

捕食风险对高原鼠兔食物大小选择的影响*

边疆晖 周文扬

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁, 810001)

摘要: 文章报道了捕食风险条件下高原鼠兔对食物大小选择的格局。在实验箱中放置艾虎以改变捕食风险水平, 食物按体积大小分为4种食物项目, 并测定各项目摄入率和取食单个食物项目的进食时间, 结果表明, 摄入率与进食时间依食物项目体积的增大而增加。将大食物与小食物项目配对并供高原鼠兔选择时, 食物项目的利用率视环境状况而不同。捕食风险处理中, 小食物利用率依其进食时间的减少而增加, 其程度与所配对的食物项目的摄入率和进食时间有关。在捕食风险的作用下, 高原鼠兔的食物选择格局反映了能量摄取与风险避免间的权衡。

关键词: 高原鼠兔; 捕食风险; 食物选择

中图分类号: Q149 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-1050 (1999) 04-0254-08

80年代起, 捕食风险对动物摄食行为的影响为生态学家所重视, 并被认为是动物摄食活动中的一个重要限制因子^[1~5]。但是, 迄今为止, 这方面的工作主要集中在捕食风险对动物栖息地选择和利用的影响, 而在食物选择方面仅见 Lima 和 Valonc、Limaey 及 Dill 等分别对黑眼雪兔 (*Junce hyemdis*)、灰松鼠 (*Sliarus carolinensis*) 及银大麻哈鱼 (*Oncorhynchus kisutch*) 的研究^[6,8]。对植食性小哺乳动物的工作未见报道。在国内, 这类研究尚属空白。

高原鼠兔 (*Ochotona curzonia*) 主要分布于高寒草甸地区, 为群居植食性小哺乳动物, 食物选择是其摄食活动中的一个重要内容。开展这项研究, 有助于进一步探讨摄食生态学 and 捕食者——猎物系统的相互作用的理论, 还可为有害啮齿动物的管理提供新的理论依据。

植食性小哺乳动物中, 食物摄入率和进食 (handling food) 时间与食物大小有关^[9]。为此, 本文在实验室内, 通过提供不同大小的食物项目以研究捕食风险环境中高原鼠兔对食物选择和利用的格局, 探讨捕食风险对其食物选择的影响。

1 材料与方 法

本项研究于 1997 年 9 月~1998 年 1 月在中国科学院西北高原生物研究所行为生态学实验室内进行。

* 基金项目: 国家科技攻关及科学院重大课题支持

作者简介: 边疆晖, 男, 1964 年 11 月生, 硕士, 主要研究方向: 行为生态学及有害鼠类的生态治理

收稿日期: 1998-09-09, 修回日期: 1999-02-10

高原鼠兔捕于青海湖鸟岛地区，在室内饲养约 1 个月之后，从中选取健康成体为实验动物，并分别记录性别、体重、繁殖状况。艾虎 (*Mustela eversmanni*) 捕于同一地区，作为捕食风险源。

实验在特制实验箱中进行。该实验箱分 3 个区 (图 1)，分别为放置艾虎的风险源区，体积为 $0.8\text{ m} \times 0.2\text{ m} \times 1.0\text{ m}$ ；实验区，体积为 $1.0\text{ m} \times 0.8\text{ m} \times 1.0\text{ m}$ ，高原鼠兔隐蔽的巢箱，体积与风险源区相同。

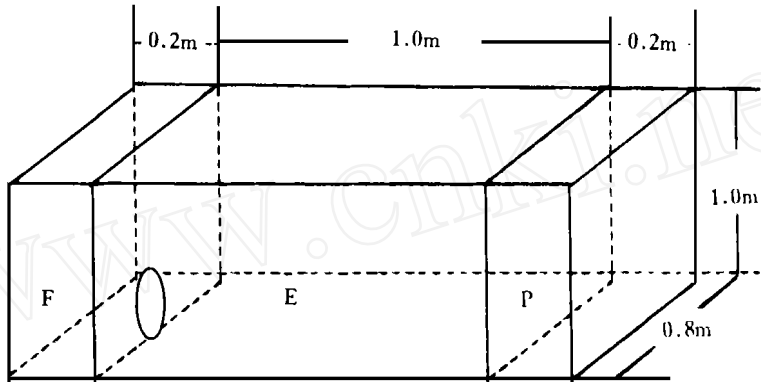


图 1 实验箱示意图

Fig. 1 Design of experimental box

F: 巢箱 Refuge; E: 实验区 Area of experiment; P: 风险源区 Area of risk source

每次实验前，将实验动物放入结构与正式实验箱相似的预备实验箱内适应 1~2 d，再转入实验箱适应约 15 h。以 1 只个体为 1 个样本，同一个体被试次数不超过 10 次，每个实验重复 10~20 次。风险处理方法为：将艾虎放入以铁丝网制成的饲养笼后放置于风险源区，并在与实验区的交接处隔一纱网，以避免实验个体的过度恐惧。实验所用的食物为新鲜胡萝卜，用切丝器处理成长度、粗细均不等的长条，并据此分为大小不同的 4 种食物项目，食物₁：长度为 2.00 cm，直径为 0.30 cm，干重 $8.37 \pm 0.56\text{ mg}$ ；食物₂：长度为 2.00 cm，直径为 0.50 cm，干重 $16.27 \pm 3.30\text{ mg}$ ；食物₃：长度为 4.00 cm，直径为 0.50 cm，干重 $42.00 \pm 0.00\text{ mg}$ ，食物₄：长度为 5.00 cm，直径为 0.50 cm，干重 $45.00 \pm 0.00\text{ mg}$ 。前 3 类食物项目称为小食物，最后 1 类食物项目为大食物。为准确测定摄入量及摄入率，设计了 2 种取食斑块，面积为 $22.00\text{ cm} \times 30.00\text{ cm}$ ，在其上设置 266 个小孔，间距为 1.00 cm。这 2 种取食斑块以小孔直径区分，1 种为 0.25 cm，另 1 种为 0.50 cm，分别用于直径为 0.30 cm 和 0.50 cm 食物。将胡萝卜条插入小孔，使其直立并成聚集状。

由于艾虎对实验个体仅起威慑作用，高原鼠兔对此可能存在适应过程，为确定实验时间，预先观察其完全适应的时间。结果表明在风险源区置入艾虎后 11 h 内，高原鼠兔未出现明显的习惯化现象 ($n = 10$)。因此，将实验时间定为 3 h。

比较不同食物项目的利用性 (食物能量/进食时间, Profitability)，测定实验动物对各食物项目的摄入率。方法为称取需测定的食物项目，并插置于取食斑块上，放入实验区，测定高原鼠兔实际累计取食时间和该时间内的食物消耗量，食物消耗量为放入的食

物量(校正为干重)与取食后的食物量(烘干重)之差;摄入率为食物消耗量与取食时间之比。该参数的测定是在不放入艾虎情况下进行。

同时,统计动物摄入的食物项目个数,累积取食时间与其比为取食单一食物项目所花费的时间,简称为单位进食时间。

将食物、分别 与食物 配对。将配对的 2 个食物项目分别插置于相应的取食斑块上,并排放入实验区。各食物项目干重近似(表 1),且放入量大于其在 3 h 的摄入量。食物组合处理中,捕食风险水平为风险处理(放入艾虎)和对照处理 2 个水平,从而组成 2 × 2 水平的 3 × 2 因子实验。每一组合实验中,测定实验动物对配对食物项目的摄入干重,其相对摄入量为该食物项目的利用率。

表 1 配对食物中各食物项目重量

Table 1 Weight of each food item in matched foods

配对食物 Matched foods	各食物项目量 Weight of each food item		烘干重(克) Dry weight (g)
	风险处理 Risk treatment	对照 Contrast	
	食物项目 vs 食物项目 Food item vs Food item	3.34 ± 0.04 vs 3.33 ± 0.08	2.19 ± 0.19 vs 2.81 ± 0.14
食物项目 vs 食物项目 Food item vs Food item	2.94 ± 0.13 vs 2.87 ± 0.13	3.21 ± 0.01 vs 3.42 ± 0.21	
食物项目 vs 食物项目 Food item vs Food item	3.06 ± 0.09 vs 3.09 ± 0.01	3.02 ± 0.14 vs 3.13 ± 0.11	

设立隐蔽室以观察动物的摄食行为特征。为简化实验过程,仅测定食物与食物配对时的行为。主要测定高原鼠兔取食、警觉和入巢等行为格局的时间分配及出现频次,各实验动物每次测定时间为 10 min。还测定了取食回合时间及其频次。取食回合定义为从开始取食到中断取食而进行其它活动的过程。

在本项研究中,数据多为百分数,做二项分布,故首先进行反正弦转换,使其分布近似于正态分布,再做统计处理。另外,在置信限估计中,若样本数大于 30,因其平均数分布趋于正态分布,故用标准误置信限,以 $X \pm S.E$ 表示,若样本数小于 30,则均数分布趋于 t 分布,故用 $X \pm t \times S.E$ 表示。方差分析模型为固定效应模型,多重比较采用 Duncan 检验法,所有数据均在 stagraphies 5.0 软件上进行统计处理。

2 结果

2.1 高原鼠兔对各食物项目的摄入量及单位进食时间

食物大小对高原鼠兔的摄入量有显著影响 ($F_{3,49} = 3.45$, $P < 0.05$)。摄入量随食物体积的增大而相应增加(表 2),其中,食物 的摄入量显著高于食物 和食物 ($P < 0.05$)。食物大小对单位进食时间也具有类似影响。随食物体积增大,高原鼠兔取食单个食物所花费的时间也相应增加,而且这种变化具有极显著性差异 ($F_{3,59} = 64.5$, $P < 0.01$)。其中,摄取食物 和 的时间均显著低于其他食物项目 ($P < 0.05$),前二者间也存在显著差异 ($P < 0.05$)。表明,大食物的摄入量与单位进食时间大于小食物。

2.2 捕食风险对高原鼠兔摄食行为特征的影响

捕食风险水平增大, 高原鼠兔把更多的时间用于防御 (表 3)。在取食过程中, 分配于警觉的时间显著高于对照 ($t = 4.94$, $P < 0.01$), 警觉频次则显著低于对照 ($t = 2.69$, $P < 0.05$)。表明, 高原鼠兔长期处于警觉状态。相反, 分配于取食的时间显著低于对照 ($t = 4.95$, $P < 0.01$)。因此, 暴露艾虎后, 高原鼠兔的行为目标不是最大程度的摄取能量, 而是有效地防御被捕食, 降低捕食风险。从入巢时间分配上也可说明此种现象。在未暴露艾虎时, 若周围环境有异常声响, 实验动物则迅速返回巢箱, 约 3 ~ 4 min 后, 又出来活动。暴露艾虎后, 则频频在实验区活动, 或四处寻觅可逃离的出处, 或向上跳跃, 企图逃出实验箱, 使入巢时间显著低于对照处理 ($t = 2.85$, $P < 0.01$)。这种现象只有在实验箱中才出现。

表 2 高原鼠兔对各食物项目的摄入率及单位进食时间

Table 2 Intake rates and time spent on handling individual of food item for plateau pikas

参数 Parameters	食物 Food item	食物 Food item	食物 Food item	食物 Food item
摄入率 Intake rates (mg/ min)	158.8 ±80.02 (16)	166.38 ±0.02 (13)	198.82 ±0.04 (11)	203.77 ±0.03 (13)
单位进食时间 Time handling individual of food item (min/ indivi)	0.04 ±0.01 (18)	0.11 ±0.02 (16)	0.22 ±0.05 (13)	0.24 ±0.03 (16)

括号内值为样本数 Datum in parentheses indicate sample sizes

表 3 捕食风险处理条件下高原鼠兔摄食行为的特征

Table 3 Characteristics of foraging behavior of plateau pikas under predation risk treatment

处理 Treatments	摄食活动中各行为格局的时间分配比重 Proportions of time spent on predominant behavior in foraging activities				行为频次 Frequencies of behavior (No/ min)	
	警觉 Vigilance	取食 Feeding	入巢 Into refuge	取食回程 Bout of feeding	警觉 Vigilance	取食期间的观察 Scan in feeding activity
风险处理 Risk treatment	55.50 ±17.29 (12)	11.90 ±5.66 (12)	22.56 ±17.21 (12)	0.16 ±0.03 (12)	1.23 ±0.97 (12)	19.16 ±10.57 (12)
对照 Contrast	10.35 ±7.45 (10)	30.14 ±5.35 (10)	49.48 ±9.74 (10)	0.52 ±0.07 (10)	6.18 ±4.41 (10)	6.24 ±2.10 (10)
T 测验	$t = 4.935$	$t = 4.590$	$t = 2.849$	$t = 4.89$	$t = 2.69$	$t = 2.414$
T Test	$P < 0.001$	$P < 0.01$	$P < 0.01$	$P < 0.01$	$P < 0.05$	$P < 0.05$

时间分配比重值为反正旋转换值 The datum give means of arcsin transformation for the proportion of time; 括号中的数据为样本数 The datum in the parentheses indicate sizes of samples

高原鼠兔取食时, 由于需低头采食和咀嚼、加工食物, 此刻最易遭致捕食者攻击。因此, 高原鼠兔把取食过程分割成低头采食与抬头观察的连续过程。从表 3 可知, 当实验动物暴露于捕食者时, 这种取食期间的抬头观察行为频次显著高于对照处理 ($t = 4.89$, $P < 0.05$); 取食回合时间也显著降低 ($t = 4.89$, $P < 0.01$)。这对于在取食过程中最大程度降低捕食风险有重要作用。

这种行为的出现频次与所利用的食物项目有密切关系 (表 4)。取食小食物时的抬头观察频次显著高于大食物 ($F_{1,44} = 13.84$, $P < 0.01$), 其中, 在风险处理中, 取食食物的频次显著高于其它处理组合中的频次 ($F_{1,44} = 8.03$, $P < 0.01$)。在取食回合方

面, 结果相似, 取食小食物时, 其取食回合频次显著大于大食物 ($F_{1,44} = 4.06$, $P < 0.05$)。说明, 取食期间的抬头观察频次和取食回合频次的变化与所取食的食物项目有关, 取食小食物能更有利于防御捕食者。

表4 高原鼠兔摄食行为特征与食物项目的关系

Table 4 Relation of the food item sizes and characteristics of foraging behavior for plateau pikas

处理 Treatments	取食回程频次 Frequency of feeding bout (No/ min)		取食间观察频次 Frequency of scan in feeding activity (No/ min)	
	食物 Food item	食物 Food item	食物 Food item	食物 Food item
风险处理 Risk treatment	7.17 ±4.89 (n = 12)	2.01 ±1.82 (n = 12)	21.63 ±10.82 (n = 12)	2.45 ±2.42 (n = 12)
对照 Contrast	2.51 ±1.91 (n = 10)	2.05 ±1.48 (n = 10)	6.56 ±3.56 (n = 10)	3.93 ±3.10 (n = 10)

括号内值为样本数 Datum in parentheses indicate sample sizes

2.3 捕食风险对高原鼠兔食物选择的影响

在实验区, 放入不同大小的配对食物项目时, 高原鼠兔面临两种选择: 或最大程度地摄取能量, 更多地取食摄入率高的大食物; 或以减少能量摄取为代价, 取食有利于防御但摄入率低的小食物。从图2可知, 高原鼠兔视当前风险状况, 对所配对的2个食物项目均有不同程度的利用。在捕食风险处理中, 食物越小, 利用率越大。这种变化与其单位进食时间有关, 食物项目的单位进食时间越少, 该食物的利用率越大, 反映了动物在高风险环境中对安全的权衡; 对照则相反, 随摄入率的增加而增加, 表明了较安全环境中对能量的权衡。此外, 在配对食物中, 若两个食物项目分别在摄入率和单位进食时间上存在显著差异时, 处理条件下的食物利用率与对照相比变化较大。如, 食物项目 的进食时间及摄入率显著低于食物 , 食物 与食物 之间无显著差异; 因而表现为食物 的利用率与对照相比变化最大, 分别为 70.42% 和 41.70%, 而食物 与对照基本相同, 分别为 55.00% 和 52.56%, 反映了不同风险环境中这2个因子对食物选择的影响程度。方差分析结果显示, 捕食风险对鼠兔的食物选择有显著影响 ($F_{1,55} = 6.81$, $P < 0.05$)。

上述结果表明, 捕食风险水平增大时, 高原鼠兔并未采用能量最大化摄食策略, 而是采用取食的同时最大程度地降低捕食风险的对策。

3 讨论

本文结果表明, 捕食风险影响高原鼠兔的食物选择。

存在捕食风险制约性食物选择的主要原因是警觉行为与取食行为存在相互冲突。高原鼠兔栖息于开阔生境, 在捕食压力的作用下, 采用一种取食过程中频繁抬头观察的行为格局。自然界中, 动物进行摄食活动不仅要摄取能量, 而且要防御被更高营养级物种捕食。因此, 高原鼠兔的这种抬头观察行为对取食时防御被捕食有重要意义。随捕食风险增大, 取食期间的抬头观察频次也相应增加, 且与食物项目有密切关系。这是由高原

鼠兔取食活动和单位进食时间所决定的。

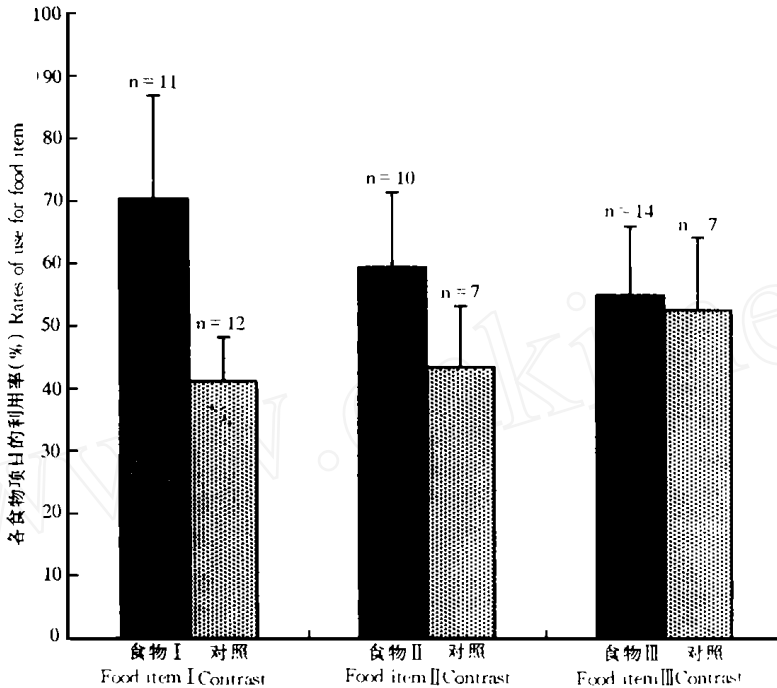


图 2 捕食风险处理对高原鼠兔食物选择的影响

Fig. 2 Effects of predation risk treatment on diet selection of plateau pikas

高原鼠兔取食活动大体可分为：刈割、咀嚼和吞咽等三部分。一般而言，食物摄入率由刈割率和咀嚼率所决定。而咀嚼率又是由送入口中的食物量所决定，同时，刈割和咀嚼活动不可能同时发生。因此，食物体积小，咀嚼率降低。为维持一定的摄入率，需加快刈割率，必然相应增加从地面刈断食物的次数。显然，取食小食物则有助于高原鼠兔取食间的观察行为，使其取食期间的观察频次增大；食物大，则相反。

高原鼠兔对小食物一般采用“啄食”方式，所需时间很短。取食大食物时，则需侧低头、从食物底部刈断后衔在口中徐徐送入口内咀嚼，这种与地面成锐角的侧低头行为对防御被捕食极为不利，且取食每一食物所花费的时间较大，咀嚼对耳膜造成的震动也会影响其防御能力，从而遭受的风险较大。

可见，捕食风险增大时，取食小食物能更有利于防御捕食者。对此，Lawrence 和 Metcalfe 也持相同论点^[10,11]，他们对画眉 (*Turdus merula*) 和矶鹬 (*Calidris maritima*) 的研究表明，取食小体积食物时，其观察频次高于体积较大食物，因此认为，随食物项目的取食难度性增加，同一时间内完成取食和防御任务的困难性也随之增加。但是，在食物摄入率方面，Gross 等认为^[9]，植食性动物的食物摄入率是食物本身大小的渐进函数。我们的结果表明，4 种食物类型的摄入率与食物体积有关，小食物的摄入率低于大食物。

当实验区存在 2 种不同大小食物项目时，按一些摄食理论的预测^[12,13]，高原鼠兔应选择大食物，因为大食物的利用性高于小食物。可是，在捕食风险的作用下，这种食

物选择格局不利于防御捕食者。但是,若仅取食小食物,则有可能面临饥饿风险大于捕食风险的窘况。基于这种冲突,在捕食风险环境中,高原鼠兔在更多地利用小食物的同时,取食一定数量的大食物。该行为决策反映了高原鼠兔对能量摄取与降低捕食风险间的权衡。表明,在捕食风险影响下,高原鼠兔对食物项目的选择和利用不再取决于食物有利性,而是受有利性与取食该项目所承受风险的共同作用,捕食风险是高原鼠兔食物选择的一个限制因子。Dill 和 Fraser 对银大麻哈鱼的研究表明,风险增大后,它不再向前游动捕获猎物,从而降低了对利用性高的食物项目的选择^[8]。Lima 的工作也表明,当集群数降低时,黑眼雪鹀对利用性小的食物项目利用率增大^[7]。

因此,在风险存在的状况下,动物更乐意取食有利于防御行为的食物项目,其行为目标不再是能量的最大摄取,而是保证其相对最大适合度。为此,在进行摄食生态学的研究中,应把捕食风险考虑为一个重要的限制因子。

本文仅探讨了在同种食物中,捕食风险对高原鼠兔食物大小选择的影响。自然状况下,由于更多地涉及到对不同食物种类的选择,情况可能更为复杂,也更可能有助于认识摄食生态学中的一些理论问题,但这有待于进一步的研究。

致谢 成文过程中,承蒙刘季科教授提出宝贵意见,在此表示感谢。

参 考 文 献

- [1] Brown J S. Patch use as an indicator of habitat preference, predation risk and competition [J]. *Behav Ecol Sociobiol*, 1989, 22: 37~47.
- [2] Brown J S, Kolter B P, Simth R J, Willam O W. The effects of owl predation on the foraging behavior of heteromyid rodents [J]. *Oecological*, 1988, 76: 408~415.
- [3] Lima S L, Dill L M. Behavioral decision made under the risk of predation: a review and prospectus [J]. *Can J Zool*, 1990, 68: 619~640.
- [4] Dill L M. Animal decision making and its ecological consequences: the future of aquatic ecology and behavior [J]. *Can J Zool*, 1986, 65: 803~811.
- [5] Nonace P, Dill L M. Mortality risk vs. Food quality trade-off in a common currency: ant patch preferences [J]. *Ecol*, 1990, 71: 1886~1892.
- [6] Lima S L, Valone T J. Influence of predation risk on diet selection: a simple example in the gray squirrel [J]. *Anim Behav*, 1986, 34: 536~544.
- [7] Lima S L. Vigilance and diet selection: a simple example in the dark-eyed junco [J]. *Can J Zool*, 1988, 66: 593~596.
- [8] Dill L M, Fraser A H J. Risk of predation and the feeding behavior of juvenil coho salman (*Oncorhynchus kisutch*) [J]. *Behav Ecol Sociobiol*, 1984, 16: 65~71.
- [9] Gross J E, Shipley L A, Hobbs N T, Spalinger D E, Wunder B A. Foraging by herbivores in food-concentrated patches: test of a mechanistic model of functional response [J]. *Ecology*, 1993, 74: 778~791.
- [10] Lawrence E S. Vigilance during 'easy' and 'difficult' foraging tasks [J]. *Anim Behav*, 1985, 33: 1373~1375.
- [11] Metcalfe N B. The effect of habitat on the vigilance of shorebirds: is visibility important [J]? *Anim Behav*, 1984, 32: 981~985.
- [12] Krebs J R, Erichsen J T, Webber M J, Charnov E L. Optimal prey selection in the great tit (*Parus major*) [J].

Anim Behav, 1977, 25: 30~38.

[13] Stephens D W, Krebs J R. Foraging theory [M]. Prince University. Princeton. NJ. 1986.

INFLUENCE OF PREDATION RISK ON SELECTION OF FOOD SIZES FOR PLATEAU PIKAS

BIAN Jianghui ZHOU Wenyang

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

Abstract : The patterns of selection of food sizes for plateau pikas under predation risk circumstances were demonstrated. Risk of predation was manipulated by introducing predator (*Mustela eversmanni*) to experimental box in the laboratory. Food items were divided into four types based on their sizes. Intake rates and time spent on handling individual of food items were measured. The results show both of them significantly increase as sizes of food increase ($F_{3,45} = 3.45$, $P < 0.01$; $F_{3,59} = 6.45$, $P < 0.01$). When we match the largest food item with other smaller food items respectively and present matched food items to plateau pikas, the patterns of selection for food items change as the current environment change. Under risky environment, rates of use for smaller food items which are lower intake rates and are beneficial to defend predator increase with decrease in sizes of the food ($F_{1,55} = 6.81$, $P < 0.05$), reflecting the trade-off between gaining energy and avoiding risk of predation. These results suggest that the predicate of optimal diet theory is not expected when plateau pikas feed under risky circumstance.

Key words : Plateau pikas (*Ochotona curzonia*); Risk of predation; Selection of food