

动物觅食行为对捕食风险的反应*

魏万红^① 杨生妹^① 樊乃昌^② 周乐^①

(^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)

摘要: 动物进行任何活动时均面临被捕食的风险,分析捕食风险与猎物觅食行为的关系,有助于揭示捕食者与猎物的协同进化机制。捕食风险具有限制或调节猎物种群数量的功能。在进化时间内,对猎物形态和行为特征的进化是潜在的选择压力之一,可利用环境因子作为信息源估测食物可利用性和捕食风险大小的动物,具有更大的适合度。信息源可分为包括视觉的、听觉的和化学的。动物进行觅食活动时,依据信息源的变化确定环境中捕食风险的大小,并根据自身的质量在捕食风险的大小之间做出权衡,通过食物选择、活动格局和栖息地利用等行为的变化降低捕食风险。

关键词: 捕食风险;觅食行为;权衡

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263(2004)03-84-07

The Response of Animal's Foraging Behaviour to Predation Risk

WEI Wan-Hong^① YANG Sheng-Mei^① FAN Nai-Chang^② ZHOU Le^①

(^① College of Bioscience and Biotechnology, Yangzhou University, Yangzhou 225009;

^② Academy of Life and Environment Science, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, China)

Abstract: All animals always face with predation risk when they engage in any activities. In order to uncover the coevolutionary mechanism of predators and preys, it is necessary to analyze the relationship between the predation risk and foraging behaviour of preys. The predation risk can regulate the population of the preys and also has long been implicated as a major selective force in the evolution of several morphological and behavioral characteristics of preys. An animal that can use environmental information to assess the food availability of being captured upon and the risk of being preyed upon in ecological time will have largest fitness. Animals' major sources of information can be divided as visible, auditory and chemical. The animals have the ability to determine the predation risk according to the environmental information, trade off it depending on their body condition, and then behaviorally decrease predation risk by controlling foraging items, active pattern and habitat use during their foraging process.

Key words: Predation risk; Foraging behaviour; Trade-off

捕食风险(predation risk)是猎物种群对捕食者攻击的承受能力,也是捕食者对猎物的威胁和限制能力,对任何突然中断动物活动的过程都可作为捕食风险^[1-3]。在自然生态系统中,捕食具有限制和调节猎物种群数量、强化猎物生存及竞争能力的功能,在进化时间内(evolutionary time),捕食作用也对猎物形态和行为特征的适应及进化起重要作用^[4],对猎物的社群进化及繁殖策略有一定的影响^[5]。一般地讲,猎物是捕食者生存和繁衍的根本条件,捕食者杀死猎物、降低其数量和增长率的现象容易被观察,而捕食者对猎物的进化作

用却难以发现。研究表明,动物出生后表现的防御和捕食特征是进化时间内捕食者与猎物之间长期作用的结果,猎物在捕食者的选择压力下进化了有利于成功躲避被捕食的技巧,而捕食者在猎物的选择压力下进

* 国家自然科学基金(No. 39770106, 30270200),中国科学院知识创新工程(KSCX2-1-03, KSCX2-SW-103)项目资助;

第一作者介绍 魏万红,男,40岁,博士,教授;研究方向:动物生态学、动物行为生态学 and 有害动物控制; E-mail: whwei@yzu.edu.cn.

收稿日期:2003-09-20,修回日期:2004-02-30

化了有效获得食物的技巧^[6]。捕食压力在进化时间内很少改变,但在生态时间(ecological time)内的不同季节、不同天、甚至几分钟内都有可能发生变化。一种动物作为猎物,需要通过行为变化降低被捕食的风险,作为捕食者,也要通过行为改变增加捕获猎物和完成诸如交配等活动的机会。在猎物的防御策略中由此发展成躲避捕食者机理(predator-avoidance mechanisms)和反捕食者机理(anti-predator mechanism)^[7]。躲避捕食者机理指猎物减少在捕食压力较高的微生境中的活动使自身的存活值增加;反捕食者机理指猎物在捕食者生存的微生境中活动时利用形态特征和行为特征减少被捕食的概率,从而增加自身的存活值,因此成功捕食(successful predation)是猎物躲避捕食的进化压力,不成功捕食(unsuccessful predation)是猎物反捕食的进化压力,猎物在活动中将要根据捕食风险的大小对两种机理的应用做出特定的选择。

1 动物对捕食风险的敏感性

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权衡,以确定捕食风险和取食项目,能利用环境因子作为信息估计食物的可利用性和捕食风险大小的动物,其适合度更大^[8]。首先,气味是重要的信息源,利用气味是许多猎物躲避捕食者的重要策略之一,自然选择对能辨认或躲避捕食者气味的个体有利,使它们能容易地发现和确定捕食者或猎物种类,在发现捕食者或被攻击前就得以成功的躲避。Mullerschwarze^[9]和 Weldon^[10]综述了捕食者的化学信号对其猎物行为的影响,许多动物能辨别捕食者的化学信号,当发现捕食者的化学信号时减少活动时间、改变活动区域或表现出明显的躲避行为,以降低其相遇捕食者的概率,从而增加存活值。当捕食者与猎物在生态时间内长期分离,而在进化时间内生活于同一区域,猎物对于捕食者气味的刺激仍然会产生遗传性的反应,普通田鼠(*Microtus arvalis*)与其捕食者白鼬(*Mustela erminea*)的分离时间至少有 5 000 年,但仍躲避白鼬的气味^[11],褐家鼠(*Rattus norvegicus*)也本能地躲避赤狐(*Vulpes vulpes*)的气味^[12]。

其次,对于依靠视觉发现猎物或捕食者的动物而言,光照强度和周期对其觅食行为有明显的影 响,夜行性动物(nocturnal animal)主要表现为受月光强度和月光周期的影响,因此,猎物对光照强度和周期有较强的敏感性,光照也成为猎物估计环境中捕食风险大小的又一主要因素。Metzgar^[13]指出,猎物活动性增加,则被捕食的风险增加。许多猎物在光照明亮期更容易被依靠

视觉确定食物的捕食者捕获,承受更大的捕食风险^[14,15],因此,猎物通过减少或改变活动时间降低被捕食的风险,仅在摄食冲动(feeding motivation)极为强烈或具有相对安全的隐蔽场所时才增加在明亮期的活动,但也有一些猎物在黑暗期的捕食风险较高,它们增加在明亮期的活动时间。旗尾更格卢鼠(*Dipodomys spectabilis*)的地面觅食活动受月亮月光的限制,月亮升起后更多地 在灌丛区域活动,在阴暗区域的分布数量明显高于非阴暗区域的分布数量,梅氏更格卢鼠(*D. merriami*)在月亮月光期也主要在隐蔽区域活动,更多地利用树冠阴影区域的食物^[16],拉布拉多白足鼠(*Peromyscus maniculatus*)主要在黑暗期活动^[17],牙买加果蝠(*Artibeus jamaicensis*)避免在全月搜寻和捕捉猎物^[18],艾鼬(*Mustela eversmanni*)在明亮的月光期明显地增加灌丛区域的利用时间,灌丛作为隐蔽场所减少艾鼬被捕食的风险^[19]。模拟实验也表明,当人工增加光照强度时,荒漠鼠减少对无隐蔽区域的利用时间,其觅食时间和觅食效率均有降低^[20]。因此,动物能根据光照周期和光照强度的变化确定活动时间和利用栖息地。

动物承受捕食风险的能力与自身的质量有关,基础代谢较高的动物对捕食风险更加敏感,动物在食物缺乏的条件下觅食时,会从厌恶风险(risk-aversion)转为倾向风险(risk-proneness),由此,已有学者提出风险敏感性觅食理论(risk-sensitive foraging theory),动物可依据食物获得率变化在觅食地与食物种类间做出选择^[21,22]。假定处于饥饿状态的动物,若一次获得 250 g 以上的食物就可生存,否则,动物因饥饿而死亡。对给定的两个觅食区域,一个区域内 250 g 食物被堆放在同一地点,而另一区域内 250 g 食物被分放 5 个不同地点,每一地点堆放 50 g。动物在前一区域内觅食时很难找到食物,但当找到食物后就会存活;而动物在后一区域内觅食时容易找到食物,但找到一个地点的食物后仍不能存活,因此,动物将冒较大风险在前一区域觅食。捕食风险的增加往往导致动物对食物摄取量的减少,这种作用对饥饿动物所造成的副效应较正常动物更大,它们面临着被饿死或被捕食的风险,做出何种决策依赖于二者间的作用强度。当一种资源为动物所必需,即使捕食风险水平增加,动物仍趋向风险而获取该种资源。石鲈科(Haemulidae)鱼类对其捕食者狗母鱼(*Synodus intermedius*)的丰富度非常敏感,并依其调节觅食行为,模拟攻击或捕食者密度增加时,其食物摄入率降低^[23],普通鼯鼠(*Sorex araneus*)的能量需求高,在食物缺乏时与风险敏感性觅食理论预测结果一致,它们将利用高

获得率(high reward rate)的食物^[24];但也有些动物诸如褐家鼠^[25]和大黄蜂(*Bombus edwardsii*)^[26]等在食物缺乏时对食物变化率不敏感,它们仍然趋于厌恶风险。因此动物在觅食时能依据自身的质量在捕食风险的大小之间做出权衡,从而采用相应的行为决策。

2 捕食风险的评估

捕食风险的评估主要通过测定猎物的死亡率、捕食者的捕食强度和分析捕食者与猎物行为三种方法进行。

在利用死亡率评估捕食风险的大小时,通过确定捕食者的种群密度以及捕食者的食性和食量计算捕食者对猎物的取食能力,也有许多研究通过围栏实验和无线电遥测法直接确定捕食者的种类和猎物的死亡率^[27]。但是,死亡率的测定更多地考虑捕食者对猎物种群数量的影响,而很少考虑猎物在捕食者存在时的权衡策略。

捕食强度是在一特定区域内一种或多种天敌动物对一种或多种猎物影响程度的度量,通常以公式 $P = N \times (R/n)$ 计算,其中, P 为捕食强度, N 为天敌动物数量, R 为天敌动物食物中猎物所占的比例, n 为猎物数量^[28]。捕食强度的测定仅强调天敌动物对猎物的数值反应和功能反应,也未考虑猎物在捕食风险条件下的权衡策略。

通过分析捕食者与猎物的行为来确定捕食风险时,首先要假定所选定的行为只是减少风险而无其它作用,且猎物有完美的风险意识和自由控制其行为的能力。实际上,猎物不可能有这样的能力,从而很难满足这一假设的要求^[29];同时,行为变量的测量也较困难,如警戒(vigilance)是猎物感受风险大小的主要指标之一,但它还有其它用途,常被其它活动所折中^[30]。依据猎物与捕食者相互作用的阶段性,猎物承受的捕食风险包括探测风险(risk of detection)、相遇风险(risk of meet)、攻击风险(risk of attack)和攻击后的捕获风险(risk of capture)等。不同物种对以上风险的敏感性各不相同。Cowlshaw^[2,3]通过分析猎物能探测到捕食者的最小距离和探测到捕食者后可安全逃避的最小距离评估猎物的攻击风险和捕捉风险。Lima 和 Dill^[31]对捕食风险的评估分析更详细,捕食风险(P)主要由三方面的因素决定,即,猎物与捕食者相遇的机率(c),猎物相遇捕食者后被攻击的概率(d)及猎物可能与捕食者相遇的时间(t),其计算公式为: $P = 1 - \exp(-cdt)$ 。

在自然环境中捕食者与猎物相遇后的行为结果如图 1 所示。图中箭头表示行为发生的方向,直线上的字母表示下一步行为发生的条件概率。因此,猎物相遇捕食者后被攻击的概率(d)可根据公式 $d = [p(1 - a)(1 - i_1)(1 - e_1) + q(1 - i_2)(1 - e_2)](1 - e_3)$ 计算。

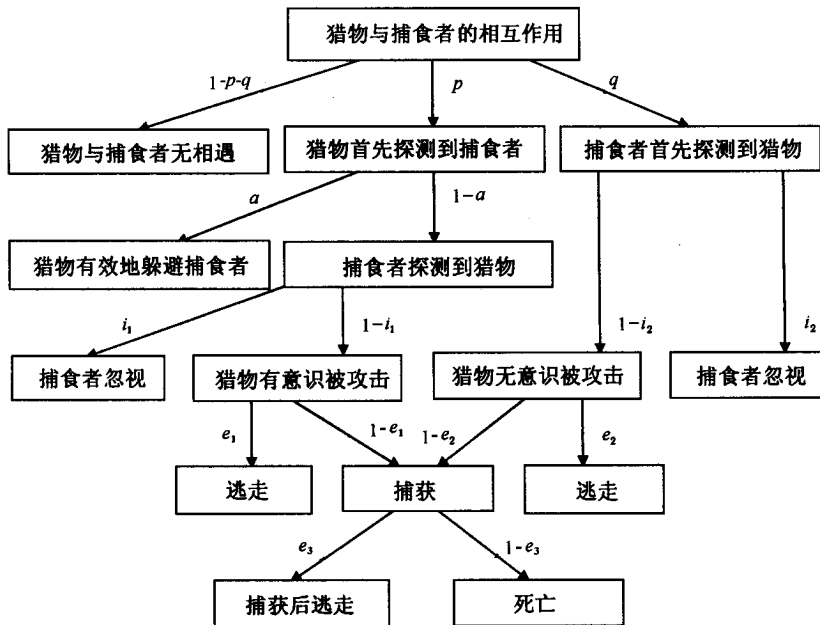


图 1 捕食者与猎物相遇后的行为结果

猎物在活动中采用躲避捕食者机制可减小 c 值和 t 值;采用反捕食者机制,以减少活动、增加隐蔽所の利用、拟态或逃避等策略可增加 a 值。有些动物还利用形态特征增加被攻击时逃避的机会,从而增加 e_1 和 e_2 值、或利用假死和断尾增加 e_3 值。猎物采用以上的方法都可减小 d 值,从而降低被捕食的风险。

3 捕食风险对动物觅食行为的影响

动物觅食时面临如何获得食物和躲避捕食者的捕食。一个体用于觅食的时间越多,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越少,尤其在食物缺乏的条件下,许多动物搜寻足够的食物异常困难。欧洲和北美的一些鸟类在冬天的全天都需要搜寻食物,以获得足够的食物使其生存,因此,它们承受的捕食风险更大。根据最佳觅食理论(optimal foraging theory),动物在觅食过程中能权衡环境中的风险大小,在活动时间、斑块选择、微生境利用、活动距离和移动速度等方面做出相应的行为决策(behavioural decision),使自身的适合度达到最大。这一假定已在鱼类^[32]、啮齿类^[33]、鸟类^[34]和无脊椎动物^[35]的研究中得到验证。

3.1 捕食风险对动物食谱组成的影响 根据最佳觅食原理,动物对食物项目的选择是最适食谱选择^[36]。早期的研究强调食物丰富度的作用,捕食者对食物的选择依赖于食物的丰富度,食物的丰富度越高,捕食者的选择性越强。在食物丰富度高的区域,捕食者的食性相对特化,成为特化捕食者,而其它捕食者因食物缺乏、寻找单一的食物难以满足其能量需求,在进化过程中成为泛化捕食者^[37]。但在鸟类的研究中发现,捕食者取食的食物种类并非是丰富度最高的物种,它们在进化过程中形成能估测猎物营养价值和处理猎物所花费时间的能力,根据单位时间内所获得的能量值大小选择猎物^[38]。最近的研究表明,捕食者对猎物的选择与捕食风险有关,某一食物是否被接受不完全依赖于高等级食物的丰富度和能量值,而是与其有利性(profitability)和觅食该项目所承受的风险大小有关。Lima 和 Valone^[39]发现灰松鼠(*Sciurus carolinensis*)在某些条件下并不选择最有利的食物,而是选择次级有利食物,当食物距隐蔽所越远,这种选择倾向越明显。梅氏更格卢鼠等荒漠啮齿类在高捕食风险时,对种子的类型有明显的选择性,在开阔生境中取食的种子类型与密闭生境中取食的种子类型明显不同^[40]。在捕食风险区域,鸟类进食时间缩短,观察频次增加,捕食效率降低,使其食物种类发生变化^[41]。

捕食者对猎物的选择倾向于选择有利性更大的食

物,同时,也权衡捕食过程中的风险大小。伶鼬(*Mustela nivalis*)在捕食过程中明显选择小型的、攻击力弱的猎物,其主要原因是小型猎物的反捕食能力较弱,对伶鼬造成的伤害性较小^[42]。仓鸮(*Tyto alba guttata*)在捕食活动猎物时,也选择体型较小的小家鼠(*Mus musculus*),而在猎物不活动时则选择体型较大的褐家鼠,其原因是褐家鼠的反捕食能力较强,草鸮在捕杀时要花费较多的时间,而小家鼠则相对容易处理^[43]。捕食者捕捉体重较大的猎物可减少搜寻猎物的时间,而捕捉较小的猎物可减少征服猎物所付出的代价和风险,反映出捕食者在搜寻和征服猎物的过程中所消耗能量与花费时间之间的折中性(compromise)^[44]。在理论上,动物选择不活动的猎物取食可以节省追击和捕杀猎物的时间,同时也可避免在捕杀时受到猎物的攻击而造成自身的伤亡。草鸮捕杀大型的不活动猎物,使搜寻猎物的时间降低,其单位时间内获得的能量值最高^[43]。但是,猎物的活动性越高,捕食者发现猎物的概率越大,因此猎物的活动性是对捕食者的攻击刺激(attack stimulus),捕食者可节省用于搜寻猎物的时间,使单位时间获得的能量值最高,伶鼬对猎物的选择则如此^[42]。

3.2 捕食风险对动物活动时间的影响 在进化过程中捕食者使其觅食时间与其猎物的活动时间相一致,而猎物的活动则避开捕食者的活动高峰。若猎物的数量在年间无大的波动且捕食者对夜行性、昼行性的猎物都能利用,则食物的可利用性并不是影响捕食者活动时间的因素;而在食物缺乏的条件下,对食物特化的种类,其食物的可利用性决定捕食者的活动时间。动物在觅食时必然要经受被捕食的风险。当捕食风险因素增加时,猎物限制其活动,或选择捕食风险小的时候活动。Gerall^[45]的研究表明,北美水貂(*Mustela vison*)的活动高峰与其猎物的活动高峰一致。Caldwell^[4]发现鸟类在鹰类的捕食压力下选择下雨和昏暗等相对安全的时间觅食。石鲈科鱼类的幼体对捕食者狗母鱼的种群密度非常敏感,当室内模拟密度增加或攻击率增加时,它们推迟迁移时间和觅食时间^[23]。在赤狐存在的条件下,褐家鼠常改变觅食的活动时间以减少被赤狐捕食的风险^[25]。

3.3 捕食风险对动物栖息地选择的影响 栖息地选择是动物对物理环境和社会环境综合作用的结果,栖息地中的隐蔽场所和食物资源的分布几乎决定动物所有的行为模式和进化方向。因此,获取食物和躲避捕食者是动物生存策略的重要组成部分,动物需要权衡(trade-off)这两种成分以增加其适合度。许多学者^[46,47]认为,栖息地选择是由取食利益所决定;也有学者^[48]强

调捕食风险在栖息地选择中的作用,动物在何处觅食主要依据自身的反捕食形态及行为特征,结合能量需求,通过权衡形成相应的行为决策,其决策结果可分为随机型(random)、最大化获得型(reward-maximizing)、调控风险型(risk-adjusting)和平衡风险型(risk-balancing)。在第一类型中,动物对栖息地的利用与食物的丰富度和风险大小都无关系;第二类型与动物对能量需求有密切关系,处于饥饿状态的动物,宁可承受较大风险去选择和利用食物丰富的栖息地,无视风险存在;第三类型是常见的行为决策,动物依据捕食风险的变化而相应改变行为,既要最大程度的增加食物获得率,又要最大程度的降低捕食风险;第四类型为高风险、高收益及低风险、低收益。动物选择栖息地时,一要依赖栖息地中食物资源的分布和丰富度,另要依赖栖息地中捕食风险的大小,猎物为躲避捕食者所选择的栖息地并非是最适觅食区域,而是隐蔽所较多或捕食压力较小的区域。隐蔽所(refuge)可为树林、悬崖、洞道、岩石和植被等。隐蔽所的主要作用是猎物遇到捕食者时能有效地躲避捕食者。为躲避捕食者,猎物需要在被捕食者攻击前回到隐蔽所,所以,猎物通常在隐蔽所附近觅食或获得食物后立即将食物运回隐蔽所后再进食^[49]。许多小哺乳动物具有复杂的洞道系统,在捕食风险越高的区域,洞道系统越复杂,洞口数越多,这将增加逃避被捕食的途径,因此,复杂的洞道系统为其提供良好的居住场所和隐蔽场所^[50,51]。猎物在隐蔽所中的时间越长,被捕食的风险越低,但也减少用于觅食等活动的时间。猎物在隐蔽所中的时间和捕食者的等待时间依赖于各自的对策,猎物在这场消耗战的等待对策(waiting game)中所采用的方法取决于其身体的状况和食物的重要性。另一策略是种群内调整,由于捕食压力的作用,处于劣势地位的个体被迫改变栖息地。一些荒漠啮齿类多选择开阔生境作为栖息地^[15],高原鼠兔(*Ochotona curzoniae*)也选择开阔生境作为栖息地,以减少被捕食的风险^[52]。而有些动物则选择有隐蔽物的地方栖息。在开阔生境中具有更大的风险,猎物形成的这种适应性策略与其捕食者的捕食行为有关。绝大多数猫科动物(felids)的捕食策略是从密闭的植被中伏击猎物或在短距离内追击猎物。在这种捕食压力下,许多猎物避免在密闭的植被中觅食。而绝大多数犬科动物(canids)在小范围内搜寻猎物或长距离追击猎物,在植被稀疏的生境中有更大的捕食成功率。在这种选择压力下,许多猎物增加对密闭植被生境的利用^[53]。

4 我国对捕食风险的研究现状

国内对捕食风险的研究相对较少。边疆晖等^[54]

在实验室条件下采用增加捕食风险的方法,测定高原鼠兔对食物大小的选择,在野外条件下采用增加地表覆盖物的方法研究高原鼠兔对栖息地的选择,结果表明,高原鼠兔对食物和栖息地的选择都是权衡捕食风险大小的结果。魏万红等^[19,55]测定夜行性动物艾鼬对光照及月光强度与月光周期的响应,结果表明,光照作为影响捕食风险的生态因子对艾鼬的活动时间无明显影响,但对艾鼬的栖息地选择有明显影响,这是艾鼬在进化过程中形成的反捕食策略。胡德夫等^[56]在研究荒漠啮齿动物的群落组成时发现,由于捕食风险的作用,不同的物种形成不同的躲避捕食风险的策略,双足型的动物依靠快速和多变的移动以减少捕食风险,而四足型的动物依靠社群内的鸣叫和后足击地的行为进行种群间通讯,以有效地减少捕食风险。王振龙等^[57]在实验室条件下研究艾鼬气味对根田鼠(*Microtus oeconomus*)繁殖和社会行为的作用,发现根田鼠依据捕食风险大小调节其繁殖力。在自然环境中,当动物进行任何活动时,都将面临捕食风险的压力,捕食风险是影响动物生存和繁殖的重要因素之一,因此,应该要充分关注捕食风险在动物进化中的作用和地位,进一步关注捕食风险对动物群落结构、繁殖特征及行为等作用的研究。

参 考 文 献

- [1] Hill R A, Dunbar R I M. An evaluation of the roles of predation rate and predation risk as selective pressures on primate grouping behaviour. *Behaviour*, 1998, **135**:411 ~ 430.
- [2] Cowlshaw G. Refuge use and predation risk in a desert baboon population. *Anim Behav*, 1997, **54**:241 ~ 253.
- [3] Cowlshaw G. Trade-offs between foraging and predation risk determine habitat use in a desert baboon population. *Anim Behav*, 1997, **53**:667 ~ 686.
- [4] Caldwell G S. Predation as a selective force on foraging herons: effects of plumage color and flocking. *Auk*, 1986, **103**:494 ~ 505.
- [5] Caraco T, Matindale S and Pulliam H R. Avian flocking in the presence of a predator. *Nature* (London), 1980, **285**:400 ~ 401.
- [6] Sih A. Prey uncertainty and the balancing of anti-predator and feeding needs. *Am Nat*, 1992, **139**:1 052 ~ 1 069.
- [7] Brodie E D, Formanovicz D R Jr. Predator avoidance and antipredator mechanisms: distinct pathways to survival. *Ethol Ecol Evol*, 1991, **3**:73 ~ 77.
- [8] Hileman K S, Brodie E Jr. Survival strategies of the salamander *Desmognathus ochrophaeus*: interaction of predator-avoidance and predator mechanisms. *Anim Behav*, 1994, **47**:1

- ~ 6.
- [9] Muller-Schwarze D. Experimental modulation of behavior of free-ranging mammals by semiochemicals. In: Muller-Schwarze D, Silverstein R H, eds. *Chemical Signals in Vertebrates 3*. New York, Plenum Press, 1983, 235 ~ 244.
- [10] Weldon, P. J. Responses by vertebrates to chemicals from predators. In: Macdonald D W, Muller-Schwarze D, Natynczuk S E, eds. *Chemical Signals Invertebrates 5*. Oxford, United Kingdom, Oxford University Press, 1990, 500 ~ 521
- [11] Gorman M L. The response of prey to stoat (*Mustela erminea*) scent. *J Zool*, 1984, **202**:419 ~ 423.
- [12] Dickman C R, Doncaster C P. Responses of small mammals to red fox (*Vulpes vulpes*) odour. *J Zool*, 1984, **204**:521 ~ 531.
- [13] Metzgar K G. An experimental comparison of screech owl predation on resident and transient white-footed mice (*Peromyscus leucopus*). *J Mammal*, 1967, **48**:387 ~ 390.
- [14] Skutelsky O. Predation risk and state-dependent foraging in scorpions: effects of moonlight on foraging in the scorpion *Buthud occitanus*. *Anim Behav*, 1996, **52**:49 ~ 57.
- [15] Price M V, Waser N M, Bass T A. Effects of moonlight on microhabitat use by desert rodents. *J Mammal*, 1984, **65**:353 ~ 356.
- [16] Kaufman D W, Kaufman G A. Effect of moonlight on activity and microhabitat use by Ord's kangaroo rat (*Dipodomys ordii*). *J Mammal*, 1982, **63**:309 ~ 312.
- [17] Clarks J A. Moonlight's influence on predator/prey interactions between short-eared owls (*Asio flammeus*) and deermice (*Peromyscus maniculatus*). *Behav Ecol Sociobiol*, 1983, **13**:205 ~ 209.
- [18] Morrison D W. Lunar phobia in a tropical fruit bat, *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Anim Behav*, 1978, **26**:852 ~ 855.
- [19] 魏万红, 周文扬, 樊乃昌. 月光及光照强度对艾虎微生境利用的影响. *兽类学报*, 2002, **22**(4):277 ~ 283.
- [20] Kotler B P. Effects of illumination on the rate of resource harvesting in a community of desert rodents. *Am Midl Nat*, 1984 **111**:383 ~ 389.
- [21] McNamara J M, Houston A I. The value of fat reserves and the trade-off between starvation and predation. *Acta Biotheoret*, 1990, **38**:37 ~ 61.
- [22] Barnard C J, Brown C A J. Risk-sensitive foraging in common shrews (*Sorex araneus* L.). *Behav Ecol Sociobiol*, 1985, **16**:161 ~ 164.
- [23] Helfman G S. Behavioural 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, 1984, 135 ~ 156.
- [24] Barnard C J, Hurst J L. Time constraints and prey selection in Common Shrew *Sorex araneus* L. *Anim Behav*, 1987, **35**:1 827 ~ 1 837.
- [25] Battalio R C, Kagel J H, Macdonald D N. Animals' choices over certain outcomes: some initial experimental results. *Am Ecol Rev*, 1985, **75**:597 ~ 613.
- [26] Waddington K D, Allen T, Heinrich B. Floral preferences of bumblebees (*Bombus edwardsii*) in relation to intermittent versus continuous rewards. *Anim Behav*, 1981, **29**:779 ~ 784.
- [27] Boonstra R. Predation on *Microtus townsendii* population: impact and vulnerability. *Can J Zool*, 1977, **55**:1 631 ~ 1 643.
- [28] 杨卫平, 杨荷芳. 天敌对鼠类种群的影响. 见: 王祖望, 张彬彬主编. *鼠害治理的理论与实践*. 北京, 科学出版社, 1996, 182 ~ 203.
- [29] Abrams P A. Should prey overestimate the risk of predation? *Am Nat*, 1994, **144**:317 ~ 328.
- [30] Baldellou M, Henzi S P. Vigilance, predator detection and the presence of supernumerary males in vervet monkey troops. *Anim Behav*, 1992, **43**:451 ~ 461.
- [31] Lima S L, Dill L M. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can J Zool*, 1990, **68**:619 ~ 640.
- [32] Milinski M, Heller R. Influence of a predator on the optimal foraging behavior of sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.). *Nature* (London), 1978, **275**:642 ~ 644.
- [33] Lima S L, Valone T J, Caraco T. Foraging efficiency, predation risk trade-off in the grey squirrel. *Anim Behav*, 1985, **33**:155 ~ 165.
- [34] Krebs T R, Erichsen J T, Webber M I, et al. Optimal prey selection in the great tit (*Parus major*). *Anim Behav*, 1977, **25**:30 ~ 38.
- [35] Abrahams M V, Dill L M. A determination of the energetic equivalence of the risk of predation. *Ecology*, 1989, **70**:999 ~ 1 007.
- [36] Pyke G H, Pulliam H R, Charnov E L. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Q Rev Biol*, 1977, **52**:137 ~ 154.
- [37] Andersson M, Erlinge S. Influence of predation on rodent populations. *Oikos*, 1977, **29**: 591 ~ 597.
- [38] Davies N B. Prey selection and the search strategy of the spotted flycatcher (*Muscicapa stia*): a field study on optimal foraging. *Anim Behav*, 1977, **25**:1 016 ~ 1 033.
- [39] Lima S L, Valone T J. Influence of predation risk on diet selection: a single example in the grey squirrel. *Anim Behav*,

- 1986, **34**:536 ~ 544.
- [40] Bowers M A. Seed removal experiments on desert rodents: the microhabitat by moonlight effect. *J Mammal*, 1988, **69**:201 ~ 204.
- [41] Lima S L. Vigilance and diet selection: a simple example in the dark-eyed junco. *Can J Zool*, 1988, **66**:593 ~ 596.
- [42] Derting T L. Prey selection and foraging characteristics of least weasel (*Mustela nivalis*) in the laboratory. *Am Midl Nat*, 1989, **122**:394 ~ 400.
- [43] Ille R. Preference of prey size and profitability in barn owls *Tyto alba guttata*. *Behaviour*, 1991, **116**(3-4):180 ~ 189.
- [44] Griffith D. Foraging costs and relative prey size. *Am Nat*, 1980, **116**:743 ~ 752.
- [45] Gerall K. Activity patterns of the mink (*Mustela vison*, Schreber) in Southern Sweden. *Oikos*, 1969, **20**:451 ~ 460.
- [46] Storch I. Habitat selection by capercaillie in summer and autumn: is bilberry important? *Oecologia* (Berl), 1993, **95**:257 ~ 265.
- [47] Langvatn R, Hanley T A. Feeding-patch choice by red deer in relation to foraging efficiency. *Oecologia* (Berl), 1993, **95**:164 ~ 170.
- [48] Ferguson S H, Bergerud A T, Ferguson R. Predation risk and habitat selection in the persistence of a remnant caribou population. *Oecologia* (Berl), 1988, **76**:236 ~ 245.
- [49] Holmes W G. Predator risk affects forging pikas: observational and experimental evidence. *Anim Behav*, 1991, **42**:111 ~ 119.
- [50] Harper S J, Batzli G O. Effects of predators on structure of the burrows of voles. *J Mammal*, 1996, **77**(4):1114 ~ 1121.
- [51] Reichman O J, Smith S C. Burrows and burrowing behavior by mammals. *Current Mammalogy*, 1990, **2**:197 ~ 244.
- [52] 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. 兽类学报, 1999, **19**(3):212 ~ 220.
- [53] Kruuk H, Turner M. Comparative notes on predation by lion, leopard, cheetah and wild dog in the Serengeti area. *East Africa Mammalia*, 1976, **31**:1 ~ 27.
- [54] 边疆晖,樊乃昌. 捕食风险对高原鼠兔食物大小选择的影响. 兽类学报, 1999, **19**(4):254 ~ 261.
- [55] 魏万红,周文扬,樊乃昌. 月光及光照对艾虎活动的影响. 兽类学报, 2002, **22**(3):179 ~ 186.
- [56] 胡德夫,盛和林. 准葛尔盆地南缘捕食者排泄物内的啮齿动物组成. 干旱区研究, 1998, **15**(2):31 ~ 34.
- [57] 王振仑,刘季科. 艾鼬气味对根田鼠社会行为和繁殖的影响. 动物学报, 2002, **48**(1):20 ~ 26.