

急性捕食风险不能完全限制饥饿雌性长爪沙鼠的觅食活动

刘伟^{①②} 陈竞峰^{①③} 王德华^{①②} 钟文勤^①

① 中国科学院动物研究所, 农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室 北京 100101;

② 中国科学院大学 北京 100049; ③ 中国科学院成都生物研究所 成都 610041

摘要: 觅食活动是动物生存和繁殖所必需的基本的活动, 受个体生理状态(如饥饿)和环境状况(如捕食、食物可利用性)时空变化的影响, 能量状态-风险分配假说指出, 动物在应对不同风险时会优化觅食和反捕食努力的时间和能量分配。然而, 有关啮齿动物觅食决策的能量状态-捕食风险分配假说的研究结论尚不统一。本研究在野外实验室以艾鼬(*Mustela eversmannii*)气味作为捕食风险刺激源, 以非捕食者(马)气味源作为对照, 首先通过Y型观测箱检验雌性饥饿长爪沙鼠(*Meriones unguiculatus*)对捕食者气味的辨别能力(Wilcoxon 秩检验); 在此基础上通过中立场行为观测箱分别测定饥饿雌鼠在“有食物和天敌气味源”与“有食物和非天敌气味源”环境下的觅食活动, 采用Mann-Whitney Z检验比较两者间的行为差异, 以验证急性捕食风险限制饥饿沙鼠觅食活动的假设, 并探讨动物在饥饿风险与捕食风险共存情况下的觅食行为对策。结果显示, (1)长爪沙鼠对天敌气味反应明显, 厌恶和回避有较高潜在捕食风险的空间; (2)虽然觅食潜伏期在捕食风险存在时有所增加, 但急性捕食风险并未影响饥饿沙鼠的觅食频次, 沙鼠通过缩短每次觅食的持续时间来应对捕食风险; 与此同时, (3)饥饿沙鼠在急性捕食风险条件下对环境探究的次数明显增加, 一定程度上提高反捕食努力, 且自我修饰表现显著, 以缓解捕食压力的恐惧效应。这些结果表明, 急性捕食风险不能完全抑制饥饿沙鼠的觅食努力, 在有捕食风险情况下, 饥饿的长爪沙鼠会权衡觅食获取能量和避免捕食的收益和代价, 优化觅食策略。本研究结果支持能量状态-风险分配假说关于在短期高风险情况下反捕食努力分配更多, 但当动物在饥饿风险持续时间比例显著增加时, 动物最终也必须在高风险情况下觅食的预测, 也反映了长爪沙鼠对食物资源不可预测及捕食风险高的干旱半干旱荒漠环境的行为适应对策。

关键词: 长爪沙鼠; 反捕食努力; 能量状态-风险分配假说; 天敌气味; 权衡; 觅食努力

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2020) 05-541-11

The Acute Predation Risk Could Not Completely Inhibit the Foraging Activities in Starving Female Mongolian Gerbils (*Meriones unguiculatus*)

LIU Wei^{①②} CHEN Jing-Feng^{①③} WANG De-Hua^{①②} ZHONG Wen-Qin^①

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31872232);

第一作者介绍 刘伟, 男, 副研究员; 研究方向: 动物行为生态学和种群生态学; E-mail: liuwei@ioz.ac.cn

收稿日期: 2020-04-03, 修回日期: 2020-06-10 DOI: 10.13859/j.cjz.202005001

① *State Laboratory of Intergrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology,*

Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101; ② University of Chinese Academy of Science, Beijing 100049;

③ *Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China*

Abstract: Foraging is a fundamental behavior to ensure animals' survival and reproduction. Foraging decisions should balance the risks of starvation and predation which usually varied both spatially and temporally in the wild. The energetic state-risk allocation hypothesis presented that the optimal trade-off between energetic gain from foraging and avoidance of predation should depend on animals' current physiological states (e.g., hunger), on current environmental states (e.g. actual predation risk, food availability), and perhaps also on past and expected future states. However, in terms of the model of energetic state and predation risk allocation, studies in rodents have yielded mixed results. Therefore, we used a Y-shaped maze by a 10-min behavioral test to measure the discrimination to the predator odor of a Steppe Polecat (*Mustela eversmannii*) or no-predator (i.e. horse) odor in female Mongolian Gerbils (*Meriones unguiculatus*) deprived food for 18 h in field laboratory conditions. Then we investigated the feeding and antipredator efforts of the fasted female gerbils in the presence of predator odor with food or those of in the control no-predator odor with food at a neutral arena. We aimed to test the hypothesis that acute predation risk inhibited the foraging effort of the starving gerbils, and then to address the trade-off between the starvation and predation risk in the foraging decision of gerbils, as a desert rodent. We found that both the frequency and the duration of visiting the predator odor selection box was significantly less than that of visiting the control box (Wilcoxon signed ranks test: frequency, $Z = 2.405$, $P = 0.016$; duration, $Z = 2.803$, $P = 0.005$; Table 1), which indicated a remarkable aversive or fear response to the steppe polecat odors in female Mongolian gerbils. Furthermore, we observed that starving gerbils displayed their foraging effort both in the treatment with a predation risk and without predation risk, e.g. unchanged their foraging frequency compared to under the predation risk and under the control situation (Mann-Whitney test: $Z = 1.514$, $P = 0.130$; Fig. 2). It was just that, compared with the foraging latency (58.6 ± 35.5 s) under control situation, the starving gerbils under predation risks increased the foraging latency (110.4 ± 57.9 s), delaying their foraging (Mann-Whitney test: $Z = 2.068$, $P = 0.039$; Fig. 1), yet decreased the duration per foraging (Mann-Whitney test: $Z = 2.856$, $P = 0.004$; Fig. 1). Additionally, we noted that gerbils were higher in the effort of the up-investigating to the space for vigilance (Mann-Whitney test: frequency: $Z = 3.187$, $P = 0.001$; Fig.2; duration, $Z = 2.725$, $P = 0.006$; Fig. 3) and self-grooming for releasing fear in the treatment with the predation odor risk (Mann-Whitney test: $Z = 2.289$, $P = 0.022$, Fig. 2). Our results, thus, revealed that the acute predation risk could not completely inhibit the foraging activities in starving female Mongolian gerbils, and partly supported the energetic state-predation risk allocation hypothesis. These results suggested that the gerbil could respond to the hazard of starvation and predation by risk-adjusting or balancing, and trade off the energetic gain from foraging and cost of predation maximizing the current or lifetime fitness, which benefited to the Mongolian gerbils adapt to desert environment characterized by largely unpredictable food resources and relative higher predation-risk.

Key words: Mongolian Gerbils (*Meriones unguiculatus*); Antipredator effort; Energetic state and risk allocation hypothesis; Predator odor; Trade-off; Foraging effort

食物是动物生存和进化的能量基础, 觅食 (foraging 或 feeding) 便成为动物生存和繁殖适应最基本的活动, 而动物在何时何地觅食, 选择什么样的食谱, 如何处理食物等往往依赖于动物的生理状态, 如饥饿、营养缺乏等和所处的环境状况, 如食物可利用性、捕食等 (Dugatkin 2014, 尚玉昌 2014)。觅食可以让动物避免饥饿胁迫导致的能量和营养缺失而获益, 但又不得不承担捕食风险带来的代价 (路纪琪等 2004, 魏万红等 2004, Luttbeg et al. 2010), 由此可见, 动物的觅食决策 (foraging decision) 必须考虑如何优化能量或时间在各种相关行为上的分配 (Godin et al. 1987, Lima et al. 1990, Brown et al. 1994)。其中, 能量状态-风险分配假说 (energetic state-risk allocation hypothesis) 指出, 基于动物自身当前的能量状态或者未来的能量需求, 以及相应环境风险状况的制约, 动物需权衡 (trade-off) 避免饥饿和遭受捕食, 亦即觅食收益和捕食风险代价 (Godin 1990), 并需随时调节或平衡捕食风险变化下的觅食努力 (foraging effort) 和反捕食努力 (anti-predator effort) 间的投资-收益 (Lima et al. 1999)。权衡结果决定动物的最优觅食对策 (optimal foraging strategy), 有助于个体适合度的最大化 (Pyke 1984, Godin et al. 1987, Mcnamara 1990, Inger et al. 2006, Bontter et al. 2013)。以哺乳动物为例, 如对艾鼬 (虎) (*Mustela eversmannii*) 的研究发现, 在捕食者出现或环境中存在天敌气味时艾虎的觅食活动受到限制, 且捕食风险下的觅食决策受饥饿风险的影响 (杨生妹等 2006, 2007)。同样对美洲豪猪 (*Erethizon dorsatum*) 的研究也显示, 低营养状态可以驱使动物在捕食风险较高的生境中觅食 (Sweitzer 1996)。而在哺乳动物中, 啮齿动物因其物种多样, 分布广泛, 既有生活于热带和温带植被丰富、隐蔽条件好的生境的物种, 也有栖息于极地或荒漠及半干旱地区食物丰度和质量波动剧烈、且分布不均一生境中的

物种。显然, 不同物种面临的饥饿胁迫有所差异, 而后者更为常态, 因此, 当这些动物同时面对食物资源不可预测的饥饿和捕食压力时, 如何采用经济高效的觅食方式满足自身能量需求, 降低饥饿风险和捕食风险代价, 提高适合度, 对其适应不同环境生存发展至关重要。同时, 动物的觅食决策可能影响捕食者-猎物之间的相互作用, 进而作用于种群、群落等更大尺度上的生态结果 (Sinclair et al. 1995, Ylönen 2001)。啮齿动物作为研究模型系统也一直备受关注 (Lima et al. 1999, Ylönen et al. 2007)。

目前有关啮齿动物觅食决策的能量状态-捕食风险分配机制研究已有些许报道, 但结果不尽相同。一些研究表明, 在捕食风险环境中, 动物能够对能量营养物质获取与风险规避加以权衡, 同时动物的觅食努力会随着捕食风险水平高低以及持续时间长短而变化, 以调整觅食决策。如, 在捕食风险环境中高原鼠兔 (*Ochotona curzonia*) 会更多地利用小食物, 偶尔觅食一定数量的大食物, 以此实现获取能量收益与降低捕食风险代价的平衡 (边疆晖等 1999)。对黑田鼠 (*Microtus agrestis*) 的室内研究也发现, 捕食风险高低及持续时间影响其觅食对策 (Koivisto et al. 2003)。而另一些研究显示, 动物觅食努力和食物放弃密度 (give-up density) 以及觅食时间分配并不会随潜在捕食风险水平 (如天敌气味) 增减或持续时间长短而变化, 捕食效应限制动物觅食努力仅仅在天敌直接攻击率较高的条件下有所降低, 如欧鼯 (*Clethrionomys glareolus*) 的半自然围栏研究 (Sundell et al. 2004)。由此可见, 关于啮齿动物觅食对策的饥饿-捕食风险应对方式可能具有多样性, 反映出啮齿动物应对不同生态环境的适应策略。因此, 以不同物种模型, 在不同尺度下进行更多的验证, 对全面深入了解和阐释相关机制十分必要。为此, 我们在内蒙古太仆寺旗植保监测站, 以野外长爪沙鼠 (*Meriones unguiculatus*) 为对象, 开展了一些沙鼠觅食活

动响应饥饿和捕食风险的研究。

长爪沙鼠主要分布于欧亚大陆草原区东缘的荒漠草原和典型草原及其毗邻的农牧交错地带,范围包括中国北部及蒙古国中东部和俄罗斯外贝加尔地区(Wilson et al. 2005),是该区重要的鼠疫源动物,在其暴发年份,常对当地农、牧业造成严重危害(夏武平等 1982,王梦军等 1998, Liu et al. 2009)。长爪沙鼠为昼行性活动、由亲缘个体构建“家群(family group)”的群居性鼠类,主食植物种籽,不冬眠,具有集群贮食、越冬的习性(Ågren et al. 1989, Wang et al. 2011)。其野外主要天敌动物有肉食性兽类,如艾鼬、赤狐(*Vulpes vulpes*),以及猛禽鹰、隼和鸮类等。自然观察发现,沙鼠在活动过程中可通过视觉、听觉躲避天敌捕食,嗅觉方式尚乏报道,在野外沙鼠可以通过直立警戒,或后足蹬弹地面进行报警,也可以利用同域栖居的达乌尔黄鼠(*Spermophilus dauricus*)或布氏田鼠(*Lasiopodomys brandtii*)的报警信号,躲避天敌(Ågren et al. 1989, 王梦军等 1998)。本研究组针对长爪沙鼠的生活史特征、能量学特征、生态免疫学、社会行为以及种群生态学等进行了系统的研究(张学英等 2016,刘伟等 2017, Deng et al. 2017, 2019)。但是对其觅食活动中应对捕食风险的行为决策机制目前未见报道,这方面的研究对丰富觅食理论以及制定鼠害生态治理对策具有实践意义。本研究通过野外实验室监测,首先检验长爪沙鼠对捕食者气味是否具有辨别能力(实验 1),随后测定捕食者气味急性处理条件下饥饿沙鼠的觅食活动表现(实验 2),以此验证急性捕食应激限制饥饿沙鼠觅食活动的假设,探讨动物觅食决策中与自身能量状态相关的饥饿风险与捕食风险权衡机制。我们假定饥饿沙鼠会在获取食物和躲避捕食风险间有所权衡,由此推测急性捕食风险会抑制饥饿沙鼠觅食冲动,改变觅食过程中的行为方式,以利于动物获得最优的能量收益。

1 研究方法

1.1 研究地区概况及实验动物

本研究在内蒙古太仆寺旗植保野外监测站(E 115°17', N 41°58', 海拔 1 500 m)进行,该站点所在地区属半干旱大陆性气候,年平均气温 2.4 °C, 7 月平均气温 17.8 °C, 1 月平均气温 -17.6 °C; 年均降水量 407 mm; 无霜期 100 d 左右(刘伟等 2003)。

实验用长爪沙鼠为当年 6 和 7 月在距监测站 30 km 处自然种群中捕获,捕获后运回监测站实验围栏内,在实验室用 30 cm × 15 cm × 20 cm 的鼠盒饲养,干草为巢材。动物饲养供以充足的标准鼠饲料(北京科澳协力饲料有限公司),并保证自由饮水。实验室温度和光照条件为当地 7、8 月份自然室温(15~20 °C)和光照(光照与黑暗大约 16:8)。

实验用捕食风险应激源是艾鼬的气味,一般而言天敌气味对许多猎物的生理和行为产生影响(Banks et al. 1999),反过来也可以被猎物用来评估捕食风险(Borowski 1998, Kats et al. 1998, Takahashi et al. 2008)。艾鼬捕于监测站周围的草地中,是 1 只亚成年雌性个体,捕获后被带回监测站,饲养在 50 cm × 35 cm × 25 cm 的鼠盒内,鼠盒内铺有一层棉花和干草作为巢垫物以备随后实验之用,食物供以市场上的牛羊肝,辅助两天一只沙鼠,保证自由取水。艾鼬和沙鼠在不同的房间饲养 15 d 后开始实验。

1.2 实验处理和行为指标测定

本研究实验分为两部分,首先确定长爪沙鼠对艾鼬(捕食者)气味有辨别能力(实验 1),在此基础上,重点测定急性捕食风险条件下饥饿沙鼠觅食活动过程中的行为表现(实验 2)。

实验 1: 随机选取 10 只成年雌性沙鼠,体重(58.0 ± 7.6) g,实验开始前对沙鼠做禁食 18 h 的饥饿处理。实验当天取已饲养 15~16 d 的艾虎棉花巢垫物 5 g 作为捕食者气味应激源,记为 P; 用干净塑料盒里放置 15 d 的干净棉花擦抹马身体后,取 5 g 作为对照气味源,记

为 C。

行为测定采用“Y”型观测装置进行, 该装置由 1 个中立箱 M (50 cm × 35 cm × 35 cm) 和 2 个选择箱 (35 cm × 35 cm × 35 cm) S1 和 S2 构成, 中立箱 M 与选择箱 S 之间用直径 8 cm、长 25 cm 的有机玻璃管相连, 实验前中立箱 M 与选择箱 S 之间由可活动挡板阻隔。行为测定前将捕食者气味源和对照气味源棉花用小铁丝网笼分别盛装(铁丝笼为 12 cm × 5 cm × 5 cm, 网眼大小为 0.7 cm × 0.7 cm); 之后随机置于不同的选择箱 S1 或 S2, 选择箱顶用玻璃封盖。实验开始时取实验鼠置于中立箱, 适应 3 min, 然后打开中立箱里的挡板, 让实验鼠在观测装置中自由活动, 摄像记录 10 min。每次测定完成后, 用 75%酒精擦拭装置, 以免上次动物留下的粪尿、气味等影响下次测试结果。影像资料用 EthoVision 影像跟踪系统 20.0 软件 (Noldus Information Technology Co. Ltd, Holland) 统计动物分别进入有天敌气味 (P) 和对照气味 (C) 选择箱的频次 (frequency of visiting the selection box), 以及在选择箱中的滞留时间 (duration of visiting the selection box)。

实验 2: 选取成年雌性沙鼠 22 只, 实验开始前对沙鼠做 18 h 禁食处理, 然后随机分成两组, 其中一组用于食物刺激源和捕食者气味源的实验鼠, 记为 FP 组 [$n = 11$, 体重 (59.8 ± 6.0) g]; 另一组用于对照组即食物刺激源和非捕食者气味源的实验鼠, 记为 FC 组 [$n = 11$, 体重 (59.7 ± 5.6) g]。

实验时先将 50 g 食物 (鼠饲料块, 直径 1.1 cm) 以及 10 g 气味源棉花一同盛装于大小为 12 cm × 5 cm × 5 cm 的小铁丝网笼中, 铁丝笼网眼大小为 0.7 cm × 0.7 cm, 可以防止食物料块漏出, 沙鼠摄取食物必须通过网眼啃食。天敌和对照气味源制备同实验 1。然后采用中立场测定法进行觅食行为监测, 监测装置为实验 1 中的中立箱 (50 cm × 35 cm × 35 cm)。实

验时先将实验鼠和“食物刺激源和气味源”铁丝笼用挡板分隔在中立箱两侧, 适应 3 min, 打开挡板, 摄像记录 10 min。每次测定完成后, 用 75%酒精擦拭装置, 以免动物留下的粪尿、气味等影响下次测试结果。行为测定时捕食者气味组和对照组先后交替进行。影像资料用 EthoVision 影像跟踪系统 20.0 软件统计, 统计如下行为 (Halpin 1976) 指标的频次 (frequency) 和持续时间 (duration)。

(1) 探究巢垫物或棉花 (odor investigating): 包括嗅闻和撕咬棉花。

(2) 探究环境空间中的气味 (up): 动物用后肢支撑, 身体直立, 并伴有鼻部的嗅闻动作。

(3) 向上跳跃 (jump): 动物通过后肢向上弹跳。该指标仅记录频次。

(4) 自我修饰 (selfgroom): 动物用嘴舔舐前肢后, 两前肢同时捎扒面颊或身体两侧, 或用嘴舔舐尿殖区和尾巴, 或用后肢捎扒体侧。

(5) 休息 (resting): 动物静止在观测箱的一角或边上不动。

(6) 企图觅食 (attempting foraging): 动物用前爪抓挠或用门齿啃噬料块。

(7) 挖掘 (digging chamber): 动物挖掘箱子的边角。由于出现极少, 本实验未列入数据统计分析。

(8) 行走 (walk): 动物在箱中走动。本实验中若上述 (1) ~ (7) 行为没有连续表现, 行走开始即标定为 (1) ~ (7) 行为结束。行走行为在本实验亦未列入数据统计分析

1.3 数据统计分析

采用 SPSS 统计软件包中的 Wilcoxon Signed Ranks Test 检验分析沙鼠对捕食者气味源和对照气味源的反应差异 (实验 1); 采用 Mann-Whitney Z test 检验分析比较捕食风险处理 (FP 组) 和对照组 (FC) 沙鼠间在企图觅食潜伏期、企图觅食持续频次和时间、平均单次企图觅食持续时间, 以及在觅食过程中探究捕食者气味源、探究环境空间状况、跳跃、自

我修饰、休息频次或持续时间的差异(实验2)。所有结果均以平均值 ± 标准差 (Mean ± SD) 表示, 差异显著和极显著水平分别为 $P < 0.05$ 和 $P < 0.01$ (双尾检验)。

2 结果

2.1 长爪沙鼠对捕食者气味的辨别

实验1结果显示, 长爪沙鼠进入有捕食者气味源选择箱的次数明显少于进入对照箱的次数 (Wilcoxon Signed Ranks Test, $Z = 2.405$, $P = 0.016$), 且滞留其中的时间前者极显著少于后者 (Wilcoxon Signed Ranks Test, $Z = 2.803$, $P = 0.005$), 表明长爪沙鼠显著恐惧和回避艾鼬的气味(表1)。

2.2 急性捕食风险对饥饿沙鼠觅食活动的影响

对禁食前后两组沙鼠个体的体重比较发现, 禁食前, 有食物刺激和捕食者气味组 (FP) 的体重是 (59.8 ± 6.0) g, 有食物刺激和非捕食者气味组 (FC) 的体重为 (59.7 ± 5.6) g, 两组基本相同 (t -test, $t = 0.06$, $df = 20$, $P = 0.975$); 禁食 18 h 后捕食者气味组的体重为 (54.1 ± 5.3)g, 非捕食者气味组的体重为 (53.8 ± 5.0) g, 两组体重均明显降低, 但组间差异不显著 (t -test, $t = 0.17$, $df = 20$, $P = 0.867$)。这些结果暗示, 两组沙鼠的饥饿状态相似, 两组个体的能量需求程度基本相同, 个体间的觅

食冲动或觅食努力应该相似。

实验2结果显示, 在有捕食者气味情况下, 饥饿雌性沙鼠企图觅食的潜伏期明显长于在非捕食者气味条件下个体的表现 (Mann-Whitney test, $Z = 2.068$, $P = 0.039$, 图1); 企图觅食频次两组差异不明显 ($Z = 1.514$, $P = 0.130$, 图2)。捕食者气味组沙鼠的企图觅食持续时间 ($Z = 2.856$, $P = 0.004$, 图2) 和平均单次企图觅食持续时间 ($Z = 2.856$, $P = 0.004$, 图1) 较对照组的短。比较觅食过程中个体其他行为发现, 与对照组比较, 捕食者气味组个体探究环境的频次 ($Z = 3.187$, $P = 0.001$, 图2) 和时间 ($Z = 2.725$, $P = 0.006$, 图3) 以及自我修饰的频次 ($Z = 2.289$, $P = 0.022$, 图2) 明显增加; 而对气味源探究频次 ($Z = 1.846$, $P = 0.065$) 和持续时间 ($Z = 1.938$, $P = 0.056$)、向上跳跃频次 ($Z = 0.448$, $P = 0.654$)、休息频次 ($Z = 1.504$, $P = 0.132$) 和持续时间 ($Z = 0.066$, $P = 0.938$) 以及自我修饰持续时间 ($Z = 1.807$, $P = 0.071$) 两组间差异不显著。上述结果表明, 在具有捕食风险情况下, 饥饿沙鼠会采取一些相对谨慎的行为对策, 来平衡饥饿风险和捕食风险。

3 讨论

动物生存适应过程中通过觅食获得能量是必不可少的, 但由于环境因素的限制作用, 动

表1 在Y型迷宫中禁食18h的雌性长爪沙鼠对捕食者与对照气味之间的选择(10min测试)

Table 1 The choice of fasted 18 h female Mongolian Gerbils between to predator, *Mustela eversmannii* and control odor in a Y-shaped maze by a 10 min-test

行为参数 Behavioral parameters	样本数 Sample sizes	捕食者气味箱 (P) The box with the predator odor (Mean ± SD)	对照气味箱 (C) The box with the control odor (Mean ± SD)	统计检验 Wilcoxon signed ranks test	
				Z	P
进入选择箱的频次 (次) Frequency of visiting the selection box (No.)	10	8.9 ± 3.3	12.2 ± 4.5	2.405	0.016
在选择箱中的滞留时间 (s) Total duration of staying in the selection box	10	117.8 ± 28.4	250.8 ± 53.3	2.803	0.005

捕食者气味源为饲养15~16d艾虎的巢垫物; 对照气味源为擦拭马身的棉花。

P box: the box with the predator odor that is nest substrate cotton of *Mustela eversmannii* living for 15 - 16 days. C box: the box with the control odor that is cotton with horse odor.

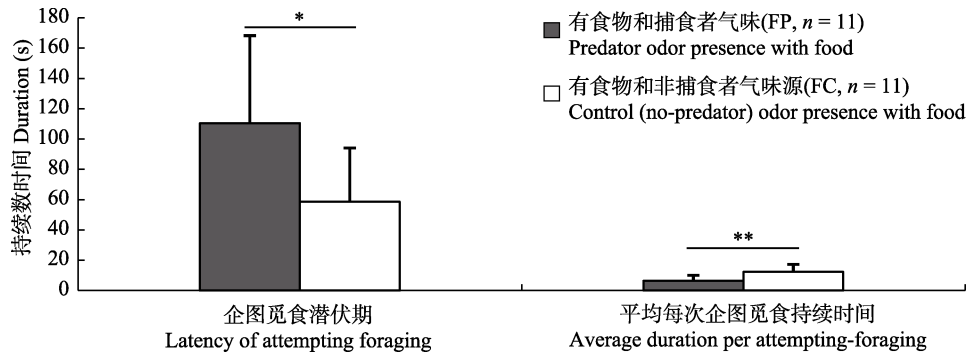


图 1 禁食 18 h 后雌性长爪沙鼠在急性捕食风险条件下的企图觅食潜伏期和平均每次企图觅食持续时间

Fig. 1 Latency of attempting foraging and average duration per attempting-foraging of fasted 18 h female Mongolian Gerbils in the presence of predator odor with food (FP) and in the control (no-predator) odor presence with food (FC)

数据以平均值 \pm 标准差形式表示; 两组间的差异显著性, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$ (Mann-Whitney Z 检验)。

Data are presented as Mean \pm SD. * $P < 0.05$ and ** $P < 0.01$ significant between two treatments using Mann-Whitney Z test.

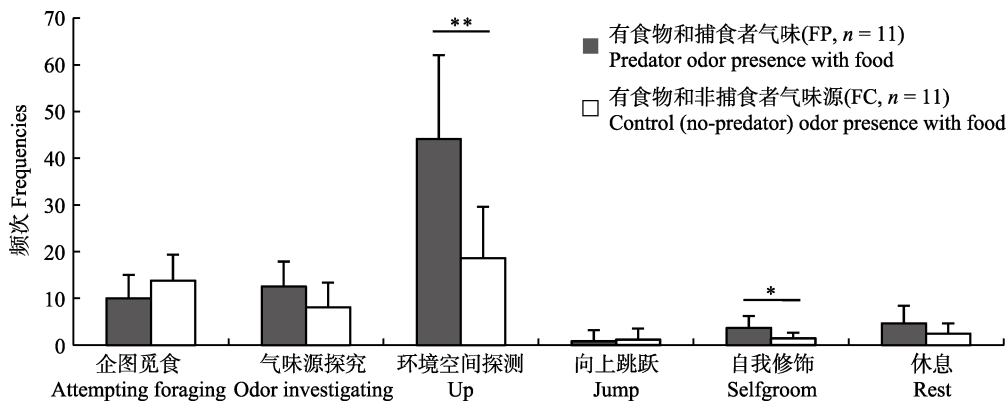


图 2 禁食 18 h 后雌性长爪沙鼠在急性捕食风险条件下的企图觅食、应激源探究、环境空间探究、向上跳跃、自我修饰和休息频次

Fig. 2 Frequencies of attempting foraging, odor investigation, up, jump, selfgroom and rest of fasted 18 h female Mongolian Gerbils in the presence of predator odor with food (FP) and in the control (no-predator) odor presence with food (FC)

数据以平均值 \pm 标准差形式表示; 两组间的差异显著性, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$ (Mann-Whitney Z 检验)。

Data are presented as Mean \pm SD. * $P < 0.05$ and ** $P < 0.01$ significant between two treatments using Mann-Whitney Z test.

物一方面要承受饥饿的风险, 另一方面又要面对捕食风险, 由此, 任何动物在觅食过程中需要对复杂环境中的各种信息加以评估, 如食物数量、处理时间的长短以及可利用性的高低以及捕食风险大小 (Dugatkin 2014, 尚玉昌 2014)。就捕食压力而言, 其致死效应 (即直接

攻击) 和非致死效应 (如气味、声音等介导的厌恶或恐惧效应) 均可影响动物的行为表达 (Lima 1998, Preisser et al. 2005, Ylönen et al. 2007)。其中气味作为哺乳动物的重要信息源, 多数猎物可以通过天敌气味评估捕食风险, 自然选择对能辨认或躲避捕食者气味的个体有

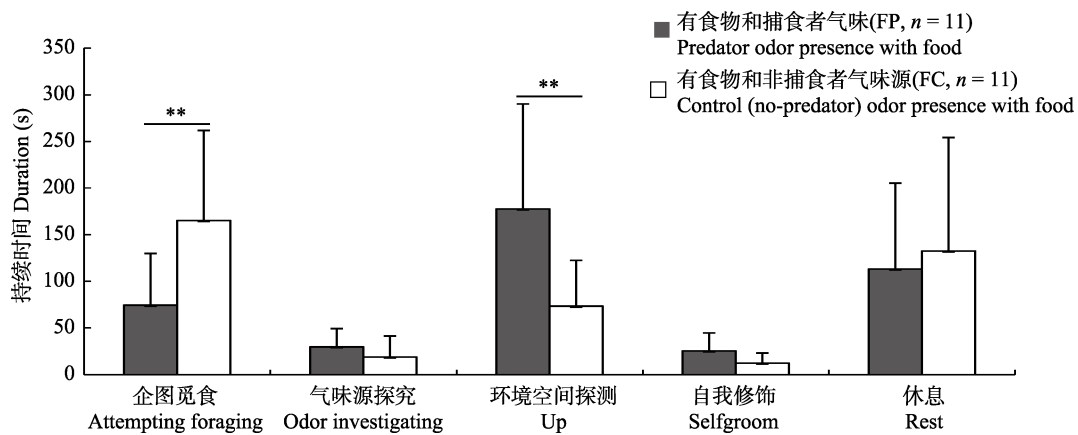


图3 禁食 18 h 后雌性长爪沙鼠在急性捕食应激条件下的企图觅食、探究应激源、探究环境空间、自我修饰和休息持续时间

Fig. 3 Duration of attempting foraging, odor investigation, up, jump, selfgroom and rest of fasted 18 h female Mongolian Gerbils in the situation of the predator odor presence with food (FP) and in the situation of the control (no-predator) odor presence with food (FC)

数据以平均值 \pm 标准差形式表示；两组间的差异显著性，** $P < 0.01$ (Mann-Whitney Z 检验)。

Data are presented as Mean \pm SD. ** $P < 0.01$ significant between two treatments using Mann-Whitney Z test.

利，辨别天敌气味往往成为许多猎物躲避捕食者，确保存活的重要行为策略之一 (Borowski 1998, Kats et al. 1998, Takahashi et al. 2008)。尽管有些啮齿动物在觅食过程中并未表现出对捕食者气味的厌恶反应 (如小家鼠 *Mus musculus*, Busch et al. 2015)，但本研究结果表明，长爪沙鼠对有天敌气味的较高潜在捕食风险空间产生恐惧而回避 (表 1)。这与许多荒漠啮齿动物，如艾伦小沙鼠 (*Gerbillus allenbyi*) 和以色列小沙鼠 (*G. pyramidum*) (Abramsky et al. 1996) 以及安氏小沙鼠 (*G. andersoni*)、梅氏更格卢鼠 (*Dipodomys merriami*)、圆尾黄鼠 (*Spermophilus tereticaudus*) (Brown et al. 1994, Kotler et al. 2002) 等的研究结果相似。

动物的行为决策受自身生理状态和所处环境状况影响，觅食决策的能量状态-风险分配假说提示，动物觅食过程中承受捕食风险的能力常与自身的质量或当前能量需求有关，在饥饿和捕食双重压力下，动物面临着或被饿死或被捕食两难抉择，如何选择至关重要 (Fraser et al.

1986)。对小型啮齿动物而言，因其基础代谢相对其他动物要高，若再加上生活环境中植被覆盖度相对较低，食物资源的稳定性差、可利用性随机变化，动物对饥饿和捕食风险会更加敏感。因此，在觅食决策过程中，这类小型啮齿动物由于受当下即时的高能量需求以及未来获取能量的不确定性驱使，在饥饿和捕食风险增加时，按一定时间或能量比例来改变自己的行为，或者在相对收益较高的情况下通过承担更大的风险获得觅食收益显然更为有利 (Bachman 1993, Macleod et al. 2006, 杨生妹等 2007)。本文对长爪沙鼠的研究显示，禁食一段时间后，能量或营养缺失导致饥饿风险增加，驱使沙鼠倾向觅食，这种需求纵使面对急性捕食风险也不能完全被抑制，但其行为方式并非完全无惧风险，主要表现为在高捕食风险延迟觅食，但不会降低觅食次数，以保证食物总量的获得；此外，捕食风险压力下频繁短促的觅食对策可以将部分时间分配给某些反捕食行为，以确保觅食相对安全 (图 1)。事实上，

本结果发现饥饿雌鼠在应对高捕食风险环境时, 对环境探究评估的次数明显增加, 还有沙鼠自我修饰行为显著 (图 2, 3), 自我修饰通常是动物缓释紧张心理的一种行为表现, 这里对沙鼠而言可能有助于降低捕食压力间接效应 (恐惧) 的不利影响 (Halpin 1976)。

许多研究表明, 如果一种资源是动物必需的, 且获取该资源的收益要远大于获得过程中的风险代价, 那么动物仍然会面对风险而获取该种资源 (Banks et al. 1999, Leaver et al. 2003)。本研究结果显示, 长爪沙鼠禁食 18 h 后体重降低了 8.0%, 以往的研究表明, 禁食或限食可明显降低长爪沙鼠的胴体重、重要器官肝的重量, 也降低了动物的代谢产热能力, 并抑制 T 细胞介导的免疫功能, 而及时恢复觅食或重喂食, 动物可以完全或部分恢复已降低的产热和免疫能力 (张丽娜 2007, Xu et al. 2010, 闻一雷等 2010, 徐德利等 2015)。这表明持续的饥饿可能导致动物代谢或免疫功能不可逆损伤, 显然, 及时恢复觅食可以避免动物机体损伤, 这对动物存活至关重要。当持续饥饿的代价远远高于非致死捕食风险代价时, 动物弱化捕食风险限制, 保证觅食获得必要的能量, 对动物适合度的贡献较大, 可以不至于由于饥饿而使其适合度降低甚至为零 (McKillup et al. 1994, Preisser et al. 2005)。由此我们以为, 在饥饿和捕食风险共存的情况下, 当能量需求较高时, 长爪沙鼠会增加对高捕食风险空间中食物的利用, 趋于面向风险, 但并非无惧; 沙鼠会适应性采取缩减单次觅食持续时间, 并增加对环境风险探究活动的频次, 这符合能量-风险分配假说的某些预测。短期高捕食风险下长爪沙鼠的觅食努力有所降低, 环境警戒增加, 但较高饥饿风险导致的能量需求, 迫使动物面对捕食压力, 保持相对稳定的觅食频次, 显然, 这种觅食行为对策在应对饥饿和捕食的风险时对其当前或未来生存有利。

综上所述, 本研究表明, 长爪沙鼠在觅食决策过程中, 会根据自身能量胁迫状况评估环

境捕食风险限制水平, 协调觅食和反捕食努力, 以确保必要的能量获取, 反映出长爪沙鼠对于旱半干旱荒漠生境长期适应的行为策略, 利于其当下或一生适合度的提高。当然, 在自然条件下, 动物行为决策面临的状况可能更为复杂, 全面评价觅食决策的能量-风险分配机制, 还需要进一步系统研究动物应对不同饥饿-捕食风险梯度、不同能量价食物时的表现差异, 以及个体生活史经历 (如年龄效应) 差异及其神经-内分泌机制, 这些都有助于全面认识觅食生态学中的一些理论问题以及动物种群管理的科学实践。

致谢 感谢内蒙古太仆寺旗植保站武斌先生在野外采样时提供的帮助。感谢动物生理生态学研究组全体成员的帮助。同时对两位审稿专家在稿件修改中提出的建设性建议表示诚挚谢意。

参 考 文 献

- Abramsky Z, Strauss E, Subach A, et al. 1996. The effect of barn owls (*Tyto alba*) on the activity and microhabitat selection of *Gerbillus allenbi* and *G. pyramidum*. *Oecologia*, 105(3): 313-319.
- Ågren G, Zhou Q, Zhong W. 1989. Ecology and social behaviour of Mongolian gerbils, *Meriones unguiculatus*, at Xilinhot Inner Mongolia, China. *Animal Behaviour*, 37(1): 11-27.
- 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(2): 233-244.
- Banks P B, Hume I D, Crowe O. 1999. Behavioural, morphological and dietary response of rabbits to predation risk from foxes. *Oikos*, 85(2): 247-256.
- Bonter D N, Zuckerberg B, Sedgwick C W, et al. 2013. Daily foraging patterns in free-living birds: exploring the predation-starvation trade-off. *Proceedings of Royal Society B: Biological Sciences*, 280 (1760): 1-7.
- Borowski Z. 1998. Influence of predator odor on the feeding behaviour of the root vole (*Microtus oeconomus* Pallas, 1776). *Canadian Journal Zoology*, 76 (9): 1791-1794.

- Brown J S, Kotler B P, Valone T J. 1994. Foraging under predation: A comparison of energetic and predation costs in rodent communities of the Negev and Sonoran Deserts. *Australian Journal of Zoology*, 42(4): 435–448.
- Busch M, Burroni N E. 2015. Foraging activity of commensal *Mus musculus* in semi-captivity conditions: effect of predator odours, previous experience and moonlight. *Pest Management Science*, 71(12): 1599–1604
- Deng K, Liu W, Wang D H. 2017. Inter-group associations in Mongolian gerbils: quantitative evidence from social network analysis. *Integrative Zoology*, 12(6): 446–456.
- Deng K, Liu W, Wang D H. 2019. Relatedness and spatial distance modulate intergroup interactions: experimental evidence from a social rodent. *Current Zoology*, 65(5): 527–534.
- Dugatkin L A. 2014. *Principles of Animal Behavior*. 3rd ed. London, New York: Norton W W and Company Inc., 346–381
- Fraser D F, Huntingford F A. 1986. Feeding and avoiding predation hazard: the behavioral response of the prey. *Ethology*, 73(1): 56–68.
- Godin J G J. 1990. Diet selection under the risk of predation // Hughes R N. *Behavioural Mechanisms of Food Selection*. Heidelberg, Berlin: Springer, 739–769.
- 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(6): 2 360–2 367.
- Halpin Z T. 1976. The role of individual recognition by odors in the social interactions of the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). *Behaviour*, 58(1): 117–130.
- Inger R, Bearhop S, Robinson J A, et al. 2006. Prey choice affects the trade-off balance between predation and starvation in an avian herbivore. *Animal Behaviour*, 71(6): 1335–1341.
- Kats L B, Dill L M. 1998. The scent of death: chemosensory assessment of predation risk by prey animals. *Ecoscience*, 5(3): 361–394.
- Koivisto E, Pusenius J. 2003. Effects of temporal variation in the risk of predation by least weasel (*Mustela nivalis*) on feeding behaviour of field vole (*Microtus agrestis*). *Evolutionary Ecology*, 17(5/6): 477–489.
- Kotler B P, Brown J S, Dall S R X, et al. 2002. Foraging games between gerbils and their predators: temporal dynamics of resource depletion and apprehension in gerbils. *Evolutionary Ecology Research*, 4(4): 495–518.
- Leaver L A, Daly M. 2003. Effect of predation risk on selectivity in heteromyid rodents. *Behavioural Processes*, 64(1): 71–75.
- Lima S L. 1998. Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions. *Bioscience*, 48(1): 25–34.
- Lima S L, Bednekoff P A. 1999. Temporal variation in danger drives antipredator behaviour: the predation risk allocation hypothesis. *American Naturalist*, 153(6): 649–659.
- Lima S L, Dill L M. 1990. Behavioural decisions made under the risks of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68(4): 619–640.
- Liu W, Wang G M, Wang Y N, et al. 2009. Population ecology of wild Mongolian gerbils *Meriones unguiculatus*. *Journal Mammalogy*, 90(4): 832–840
- Luttbeg B, Sih A. 2010. Risk, resources and state-dependent adaptive behavioural syndromes. *Philosophical Transactions the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1560): 3977–3990.
- Macleod R, Gosler A G. 2006. Capture and mass change: perceived predate on risk or interrupted foraging?. *Animal Behaviour*, 71(5): 1081 – 1087.
- McKillup S C, McKillup R V. 1994. The decision to feed by a scavenger in relation to the risks of predation and starvation. *Oecologia*, 97(1): 41–48.
- Menamara J. 1990. The starvation-predation trade-off and some behavioural and ecological consequences // Hughes R N. *Behavioural Mechanisms of Food Selection*. Heidelberg, Berlin: Springer, 39–59.
- Preisser E L, Bolnick D I, Benard M F. 2005. Scared to death? the effects of intimidation and consumption in predator-prey interactions. *Ecology*, 86(2): 501–509.
- Pyke G H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15(1): 523–575.
- Sinclair A R E, Arcese P. 1995. Population consequences of predation-sensitive foraging: the Serengeti wildebeest. *Ecology*, 76(3): 882–891
- Sundell J, Dudek D, Klemme I, et al. 2004. Temporal variation of fear and vole behaviour: an experimental field test of the

- predation risk allocation hypothesis. *Oecologia*, 139(1): 157–162.
- Sweitzer R A. 1996. Predation or starvation: consequences of foraging decisions by porcupines (*Erethizon dorsatum*). *Journal of Mammalogy*, 77(4): 1 068–1 077
- Takahashi L K, Chan M M, Pilar M L. 2008. Predator fear conditioning: current perspectives and new direction. *Neuroscience Biobehavioral Reviews*, 32(7): 1 218–1 227.
- Wang Y N, Liu W, Wang G M, et al. 2011. Genetic consequences of group living in Mongolian gerbils. *Journal of Heredity*, 102(5): 554–561.
- Wilson D E, Reeder D M. 2005. *Mammal Species of the World: A taxonomic and geographic reference*. Volume 1st. 2nd & 3rd ed. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Xu D L, Wang D H. 2010. Fasting suppresses T cell-mediated immunity in female Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Comparative Biochemistry Physiology, Part A*, 155(1): 25–33.
- Ylönen H. 2001. Predator odours and behavioural responses of small rodents: an evolutionary perspective // Peltz H J, Cowan D P, Feare C J. *Advances in Vertebrate Pest Management II*. Filander: Fuerth, 123–138
- Ylönen H, Brown J S. 2007. Fear and the foraging, breeding, and sociality of rodents. // Wolff J O, Sherman P W. *Rodent Societies: An Ecological and Evolutionary Perspective*. Chicago: The University of Chicago Press, USA, 328–344.
- 边疆晖, 周文扬. 1999. 捕食风险对高原鼠兔食物大小选择的影响. *兽类学报*, 19(4): 254–261.
- 刘伟, 宛新荣, 王广和, 等. 2003. 长爪沙鼠肥满度的年龄和季节特征. *兽类学报*, 23 (2): 139–144.
- 刘伟, 钟文勤, 宛新荣, 等. 2017. 北方农牧交错带鼠害生态治理对策——以长爪沙鼠为例. *兽类学报*, 37(3): 308–306.
- 路纪琪, 张知彬. 2004. 捕食风险及其对动物觅食行为的影响. *生态学杂志*, 23(2): 66–72.
- 尚玉昌. 2014. *动物行为学*. 2 版. 北京: 北京大学出版社, 162–224.
- 王梦军, 钟文勤, 宛新荣. 1998. 长爪沙鼠的生态学及控制对策 // 张知彬, 王祖望. *农业重要害鼠的生态学及控制对策*. 北京: 海洋出版社, 221–238.
- 魏万红, 杨生妹, 樊乃昌 等. 2004. 动物觅食行为对捕食风险的反应. *动物学杂志*, 39(3): 84–90.
- 闻一雷, 牛红星. 2010. 限食及重喂食对雄性长爪沙鼠生理指标的影响. *兽类学报*, 30(2): 182–187.
- 夏武平, 廖崇惠, 钟文勤, 等. 1982. 内蒙古阴山北部农业区长爪沙鼠的种群动态及其调节研究. *兽类学报*, 2(1): 51–69.
- 徐德立, 王德华. 2015. 禁食时间对雌性长爪沙鼠免疫功能的影响. *兽类学报*, 35(4): 369–378.
- 杨生妹, 魏万红, 殷宝法, 等. 2006. 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, 等. 2007. 捕食风险对不同饥饿状态下艾虎取食行为的影响. *兽类学报*, 27(4): 350–357.
- 张丽娜. 2007. 禁食、限食和恢复自由取食对长爪沙鼠体重、能量代谢和产热能力的影响. 北京: 中国科学动物研究所硕士学位论文.
- 张学英, 迟庆生, 刘伟, 等. 2016. 长爪沙鼠的行为和生理生态学研究进展. *中国科学: 生命科学*, 46(1): 120–128.