相关风险因子对高原鼠兔摄食行为的影响

边疆晖　景增春

（中国科学院西北高原生物研究所，西宁，810001）

刘季科 *

（浙江大学生命科学院，杭州，310012）

摘要：研究了捕食风险环境中集群和洞口距离对高原鼠兔摄食行为的影响。结果表明，集群数量的增加不仅降低了警觉行为，同时也减少了摄食行为，在高风险环境中，集群为 1 时的取食行为强度最大，低风险环境中，为 0 时最大。警觉行为主要出现在距洞口 2 m 的范围内，其行为强度与洞口距离呈负相关，当洞口距离大于 3 m 时，风险处理区的高原鼠兔几乎无警觉行为出现，且该处理区的取食区域几乎压缩在洞口旁。研究结果表明，在捕食风险环境中，高原鼠兔摄食行为与集群和洞口距离之间具有复杂的关系，其行为决策反映了降低风险与摄取食物间的权衡，行为目标是在降低捕食风险的同时尽可能地取食食物。

关键词：捕食风险；高原鼠兔；集群；洞口距离

中图分类号：Q958.12　　**文献标识码：**A　　**文章编号：**1000－1050（2001）03－0187－08

动物摄食时，不仅要消耗食物，同时还要警觉，防止被食。警觉程度依赖于环境特征和能量需求。大量研究表明，捕食风险增大时，动物降低食物摄取率和活动时间，增加警觉行为的时间分配和频次[1,2]。但是，对大多数动物而言，这两种行为相互冲突，不可能同时发生。因此，在捕食风险环境中，为了维持生存与繁殖，动物必须在摄取食物与防御捕食之间做出权衡。

有关研究主要涉及警觉行为的一般模式及其与风险相关因子之间的关系，研究对象主要为鸟类[3～6]和有蹄类[7,8]，对植食性小哺乳动物的研究仅见 Carey 和 Morre 对黄腹旱獭（*Marmota flaviventris*）的工作[9]；而捕食风险对摄食行为影响的研究主要集中于取食效率和食物斑块选择[10,11]。以调控捕食风险为手段，研究捕食风险环境中植食性小哺乳动物的摄食行为与风险相关因子的工作未见报道。

高原鼠兔（*Ochotona curzoniae*）主要分布于高寒草甸地区，栖息于开阔生境，属具家庭结构且社群成员相对稳定的群居性的小哺乳动物。本文通过人为增加地表覆盖物以研究捕食风险环境下高原鼠兔的取食（feeding）和警觉行为与集群及洞口距离间的相互关系，旨在进一步探讨高原鼠兔在捕食风险环境下的摄食（foraging）行为。

1　材料与方法

基金项目：中国科学院重大项目（KS85－110）资助

作者简介：边疆晖（1964－），男，硕士，主要从事行为生态学及有害鼠类的生态治理研究.

收稿日期：2000－11－14；修回日期：2001－02－09

* 通讯作者

1.1 研究地点

本项研究于 1994 年 4 ~ 9 月在青海湖鸟岛地区进行。该地区的自然状况已有报道[12]。样地位于距鸟岛 20 km 的布哈河一级阶地，植被属矮嵩草草甸，总盖度为 30% ~ 40%，草层高度为 4 ~ 6 cm，为高原鼠兔自然栖息地。小型哺乳动物的主要捕食者为艾虎（*Mustela eversmanni*）、香鼬（*M. altaica*）和大 （*Beto hemilasius*）等。

1.2 实验设计

在直径分别为 20.00 m、28.30 m 和 34.60 m 的 3 个同心圆样区上（图 1 - b），通过在地面竖立不同密度和组合的覆盖物（0.08 ~ 0.10 m × 0.25 ~ 0.30 m 铁板和 0.30 m × 0.30 m 木板）以调控捕食风险（图 1 - a）。覆盖物处理分为 3 种（图 1 - a，b）：A 处理为内圆区放置 1 200 个木板，彼此间的间距为 0.7 m，呈格阵，并将 800 余个铁板穿插其中。处理后的地表总盖度提高至 45% ~ 65%。B 处理分别在直径为 20.00 m 和 28.30 m 的两个同心圆所围成的环行条带区域进行，以格阵放置 1 200 余个单一铁板，间距为 1 m。处理后的总盖度提高至 35% ~ 45%。C 处理在环绕 B 处理的环行条带区域进行，该处理为零处理。3 种处理的样方面积均为 1/8 hm^2。实验设计详情见边疆晖等[13]。

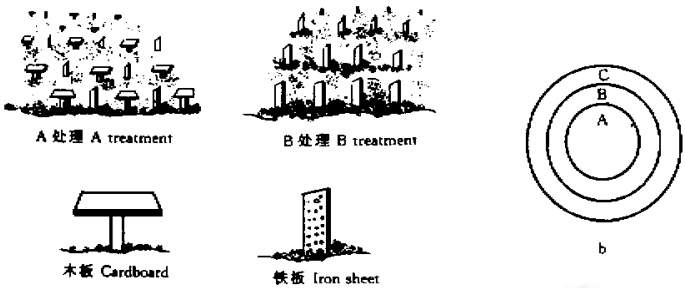

图 1 实验设计

Fig. 1 Design of experiment

a：覆盖物设计及处理 Design and treatment of cover；b：实验区设计 Design of experimental area

A：A 处理 A treatment；B：B 处理 B treatment；C：C 处理 C treatment

1.3 行为观察与测定

采用绳套活捕法捕捉高原鼠兔，记录性别、年龄、体重及繁殖状况，并用耳环标记法标记后于捕获点释放。

正式实验于处理后第 4 d 进行。观察者在距样地 30 m 左右的隐蔽观察站观测。观察时间为每日 08：30 ~ 11：00 和 16：30 ~ 19：00。

对各成体和亚成体目标动物的行为观测时间为 20 min，每隔 1 min 记录 1 次目标动物所发生的行为模式，同时测定与最近洞口间的距离（以覆盖物间距估计）和集群数（目标动物 2 m 范围内的鼠兔数，幼体不计）。

高原鼠兔的摄食行为方式主要有 4 种行为模式组成，定义如下：警戒（alert）：后足站立，前足放置胸前，颈部朝前上方伸直。观察（observation）：前肢支撑地面，后肢及臀部着地，颈部朝前上方伸，并不时转动。取食（feeding）：采食、咀嚼及吞咽过程。

移动（movement）：在非社会行为活动中，为觅食食物从某一地点向另一地点的简单移动。处理前后分别测定上述参数。

行为强度定义为 20 min 取样时间内所出现的该行为次数的百分比。

为便于统计，处理数据时将洞口距离划分 4 个范围，分别为：0.00 ~ 1.00 m，1.10 ~ 2.00 m，2.10 ~ 3.00 m，> 3.00 m；将集群划分为 0 只、1 只、≥2 只等 3 个水平。在摄食行为模式中，因为警戒和观察都用于防御捕食者，故在统计时将二者合并，计为警觉行为。

1.4　数据统计

在本项研究中，行为强度数据为百分数，做二项分布，故首先进行反正弦转换，使其近似于正态分布，再做统计处理。图中数据均为反正弦转换值。另外，在置信限估计中，如样本数大于 30，因其平均数分布趋于正态分布，故用标准误计置信限，以 $X \pm S.E$ 表示，如样本数小于 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。所有数据均在 stagraphies 5.0 软件上进行。

2　结果

2.1　捕食风险对高原鼠兔摄食行为的影响

从图 2 中可看出，A、B、C 处理区的摄食行为强度依次增加，分别为 28.34 ± 4.05、30.07 ± 6.30 和 36.34 ± 2.06，方差分析结果表明，这种变化具有显著性差异（$F_{2,67} = 3.85$，$P < 0.01$）。警觉强度的变化恰恰相反，依次减少（图 2），分别为 32.97 ± 6.66、22.56 ± 5.21 和 22.05 ± 1.87，也具显著效应（$F_{2,67} = 5.97$，$P < 0.01$）。表明，增加地表覆盖物后，导致高原鼠兔视觉环境复杂，捕食风险水平增加，使其将更多的时间用于观察周围环境和防御捕食者，从而相应减少其取食时间。显然，所增加的警觉行为是以减少摄食行为为代价。

2.2　集群对高原鼠兔摄食行为的效应

从图 3 可看出，警觉行为强度随集群数量的增加而降低。高原鼠兔单独取食时的平均警觉行为强度为 16.78 ± 1.70，旁边有 1 个个体时为 11.87 ± 1.43，至少有 2 个个体时为 3.60 ± 0.81，双因子方差分析结果显示，集群主效应具有显著性差异（$F_{2,201} = 24.33$，$P < 0.01$）。

集群与高原鼠兔取食强度间的关系较复杂。单独取食时的平均取食强度为 18.82 ± 1.43，附近有 1 个体时为 16.50 ± 1.29，多于 2 只时为 7.39 ± 1.21， 该变化具有显著性差异（$F_{2,201} = 19.17$，$P < 0.01$）。表明，就集群对取食行为强度的主效应而言，取食强度随集群数量的增加而降低。但是，集群作为陆栖脊椎动物所普遍采用的防御对策，在捕食风险环境中，对取食强度也有正效应。从图 3 可看出，低风险时（C 处理），集群为 0 时的取食强度最高，为 26.04 ± 3.91。高风险（A 处理）为 1 时最高，为 17.28 ± 6.47。B 处理中，集群为 0 和 1 时的取食强度基本相同。方差分析结果显示，风险与集群的交互作用呈显著水平（$F_{4,201} = 2.08$，$P < 0.05$）。表明，高原鼠兔在摄食活动中，能依据环境的风险状况，选择不同大小的集群。

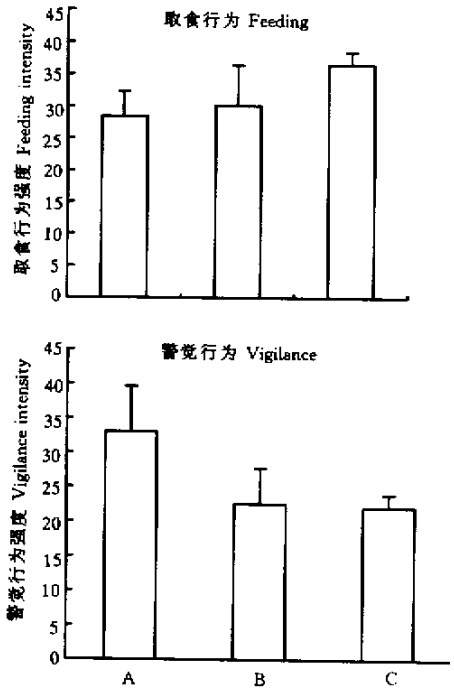

图 2 捕食风险处理对高原鼠兔取食和警觉行为的影响

Fig.2 Influences of predation risk treatment on plateau pikas feeding and vigilance

A：A 处理 A treatment（$n = 20$）；

B：B 处理 B treatment（$n = 14$）；

C：C 处理 C treatment（$n = 36$）

2.3 洞口距离对高原鼠兔摄食行为的效应

从图 4 看出，警觉行为强度主要发生在离洞口 2 m 的范围内，且随洞口距离的增加而降低，其中，1 m 范围内的平均行为强度为 21.19 ± 1.65，2 m 范围内为 5.94 ± 0.98，其余依次分别为 0.86 ± 1.05 和 1.35 ± 0.68，洞口距离主效应具有显著性差异（$F_{3,268} = 81.92$，$P < 0.01$）。另外，在捕食风险环境中（图 4），动物远离洞口 3 m 以外的区域活动时，A、B 处理区几乎不出现警觉行为；而在低风险区，警觉行为则时有出现，这种风险与洞口距离的交互作用呈极显著性（$F_{6,268} = 5.75$，$P < 0.01$）。

高原鼠兔的取食行为也受到其距洞口距离远近的影响。离洞口越远，取食行为强度越低（图 4）。方差分析表明，洞口距离对取食行为的主效应具显著性差异（$F_{3,268} = 50.20$，$P < 0.01$）。为进一步测定每一距离范围内捕食风险对不同处理下的取食行为的影响，采用单因子方差分析，结果表明，在 0.00 ~ 1.00 m 范围内，3 种处理对取食行为强度无显著影响（$F_{2,67} = 0.54$，$P > 0.05$）。可是，在 1.10 ~ 2.00 m 和 ≥ 3 m 范围内，A、B 处理的取食行为强度低于 C 处理；且处理间具有显著性差异（$F_{2,67} = 3.14$，$P < 0.05$；$F_{2,67} = 6.63$，$P < 0.01$）。表明，风险处理区的高原鼠兔取食区域几乎集中在洞口附近，而低风险区的取食区域相对较为均匀。

3 讨论

本项研究结果表明，捕食风险和风险相关因子均影响高原鼠兔摄食行为。

自然界中，从事摄食活动的动物不仅要摄取能量，而且要防御被更高营养级物种捕食。但是，大多数动物中，这两种行为不可能同时发生。高原鼠兔也是如此。它在取食时，必须低头刈割食物，之后，徐徐送入口内咀嚼。因此，就其相互冲突性而言，二者在行为表现上呈此消彼长的趋势（图 2）。

本文中，风险相关因子有 2 种，集群数量和洞口距离。一般认为，集群的防御作用为警觉效应和社会性逃遁策略。对警觉行为的防御功能的研究表明，随集群数量增加，个体警觉时间相应减少[5,6,9,14,15]。这与本项研究结果吻合。但是，取食行为并非如此，集群中的个体在取食时，并没有因警觉行为的减少而增加其取食强度，而是随集群数量

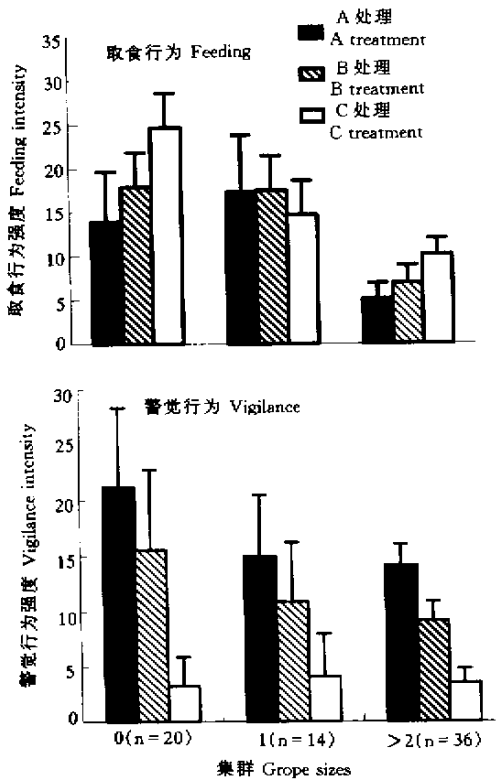

图 3　捕食风险处理和集群对高原鼠兔取食和警觉行为的影响

Fig. 3　Influences of predation risk treatment and group sizes on plateau pikas feeding and vigilance

的增加而减少。集群对这两种行为的作用反映了一个问题的两个方面：其一，社群动物中的集群不仅增加了防御捕食者的能力，而且还可相应减少个体用于警觉的时间；其二，对以家庭为主要生活方式的高原鼠兔而言，集群数量的增加会导致社会行为如玩耍、亲昵等活动的频频出现，影响摄食活动。因此，在捕食风险环境中，高原鼠兔在取食活动中对集群数量选择存在 2 种对策：或选择小集群，增加取食；或选择大集群，降低风险。本文结果表明，风险较低时，附近无其它同伴时的取食行为强度最高，风险较高时，附近有一只鼠兔时的取食强度最高。反映了高原鼠兔在最大限度降低捕食风险的同时尽可能多的取食食物的权衡对策。

由于捕食者更易发现较大数量的集群，集群的显目性也会限制集群数量。因此，高原鼠兔对集群数量的选择还可能反映了对预警功能（early warning function）与集群显目性间的权衡。那么，在动物的社群生活与反捕食活动中，应选择多大的集群数量最为有利？Pulliam 在“关于动物群居的好处”一文中指出，当鸟群数量超过一个阈值时，就会丧失尽早发现捕食者的作用，并且可能会增加种内对食物资源的利用性竞争（exploitation competition）和干扰性竞争（interference competition），同时，也更易被捕食者发现[6]。因此，集群大小应随环境状态不同而不同，且应存在一定范围。在本研究中，由于只划分了 3 个等级，关于风险与集群更详尽的关系有待进一步研究。

高原鼠兔的警觉行为与洞口距离的关系也反映了复杂的防御对策。本文结果揭示，高原鼠兔的警觉行为随离洞口距离的增加而减少。这与以往的一些研究结果截然相反。Barnard 和 Carco 等对鸟的研究表明，动物的观察频次与隐蔽所距离呈正相关[3,16]。作者认为，这种差异可能与动物的反捕食特征和一旦与捕食者相遇后成功逃逸的能力有关。高原鼠兔栖息于开阔生境，主要是通过警觉行为和逃避以减低捕食风险。出洞活动时，首先将头部徐徐探出洞外，窥视许久，然后在洞口旁再做观察，方离开洞口活动，若发现不明物体或异常声响时，或旋即后足站立，引颈注视；或即刻逃回洞口旁观察。采取何种对策主要取决于离开隐蔽所的距离和环境中的风险状况。据作者观察，在洞口活动的高原鼠兔可与人保持 4 ~ 6 m 的距离，在该距离之外，高原鼠兔处于警戒状态，若试图进一步接近，则迅疾窜入洞道。而离开洞口后该距离扩大为 10 m 以上。Dill 和 Houtman 对灰松鼠（*Sciurus carolinensis*）遭致捕食者攻击的起始逃跑距离与隐蔽所距离间关

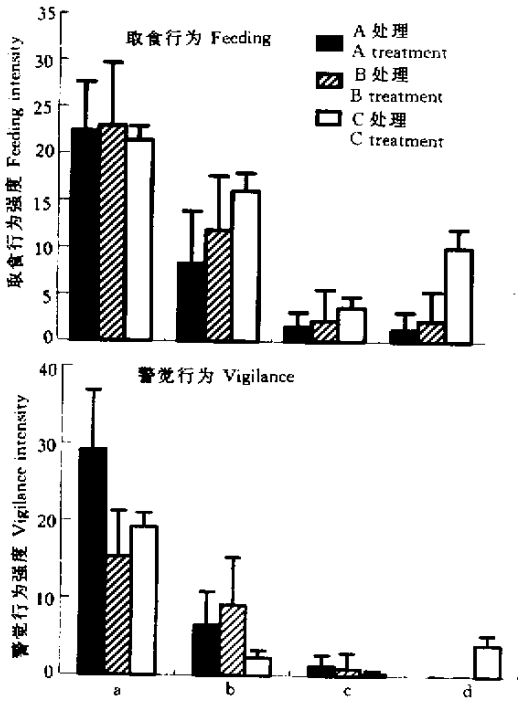

图 4 捕食风险处理和洞口距离对高原鼠兔取食和警觉行为的影响

Fig.4 Influences of predation risk treatment and distance to refuge on plateau pikas feeding and vigilance

a：0.00～1.00 m；b：1.10～2.00 m；c：2.10～3.00 m；d：>3.00 m

系的研究表明，二者呈正相关关系[17]。由此暗示，就高原鼠兔察觉捕食者后成功逃匿的能力而言，可能在洞口距离中存在一个随风险变化而变化的临界值，某一风险水平上，若离开洞口的距离小于该值，高原鼠兔就能通过频频观察以尽早发现和成功逃避捕食者，此时的警觉行为的预警功能便能充分发挥其作用。但是，若超过该临界值时，即是发现捕食者后，却仍无法逃匿，那么，警觉的预警功能就丧失殆尽，就会表现为不再以通过早期观察来确定危险是否真实存在，而首先是逃回洞口，从而表现为高原鼠兔的警觉行为随洞口距离的增加而减少，并且在远离洞口 3 m 以外的区域中，A、B 处理区几乎不出现警觉行为；C 处理则时有出现，反映了风险环境中成功逃回洞道的概率与预警功能有效性之间的权衡。其次，这还可能与食物摄取有关。远距离取食时，若减少警觉时间、增加食物摄取（此时的食物条件较好），从整体看，减少了暴露于捕食者的时间，并在最短时间内满足对食物的最低需求。观察中发现，远离洞口时，处理区的高原鼠兔往往急促采食，须臾，迅速逃回洞口旁警戒。Lima 对松鼠（*Passer domesticus*）的警觉行为与离隐蔽所距离间的关系的研究中，也取得类似结果[18]，并通过建立警觉与风险相关因子关系的模型，从理论上证实了这种现象的可能性[5]。

高原鼠兔属穴居动物，由于频繁地出入洞口和挖掘取食，使洞口旁的食物种类和丰富度低于洞口外，另外，高原鼠兔的取食区域主要集中在离洞口 2 m 的范围内，且随风险变化而变化，因此，洞口和取食位点间的距离是其调控风险的一个重要因子。

高原鼠兔离开洞口取食时面临如下冲突：或者在洞口附近取食，但同时也在一定程度上降低了对能量的摄取；或者远离洞口以增加食物摄取，但也面临较大风险。在野外观察时，由于距目标动物较远（约 30 m 左右），仅凭望远镜（8×40）无法准确确定目标动物摄取的食物种类及食物量，因而无法定量阐述其行为决策。但是，从结果中仍可看出，高风险时，高原鼠兔权衡更多的是自身安全，取食区域几乎集中于洞口旁，风险低时，趋于远离洞口取食。其实，从权衡角度看，这 2 种选择的本质是一样的，反映了能量与风险对适合度影响间的相互作用。

综上所述，在捕食风险环境中，高原鼠兔摄食行为和集群与洞口距离之间具有复杂

的关系，其行为决策反映了降低风险与取食食物间的权衡，行为目标是在降低捕食风险的同时尽可能地取食食物。

致谢：本项研究得到樊乃昌教授的大力支持，在此表示感谢。

参考文献：

[1] Hughes J J，Ward D ，Perrin M R.Predation risk and competition affect habitat selection and activity of namib gerbils [J]. *Ecology*，1994，75∶1397 – 1405.

[2] Brown J S.Patch use as an indicator of habitat preference，predation risk and competition [J] . *Behav Ecol Sociobio l*，1988，22∶37 – 47.

[3] Barnard C J. Flock feeding and time budgets in the house sparrow (*Passer domesticus*) [J] . *Anim Behav*，1980，28∶5 – 309.

[4] Burger A.Foraging behavior of lesser sheathbills *Chionis minor* exploiting invertebrates on a sub – Antarctic Island [J]. *Oecologia*，1982，52∶236 – 245.

[5] Lima S L. Vigilance while feeding and its relation to the risk of predation [J]. *J Theor Biol*，1987，124∶303 – 316.

[6] Pulliam H R.On the advantages of flocking [J] . *J Theor Biol*，1973，38∶419 – 422.

[7] Jarman P J. The social organization of antelope in relation to their ecology [J] . *Behaviour*，1974，48∶215 – 267.

[8] Underwood R. Vigilancebehavior in grazing African antelopes [J] . *Behaviour*，1982，79∶81 – 107.

[9] CareyH V，Morre P.Foraging and predation risk in yellow – bellied marmots [J] . *Am Midl Nat*，1986，116∶267 – 275.

[10] Lima S L. Maximizing feeding efficiency and minimizing time exposed to predators∶a trade – off in the black – capped chickadee [J] . *Oecologia*，1985，66∶60 – 67.

[11] Kotle B P，Brown J S，Hasson O.Factors affecting gerbil foraging behavior and rates of owl predation [J] . *Ecology*，1991，72∶2249 – 2260.

[12] **边疆晖，樊乃昌，景增春，张道川. 高原鼠兔和甘肃鼠兔摄食行为及其对栖息地的适应性的研究** [A] . **纪念陈祯教授诞辰 100 周年论文集** [C]. **北京：科学出版社，**1994，403 – 408.

[13] **边疆晖，景增春，樊乃昌，周文扬. 地表覆盖物对高原鼠兔栖息地利用的影响** [J]. **兽类学报，**1999，**19**(3)∶212 – 219.

[14] Barnard C J，Thompson D B A. Gulls and plovers [M] . New York∶Columbia University press，1985.

[15] Hogstad O.Advantages of social foraging of willow tits *Parus montanus*1 [J] . *Ibis*，1988，130∶45 – 56.

[16] Carco T，Martindale S ，Pulliam H R. Avian time budgets and distance to cover [J] . *Auk*，1980，97，872 – 875.

[17] Dill L M，Houtman R.The influence of distance to refuge on flight – initiation distance in the gray squirrel (*Sciurus carolinensis*) [J] . *Can J Zool*，1989，67∶232 – 235.

[18] Lima S L. Distance to cover，visual obstruction and vigilance in house sparrows [J] . *Behavioue*，1987，102∶231 – 238.

INFUENCE OF GROUP SIZE AND DISTANCE TO REFUGE ON FORAGING OF PLATEAU PIKAS UNDER PREDATION RISK

BIAN Jianghui JING Zengchun
(*Northwest Plateau Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences, Xining*, 810001, *China*)
LIU Jike
(*College of Life Science, Zhejiang University, Hangzhou*, 310012, *China*)

Abstract: The effects of group size and distance to refuge on foraging of plateau pikas (*Ochotona curzonize*) under predation risk were examined in the paper. Under predation risk environment, vigilance increases significantly at the cost of decreasing feeding. The effect of group size on foraging is complex. In the highest level of risk environment, plateau pikas prefer to feeding near one other pika, feeding-site is as close to burrow as possible in response to the predation risk. However, in the safe environment, they are willing to feeding alone, the feeding-site in the environment is more wide than that in the risk environment. The effect of distance to refuge on vigilance is also complex in response to the predation risk. Vigilance increases as the distance to refuge increases, it occur mainly within 2 m from refuge, and it does not appear again in the risk environment when feeding far from refuge (> 3 m), reflecting a trade-off between the possibility of fly back refuge successfully and the efficiency of early detecting.

Key words: Predation risk; Plateau pikas (*Ochotona curzoniae*); Group size; Distance to refuge