

饥饿和食物单宁酸对东方田鼠 (*Microtus fortis*) 食物摄入量和觅食行为的影响

李俊年¹, 刘季科^{2,*}, 陶双伦¹

(1. 吉首大学环境与资源学院, 湖南吉首 416000; 2. 浙江大学生命科学院, 杭州 310012)

摘要 实验室条件下, 测定饥饿和食物单宁酸对东方田鼠食物摄入量和觅食行为的影响。结果表明, 饥饿使实验个体的食物总摄入量增加, 食物摄入量及口量大小随饥饿强度的增大而增加, 而觅食频次则无显著改变, 实验个体每取食回合的觅食时间呈缓慢增加的趋势, 与对照组比较, 觅食时间差异不显著。东方田鼠优先选择 0% 单宁酸食物, 次为 3% 单宁酸食物, 而对 6% 单宁酸食物的摄入量最少。在饥饿条件下, 东方田鼠食物摄入率的增加主要源于其口量大小, 觅食频次和觅摄食时间对食物摄入量增加的贡献不显著。在饥饿条件下, 植食性小哺乳动物并未通过延长觅食时间, 降低用于防卫、繁殖活动时间来增加食物摄入量, 而是通过增加口量大小, 提高其食物摄入率来满足其营养需要。验证了饥饿与植物次生化合物共同作用引起田鼠类动物生理的改变, 能影响其食物摄入量及觅食行为的假设。

关键词 饥饿; 东方田鼠; 食物摄入量; 觅食行为; 单宁酸

文章编号: 1000-0933 (2007) 11-4478-07 中图分类号: Q968 文献标识码: A

Effects of hunger and tannic acid on food intake and foraging behaviors in *Microtus fortis*

LI Jun-Nian¹, LIU Ji-Ke^{2,*}, TAO Shuang-Lun¹

¹ College of Environment and Resources, Jishou University, Jishou, 416000, China

² College of Life Science, Zhejiang University, Hangzhou, 310012, China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (11) 4478 ~ 4484.

Abstract : The study of food intake is a prominent field of research in ecology. Many hypotheses have postulated about the selective forces operating on the evolution of foraging strategies of mammalian herbivores and on the coevolution between plants and animals. Small rodents are continuously faced with the choice of selecting appropriate food. Feeding behaviors direct them to when, where, what, and how much to eat. Selection involves the choice of food and can be affected by factors such as food availability, nutritional content, plant defense, foraging experience and physiological status. Many studies have focused on animals' abilities to optimize their well-being and to reject food that is either poisonous or low in nutritional value. The physiological status of animals has been largely ignored in previous studies on food selection. The objective of this study was to test the influence of hunger and plant secondary compounds on the food selection of foraging behavior. From June to July, 2001, experiments were performed in *Microtus fortis* to determine the effect of hunger and plant

基金项目 国家自然科学基金资助项目 (30570285), 湖南省自然科学基金资助项目 (05JJ40033), 湖南省教育厅重点资助项目 (03A037)

收稿日期 2006-10-10; 修订日期 2007-03-30

作者简介 李俊年 (1964 ~), 男, 甘肃民乐人, 博士, 教授, 主要从事营养生态学和进化生态学研究. E-mail: junnianli@yahoo.com.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jikeliu-228@163.com

Foundation item : The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30570285), The Natural Science Foundation of Hunan Province (No. 05JJ40033) and Key Foundation Project of Education Department of Hunan Province (No. 03A037)

Received date 2006-10-10; **Accepted date** 2007-03-30

Biography LI Jun-Nian, Ph. D., Professor, mainly engaged in nutritional ecology and evolutionary ecology. E-mail: junnianli@yahoo.com.cn

secondary compounds on their food selection and foraging behavior. The voles were captured in Dongting Lake area ,Hunan province in May ,2006. The voles were first offered food *ad libitum* for a period of four days. Food intake was recorded daily for calculation of average food intake by each vole. To determine the amount of food to be provided during a following 3-d starvation period ,the calculated average food intake was multiplied by a hunger index ranging from 0 ,25 ,50 ,75 ,100. The index 0 represented a complete deprivation of food and index 100 an *ad libitum* food supply. The voles were kept individually in fiberglass boxes with the lid removed in a dark room and behavior observation were made with the aid of an infrared night vision system. When the feeding bout ended ,the animals were removed and the amount of food eaten was determined. Measurements were made for 2 —4 feeding bouts per animal per night over 4 consecutive nights. The results indicated that hunger increased food intake ,but had no significant effects on food selection. Ingesting rate and biting size of voles increased with severity of hunger ,but the feeding frequency was not significant affected by hunger ,and the time of feeding bout increased slowly. When the food vole had is as more 25% times as that of the food they had when they freely accessing to the food ,the time of feeding bout of hunger voles were significantly increased. These results suggested that voles increased their food intake mainly by increasing bite size when they were in hunger. The changes of foraging behavior indicated that herbivores increased their bite sizes and food intake rate to satisfy their nutritional demands rather than prolonged their foraging time ,decreasing the time for defending or reproductive activities.

Key Words : food intake ,foraging behavior ,*Microtus fortis* ,hunger ,tannic acid

动物在其觅食过程中 ,常选择能量和蛋白质丰富及次生化合物含量低的食物项目^[1]。已有的研究证明^[2-4] ,饥饿能改变植食性哺乳动物对食物的选择。动物的营养状态能改变其对主要营养成分的需求 ,使其对食物项目的选择有所差异^[5]。动物可依其生理状态 ,在觅食行为上做出各种不同的对策^[6,7]。

有关饥饿对植食性哺乳动物食物选择及觅食行为作用的研究 ,主要集中于大型反刍动物^[2,4] ,而对植食性小型哺乳动物的此类研究则甚少 ,且在动物禁食一定时间的条件下 ,测定饥饿对动物食物选择和觅食行为特征的作用。由于动物个体大小、觅食生态位及能量储存的差异 ,使动物的食物选择及觅食行为对饥饿的反应明显不同。通常 ,此类研究是在动物被禁食一定时间的条件下 ,测定饥饿对其食物选择性及觅食行为的作用 ,但设置的实验个体的饥饿时间 (hunger time) 尚不一致 ,动物对饥饿的反应亦因种而异。虽植食性和杂食性啮齿动物的食物通过其消化道的的时间约为 4h^[9] ,但禁食 24h 的亚利桑那白囊鼠 (*Perognathus amplus*) ,却未见死亡^[10] ,相应地 ,禁食 48h 的白足鼠 (*Peromyscus leucopus*) 对不同植物种子的相对摄入量亦有差异^[11]。

在自然条件下 ,除诸如洪水和大雪等极端气候变化 ,可导致植食性哺乳动物食物的匮乏 ,造成动物饥饿外 ,也可能由于捕食及人类活动等因子的干扰 ,动物在其栖息地 ,仅能选择一定的可利用的植物性食物项目 ,使其种群的大多数个体经受不同程度的饥饿。因此 ,在实验室条件下 ,以完全禁食设置动物的饥饿状态 ,尚不能充分地揭示动物饥饿对其食物摄入量及觅食行为的影响。

单宁酸 (tannic acid , TA) 为植物阻遏植食性动物觅食的防卫性化合物^[12,13] ,单宁酸对小家鼠 (*Mus musculus*)^[14]、黄腹田鼠 (*Microtus ochrogaster*)^[15]、草原田鼠 (*Microtus pennsylvanicus*)^[16] 及根田鼠 (*Microtus oeconomus*) 食物摄入量、蛋白质消化率、基础代谢率、幼体存活及生长发育的作用已有报道^[17,18,19] ,但有关单宁酸对东方田鼠 (*Microtus fortis*) 食物选择和觅食行为的作用的研究 ,迄今未见报道。

在植食性小型哺乳动物生命过程中 ,常受植物次生代谢物质和饥饿的影响。因之 ,在控制其它营养因子的条件下 ,探讨饥饿和单宁酸对植食性哺乳动物食物选择和觅食行为特征的作用模式具有重要的科学价值。

本文以栖息于洞庭湖区的东方田鼠为对象 ,测定不同饥饿强度和食物单宁酸对植食性小型哺乳动物食物摄入量和觅食行为的作用模式。目的在于建立和检验饥饿及植物次生化合物引起田鼠类动物的生理改变 ,能影响其食物摄入及觅食行为的假设 ,同时为构建田鼠类动物食物选择模型提供依据。

1 材料和方法

实验动物为东方田鼠,初始种群于 2006 年活捕自湖南省沅江县茶盘洲洞庭湖区。实验个体饲养于不锈钢网罩聚丙烯透明饲养笼 (464mm × 314mm × 200mm),笼内铺垫木屑,以脱脂棉作为覆盖物。饲料为繁育型兔颗粒饲料(北京科澳饲料公司),其主要成分为粗蛋白 ≥ 18%、粗脂肪 ≥ 4.1%、粗纤维 10% ~ 15%、灰分 ≤ 9%、钙 0.9% ~ 1.2%、磷 0.4% ~ 0.7%,每日添加一定数量的胡萝卜。幼体在 18d 断乳,室温控制在 (20 ± 1)℃,光照周期为 14L:10D。

本研究于 2006 年 6 ~ 7 月在吉首大学生态学实验室进行。实验前,使实验个体自由觅食和自由饮水 96h,测定每实验个体每 d 的食物摄入量,并估计其食物摄入量。实验个体的饥饿程度分为如下:(1)强饥饿(intensified hungry, IH),对实验个体不供给任何食物,使之处于高强度的饥饿状态;(2)饥饿(hungry, H),对实验个体提供自由觅食个体的 25% 食物的摄入量,使其处于完全饥饿状态;(3)半饥饿(half hungry, HH),对实验个体提供自由觅食个体 50% 的食物量,使之成为半饥饿个体;(4)次饥饿(less hungry, LH),对实验者提供自由觅食个体 75% 的食物量,为次饥饿个体;(5)零饥饿(satisfied hungry, SH)设置与自由觅食个体相同的食物量,此为对照处理(表 1)。饥饿处理为 3d,期间供给充足饮水。鉴于 TA 是田鼠类天然食物的主要酚类化合物,且占其食物干物质的 5%^[20]。因此,将实验食物的单宁酸浓度设置为 0%、3% 和 6%,基本可涵盖植食性哺乳动物食物中单宁酸的含量。

对不同饥饿处理个体食物选择的测定程序是:将 3 种浓度的 TA 食物各 10g 分别置于 Φ 为 10cm,间距为 12cm 的 3 个培养皿中,在各类饥饿个体觅食 TA 食物 24h 后,分别测定饥饿个体对不同浓度 TA 食物项目摄食后的剩余量,并烘至恒重(±0.1g)。每次测定时间为每天的 9:00,持续 3d。估计实验个体对各种食物的摄入量(g/d)。

表 1 东方田鼠饥饿程度及其食物量

性别 Sex	样本数 Sample size	自由觅食 Ad libitum	饥饿强度* Hunger category				
		摄入量 Intake (g·d ⁻¹)	强饥饿 IH	饥饿 H	半饥饿 HH	次饥饿 LH	零饥饿 SH
雌体 Females	18	7.2 ± 0.1	0.00	1.80	3.60	5.40	7.20
雄体 Males	16	7.5 ± 0.1	0.00	1.88	3.75	5.63	7.50

* :IH,强饥饿 intensified hungry; H,半饥饿 hungry; HH,次饥饿 half hungry; LH,饥饿 less hungry; SH,零饥饿 satisfied hungry;下同 the same below

在测定各类饥饿个体觅食行为变量中,参照 John 等^[21]和 Gross^[22]对植食性小哺乳动物觅食行为的解释,将动物连续摄取食物的过程定义为取食回合(feeding bout)。测定的行为参数为:处理时间(handling time)为每取食回合实验个体咀嚼和吞咽食物的时间(min);口量大小(bite size)为每口摄入的食物量(g);取食频次(feeding frequency)为单位时间的取食口数(bite/min);处理效率(handling efficiency)为单位时间摄入的能量(J/min);摄入率(intake rate)为单位时间摄入的食物量(g/min);觅食时间(feeding time)为每取食回合的时间(min)。上述参数的计算公式已有报道^[23]。实验个体一次取食回合后,取出实验个体,将剩余食物烘至恒重,测定重量。每实验个体每天测定 2 ~ 3 次。

以单因素 ANOVA 分别检验饥饿与单宁酸对实验个体食物摄入量、摄入率及口量大小的效应。在觅食行为参数中,由于实验个体每取食回合的时间及取食频次为非正态分布,故采用 Whitney-Mean U 检验测定饥饿对实验个体觅食行为参数的作用。

2 结果

2.1 饥饿和单宁酸与东方田鼠食物摄入量的影响

不同饥饿处理条件下,东方田鼠对 3 种单宁酸食物的摄入量不同(表 2)。5 类饥饿个体均优先选择 0%

TA 食物 ,其次为 3% TA 食物 ,而对 6% TA 食物的摄入量最少。单因素 ANOVA 结果显示 ,饥饿对东方田鼠的食物摄入量具有极显著的独立作用 ($F = 66.42$, $df = 4, 10$, $P = 0.000$) ,单宁酸对试验个体的食物摄入量的独立作用 ($F = 86.04$, $df = 2, 10$, $P = 0.000$) ,单宁酸与饥饿的共同作用对试验个体的食物摄入量的效应达到极显著效应 ($F = 80.45$, $df = 4, 10$, $P = 0.000$)。在 IH 状态时 ,雄体和雌体对 0% TA 食物的摄入量分别占其总摄入量的 62% 和 61.4% ,雄体和雌体对含 3% 单宁酸食物的摄入量分别占其总食物摄入量的 24.7% 和 24% ,而对含 6% 单宁酸食物的摄入量分别占总摄入量的 12.3% (雄体)和 14.4% (雌体)。

东方田鼠的食物总摄入量饥饿强度的增大而增加 (表 2) ,在 IH 状态时 ,雌体的食物摄入量较 SH 处理个体的处理组增加 51.56% ,雄体则增加 35.06% ;当实验个体在 HH 状态下 ,雌体食物摄入量较 SH 处理组增加 34.37% ,雄体增加 24.68%。由此表明 ,在同一浓度 TA 食物条件下 ,东方田鼠的食物摄入量依饥饿强度的增大而增高。

表 2 饥饿与单宁酸处理条件下东方田鼠的食物摄入量 (g) (M ± SE)

Table 2 Food intake (g) (M ± SE) of reed voles under different hungry treatments and contents of tannic acid in diets		饥饿等级 Hungry degrees				
处理 Treatments						
		IH	H	HH	LH	SH
雌 体 Females	0% TA	6.0 ± 1.2	6.1 ± 1.5	5.8 ± 1.4	5.1 ± 1.2	4.0 ± 1.1
	3% TA	2.4 ± 0.6	1.8 ± 1.1	1.8 ± 1.0	1.8 ± 1.0	1.7 ± 0.7
	6% TA	1.3 ± 0.3	1.1 ± 0.6	1.0 ± 0.5	0.7 ± 0.3	0.7 ± 0.3
	合计 Total	9.7 ± 2.1	9.0 ± 2.2	8.6 ± 2.0	7.8 ± 2.0	6.4 ± 2.1
雄 体 Males	0% TA	6.4 ± 1.7	6.2 ± 1.6	6.0 ± 1.5	5.3 ± 1.2	4.2 ± 1.6
	3% TA	2.5 ± 1.0	2.6 ± 1.0	2.2 ± 0.6	1.9 ± 0.9	1.7 ± 0.6
	6% TA	1.5 ± 0.4	1.4 ± 0.6	1.4 ± 0.4	0.9 ± 0.5	0.8 ± 0.2
	合计 Total	10.4 ± 2.3	10.2 ± 2.2	9.6 ± 2.3	8.1 ± 2.2	7.7 ± 2.0

2.2 饥饿强度与东方田鼠食物摄入率和口量大小

东方田鼠两性个体的觅食行为变量摄入率及口量大小与其饥饿强度密切关联 (表 3)。2 个觅食行为变量随饥饿强度的改变具有相似的格局 ,即 IH > H > HH > LH > SH ,其中 ,IH 个体者最大 ,SH 者个体最小 ,而其它饥饿个体者则居中。

表 3 不同饥饿强度处理条件下东方田鼠的食物摄入率与口量大小 (M ± SE)

Table 3 Bite size and food intake rate (M ± SE) in reed voles under hungry different treatments						
饥饿强度 Hungry degrees	雌体 Males			雄体 Females		
	样本数 Sample sizes	摄入率 Intake rate (g/min)	口量大小 Bite size (mg)	样本数 Sample sizes	摄入率 Intake rate (g/min)	口量大小 Bite size (mg)
SH	18	32.48 ± 3.12 ^a	3.54 ± 1.12 ^a	16	34.45 ± 3.45 ^a	3.62 ± 1.35 ^a
LH	18	35.14 ± 3.22 ^a	3.72 ± 1.05 ^a	16	36.45 ± 3.21 ^a	3.95 ± 1.35 ^a
HH	18	39.16 ± 3.45 ^b	4.20 ± 1.34 ^b	16	39.72 ± 3.47 ^b	4.20 ± 1.37 ^b
H	18	40.20 ± 2.65 ^b	4.45 ± 1.24 ^b	16	41.94 ± 2.89 ^b	4.99 ± 1.2 ^b
IH	18	46.45 ± 3.45 ^c	4.95 ± 1.25 ^b	16	47.00 ± 4.21 ^c	5.20 ± 1.45 ^c

同列带有右上标相同字母的数据间差异不显著 ($P > 0.05$) ,不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$) ;以下各表相同 The values with same superscript in same volume are not significant difference ($P > 0.05$) , The values with different superscript are significant difference ($P < 0.05$)

单因素 ANOVA 结果表明 ,饥饿强度对东方田鼠的食物摄入率 ($P < 0.01$)与口量大小 ($P < 0.01$)具有极显著的作用 (表 3)。与对照的 SH 两性个体食物摄入量比较 ,IH 雄体食物摄入率增加 36.42% ,雌体者增加 43.01% ;在 HH 条件下 ,雄体食物摄入率增加 15.30% ,而雌体者则增加 20.57%。

2.3 饥饿与东方田鼠食物取食频次和摄食时间

东方田鼠取食频次以其饥饿强度有一定的性别差异 (表 4)。雌体觅食频次的变动序列为 H > LH > SH >

HH > IH ,亦即饥饿者最大 ,强饥饿者最小。而雄体者的变动序列则为 IH > LH > H > HH > SH ,亦即强饥饿者最大 ,零饥饿者最小。Whiteney-Mean U 检验结果表明 ,饥饿对东方田鼠的取食频次无显著的作用 ($P > 0.05$) 表明 ,饥饿强度对两性个体取食频次的作用不显著。

表 4 不同饥饿强度处理条件下东方田鼠的取食频次与摄食时间 (M ± SE)

Table 4 Feeding frequency and feeding time (M ± SE) in reed voles under different hungry treatments

饥饿强度 Hungry Degrees	雌体 Females			雄体 Males		
	样本数 Sample sizes	取食频次 Feeding frequency (Bites/min)	摄食时间 Feeding time (min)	样本数 Sample sizes	取食频次 Feeding frequency (Bites/min)	摄食时间 Feeding time (min)
SH	18	9.7 ± 2.9	3.40 ± 0.68	16	9.8 ± 3.3	3.50 ± 0.79
LH	18	10.0 ± 3.2	3.49 ± 0.88	16	11.3 ± 3.4	3.53 ± 0.65
HH	18	9.6 ± 2.8	3.51 ± 0.98	16	9.9 ± 2.7	3.55 ± 1.02
H	18	11.0 ± 3.2	3.54 ± 1.24	16	10.0 ± 3.2	3.57 ± 1.11
IH	18	9.0 ± 3.1	3.55 ± 1.22	16	11.8 ± 3.5	3.58 ± 1.21

东方田鼠两性个体摄食时间以其饥饿强度虽呈渐进的增加趋势 ,但亦存在一定的差异 (表 4)。雌体摄食时间以饥饿强度的变动序列为 IH > H > HH > LH > SH ,其雄体者序列为 IH > LH > H > HH > SH ,亦即两性 IH 个体摄食时间最大 ,而两性 SH 个体者则最小。Whiteney-Mean U 检验结果显示 ,饥饿强度对东方田鼠两性个体摄食时间不存在显著的作用 ($P > 0.05$) 。

3 讨论

田鼠类动物能依其认知和感知系统确定摄食什么 ,摄入多少 ,何时觅食 ,何处觅食。在饥饿条件下 ,田鼠持续地选择各种可利用的食物项目 ,以满足其营养需求。McNamara 和 Houston^[24]指出 ,动物的生理状态决定其食物选择模式 ,而饥饿的个体可选择适口性差的食物项目 ,虽不避食此类食物 ,但更趋向于选择其嗜食的食物项目。当动物消化道的食糜减少时 ,对食物的选择性降低^[25]。白足鼠对植物种子的选择随饥饿强度的增大而增加^[10] ,此与本文研究结果相同。饥饿对东方田鼠的食物选择无显著影响 ,而单宁酸对其食物选择则有显著的效应 (表 2) ,因而东方田鼠选择 TA 含量低的食物项目 ,此与美洲兔 (*Leptus americanus*) 对不同生长阶段柳条的选择^[26] ,以及对黄腹田鼠 (*Microtus ochrogaster*) 和草原田鼠 (*Microtus pennsylvanicus*) 的食物选择^[27] 相似。因此 ,在食物匮乏条件下 ,植食性小型哺乳动物能依据食物次生化化合物的含量选择其食物项目 ,而动物的饥饿程度对其食物选择则无显著作用。

在自然界 ,植食性哺乳动物选择能满足其能量、蛋白质和水分需求的植物 ,同时也摄入了一定的植物次生化合物。植物次生化合物不仅能影响动物的消化和代谢 ,还可影响植食性哺乳动物的食物选择和觅食行为^[28, 29]。迄今为止 ,有关植物次生化合物对植食性哺乳动物觅食行为作用尚无系统研究 ,已有的报道仅局限于植物次生化合物对动物行为作用的描述^[30]。

Provenza^[31]认为 ,动物能将食物滋味与其食物摄入后的反馈加以联系 ,通过觅食行为的改变 ,调整对各类食物项目的摄入。Laycock 等^[32]和 Harborne^[20]认为 ,植物体含有次生化合物 ,从而使之具有特殊的滋味。单宁酸具有涩味 ,类黄酮和生物碱则具有苦味。本文研究结果表明 ,食物单宁酸不仅使东方田鼠每取食回合的平均时间减少 ,亦使东方田鼠对每克食物的处理时间延长 ,从而降低东方田鼠的食物处理效率。由于单宁酸具有降低田鼠类的食物消化率 ,增加机体代谢负荷等负作用 ,东方田鼠的的消化和解毒系统缺乏处理单宁酸的酶和微生物。因而东方田鼠则通过试错学习 ,将单宁酸的涩味和摄入后的负反馈联系起来 ,改变觅食行为特征 ,控制单宁酸的摄入量。

在饥饿处理条件下 ,东方田鼠食物摄入率显著增加 ,取食频次则未发生显著变化 ,每取食回合的摄食时间缓慢增加 ,与零饥饿处理比较 ,饥饿处理个体的摄食时间差异不显著。在饥饿处理条件下 ,东方田鼠的口量大小显著地增加。食物摄入率是动物取食频次与口量大小的乘积^[33, 34] ,Laca 等^[35 ~ 37]等认为 ,植食性哺乳动物

食物摄入率是其口型及大小、咀嚼、吞咽与植物密度及高度的函数。说明 ,在饥饿条件下 ,动物食物摄入率增加源于动物的口量大小 ,而取食频次和摄食时间对食物摄入量的增加不显著。在饥饿条件下 ,动物觅食行为的此种变化具有重要的生态学意义。植食性哺乳动物未通过延长觅食时间 ,以及降低用于防卫捕食者的时间来增加食物摄入量 ,而是以增加口量大小 ,以及食物摄入率来满足其营养需要。因此 ,本项研究结果与最佳觅食理论 (optimal foraging theory)预测的觅食时间最小化对策相似。

综上所述 ,饥饿能改变东方田鼠的觅食行为 ,而对其食物选择则无显著作用。其结果验证了本文提出的饥饿及植物次生化合物能影田鼠类的食物摄入及觅食行为的假设。因此 ,在构建预测田鼠类动物食物选择的模型时 ,应充分考虑饥饿与植物次生化合物在其食物选择中的效应。

References :

[1] Provenza F D. Postingestive feedback as an elementary determinant of food preference and intake in ruminants. J. Range. Manage. ,1995 ,48 (1) 2—17.

[2] Jung H G ,Koong L J. Effects of hunger and satiation on diet quality by grazing sheep. J. Range. Manage. ,1985 ,38 (4) :302—305.

[3] Edwards J. Diet shifts in mode due to predator avoidance. Oecologia ,1983 ,60 (2) :185—189.

[4] Newman J A ,Penning P D ,Parsons A J ,et al. Fasting affects intake behaviour and diet preference of grazing sheep. Anim. Behav. ,1994 ,47 (2) :185—193.

[5] Wang J ,Provenza F D. Food preference and acceptance of novel foods by lambs depend on the composition of the basal diet. J. Anim. Sci. ,1996 ,74 (10) :2349—2354.

[6] McNamara J M ,Houston A I. The command currency for behavioral decisions. Am. Nat. ,1986 ,121 358—378.

[7] Mangel M ,Clark C W. Towards a uniform foraging theory. Ecol. ,1986 ,67 (5) :1127—1138.

[8] Newman J A. Patch use under predation hazard foraging behavior in a simple stochastic environment. Oikos ,1990 ,61 (1) 29—44.

[9] Jhon P E ,Wilson J C. Optimal foraging :The response of *Peromyscus leucopus* to experimental changes in processing time and hunger. Oecologia ,1980 ,46 (1) 80—85.

[10] Francisco B ,Novoa F F. Metabolic costs of rodents feeding on plant chemical defenses : a comparison between an herbivore and an omnivore. Comp. Biochem. Physiol. ,1997 ,117 (3) 511—514.

[11] Reichman O J. Optimal foraging :a selective review of theory and tests. Quart. Rev. Biol. ,1977 ,52 (2) :137—152.

[12] Rhoades D F ,Cates B. A general theory of plant anti-herbivore chemistry. In :Wallace J ,Mansell R L. eds. Bio-chemical interaction between plants and insects. Recent advanced in phyto-chemistry. Vol. 10. New York :Plemum Press ,1976. 168—213.

[13] Swain T. Tannins and lignin. In :Rosen G A ,Janzen D H ,eds. Herbivores :their. interaction with secondary plant metabolism. New York : Academic Press ,1979. 657—682.

[14] Meyer B W ,Karasov W H. Anti-herbivore chemistry of *Larrea Tridentata* : effects on woodrat (*Neotoma lepida*) feeding and nutrition. Ecol. ,1989 ,70 (4) :953—962.

[15] Lindroth R L ,Batzli G O. Plant phenolics as chemical defenses effects of natural phenolics on survival and growth of prairie voles (*Microtus ochrogaster*). J. Chem. Ecol. ,1984 ,10 (2) :229—244.

[16] Brett A D ,Hagerman A E ,Barrett W. Role of condensed tannin on salivary tannin-binding proteins ,bioenergetics and nitrogen digestibility in *Mictotus pnnysylvanicus*. J. Mamm. ,1994 ,75 (4) :880—889.

[17] LI J N ,Liu J K ,Tao S L. Effects of tannic acid on the food intake and protein digestion of rede voles ,Acta Theriological Sinica 2003 ,1 52—57.

[18] LI J N ,L J K ,Tao S L. Effects of tannic acid on growth and survival in weaned rede voles. Acta Theriological Sinica 2003 ,23 321—325.

[19] Li J N ,Liu J K ,Tao S L. Metabolic costs (*Microtus oeconomus*) of tannic acid in rede voles. Acta Ecologica Sinica ,2003 ,23 1816—1822.

[20] Harborne J B. Ecological chemistry and biochemistry of plant terpenoids. Oxford :University Press. 1991 49—67.

[21] John P P ,Reichard H B. Optimal foraging in *Peromyscus pllonotus* : the influence of item-size and predation risk. Behav. ,1992 ,121 (1) 95—109.

[22] Gross J N ,Hobbs N T ,Wunder B A. Independent variables for predicting intake rate of mammalian herbivores :biomass ,density ,plant density or bite size ?Oikos ,1993 ,68 (1) :75—82.

[23] Tao S L ,Liu J K ,Du Y R ,et al. ,A model and tests of its mechanism of functional response on small mammalian herbivores. Acta Theriological Sinica 2002 22 (1) 30—38.

[24] McNamara J M ,Houston A I. The command currency for behavioral decisions. Am. Nat. ,1986 ,121 (3) 358—378.

[25] Charnov E L. Optimal foraging :the attack strategy of a mantid. *Am. Nat.* ,1976 ,110 (2) :141 — 151.

[26] Schimitz O J. Management implications of foraging theory :evaluating deer supplement feeding. *J. Wildl. Manag.* ,1985 ,54 (2) :199 — 204.

[27] Robert J M ,Batzli G O. Influence of chemical factors on palatability of forage to voles. *J. Mamm.* ,1989 ,70 (3) 503 — 511.

[28] Belvosty G E. Snowshoe hare optimal foraging and its implications for population dynamics. *Theor. Popul. Biol.* ,1984 ,25 (3) 235 — 264.

[29] Jean Y ,Bergeron J M. Can voles be poisoned by secondary metabolites of commonly eaten foods ?*Can. J. Zool.* ,1986 ,64 (2) :158 — 162.

[30] Cassin M H. Behavioral mechanisms of selection of diet components and their ecological implication in *Herbivorous mammals*. *J. Mamm.* ,1994 ,75 (3) 733 — 740.

[31] Provenza F D. Acquired aversions as the basis for varied diets of food preference and intake in ruminants. *J. Anim. Sci.* ,1996 ,74 (8) 2010 — 2020.

[32] Laycock W A ,Young J A ,Uerckert D N. Ecological status of Poisonous plants on rangelands. In :James L F ,Ralphs M H ,Nielson D B ,eds. *The ecology of economic impact of poisonous plants on livestock production*. Colorado :Westview Press ,1988. 27 — 42.

[33] Allden W G ,Whittaker I A. The determinants of herbage intake by grazing sheep :the interrelationships of factors influencing herbage intake and availability. *Aust. J. Agric. Res.* ,1970 ,21 (4) 755 — 766.

[34] B  ty J ,Gauthier G ,Korpim  ki E ,Giroux J F. Shared predators and indirect trophic interactions :lemming cycles and arctic-nesting geese. *J. Anim. Ecol.* ,2002 71 (1) 88 — 98.

[35] Laca E A ,Demment M W. Herbivory :The dilemma of foraging in spatially heterogeneous food environment. In :Rothenthal G A. and Janzen D H ,eds. *Herbivores :Their Interactions with Plant Secondary Metabolites*. New York :Academic Press ,1991. 123 — 145.

[36] Newman J A ,Parsons A J ,Thornley J H M ,Penning P D ,Krebs J R. Optimal diet selection by a generalist grazing herbivore. *Func. Ecol.* ,1995 ,9 (2) 255 — 268.

[37] White B D ,Porter M N ,Martin R T . Protein selection ,food intake and body composition in response to the amount of dietary protein. *Physio. Behav.* ,2000 ,69 (4) 383 — 389.

参考文献：

[17] 李俊年 ,刘季科 ,陶双伦. 单宁酸对根田鼠食物摄入量和蛋白质消化率的效应. *兽类学报* 2003 ,23 (1) 52 ~57.

[18] 李俊年 ,刘季科 ,陶双伦. 单宁酸对根田鼠断乳幼体生长和存活的作用 ,*兽类学报* ,2003 ,23 (1) 321 ~325.

[19] 李俊年 ,刘季科 ,陶双伦. 根田鼠对食物单宁酸的代谢价. *生态学报* 2003 ,23 (9) :1816 ~1822.

[23] 陶双伦 ,刘季科 ,都玉蓉 ,李俊年. 植食性小哺乳动物觅食的功能反应模型及其机制检验. *兽类学报* ,2002 22 (1) 30 ~38.