饥饿程度 (Dowling and Godin, 2002)、消化能力、先前经验、活动时间 (Guillemain *et al.*, 2007) 和躲避捕食者能力 (Lima, 1985; Tumer *et al.*, 2006) 等各种因素的影响。研究表明捕食风险能够改变许多鱼类 (Milinski and Heller, 1978; Ylönen *et al.*, 2007; Leduc *et al.*, 2007)、鸟类 (Lima, 1985; Macleod and Gosler, 2006) 和哺乳类动物 (Banks, 1998; Powell and Banks, 2004) 的行为, 使其决定捕食者的活动时间、取食地点和对猎物的选择性 (Wolfe and summerlin, 1989; Lima and Dill, 1990; Cowlishaw, 1997; Borowski, 1998; Leaver and Daly, 2003; Winnie and Creel, 2007;)。当捕食者的能量状态不同时, 捕食风险对其取食行为的影响不同, 捕食者将根据自身的能量状态在饥饿风险和捕食风险之间权衡, 从而采用相对应的取食策略 (Banks *et al.*, 1999; Duriez *et al.*, 2005; Macleod and Gosler, 2006; Inger *et al.*, 2006)。

艾虎 (*Mustela eversmanni*) 是青藏高原主要鼬科动物之一, 为典型的夜行型动物, 其主要食物是高原鼯鼠 (*Myospalax baileyi*)、高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*)、根田鼠 (*Microtus oeconomus*) 和一些小型鸟类 (郑生武等, 1983), 其主要天敌动物是赤狐 (*Vulpes vulpes*)、牧犬和鹰类 (周文扬和魏万红, 1994)。艾虎在捕食过程中主要搜寻高原鼠兔和高原鼯鼠的洞穴, 当其面临捕食者时只要进入任何猎物的洞穴内, 捕食者对其构成的危险就明显减少。因此艾虎在取食时对猎物的选择主要依赖于其本身处理猎物的行为时间分配和猎物的反捕食行为, 使单位时间内获得的能量值最大 (杨生妹等, 2006a)。虽然作为捕食风险源之一的月光对艾虎的

活动没有明显影响, 但是艾虎在明亮的月光期明显增加了对平坦灌丛区域的利用时间, 灌丛作为一种隐蔽场所, 减少了艾虎被捕食的风险, 说明艾虎将月光作为一种风险源, 在活动时能够根据其强弱权衡捕食风险的大小 (魏万红等, 2002a, 2002b)。同时, 艾虎在取食过程中能够依赖不同物种的气味确定猎物和躲避被捕食的风险, 当捕食者赤狐气味存在时, 艾虎明显降低对高风险斑块的利用时间, 同时增加总的取食量 (杨生妹等, 2006b), 说明艾虎能够通过气味权衡捕食风险的大小。但是有关艾虎的天敌动物及自身的能量状态对其取食行为的影响尚无报道。本文通过室内实验确定艾虎在不同饥饿状态和不同捕食风险水平时对不同质量食物斑块的利用, 以此确定食物斑块质量、饥饿风险和捕食风险三者之间的关系, 探讨艾虎对饥饿风险和捕食风险之间的权衡策略。

1 材料与方法

1.1 实验动物

本研究于 1998 年 11 月至 1999 年 1 月在青海省西宁市中国科学院西北高原生物研究所进行。1998 年 10 月在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站附近捕获 6 只成体艾虎, 雌性平均体重 646.00 ± 9.94 g ($n = 3$), 雄性平均体重 733.30 ± 7.51 g ($n = 3$)。艾虎被捕后带回西宁饲养于室外 140 cm \times 120 cm \times 180 cm 的网围栏内, 围栏内放置 25 cm \times 25 cm \times 39 cm 的木质巢箱供艾虎居住, 从市场购得牛羊的肝脏及心脏作为艾虎的食物, 每天 19:00 供给食物及饮水。实验期间, 从网围栏内捕捉艾虎单个饲养于室内 25 cm \times 25 cm \times 39 cm 的木质巢箱中, 食物供给同上, 模拟自然光照。

野外研究表明, 大鸮 (*Buteo hen ilasius*) 是艾

虎的天敌动物之一, 艾虎在活动过程中主要依赖于啮齿类的洞道系统防御天敌动物 (周文扬和魏万红, 1994), 因此, 本实验中将大鸮作为艾虎的直接捕食风险源。用于实验的 1 只大鸮捕于中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站附近。被捕后的大鸮带回西宁饲养于室外 520 cm × 490 cm × 180 cm 的网围栏内, 食物为从市场购得牛羊的肝脏及心脏, 每天 19: 00 供给食物及饮水。

1.2 研究方法

在地下室中建立图 1 所示的观察室, No. 1、No. 2、No. 3 和 No. 4 为艾虎取食和活动的场所, 每个活动场所面积为 260 cm × 490 cm, 高为 300 cm; No. 5 为实验时放置艾虎巢箱的场所 (C 代表巢箱), 其面积为 1 040 cm × 137 cm, 高为 300 cm。实验时利用两个观察室 No. 1 和 No. 4 或 No. 2 和 No. 3 进行双通道选择实验 (two-choice test), 艾虎的居住巢箱放置在两个观察室外的对称位置, 通过两套对称的洞道系统将艾虎居住的巢箱分别与两个观察室的入口处相连, 用于洞道系统的材料是直径为 10 cm 的有机塑料圆管, 洞道系统上部用土包埋, 以防止透光。在艾虎巢箱的出口处和 4 个观察

室的入口处分别装置光电感应控制器, 将控制器通过电缆输送至监测室的计算机, 自动记录艾虎对不同观察室的利用时间和频次。实验场与监测室之间的距离在 50 m 以上。实验时通过自动控制装置模拟自然光照强度和光照时间。

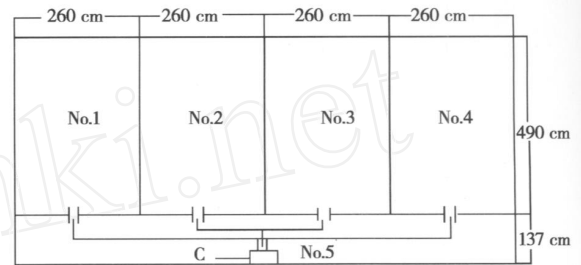


图 1 实验观察场
Fig. 1 Observation arenas

根据艾虎被剥夺食物的时间长短将艾虎的饥饿状况分为 4 个水平, 即剥夺食物 0 d、剥夺食物 1 d、剥夺食物 2 d 和剥夺食物 3 d。根据艾虎在取食时有无大鸮的存在和食物质量的不同将捕食风险分为 3 个水平, 即无风险、低风险和高风险 (表 1)。

表 1 实验设计

Table 1 The experiment design

项目 Item	无风险 No predation risk		低风险 Low predation risk		高风险 High predation risk	
	斑块 1 Patch 1	斑块 2 Patch 2	斑块 1 Patch 1	斑块 2 Patch 2	斑块 1 Patch 1	斑块 2 Patch 2
剥夺食物 0 天 0 day of food deprivation	+F1, - T	+F2, - T	+F1, - T	+F2, +T	- F0, - T	+F3, +T
剥夺食物 1 天 1 day of food deprivation	+F1, - T	+F2, - T	+F1, - T	+F2, +T	- F0, - T	+F3, +T
剥夺食物 2 天 2 days of food deprivation	+F1, - T	+F2, - T	+F1, - T	+F2, +T	- F0, - T	+F3, +T
剥夺食物 3 天 3 days of food deprivation	+F1, - T	+F2, - T	+F1, - T	+F2, +T	- F0, - T	+F3, +T

- F0: 斑块中无食物; +F1: 斑块中 10 g 食物; +F2: 斑块中 30 g 食物; +F3: 斑块中 40 g 食物; - T: 斑块中无天敌动物; + T: 斑块中有天敌动物。

- F0: No food in the patch; +F1: 10 g food in the patch; +F2: 30 g food in the patch; +F3: 40 g food in the patch; - T: No natural enemy in the patch; +T: Natural enemy in the patch.

每天的实验时间在 08: 00 ~ 12: 00。实验时, 在巢箱中放入 1 只艾虎, 在每个斑块中依据实验设计放入所需食物和天敌动物。用于艾虎取食的食物为粉碎的羊肉, 将其分散放置在各斑块地面的中心区域, 使艾虎只能取食而不能将食物一次拖走。通过动物活动监测系统自动记录艾虎在 10 min 内出现在两个斑块内的时间和频次, 以其作为对不同斑

块的利用时间和利用频次。实验结束后分别称量两个斑块中剩余食物量, 计算艾虎在不同斑块中的取食量。在每组实验中, 每只艾虎每天最多实验次数不超过 2 次, 每周内每只艾虎在同一组实验中只供试 1 次。在无风险的每组实验中, 每只艾虎实验 10 次, 6 只艾虎共计实验 60 次。在低风险和高风险的每组实验中, 每只艾虎实验 6 次, 5 只艾虎

(1只艾虎意外受伤) 共计实验 30次。

1.3 数据分析

统计分析时采用 Friedman ANOVA 比较艾虎在不同场所中的取食量、利用时间和利用频次的差异。所有分析均通过 SPSS 11.0完成。文中实验数据以平均数 \pm 标准误表示, n 为总的实验次数, $P < 0.05$ 表示差异显著。

2 结果

2.1 无风险时艾虎对不同食物斑块的利用

分别统计了在斑块 1和斑块 2无天敌动物存在时, 不同饥饿状态下艾虎对两个斑块的利用强度(表 2)。结果表明, 艾虎被剥夺食物 0天后在斑块 1和斑块 2的取食量间没有显著差异 ($\chi_{1,60}^2 = 0.021, P = 0.884$), 对斑块 2的利用时间明显高于斑块 1 ($\chi_{1,60}^2 = 4.235, P = 0.040$), 对两个斑块的利用频次间没有明显不同 ($\chi_{1,60}^2 = 1.286, P = 0.257$)。艾虎被剥夺食物 1天后在斑块 1和斑块 2

中的取食量间没有显著差异 ($\chi_{1,60}^2 = 0.021, P = 0.884$), 对斑块 2的利用时间明显高于斑块 1 ($\chi_{1,60}^2 = 4.568, P = 0.033$), 对两个斑块的利用频次间没有明显不同 ($\chi_{1,60}^2 = 0.034, P = 0.853$)。艾虎被剥夺食物 2天后明显增加了在斑块 2中的取食量 ($\chi_{1,60}^2 = 5.667, P = 0.017$), 对斑块 2的利用时间也明显高于斑块 1 ($\chi_{1,60}^2 = 6.750, P = 0.009$), 对两个斑块的利用频次间没有明显不同 ($\chi_{1,60}^2 = 0.000, P = 1.000$)。艾虎被剥夺食物 3天后在斑块 2中的取食量和利用时间明显高于在斑块 1 ($\chi_{1,60}^2 = 47.078, P = 0.000; \chi_{1,60}^2 = 5.565, P = 0.018$), 但对两个斑块的利用频次间没有明显不同 ($\chi_{1,60}^2 = 0.043, P = 0.835$)。这说明艾虎在非饥饿状态时, 虽然两个斑块的食物丰富度不同, 但艾虎的取食量是相同的, 对两个斑块的利用频次也是相同的, 但是对食物丰富度较高的斑块利用时间更长; 随着饥饿程度的增加, 艾虎明显增加了对高质量斑块的利用强度。

表 2 艾虎在无天敌动物存在时对不同斑块的利用

Table 2 The utilization by the polecat of different patches without anatural enemy

项目 Item	斑块 1 Patch 1			斑块 2 Patch 2		
	食物 (g) Food intake (g)	时间 (s) Time (Sec.)	频次 Frequency	食物 (g) Food intake (g)	时间 (s) Time (Sec.)	频次 Frequency
剥夺食物 0天 0 day of food deprivation	2.95 \pm 0.35 (n=60)	48.03 \pm 10.65 (n=60)	1.05 \pm 0.17 (n=60)	3.47 \pm 0.41 (n=60)	166.17 \pm 27.97 (n=60)	1.02 \pm 0.17 (n=60)
剥夺食物 1天 1 day of food deprivation	3.08 \pm 0.43 (n=60)	52.76 \pm 11.32 (n=60)	0.97 \pm 0.12 (n=60)	4.15 \pm 0.46 (n=60)	162.47 \pm 25.65 (n=60)	1.02 \pm 0.15 (n=60)
剥夺食物 2天 2 days of food deprivation	3.31 \pm 0.39 (n=60)	63.74 \pm 13.56 (n=60)	0.83 \pm 0.09 (n=60)	5.48 \pm 0.40 (n=60)	121.74 \pm 19.42 (n=60)	0.81 \pm 0.09 (n=60)
剥夺食物 3天 3 days of food deprivation	4.03 \pm 0.63 (n=60)	43.29 \pm 9.15 (n=60)	0.69 \pm 0.12 (n=60)	7.27 \pm 0.54 (n=60)	97.16 \pm 14.58 (n=60)	0.72 \pm 0.08 (n=60)

2.2 低风险时艾虎对不同食物斑块的利用

在斑块 1中无天敌动物而斑块 2中有天敌动物存在时, 艾虎被剥夺食物 0天后对食物量不同的两个食物斑块的利用结果见表 3, 艾虎主要利用无天敌动物存在的斑块 1, 而对有天敌动物存在的斑块 2基本没有利用, 其取食量、利用时间和利用频次间均存在显著差异 ($P < 0.001$); 艾虎饥饿 1 d、2 d、3 d后, 重复以上实验时, 艾虎对两个斑块的利用程度分别与剥夺食物后 0 d对食物斑块的利用情况相同 ($P < 0.001$); 这说明艾虎对有天敌动物存在食物斑块的取食量、利用时间和利用频次均小

于对无天敌动物存在食物斑块的利用。

2.3 高风险时艾虎对不同食物斑块的利用

在斑块 1中无天敌动物且无食物, 而斑块 2中有天敌动物存在且增加食物量时, 艾虎对两个斑块的利用强度如表 4所示。艾虎被剥夺食物 0 d后由于斑块 1中无食物存在, 艾虎开始在有天敌动物存在的斑块 2内取食, 但是艾虎仍未放弃在斑块 1中搜寻食物, 艾虎对两个斑块的利用时间没有明显的不同 ($\chi_{1,30}^2 = 0.111, P = 0.739$), 对斑块 1的利用频次明显高于斑块 2 ($\chi_{1,30}^2 = 8.000, P = 0.005$); 艾虎饥饿 1 d后明显降低了对斑块 1的利用时间

($\chi_{1,30}^2 = 7.000, P = 0.008$), 但是对斑块 1 的利用频次仍明显高于对斑块 2 的利用频次 ($\chi_{1,30}^2 = 6.000, P = 0.014$); 艾虎饥饿 2 d 后进一步减少对斑块 1 的利用时间 ($\chi_{1,30}^2 = 5.444, P = 0.019$), 但是对两个斑块的利用频次间无明显不同 ($\chi_{1,30}^2 = 0.333, P = 0.564$); 艾虎饥饿 3 d 后对斑块 2 的利用时间明显

高于对斑块 1 的利用时间 ($\chi_{1,30}^2 = 6.000, P = 0.014$), 但是对斑块 1 的利用频次明显高于对斑块 2 的利用频次 ($\chi_{1,30}^2 = 4.000, P = 0.046$)。这说明当斑块 1 中无食物存在时艾虎仍然利用它, 只是利用时间相对减少, 而斑块 2 中虽然有天敌动物存在, 但艾虎为了取得食物不得不对它利用。

表 3 艾虎在天敌动物存在时对不同斑块的利用

Table 3 The utilization by the polecat of different patches with anatural enemy

时期 Periods	斑块 1 Patch 1			斑块 2 Patch 2		
	食物 (g) Food intake (g)	时间 (s) Time (Sec.)	频次 Frequency	食物 (g) Food intake (g)	时间 (s) Time (Sec.)	频次 Frequency
剥夺食物 0 天 0 day of food deprivation	6.93 \pm 0.75 (n = 30)	64.77 \pm 19.94 (n = 30)	1.00 \pm 0.28 (n = 30)	0.00 \pm 0.00 (n = 30)	1.03 \pm 1.03 (n = 30)	0.07 \pm 0.04 (n = 30)
剥夺食物 1 天 1 day of food deprivation	6.67 \pm 0.73 (n = 30)	59.93 \pm 20.30 (n = 30)	0.77 \pm 0.22 (n = 30)	0.00 \pm 0.00 (n = 30)	0.00 \pm 0.00 (n = 30)	0.00 \pm 0.00 (n = 30)
剥夺食物 2 天 2 days of food deprivation	9.34 \pm 1.28 (n = 30)	52.41 \pm 17.77 (n = 30)	0.70 \pm 0.13 (n = 30)	0.00 \pm 0.00 (n = 30)	0.00 \pm 0.00 (n = 30)	0.00 \pm 0.00 (n = 30)
剥夺食物 3 天 3 days of food deprivation	9.72 \pm 2.34 (n = 30)	49.89 \pm 15.82 (n = 30)	0.62 \pm 0.04 (n = 30)	0.00 \pm 0.00 (n = 30)	0.00 \pm 0.00 (n = 30)	0.00 \pm 0.00 (n = 30)

表 4 艾虎在天敌动物存在时对不同斑块的利用

Table 4 The utilization by the polecat of different patches with anatural enemy

时期 Periods	斑块 1 Patch 1			斑块 2 Patch 2		
	食物 (g) Food intake (g)	时间 (s) Time (Sec.)	频次 Frequency	食物 (g) Food intake (g)	时间 (s) Time (Sec.)	频次 Frequency
剥夺食物 0 天 0 day of food deprivation	0.00 \pm 0.00 (n = 30)	41.65 \pm 14.93 (n = 30)	1.06 \pm 0.38 (n = 30)	7.21 \pm 0.48 (n = 30)	57.30 \pm 19.42 (n = 30)	0.64 \pm 0.25 (n = 30)
剥夺食物 1 天 1 day of food deprivation	0.00 \pm 0.00 (n = 30)	25.18 \pm 12.32 (n = 30)	0.79 \pm 0.26 (n = 30)	7.44 \pm 0.62 (n = 30)	61.70 \pm 21.34 (n = 30)	0.57 \pm 0.31 (n = 30)
剥夺食物 2 天 2 days of food deprivation	0.00 \pm 0.00 (n = 30)	23.70 \pm 8.87 (n = 30)	0.57 \pm 0.19 (n = 30)	9.23 \pm 0.68 (n = 30)	65.10 \pm 25.66 (n = 30)	0.53 \pm 0.18 (n = 30)
剥夺食物 3 天 3 days of food deprivation	0.00 \pm 0.00 (n = 30)	16.77 \pm 7.66 (n = 30)	0.43 \pm 0.16 (n = 30)	10.70 \pm 0.65 (n = 30)	52.30 \pm 23.64 (n = 30)	0.27 \pm 0.09 (n = 30)

2.4 艾虎对饥饿风险与捕食风险的权衡

将实验期间每只动物在两个斑块中总的取食量进行分析 (图 2a), 在同一风险条件下, 艾虎饥饿 0 d 和 1 d 时的取食量基本相同, 饥饿 2 d 和 3 d 时的取食量均明显增加 ($\chi_{3,60}^2 = 87.552, P < 0.001$; $\chi_{3,30}^2 = 12.011, P < 0.008$; $\chi_{3,30}^2 = 14.172, P < 0.003$); 当艾虎饥饿 0 d、1 d、2 d 和 3 d 时, 其取食量在不同风险水平之间均无明显的差异 ($\chi_{3,30}^2 = 2.754, P < 0.252$; $\chi_{3,30}^2 = 1.896, P < 0.387$;

$\chi_{3,30}^2 = 4.018, P < 0.134$; $\chi_{3,30}^2 = 3.047, P < 0.218$)。对每只动物总的活动时间进行统计 (图 2b), 在无风险存在时, 艾虎在饥饿 0 d 和 1 d 时的总活动时间基本相同, 随着饥饿程度的增加, 其总的活动时间明显减少 ($\chi_{3,60}^2 = 10.919, P < 0.012$); 在低风险水平和高风险水平时, 艾虎在不同饥饿时间内的总活动时间均没有明显不同 ($\chi_{3,30}^2 = 1.261, P < 0.738$; $\chi_{3,30}^2 = 1.358, P < 0.715$); 在同一饥饿条件下, 艾虎在无风险时的活动时间最长, 在低风

险时的活动时间明显降低，而在高风险时的活动时间又有所增加，其总的活动时间在不同风险水平之间均有明显的不同 ($\chi^2_{3,30} = 21.568, P < 0.001$; $\chi^2_{3,30} = 20.559, P < 0.000$; $\chi^2_{3,30} = 27.698, P < 0.001$; $\chi^2_{3,30} = 28.772, P < 0.001$)。对每只动物总的活动频次进行统计 (图 2c)，在无风险和高风险水平时艾虎的活动频次随着饥饿程度的增加明显降低 ($\chi^2_{3,60} = 23.500, P < 0.000$; $\chi^2_{3,30} = 9.923, P < 0.019$)，而在低风险水平时艾虎的活动频次在不同的饥饿程度之间无明显的差异 ($\chi^2_{3,30} = 5.536, P < 0.137$)；将艾虎在同一饥饿程度下的活动频次在不同的风险水平之间比较，艾虎在无风险时的活

动频次最高，高风险时次之，低风险时最低，其总的活动频次在风险水平间均有明显的不同 ($\chi^2_{3,30} = 28.321, P < 0.001$; $\chi^2_{3,30} = 20.918, P < 0.001$; $\chi^2_{3,30} = 20.173, P < 0.001$; $\chi^2_{3,30} = 18.988, P < 0.001$)。因此，艾虎在不同的风险水平条件下的取食量基本相同，只是随着饥饿程度的增加，其取食量明显增加；当增加捕食风险后，艾虎明显降低活动时间和活动频次，而在高风险时，由于艾虎为了获得满足自身能量需求的食物量，其活动时间和活动频次又有所增加。这说明饥饿风险对艾虎取食活动的影响大于捕食风险的影响。

3 讨论

动物除了承受捕食风险外，还要承受饥饿风险。许多有高能量需求的动物在取食时对捕食风险更加敏感，动物能够根据食物量变化对取食地点和猎物种类做出选择 (Milinski and Heller, 1978; Godin and Sproul, 1987; Holbrook and Schmitt, 1988; Jone and Dayan, 2000)。在食物缺乏、能量需求较高时，动物将从躲避风险 (Risk-aversion) 转变为面向风险 (Risk-proneness)。

捕食风险的增大往往导致动物减少食物摄入量，这种作用对饥饿动物所造成的副效应比正常动物更大，它们面临着或被饿死或被捕食的风险，作出何种选择依赖于二者间的作用强度。本项研究结果显示，在无天敌动物存在时，食物丰富度是影响艾虎对斑块利用的主要因素，随着饥饿程度的增加，艾虎明显增加了对高质量食物斑块的利用，而在有天敌动物存在时，艾虎能够权衡不同生境中捕食风险的大小，减少了对高风险、高食物量斑块的利用强度，而增加了对低风险、低食物量斑块的利用强度，说明艾虎能够在饥饿风险和捕食风险之间进行权衡。Heliman (1986) 认为石鲈科 (Haemulidae) 鱼类对其生境中捕食者狗母鱼 (*Synodus intermedius*) 的丰富度非常敏感并依此调节它们的取食行为，当模拟攻击和捕食者密度增加时，石鲈的食物摄入量降低，这与我们的研究结果相同。沙鼠 (*Gerbillus allenbi*; *G. pyram idum*) 在其天敌动物仓鸮 (*Tyto alba*) 存在时明显减少活动时间，其取食活动主要在有隐蔽物的区域 (Abramsky *et al.*, 1996)，普通田鼠 (*Microtus arvalis*) 在赤狐气味存在时也明显降低活动时间和对食物的摄取量，由此降低被捕食的风险 (Calder and Goman, 1991)。在饥饿状态下，只有在高捕食风险斑块中有食物可

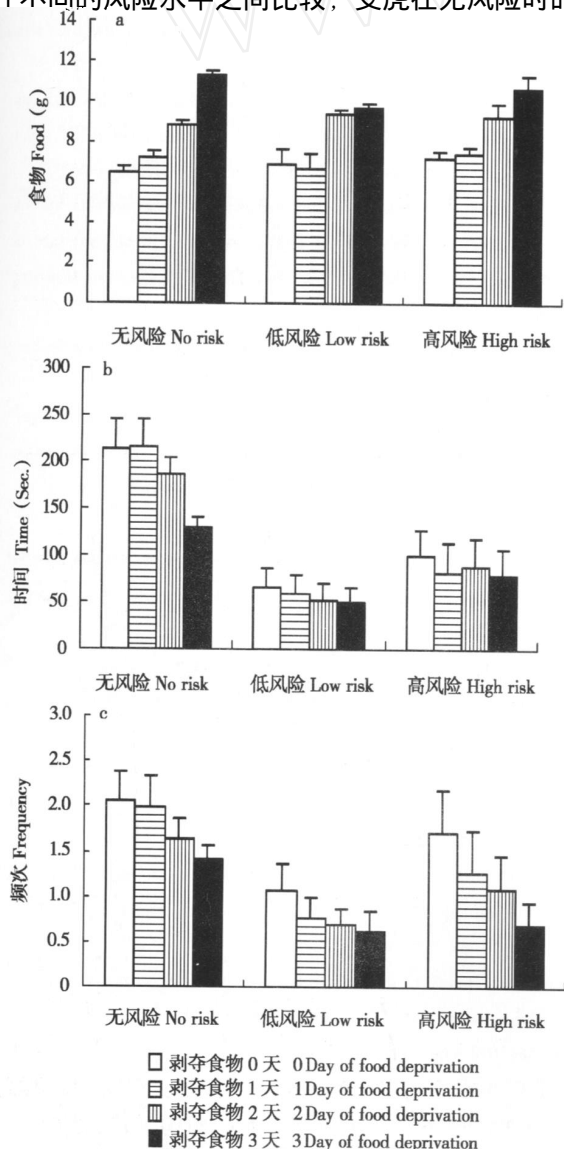


图 2 艾虎对饥饿风险与捕食风险之间的权衡. a: 食物摄入量; b: 活动时间; c: 活动频次

Fig. 2 The trade-off of the polecat between the starvation risk and predation risk a: Food intake; b: Active time; c: Active frequency

利用时,艾虎利用高风险斑块中的食物,并且取食量明显增加,说明艾虎采用高风险高获得的决策。许多研究表明,如果一种资源是动物必需的,尽管风险水平增加,但动物仍然会面向风险而获取该种资源 (Banks *et al.*, 1999; Leaver and Daly, 2003)。由于高风险斑块中获取更多的食物会比低风险低收益对适合度的贡献大,以不至于由于饥饿而使其适合度为零。所以艾虎在取食过程中可根据自身的能量需求和搜寻食物的信息权衡环境中食物的丰富度和风险水平,当能量需求的驱动力较高时艾虎将增加对高捕食风险斑块中食物的利用,趋于面向风险;在能量需求低和风险较大时降低对高捕食风险区域的利用,趋于厌恶风险。同时,艾虎在风险存在时明显降低活动频次,其主要目的是通过减少活动时间降低能量的消耗。梁杰荣等 (1986) 的研究结果表明,与甘肃鼠兔 (*Ochotona cansus*) 和香鼬 (*Mustela altaica*) 比较,艾虎基础代谢率较低,这可能反映出艾虎与其它一些小型鼬科动物不同,低的能量代谢率使其在食物缺乏时以节省能量的办法增加适合度。

参考文献:

- Abramsky Z, Strauss E, Subach A, Kotler B P, Riechmann A. 1996. The effect of barn owls (*Tyto alba*) on the activity and microhabitat selection of *Gerbillus allenbi* and *G. pyramidum*. *Oecologia*, **105**: 313 - 319.
- Bachman G C. 1993. The effect of body condition on the trade-off between vigilance and foraging in Belding's ground squirrels. *Animal Behaviour*, **46**: 233 - 244.
- Banks P B. 1998. Responses of Australian bush rats, *Rattus fuscipes*, to the odor of introduced *Vulpes vulpes*. *Journal of Mammalogy*, **79**: 1260 - 1264.
- Banks P B, Hume I D, Crowe O. 1999. Behavioural, morphological and dietary response of rabbits to predation risk from foxes. *Oikos*, **85**: 247 - 256.
- Borowski Z. 1998. Influence of predator odor on the feeding behaviour of the root vole (*Microtus oeconomus* Pallas, 1776). *Canadian Journal of Zoology*, **76**: 1791 - 1794.
- Calder C J, Goman M L. 1991. The effects of red fox (*Vulpes vulpes*) faecal odours on the feeding behaviour of Orkney voles (*Microtus arvalis*). *Journal of Zoology*, **224**: 599 - 606.
- Cowlishaw G. 1997. Trade-offs between foraging and predation risk determine habitat use in a desert baboon population. *Animal Behaviour*, **53**: 667 - 686.
- Dowling L M, Godin J G. 2002. Refuge use in a killfish: influence of body size and nutritional state. *Canadian Journal of Zoology*, **80**: 782 - 788.
- Duriez H F, Binet F, Tremblay Y, Ferrand Y. 2005. Individual activity rates in wintering Eurasian woodcocks: starvation versus predation risk trade-off? *Animal Behaviour*, **69**: 39 - 49.
- Godin J J, Sproul C D. 1987. Risk taking in parasitized sticklebacks under threat of predation: effects of energetic need food availability. *Canadian Journal of Zoology*, **66**: 2360 - 2367.
- Greenstone M H. 1980. Spider feeding behavior optimises dietary essential amino acid composition. *Nature*, **282**: 501 - 503.
- Guillemain M, Arzel C, Legagneux P, Elmberg J, Fritz H, Lepley M, Pin C, Amaud A, Massez G. 2007. Predation risk constrains the plasticity of foraging behaviour in teals, *Anas crecca*: a flyway-level circumannual approach. *Animal Behaviour*, **73** (5): 845 - 854.
- Hellman G S. 1986. Behavioral responses of prey fishes during predator-prey interactions. In: Feder M E, Lauder G V eds. *Predator-prey relationships: perspectives and approaches from the study of lower vertebrates*. Chicago: University of Chicago Press, 135 - 156.
- Holbrook S J, Schmitt R J. 1988. The combined effects of predation risk and food reward on patch selection. *Ecology*, **69**: 125 - 134.
- Inger R, Bearhop S, Robinson J A, Ruxton G. 2006. Prey choice affects the trade-off balance between predation and starvation in an avian herbivore. *Animal Behaviour*, **71** (6): 1335 - 1341.
- Jones M, Dayan T. 2000. Foraging behavior and microhabitat use by spiny mice, *Acomys cahirinus* and *A. nussatus*, in the presence of Blandford's fox (*Vulpes cana*) odor. *Journal of Chemical Ecology*, **26**: 455 - 469.
- Leaver L A, Daly M. 2003. Effect of predation risk on selectivity in heteromyid rodents. *Behavioural Processes*, **64** (1): 71 - 75.
- Leduc A O H C, Roh E, Breau C, Brown G E. 2007. Learned recognition of a novel odour by wild juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*, under fully natural conditions. *Animal Behaviour*, **73** (3): 471 - 477.
- Liang J R, Jin J X, Huang X L. 1986. Some materials on gas metabolism in four mammals. *Acta Biologica Plateau Sinica*, **5** (5): 91 - 98. (in Chinese)
- Lima S L, Dill L M. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, **68**: 619 - 640.
- Lima S L. 1985. Maximizing feeding efficiency and minimizing time exposed to predators: a trade-off in black-capped chickadee. *Oecologia*, **66**: 60 - 67.
- Macleod R, Gosler A G. 2006. Capture and mass change: perceived predation risk or interrupted foraging? *Animal Behaviour*, **71** (5): 1081 - 1087.
- Milinski M, Heller R. 1978. Influence of a predator on the optimal foraging behavior of sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.). *Nature*, **275**: 642 - 644.
- Powell F, Banks P B. 2004. Do house mice modify their foraging behaviour in response to predator odours and habitat? *Animal Behaviour*, **67** (4): 753 - 759.
- Tumer A M, Tumer S E, Lappi H M. 2006. Learning, memory and predator avoidance by freshwater snails: effects of experience on predator recognition and defensive strategy. *Animal Behaviour*, **72** (6): 1443 - 1450.

- Wei W H, Zhou W Y, Fan N C. 2002a. The influence of moonlight and light intensity on activity of polecats (*Mustela eversmanni*). *Acta Theriologica Sinica*, **22** (3): 179 - 186. (in Chinese)
- Wei W H, Zhou W Y, Fan N C. 2002b. The influence of moonlight and simulating light intensity on the use of microhabitat by polecats (*Mustela eversmanni*). *Acta Theriologica Sinica*, **22** (4): 277 - 283. (in Chinese)
- Winnie J Jr, Creel S. 2007. Sex-specific behavioural responses of elk to spatial and temporal variation in the threat of wolf predation. *Animal Behaviour*, **73** (1): 215 - 225.
- Wolfe J L, Summerlin C T. 1989. The influence of lunar light on nocturnal activity of the old-field mouse. *Animal Behaviour*, **37**: 410 - 414.
- Yang SM, Wei W H, Yin B F, Fan N C, Zhou W Y. 2006a. Response of the steppe polecat (*Mustela eversmanni*) to the odors of prey and predator. *Zoological Research*, **27** (3): 269 - 274. (in Chinese)
- Yang SM, Wei W H, Yin B F, Fan N C, Zhou W Y. 2006b. Prey selection by the steppe polecat *Mustela eversmanni*. *Acta Zoologica Sinica*, **52** (3): 437 - 443. (in Chinese)
- Ylönen H, Kortet R, Myntti J, Vainikka A. 2007. Predator odor recognition and antipredatory response in fish: does the prey know the predator diel rhythm? *Acta Oecologica*, **31** (1): 1 - 7.
- Zheng S W, Zeng J X, Cui R X. 1983. On the ecology and energy dynamics of the masked polecat (*Mustela eversmanni*) in Haibei, Qinghai Province. *Acta Theriologica Sinica*, **3** (1): 35 - 46. (in Chinese)
- Zhou W Y, Wei W H. 1994. Study on population dynamic of polecats and its effective factors. *Acta Biologica Plateau Sinica*, **12**: 161 - 171. (in Chinese)
- 杨生妹, 魏万红, 殷宝法, 樊乃昌, 周文扬. 2006a. 艾虎对猎物和捕食者气味的反应. *动物学研究*, **27** (3): 269 - 274.
- 杨生妹, 魏万红, 殷宝法, 樊乃昌, 周文扬. 2006b. 艾虎对不同猎物的选择性. *动物学报*, **52** (3): 437 - 443.
- 周文扬, 魏万红. 1994. 艾虎种群动态及其影响因素的研究. *高原生物学集刊*, **12**: 161 - 171.
- 郑生武, 曾绍祥, 崔瑞贤. 1983. 青海海北地区艾虎的某些生物学特征及种群能量动态资料. *兽类学报*, **3** (1): 35 - 46.
- 梁杰荣, 金菊香, 黄孝龙. 1986. 四种哺乳动物气体代谢的一些材料. *高原生物学集刊*, **5** (5): 91 - 98.
- 魏万红, 周文扬, 樊乃昌. 2002a. 月光及光照对艾虎活动的影响. *兽类学报*, **22** (3): 179 - 186.
- 魏万红, 周文扬, 樊乃昌. 2002b. 月光及光照强度对艾虎微生境利用的影响. *兽类学报*, **22** (4): 277 - 283.