

捕食风险的种群动态效应及其作用机理研究进展

石建斌

北京师范大学环境学院 北京 100875

摘要: 捕食者不但可以通过直接捕杀猎物而控制猎物的种群数量,还可以通过捕食风险效应影响猎物种群的繁殖和动态,并且在某些情况下,捕食风险效应对猎物种群动态的控制作用甚至大于捕食者的直接捕杀。关于捕食风险效应对猎物动物繁殖产出和种群动态变化的作用及其机理方面的野外研究越来越受到国内外学者重视。本文介绍了近年来捕食风险效应的研究进展,重点关注了美国黄石国家公园中捕食者对马鹿(*Cervus elephus*)、加拿大育空地区的捕食者对白靴兔(*Lepus americanus*)的捕食风险效应等案例研究,以阐明捕食风险效应对猎物种群动态影响的重要性,以及关于捕食风险效应影响猎物种群繁殖和动态机理的两个假说(捕食者敏感食物假说、捕食应激假说)。并结合我国在捕食者与猎物之间关系的研究现状,提出了进一步在野外开展捕食风险效应对濒危有蹄类猎物种群动态影响研究的建议,阐释了开展这些研究的重要意义。

关键词: 捕食风险效应;直接捕食作用;捕食应激假说;捕食者敏感食物假说

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263(2013)01-150-09

Effect of Predation Risk on Prey Population Dynamics and Its Mechanisms

SHI Jian-Bin

School of Environment, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

Abstract: Predators can not only control population size of prey through direct killing, but also influence reproductive outputs and population dynamics of prey through predation risk effects, which are the costs incurred by prey's anti-predator behavioral change. Predation risk effects can have even stronger influences on prey population dynamics than direct killing of prey, but there have been relatively smaller number of field studies about the impacts of predation risk effects on population dynamics of preys during the past decades. This paper reviews the progress of researches about predation risk effects on population dynamics of preys with emphasis on introduction of several classical case studies involving Wolf (*Canis lupus*)-Elk (*Cervus elephus*) system in Yellowstone National Park of USA and Predator-snowshoe Hare (*Lepus americanus*) system in Yukon of Canada. This paper elaborates two hypotheses (predator-sensitive-food hypothesis and predation stress hypothesis) that have been proposed to illustrate the mechanisms underlying the impacts of predation risk on nutrition, reproduction and population dynamics of preys. There is evidence to support both hypotheses, but more researches are needed to further verify them. Considering that there have been few field studies about predation risk effects on prey population dynamics in China and the fact that many endangered species are facing increasing natural and anthropogenic stresses in China, I put forward recommendations and urge to conduct

基金项目 国家自然科学基金项目(No. 30709737);

第一作者介绍 石建斌,男,副教授;研究方向:动物生态学;E-mail: jianbin.shi@gmail.com。

收稿日期: 2012-08-19, **修回日期:** 2012-10-27

researches on predation risk effects (in addition to direct predation effects) on population dynamics of endangered ungulate preys in China.

Key words: Predation risk effects; Direct predation effects; Predation stress hypothesis; Predator-sensitive-food hypothesis

长期以来,捕食者与猎物动物之间关系的研究受到了国内外学者的极大关注 (Messier 1994, Kojola et al. 2004, Gazzola et al. 2005, Atwood et al. 2007, Creel et al. 2009)。捕食者可以通过直接捕杀猎物而对猎物种群数量起到调控作用 (Eberhardt et al. 2003, Kojola et al. 2004, Gazzola et al. 2005, Creel et al. 2009, Griffin et al. 2011)。已有大量研究证实狼 (*Canis lupus*) 的捕食作用是限制北美丛林驯鹿 (*Rangifer tarandus*) 和马鹿 (*Cervus elephus*) 种群数量的一个关键因子 (Rettie et al. 2000, Halofsky et al. 2008, Creel et al. 2009, White et al. 2011); 也是控制欧洲许多地方鹿科动物种群数量的重要因素 (Kojola et al. 2004, Gazzola et al. 2005)。在苏格兰地区,为了减少因鹿科动物数量过多而对植被和景观造成的破坏,管理者们正在一定区域实施引入狼来控制这些鹿科动物数量的计划 (Manning et al. 2009)。同样,捕食作用也是决定水生生态系统结构及过程的一个重要因素 (Carpenter et al. 1985, Lasley-Rasher et al. 2012)。研究表明,海洋中虎鲨 (*Galeocerdo cuvier*) 对儒艮 (*Dugong dugon*) 种群数量的调控作用类似于狼对马鹿种群数量的调控 (Wirsing et al. 2011)。

在此过程中学者们对捕食者的非直接致死效应(捕食风险效应)也逐渐有了一定的研究和理解 (Lima et al. 1990, Boonstra et al. 1993, Forrester 1994, Krebs et al. 1995, Wooster et al. 1995, Boonstra et al. 1998, Lima 1998a, b, Krebs et al. 2001, Hodges et al. 2006, Creel et al. 2007, White et al. 2011, Zanette et al. 2011)。研究发现,捕食风险效应不但存在,而且在调节猎物种群动态方面可能起着比直接捕杀作用还要大的影响 (Creel et al. 2007, White et al. 2011, Zanette et al. 2011)。本文在简要

介绍捕食风险效应研究进展的基础上,重点介绍近几年来在捕食风险效应对猎物种群动态调节机理方面的研究情况,以期对同行开展类似研究工作有所裨益。

1 捕食风险效应的研究

国内外学者早就注意到,捕食者对猎物的影响不仅限于直接捕杀,还包括猎物为躲避捕食者而产生的捕食风险效应 (predation risk effects),也叫非致死效应 (non-lethal effect) (Boonstra et al. 1998, Lima 1998a, Creel et al. 2008),亦即猎物为躲避捕食者而改变其行为方式或生理状态所付出的代价。

捕食者的出现或仅仅是捕食者的气味、声音等,也会被猎物动物视为一种捕食风险,而可能导致猎物改变其行为或反捕食策略。这些行为改变可能包括:改变活动模式和时间格局 (路纪琪等 2004);选择相对安全但食物质量较低的栖息地 (Creel et al. 2005, Fortin et al. 2005);减少取食频率和时间而相应地增加警觉水平和时间 (边疆晖等 1997, 魏万红等 2004a, b, 杨生妹等 2007, 赵亮 2005);改变对环境条件的敏感性 (Winnie et al. 2006);改变食物选择和食谱收缩 (边疆晖等 1999, Christianson et al. 2010) 等。

研究者除了关注捕食风险导致猎物动物的这些行为变化之外,对于这些行为改变对猎物动物繁殖及种群动态可能带来的影响也开展了一些研究。研究者们一方面在实验室条件下通过操纵捕食者进行实验研究 (Eberhardt et al. 2003, Creel et al. 2008, 魏万红等 2004a)。例如,Peckarsky 等 (1993) 通过将无脊椎动物捕食者的口器粘合起来而使其失去直接捕杀功能,然后研究这些只具捕食风险的捕食者对猎物种群密度、动态的影响。研究者们还在由小河流

与池塘相连而构成的水生生态系统中研究捕食动物对猎物的捕食影响,这些系统中捕食者的出现可以显著地影响猎物的分布和种群密度(Forrester 1994, Wooster et al. 1995, Lima 1998b)。而对于陆生生态系统中脊椎动物捕食者的捕食风险效应的研究则要困难一些,因为陆生生态系统中这些脊椎动物的活动范围往往很大,难以研究非致死性的捕食风险效应,甚至包括直接捕杀作用(Lima 1998b),但仍然有一些研究弥补了这些不足(Boonstra et al. 1993, Hik 1995, Krebs 1995, Sinclair et al. 1995, Boonstra et al. 1998)。这些开创性的实验和研究充分证实了捕食风险效应对猎物种群动态的影响作用。

研究者们除了研究捕食风险效应的存在与否之外,还研究了捕食风险效应与直接捕食作用对猎物种群影响或作用的相对大小(Lima 1998b, Creel et al. 2008)。在这些研究中,最为著名的有在美国黄石国家公园开展的狼对马鹿种群动态的影响研究(Creel et al. 2007, 2009, White et al. 2011)、加拿大育空地区的捕食者对白靴兔(*Lepus americanus*)的捕食作用的野外研究(Boonstra et al. 1993, 1998, Krebs et al. 1995, 2001, Hik 1995, Sheriff et al. 2009, 2011),以及加拿大北美歌雀(歌带鹀)(*Melospiza melodia*)的研究(Zanette et al. 2011)。

研究表明,美国黄石国家公园自从20世纪90年代中期引入狼以后,在有狼分布的区域内马鹿种群数量出现了显著的下降,但在没有狼分布或狼密度很低的邻近地区马鹿种群数量稳步增长(Hamlin et al. 2005)。长期的野外监测研究证明狼的直接捕食作用不足以单独解释这些马鹿种群数量的下降现象和程度。因此,除了狼的直接捕食作用外,狼的出现所带来的捕食风险效应也影响了马鹿的种群动态变化,并且这种捕食风险效应对马鹿种群的调控可能大于直接捕杀作用(Creel et al. 2007, 2009, 2011)。

研究者们早就观察到加拿大育空地区的白

靴兔种群动态存在一个10年左右的周期变化(Boonstra et al. 1993, 1998)。随着研究的深入,研究者们逐渐验证,除食物短缺和捕食者的直接捕杀作用外,捕食风险对白靴兔行为和生理的影响是导致其种群繁殖产出下降,进而调控白靴兔种群周期动态变化的一个重要因素(Krebs et al. 1995, 2001, Hodges et al. 2006, Sheriff et al. 2009, 2011)。

在鸟类的研究中也类似的报道,领伯劳(*Lanius collaris*)在非洲石(*Saxicola torquata axillaries*)巢区的出现便可以引起非洲石显著推迟其繁殖时间,甚至终止繁殖,进而降低非洲石的种群数量(Scheuvelin et al. 2001)。Zanette等(2011)通过在没有直接捕食作用的情况下回放捕食者叫声的办法来操控捕食风险,以研究捕食风险对野生的猎物鸟类北美歌雀种群的影响。结果表明,捕食风险效应可以使北美歌雀繁殖的后代数量在1年的时间内就下降40%,大于直接捕食作用可能产生的影响。

Lasley-Rasher等(2012)在对海岸带的糖虾(*Neomysis americana*)与一种水蚤(*Eurytemora herdmani*)的关系研究中,也发现糖虾并不需通过直接的捕食作用,而只是通过间接的捕食风险效应(即出现),便可以减少这种水蚤的交配频率及繁殖成功率,从而降低其种群的数量增长。

上述的这些实验和野外研究结果表明,捕食风险可以明显地影响野生动物的种群增长。捕食风险效应不但是影响猎物种群动态的一个重要因素,其对猎物种群动态的调控作用可能要大于直接捕杀(Creel et al. 2007, 2011, Zanette et al. 2011)。并且,捕食风险还可以通过级联效应(cascade effect)而影响群落组成和生态系统的功能(Werner et al. 2003, Ripple et al. 2012)。

2 两个关于捕食风险效应的假说

尽管捕食风险效应对捕食者-猎物之间的关系及食物网的动态变化非常重要,但我们对

产生这些作用的机理知之不多 (Creel et al. 2008, White et al. 2011)。目前,已经提出两个假说来解释捕食风险效应调节猎物种群动态的机理。

2.1 捕食者敏感食物假说 (predator-sensitive-food hypothesis) 捕食者敏感食物假说认为猎物所作出的反捕食行为反应限制了其自身的取食行为和效率,限制了猎物可用于繁殖和生存的能量和营养支出,从而影响其繁殖和种群动态 (Creel et al. 2008, Christianson et al. 2010)。

来自美国黄石国家公园马鹿种群的研究结果支持这一假说,亦即狼的捕食风险效应对马鹿繁殖的影响与马鹿营养状况变化有关 (Creel et al. 2007, 2011)。面对狼的出现,马鹿通过改变其集群方式、栖息地选择和取食与警觉的时间分配及效率等方式来应对狼的捕食压力 (Creel et al. 2005, 2007, Kittle et al. 2008)。这种栖息地选择与取食行为的改变直接影响了马鹿的食性和营养,使得其摄食量明显下降,体重和体内的脂肪含量在冬天显著下降,母鹿怀孕率显著下降,出生率下降,而这种怀孕率的显著下降并不与马鹿粪样中的糖皮质激素(一种应激激素)浓度相关。因此,现有的研究表明,狼的捕食风险效应对马鹿繁殖的影响是通过营养效应,而不是通过糖皮质激素浓度升高来调节的 (Creel et al. 2007, 2009, 2011)。

然而,White 等 (2011) 对 Creel 等 (2007, 2009) 的研究结果提出了质疑。White 等 (2011) 发现马鹿的平均怀孕率在引入狼之前 (1962 ~ 1968 年) 和之后 (2000 ~ 2006 年) 并没有出现变化,马鹿种群的身体脂肪平均含量在引入狼前后也没发生变化。因此,他们认为这一马鹿种群繁殖率和数量下降,并不是狼的捕食风险效应导致马鹿种群营养状况下降而带来的后果。但是,需要指出的是,White 等 (2011) 的研究可能在取样方法和统计方法上存在着某些问题,正因为这些问题才掩盖了狼的捕食风险效应 (Creel et al. 2011)。

2.2 捕食应激假说 (predation stress hypothesis)

捕食应激假说认为捕食者的出现或仅仅是捕食者的气味,会导致猎物动物血液中糖皮质激素(应激激素,主要成分为皮质醇激素)浓度的上升。这种浓度的上升不但可通过直接作用于下丘脑-脑垂体-肾上腺轴 (hypothalamic-pituitary-adrenal axis, HPA) 而抑制繁殖,还可通过影响免疫和消化系统而间接地降低猎物的生存和繁殖,影响猎物的种群动态 (Boonstra et al. 1998, Creel et al. 2008, 2009, White et al. 2011)。

Boonstra 等 (1993, 1998) 在野外经过对不同捕食风险压力下的白靴兔种群动态的研究,发现那些经历长期持久捕食压力的白靴兔种群的皮质醇浓度上升,睾丸素浓度下降,种群的繁殖率降低。虽然 Boonstra 等 (1993, 1998) 的研究在野外条件下证实了捕食风险效应对繁殖产出的影响,但这些研究是在种群水平上将糖皮质激素度的升高与繁殖率的下降联系起来,而没能够在个体水平上证实这两者之间的必然联系。

而 Sheriff 等 (2011) 近年来对白靴兔的研究结果则直接证明了野外动物个体糖皮质激素浓度的升高会导致繁殖的下降。他们的野外长期监测结果表明,随着母兔粪样皮质醇浓度的降低,其繁殖状况得以明显改善,即窝崽数、幼崽平均体重和幼崽的右后腿直径均显著上升。他们进而在另一项实验中,将母兔随机分成实验组和对照组,实验组中的母兔定期暴露于狗 (*Canis lupus familiaris*) 的威胁之下,以模拟高捕食风险。结果表明,那些实验组的母兔体内的皮质醇浓度显著高于对照组的,而实验组母兔的繁殖状况明显低于对照组的,并且母体粪样皮质醇浓度的升高与繁殖状况的降低显著相关。进一步研究表明,白靴兔对捕食风险的变化非常敏感,当捕食者数量增多时,白靴兔体内的血浆皮质醇浓度较高,粪样中的皮质醇代谢产物含量也很高,由捕食风险所引发的母兔应激使得其繁殖活动下降,且影响崽兔的数量和身体状况 (Sheriff et al. 2009, 2011)。

对于野外白靴兔而言,它们皮质醇浓度的上升可能是由食物和捕食因子而引起的,但是,

这并不适用于所有其他物种,因为皮质醇浓度也可能受种群密度、社会地位、寄生虫、天气以及人类活动影响(Romero et al. 2001, Chapman et al. 2007)。尽管不能排除其他应激源也可能导致皮质醇激素浓度上升,但是 Sheriff 等(2009, 2011)的研究发现了个体皮质醇激素浓度上升与繁殖下降的关系。因此,他们的结果对研究其他动物的生理应激状态具有更广泛的启示意义,也说明不论何种应激源(不一定是捕食),只要能够使得糖皮质激素浓度上升,则可能导致动物繁殖产出下降,影响动物种群动态变化。

虽然上述研究结果证实了捕食应激假说,但美国黄石国家公园的马鹿种群的研究结果并不支持这一假说,因为其母鹿的粪样皮质醇激素浓度在受高捕食风险威胁下的种群中并不高,个体的粪样皮质醇激素浓度与孕酮之间不存在负相关关系,并且幼鹿出生率也不与母鹿粪样中的皮质醇激素浓度相关(Creel et al. 2009, Sheriff et al. 2011)。类似地,在对紫翅椋鸟(*Sturnus vulgaris*)的研究中也发现,经历持久慢性压力环境的雌鸟的基础肾上腺酮(鸟类的应激激素)的浓度比对照组的雌鸟还要低,并且繁殖成功率也要低于对照组的个体(Cyr et al. 2007)。

出现这种情况可能有以下原因。首先,这两个假说不是截然互为排斥的,因为猎物动物粪样糖皮质激素浓度的变化可能与猎物本身的营养状况有关,也可能与猎物动物行为方式的改变有关,关于这方面显然还需要更多的研究。其次,虽然短期的糖皮质激素浓度上升有助于个体避免捕食者的致死威胁(Wingfield et al. 2001),但是持久性的糖皮质激素浓度上升可能带来多种病理性的后果,如代谢途径的短暂改变,而这种改变可能降低代谢水平,导致现时的生存与未来的繁殖之间的平衡关系被打破(Romero et al. 2001, Wingfield et al. 2001)。因此,如果与捕食者相遇是每天都可能经历的事件,就像大黄石生态系统中的马鹿,则猎物可能不会提高其糖皮质激素浓度作为对捕食者的

反应。这或许意味着,还需要更多的研究来证实皮质醇激素浓度是否会一定随压力增加而上升,并能成为预测持久慢性压力的一个可靠指标(Wingfield et al. 2001, Sheriff et al. 2009, 2010)。

3 研究捕食风险效应的意义

前文所述的一些研究结果(Creel et al. 2009, Sheriff et al. 2009, White et al. 2011, Zanette et al. 2011)已经证明,捕食风险效应不但存在,有时可能还要大于捕食者的直接捕食效应。因为野生动物随时都有可能面临不同的应激源或应激因子(stressor)并对其做出应激反应,而这种反应均可能产生捕食风险效应。考虑到猎物对捕食者行为反应的普遍性及强度,不考虑或者假设捕食风险效应对种群动态变化可以忽略不计都是不合适的。因而,在脊椎动物的保护和管理研究中如果考虑的仅仅是直接的捕食作用,而不考虑或低估捕食风险效应的话,捕食者对猎物的种群影响可能会被显著地低估(Eberhardt et al. 2003, Creel et al. 2008, Griffin et al. 2011, Zanette et al. 2011),不利于对野生动物种群的保护和管理。

野生动物面临的应激源可以是任何一种可能对其内稳态造成破坏的环境扰动,比如严酷的天气、栖息地变化、食物缺乏、捕食威胁等(Sapolsky et al. 2000),也包括人类活动干扰,因为人类活动对野生动物的干扰也能起到与捕食风险相似的作用(干扰刺激, disturbance stimuli)(Frid et al. 2002, Fritts et al. 2003, Profitt et al. 2009)。干扰刺激也能通过消耗能量和降低取食活动而间接地对种群动态和适合度产生影响。因此,还需要重视人类活动对野生动物的这种类似捕食风险效应的研究和理解(Frid et al. 2002)。

随着人类活动范围的扩大和强度的增加,许多生态系统,尤其是草原生态系统,已经受到人为活动及家畜放牧活动的强烈影响。生活在这些生态系统中的野生有蹄类动物不但受到来自捕食者(如狼)的直接捕食作用威胁,还受到

包括捕食者、人为活动在内的自然和人为胁迫因子的捕食风险效应的影响。然而,我们对于这些系统中的捕食者-有蹄类猎物-家畜之间的关系及相互作用的理解还十分欠缺,有许多问题尚待研究,如,捕食者的直接捕食作用、捕食风险效应对野生有蹄类动物种群的繁殖和动态变化的作用?人为胁迫因素对这些有蹄类的捕食风险效应及其量度?捕食者对野生有蹄类猎物及家养有蹄类动物的捕食作用及捕食风险效应的区别?事实上,家畜是许多生态系统中主要的食草动物,在调节狼对生态系统的风险效应方面可能扮演着重要的角色。另外,捕食和利用家畜也在许多地方引起了人与捕食者之间的冲突。因为家畜和野生有蹄类动物经历了不同的进化压力,家畜和野生有蹄类对捕食者的捕食风险效应可能有着不同的反应。因此,捕食者-野生有蹄类猎物-家畜是一个理想的用来比较捕食者对家畜和野生有蹄类不同风险效应的系统(Fritts et al. 2003, Muhly et al. 2010)。

我们对捕食风险效应产生作用的机理仍然知之甚少,因为少有研究涉及从捕食到风险效应、行为响应、生理代价、直至猎物生存和种群动态这一链条中的所有环节(Creel et al. 2008, Zanette et al. 2011);也少有人在野外研究捕食风险的自然变化是否与可测量的长期的应激激素(糖皮质激素)浓度变化之间的关系(White et al. 2010, Sheriff et al. 2011)。同时,我们还需要更多的野外研究来验证上述的两个有关捕食风险效应如何影响猎物动物种群动态机理的假说,或者提出新的假说。因此,急需开展更多的野外研究来明晰捕食风险效应,正确地估计捕食者对猎物的种群影响,制定科学合理的野生动物保护和管理计划,并验证捕食风险效应的两个假说。

4 未来研究需求

野外测量捕食者直接捕食效应和捕食风险效应的一个重要挑战就是如何在自然条件下测量它们的相对大小,以及避免直接捕食效应对捕食风险效应大小的影响。技术的发展为这方

面的研究提供了可能。通过应用无线电遥测、GPS 项圈定位技术等方法,可以比较容易而准确地估计捕食者和被捕食者的相对分布位置及捕杀率。比如,通过为新生出的马鹿幼崽佩戴可自行脱落的无线电遥测装置,可以比较容易地获得其被狼捕杀的信息,因而可准确估计狼的捕杀率及猎物种群的动态变化情况(Creel et al. 2007, 2009)。再结合野外直接观察,进而可以研究捕食者的出现对被捕食者的影响,包括行为、栖息地选择、食性变化等。将这些野外观察得到的数据与猎物种群动态变化数据及通过非损伤性(non-invasive)取样方法(黄英等 2010)而分析测定的猎物种群应激激素浓度变化数据相结合,可估算直接捕食作用和捕食风险效应的相对大小,以及验证捕食风险效应假说。在鸟类的研究中,可以通过回放捕食者的叫声等方法来达到去除捕食者的直接捕食作用而模拟捕食风险效应,以研究捕食者风险效应对猎物鸟类的繁殖和种群动态影响(Eggers et al. 2006, Zanette et al. 2011)。

近年来,我国学者已开始关注野外和人工饲养条件下大型哺乳动物生理应激反应的研究,如黄英等(2010)利用酶联免疫法测定了川金丝猴(*Rhinopithecus roxellanae*)粪样中的皮质醇激素浓度,于小杰(2011)测定了半散养条件下的普氏野马(*Equus przewalskii*)粪样中的皮质醇激素浓度,以确定其在释放前后及运输过程中所经受的应激反应和压力。吴锋等(2008)测定了笼养状态下猎豹(*Acinonyx jubatus*)粪样中的皮质醇浓度变化。这些研究虽然还未能对野外条件下的大型动物的生理生态反应进行直接测定,但它对我国今后开展捕食风险效应研究积累了经验和提供了有益的借鉴。

国内学者在野外虽然开展了一些有关捕食风险对动物行为影响的研究(边疆晖等 1997 魏万红等 2004a, b, 杨生妹等 2007),但鲜见捕食风险对脊椎动物猎物种群数量及动态影响的研究。我国目前许多濒危有蹄类动物生活在受人类活动干扰日益严重的生态环境中,它们不但受到来自天敌(如狼)的捕食威胁,还会受到

来自人类活动的干扰和胁迫。在以往的野外研究中,已经有了一些通过研究捕食者食性来推测捕食者对有蹄类猎物直接捕食作用的研究(高中信等 1996,张洪海等 2000,Liu et al. 2003,颜文博等 2006),还没有研究来关注包括捕食者和人为活动干扰在内的胁迫因子对有蹄类猎物的捕食风险效应。这就可能直接带来两个问题:一是低估了捕食者对猎物种群动态的控制和影响作用,直接影响我们对这些濒危有蹄类种群动态调节机理的认识;二是使得在实践中难以甄别这些物种所面临的真实威胁,直接影响对这些物种的保护计划和措施的制定,影响保护行动的效果。例如,普氏原羚(*Procapra przewalskii*)是我国特有濒危物种,分布在青海湖周边地区受放牧和人为活动干扰很大的草原上,同时面临着天敌和人为胁迫等压力,虽然经过了二十多年的研究和保护工作,但其种群数量在有些地方还在下降(Shi et al. 2011,Li et al. 2012a,b),但我们在以往的研究中并没有考虑捕食者和人为威胁的捕食风险对普氏原羚种群动态变化的效应,对其在自然和人为胁迫下的种群动态变化原因和机理并不清楚。

因此,十分必要在我国深入开展野外条件下的野生动物应激反应及捕食风险效应的研究,充分考虑捕食风险效应对动物种群动态、繁殖产出及行为的影响。

参 考 文 献

- Atwood T C, Gese E M, Kunkel K E. 2007. Comparative patterns of predation by cougars and recolonizing wolves in Montana's Madison Range. *Journal of Wildlife Management*, 71(4): 1098-1106.
- Boonstra R, Hik D, Singleton G R, et al. 1998. The impact of predator-induced stress on the snowshoe hare cycle. *Ecological Monographs*, 68(3): 371-394.
- Boonstra R, Singleton G R. 1993. Population declines in the snowshoe hare and the role of stress. *General and Comparative Endocrinology*, 91(1): 126-143.
- Carpenter S R, Kitchell J F, Hodgson J R. 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. *Bioscience*, 35(10): 634-639.
- Chapman C A, Saj T L, Snaith T V. 2007. Temporal dynamics of nutrition, parasitism, and stress in colobus monkeys: implications for population regulation and conservation. *American Journal of Physical Anthropology*, 134(2): 240-250.
- Christianson D, Creel S. 2010. A nutritionally mediated risk effect of wolves on elk. *Ecology*, 91(4): 1184-1191.
- Creel S, Christianson D A, Winnie J A Jr. 2011. A survey of the effects of wolf predation risk on pregnancy rates and calf recruitment in elk. *Ecological Application*, 21(8): 2847-2853.
- Creel S, Christianson D, Liley S, et al. 2007. Predation risk affects reproductive physiology and demography of elk. *Science*, 315(5814): 960.
- Creel S, Christianson D. 2008. Relationships between direct predation and risk effects. *Trends in Ecology and Evolution*, 23(4): 194-201.
- Creel S, Winnie J A Jr, Christianson D. 2009. Glucocorticoid stress hormones and the effect of predation risk on elk reproduction. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(30): 12388-12393.
- Creel S, Winnie J, Maxwell B, et al. 2005. Elk alter habitat selection as an antipredator response to wolves. *Ecology*, 86(10): 3387-3397.
- Cyr N E, Romero L M. 2007. Chronic stress in free-living European starlings reduces corticosterone concentrations and reproductive success. *General and Comparative Endocrinology*, 151(1): 82-89.
- Eberhardt L L, Garrott R A, Smith D W, et al. 2003. Assessing the impact of wolves on ungulate prey. *Ecological Application*, 13(3): 776-783.
- Eggers S, Griesser M, Nystrand M, et al. 2006. Predation risk induces changes in nest-site selection and clutch size in the Siberian jay. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1587): 701-706.
- Forrester G E. 1994. Influences of predatory fish on the drift dispersal and local density of stream insects. *Ecology*, 75(5): 1208-1218.
- Fortin D, Beyer H L, Boyce M S, et al. 2005. Wolves influence elk movements: behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park. *Ecology*, 86(5): 1320-1330.
- Frid A, Dill L M. 2002. Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology*, 6(1): 11.
- Fritts S H, Stephenson R O, Hayes R D, et al. 2003. Wolves and humans//Mech L D, Boitani L. *Wolves: Behavior, Ecology and Conservation*. Chicago: University of Chicago Press, 289

- 340.
- Gazzola A, Bertelli I, Avanzinelli E, et al. 2005. Predation by wolves (*Canis lupus*) on wild and domestic ungulates of the western Alps, Italy. *Journal of Zoology*, 266 (2): 205 -213.
- Griffin K A, Hebblewhite M, Robinson H S, et al. 2011. Neonatal mortality of elk driven by climate, predator phenology and predator community composition. *Journal of Animal Ecology*, 80(6): 1246 -1257.
- Halofsky J S, Ripple W J. 2008. Fine-scale predation risk on elk after wolf reintroduction in Yellowstone National Park, USA. *Oecologia*, 155(4): 869 -877.
- Hamlin K L, Garrott R A, White P J, et al. 2005. Contrasting wolf-ungulate interactions in the Greater Yellowstone Ecosystem//Garrott R A, White P J, Watson F G R. *The Ecology of Large Mammals in Central Yellowstone: Sixteen Years of Integrated Field Studies*. Oxford: Elsevier, 541 -577.
- Hik D S. 1995. Does risk of predation influence population dynamics? Evidence from cyclic decline of snowshoe hares. *Wildlife Research*, 22(1): 115 -129.
- Hodges K E, Boonstra R, Krebs C J. 2006. Overwinter mass loss of snowshoe hares in the Yukon: starvation, stress, adaptation or artefact? *Journal of Animal Ecology*, 75(1): 1 -13.
- Kittle A M, Fryxell J M, Desy G E, et al. 2008. The scale-dependent impact of wolf predation risk on resource selection by three sympatric ungulates. *Oecologia*, 157(1): 163 -175.
- Kojola I, Huitu O, Toppinen K, et al. 2004. Predation on European wild forest reindeer (*Rangifer tarandus*) by wolves (*Canis lupus*) in Finland. *Journal of Zoology*, 263(2): 229 -235.
- Krebs C J, Boonstra R, Boutin S, et al. 2001. What drives the 10-year cycle of snowshoe hares? *BioScience*, 51(1): 25 -35.
- Krebs C J, Boutin S, Boonstra R, et al. 1995. Impact of food and predation on the snowshoe hare cycle. *Science*, 269(5227): 1112 -1115.
- Lasley-Rasher R S, Yen J. 2012. Predation risk suppresses mating success and offspring production in the coastal marine copepod, *Eurytemora herdmani*. *Limnology and Oceanography*, 57(2): 433 -440.
- Li C L, Jiang Z G, Li L L, et al. 2012a. Effects of reproductive status, social rank, sex and group size on vigilance patterns in Przewalski's gazelle. *PLoS One*, 7(2): e32607.
- Li C L, Jiang Z G, Ping X G, et al. 2012b. Current status and conservation of the Endangered Przewalski's gazelle *Procapra przewalskii*, endemic to the Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Oryx*, 46(1): 145 -153.
- Lima S L. 1998a. Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions. *Bioscience*, 48(1): 25 -34.
- Lima S L. 1998b. Stress and decision-making under the risk of predation: Recent developments from behavioral, reproductive, and ecological perspectives. *Advances in the Study of Behavior*, 27: 215 -290.
- Lima S L, Dill L M. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: A review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68(4): 619 -640.
- Liu B W, Jiang Z G. 2003. Diet composition of wolves *Canis lupus* in the northeastern Qinghai-Tibet Plateau, China. *Acta Theriologica*, 48(2): 255 -263.
- Manning A D, Gordon I J, Ripple W J. 2009. Restoring landscapes of fear with wolves in the Scottish Highlands. *Biological Conservation*, 142(10): 2314 -2321.
- Messier F. 1994. Ungulate population models with predation: a case study with the North American moose. *Ecology*, 75(2): 478 -488.
- Muhly T B, Alexander M, Boyce M S, et al. 2010. Differential risk effects of wolves on wild versus domestic prey have consequences for conservation. *Oikos*, 119(8): 1243 -1254.
- Proffitt K M, Grigg J L, Hamlin K L, et al. 2009. Contrasting effects of wolves and human hunters on elk behavioral responses to predation risk. *Journal of Wildlife Management*, 73(3): 345 -356.
- Rettie W J, Messier M. 2000. Hierarchical habitat selection by woodland caribou: its relationship to limiting factors. *Ecography*, 23(4): 466 -478.
- Ripple W J, Beschta R L. 2012. Trophic cascades in Yellowstone: The first 15 years after wolf reintroduction. *Biological Conservation*, 145(1): 205 -213.
- Romero L M, Wikelski M. 2001. Corticosterone levels predict survival probabilities of Galápagos marine iguanas during El Niño events. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(13): 7366 -7370.
- Peckarsky B L. 1993. Sublethal consequences of stream dwelling predatory stoneflies on mayfly growth and fecundity. *Ecology*, 74(5): 1836 -1846.
- Sapolsky R M, Romero L M, Munck A U. 2000. How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory, and preparative actions. *Endocrine Reviews*, 21(1): 55 -89.
- Scheuvelin A, Van't Hof T, Gwinner E. 2001. Predators as

- stressors? Physiological and reproductive consequences of predation risk in tropical stonechats (*Saxicola torquata axillaries*). *Proceedings of the Royal Society London B: Biological Sciences*, 268(1476): 1575–1582.
- Sheriff M J, Krebs C J, Boonstra R. 2009. The sensitive hare: sublethal effects of predator stress on reproduction in snowshoe hares. *Journal of Animal Ecology*, 78(6): 1249–1258.
- Sheriff M J, Krebs C J, Boonstra R. 2010. Assessing stress in animal populations: Do fecal and plasma glucocorticoids tell the same story? *Genetic and Comparative Endocrine*, 166(3): 614–619.
- Sheriff M J, Krebs C J, Boonstra R. 2011. From process to pattern: how fluctuating predation risk impacts the stress axis of snowshoe hares during the 10-year cycle. *Oecologia*, 166(3): 593–605.
- Shi J B, Li D Q, Xiao W F. 2011. Influences of sex, group size, and spatial position on vigilance behavior of Przewalski's gazelles. *Acta Theriologica*, 56(1): 73–79.
- Sinclair A R E, Arcese P. 1995. Population consequences of predation-sensitive foraging: The Serengeti wildebeest. *Ecology*, 76(3): 882–891.
- Werner E E, Peacor S D. 2003. A review of trait-mediated indirect interactions in ecological communities. *Ecology*, 84(5): 1083–1100.
- White P J, Garrott R A, Hamlin K L, et al. 2011. Body condition and pregnancy in northern Yellowstone elk: Evidence for predation risk effects? *Ecological Application*, 21(1): 3–8.
- Wingfield J C, Romero L M. 2001. Adrenocortical responses to stress and their modulation in free-living vertebrates // McEwen B S. *Handbook of Physiology*. New York: Oxford University Press, 211–234.
- Winnie J Jr, Christianson D, Creel S, et al. 2006. Elk decision-making rules are simplified in the presence of wolves. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61(2): 277–289.
- Wirsing A J, Ripple W J. 2011. A comparison of shark and wolf research reveals similar behavioral responses by prey. *Front in Ecology and Environment*, 9(6): 335–341.
- Wooster D, Sih A. 1995. A review of the drift and activity responses of stream prey to predator presence. *Oikos*, 73(1): 3–8.
- Zanette L Y, White A F, Allen M C, et al. 2011. Perceived predation risk reduces the number of offspring songbirds produce per year. *Science*, 334(6061): 1398–1401.
- 边疆晖, 樊乃昌. 1997. 捕食风险与动物行为及其决策的关系. *生态学杂志*, 16(1): 34–39.
- 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.
- 高中信, 马建章, 张洪海, 等. 1996. 内蒙古东部地区狼的食性初步研究. *兽类学报*, 16(2): 95–99.
- 黄英, 胡德夫, 刘树强, 等. 2010. 川金丝猴粪样内3种类固醇激素保存时效分析. *动物学杂志*, 45(6): 64–70.
- 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.
- 魏万红, 曹伊凡, 张堰铭, 等. 2004a. 捕食风险对高原鼠兔行为的影响. *动物学报*, 50(3): 319–325.
- 魏万红, 杨生妹, 樊乃昌, 等. 2004b. 动物觅食行为对捕食风险的反应. *动物学杂志*, 39(3): 84–90.
- 吴锋, 孙强, 许建中, 等. 2008. 猎豹粪样皮质醇代谢研究. *四川动物*, 27(6): 986–989.
- 颜文博, 张洪海, 杨红军, 等. 2006. 内蒙古达赉湖自然保护区狼食性的季节性变化. *动物学杂志*, 41(5): 46–51.
- 杨生妹, 魏万红, 殷宝法, 等. 2007. 高寒草甸生态系统中高原鼠兔和高原麝鼠的捕食风险及生存对策. *生态学报*, 27(12): 4972–4978.
- 于小杰. 2011. 大熊猫和普氏野马类固醇激素及免疫球蛋白水平的非损伤研究. 北京: 北京林业大学博士学位论文.
- 张洪海, 王振龙, 马文祥, 等. 2000. 大、小兴安岭地区狼的食性. *曲阜师范大学学报*, 26(1): 80–82.
- 赵亮. 2005. 繁殖期两种百灵科鸟类对捕食风险的行为响应. *动物学研究*, 26(2): 113–117.