

集群数量和采食距离对储草期布氏田鼠警戒频次的影响

宋文韬^{①②} 王也^{①②} 张小倩^{①②} 张文杰^{①②} 郑思思^①
格希格都仁^③ 陈卫^② 宛新荣^{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 首都师范大学生命科学院 北京 100048; ③ 内蒙古锡林郭勒盟镶黄旗草原工作站 镶黄旗 013250

摘要: 警戒行为是动物对环境中的潜在危险做出的反应。为探究影响警戒行为的因素, 作者在内蒙古锡林郭勒典型草原区进行了集群数量和采食距离对储草期自由生活状态下布氏田鼠 (*Lasiopodomys brandtii*) 警戒频次影响的实验。通过标志重捕法和人工去除法设定 3 个集群数量梯度 (11 只、6 只和 3 只), 利用人工食物站设置 4 个采食距离梯度 (5 m、10 m、20 m、30 m), 共 12 个梯度组合, 每个组合分别观察 60 次采食过程, 共计观察 720 次, 并记录采食过程中的警戒频次。对数据进行双因素方差分析, 集群规模和采食距离对布氏田鼠警戒行为频次均有极显著影响 ($P < 0.01$)。随着集群数量减小, 布氏田鼠单次采食的警戒频次显著增加; 采食距离越远, 单次采食的警戒频次越高; 集群数量和采食距离之间还存在极显著的交互作用 ($P < 0.01$)。集群数量增大意味着采食距离的增加, 为保证储草效率, 布氏田鼠种群会在增加集群数量和减小采食距离之间权衡, 最终集群数量维持在中等水平, 支持了最优集群理论。

关键词: 布氏田鼠; 警戒行为; 集群数量; 采食距离

中图分类号: Q958 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263 (2017) 05-754-07

Influence of Group Size and Foraging Distance on Vigilance Frequency of Brandt's Vole (*Lasiopodomys brandtii*) in Food Storing Period

SONG Wen-Tao^{①②} WANG Ye^{①②} ZHANG Xiao-Qian^{①②} ZHANG Wen-Jie^{①②} ZHENG Si-Si^①
Gexigeduren^③ CHEN Wei^② WAN Xin-Rong^{①*}

① State Key Lab of Integrated Management of Pest Insects & Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101; ② School of Life Sciences, Capital Normal University, Beijing 100048; ③ Xianghuangqi Grassland Station, Xilinguole, Inner Mongolia, Xianghuangqi 013250, China

Abstract: Vigilance behavior, affected by many factors, is animals' response to potential dangers. To study

基金项目 公益性行业 (农业) 科研专项经费项目 (No. 201203041);

* 通讯作者, E-mail: wanxr@ioz.ac.cn;

第一作者介绍 宋文韬, 男, 硕士研究生; 研究方向: 动物生态学; E-mail: wintersong42@live.com.

收稿日期: 2017-03-03, 修回日期: 2017-04-30 DOI: 10.13859/j.cjz.201705004

the vigilance behavior of Brandt's vole (*Lasiopodomys brandtii*), we examined the effects of group size and foraging distance on the vigilance behaviour frequency of Brandt's vole during the food storing period in typical steppes in Xilingole League, Inner Mongolia. We manipulated the group size of the voles in three levels (11, 6, and 3 individuals) and foraging distance in four levels (5 m, 10 m, 20 m, 30 m) in this study. The vigilance behaviour frequency was taken counted in the same time (Fig. 1 and Appendix). Two-way ANOVA shows that the frequency of vigilance behaviour significantly related to both group size and foraging distance. Moreover, the interaction between group size and foraging distance was extremely significant (Table 2). Vigilance behaviour frequency was higher with smaller group size and longer foraging distance. The result suggests that the group size effect of Brandt's vole well supports the many-eyes hypothesis. And the result also indicates that foraging efficiency of Brandt's vole rises with the increase of the group size. Combined with the study that with higher group size comes higher predation risk, the trade-off between predation risk and foraging efficiency makes us ensure that there is an optimum group size of Brandt's vole.

Key words: *Lasiopodomys brandtii*; Vigilance behaviour; Group size; Foraging distance

布氏田鼠 (*Lasiopodomys brandtii*) 广泛分布于内蒙古典型草原地区, 常与牲畜争夺牧草资源、破坏草场且能够传播疾病, 是此地区的主要害鼠 (施大钊 1986, 武晓东 1990)。该鼠为群居性鼠种, 不冬眠, 秋季集群储草以度过食物缺乏的寒冬 (张知彬等 1998)。在秋季储草期布氏田鼠几乎全天活动, 长时间的地面活动会吸引大鸮 (*Buteo hemilasius*)、艾鼬 (*Mustela eversmanii*) 等捕食者, 增加被捕食的概率 (Jonsson et al. 2000, van Vuren 2001)。为降低捕食风险、提高生存机会, 布氏田鼠会表现出明显的警戒行为, 如警惕、观望、鸣叫和躲避等 (王涛涛等 2015)。

目前警戒行为已成为国内动物行为学研究的热点之一, 多涉及警戒行为的性别差异、集群效应、季节变化等方面, 但国内对警戒行为的研究还处于开始阶段, 相关研究大部分集中于普氏原羚 (*Procapra przewalskii*)、鹅喉羚 (*Gazella subgutturosa*) 等大型有蹄类动物及丹顶鹤 (*Grus japonensis*)、黑颈鹤 (*G. nigricollis*) 等鸟类 (车焯等 2014), 而对啮齿类等小型群居的哺乳动物较少有研究。啮齿动物作为草原生态系统的重要组成部分, 其数量的动态变化对草原生态系统的维系至关重要; 啮齿动物又是猛禽、鼬科动物等捕食者的主要食物来源,

研究啮齿动物的警戒行为, 对了解其种群数量变化和控制有重要意义。

近年来, 部分研究者相继开展了对啮齿动物警戒行为的研究工作。对大沙鼠 (*Rhombomys opimus*) 行为时间分配的研究表明, 其警戒行为的总累积时间与采食等其他行为间存在显著负相关 (徐峰等 2013)。张小倩等 (2015) 对储草期布氏田鼠储食行为的研究表明, 布氏田鼠倾向于选择颗粒较大的食物, 以减少在外活动时间。这些研究表明, 啮齿动物也具有明显的警戒行为, 而且对捕食风险存在各种应对策略。很多因素会影响警戒行为, 研究普遍表明, 警戒行为会随群体规模的增加而逐渐降低 (蒋志刚 2004), 警戒行为随威胁源的接近而增强, 达到临界距离 (逃跑起始距离) 时选择逃跑躲避 (毕俊怀等 2008)。然而, 集群大小和距离等因素对啮齿动物警戒行为具体影响的研究还很缺乏, 相关结论亟待验证。本研究以储草期自由活动的布氏田鼠为对象, 探究了集群数量和采食距离的变化对警戒行为的影响, 以期了解该鼠种采食时群体的适应策略和草场鼠害防治提供基础依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

本研究在中国科学院内蒙古草原生态系统定位研究站西侧的布氏田鼠自然样地 (43°37'N, 116°41'E, 海拔 1 200 m) 进行。该样地位于内蒙古锡林郭勒盟自然保护区内, 植被类型为典型草原, 优势植物主要有克氏针茅 (*Stipa krylovii*)、羊草 (*Leymus chinensis*)、糙隐子草 (*Cleistogenes squarrosa*)、冷蒿 (*Artemisia frigida*) 等。研究对象为样地内自由生活的布氏田鼠开放种群, 其密度接近自然草场中布氏田鼠的分布密度 (约 50 ~ 100 只/hm²) (张小倩等 2014)。样地及周围分布有大鸺等猛禽和艾鼬、伶鼬 (*M. nivalis*) 等捕食者, 这些捕食者对样地中布氏田鼠的活动产生较高的捕食风险。

1.2 集群数量和采食距离的设置

布氏田鼠洞群会以洞口为中心向四周辐射出明显的鼠道, 其地面活动主要沿鼠道进行 (张小倩等 2014)。1997 年 10 ~ 11 月, 通过前期观察和记录, 在样地内选取集群数量为 11 只、储草活动频繁的典型布氏田鼠洞群作为实验对象。在天然鼠道的基础上, 以小麦 (*Triticum aestivum*) 为诱饵引导布氏田鼠采食, 使其将鼠道修饰延长至实验所需的长度, 布氏田鼠经常活动的距离为 25 m 左右 (武晓东 1990), 据此在鼠道上分别以距洞口 5 m、10 m、20 m、30 m 为距离梯度设立食物站。通过标志重捕法确定该洞群内布氏田鼠的数量, 利用人工去除法依次随机捕出多余个体以满足实验变量条件, 以 11 只、6 只、3 只为数量梯度依次进行实验。

1.3 警戒行为记录方法

布氏田鼠警惕性较强, 在采食过程中会多次停顿, 采取站立或蹲坐的姿势, 同时头部迅速扭动观望附近天敌活动情况, 若发现危险即紧盯目标连续发出高调警告哨音或迅速躲避回洞内, 若没有危险则继续前进 (王涛涛等 2015)。据此, 我们在观察点前方增设铁丝编网增强隐蔽效果以减小人为干扰, 将布氏田鼠个体在采食过程中的停留观望次数作为布氏田鼠警戒行为的衡量指标, 通过对行为描述录音的

方式记录布氏田鼠从固定洞口出发到食物站途中的停留观望次数。本次实验只记录田鼠从洞口到目标食物站全程的储草过程, 中途中断或者退回则不计入统计样本。每个梯度组合观察记录 60 次。

1.4 数据分析

采用 R3.3.2 软件对数据进行统计分析。计算布氏田鼠在不同集群数量和采食距离的警戒频次, 数据结果用平均值 \pm 标准差 (Mean \pm SD) 表示。并通过双因素方差分析检验集群数量和采食距离对布氏田鼠警戒频次影响的显著性。

2 结果与分析

对实验区域内选定的布氏田鼠洞群连续观察, 记录该布氏田鼠洞群内的个体在不同集群数量和采食距离时的警戒频次 (图 1, 附录)。

实验过程中设置 3 个集群数量梯度 (分别为 11、6、3 只) 和 4 个采食距离梯度 (分别为 5、10、20、30 m), 共 12 个梯度组合, 每个组合分别观察 60 次储草行为, 观察布氏田鼠采食过程共计 720 次, 不同实验组合布氏田鼠警戒频次从 0 次到 6 次不等 (图 1)。对图 1 的数据进一步整理, 以平均值 \pm 标准差 (Mean \pm SD) 的形式表示 (表 1)。

对于储草期布氏田鼠, 集群数量相同时, 警戒行为随采食距离的增加而增加; 采食距离相同时, 警戒行为随集群数量的降低而增加 (表 1)。为进一步分析集群数量和采食距离对布氏田鼠警戒行为的影响并进行显著性检验, 对表 1 的数据进行双因素方差分析 (表 2)。

布氏田鼠的警戒频次与集群数量极显著相关 ($F = 24.193, P < 0.01$); 警戒频次与采食距离极显著相关 ($F = 496.224, P < 0.01$); 集群规模与采食距离之间的交互作用极显著 ($F = 3.341, P < 0.01$)。表明集群数量和采食距离均极显著地影响储草期布氏田鼠的警戒行为, 同时集群数量和采食距离之间存在极显著的交互作用。

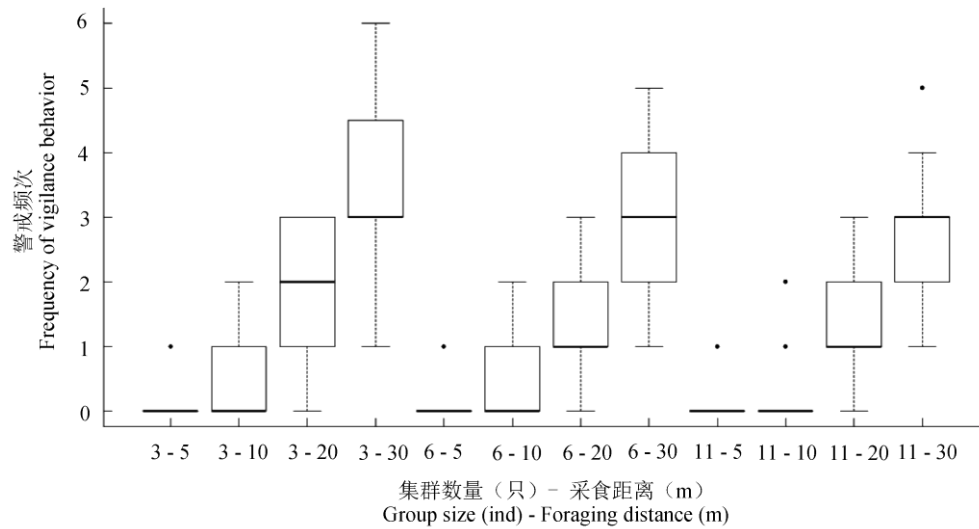


图 1 布氏田鼠在不同集群数量和采食距离时的警戒频次箱型图

Fig. 1 Boxplot of vigilance frequency of Brandt's Vole in different group size and foraging distance

箱型图自下而上的横线段依次代表最小值、下四分位数、中位数、上四分位数、最大值，实心点代表异常值。

The bands from bottom to top of the boxplot respectively indicate the minimum, first quartile, median, third quartile and the maximum of each group, outliers are plotted as individual points.

表 1 布氏田鼠在不同集群数量和采食距离时的平均警戒频次

Table 1 The mean frequency of vigilance behavior of Brandt's Vole in different group size and foraging distance

集群数量 (只) Group size (ind)	采食距离 Foraging distance (m)			
	5	10	20	30
3	0.23 ± 0.43	0.38 ± 0.64	2.00 ± 0.86	3.50 ± 1.28
6	0.12 ± 0.32	0.30 ± 0.53	1.38 ± 0.98	2.95 ± 1.11
11	0.03 ± 0.18	0.20 ± 0.48	1.22 ± 0.88	2.65 ± 1.13

表 2 双因素方差分析布氏田鼠单位距离警戒频次与集群数量和采食距离的关系

Table 2 Two-way ANOVA on the influence of two factors, group size and foraging distance, on vigilance behavior of Brandt's Vole

因素 Factors	平方和 Sum of square	自由度 Degree of freedom	均方 Mean of square	F 值 F value	显著水平 P value
集群数量 Group size	31.8	2	15.9	24.193	0.000
采食距离 Foraging distance	977.9	3	326.0	496.224	0.000
交互作用 Interaction	13.2	6	2.2	3.341	0.003
误差 Residuals	465.1	708	0.7		

3 讨论

3.1 布氏田鼠集群原因

随着集群数量的增加，动物个体的警戒时

间降低 (Caraco 1979)，这一现象被称为集群效应 (group size effect) (Roberts 1996)。实验结果表明，随布氏田鼠集群数量的增加，其个体警戒行为明显降低，印证了布氏田鼠这一小

型群居动物也存在集群效应。目前对集群效应的解释,主要有三种假说:稀释效应,个体的捕食风险因群体的增大而被稀释(Hamilton 1971);多眼假说,集群数量越大,参与警戒的个体随之增加,个体可以从其他个体的警戒中获得收益(蒋志刚 2004);竞争假说,当资源总量一定时,群体内的个体会被迫减少警戒行为,将精力转向抢夺有限的资源。稀释效应和多眼假说强调了捕食风险对警戒行为的影响,而竞争假说则侧重于食物资源的限制(车焯等 2014)。我们通过观察发现,储草期布氏田鼠以家群为单位储草,同一家群的个体共享洞群附近的食物资源,储草时每个个体之间相互协作,每个个体的损失都会导致家群储草效率的降低,分担捕食风险是以降低储食效率为代价的,储食量不足又会影响到个体越冬存活率。储草过程中,洞口附近常有多个个体负责警戒,遇到威胁时即发出警报声,收到警报的其他个体则立即钻入附近的洞口中,这些现象表明,布氏田鼠可以通过其他个体的警戒行为来评估自身危险,很好地支持了多眼假说。

3.2 布氏田鼠最优集群: 捕食风险与采食效率的平衡

典型草原区冬季环境恶劣、食物匮乏,最大限度地提高储草效率对布氏田鼠越冬意义重大。为提高储草效率,储草期间布氏田鼠所有个体均参加储草,以保证足够的储草量满足越冬期间的食物需求。张小倩等(2014)研究发现,布氏田鼠单次取食量是相对稳定的,与集群数量和采食距离之间没有明显相关性,这就意味着集群数量越大,单位时间内的取食总量越大,取食效率也就越高。本研究结果表明,随着布氏田鼠集群数量的增加,其警戒频次越低,平均每个个体用于警戒的时间减少。捕食风险的时间分配假说认为,动物会在警戒行为和储食等行为之间做出权衡(边疆晖等 2001,徐峰等 2013),警戒时间减少意味着布氏田鼠

个体可以将更多的时间和精力分配于储草上,这也同样增加了储食效率。集群数量的增大会带来储草效率的提高,也就增加了越冬存活的可能性,依此来看,集群数量的增大一定程度上有利于布氏田鼠的越冬。

然而,集群数量的增加显然也会带来不利影响。田鼠个体的大量活动会吸引更多的捕食者。贾举杰等(2015)对布氏田鼠越冬集群期的主要捕食者——大鸮的研究发现,大鸮会优先捕食集群数量高的布氏田鼠集群。杜桂林等(2016)也对秋季布氏田鼠家群进行了相关研究,结果表明高数量的布氏田鼠秋季家群面临更高的被艾鼬捕食的风险。这些研究均表明,集群数量的增大带来了捕食风险的增大。面对捕食风险,有些群居性动物会借助激怒反应和集体防御来共同抵御捕食者,或扰乱和分散捕食者注意力使之难以得手(尚玉昌 2005),而布氏田鼠只能通过洞居这种初级防御行为避开捕食者的注意,当集群数量增大吸引很多捕食者时,则主动分群减小集群大小以降低捕食风险。集群数量增大还意味着对食物的需求增加,为了储存足够的食物,布氏田鼠不得不扩大储草的面积(储草半径增长),布氏田鼠需要到更远的地方采集食物,即增加储草距离。储草距离增加,一方面延长了暴露给天敌的时间,另一方面也增大退回窝巢躲避天敌的距离,这些因素都会导致捕食风险的提高。过高的捕食风险对动物的生长发育及繁殖有很大的负效应,会降低猎物的种群密度,限制集群数量的增长。捕食风险增高时,动物会通过增强警戒行为、减少储食行为的时间以降低被捕食的风险(魏万红等 2004)。警戒行为会随储草距离的增加而显著增加,分配于储草行为的时间随之降低,而此时储草行为的减少则又降低了储草效率。

可见,集群数量增加给布氏田鼠带来的优势会随着捕食风险的提高和储草效率的降低而逐渐消失,所以布氏田鼠种群不可能无限增大,

而是在利益高低权衡下集群数量维持在一个稳定的中等水平, 此时的数量即为布氏田鼠的最优集群数量。

致谢 中国科学院内蒙古草原生态系统定位研究站提供实验室及研究样地条件, 内蒙古草原动物生态研究站工作人员协助完成实验, 在此一并致谢。

参 考 文 献

- Caraco T. 1979. Time budgeting and group size: a theory. *Ecology*, 60(3): 611–617.
- Hamilton W D. 1971. Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology*, 31(2): 295–311.
- 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(4): 487–492.
- Roberts G. 1996. Why individual vigilance declines as group size increases. *Animal Behavior*, 51(5): 1077–1086.
- van Vuren D H. 2001. Predation on yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*). *American Middle Naturalist*, 145(1): 94–100.
- 毕俊怀, 胡德夫, 丁英, 等. 2008. 蒙古野驴的警戒防御行为. *兽类学报*, 28(1): 28–32.
- 边疆晖, 景增春, 刘季科. 2001. 相关风险因子对高原鼠兔摄食行为的影响. *兽类学报*, 21(3): 187–193.
- 车焯, 李忠秋. 2014. 动物的警戒行为——回顾及展望. *四川动物*, 33(1): 144–150.
- 杜桂林, 洪军, 王勇, 等. 2016. 布氏田鼠秋季家群数量与捕食风险的关系. *动物学杂志*, 51(2): 176–182.
- 贾举杰, 李锋, 倪亦非, 等. 2015. 大鸮对不同数量布氏田鼠越冬洞群的选择偏好. *动物学杂志*, 50(5): 795–800.
- 蒋志刚. 2004. *动物行为原理与物种保护方法*. 北京: 科学出版社, 191–236.
- 尚玉昌. 2005. *动物行为学*. 北京: 北京大学出版社, 152–327.
- 施大钊. 1986. 低数量期布氏田鼠在不同季节中对生境的选择及影响因素的研究. *兽类学报*, 6(4): 287–295.
- 王涛涛, 白玛次仁, 海淑珍, 等. 2015. 布氏田鼠行为谱的构建. *草地学报*, 23(3): 646–652.
- 魏万红, 曹伊凡, 张堰铭, 等. 2004. 捕食风险对高原鼠兔行为的影响. *动物学报*, 50(3): 319–325.
- 武晓东. 1990. 布氏田鼠活动距离的研究. *中国媒介生物学及控制杂志*, 1(3): 162–165.
- 徐峰, 刘伟, 乔洪海, 等. 2013. 大沙鼠的警戒行为与采食及其它行为之间的关系. *干旱区地理*, 36(1): 118–124.
- 张小倩, 张文杰, 郑思思, 等. 2015. 秋季储草期布氏田鼠对不同食物颗粒大小的选择嗜好. *首都师范大学学报: 自然科学版*, 26(2): 58–62.
- 张小倩, 郑思思, 苏永志, 等. 2014. 贮草期布氏田鼠采食距离及集群数量对采食量的影响. *动物学杂志*, 49(1): 24–30.
- 张知彬, 王祖望. 1998. *农业重要害鼠的生态学及控制对策*. 北京: 海洋出版社, 209–220.

附录 布氏田鼠在不同集群数量和采食距离时的警戒频次

Appendix The frequency of vigilance behavior of Brandt's vole in different group size and foraging distance

采食距离 (m) Foraging distance (m)	集群数量 (只) Group size (ind)																	
	3					6					11							
5	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
10	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0
	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	2	2	0	0	2	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
	1	2	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0
	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	2	0	0	1
	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0
	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0
	1	0	2	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0
20	2	3	2	2	2	3	1	2	1	2	2	1	0	1	2	1	1	1
	1	0	2	2	2	2	0	1	3	1	1	1	0	2	1	1	2	2
	3	3	3	1	1	3	2	2	2	0	0	2	1	2	3	2	1	3
	1	1	1	3	3	1	0	3	1	2	3	1	0	1	1	1	2	2
	0	2	2	2	2	3	1	1	1	1	1	2	1	0	0	3	1	1
	2	2	1	1	3	3	0	0	0	0	0	3	1	1	2	1	3	0
	1	3	3	3	2	2	1	1	1	3	3	2	2	2	1	0	2	0
	3	2	2	3	3	2	2	1	3	3	2	0	1	1	2	1	0	1
	3	1	2	1	1	3	0	2	1	1	2	2	0	2	1	0	1	2
	2	2	1	1	3	1	1	3	2	0	1	2	0	2	1	0	3	1
30	4	6	1	1	5	2	1	3	2	4	3	1	2	3	3	4	2	4
	5	3	2	4	4	3	3	3	5	4	3	2	3	2	1	3	1	2
	3	2	5	5	3	2	3	4	2	1	4	4	4	2	5	2	2	3
	3	4	4	3	5	3	4	2	3	3	2	3	1	1	4	1	3	3
	6	3	3	2	3	5	2	1	5	4	3	4	2	3	3	2	5	2
	2	1	5	5	3	4	3	3	2	2	2	5	4	5	4	3	1	4
	5	4	3	4	2	2	4	2	4	5	3	3	3	2	2	4	2	2
	3	2	4	3	4	5	2	4	3	1	1	3	2	3	1	2	2	5
	4	3	3	2	5	3	2	5	3	3	4	4	1	4	3	1	2	1
	2	4	4	5	6	4	3	2	2	4	3	2	3	3	3	3	3	3

表中数字表示警戒次数。The figures indicate the frequency of vigilance.