

DOI: 10.5846/stxb201901200156

章力, 陶双伦, 吴帅玲, 左方明, 李波, 汪玲, 李俊年, 马静. 东方田鼠社群气味对家族群成员个体觅食行为的影响. 生态学报, 2020, 40(5): 1750-1758.

Zhang L, Tao S L, Wu S L, Zuo F M, Li B, Wang L, Li J N, Ma J. Effects of social group odors on individual foraging behavior of family groups in reed voles (*Microtus fortis*). Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(5): 1750-1758.

东方田鼠社群气味对家族群成员个体觅食行为的影响

章 力¹, 陶双伦^{1,*}, 吴帅玲¹, 左方明¹, 李 波¹, 汪 玲¹, 李俊年¹, 马 静²

¹ 吉首大学生物资源与环境科学学院, 吉首 416000

² 莱布尼茨神经生物学研究所, 马格德堡 39118

摘要: 东方田鼠家族群成员个体的觅食行为是否因食物斑块存有家族群自身及非亲缘家族群气味而发生变异, 进而影响其摄入率。在新鲜马唐叶片构建的均质密集食物斑块上, 分别配置家族群自身巢垫物及非亲缘家族群巢垫物作为社群气味, 测定东方田鼠家族群在食物斑块觅食时, 其成员个体觅食行为的序列过程及参数, 检验家族群自身气味及非亲缘家族群气味对成员个体觅食行为的影响。结果表明, 家族群自身气味能显著地缩短本群成员个体的觅食决定时间, 通过减少成员个体的嗅闻及直立扫视动作时间比例、增大一般扫视、盯视及静听动作时间比例, 降低觅食中断时间比例, 提高其摄入率; 而非亲缘家族群气味则能显著地延长家族群成员个体的觅食决定时间, 通过增大家庭群成员个体的嗅闻和一般扫视动作时间比例、减小直立扫视、盯视及静听动作时间比例, 增大觅食中断时间比例, 降低其摄入率。结果揭示, 熟悉的社群气味会促使觅食活动中的家族群成员个体, 在监测环境风险时, 将精力更多地用于观察和监听群内其他成员个体的行为及其发出的警报信息, 以便在有效规避环境风险的同时减缓个体间因干扰性竞争对觅食活动所造成的不利影响; 而陌生的社群气味会迫使成员个体, 将精力由依赖群内其他成员个体的行为转向凭借自身直接警觉周围环境。

关键词: 东方田鼠; 社群气味; 家族群; 觅食行为; 摄入率

Effects of social group odors on individual foraging behavior of family groups in reed voles (*Microtus fortis*)

ZHANG Li¹, TAO Shuanglun^{1,*}, WU Shuailing¹, ZUO Fangming¹, LI Bo¹, WANG Ling¹, LI Junnian¹, MA Jing²

¹ College of Biological and Environmental Sciences, Jishou University, Jishou 416000, China

² Leibniz Institute for Neurobiology, Magdeburg 39118, Germany

Abstract: The effect of social group odors of family or non-family groups present in food patches on individual foraging behavior of family groups, and their intake rates is still unknown. To evaluate the effects of odors from family and non-family groups on the individual foraging behavior of family groups in reed voles (*Microtus fortis*), the foraging behavior and behavioral parameters of voles foraging in homogeneous food concentrated patches with bedding materials from family or non-family groups comprising fresh crabgrass (*Digitaria sanguinalis*) leaves were measured. The results showed that familiar social group odors significantly shortened the foraging decision time of individuals of family groups, the proportion of vigilance time of individuals of family groups for sniffing and upright scanning decreased, and the proportion of vigilance time for scanning, staring, and listening increased; therefore, the foraging interruption time of individuals of family groups was significantly reduced, and their intake rates increased significantly. However, unfamiliar social group odors dramatically

基金项目: 国家自然科学基金项目(31460097, 31760109); 吉首大学校级科研项目(JGY201764)

收稿日期: 2019-01-20; **网络出版日期:** 2019-12-17

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: taoshl_xj@126.com

increased the foraging decision time of individuals of family groups; the proportion of time for sniffing and scanning increased, and the proportion of time for upright scanning, staring, and listening in individuals of family groups dramatically decreased. Therefore, the foraging interruption time of individuals of family groups increased significantly, and their intake rates decreased. The results revealed that environments with familiar social group odors caused small herbivorous mammals to spend more energy on observing behavior and monitoring alarm signals of other members in family groups to avoid interfering competitions and risks. Meanwhile, in environments with unfamiliar social group odors, individuals of family groups adjusted their energy used for vigilance risks from depending on other members in family groups to self-reliance.

Key Words: *Microtus fortis*; social group odors; family groups; foraging behavior; intake rates

自然界,植食性哺乳动物的觅食环境复杂多变,同种和异种个体的竞争及捕食者的捕食等各种选择压力并存^[1]。在与环境长期协同进化的适应性过程中,一些社群性动物为应对、规避和弱化社群间因食物等资源而引发的各种竞争,发展出用尿液和粪便等排泄物标记领地的行为,以共占共享同一块领地。这些排泄物所代表的独特的社群气味,具有警示和阻抑入侵者的作用^[2-5]。社群气味除了在领地标记方面有重要作用外,还在个体识别^[6-9]、群体识别^[10-12]、社群容忍力^[13-14]、社群结构稳定性^[13-14]、配偶选择^[15-17]及天敌躲避^[18]等方面具有重要的价值,它几乎影响着动物社会生物学的各个方面。我们关注的是,社群成员在觅食活动中常常会遇到本群及其他社群成员的尿液和粪便等排泄物,在此情形下,这些代表不同群体气味的排泄物,是否会影响社群成员的觅食行为?

植食性小型哺乳动物的觅食活动,作为生命活动的重要组成成分之一,占用了其大部分生命时间。在觅食活动中,动物除了发生一般的搜寻、采食及处理(咀嚼和吞咽)食物项目行为动作外,还伴随有明显的警觉行为动作^[19-20]。这些警觉行为动作典型地包括一般扫视、直立扫视、盯视、静听和嗅闻动作^[19, 21-24]。它们采食食物后,在咀嚼处理口腔食物的同时,能以扫视动作监测周围环境和搜寻下一个食物项目^[19-20],而直立扫视、盯视、静听和嗅闻动作因与采食和处理食物动作相互抑制不相重叠,能短暂中断觅食活动,会潜在地降低单位时间摄入的食物量^[21-22, 24-26]。由于警觉行为中的视觉警觉和听觉警觉是通过光和声波传导来监测和接收外界风险信息,所接收的信息是由风险源如捕食者或竞争者直接发出的^[20, 27-29],因而是一种接受和处理直接风险信息的警觉行为,其特点在于监测的风险具有急需处理的紧迫性特征^[21-22]。觅食活动中的家族群成员除了受到这些紧迫性风险的制约外,还会遇到一些有待处理的潜在的非紧迫性风险^[21-22],如捕食者或非亲缘家族群成员的尿液和粪便等排泄物气味^[30-33]。这些气味信息给予成员个体这样的信号,它们已来过此地,或许在场,或许就在附近,其对个体的生存或觅食活动会造成潜在的威胁。植食性哺乳动物警觉行为中的嗅闻动作,是通过嗅闻捕食者及竞争者在空气中传播的化学气味分子,来监测和评估环境风险信息的^[21-22, 34-35],因其与视觉及听觉器官所直接观察和监听到的风险信息,所具有的具体明确的方位和相对确定的空间位置等特征不同,其所检测的风险信息具有极大的不确定性^[21-22]。在此情形下,基于这些不确定信息作进一步探究,以决定觅食活动是否继续就显得非常重要。据此,不确定性风险信息是否会促使动物采用确定性监测方式,如以扫视和静听等警觉行为动作,收集周围环境信息,对环境风险作进一步监测和评估?如果是这样,由于上述部分警觉行为动作与咀嚼处理食物过程相冲突,结果势必会降低动物的食物摄入率。

田鼠亚科(Microtine)啮齿动物东方田鼠(*Microtus fortis*)具有典型地以母系为纽带组成家族群,共占共享一块生境,作为自己的生存领地^[36]。领域性动物通常通过定期巡查以及以尿液和粪便等排泄物标记,来保卫领地,对领地内出现的同种非亲缘家族群气味极为敏感^[13, 35, 37],觅食时发现本家族群或非亲缘家族群气味,是否会引起觅食活动中所伴随的各种警觉行为动作的巨大变异?若是,这些行为动作的变异是否会通过作用于觅食活动的搜寻、采食及处理食物效率,而引起单位时间食物摄入的量即摄入率的动态变化,进而影响其觅食适合度?

为了探明上述问题,我们以栖息于湖南省洞庭湖区的东方田鼠(*Microtus fortis*)为实验对象。野外捕捉后,在实验室驯养,人工配对繁育,建立东方田鼠非亲缘家族群。在实验室条件下,以其喜食的马唐(*Digitaria sanguinalis*)为食物,构建单一均质的食物斑块。在食物斑块上,以 10 cm×20 cm 的空间距离配置东方田鼠本家族群或非亲缘家族群巢垫物作为社群气味,测定东方田鼠家族群在此类食物斑块上觅食时,成员个体的觅食行为和警觉行为动作组成模式、发生频次及持续时间;检验个体的警觉行为对其他成员个体的觅食及警觉行为所产生的影响;探讨这些警觉行为动作变异所引起的觅食活动的短暂中断是否对摄入率产生影响。以期阐明东方田鼠家族群气味对本群及非亲缘家族群成员个体觅食行为的影响,进而揭示家族群成员个体觅食行为的适应性策略。

1 材料与方法

1.1 实验用动物

以栖息于湖南省洞庭湖区的东方田鼠为实验用动物。为检验家族群及非亲缘家族群气味对成员个体觅食行为的影响,我们于 2016 年 6 月份在岳阳(华容县注滋口镇南安村)、益阳(南县三仙湖镇陈子湖村)及常德(汉寿县坡头镇茶亭村)三地捕捉实验用动物,三地捕捉点的空间距离为 40—80 km。野外捕捉后,带回实验室以木屑为巢垫物,兔颗粒饲料为主要食物,附加一定量的新鲜草料,供给充足的饮水,单只驯养于透明饲养笼。实验室温度控制在(20±1)℃,光照周期 12 L:12 D。同年 9 月,以捕自同一区域的雌、雄鼠进行配对。配对鼠于翌年 2 月开始陆续分娩。22 日龄断乳后,与双亲分开,同窝次幼子共同饲养于同一饲养笼内。2 个月,从中选取窝仔数为 3—4 只,幼子年龄 2.5—3.0 个月,平均体重(57.4±6.7) g,共 40 个由子一代个体组成的家族群作为实验对象。

1.2 食物斑块配制

采用木质纤维板构建 60 cm×120 cm 大小的斑块,作为家族群成员的觅食活动空间。以 2.0 cm×2.0 cm 的空间距离均匀配置干重为(6.08±0.10) mg 的马唐(*Digitaria sanguinalis*)叶片食物斑块。前期研究^[19]表明,随着食物大小的增加,东方田鼠摄入率逐渐增大,当食物大小增加至 6.0 mg 左右时,摄入率稳定于一定水平不再增大。以 2.0 cm 的空间距离在纤维板上钻孔,孔口直径约 0.5 cm,以小型塑胶软塞固定马唐叶片于孔口处,构成实验用家族群动物觅食的食物密集斑块。每次实验所配置的每个家族群动物的食物斑块生物量密度均一致。

1.3 行为观测装置

为有效控制实验个体的活动范围,便于准确地测定家族群每个成员个体的觅食行为及过程,在食物斑块上部周边设立观测箱。观测箱由透明玻璃构成,底部面积与食物斑块大小一致,为 160 cm×60 cm,高度为 40 cm。观测箱由投放区和觅食区两部分组成,其中投放区面积为 40 cm×60 cm,觅食区面积为 120 cm×60 cm。在投放区周边玻璃上覆以牛皮纸,作为家族群成员个体觅食时规避风险的隐藏区。两区间以底部带孔的隔板相隔,此孔作为成员个体在两区间自由活动的通路。

1.4 行为参数定义

参照 Spalinger 和 Hobbs^[38]、Hobbs 和 Gross 等^[25]、陶双伦等^[19, 21-22, 24]对植食性哺乳动物觅食行为及其觅食活动中所伴随的警觉行为参数的定义,测定如下行为参数:觅食决定时间(T_{FD}):实验家族群投放于投放区至成员个体开始采食第一口食物所持续的时间(min);采食时间(h):动物口鼻部接触到食物至与食物分离的时间(min);处理时间(t):咀嚼和吞咽食物的时间(min);采食回合时间(T_{BB}):开始采食至下 1 次采食活动开始所持续的时间(min),期间出现的短暂中断觅食活动的时间不超过 0.5 min;口量(S):通过一次或多次的采食动作,经连续咀嚼,1 次吞咽的食物量(g);觅食回合时间(T_{FB}):为 1 次连续采食活动所持续的时间(min),期间至少由 2—3 个采食回合组成,当采食活动中断至少有 1 min 时,定义该觅食活动时间为觅食回合时间;一般扫视时间(S_c):包括平视和抬头扫视时间,其中平视时间(H_{sc})为头部转动观察周围环境所持续的时间

(min); 抬头扫视时间(R_{sc})为, 前肢离地身体向上未完全伸展方式观察周围环境所持续的时间(min); 直立扫视时间(U_{sc}): 前肢离地, 以背部与地面几近垂直方式观察环境所持续的时间(min); 盯视时间($Star$): 身体面向特定方向, 头部不动, 眼睛注视特定个体或物体所持续的时间(min); 静听时间(L): 停留于原地或站立抬头, 一动不动, 短暂停止一切活动所持续的时间(min); 嗅闻时间(S_n): 口鼻部前升, 鼻孔部周围肌肉及毛发有明显颤动所持续的时间(min); 觅食中断时间(T_{FI}): 停止咀嚼食物, 站立抬头向周围扫视、监听及嗅闻等所花费的时间(min); 觅食中断时间比例(T_{FIP}): 觅食回合内, 实验个体于采食回合的觅食中断时间占采食回合时间的比例; 摄入率(I): 单位时间, 实验个体摄入食物干物质的量(mg/min)。

1.5 实验设计

以实验用动物东方田鼠家族群成员共同生活的饲养笼内木屑巢垫物作为家族群气味, 探讨社群气味对家族群成员个体觅食行为的影响。实验设立 3 种处理条件, 对照组、处理组 1 及处理组 2。其中, 对照组为气味空白组, 即食物斑块上配置干净的无东方田鼠气味污染的新木屑, 用于测定东方田鼠家族群在无同种个体气味环境即新的空白领地成员个体的觅食行为; 处理组 1 为, 食物斑块上配置本家族群成员使用一周的木屑巢垫物, 以测定家族群在熟悉的自身气味环境成员个体的觅食行为, 亦即在自己领地内觅食的行为。处理组 2 为, 食物斑块上配置非亲缘家族群使用一周的木屑巢垫物, 用以测定家族群在陌生的非亲缘家族群气味环境即闯入他人领地的成员个体的觅食行为。行为测定前, 实验人员戴无菌塑胶手套, 用 95% 医用酒精溶液消毒后的铁铲, 将本家族群动物或非亲缘家族群动物使用过一周的笼内木屑巢垫物连同其尿液和粪便等排泄物充分混合均匀(鼠笼每周清洗更换一次, 实验开始前收集其使用至第 7 日的木屑巢垫物), 用 95% 酒精溶液消毒后的镊子, 采集该混合物作为实验用巢垫物。将巢垫物以 10 cm×20 cm 的空间距离布放于配置有唐草叶片的均质食物斑块上, 每个点置放巢垫物重约(0.60±0.23) g。空白对照组食物斑块配置未经实验用动物污染的干净新木屑, 配置的空间格局及每个点重量同处理组 1、2。

1.6 实验程序及觅食行为参数估计

在吉首大学基础生物学实验室测定实验家族群成员个体的觅食行为。行为测定开始前 15 日, 以新鲜马唐茎秆和叶片为主, 兔颗粒饲料为辅, 饲喂实验用动物。每天 8:00—10:00 及 15:00—17:00, 分两次, 将单个家族群动物投放至配置有唐草叶片的实验观测箱, 使其适应观测装置 15 min。每日重复 2 次, 重复两周。待其充分适应实验装置后, 从 40 个实验用家族群中选择 30 个群内成员个体毛色光亮、觅食活跃的家族群。每个家族群由子一代组成, 成员数量 3—4 只, 作为实验对象。将 30 个家族群随机平均分配于 3 组, 即对照组、处理组 1 及 2 各 10 个群, 以消除实验环境对被试家族群成员个体觅食行为的影响。为便于准确测定家族群每个成员个体的觅食行为及过程, 以剪毛方式标志家族群子一代个体, 标记样式分为 4 种: 左臀右肩、右臀左肩、左臀左肩及右臀右肩。

行为测定前饥饿家族群成员 4—6 h。测定时, 从观测箱投放区投放单个家族群, 观测者位于观测箱一侧中部, 采用焦点取样法, 以录像机录像测定和记录成员个体上述觅食行为过程、序列及参数^[39]。测定结束后, 分离、称重每个被食叶片的剩余部分; 回播慢放录像, 记录和估计焦点个体在觅食活动中的上述觅食行为参数, 并记录焦点个体每口消费的叶片占单个叶片大小的比例。行为测定结束后, 清除斑块中的木屑, 以自来水彻底冲洗斑块, 去掉遗留气味, 避免影响后续实验。待斑块阴干后, 重新配置叶片, 重复上述试验。在实验测定期, 行为测定均由同一观测者完成。

采用警觉-功能反应模型^[19]计算个体的摄入率:

$$I = \frac{S}{h + t + T_{FI}}$$

式中, S 为口量, h 为采食时间, t 为处理时间, T_{FI} 为觅食中断时间, I 为摄入率, 其各行为参数的定义见 1.4。

1.7 统计分析

各警觉行为动作时间比例的计算方式为: 采食回合内, 各警觉行为动作时间分别占采食回合时间的比例。

家族群成员个体的觅食决定时间、摄入率、觅食中断时间比例及各警觉行为动作时间比例均以平均值 \pm 标准差 ($M\pm SD$) 表示;单因素方差分析检验结果发现,3 种处理条件下,各组内雌、雄个体的觅食行为参数均无显著差异,因此,本文重点探讨各组间家族群成员个体觅食行为参数的差异显著性。

采用单因素方差分析法,分析对照组、处理组 1 和处理组 2 家族群成员个体的觅食决定时间 (T_{FD}) 和摄入率 (I),以及觅食中断时间比例 (T_{FI})、嗅闻动作 (S_n)、一般扫视动作 (S_c)、直立扫视动作 (U_{sc})、盯视动作 ($Star$) 及静听动作 (L) 时间比例的差异显著性。

2 结果

2.1 觅食决定时间

3 种实验处理条件下,东方田鼠家族群成员个体的觅食决定时间明显不同,其中,对照组 $n=28$, $T_{FD}=0.995\pm 0.332$;处理组 1 $n=32$, $T_{FD}=0.658\pm 0.442$;处理组 2 $n=30$, $T_{FD}=2.451\pm 1.191$ 。单因素方差分析结果显示,3 种处理条件下,东方田鼠家族群成员个体的觅食决定时间差异极显著(表 1)。多重比较检验分析结果显示,处理组 1 家族群成员个体的觅食决定时间显著地低于对照组家族群成员个体的,而处理组 2 家族群成员个体的觅食决定时间均极显著地高于对照组和处理组 1 家族群成员个体的(表 1)。

2.2 警觉行为参数和觅食中断时间比例

东方田鼠家族群成员个体在 3 种处理条件下的各警觉行为动作时间比例呈现迥异的分配格局(表 1,图 1)。单因素方差分析结果显示,3 种处理条件下,东方田鼠家族群成员个体的嗅闻、一般扫视、直立扫视、盯视和静听动作时间比例均差异极显著(表 1)。多重检验分析结果发现,处理组 1 家族群成员个体的嗅闻动作 (S_n) 和直立扫视动作 (U_{sc}) 时间比例均显著或极显著地小于对照组家族群成员个体的,而一般扫视动作 (S_c)、盯视动作 ($Star$) 及静听动作 (L) 时间比例则均显著或极显著地高于对照组家族群成员个体的。与此相异的是,处理组 2 家族群成员个体的嗅闻动作 (S_n) 和一般扫视动作 (S_c) 时间比例均极显著地高于对照组家族群成员个体的;而直立扫视动作 (U_{sc})、盯视动作 ($Star$) 及静听动作 (L) 时间比例则均显著或极显著地小于对照组家族群成员个体的。比较处理组 1 与处理组 2 家族群成员个体的各警觉行为动作时间比例的差异性,发现处理组 2 家族群成员个体的嗅闻动作 (S_n) 和一般扫视 (S_c) 时间比例均显著或极显著地大于处理组 1 家族群成员个体的;而直立扫视 (U_{sc})、盯视动作 ($Star$) 和静听动作 (L) 时间比例则均显著或极显著地小于处理组 1 家族群成员个体的(表 1)。

表 1 东方田鼠家族群成员个体觅食行为参数的单因素方差分析结果

Table 1 Results of One-Way ANOVA of behavioral parameters in reed voles of family groups foraging

觅食行为参数 Behavioral parameters	对照组 Control	处理组 1 Treatment 1	处理组 2 Treatment 2	单因素方差分析 One-way ANOVA		
				<i>F</i>	<i>df</i>	<i>P</i>
觅食决定时间/min Time of foraging decision	0.995 \pm 0.332	0.658 \pm 0.442 ^a	2.451 \pm 1.191 ^{bd}	47.773	2, 87	<0.001
摄入率/(mg/min) Intake rates	30.59 \pm 15.29	38.40 \pm 16.96 ^b	26.33 \pm 14.87 ^{ad}	18.531	2, 414	<0.001
觅食中断时间比例 Time proportion of foraging interruption	0.507 \pm 0.203	0.438 \pm 0.210 ^b	0.633 \pm 0.184 ^{bd}	29.023	2, 414	<0.005
嗅闻动作时间比例 Time proportion of sniffing behavior	0.384 \pm 0.215	0.214 \pm 0.131 ^b	0.560 \pm 0.138 ^{bd}	116.154	2, 414	<0.001
一般扫视动作时间比例 Time proportion of scanning behavior	0.013 \pm 0.091	0.025 \pm 0.102 ^a	0.041 \pm 0.143 ^{bc}	6.445	2, 414	<0.001
直立扫视动作时间比例 Time proportion of upright scanning behavior	0.031 \pm 0.091	0.019 \pm 0.063 ^a	0.009 \pm 0.038 ^{bc}	4.809	2, 414	<0.001
盯视动作时间比例 Time proportion of staring behavior	0.043 \pm 0.127	0.116 \pm 0.183 ^b	0.029 \pm 0.068 ^{ad}	15.043	2, 414	<0.001
静听动作时间比例 Time proportion of listening behavior	0.052 \pm 0.096	0.075 \pm 0.014 ^b	0.032 \pm 0.076 ^{ad}	7.650	2, 414	<0.001

* $P<0.05$ 为差异显著, $P<0.01$ 为差异极显著; a: 与对照组比较, $P<0.05$; b: 与对照组比较, $P<0.01$; c: 与处理组 1 比较, $P<0.05$; d: 与处理组 1

比较, $P < 0.01$

由于警觉行为动作中的嗅闻、直立扫视、盯视和静听动作与采食和处理食物动作相冲突, 能引致个体觅食活动发生短暂中断。因此, 不同气味处理条件下, 家族群成员个体各警觉行为动作时间比例的变化, 造成成员个体因警觉而引起的觅食中断时间比例有明显的变异。其中, 对照组 $n = 179$, $T_{\text{FIP}} = 0.507 \pm 0.203$; 处理组 1 $n = 139$, $T_{\text{FIP}} = 0.438 \pm 0.210$; 处理组 2 $n = 99$, $T_{\text{FIP}} = 0.633 \pm 0.184$ 。单因素方差分析结果显示, 3 种处理条件下, 家族群成员个体的觅食中断时间比例差异极显著。多重检验分析结果显示, 处理组 1 家族群成员个体的觅食中断时间比例显著地低于对照组家族群成员个体的, 而处理组 2 家族群成员个体的觅食中断时间比例则均显著地高于对照组和处理组 1 家族群成员个体的(表 1)。

2.3 摄入量

3 种处理条件下, 东方田鼠家族群成员个体的摄入量明显不同。其中, 对照组 $n = 179$, $I = 30.59 \pm 15.29$; 处理组 1 $n = 139$, $I = 38.40 \pm 16.96$; 处理组 2 $n = 99$, $I = 26.33 \pm 14.87$ 。单因素方差分析结果显示, 3 种处理条件下家族群成员个体的摄入量差异极显著(表 1)。多重检验分析结果显示, 处理组 1 家族群成员个体的摄入量极显著地高于对照组家族群成员个体的, 而处理组 2 家族群成员个体的摄入量则显著或极显著地低于对照组和处理组 1 家族群成员个体的(表 1)。

上述检验分析结果揭示, 在可利用食物密集斑块, 东方田鼠家族群自身气味能通过减小成员个体的嗅闻及直立扫视动作时间比例、增大一般扫视、盯视及静听动作时间比例, 使觅食中断时间比例减小, 进而提高其摄入量; 而非亲缘家族群气味, 则能通过增大家庭群成员个体的嗅闻和一般扫视动作时间比例, 减小直立扫视、盯视及静听动作时间比例, 导致觅食中断时间比例增大, 进而降低其摄入量。

3 讨论

本项研究结果显示, 东方田鼠家族群及非亲缘家族群气味能显著影响家族群成员个体的觅食决定时间(表 1)。对照组家族群成员个体投放于观测箱投放区后, 成员个体在投放区滞留 0.3—0.5 min 后方进入觅食区, 并对觅食区环境进行一番边行走边扫视和嗅闻巡视后即进入觅食活动, 亦即群体成员从投放于投放区至进入觅食区进行觅食活动, 需花费 0.6—1.3 min 的时间。相较于对照组, 处理组 1 家族群成员个体因熟悉本群气味^[12-13], 在投放至投放区后, 大多数个体即刻离开投放区进入觅食区, 在觅食区沿食物斑块周边对觅食区巡视一周后即进入觅食活动, 其从投放区至进入觅食活动仅需花费 0.2—0.3 min。然而, 处理组 2 家族群成员个体因对陌生的非亲缘家族群气味极为敏感, 成员个体不但需要花费较多的时间去辨识^[13, 34-35, 37, 40], 而且亦迫使其花费更多时间去观察周围环境。这是由于对于初次进入此类领域的闯入者而言, 这些气味预示着此块领域已有了主人^[2-5], 尽管此刻还未看到主人, 但主人已来过此地或可能就在附近活动, 致使投放于投放区的家族群, 其成员个体在投放区与觅食区通道口处对觅食环境进行多次反复嗅闻辨识、静听和扫视观察, 待查明无主人在场后, 才进入觅食区。进入觅食区后, 成员个体仍需对觅食区进行一番探究巡视, 才进入觅食状态, 亦即从投放于投放区至其开始觅食, 至少需要花费 2.0—3.0 min 的时间。说明, 处理组 1 家族群成员之所以能较其他两种处理条件下的家族群成员更快速进入觅食区, 并以较短的时间完成对觅食区的探索, 是由于

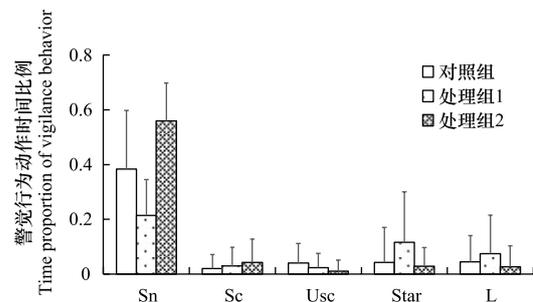


图 1 3 种处理条件下东方田鼠家族群成员个体警觉行为动作时间比例

Fig.1 Time proportion of vigilance behavior of individuals from reed vole's family group in three treatment conditions

对照组为食物斑块上配置无污染干净新木屑; 处理组 1 为食物斑块上配置家族群自身巢垫物木屑; 处理组 2 食物斑块上配置非亲缘家族群巢垫物木屑。Sn: 嗅闻动作 Sniffing; Sc: 一般扫视动作 Scanning; Usc: 直立扫视动作 Upright Scanning; Star: 盯视动作 Staring; L: 静听动作 Listening

它们对这些巢垫物气味极为熟悉,使得其如同进入了自己的领地^[2-5, 12-13, 40]。而较之于对照组及处理组 1 家族群成员个体,处理组 2 家族群成员个体则需要花费更多时间进入觅食区,这是由于即将进入的这块觅食区域尽管没有发现主人,但这些陌生气味不但意味着该区域已有了“主人”,而且亦预示着,它们的闯入是对他人领地的入侵^[2-5],其结果便是,闯入后可能会遭受领地主人的威胁、驱赶、甚至是攻击。因此,这些个体尽管处于饥饿状态,但仍需花费较多的时间观察周围环境,待查明无领地主人在场后,方进入觅食区,因而投入的觅食决定时间远高于其他两种处理条件下的。

东方田鼠家族群气味不仅影响家族群成员个体的觅食决定时间,而且亦影响成员个体各警觉行为动作时间比例的分配格局。检测采食回合内引起觅食中断的各警觉行为动作参数及其动态,发现,3 种处理条件下,家族群成员个体的各警觉行为动作时间比例呈现迥然不同的变化格局(表 1,图 1)。与对照组家族群成员个体相比较,处理组 1 家族群成员个体的嗅闻和直立扫视动作时间比例显著地低于对照组家族群成员个体的,而一般扫视、盯视及静听动作时间比例则显著地高于对照组家族群成员个体的。与此相异的是,处理组 2 家族群成员个体的嗅闻和一般扫视动作时间比例显著地高于对照组家族群成员个体的,而直立扫视、盯视、静听动作时间比例则显著地低于对照组家族群成员个体的。比较处理组 1 和处理组 2 各警觉行为动作时间比例差异,发现,处理组 2 家族群成员个体的嗅闻与一般扫视动作时间比例显著地高于处理组 1 家族群成员个体的,而直立扫视、盯视与静听动作时间比例则显著地低于处理组 1 家族群成员个体的。究其原因,我们认为,首先,处理组 1 家族群成员个体由于对本家族群气味极为熟悉,能通过嗅闻动作对觅食环境快速地做出判断^[13, 34-35, 40],因而显著减少了嗅闻动作时间比例;其次,熟悉的巢垫物气味使得处理组 1 家族群成员能感知到,与同伴共同在自己领地内觅食具有较高的安全保障性^[10-12],进而降低了直立扫视动作时间比例,代之以增加一般扫视、盯视和静听动作时间比例,监测环境风险。再次,这些警觉行为动作如一般扫视和静听动作,除了监测周围环境可能存在的捕食者,连同盯视动作一起,更多地是用于监测家族群其他成员个体的行为,尤其是相邻成员个体的觅食及警觉行为,目的在于与其他觅食成员个体保持合适的空间距离的同时,防范各种潜存的风险^[28, 41-42]。换言之,在尽可能地降低成员个体间因相互干扰对觅食活动造成的不利影响的同时,充分利用成员个体发出的各种警报信息如改变身体姿态及鸣叫等^[24, 28, 41-43],因而增大了一般扫视、盯视和静听动作时间比例。而处理组 2 家族群成员个体尽管嗅闻到食物斑块上陌生的非亲缘家族群气味,但又未能发现陌生个体在场,作为领地的入侵者,因环境潜存的高风险特征,使得处理组 2 家族群成员个体需要花费更多时间进行嗅闻辨识^[2-5, 33-35],致使其所花费的嗅闻时间占采食回合时间的比例达到 50%以上。由于嗅觉所监测到的陌生气味信息具有间接性和不确定性风险特征,会迫使处理组 2 成员个体采用一般扫视和嗅闻动作,以轮流交替的方式,作进一步的监测。加之陌生气味会使成员个体觉察到,可能会遭受到驱赶和追逐^[2-5],而直立扫视监测会增大自己暴露于领地主人的风险,盯视邻近成员个体会抑制一般扫视及嗅闻等动作的发生,监听同伴的警报叫声会延误躲避和逃跑的最佳时机,故而降低了直立扫视、盯视和静听动作时间比例。值得指出的是,如上文所述,处理组 1 家族群成员个体所进入的自身气味处理的食物斑块,由于熟悉的气味使得其如同进入自己的领地,而空白对照组家族群成员个体进入的无气味污染的食物斑块,如同其进入了无同种其他个体存在的新的陌生空白领域。作为空白领域的开拓者,尽管成员个体在新环境中没有发现陌生个体,以及嗅闻到同种个体的陌生气味,但在觅食活动中,仍以明显高于处理组 1 家族群成员个体的嗅闻动作时间比例,以及显著高于处理组 1 及处理组 2 家族群成员个体的直立动作时间比例监视环境。说明,东方田鼠家族群成员个体,在空白陌生领域觅食时,会降低在熟悉环境中依赖同伴监测周围环境所惯用的盯视和静听动作,更多地以嗅闻和直立扫视动作直接监测周围环境。

动物觅食活动中的警觉行为,是保障动物得以安全进行觅食活动的重要行为,其贯穿于觅食活动的始终^[19]。由于嗅闻、直立扫视、盯视和静听动作与个体的采食和处理食物动作不相重叠,能造成个体觅食的短暂中断或中断^[22]。因此,不同气味处理条件下,东方田鼠家族群成员个体各警觉行为动作时间比例的分配差异,势必会对觅食中断时间比例产生不同的影响。检测 3 种处理条件下家族群成员个体因警觉引起的觅食中

断时间的差异性,发现,处理组 1 家族群自身气味能显著地降低成员个体的觅食中断时间比例,而处理组 2 非亲缘家族群气味则能显著地增大家族群成员个体的觅食中断时间比例(表 1)。表明,觅食环境以巢垫物替代各种排泄物进行社群气味处理,是引起东方田鼠家族群成员个体各警觉行为动作时间比例变异,进而导致觅食中断时间发生变动的主要动因。

植食性哺乳动物警觉—功能反应理论^[19]认为,在可利用食物密集斑块,动物摄入率不仅受到口腔采食和处理食物动作相互抑制的调控,而且受到觅食过程中因警觉而引起的觅食中断的制约。据此,不同巢垫物气味处理条件对东方田鼠家族群成员个体的觅食中断时间的影响迥然不同,势必会导致摄入率发生相异的变动。检测 3 种处理条件下家族群成员个体的摄入率差异性,发现,与对照组家族群成员个体摄入率相比较,东方田鼠家族群自身气味能显著地增大处理组 1 家族群成员个体的摄入率,相反,非亲缘家族群气味则能显著地降低处理组 2 家族群成员个体的摄入率(表 1)。由于本项研究是在均质单一的唐草叶片密集食物斑块上,测定上述 3 种条件下东方田鼠家族群成员个体的摄入率动态,排除了食物形态结构及生理特征对采食和处理食物动作的影响^[44-47],以及群内成员个体间相互作用^[13, 24, 41-43, 48-49]对摄入率的影响,因此,3 种处理条件下,家族群成员个体摄入率发生如此明显的变化,与其食物斑块巢垫物处理所引起的家族群成员个体觅食活动中警觉行为动作的巨大变异,从而引致觅食中断时间的变动密切相关。

因此我们认为,长期适应于自然环境食物等资源的相对不足和有限性,熟悉的社群气味环境会促使觅食活动中的植食性小型社群哺乳动物,在监测和评估环境风险时,将精力更多地用于观察和监听群内其他成员个体的行为和所发出的警报,以警惕风险,目的在于减少干扰性竞争和加强协同防范风险的同时,提高觅食效率增大其觅食适合度;而陌生的气味环境及陌生的同种社群气味环境,会迫使觅食活动中的个体,将注意力由关注和依赖群内成员个体行为及其所发出的信号,转向依靠自身直接从周围环境获取信息,警觉风险,目的在于,在尽可能维持觅食效率的同时,增大其生存适合度。

目前就社群气味在生态学方面的研究主要集中于个体辨识^[6-9]、群体识别^[10-12]、领地标记^[2-5]、社群结构^[11-12]及配偶选择^[15-17]等领域,甚少关注社群气味在觅食生态学方面的作用意义。本文通过测定植食性小型哺乳动物东方田鼠家族群成员个体,在配置有家族群自身气味及非亲缘家族群气味的食物斑块上,其觅食行为序列参数及觅食活动中各警觉行为动作的持续时间及变异,并依据警觉—功能反应模型理论^[19],定量探讨了社群气味通过作用于家族群成员个体的觅食行为过程,影响其摄入率的机制性原因,因而能很好地解释,东方田鼠家族群在不同社群气味领域觅食的进化适应性策略,为长江以南地区,尤其是洞庭湖周边地区东方田鼠的管理等提供理论支撑。

参考文献 (References):

- [1] Brown J S, Kotler B P. Hazardous duty pay and the foraging cost of predation. *Ecology Letters*, 2004, 7(10): 999-1014.
- [2] Gaston A J. The evolution of group territorial behavior and cooperative breeding. *The American Naturalist*, 1978, 112(988): 1091-1100.
- [3] Harano K I, Kubo R, Ono M. Patrolling and scent-marking behavior in Japanese bumblebee *Bombus ardens ardens* males: alternative mating tactic? *Apidologie*, 2018, 49(1): 120-130.
- [4] Ferkin M H. The response of rodents to scent marks: four broad hypotheses. *Hormones and Behavior*, 2015, 68: 43-52.
- [5] Jordan N R, Mwanguhya F, Kyabulima S, Rüedi P, Cant M A. Scent marking within and between groups of wild banded mongooses. *Journal of Zoology*, 2010, 280(1): 72-83.
- [6] Ferkin M H, Rutka T F. Mechanisms of sibling recognition in meadow voles. *Canadian Journal of Zoology*, 1990, 68(3): 609-613.
- [7] 张建军, 梁虹, 张知彬. 不育雄性对布氏田鼠气味选择和个体选择的影响. *兽类学报*, 2003, 23(3): 225-229.
- [8] Gavish L, Hofmann J E, Getz L L. Sibling recognition in the prairie vole, *Microtus ochrogaster*. *Animal Behaviour*, 1984, 32(2): 362-366.
- [9] Thom M D, Hurst J L. Individual recognition by scent. *Annales Zoologici Fennici*, 2004, 41(6): 765-787.
- [10] Hurst J L, Fang J M, Barnard C J. The role of substrate odours in maintaining social tolerance between male house mice, *Mus musculus domesticus*. *Animal Behaviour*, 1993, 45(5): 997-1006.
- [11] Hurst J L, Fang J M, Barnard C J. The role of substrate odours in maintaining social tolerance between male house mice, *Mus musculus domesticus*: relatedness, incidental kinship effects and the establishment of social status. *Animal Behaviour*, 1994, 48(1): 157-167.
- [12] 张立, 房继明, 孙儒泳. 布氏田鼠嗅觉通讯的行为发育—幼体对群体气味的辨别. *兽类学报*, 2000, 20(1): 30-36.
- [13] Smith J E. Hamilton's legacy: kinship, cooperation and social tolerance in mammalian groups. *Animal Behaviour*, 2014, 92: 291-304.
- [14] Carter C S, Getz L L. Monogamy and the prairie vole. *Scientific American*, 1993, 268(6): 100-106.

- [15] Jezierski T, Jaworski Z, Sobczyńska M, Ensminger J, Górecka-Bruzda A. Do olfactory behaviour and marking responses of Konik polski stallions to faeces from conspecifics of either sex differ? *Behavioural Processes*, 2018, 155: 38-42.
- [16] Ferkin M H, Johnston R E. Meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*, use multiple sources of scent for sex recognition. *Animal Behaviour*, 1995, 49(1): 37-44.
- [17] Newman K S, Halpin Z T. Individual odours and mate recognition in the prairie vole, *Microtus ochrogaster*. *Animal Behaviour*, 1988, 36(6): 1779-1787.
- [18] Powell F, Banks P B. Do house mice modify their foraging behaviour in response to predator odours and habitat? *Animal Behaviour*, 2004, 67(4): 753-759.
- [19] 陶双伦, 杨锡福, 邓凯东, 张良军, 李俊年, 刘季科. 东方田鼠警觉对其功能反应的作用格局. *生态学报*, 2011, 31(2): 410-420.
- [20] Fortin D, Boyce M S, Merrill E H, Fryxell J M. Foraging costs of vigilance in large mammalian herbivores. *Oikos*, 2004, 107(1): 172-180.
- [21] 马静, 陶双伦, 杨锡福, 姚小燕, 王璐, 李俊年. 捕食风险对东方田鼠功能反应格局的作用. *生态学报*, 2013, 33(9): 2734-2743.
- [22] 唐显江, 陶双伦, 马静, 章力, 吴帅玲, 李俊年. 视野受阻对东方田鼠觅食行为的影响. *生态学报*, 2017, 37(3): 1035-1042.
- [23] Illius A W, Fitzgibbon C. Costs of vigilance in foraging ungulates. *Animal Behaviour*, 1994, 47(2): 481-484.
- [24] 吴帅玲, 陶双伦, 章力, 马静, 唐显江, 汪玲, 左方明, 李俊年. 东方田鼠家族群对成员个体觅食行为的影响. *生态学报*, 2019, 39(13): 4966-4974.
- [25] Hobbs N T, Gross J E, Shipley L A, Spalinger D E, Wunder B A. Herbivore functional response in heterogeneous environments: a contest among models. *Ecology*, 2003, 84(3): 666-681.
- [26] Courant S, Fortin D. Foraging decisions of bison for rapid energy gains can explain the relative risk to neighboring plants in complex swards. *Ecology*, 2010, 91(6): 1841-1849.
- [27] Searle K R, Vandervelde T, Hobbs N T, Shipley L A. Gain functions for large herbivores: tests of alternative models. *Journal of Animal Ecology*, 2005, 74(1): 181-189.
- [28] Powolny T, Eraud C, Masson J D, Bretagnolle V. Vegetation structure and inter-individual distance affect intake rate and foraging efficiency in a granivorous forager, the Eurasian Skylark *Alauda arvensis*. *Journal of Ornithology*, 2015, 156(3): 569-578.
- [29] Favreau F R, Pays O, Fritz H, Goulard M, Best E C, Goldizen A W. Predators, food and social context shape the types of vigilance exhibited by kangaroos. *Animal Behaviour*, 2015, 99: 109-121.
- [30] Wikenros C, Jarnemo A, Frisén M, Kuijper D P J, Schmidt K. Mesopredator behavioral response to olfactory signals of an apex predator. *Journal of Ethology*, 2017, 35(2): 161-168.
- [31] Frynta D, Baladová M, Eliášová B, Lišková S, Landová E. Why not to avoid the smell of danger? unexpected behavior of the cyprid mouse surviving on the island invaded by black rats. *Current Zoology*, 2015, 61(4): 781-791.
- [32] 王振龙, 刘季科. 银狐气味对根田鼠繁殖和觅食的影响. *兽类学报*, 2002, 22(1): 22-29.
- [33] Krueger K, Flauger B. Olfactory recognition of individual competitors by means of faeces in horse (*Equus caballus*). *Animal Cognition*, 2011, 14(2): 245-257.
- [34] Tang-Martínez Z, Bixler A. Individual discrimination by odors in sibling prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Journal of Chemical Ecology*, 2009, 35(4): 400-404.
- [35] Mateo J M. Kin-recognition abilities and nepotism as a function of sociality. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2002, 269(1492): 721-727.
- [36] 尚玉昌. 行为生态学. 北京: 北京大学出版社, 1998: 149-155.
- [37] Thomas S A, Wolff J O. Scent marking in voles: a reassessment of over marking, counter marking, and self-advertisement. *Ethology*, 2002, 108(1): 51-62.
- [38] Spalinger D E, Hobbs N T. Mechanisms of foraging in mammalian herbivores: new models of functional response. *The American Naturalist*, 1992, 140(2): 325-348.
- [39] 陶双伦, 张伟华, 李俊年, 何岚, 杨锡福. 植食性哺乳动物能量收益增长减速机制的检验. *生态学报*, 2010, 30(18): 4839-4847.
- [40] Lin D Y, Zhang S Z, Block E, Katz L C. Encoding social signals in the mouse main olfactory bulb. *Nature*, 2005, 434(7032): 470-477.
- [41] Podgórski T, de Jong S D, Bubnicki J W, Kuijper D P J, Churski M, Jędrzejewska B. Drivers of synchronized vigilance in wild boar groups. *Behavioral Ecology*, 2016, 27(4): 1097-1103.
- [42] Matsumoto-Oda A, Okamoto K, Takahashi K, Ohira H. Group size effects on inter-blink interval as an indicator of antipredator vigilance in wild baboons. *Scientific Reports*, 2018, 8: 10062.
- [43] Bian J H, Wu Y, Getz L L, Cao Y F, Chen F, Yang L. Does maternal stress influence winter survival of offspring in root voles *Microtus oeconomus*? A field experiment. *Oikos*, 2011, 120(1): 47-56.
- [44] Winnie Jr J A, Cross P, Getz W. Habitat quality and heterogeneity influence distribution and behavior in African buffalo (*Syncerus caffer*). *Ecology*, 2008, 89(5): 1457-1468.
- [45] Edouard N, Duncan P, Dumont B, Baumont R, Fleurance G. Foraging in a heterogeneous environment-an experimental study of the trade-off between intake rate and diet quality. *Applied Animal Behaviour Science*, 2010, 126(1/2): 27-36.
- [46] Courant S, Fortin D. Search efficiency of free-ranging plains bison for optimal food items. *Animal Behaviour*, 2012, 84(4): 1039-1049.
- [47] Zhang Z B, Wang Z Y, Chang G, Yi X F, Lu J Q, Xiao Z S, Zhang H M, Cao L, Wang F S, Li H J, Yan C. Trade-off between seed defensive traits and impacts on interaction patterns between seeds and rodents in forest ecosystems. *Plant Ecology*, 2016, 217(3): 253-265.
- [48] Jolles J W, Boogert N J, Sridhar V H, Couzin I D, Manica A. Consistent individual differences drive collective behavior and group functioning of schooling fish. *Current Biology*, 2017, 27(18): 2862-2868.e7.
- [49] 曲家鹏, 李克欣, 杨敏, 李文靖, 张堰铭, Smith A T. 高原鼠兔家群空间领域的季节性动态格局. *兽类学报*, 2007, 27(3): 215-220.