

捕食风险及其对动物觅食行为的影响^{*}

路纪琪^{1,2} 张知彬^{1**}

(¹中国科学院动物研究所农业虫鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100080; ²河南师范大学生命科学学院, 新乡 453002)

摘要 对捕食风险的涵义及其对猎物动物觅食行为的影响、猎物动物面对捕食风险时的反应进行了论述。捕食风险可以简单地理解为一定时间内猎物动物被杀死的概率。当捕食风险存在时, 动物会选择相对安全但觅食效益较低的地点觅食; 由于死亡率和消化方面的限制, 一般都会产生食谱收缩; 觅食活动方式的时间格局也会因捕食风险而发生改变, 如水生动物的昼夜垂直迁移、某些陆生动物昼行性与夜行性活动的转换、月光回避等。在与捕食者发生遭遇时, 猎物动物的主要反应是: 发出某些信号以阻止捕食者的追捕; 靠近并注视捕食者; 逃逸; 在一定的时间内恢复觅食活动。在以往的研究中, 对捕食者种类已经有了较多的了解, 而对猎物如何判断捕食者丰富度信息、估计风险程度等方面则知之甚少; 同时, 对捕食风险水平的调控、对多种因素的综合分析也较少涉及。在今后的研究中, 还应该考虑研究的尺度问题, 因为在不同尺度的环境条件下, 猎物动物对于捕食风险的反应可能大相径庭。

关键词 捕食风险, 觅食行为, 决策, 反应

中图分类号 Q958 文献标识码 A 文章编号 1000 - 4890(2004)02 - 0066 - 07

Predation risk and its impact on animal foraging behavior. LU Jiqi^{1,2}, ZHANG Zhibin¹ (¹ State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China; ² College of Life Sciences, Henan Normal University, Xinxiang 453002, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2004, 23(2): 66 ~ 72.

As the most commonly seen and normal behavior, foraging behavior is necessary to existence and reproduction of all animals. Members within an ecosystem was an entity which was connected through trophic relationship, i.e. food chain (web). The predation-prey relationship was ubiquitous among biological realm. Every living thing maybe become prey of predators while foraging. The influence of predation covered almost the whole animal behavioral decision-making ways. The risk of any animal being preyed was the foundation of various behavioral decision-making in a ecological time. Prey animals, located in middle trophic level, must not only search food to meet their survival need, but also cope with predation risk caused by predators around them. In other words, prey animals need to trade off between cost and benefit in the course of their foraging. Only by doing so can they attain optimal foraging efficiency. The implication of predation risk and its influences on animal foraging behavior and the response of prey to predators were introduced in this paper. Besides, there are some issues, which were deficient in the past works, should be pay more attention on in the research future.

Key words predation risk, foraging behavior, decision-making, response.

1 引言

就广义而言, 捕食与被食关系在生物界普遍存在, 几乎每一种生物都有可能成为某些动物(包括同种个体)或其他生物的食物^[43]。因而, 捕食风险的影响涵盖了几乎所有的动物行为的决策方式。实际上, 动物被捕(取)食的风险在生态时间上是各种各样行为决策的基础, 成为学者们长期关注的主题^[53]。国内外已有大量有关捕食风险的研究^[13, 35, 52, 53]。有的研究看来, 研究对象涉及从无脊椎动物直到哺乳动物的各个类群, 研究内容包括捕

食风险对栖息地选择、觅食行为、交配行为、种群动态、群落与生态系统结构、进化稳定对策等方面的影响。对任何一种动物而言, 食物都是其生存和进化的基础, 因此, 动物觅食行为尤其是在捕食风险下的决策与实施具十分重要的意义。本文仅从捕食风险与动物觅食行为的关系方面, 对相关研究进行简要回顾, 并对今后相关的研究工作提出一些建议。

^{*}中国科学院重要创新方向项目(KSCX2 - 1 - 03, KSCX2 - SW - 103, KSCX2 - SW - 105)和国家重点基础研究发展规划资助项目(G2000046802)。

^{**}通讯作者

收稿日期: 2002 - 11 - 29 改回日期: 2003 - 03 - 24

2 捕食风险的涵义

什么是捕食风险?迄今为止尚无一个广为接受的定义。Lima 等^[52]曾给出一个简洁的解释:捕食风险或捕食压力就是在一定时间内猎物被杀死的概率($P_{死亡}$),可用一个表达式来表示:

$$P_{(死亡)} = 1 - \exp(- d T)$$

式中, d 为捕食者与猎物的相遇率,取决于当地捕食者密度、搜寻策略、在生境中相对运动速度、生境结构的复杂性等,对猎物来说是可以估计的; T 为遭遇

中猎物易受攻击的时间; d 为一定遭遇中猎物的死亡率,通过捕食者与猎物的实际遭遇状况以及随后的攻击、捕获和进食等过程来综合体现。讨论捕食者与猎物的相互关系时,只要两者之间的距离小于一方对对方的觉察距离(半径),就称为 1 次遭遇^[52]。猎物与捕食者遭遇之后可能结果见图 1。图 1 p, q, a, i, e 分别代表各事件发生的概率。

由图 1 可以得出:

$$d = [p(1 - a)(1 - i_1)(1 - e_1) + q(1 - i_2)(1 - e_2)](1 - e_3)$$

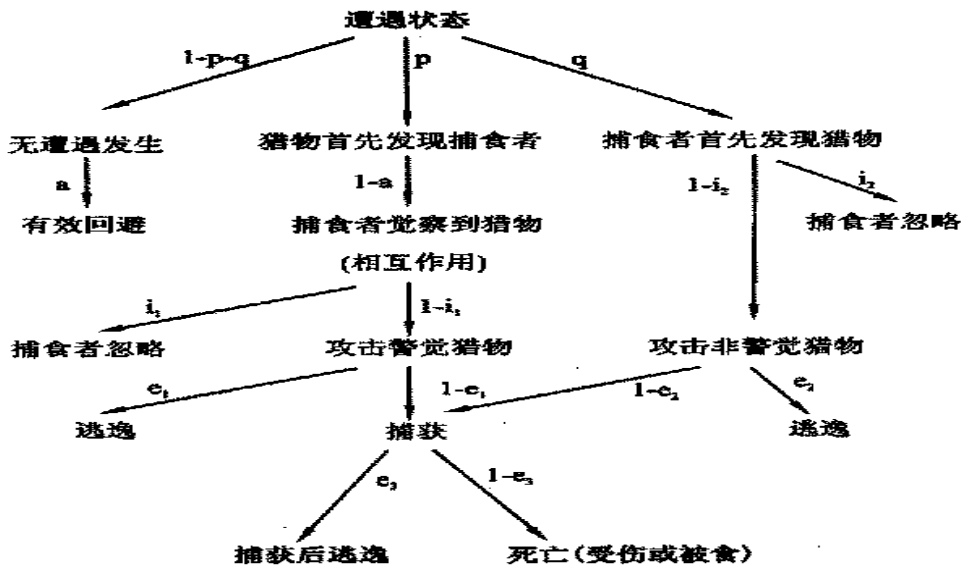


图 1 猎物与其捕食者遭遇之后的可能结果^[52]

Fig.1 Flow chart showing the possible outcomes of an "encounter situation" between a prey and its predator

3 捕食风险下动物觅食行为的变化

3.1 觅食地点的选择

觅食策略就是动物为获得最大的觅食效率所采取的各种方法和措施^[2],而自然选择总是使动物在觅食过程中尽可能地增大净收益,因为动物只有通过最有效的觅食,才能增大其生存和繁殖成功的机会。已有的研究表明,各种动物一般都有适合自己的食物和一套独特的觅食策略,但这并不是一成不变的,而会随着环境条件的变化,随着个体发育阶段的不同,不断地发生适应性变化,这也正是动物行为适应于环境的一个重要表现。在影响动物觅食策略的诸多环境因素中,捕食风险无疑起着重要作用,因为在动物的觅食过程中危险随时都存在^[52]。动

物的觅食行为涉及许多方面,如动物将于何处、何时取食、吃什么、如何处理食物、食物的贮藏、种内、种间竞争等^[43]。所以在捕食风险下觅食时,动物必然要在效益与风险间进行权衡(trade-off),并最终作出行为上的改变。

这一问题的实质就是在捕食风险下动物将去何处觅食,一般来说,动物会回避捕食风险较高的觅食地点。Jakobson 等^[41]发现,三刺鱼(*Gasterosteus aculeatus*)只在面临能量压力并感到安全时,才去浮游动物群体密度较大的地方觅食。这体现了猎物动物觉察捕食者与本身死亡率之间的权衡。三刺鱼在浮游动物密度高的水域中觅食时,虽然可以使其觅食效益提高,但在浓密的浮游动物群体中,三刺鱼的视野会受到干扰,从而不能有效地觉察捕食者。因此,

三刺鱼在不是非常饥饿,或者说面临的能量压力较小时,将尽量选择浮游动物密度低的区域觅食,以保证有较高水平的警觉性。Semlitsch 等^[70]的研究表明,某些蛙类的蝌蚪在面对捕食者时,在避护所逗留的时间延长而不去取食。Vázquez 发现^[75]一种仓鼠科啮齿动物(*Phyllotis darwini*)在捕食风险下觅食时,趋向于寻找避护所并只在生境斑块的中心部分觅食。Peterson 等^[64]发现,一种软体动物(*Macaca balthica*)在丧失了部分吸水管后,其觅食地点从水体下部(风险但有利)上移(安全而利少),这一转换与能量——风险权衡相一致,但尚不清楚它们在丧失了部分吸水管之后,是否仍能有效地估计捕食风险并采取适当的觅食选择。Bowyer 等^[17]研究了捕食风险下黑尾鹿(*Odocoileus hemionus*)的觅食情况,认为黑尾鹿所选择的隐藏处和觅食点与该处的覆盖物状况有关,而这显然受捕食风险的影响。一般来说,黑尾鹿会回避浓密的覆盖物,因为其中可能隐匿有捕食者但又难以及时觉察。Dall^[27]研究表明,当捕食者仓鸮(*Tyto alba*)出现时,安氏沙鼠(*Gerbillux andersoni*)寻找食物的效率降低,只是匆忙而随机地在斑块中寻食。

关于觅食时间的长短,也有一些相关的研究。Kieffer^[45]证实,当捕食者出现时,东美花鼠(*Tamias strianus*)接近食物源非常缓慢,并且捕食者离食物源的距离越近,花鼠所携带的食物量越小,在给食盘(feeder)处就地取食的食物也越少,时间也越短。Alterdorf 等^[9]的研究表明,在捕食风险下,黑尾鹿的觅食时间缩短,并且食物放弃密度 GUD (Giving-up density of food) 比较高。王振龙等^[11]认为,捕食风险对根田鼠(*Microtus oeconomus*)的觅食行为有阻滞作用,并使其取食时间缩短。

3.2 食谱选择

Burrow 等^[22]认为随着捕食风险的增加,由于死亡率和消化方面的限制,动物普遍地都会产生食谱上的收缩。Gilliam 等^[35]指出,动物可以通过行为选择使其适合度最大化,或者说最佳地对付捕食所导致的压力,这种行为可使生长率(g)每增加一个单位时的死亡率(μ)最小化,这就是 μ/g 规则,它被应用于生境斑块选择^[35,72]、觅食努力^[76]、鸟类迁徙^[54]等研究课题。Gilliam^[36]将 μ/g 规则扩展至食谱选择问题,认为具有猎物特异性的捕食风险是猎物动物食谱等级的一个决定因素。Godin^[38]建立了一个随机动态程序化(SDP, stochastic dynamic pro-

gramming)模型,认为只有那些面临能量压力的动物才会取食有利且风险较大的食物,因为随机动态程序化理论的核心就是捕食风险下动物的行为决策取决于能量状态^[3,59]。有关鱼类的研究表明^[38,40],鱼类的食谱选择依赖于捕食风险和能量状态,它们只在捕食风险较低时才愿意取食较大而高质(收益较多)的食物项目(food item)。Pheland 等^[65]主张,猎物动物取食时来回奔波的代价(与捕食风险有关)会影响其食谱选择,但是他们实验的不足之处在于未对捕食风险的水平进行调控。Brown 等^[19]证实,尽管某种食物类型比其他类型的食物更受黑松鼠(*Sciurus niger*)喜欢,但是由于捕食风险的影响,黑松鼠实际上会转而取食喜好程度较低的某些食物项目。

3.3 觅食活动时间格局的变化

捕食风险还会影响猎物动物觅食活动的时间格局。在无脊椎动物方面,许多浮游动物于白天降至水体深层,夜间则升至表层,这可称为昼夜垂直迁移(DVM, diel vertical migration)。Lima^[53]认为,DVM 是猎物动物对靠视觉取食的捕食者的一种反捕适应。很显然,具有 DVM 现象的动物在能量利益(温暖而食物丰富的表层)和安全(相对较冷且食物较差)之间进行了权衡,这些室内实验结果也得到了野外研究的验证,已有的野外研究表明^[60,66],DVM 的变化与以浮游生物为食的鱼类(捕食者)的行为和分布变化有密切的对应关系。需要指出的是,在以往的研究中,有关捕食风险与非捕食因素(如食物丰度、水温、光的透过性等)相互作用对 DVM 的影响则较少涉及。

某些动物还会根据捕食者的活动方式而在昼行性和夜行性活动方式之间进行转换。Fenn 等^[34]的研究表明,在赤狐(*Vulpes vulpes*)出现夜行性活动时,正常的夜行性褐家鼠(*Rattus norvegicus*)会转入昼行性活动。某些鸟类也会由昼行性转入夜行性活动以回避白天强烈的捕食风险^[60],与此类似,虎蛾(*Spilosoma congrea*)幼虫在白天遇到捕食者黄蜂之后,会出现较多的夜间活动^[73]。

在一些以脊椎动物尤其是夜行性小型哺乳类为对象的研究中,除了捕食风险之外,学者们还考虑了一个重要的非捕食因素——月周期,因为月周期中的明亮期代表了猎物动物被捕食者所捕食的风险增大的时间^[53]。研究表明,小型夜行性哺乳动物在明亮的月光下相对不太活跃,这方面沙鼠的例子很典

型^[39,47]。另外一些关于更格卢鼠类啮齿动物的研究也表明了强烈的月光回避^[14,16,28],Daly 等^[28]还发现,荒漠更格卢鼠(*Dipodomys deserti*)会通过增加黄昏活动来弥补满月期间活动的缺乏,但这实际上不可避免地使它们更易受到某些昼行性捕食者的攻击。艾虎(*Mustela eversmanni*)一方面是某些啮齿动物的捕食者,同时又成为某些食肉动物的猎物,但是,魏万红等^[5]通过室内和野外研究表明,光照强度和月光周期对艾虎的活动没有明显影响,因为它在觅食过程中可能利用洞道等隐蔽场所,从而减少了月光明亮期较高的捕食风险。

4 猎物动物与捕食者遭遇之后

在长期的自然选择与进化过程中,猎物动物随时都保持着对捕食者的警觉,警觉是一种普遍的社会现象^[52]。尽管如此,猎物动物进行觅食等活动时,仍不可避免地会与捕食者发生遭遇。因为从猎物方面来说,警觉具有群体大小效应(GSE, group size effect),即随着群体增大,群内某些个体的警觉性会有所降低^[53,67];另一方面,捕食者在与猎物的反捕竞赛中,形成了一系列有效的捕食技巧,可以通过各种线索来找到猎物^[41]。所以,在捕食者——猎物的共存系统中,存在着复杂的适应和反适应的协同进化关系,这种关系实际上是捕食者和猎物在进化上进行竞赛的结果^[41]。

4.1 阻止捕食者的追捕

猎物动物在觉察到捕食者之后,能够发出某些特殊信号来表明捕食者已被发现,自己可以逃逸。这些信号包括警觉鸣叫、臀斑信号和尾斑信号等,尚玉昌^[4]对这些信号的功能与进化等作了归纳。Lima 等^[52]认为,上述信号可以阻止捕食者的追捕,也是猎物进行代价——利益权衡的结果。Caro^[24]指出,非洲有蹄类的大多数反捕行为都是具有阻止追捕作用的信号。Caro 等^[23]进一步认为,白尾鹿(*Odocoileus virginianus*)的摆尾现象也具有上述作用。另外,秧鸡类遭遇捕食者时所表现的振尾反应^[10]、某些鱼类和兽类对捕食者的注视行为都可归为具有阻止作用的信号^[53]。Bergstrom 等^[11]特别指出,警觉鸣叫具有阻止捕食者追捕的作用。

4.2 靠近并注视捕食者

在与捕食者发生遭遇之后,有些猎物动物往往会表现一种奇怪的行为——靠近并注视捕食者^[46],在鱼类表现尤其突出^[53],通常是一条或几条鱼离开

大群去靠近、注视捕食者。学者们认为^[51,56],这种行为可用来获取有关信息,诸如所遭遇捕食者的种类、捕食者攻击的准备情况等。研究证实^[33],注视行为是以死亡率为代价的,注视者(猎物)在靠近捕食者时,估计到了这种危险,或者说进行了利益——代价的权衡。比如,注视者一般会避开运动的捕食者、首先靠近捕食者的尾部^[55]、个体较大的鱼比较小者更近地注视捕食者^[50]。也有研究表明,面临能量压力的鱼比其他个体更多地注视捕食者,这可能是因为它们必须取食以保证能量供应,所以必然更迫切了解捕食者信息^[37,58]。

为什么有些动物会采取注视行为?学者们意见不一。有学者认为^[26,61],注视者处于“囚犯的困惑(Prisoner's dilemma)(囚犯的困境^[3])”并采取了针锋相对的策略(TFT,tit-for-tat)。持相反观点者则认为^[57,63,74],注视者并非处于“囚犯的困惑”状态,因而也就不会采取 TFT 策略。争论双方尚无令对方信服的证据,所以注视行为本身仍值得关注。

4.3 逃逸

猎物动物对于捕食者的另一个典型反应就是逃逸。一般来说,在开始逃逸行为之前,猎物能容许捕食者靠近到一定距离,可称为逃逸开始距离^[53](FID,flight initiation distance)。现有研究表明,FID 在高风险环境中增加,这也是猎物对代价——利益权衡的结果。这方面,土拨鼠(*Maemta monax*)是一个很好的例子,随着离最近的避难洞距离的增加,且当捕食者从正对该避难洞的方向靠近时,土拨鼠的 FID 增加^[13,49]。北美松鼠(*Sciurus carolinensis*)也有类似情况^[30]。当远离避难所或者群体较小时,某些鱼类也会增加其 FID^[6,31]。Bulova^[20]在两种蜥蜴中也发现了避难所距离与 FID 之间的正相关关系,且当捕食者径直接近时,蜥蜴的 FID 有增加的趋势。Bra na^[18]还发现处于繁殖态的雌性蜥蜴的 FID 比非繁殖态者要低,这可能反映了前者更不易逃脱捕食者。

面对捕食者,猎物会面临几种逃逸选择,如在逃逸中不断变换速度与方向、全速奔跑进入隐蔽场所、采取与捕食者不同的运动方式(飞翔、奔跑、游泳等),并在不同的风险程度下采取不同的逃逸策略^[4]。Butler 等^[21]证明獾(*Melis melis*)在面对危险的捕食性遭遇时,常选择最近的可用洞穴以避之。

1) 苏建平. 2001. 高原鼠兔和甘肃鼠兔栖息地选择的比较研究[D].

苏建平¹⁾对高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 和甘肃鼠兔 (*O. cansus*) 对捕食风险的反应作了研究,并提出了最大逃逸加速度、最大转弯半径、可接近距离等概念。也有研究表明,猎物逃逸策略的选择还与其本身的能量状态(即饥饿状态)有关^[25]。

4.4 猎物动物觅食活动的恢复

猎物在与捕食者发生遭遇并产生上述反应的同时,其觅食活动暂时停止。但是,迫于能量上的需求,它们必定会在适当的时候恢复觅食活动。已有的研究表明,从活动停止到恢复的时间,可从数秒^[69]到数天^[48,68],影响觅食活动恢复的重要因素之一就是捕食风险本身^[53]。在风险较大的情况下,猎物觅食活动停止的时间就比较长^[42,69,71]。也有研究者认为,面临能量压力的动物比饱食者恢复活动要快一些^[29,32]。Moore^[62]还发现,暴露于猛禽类捕食者之后,处于迁徙状态的鸟类比非迁徙状态者更易于恢复活动。这说明,处于觅食活动暂时停止状态的猎物,除了能够判断捕食风险外,还可根据其本身的能量状态来决定何时恢复活动觅食。

5 结 语

从生态系统的观点来说^[12],生物成员之间最重要的联系是通过营养,即通过食物链(网)连成一个整体。因而觅食行为就成为动物最常见和最基本的行为,是动物为着生存和繁殖所必须的。处于中位营养级的猎物动物,一方面要付出觅食努力,同时又必须应付无处不在的捕食风险,或者说,它们要经常地在代价—利益间进行权衡,以取得最优的觅食效果。正是因为捕食与被食关系的普遍性,学者们对此给予了极大的关注,也出现了大量的研究成果。但是,通过对已有工作的分析,仍有几个方面值得在以后研究中重视。

猎物动物对捕食风险的估计必然会以某种方式构成其反捕决策的基础^[12]。目前所知较多的只是引起猎物警觉和反应的捕食者的种类,而对猎物如何判断捕食者丰富度信息、逃逸的可能性等并依此对捕食风险的估价方面则知之甚少。Bouskila^[15]认为,猎物可能适应性地高估捕食风险以避免低估所造成的代价。但Abrams^[7]则指出,在特定条件下低估风险是有利的。

Kats等^[44]认为,由捕食者所分泌并释放的某些化学物质或许能够为猎物提供对捕食风险的精确估计。但是,有关这些化学物质浓度改变所致的猎物

的行为反应方面的研究很少,也没有把这些浓度的梯度变化与死亡率、捕食者丰富度等联系起来综合分析。同时,在许多研究中,都较少单独或全面考虑捕食风险的等级、猎物动物的能量状态、食物质量等因素。

在野外,猎物所处的是可能避开捕食者的自然环境,而小尺度的实验室小宇宙到底能在多大程度上模拟自然界?在这样的条件下,猎物对捕食者的反应太过强烈因而不可避免地会产生某些误导^[52]。艾伦小沙鼠 (*Gerbillus allenbyi*) 在野外遇到猫头鹰之后,活动会显著减少,但这并不意味着在实验室内近距离面对一只关在笼中的猫头鹰时,其活动也会显著减少^[8]。所以,在今后的工作中,研究的尺度问题应给予适当的考虑^[3]。

参考文献

- [1] 王振龙,刘季科. 2001. 银狐气味对根田鼠繁殖和觅食的影响[J]. 兽类学报, 22(1): 22~29.
- [2] 孙儒泳. 2001. 动物生态学原理(第三版)[M]. 北京:北京师范大学出版社, 259~273.
- [3] 张大勇. 2000. 理论生态学研究[M]. 北京:高等教育出版社, 施普林格出版社, 1~20.
- [4] 尚玉昌. 1998. 动物行为学[M]. 北京:北京大学出版社, 20~58.
- [5] 魏万红,周文扬,樊乃昌. 2002. 月光及光照对艾虎活动的影响[J]. 兽类学报, 22(3): 179~186.
- [6] Abrahams MV. 1995. The interaction between antipredator behaviour and antipredator morphology. Experiments with fathead minnows and brook sticklebacks[J]. *Can. J. Zool.*, 73: 2209~2215.
- [7] Abrams PA. 1994. Should prey overestimate the risk of predation[J]? *Amer. Nat.*, 144: 317~328.
- [8] Abramsky Z, Strauss E, Subach A, et al. 1996. The effect of barn owls (*Tyto alba*) on the activity and microhabitat selection of *Gerbillus allenbyi* and *G. pyramidum*[J]. *Oecologia*, 105: 319~319.
- [9] Alterdorf KB, Laundré W, Lopez González CA, et al. 2001. Assessing effects of predation risk on foraging behavior of mule deer[J]. *J. Mammal.*, 82: 430~439.
- [10] Alvarez F. 1993. Alertness signaling in two rail species[J]. *Anim. Behav.*, 46: 1229~1231.
- [11] Bergstrom CT, Lachmann M. 2001. Alarm calls as costly signals of antipredator vigilance: the watchful babbler game[J]. *Anim. Behav.*, 61: 535~543.
- [12] Blumstein D, Bouskila A. 1996. Assessment and decision-making in animals: A mechanistic model underlying behavioral flexibility can prevent ambiguity[J]. *Oikos*, 77: 569~576.
- [13] Bonenfant M, Kramer DL. 1996. The influence of distance to burrow on flight initiation distance in the woodchuck, *Marmota monax*[J]. *Behav. Ecol.*, 7: 299~303.
- [14] Boukila A. 1995. Interactions between predation risk and competition: A field study of kangaroo rats and snakes[J]. *Ecology*, 76: 165~178.

- [15] Bouskila A, Blumstein D. 1992. Rules of thumb for predation hazard assessment: Predictions from a dynamic model[J]. *Amer. Nat.*, **139**:161 ~ 176.
- [16] Bowers MA. 1990. Exploitation of seed aggregates by merriam's kangaroo rat: Harvesting rates and predatory risk[J]. *Ecology*, **71**:2334 ~ 2344.
- [17] Bowyer RT, Kie J G, Ballenberghe VV. 1998. Habitat selection by neonatal black-tailed deer: Climate, forage, or risk of predation [J]? *J. Mamma.*, **79**:415 ~ 425.
- [18] Braña F. 1993. Shifts in body temperature and escape behaviour of female *Podarcis muralis* during pregnancy[J]. *Oikos*, **66**:216 ~ 222.
- [19] Brown JS, Morgan RA. 1995. Effects of foraging behavior and spatial scale on diet selectivity: A test with fox squirrels [J]. *Oikos*, **74**:122 ~ 136.
- [20] Bulova SJ. 1994. Ecological correlates of population and individual variation in antipredator behavior of two species of desert lizards[J]. *Copeia*, 980 ~ 992.
- [21] Bulter JM, Roper TJ. 1994. Escape tactics and alarm response in badgers *Meles meles*: A field experiment [J]. *Ethology*, **99**:313 ~ 322.
- [22] Burrow MT, Hughes RN. 1991. Optimal foraging decision by dogwels, *Nucella lapillus* (L.): Influences of mortality risk and rate constrained digestion[J]. *Funct. Ecol.*, **5**:461 ~ 475.
- [23] Caro TM, Lombardo L, Goldizen AW, et al. 1995. Tail-flagging and other antipredator signals in white-tailed deer: New data and synthesis [J]. *Behav. Ecol.*, **6**:442 ~ 450.
- [24] Caro TM. 1994. Ungulate antipredator behaviour: Preliminary and comparative data from African bovids[J]. *Behaviour*, **128**:189 ~ 228.
- [25] Carter RV. 1991. Colony energy requirements affect response to predation risk in foraging bumble bees[J]. *Ethology*, **87**:90 ~ 96.
- [26] Chivers DP, Brown GE, Smith RJ. 1995. Familiarity and shoal cohesion in fathead minnows (*Pimephales promelas*): Implications for antipredator behaviour [J]. *Can. J. Zool.*, **73**:955 ~ 960.
- [27] Dall SRX, Kotler BP, Bouskila A. 2001. Attention, 'apprehension' and gerbils searching patches[J]. *Ann. Zoo. Fenn.*, **38**:15 ~ 23.
- [28] Daly M, Behrends PR, Wilson MI, et al. 1992. Behavioural modulations of predation risk: Moonlight avoidance and crepuscular compensation in a nocturnal desert rodent [J]. *Anim. Behav.*, **44**:1 ~ 9.
- [29] Dill LM, Gillett JF. 1991. The economic logic of barnacle *Balanus glandula* (Darwin) hiding behavior[J]. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **153**:115 ~ 127.
- [30] Dill LM, Houtman R. 1989. The influence of distance to refuge on flight-initiation distance in the pray squirrel (*Sciurus carolinensis*) [J]. *Can. J. Zool.*, **67**:232 ~ 235.
- [31] Dill LM. 1990. Distance-to-cover and the escape decision of an African cichlid fish, *Melanochromis chipokae* [J]. *Environ. Biol. Fishes*, **27**:147 ~ 152.
- [32] Dugatkin LA, Godin JGF. 1992. Prey approaching predators: A cost-benefit perspective[J]. *Ann. Zoo. Fenn.*, **29**:233 ~ 252.
- [33] Dugatkin LA. 1992. Tendency to inspect predators predicts mortality risk in the guppy (*Poecilia reticulata*) [J]. *Behav. Ecol.*, **3**:124 ~ 127.
- [34] Fenn MGP, Macdonald KW. 1995. Use of middens by red foxes: Risk reverses rhythms of rats[J]. *J. Mamma.*, **76**:130 ~ 136.
- [35] Gilliam JF, Fraser DF. 1987. Habitat selection when foraging under predation hazard: A model and a test with stream-dwelling minnows[J]. *Ecology*, **68**:1856 ~ 1862.
- [36] Gilliam JF. 1990. Hunting by the hunted optimal prey selection by foragers under predation hazard[J]. *NA TO ASI Ser. G*, **20**:797 ~ 818.
- [37] Godin JGF, Crossman SL. 1994. Hunger-dependent predator inspection and foraging behaviours in the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) under predation risk[J]. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **34**:359 ~ 366.
- [38] Godin JGF. 1990. Diet selection under the risk of predation[J]. *NA TO ASI Ser. G*, **20**:739 ~ 769.
- [39] Hughes JJ, Ward D, Perrin MR. 1994. Predation risk and competition affect habitat selection and activity of Namib desert gerbils [J]. *Ecology*, **75**:1397 ~ 1405.
- [40] Ibrahim AA, Huntingford F. 1989. A laboratory and field studies of the effect of predation on foraging in three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) [J]. *Behaviour*, **109**:46 ~ 57.
- [41] Jakobson PG, Birkeland K, Johnson FH. 1994. Swarm location in zooplankton as an anti-predator defense mechanism [J]. *Anim. Behav.*, **47**:175 ~ 178.
- [42] Johansson A, Englund G. 1995. A predator-prey game between bullheads and case-making caddis larvae[J]. *Anim. Behav.*, **50**:785 ~ 792.
- [43] John A. 1993. Animal Behavior[M]. Sunderland: Sinauer Associate, Inc., 321 ~ 395.
- [44] Kats LB, Dill LM. 1998. The scent of death: Chemosensory assessment of predation risk by prey animals[J]. *Ecoscience*, **3**:361 ~ 394.
- [45] Kieffer JD. 1990. The influence of apparent predation risk on the foraging behaviour of eastern chipmunks (*Tamias striatus*) [J]. *Can. J. Zool.*, **69**:2349 ~ 2351.
- [46] Koivula K, Rytkönen S, Orell M. 1995. Hunger-dependency of hiding behaviour after a predator attack in dominant and subordinate willow tits[J]. *Ardea*, **83**:397 ~ 404.
- [47] Kotler BP, Brown JS, Slotow RH, et al. 1993. The influence of snakes on the foraging behavior of gerbils[J]. *Oikos*, **67**:309 ~ 316.
- [48] Kotler BP. 1992. Behavioral resource depression and decaying perceived risk of predation in two species of coexisting gerbils [J]. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **30**:239 ~ 244.
- [49] Kramer DL, Bonenfant M. 1997. Direction of predation approach and the decision to flee to a refuge [J]. *Anim. Behav.*, **54**:289 ~ 295.
- [50] Křiling D, Milinski M. 1992. Size-dependent predation risk and partner quality in predator inspection of stickle backs[J]. *Anim. Behav.*, **44**:949 ~ 955.
- [51] Licht T. 1989. Discriminating between hungry and satiated predators: The response of guppies (*Poecilia reticulata*) from high and low predation sites[J]. *Ethology*, **82**:238 ~ 243.
- [52] Lima SL, Dill LM. 1990. Behavioral decision made under the risk of predation: A review and prospectus [J]. *Can. J. Zool.*, **68**:619 ~ 640.
- [53] Lima SL. 1998. Stress and decision making under the risk of predation: Recent development from behavioral, reproductive, and ecological perspectives[J]. *Adv. Study Behav.*, **27**:215 ~ 290.
- [54] Lindström Å. 1990. The role of predation risk in stopover habitat selection in migrating bramblings *Fringilla montifringilla* [J].

- Behav. Ecol.*, **1**:102 ~ 106.
- [55] Mafurran AE, Seghers BH. 1990. Population differences in predator recognition and attack cone avoidance in the guppy *Poecilia reticulata*[J]. *Anim. Behav.*, **40**:443 ~ 452.
- [56] Magurr AE, Gärling SL. 1986. Predator recognition and response habituation in shoaling minnows[J]. *Anim. Behav.*, **34**:510 ~ 518.
- [57] Magurran AE, Seghers BH. 1994. Predator inspection behaviour covaries with schooling tendency amongst wild guppy, *Poecilia reticulata*, population in Trinidad [J]. *Behaviour*, **128**:121 ~ 134.
- [58] McLeod PG, Huntingford FA. 1994. Social rank and predator inspection in sticklebacks[J]. *Anim. Behav.*, **47**:1238 ~ 1240.
- [59] McNamara JM, Houston AI. 1986. The common currency for behavioral decisions[J]. *Amer. Nat.*, **127**:358 ~ 378.
- [60] McNeil R, Drapeau P, Gross-Custard JD. 1992. The occurrence and adaptive significance of nocturnal habitats in waterfowl[J]. *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.*, **67**:381 ~ 419.
- [61] Milinski M, Křůl D, Kettler R. 1990. Tit for tat: Sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) "trusting" a cooperating partner [J]. *Behav. Ecol.*, **1**:7 ~ 11.
- [62] Moore FR. 1994. Resumption of feeding under risk of predation: Effect of migratory condition[J]. *Anim. Behav.*, **48**:975 ~ 977.
- [63] Murphy KE, Petcher TJ. 1991. Individual behavioural strategies associated with predator inspection in minnow shoals[J]. *Ethology*, **88**:307 ~ 319.
- [64] Peterson CH, Skilleter GA. 1994. Control of foraging behavior of individuals within an ecosystem context: The clam *Macaca balthica* flow environment and siphon-copping of fish [J]. *Oecologia*, **100**:256 ~ 267.
- [65] Pheland JP, Baker RH. 1992. Optimal foraging in *Peromyscus polionotus*: The influence of item size and predation risk[J]. *Behaviour*, **121**:95 ~ 109.
- [66] Ringelberg J. 1991. A mechanism of predator-mediated induction of diel vertical migration in *Daphnia hyaline*[J]. *J. Plankton Res.*, **13**:86 ~ 89.
- [67] Robinette RL, Ha JC. 2001. Social and ecological factors influencing vigilance by northwestern crows, *Corvus caurinus*[J]. *Anim. Behav.*, **61**:579 ~ 587.
- [68] Saarikko J. 1992. Risk of predation and foraging activity in shrews [J]. *Ann. Zool. Fenn.*, **29**:291 ~ 299.
- [69] Scarratt AM, Godin JG. 1992. Foraging and antipredator decisions in the hermit crab *Pagurus acadianus* (Benedict) [J]. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **156**:225 ~ 238.
- [70] Semlitsch RD, Reyer HU. 1992. Modification of anti-predator behavior in tadpoles by environmental conditioning [J]. *J. Anim. Ecol.*, **61**:353 ~ 360.
- [71] Sih A. 1992. Prey uncertainty and the balancing of antipredator and feeding needs[J]. *Amer. Nat.*, **139**:1052 ~ 1069.
- [72] Sih A. 1998. Three trophic level ideal free distribution: A game theory approach to understanding the predator-prey behavioral response race [A]. In: Dugatkin LA. (eds). *Advances in Game Theory and the Study of Animal Behavior* [C]. Oxford: Oxford University Press, 221 ~ 228.
- [73] Stamp NE, Bowers MD. 1993. Presence of predatory wasps and stinkbags alters foraging behavior of cryptic and non-cryptic caterpillars on plantain (*Plantago lanceolata*) [J]. *Oecologia*, **95**:376 ~ 384.
- [74] Stephens DW, Anderson JP, Benson KE. 1997. On the spurious occurrence of Tit for Tat in pairs of predator-approaching fish [J]. *Anim. Behav.*, **53**:113 ~ 131.
- [75] Vázquez RA. 1994. Assessment of predation risk via illumination level: Facultative central place foraging in the cricetid rodent *Phyllotis darwini*[J]. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **34**:375 ~ 381.
- [76] Werner EE, Anholt BR. 1993. Ecological consequences of the trade-off between growth and mortality rates mediated by foraging activity [J]. *Amer. Nat.*, **142**:242 ~ 272.

作者简介 路纪琪,男,1964年生,在职博士。主要研究方向为动物生态学。
责任编辑 李凤芹
