

## 捕食风险对高原鼠兔行为的影响\*

魏万红<sup>1,2\*\*</sup> 曹伊凡<sup>1</sup> 张堰铭<sup>1</sup> 殷宝法<sup>1</sup> 王金龙<sup>1</sup>

1. 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001

2. 扬州大学生物科学与技术学院, 江苏 扬州 225009

**摘要** 我们在野外条件下利用赤狐的粪尿增加高原鼠兔的捕食风险, 采用目标动物抽样法对高原鼠兔的 5 种行为进行观察, 分析天敌动物气味增加与天敌动物数量增加对高原鼠兔行为影响的差异, 探讨高原鼠兔对捕食风险的权衡能力及面对不同风险的行为决策。2001 年, 在捕食风险处理样方中观察雄性成体 18 只, 雌性成体 25 只, 雄性幼体 35 只和雌性幼体 42 只, 在对照样方中观察雄性成体 14 只, 雌性成体 15 只, 雄性幼体 22 只和雌性幼体 11 只; 2002 年, 在捕食风险处理样方中观察雄性成体 7 只, 雌性成体 12 只, 在对照样方中观察雄性成体 8 只, 雌性成体 15 只。研究表明: 增加赤狐的气味后, 高原鼠兔通过改变行为策略以适应捕食风险的增加。当气味源刚放入后, 与对照样方比较, 高原鼠兔明显增加了观察和鸣叫的频次, 相应减少了取食的频次, 且随着时间的推移, 高原鼠兔并未对气味产生适应性。当天敌动物的数量增加后, 赤狐气味的增加对高原鼠兔行为的影响较小, 在捕食风险超出高原鼠兔的耐受范围时, 高原鼠兔扩散。同时, 高原鼠兔的行为在雌雄之间、成体与幼体之间没有明显的不同, 雌雄个体、成幼体均采用相同的行为策略减小捕食风险。以上结果表明: 捕食风险明显影响高原鼠兔的行为, 高原鼠兔能够权衡捕食风险的大小, 并依据风险水平的高低采用相应的行为策略, 其行为调节符合捕食风险时间分配的假说 [动物学报 50 (3): 319-325, 2004]。

**关键词** 高原鼠兔 捕食风险 行为

## Influence of the predation risk on the behavior of the plateau pika\*

WEI Wan-Hong<sup>1,2\*\*</sup>, CAO Yi-Fan<sup>1</sup>, ZHANG Yan-Ming<sup>1</sup>, YIN Bao-Fa<sup>1</sup>, WANG Jin-Long<sup>1</sup>

1. Northwest Plateau Institute of Biology, The Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China

2. College of Bioscience and Biotechnology, Yangzhou University, Yangzhou 225009, Jiangsu, China

**Abstract** The feces and urine of the red fox *Vulpes vulva* was used to increase the perception of predation risk of the plateau pika *Ochotona curzoniae* in the field and five kind of behaviors were observed using focal animal sampling. By comparing the behaviors of the plateau pika between treatment and control plots, we studied the influence of red fox's odor and natural enemy's numbers on the behaviors of the plateau pika. In 2001, the behaviours of 18 adult males, 25 adult females, 35 young males and 42 young females were observed in predation risk treatment plots and of 14 adult males, 15 adult females, 22 young males and 11 young females were observed in predation risk treatment plots. In 2002, the behaviours of 7 adult males and 12 adult females were observed in predation risk treatment plot and of 8 adult males and 15 adult females were observed in predation risk treatment plot. The results showed that plateau pikas could decrease their predation risk by adjusting their behaviors. The pikas increased moving and calling frequencies and decreased feeding frequencies over 5 days when exposed to red fox's odor and they did not show adaptation to predator odors during this time. The increased red fox's odor had no influence to the behaviors of the pikas when the numbers of their natural enemies increased and the pikas dispersed when the perception of predation risk was beyond their tolerance. There were no significantly behavioural differences between male and female, between adult and young, and, all individuals in one population had same behavioral decision when they faced to the risks. This indicated that the predation risk could influence the behaviors of the plateau pikas and the pikas had ability to assess the predation risk and adjust their behaviors accordingly [Acta Zoologica Sinica 50 (3): 319-325, 2004].

**Key words** Plateau pika, *Ochotona curzoniae*, Predation risk, Behavior

2003-11-15 收稿, 2004-02-02 接受

\* 中国科学院知识创新工程试点项目 (KSCX2-1-03 和 KSCX2-SW-103) 和国家自然科学基金项目 (No. 39770106, No. 30270200) 资助 [This research was funded by the Innovation Project (KSCX2-1-03, KSCX2-SW-103) and the National Natural Science Foundation of China (No. 39770106, No. 30270200)]

\*\* 通讯作者 (Corresponding author). E-mail: whwei@yzu.edu.cn

© 2004 动物学报 Acta Zoologica Sinica

捕食者除了具有抑制和调节猎物种群数量、强化被捕食者生存竞争能力的功能外,其捕食作用在进化时间内也是一种强有力的选择压力,对猎物形态特征和行为特征的适应性进化起着重要作用(Sih, 1980)。动物用于取食的时间越多,用于其它诸如躲避捕食者、保护领域、交配和育幼等活动的时间就越少,因此,动物在长期的进化过程中形成了能够估测捕食风险种类及大小的能力,并采用相应的行为策略以减小捕食风险(Lima and Dill, 1990)。由于捕食风险无时无刻不在发生变化(Sih, 1992),动物在不断变化的风险条件下从事任何活动时所采用的反捕食行为将存在一个时间序列的分配,即捕食风险的时间分配假说(Predation risk temporal allocation hypothesis)。已有的研究表明,当捕食风险增加时,猎物既可通过减少活动时间、改变活动区域、寻求隐蔽场所等躲避捕食的方法以减少被捕食的风险(Brown et al., 1988; Jedrzejewski and Jedrzejewska, 1993),也可以通过增加警戒的频次和时间、减少取食和社会行为发生的频次等反捕食的方法以减少捕食风险(Kotler et al., 1991; Randall and Boltas, 2001)。同时,不同猎物对同一捕食者或同一猎物对不同的捕食者所采用的反捕食策略有明显的不同(Jonsson et al., 2000)。

高原鼠兔(*Ochotona curzoniae*)是青藏高原高寒草甸生态系统中的优势小哺乳动物之一,其天敌动物主要有香鼬(*Mustela altaica*)、艾虎(*M. eversmanni*)、赤狐(*Vulpes vulpes*)、大鼯鼠(*Buteo hemilasius*)、猎隼(*Falco cherrug*)和红隼(*Falco tinnunculus*)等(魏万红等, 1994; 周文扬、魏万红, 1994, 1995),因此,在高寒草甸生态系统中高原鼠兔承受着较高的捕食风险,在长期的进化过程中也形成了用于减少捕食风险的一些行为对策。例如,高原鼠兔视高草为一种捕食风险,选择开阔的生境栖息,当地表覆盖物增加后,高原鼠兔减少地面活动时间,而增加了对洞道系统利用的时间(边疆晖等, 1999),通过躲避捕食的方法以减少捕食风险。但是,在自然状况下高原鼠兔是否具有反捕食的行为特征以及捕食风险如何影响高原鼠兔的行为变化尚无报道。我们在野外自然条件下利用天敌动物赤狐的粪尿增加高原鼠兔的捕食风险,比较不同捕食风险条件下高原鼠兔的行为变化,分析种群内不同个体的行为差异,探讨高原鼠兔对不同风险的权衡能力以及在面临各种捕食风险

时所采用的行为对策,验证捕食风险的时间分配假说。

## 1 材料和方法

### 1.1 实验样地

本项研究于2001年4月至2002年5月在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站(北纬 $37^{\circ}29' - 37^{\circ}45'$ , 东经 $101^{\circ}12' - 101^{\circ}33'$ )区域进行。2001年4月在定位站东南部约3 km处的高寒草甸中选择面积均为 $1 \text{ hm}^2$ 的两样方,分别作为捕食风险处理样方和对照样方。两样方相距500 m以上。两样方的地形、植被类型和高原鼠兔的密度基本相同。捕食风险处理样方和对照样方中高原鼠兔的种群密度分别为 $61 \text{ 只}/\text{hm}^2$ 和 $68 \text{ 只}/\text{hm}^2$ ,从4月至8月的观察期间,每天均可观察到1-2只大鼯鼠从样方上空掠过或在两个样方附近蹲坐,偶尔发现1只香鼬或1只艾虎在样方附近或样方内搜寻食物。2002年3月,青海省在全省范围内开展了大规模的灭鼠活动,因研究需要,只保留了研究区域附近约 $6 \text{ km}^2$ 范围内的高原鼠兔,因此,高原鼠兔的天敌动物趋于未灭鼠的区域,使研究样地附近高原鼠兔的天敌动物数量明显增加,常发现4-6只大鼯鼠在样方附近蹲坐、2-3只香鼬和艾虎在样方内觅食,也有香鼬和艾虎居住在样方内。2002年4月,捕食风险处理样方中高原鼠兔的密度只有 $19 \text{ 只}/\text{hm}^2$ ,对照样方中高原鼠兔的密度也只有 $23 \text{ 只}/\text{hm}^2$ ,在5月中旬,两样地中高原鼠兔的种群崩溃,无高原鼠兔在两样方中栖息,而原来没有高原鼠兔分布的区域,由于高原鼠兔的扩散作用和新生幼体开始地面活动,高原鼠兔的种群密度可达 $50 \text{ 只}/\text{hm}^2$ 以上。

从2001年4月开始,在观察行为前,采用活套捕捉法将两样方内成年个体和当年出生后开始地面活动的幼体全部标志。对捕获个体称量体重,确定性别,记录繁殖状态,采用耳标法、剪趾法和被毛染色法三重标志捕捉动物,雄性动物的耳标标于左耳,雌性动物的耳标标于右耳,待标志完毕,在原捕捉点释放标志动物。在高原鼠兔新生幼体开始地面活动时进行重捕和标志。第一次标志后,在捕食风险处理样方内以 $10 \text{ m} \times 10 \text{ m}$ 的方格设置赤狐气味源站,每站放入约50 g新鲜的赤狐粪尿,每隔一周更换新鲜的赤狐粪尿。在对照样方中只设置相同布局的气味源站,但不放置任何气味源。8月底结束实验。2002年4月,采用相同的方法标志

高原鼠兔和放置气味源。5 月后, 两样方中几乎无高原鼠兔栖息, 因此研究工作被迫结束。实验中所使用的赤狐粪尿收集于西宁赤狐饲养中心, 先将赤狐的饲养笼清除干净, 放入能够繁殖的成年赤狐, 在饲养笼下方悬挂塑料袋, 24 h 后收集塑料袋内的粪尿, 密封后备用。

### 1.2 行为变量及观察方法

本项研究中高原鼠兔的行为分类和定义参照 Smith et al. (1986) 的方法进行, 但所观察的行为仅包括以下几个变量: 移动 (Moving) 指从草地某一点移动到另一点; 观察 (Observing) 指四肢着地、蹲坐在草地上或在取食过程中的抬头观望; 鸣叫 (Calling) 指发出的鸣叫声, 包括短鸣和长鸣; 取食 (Feeding) 指为消费而采集和咀嚼食物的过程; 社会行为 (Social behaviours) 指与其它个体发生关系的一些行为, 包括接触、修饰、哺乳、交配、追逐、搏斗等。

2001 年, 捕食风险处理样方中高原鼠兔的行为观察分两个时期, 即放入新鲜赤狐粪尿后的第一天和第五天, 而对照样方中高原鼠兔的行为观察在同一周内任选。2002 年, 捕食风险处理样方中只观察放入粪尿后第一天内动物的行为, 对照样方中动物行为的观察在同一周内任选。每次观察选定高原鼠兔活动的高峰期 7: 00 - 11: 00 时和 16: 00 - 19: 00 时进行, 首先, 根据耳标颜色和染色位置确定观察个体的性别及编号, 然后采用目标动物抽样法记录 10 min 内各变量发生的频次, 同时, 根据样方中的坐标位置记录观察个体每次移动的距离, 由此计算 10 min 内高原鼠兔每次移动的平均距离。在观察进行期, 如果动物从观察者视野中消失, 则为无效观察, 该次观察数据不计入数据分析。在每年的观察中, 每个动物只观察一次, 2001 年, 共有效观察动物 182 只, 其中, 在捕食风险处理样方中观察雄性成体 18 只, 雌性成体 25 只, 雄性幼体 35 只和雌性幼体 42 只, 在对照样方中观察雄性成体 14 只, 雌性成体 15 只, 雄性幼体 22 只和雌性幼体 11 只; 2002 年, 共有效观察动物 42 只, 其中, 在捕食风险处理样方中观察雄性成体 7 只, 雌性成体 12 只, 在对照样方中观察雄性成体 8 只, 雌性成体 15 只。

### 1.3 统计方法

利用 Statistic 4.5 软件包进行数据分析, 采用单因子方差分析 (One-Way ANOVA) 对文中数据

进行检验。文中实验数值以平均数  $\pm$  标准误表示, 以  $P < 0.05$  作为差异显著的标准。

## 2 结果

### 2.1 天敌动物气味对高原鼠兔行为的影响

将 2001 年捕食风险处理样方和对照样方中高原鼠兔的行为变量进行统计 (表 1), 分析结果表明, 与对照样方中高原鼠兔的行为比较, 增加捕食风险后的第一天, 高原鼠兔的移动频次、移动的平均距离和取食行为发生的频次均明显减少 ( $F_{1, 114} = 8.527, P = 0.004; F_{1, 114} = 5.694, P = 0.019; F_{1, 114} = 19.922, P < 0.001$ ), 而用于防御的观察频次和鸣叫频次均明显增加 ( $F_{1, 114} = 5.105, P = 0.026; F_{1, 114} = 21.232, P < 0.001$ ), 社会行为发生的频次没有显著的不同 ( $F_{1, 114} = 0.739, P = 0.392$ ); 增加捕食风险后的第五天与对照样方相比, 高原鼠兔的移动频次及平均移动距离减少, 其差异接近显著水平 ( $F_{1, 112} = 3.375, P = 0.069; F_{1, 112} = 3.134, P = 0.079$ ), 而鸣叫频次明显高于对照样方中 ( $F_{1, 112} = 7.605, P = 0.007$ )。增加捕食风险后的第一天与第五天的行为进行比较, 高原鼠兔的鸣叫频次相对减少 ( $F_{1, 116} = 7.534, P = 0.007$ ), 取食频次明显的增加 ( $F_{1, 116} = 28.350, P = 0.000$ ), 而在其它行为参数间没有明显的差异 ( $P > 0.05$ )。

### 2.2 天敌动物数量增加后高原鼠兔对天敌动物气味的响应

将 2002 年 4 月天敌动物数量增加后, 捕食风险处理样方与对照样方中高原鼠兔的行为进行比较 (表 2), 所有的行为变量在年间均没有明显的差异 ( $P > 0.05$ ), 在天敌动物数量增加后, 赤狐气味对高原鼠兔的行为没有明显影响。同时, 将 2001 年捕食风险处理样方中第一天观察的行为与 2002 年捕食风险处理样方中所观察的行为进行比较, 2002 年, 高原鼠兔的平均移动距离和观察频次明显增加 ( $F_{1, 71} = 4.872, P = 0.031; F_{1, 71} = 51.984, P < 0.001$ ), 但是鸣叫次数显著较少 ( $F_{1, 71} = 7.303, P = 0.009$ ), 而在其它行为间没有明显的差异 ( $P > 0.05$ ); 2001 年与 2002 年对照样方中行为比较也发现, 2002 年高原鼠兔明显增加了观察的频次 ( $F_{1, 48} = 36.894, P < 0.001$ ), 而其它行为没有明显的不同 ( $P > 0.05$ )。

表 1 2001 年捕食风险处理样方与对照样方中高原鼠兔的行为比较

Table 1 Comparison of behaviors of plateau pikas between treatment and control plots in 2001

行为变量 Behavior variable	捕食风险 Treatment 第一天 First day		捕食风险 Treatment 第五天 Fifth day		对照 Control	
	雌性 Female (n = 32)	雄性 Male (n = 24)	雌性 Female (n = 35)	雄性 Male (n = 29)	雌性 Female (n = 26)	雄性 Male (n = 36)
	移动频次 Moving frequency	3.029 ±0.423	4.241 ±0.789	4.125 ±0.636	4.417 ±1.046	26.423 ±1.156 <sup>b</sup>
移动距离 (m) Moving distance (m)	0.977 ±0.170	1.076 ±0.177	1.106 ±0.136	1.186 ±0.219	1.648 ±0.357 <sup>b</sup>	1.398 ±0.128 <sup>b</sup>
观察频次 Observing frequency	9.438 ±1.207	7.000 ±0.940	7.231 ±0.720	6.833 ±0.859	5.914 ±0.918 <sup>b</sup>	5.931 ±0.851 <sup>b</sup>
鸣叫频次 Calling frequency	2.625 ±0.597 <sup>a</sup>	2.042 ±0.505 <sup>a</sup>	1.314 ±0.330 <sup>c</sup>	0.931 ±0.222 <sup>c</sup>	0.346 ±0.135 <sup>b</sup>	0.611 ±0.140 <sup>b</sup>
取食频次 Feeding frequency	0.313 ±0.188 <sup>a</sup>	0.375 ±0.207 <sup>a</sup>	2.171 ±0.435	2.586 ±0.524	2.269 ±0.553 <sup>b</sup>	2.083 ±0.484 <sup>b</sup>
社会行为频次 Social behavior frequency	0.594 ±0.151	0.375 ±0.132	0.257 ±0.103	0.483 ±0.20	0.654 ±0.328	0.667 ±0.164

a: 同一行中捕食风险第一天与第五天之间有明显差异 (One-Way ANOVA,  $P < 0.05$ )。b: 捕食风险第一天与对照之间有明显差异 (One-Way ANOVA,  $P < 0.05$ )。c: 捕食风险第五天与对照之间有明显差异 (One-Way ANOVA,  $P < 0.05$ )。

a: There are significant differences between first and fifth day in predation risk plot in the same row (One-Way ANOVA,  $P < 0.05$ ). b: There are significant differences between first day in predation risk plot and control plot in the same row (One-Way ANOVA,  $P < 0.05$ ). c: There are significant differences between fifth day in predation risk plot and control plot in the same row (One-Way ANOVA,  $P < 0.05$ ).

表 2 2002 年捕食风险处理样方与对照样方中高原鼠兔的行为比较

Table 2 Comparison of behaviors of plateau pikas between treatment and control plots in 2002

行为变量 Behavior variable	捕食风险 Treatment		对照 Control	
	雌性 Female (n = 12)	雄性 Male (n = 7)	雌性 Female (n = 15)	雄性 Male (n = 8)
移动频次 Moving frequency	3.500 ±0.973 <sup>a</sup>	3.429 ±1.021 <sup>a</sup>	3.670 ±0.682	4.380 ±1.658
移动距离 (m) Moving distance (m)	0.862 ±0.234 <sup>a</sup>	2.775 ±0.926 <sup>a</sup>	1.613 ±0.266	1.574 ±0.488
观察频次 Observing frequency	31.500 ±3.636 <sup>a</sup>	18.857 ±6.123 <sup>a</sup>	23.067 ±3.548	35.500 ±7.309
鸣叫频次 Calling frequency	0.417 ±0.336 <sup>a</sup>	0.286 ±0.184 <sup>a</sup>	0.267 ±0.206	0.125 ±0.125
取食频次 Feeding frequency	2.417 ±1.965 <sup>a</sup>	0.429 ±0.297 <sup>a</sup>	2.533 ±1.789	1.375 ±0.754
社会行为频次 Social behavior frequency	0.333 ±0.142 <sup>a</sup>	1.143 ±0.829 <sup>a</sup>	0.600 ±0.289	0.375 ±0.263

a: 同一行中捕食风险与对照之间无明显差异 (One-Way ANOVA,  $P > 0.05$ )。

a: There is no significant difference between the treatment and control plots in the same row (One-Way ANOVA,  $P > 0.05$ ).

### 2.3 高原鼠兔个体之间的行为差异

根据 2001 年对照样方与捕食风险处理样方中的数据, 综合分析性别间和成体与幼体之间的行为差异 (表 3), 结果显示, 高原鼠兔的雌性个体与雄性个体的行为在性别间无明显不同 ( $P >$

$0.05$ ), 雌雄个体对天敌动物的气味表现出同样的行为反应; 成体与幼体在行为方面的适应也趋于相同 ( $P > 0.05$ ), 高原鼠兔的幼体在开始地面活动后, 即已经完全具有成体的行为特征, 表现出对捕食风险的适应能力。

表 3 雌雄及成幼高原鼠兔的行为的比较 (2001)

Table 3 Comparisons of behaviors of plateau pikas between male and female, adult and young (2001)

行为变量 Behavior variable	雌性 Female (n = 93)	雄性 Male (n = 89)	成体 Adult (n = 72)	幼体 Young (n = 110)
移动频次 Moving frequency	4.354 ± 0.439 <sup>a</sup>	4.742 ± 0.481	4.361 ± 0.526 <sup>b</sup>	4.664 ± 0.413
移动距离 (m) Moving distance (m)	1.209 ± 0.129 <sup>a</sup>	1.236 ± 0.098	1.232 ± 0.091 <sup>b</sup>	1.216 ± 0.121
观察频次 Observing frequency	7.495 ± 0.591 <sup>a</sup>	6.584 ± 0.508	6.806 ± 0.564 <sup>b</sup>	7.209 ± 0.534
鸣叫频次 Calling frequency	1.495 ± 0.258 <sup>a</sup>	1.101 ± 0.174	1.514 ± 0.291 <sup>b</sup>	1.164 ± 0.177
取食频次 Feeding frequency	1.559 ± 0.248 <sup>a</sup>	1.787 ± 0.279	1.403 ± 0.263 <sup>b</sup>	1.845 ± 0.255
社会行为频次 Social behavior frequency	0.484 ± 0.113 <sup>a</sup>	0.528 ± 0.099	0.514 ± 0.141 <sup>b</sup>	0.500 ± 0.084

a: 同一行中雌性与雄性之间无明显差异 (ONE-WAY ANOVA,  $P > 0.05$ )。b: 同一行中成体与幼体之间无明显差异 (One-Way ANOVA,  $P > 0.05$ )。

a: There is no significant difference between female and male in the same row (One-Way ANOVA,  $P > 0.05$ ). b. There is no significant difference between adult and young in the same row (One-Way ANOVA,  $P > 0.05$ ).

### 3 讨 论

在研究捕食风险对猎物行为的影响时, 实验规模对研究结果有非常重要的影响。将捕食者或它们的气味源与猎物放在非常小的空间内时, 与自然间的实际结果相比, 猎物对捕食风险的反应将会明显增加, 有可能导致实验结果产生巨大的误差。有关捕食风险对啮齿动物行为影响的研究主要在室内进行, 几乎所有发表的结果都表明, 捕食风险明显影响啮齿动物的行为 (Brown et al., 1988; Jedrzejewski and Jedrzejewska, 1993), 但是, 许多结果却无法在野外得到验证 (Lima, 1998)。Wolff and Davis-Born (1997) 在围栏条件下研究了鼬科动物对田鼠行为的影响, 结果表明, 在不同地点有不同的结果。在有些区域, 鼬科动物的存在明显影响田鼠的行为, 而在有些区域, 其影响较小。Jonsson et al. (2000) 在围栏条件下的结果说明, 作为捕食风险, 鼬科动物对两种田鼠 (*Microtus canicaudus* 和 *Clethrionomys glareolus*) 的行为均没有明显的影响。Norrdahl and Korpimaki (1998) 首次在野外无围栏条件下采用人工去除天敌动物的方法对田鼠的行为进行了研究, 发现当捕食风险减小时, 田鼠的活动明显增加, 但是其结果无法排除天敌动物种类对田鼠行为的影响。本项研究中, 实验是在完全自然的条件下进行, 可以排除实验方法对结果的影响。同时, 赤狐气味的增加可以排除其它

动物对高原鼠兔行为的影响, 有利于确定高原鼠兔面临捕食风险时的行为决策, 而 2002 年天敌动物数量的增加, 虽然与 Norrdahl and Korpimaki (1998) 的结果一样, 无法区分天敌动物种类对高原鼠兔行为的影响, 但是提供了在不同捕食风险类型之间的比较, 有利于确定高原鼠兔对不同捕食风险的权衡能力。

动物在从事取食和繁殖等各种活动时, 总要面临被捕食的风险, 因此动物在进化过程中形成了能够估测各种风险的能力, 在不同的活动之间采用相应的分配策略 (Longland and Price, 1991; Kotler et al., 1992; Korpimaki et al., 1996)。在估测捕食风险的过程中, 化学探测 (Chemosensory detection) 是许多啮齿类用于躲避捕食者和发现食物的一种重要手段, 自然选择将会对那些能够辨认或躲避捕食者气味的个体有利, 使它们能够容易发现和确定捕食者, 并通过减少活动、改变活动区域或表现出躲避行为减少被捕食的风险 (Sullivan and Crump, 1984; Sullivan et al., 1990; Lisa and Daly, 2003)。本文的研究结果也表明, 高原鼠兔能够辨别天敌动物的气味, 天敌动物的气味对高原鼠兔的行为有一定程度的影响。在赤狐的气味增加后, 高原鼠兔通过减少移动或采用短距离的移动方式、降低取食活动、增加观察和鸣叫的频次以减少捕食风险, 而且随着时间的推移, 高原鼠兔对天敌动物的气味没有产生明显的适应性。所以, 高原鼠

兔可以通过化学探测确定捕食风险的种类并采用相应的行为决策。

根据捕食风险的时间分配假说, Lima and Bednekoff (1999) 采用模型研究了高风险和低风险两种条件下, 动物反捕食的行为决策, 发现在突然发生的或短暂的高风险条件下, 动物分配于反捕食行为的努力明显增加, 用于取食等活动的时间明显减少, 等风险降低时, 再增加取食和其它活动的分配时间。但是, 当动物始终处于高的风险状态下, 动物分配于反捕食行为的努力明显减弱, 动物为了满足自身能量的需求, 将冒较大的捕食风险, 被迫增加取食的时间分配。而在低的风险条件下, 动物分配于反捕食行为的努力始终维持在一个较低的水平。高原鼠兔的行为调节与模型预测一致。高原鼠兔的取食行为是“啄食式”的(樊乃昌、张道川, 1996), 在此行为格局中, 观察行为本身就是取食行为的组成部分, 因此, 观察频次的增加并不意味着直接减少了高原鼠兔的取食频次。本研究发现, 当捕食风险增加后, 高原鼠兔开始活动时, 在洞口附近有长时间的观察活动, 并且, 在取食过程中延长了观察的时间。边疆晖等(1999)的研究也表明, 高原鼠兔在地表覆盖物增加后将活动集中在洞口附近。因此, 高原鼠兔观察频次的增加和取食频次的减少主要受捕食风险的影响, 捕食风险改变了高原鼠兔的时间分配。同时, 本研究也显示, 在赤狐气味和天敌动物的数量增加后, 高原鼠兔的观察频次都明显增加。但是, 高原鼠兔的鸣叫频次在赤狐气味增加后明显增加, 而在天敌动物数量增加后反而明显减少。许多研究表明, 由于群选择的作用, 动物的警戒行为和鸣叫行为与社群大小有关, 社群越大, 动物用于警戒和鸣叫的时间越少, 而用于取食等活动的时间越多(Randall et al., 2000; McNamara and Houston, 1992; Elgar, 1989)。本项研究中, 2002年, 高原鼠兔在天敌动物数量增加后, 其种群密度也明显降低, 因此观察频次增加与种群密度的降低有直接的关系; 但是, 鸣叫频次却明显减少, 这与已有的报道不同, 说明高原鼠兔的观察与鸣叫除了受到社群大小的影响外, 与天敌动物的数量增加也有一定的关系。观察是动物降低捕食风险的主要方式, 而动物的鸣叫主要起到通讯的功能, 动物只有通过观察发现天敌动物后, 才会有鸣叫行为的发生, 虽然鸣叫增加了自身的捕食风险, 但是也降低了整个家族的捕食风险, 因此, 高原鼠兔在天敌动物气味存在时, 可以通过种群内其它个

体的利它行为增加自身的适合度, 而在天敌动物数量增加后, 高原鼠兔鸣叫频次的降低意味着直接减少了暴露于天敌动物的机会, 采用直接增加存活率的方法扩大自身的适合度(Klemona et al., 1997)。当捕食风险超出高原鼠兔的耐受范围时, 高原鼠兔主要通过扩散行为缓减捕食者的压力。从2002年4月至5月, 在两样方及附近区域, 高原鼠兔的种群密度逐渐降低, 直至无高原鼠兔栖息, 而在没有高原鼠兔分布的区域, 其种群密度逐渐增加, 有些区域内的种群密度达到50只/hm<sup>2</sup>以上, 这一现象在1990年的同一研究区域内也有所发现(魏万红等, 1994), 这表明扩散是高原鼠兔降低捕食风险、保存种群的主要方法, 也反映出高原鼠兔在面对不同的捕食风险时具有不同的行为对策。

#### 参考文献 (References)

- Bian JH, Jing ZC, Fan NC, Zhou WY, 1999. Influence of cover on habitat utilization of plateau pika *Ochotona curzoniae*. Acta Theriol. Sin. 19 (3): 212 - 220 (In Chinese).
- Brown JS, Kotler BP, Smith RJ, Wirtz WO, 1988. The effects of owl predation on the foraging behavior of heteromyid rodents. Oecologia 76: 408 - 415.
- Elgar MA, 1989. Predator vigilance and group size in mammals and birds: a critical review of the empirical evidence. Biol. Rev. 64: 13 - 33.
- Fan NC, Zhang DC, 1996. Foraging behavior of *Ochotona curzoniae* and *Ochotona daurica* and their adaptation to habitat. Acta Theriol. Sin. 16 (1): 48 - 53 (In Chinese).
- Jedrzejewski W, Jedrzejewska B, 1993. Responses of bank voles to the odours of seven species of predators: experimental data and their relevance to natural predator-voles relationships. Oikos 68: 251 - 257.
- 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: 487 - 492.
- Klemona T, Koivula M, Korpimäki E, Norrdahl K, 1997. Small mustelid predation slows population growth of *Microtus* voles: a predator reduction experiment. J. Anim. Ecol. 66: 607 - 614.
- Korpimäki E, Koivunen V, Hakkarainen H, 1996. Microhabitat use and behaviour of voles under weasel and raptor predation risk: predator facilitation? Behav. Ecol. 7: 30 - 34.
- Kotler BP, Blaustein L, Brown JS, 1992. Predation facilitation: the combined effect of snakes and owls on foraging behaviour of gerbils. Ann. Zool. Fenn. 29: 199 - 206.
- Kotler BP, Brown JS, Hasson O, 1991. The specter of predation: factors affecting gerbil foraging behavior and rates of owl predation. Ecology 72: 2 249 - 2 260.
- Lima SL, 1998. Stress and decision making under the risk of predation: recent developments from behavioral, reproductive and ecological perspectives. Adv. Stud. Behav. 27: 215 - 290.
- Lima SL, Bednekoff PA, 1999. The temporal variation in danger drives antipredator behavior: the predation risk allocation hypothesis. Am. Nat. 153 (6): 649 - 659.
- Lima SL, Dill LM, 1990. Behavioural decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. Can. J. Zool. 68: 619 - 640.
- Lisa AL, Daly M, 2003. Effect of predation risk on selectivity in heteromyid rodents. Behav. Proc. 64: 71 - 75.
- Longland WS, Price LM, 1991. Direct observations of owls and heteromyid rodents: can predation risk explain microhabitat use? Ecol-

- ogy 72: 2 261 - 2 273.
- McNamara JM, Houston AI, 1992. Evolutionary stable levels of vigilance as a function of group size. *Anim. Behav.* 43: 641 - 658.
- Norrdahl K, Korpimäki E, 1998. Does mobility or sex of voles affect predation risk by mammalian predators? *Ecology* 79: 226 - 232.
- Randall JA, Boltas DK, 2001. Assessment and defence of solitary kangaroo rats under risk of predation by snakes. *Anim. Behav.* 61: 579 - 587.
- Randall JA, Rogovin KA, Shier DM, 2000. Anti-predator behavior of a social desert rodent: footdrumming and alarm calling in the great gerbil, *Rhombomys opimus*. *Behav. Ecol. Soci.* 48: 110 - 118.
- Sih A, 1992. Prey uncertainty and the balancing of antipredator and feeding needs. *Am. Nat.* 139: 1 052 - 1 069.
- Sih A, 1980. Optimal behaviour: can foragers balance two conflicting demands? *Science* 210: 1 041 - 1 043.
- Smith AT, Smith HJ, Wang XG, Yin XC, Liang JX, 1986. Social behavior of the steppe-dwelling black-lipped pika *Ochotona curzoniæ*. *Acta Theriol. Sin.* 6 (1): 13 - 32.
- Sullivan TP, Crump DR, Sullivan DS, 1990. Comparison of release devices for stoat *Mustela erminea* semiochemicals used as montane vole *Microtus montanus* repellents. *J. Chem. Ecol.* 16: 951 - 957.
- Sullivan TP, Crump DR, 1984. Influence of mustelid scent gland compounds on the suppression of feeding by snowshoe hares *Lepus americanus*. *J. Chem. Ecol.* 10: 1 809 - 1 821.
- Wei WH, Zhou WY, Fan NC, 1994. Habitat selection, feeding and caring for the young of alpine weasels. *Acta Theriol. Sin.* 14 (3): 184 - 188 (In Chinese).
- Wolff JO, Davis-Born R, 1997. Response of gray-tailed voles to odours of a mustelid predator: a field test. *Oikos* 79: 543 - 548.
- Zhou WY, Wei WH, 1994. Study on population dynamic of polecats and its effective factors. *Acta Biologica Plateau Sinica* 12: 161 - 171 (In Chinese).
- Zhou WY, Wei WH, 1995. Activity rhythms and distribution of natal dens for red foxes. *Acta Theriol. Sin.* 15 (4): 267 - 272 (In Chinese).
- 边疆晖, 景增春, 樊乃昌, 周文扬, 1999. 地表覆盖物对高原鼠兔栖息地利用的影响. *兽类学报* 19 (3): 212 - 220.
- 樊乃昌, 张道川, 1996. 高原鼠兔与达乌尔鼠兔的摄食行为及对栖息地适应性的研究. *兽类学报* 16 (1): 48 - 53.
- 魏万红, 周文扬, 樊乃昌, 1994. 香鼬的栖息地选择、觅食和育幼行为. *兽类学报* 14 (3): 184 - 188.
- 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.
- 周文扬, 魏万红, 1995. 赤狐的活动节律与产仔洞穴的选择. *兽类学报* 15 (4): 267 - 272.

www.cnki.net