

植食性哺乳动物觅食功能反应模型机制的检验

陶双伦¹, 刘季科², 李俊年¹

(1. 吉首大学资源与环境学院, 湖南吉首 416000; 2. 浙江大学生命科学学院, 杭州 310012)

摘要:植食性哺乳动物在食物密集斑块的觅食为 I 型功能反应。在新鲜苜蓿叶片构成的食物密集斑块上, 以高原鼠兔作为实验动物, 检验植食性哺乳动物的觅食功能反应及其模型机制。食物大小可调节高原鼠兔的口量, 进而控制其瞬时摄入率; 高原鼠兔觅食叶片的口量 S 与瞬时摄入率 I 存在渐近的函数关系, 为 I 型功能反应; 高原鼠兔的食物收获率 B 随口量 S 的增加呈非线性递减; 最大处理速率 R_{max} 的测定值与模型的预测值极为近似; 瞬时摄入率 I 的测定值与模型的预测值线性回归显著 ($P < 0.01$)。研究结果充分验证了提出的假设: 植食性哺乳动物 I 型功能反应模型能有效地预测其摄入率的动态; 植食性哺乳动物收获与咀嚼间的竞争能调其收获率和摄入率。

关键词:植食性哺乳动物; 高原鼠兔; 功能反应; 叶片大小; 口量; 瞬时摄入率; 收获率

Tests of a model mechanism of functional response in mammalian herbivores foraging

TAO Shuang-Lun¹, LIU Ji-Ke², LI Jun-Nian¹ (1. Department of Resource and Environment, Jishou University, Jishou in Hu'nan Province 416000, China; 2. Colleague of Life Science, Zhejiang University, Hanzhou 310012, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(11): 2239~2245.

Abstract: Type I functional responses are frequently observed in mammalian herbivores feeding in patches where plants are concentrated in space. We tested a mechanistic model of regulation of intake rate of herbivores foraging in food-concentrated patches that accounts for asymptotic, type I responses. The model is based on the hypothesis that competition between cropping and chewing regulates instantaneous intake rate in response to changes in the size of bites obtained by the forager. We tested this hypothesis and examined the ability of the model to account for observations of intake rate of plateau pikas (*Ochotona curzoniae*).

We devised the patches $200 \times 61 \times 50 \text{cm}^3$ thick for pikas, in which fresh alfalfa (*Medicago sativa*) leaves were uniformly spaced 4.5 cm apart to scale leaves distribution, and differences in bite size were imposed by varying the size of leaf offered to animals in patches. Because we were interested in the maximum instantaneous intake rate achievable at a given bite size, trials were kept brief, typically lasting

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(39970133)

收稿日期: 2002-12-20; 修订日期: 2003-06-10

作者简介: 陶双伦(1968~), 男, 新疆人, 博士, 主要从事动物行为学和进化生态学研究. E-mail: Taoshuanglun@yahoo.com.cn

* 通讯作者: Author for correspondence, E-mail: liujike_228@163.com

Foundation item: National Natural Science Foundation of China (No. 39970133)

Received date: 2002-12-20; Accepted date: 2003-06-10

Biography: TAO Shuang-Lun, Ph. D., mainly engaged in animal behavior and evolutionary ecology.

≈ 2 min. We varied leaf size on the patches. In so doing, we were able to force a 24-fold difference in mass between the largest and smallest bites taken by pikas.

We measured dry matter intake rates of 10 individuals, females 5 and males 5, feeding in artificial patches during foraging trails. As the animal was foraging, we counted the number of bites cropped and recorded the elapsed time of active foraging. We used video tapes of trails replayed in slow motion to enhance the accuracy of our counts of cropping bites.

We estimated total dry matter intake during a trial as the difference between the dry mass of leaves offered at the beginning of the trial and the dry mass remaining on the patch at the end of the trial. The average bite size consumed during each trial was determined by dividing total amount of leaves removed by the number of cropping bites observed during that trial. All calculations were corrected for dry matter.

We designed three model tests. First, we examined whether the model could provide a reasonable statistic fit to the data. Second, we examined whether the intake rates were controlled by competition between cropping and chewing, and the asymptotic functional relationship between cropping rate and bite size. Finally, we compared observed intake rates of the pikas to predicted by the mechanistic model of mammalian herbivores feeding in plant-concentrated space.

We observed an asymptotic relationship between leaf sizes and intake rates of pikas. Leaf size proved to be an accurate predictor of intake rate ($P < 0.01$). Using bite size as an independent variable could improve the fit of the model. As leaf size was small ($1 \sim 12\text{mg}$), there was an isometric relationship between leaf size and bite size consumed for pikas. However, as leaf size increased ($> 12\text{mg}$), we failed to detect a clearly demarcated upper limit to bite size for pikas. We observed changes in food intake rate that occurred in response to changes in bite size of the animals, and measured short-term intake rates of these animals feeding in the patches of leaves. Asymptotes (R_{\max}) estimated from nonlinear regression were within the measured range of observed asymptotic intake rates for pikas ($P > 0.01$). Leaf size could control the intake rates of the animals through regulating their bite size. There was an asymptotic functional relationship between bite size of animals and their intake rates, which belonged to a Type II functional response. Predictions of maximum intake rate closely resembled observations of processing capacity, and the regression of the observed and predicted intake rates was significant ($P < 0.01$), demonstrating that processing rather than cropping sets upper limit on short-term intake.

Tests of model mechanisms provided strong support for the hypothesis that competition between cropping and chewing regulates is responsible for the type I functional response seen in herbivores feeding in food-concentrated patches. These results indicated that plant size regulating bite size frequently control instantaneous rates of food intake by mammalian herbivores.

Key words: mammalian herbivore; plateau pika (*Ochotona curzoniae*); functional response; leaf size; bite size; instantaneous intake rate; cropping rate

文章编号: 1000-0933(2003)11-2239-07 中图分类号: Q958 文献标识码: A

植食性哺乳动物觅食功能反应是觅食生态学的主要研究内容之一^[1],为营养生态学家和进化生态学家所关注。自 Solomon^[2]和 Holling^[3,4]提出动物的捕食功能反应及模型以来,生态学家在不同的时空条件下,对植食性哺乳动物的功能反应进行了研究,并建立了各种方程描述和测定不同物种的功能反应。但就整体而言,尚未深入探讨动物对食物的摄入过程以及制约功能反应的各种植物可利用性变量^[5,6],建立的机制模型甚少^[7-12],且缺乏有效地检验^[6]。国内,对动物觅食功能反应的研究众多,但采用实验的方法进行检验仅见于陶双伦等对根田鼠(*Microtus oeconomus*)觅食功能反应的测定^[13]。

本文采用新鲜紫花苜蓿(*Medicago sativa*)叶片作为高原鼠兔的食物。在实验室条件下,以相等的叶片

间距配置不同大小等级的叶片,建立高原鼠兔各类食物密集斑块,检验植物大小对动物摄入率的影响及其机制。检验的特定假设为:植食性哺乳动物Ⅰ型功能反应模型能有效地预测动物摄入率的动态;植食性哺乳动物收获与咀嚼间的竞争可调节收获率和摄入率。

1 材料与方法

1.1 实验动物

本文以栖息于青藏高原高寒草甸地区的高原鼠兔作为实验动物。实验动物群体由 20 只个体组成,雌雄各 10 只,平均体重为 156.7 ± 17.4 g。在实验室条件下,以干麦草和脱脂棉为巢垫,以兔颗粒饲料(rabbit chow)为主要食物,附加一定数量的胡萝卜,供给充足的饮水,驯养于透明饲养笼。控制实验温度使其保持在 20 ± 1 C。采用新鲜紫花苜蓿叶片作为动实验物的食物。

1.2 苜蓿叶片斑块配置

采用木质纤维板构建 $200 \times 61 \times 50$ cm³ 大小的斑块,作为高原鼠兔的觅食斑块。设置 9 个苜蓿叶片大小等级,控制每个等级的叶片重量。最小叶片干重为 1.03 ± 0.27 mg,最大叶片为 24.35 ± 2.33 mg,分别设计 1mg、3mg、6 mg、9 mg、12 mg、15 mg、18 mg、21 mg 和 24mg 9 个叶片等级,其中 1mg 和 3mg 等级间的干重相差为 2.00 mg,其余的均为 3.00mg,叶片的空间间距为 4.5cm。用小型金属夹把新鲜苜蓿叶片固定在斑块上,构成动物的食物密集斑块。

1.3 行为观测装置

为有效控制实验动物,便于准确测定实验个体的觅食行为和过程,在苜蓿叶片斑块上部周边设立观测箱。观测箱由木质纤维板构成,底部面积与相应的斑块一致,高度为 50cm。观测箱分觅食区和巢区两个部分,两者间以底部带孔的隔板相隔,此孔可使实验个体在两区间自由活动,其中,觅食区面积为 $200 \times 61 \times 50$ cm³,巢区面积为 30.0×61.0 cm²。

1.4 觅食行为测定

在行为学实验室进行动物的觅食行为测定。行为观测装置置于实验室特定位置,在上方悬挂 1 只 60W 荧光灯。观测者位于观测箱中侧,测定实验个体的觅食行为和行为过程序列。

测定的行为参数为 有效觅食时间($h+t$):排除企图逃跑和非觅食活动的时间,用于觅食活动的时间,即收获(h)与咀嚼(t)食物所消耗的时间(min);收获时间(h):摄取每口食物的时间(min);咀嚼频次(C_f):单位时间的咀嚼次数(chews/min.);咀嚼投入(C_i):每次咀嚼的食物量(g/chew);摄入口数:单位时间动物的取食口数(bites/min)。

1.5 实验程序与觅食参数估计

剔除处于繁殖、哺乳、厌食和消化不良等生理因子影响的实验个体,从实验群体中选择 10 只健康者作为实验个体,雌雄各 5 只。实验期间,每次用于测定每只个体觅食的持续时间为 2 min。

测定开始的前一周,以新鲜苜蓿茎、叶饲喂实验动物。为使动物充分适应测定装置,将单只动物投放于观测箱,使其适应 5~10 min,每天重复 2 次。测定前,饥饿实验个体 6~8h。测定时,从观测箱的巢区释放单只动物,用计算机记录实验个体的各种觅食行为及其持续时间,同时采用录象机录象。实验结束后,慢速播放录象、统计动物的取食口数和咀嚼频次。每次测定结束后,分离被食苜蓿叶片的剩余部分,用消耗的叶片数与被替换的叶片重量之积减去剩余叶片重量,来估计每只个体对叶片的摄入量。从苜蓿叶片中随机抽取 50 个样本,在 55 C 烘箱中烘至恒重,测定每次实验苜蓿叶片干物质的转化率;口量为实验个体的摄入量(干物质)与摄入口数之比;以实验个体摄入量除以有效觅食时间($h+t$)计算瞬时摄入率(I)。

1.6 统计分析

采用非线性回归分析,检验实验个体的摄入率对苜蓿叶片大小及其口量的功能反应格局,并建立相应的功能反应模型。

在植食性哺乳动物觅食过程中,由于动物颌的收获与咀嚼动作不能同时发生^[10~12],故其收获率为收获与处理每口食物所需时间的函数,因此,采用方程^[11]

$$\frac{1}{H} = B = \frac{R_{\max}}{R_{\max}h + S}$$

检验实验个体觅食苜蓿叶片收获与咀嚼间的功能关系,并估计其收获率。式中, H 为处理食物的时间(min); B 为收获率(口/min); h 为平均收获一口食物的时间(min/口); S 为动物的口量; R_{\max} 为无收获时,处理叶片的最大速率,为咀嚼投入(C_r)(g/chew)与咀嚼频次(C_f)(chews/min)的乘积^[11]: $R_{\max} = C_r \times C_f$ 。

由于收获和咀嚼间的竞争约束动物对食物的摄入,运用方程^[11]:

$$I = \frac{R_{\max}S}{R_{\max}h + S}$$

估算实验个体对苜蓿叶片的摄入率(I ,g/min),并依次估计 R_{\max} , 式中, I 为实验个体在有效觅食时间内对叶片的摄入量(g/min);其它变量定义同上。

通过比较最大处理速率 R_{\max} 的测定值与预测值,检验功能反应模型的精确度;采用线性回归分析法,分析摄入率测定值与预测值的相关性。

2 结果

高原鼠兔瞬时摄入率 I 对苜蓿叶片大小(leaf size)(LS)的反应为Ⅱ型功能反应(图1,a), I 随 LS 的增加呈渐近的双曲线函数增高。在 LS 增大的初期, I 增高较快。此后,随 LS 的增大, I 增高渐趋减慢。当 LS 增至 12mg 附近时, I 的变化趋于稳定,亦即,曲线为Ⅱ型功能反应曲线。 I 与 LS 回归的 ANOVA 结果($F=624.28$; $df=1116$; $P<0.01$; $R^2=0.75$)表明,叶片大小与高原鼠兔摄入率的非线性回归达到极显著水平,二者的回归方程为 $I=0.249LS/(0.004+LS)$ 。

高原鼠兔觅食苜蓿叶片的 I 与其 S 的变化密切相关(图1,b)。在 S 增大的初期, I 增高较快。此后,随 S 增加, I 增高减慢,在 S 接近 12mg 时, I 则趋于稳定。因此, I 随 S 的增加而渐近增加,非线性回归方程为 $I=0.251S/(0.003+S)$ 。即高原鼠兔 I 对 S 的关系为Ⅱ型功能反应,函数曲线属Ⅱ型功能反应曲线。高原鼠兔 I 对 S 的回归达到极显著水平($F=605.23$; $df=1116$; $P<0.01$; $R^2=0.84$)。

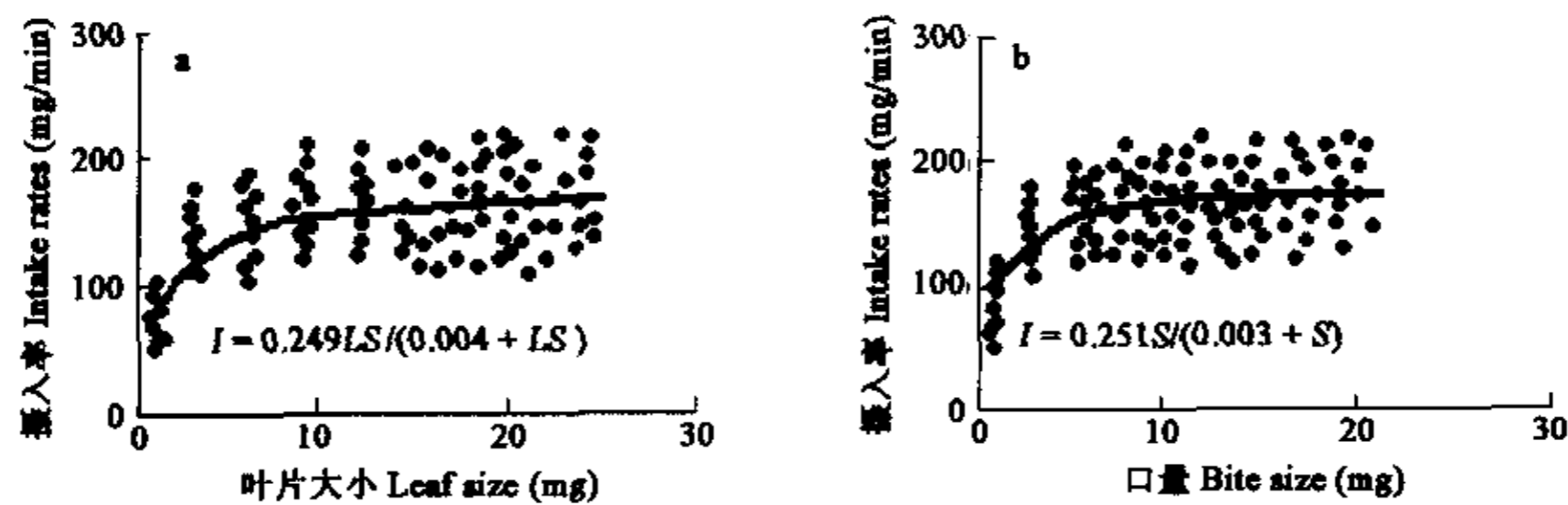


图1 高原鼠兔摄入率与叶片大小和口量的渐近函数关系

Fig. 1 Asymptotic function relationship between intake rates and leaf sizes and bite sizes in pikas

然而,高原鼠兔口量 S 对 LS 变化的反应不一致(图2)。在 LS 增大的初期, LS 与 S 几乎呈等量关系,两个变量的散点分布集中于 $y=x$ 直线或其附近。但随着 LS 的增加, S 无明显变化,表明高原鼠兔在觅食 1~12mg 小叶片或较小叶片时,几乎能一口摄取一个叶片,但在觅食 12~24mg 大叶片时,则需两口或更多口。

高原鼠兔觅食苜蓿叶片的Ⅱ型功能反应及其模型揭示,以 LS 替代的 S 是预测 I 的主要变量。由于 I 是 B 与 S 的函数,且受收获与咀嚼间的功能竞争所制约,因此, B 对 S 能作出瞬时的反应。当高原鼠兔觅食大叶片时,则收获超过 1 口的叶片量,使收获与口量的函数反应快速下降。

高原鼠兔的 B 与 S 存在渐近的双曲线函数递减关系(图3)。当 S 最小时, B 达到最大值;其后,随 S 的增加, B 则以减速率下降;当 S 增至最大值时, B 达到最小值,亦即 B 随 S 的增大呈非线性下降趋势, B 为 S 的函数,其非线性回归方程为 $B=0.247/(0.004+S)$,回归达到极显著水平($F=45.36$; $df=1,116$; $P=0.000<0.01$; $R^2=0.87$)。

前已述及,植食性哺乳动物的Ⅱ型功能反应模型不仅可预测高原鼠兔处理叶片时对*I*的约束作用,且能体现咀嚼对高原鼠兔最大处理速率(R_{max})的限制效应。高原鼠兔觅食叶片的 R_{max} 与 R_{max} 的测定值与Ⅱ型功能反应模型的预测值极为近似(表1),双侧*t*(0.05)检验结果表明,高原鼠兔功能反应参数 R_{max} 与 R_{max} 的测定值与模型的预测值无显著差异($P>0.01$)。

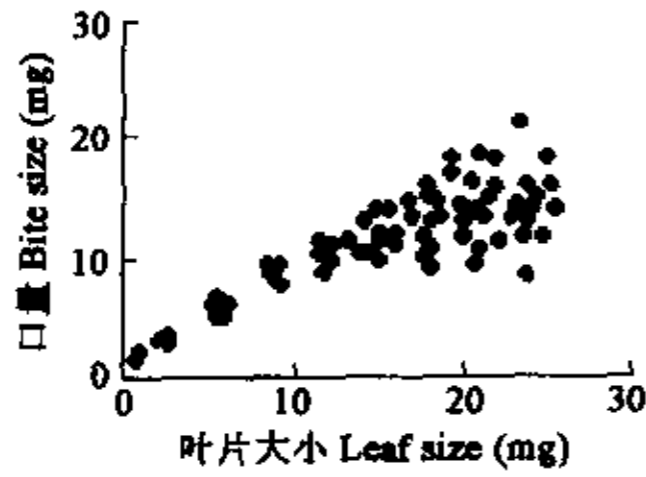


图2 高原鼠兔口量对叶片大小的反应
Fig. 2 Responses of bite size of pikas to leaf size

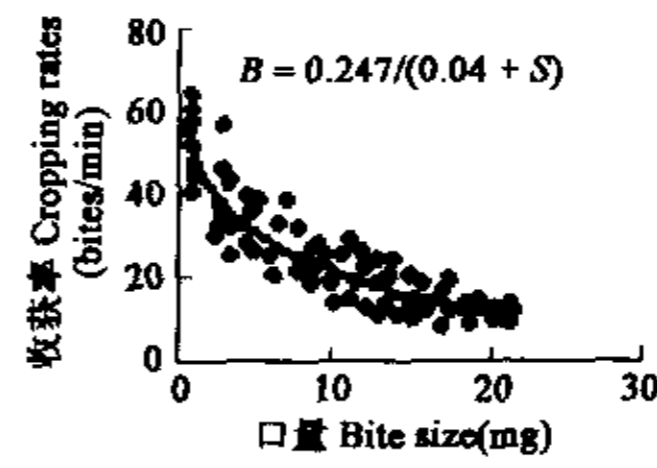


图3 高原鼠兔收获率与口量的非线性关系
Fig. 3 Non-linear relationship between cropping rates and bite size in pikas

表1 高原鼠兔觅食的功能反应参数值

Table 1 Parameters of functional response in plateau pikas foraging

参数值 Parameters	<i>n</i>	C_f (chews /min)	$1/C_r$ (chews /g)	R_{max} (g/min)	$R_{max}h$ (g)
观测值 Observed	83	448±56	4562±247	0.098±0.008	0.0012±0.0001
预测值 Predicted	83	463±57	4878±265	0.095±0.002	0.0011±0.0002

高原鼠兔瞬时摄入率的测定值与模型预测值的线性回归分析(图4)表明,二者回归达到极显著的水平($F=193.76; df=1,116; P<0.01; R^2=0.84$)。

上述检验结果说明,高原鼠兔瞬时摄入率主要受收获与咀嚼间的竞争调节所制约,其Ⅱ型功能反应模型具有显著的可靠性和精确的预测性。

3 讨论

动物觅食功能反应模型源于对食肉动物觅食生态学过程的研究。植食性哺乳动物的觅食过程与食肉动物不同,食肉动物的功能反应模型不能反映植食性哺乳动物调节食物摄入的生态学过程。Holling^[3]通过建立捕食者-猎物圆盘方程和随机寄生模型,分析了食肉动物搜寻食物与处理食物的关系。食肉动物把觅食时间分配于搜寻食物与处理食物,使二者不相重叠。此外,食肉动物的功能反应模型是预测单位时间所捕获同等大小的猎物数量^[2, 14~17]。而植食性动物的食物体积与大小在空间上具有明显的差异,甚至所食同种植物的体积与大小在空间上的差异常常大于一个数量级。食肉动物常为消费特定猎物终止搜寻活动,而植食性哺乳动物在口中处理食物的同时,还能继续搜寻下一个食物项目。因此,在时间上,搜寻与处理相互重叠。但是,当植物在空间上充分集中时,动物的搜寻与处理食物不会产生竞争。

Gross等^[6]通过分析植食性哺乳动物在食物密集斑块觅食的功能反应,提出Ⅱ型功能反应为Michaelis-Menten函数的假设。该假设认为,Holling^[3]的圆盘方程与Michaelis-Menten函数的代数式恒等,动物收获率与口量的线性函数为Michaelis-Menten函数。因为,当给植食性哺乳动物提供的植物密度为一常量时,收获率的变化仍会超过一个数量级。显然,在数学意义上,植食性哺乳动物的Ⅱ型功能反应模型与捕食者-猎物圆盘方程相同,但二者的作用机制相异^[6]。

上述分析说明,植食性哺乳动物功能反应的调节机制与食肉动物不同。植食性哺乳动物以收获与咀嚼

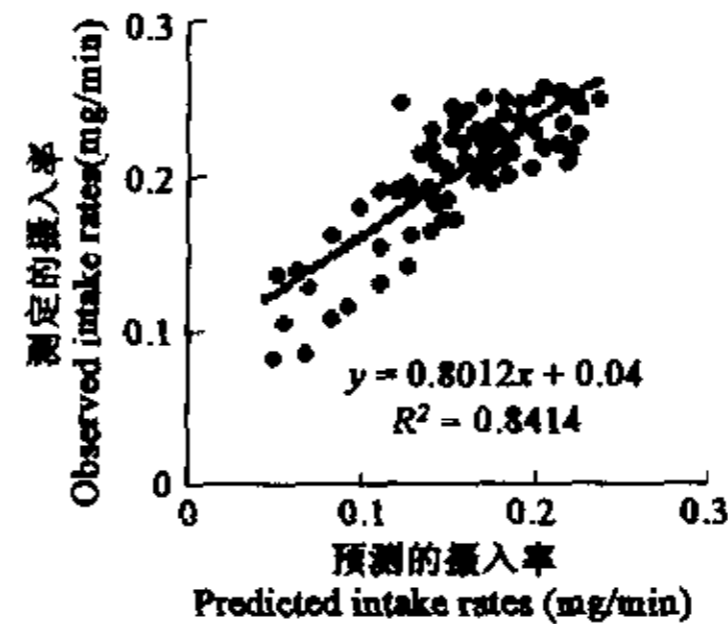


图4 高原鼠兔摄入率预测值与测定值的线性回归分析
Fig. 4 Linearly regressive analysis between predicted and observed intake rates in pikas

间的竞争调节摄入率。而食肉动物则以搜寻与处理调节摄入率。植食性哺乳动物能分配收获和咀嚼时间,使两者不能同时进行^[14]。收获与咀嚼间的竞争不需要动物在收获下一口食物之前咀嚼完口腔中的食物,任何时刻都能以一次性咀嚼来处理几口食物,说明咀嚼对食物的收获率具有限制作用。动物将食物摄入口中的速率不会超过为吞咽而输出的速率。由于大口量的食物比小口量的食物要花费更多的时间进行咀嚼,因此,颌运动的竞争可降低收获率。Laca 和 Demment^[10]与 Spalinger 和 Hobbs^[11]根据收获与咀嚼间的竞争调节机制,提出了食物密集条件下预测植食性哺乳动物收获率与最大瞬时摄入率的 I 型功能反应方程。已有的研究^[6]证明,此类 I 型功能反应机制模型对预测植食性哺乳动物的收获率和摄入率具有可靠的准确性和广泛的应用性。高原鼠兔觅食苜蓿叶片的 I 型功能反应模型,充分验证了本文提出的植食性哺乳动物收获与咀嚼间的竞争调节其摄入率的假设。

然而,本项研究所揭示的高原鼠兔功能反应机制与 Clutton-Brock 和 Harvey^[18]的输入进食调节假设不同。输入进食调节假设认为,动物的口容量决定其口量,对最大摄入率具有限制作用。由于摄入率为一常量,能对每口消费的食物量作出直接反应;摄入率随口量的增大呈线性增高,即 I 型功能反应;并提出动物收获率对口量的反应不敏感。

与输入进食调节假设相反,高原鼠兔的摄入率随口量和叶片大小的增加呈渐近的非线性增高(图 1),而收获率则随口量的增加呈渐近的非线性下降(图 3);以咀嚼频率(C_f)和咀嚼投入(C_i)直接估计的最大处理速率(R_{max})与模型预测值极为近似(表 1),结果充分证明,植食性哺乳动物口腔处理食物对收获率具有调节作用,以及动物的收获率对其摄入率具有限制作用。

一些生态学家认为,植食性哺乳动物收获与咀嚼间的竞争对摄入率的调节作用,与其所食的植物结构和形态有关。植物的组织纤维和细胞壁厚度可使动物的咀嚼投入增大,进而降低最大处理速率,但对收获时间的直接作用甚小。具针和刺的植物可降低动物的收获率^[19]。植物形态变化能增加动物收获每口食物所需的时间。小型植物较大型植物更易为其形态结构所保护。当植物叶片增大时,动物需要投入更多的时间进行咀嚼,咀嚼投入的增加对收获率及摄入率的抑制作用更大。

本文采用适口性强、纤维含量低的新鲜苜蓿叶片作为高原鼠兔的食物,所获得的咀嚼投入、咀嚼频率以及由咀嚼投入与咀嚼频率估计的最大处理速率,可能与动物摄食其它植物所获得的结果有差异。

在检验功能反应模型的研究中,实验设计常常受到许多因子的限制,进而影响功能反应的合理性。本文给高原鼠兔提供高质量、低纤维的苜蓿叶片,消除了食物的适口性和食物复杂的物理结构等不利因素对摄入率的潜在影响。由于选择了具有强烈摄食动机和处于饥饿状态下的动物作为实验个体,因而对其摄入率具有明显的作用,这可能影响动物功能反应模型的预测效果。

时间尺度是检验功能反应的另一要点。测定植食性哺乳动物功能反应的时间尺度,即检验功能反应的参数——时间有几十秒、几分、几十分、几小时以及大于 24h 不等。已有的研究表明^[6,7],较大的时间尺度可使动物收获与咀嚼间的竞争过程易与动物的消化抑制、饱食及厌腻过程相混淆。本项实验在系统设计的首蓿叶片密集斑块,以小于 60s 的时间尺度(仅为有效觅食时间 $h+t$)检验高原鼠兔功能反应机制,因而获得了比较理想的效果。

总括上述,高原鼠兔觅食苜蓿叶片的功能反应及其模型机制,充分验证了本文提出的植食性哺乳动物觅食功能反应的假设,为深入探讨中亚青藏高原特殊区域环境植食性哺乳动物的觅食生态学与进化生态学提供了依据。

References:

- [1] Tao S L, Liu J K, Li J N. Functional responses and models on the foraging process of herbivorous mammals. *Acta Theriologica Sinica*, 2000, 20(4): 297~303.
- [2] Solomon M E. The natural control of vertebrate populations. *Journal of Animal Ecology*, 1949, 18: 1~35.
- [3] Holling C S. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Canadian Entomologist*, 1959, 41: 386~398.

- [4] Holling C S. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 1965, **45**: 1~60.
- [5] Robbins C T, Hanley T A, Hangerman A E, *et al.* Role of tannins in defending plants against ruminants: Reduction in protein availability. *Ecology*, 1987, **68**: 98~107.
- [6] Gross J E, Shipley L A, Hobbs N T, *et al.* Foraging by herbivores in food-concentrated patches; tests of a math model of functional response. *Ecology*, 1993a, **74**: 778~791.
- [7] Demment M W, Laca E A and Greenwood G B. *Intake in grazing ruminants; a conceptual framework*. In: Owens F N ed. Symp Proc; Feed intake by beef cattle. Anim Sci Dept, Agric Exp Stn, Oklahoma St Univ, 1987. 208~225.
- [8] Illius A W and Gordon I J. The allometry of food intake in grazing ruminants. *Journal of Animal Ecology*, 1987, **56**: 989~999.
- [9] Lundberg P and Åström M. Functional response of optimally foraging herbivores. *Journal of Theoretical Biology*, 1990, **144**: 367~377.
- [10] Laca E A and Demment M W. *Proceedings of the International Symposium on Vegetation-Herbivore relationships*. in T. Okubo, B. Hubert, and G. Arnold. Editors. Academic Press, New York, New York. USA, 1993. 57~56.
- [11] Spalinger D E and Hobbs N T. Mechanisms of foraging in mammalian herbivores; New models of functional response. *American Naturalist*, 1992, **140**: 325~348.
- [12] Shipley L A and Spalinger D E. Mechanics of browsing in dense food patches; effects of plant and animal morphology on intake rate. *Canadian Journal of Zoology*, 1992, **70**: 1743~1752.
- [13] Tao S L, Liu J K, L J N, *et al.* The patterns of the responses of the instantaneous intake rate in root voles to a set of available plant variables. *Acta Theriologica Sinica*, 2001, **21**(4): 297~380.
- [14] Greaves W S. The jaw lever system in ungulates; a new model. *Journal of Zoology*, 1978, **84**: 271~285.
- [15] Fortelius M. Ungulate cheek teeth; Development, functional, and evolutionary interrelations. *Acta Zoologica Fennica*, 1985, **180**: 1~76.
- [16] Trexler J C, McCulloch C E, Travis J. How can the functional response best be determined? *Oecologia*, 1988, **76**: 206~214.
- [17] Abrams P A. The effect of adaptive behavior on the type-2 functional response. *Ecology*, 1990, **71**: 877~885.
- [18] Clutton-Brock T H and Harvey P H. The functional significance of variation in body size among mammals. In: Eisenberg and Kleiman D C, editors. Advances in the study of mammalian behavior. *Special Publication of the American Society of Mammalogy*. Shippensburg State College, Shippensburg, Pennsylvania, USA, 1983. 632~663.
- [19] Cooper S M and Owen-smith N. Effects of plant spinescence on large mammalian herbivores. *Oecologia* (Berlin), 1986, **68**: 446~455.

参考文献:

- [13] 陶双伦, 刘季科, 李俊年, 等. 根田鼠瞬时摄食率对植物可利用性变量集功能反应的格局. *兽类学报*, 2001, **21**(4): 297~380.