

植食性哺乳动物能量收益增长减速机制的检验

陶双伦^{1,*}, 张伟华², 李俊年¹, 何 岚¹, 杨锡福¹

(1. 吉首大学生物资源与环境科学学院, 湖南吉首 416000; 2. 曲阜师范学校, 山东曲阜 372100)

摘要: 能量收益函数描述了植食性哺乳动物在植物斑块的食物摄入量与在斑块停留时间的函数关系, 为觅食生态学理论的重要组成部分。在新鲜白三叶叶片构成的各类叶片斑块上, 测定东方田鼠的觅食行为, 建立其能量收益函数模型, 分析植食性哺乳动物能量收益增长减速的机制。研究结果表明, 东方田鼠觅食大叶片时, 叶片干物质收益与停留时间呈非线性渐进函数关系, 能量收益函数为渐进函数; 觅食中、小型叶片时, 叶片干物质收益与停留时间呈线性函数关系, 能量收益函数为线性函数; 没有检测到东方田鼠的能量收益动态呈分段线性函数或 S 型函数增长。东方田鼠在大、中型叶片斑块觅食时, 随停留时间的增大, 口量呈线性或指数递减, 而处理时间则呈线性或指数递增, 采食时间、间隔时间及咀嚼频次保持相对稳定, 瞬时摄入率呈减小趋势; 东方田鼠在小叶片斑块觅食时, 觅食行为参数口量、摄入率、采食时间、间隔时间、处理时间及咀嚼频次均保持相对稳定。研究结果充分验证了, 植食性哺乳动物在消费植被过程中, 大型可利用性植物减少, 受植物大小调控的动物口量减小, 处理时间增加, 引起瞬时摄入率降低, 导致其能量收益增长减速的假说。

关键词: 东方田鼠; 能量收益函数; 停留时间; 口量; 瞬时摄入率; 斑块; 摄食站; 功能反应

Validation of the mechanism for decelerating energy gains in mammalian herbivores

TAO Shuanglun^{1,*}, ZHANG Weihua², LI Junnian¹, HE Lan¹, YANG Xifu¹

1 College of Biology and Environmental Sciences, Jishou University, Jishou, Hunan 416000, China

2 Qufu Normal College, Qufu, Shandong 372100, China

Abstract: The gain function, which describes the amount of food consumed by mammalian herbivores in a plant patch as a function of their residence time in the patch, is the central part of the foraging theory. In this study, the foraging behavior of voles (*Microtus fortis*) was observed in the patches of fresh clover (*Trifolium repens*) leaves, the models for their energy gain functions were developed, and the mechanism for decelerating energy gains in mammalian herbivores was validated. The results showed an asymptotic gain function for the voles foraging in the large leaf patches, whereas a linear gain function for the voles foraging in the small and medium leaf patches. No piecewise linear or sigmoid gain functions were detected in the voles foraging in the patches. Behavioral parameters regulating instantaneous intake rates changed dynamically with the vole's residence time in the patches: in the medium and large leaf patches, bite sizes linearly or exponentially decreased, but processing time linearly or exponentially increased with increasing residence time, although the cropping time, interval time and chewing frequency remained constant. Instantaneous intake rates also declined with increasing residence time of the voles in the patches. In small leaf patches, the behavioral parameters including bite sizes, instantaneous intake rates, cropping time, interval time, processing time and chewing frequency remained constant regardless of the voles' residence time in the patches. Validation of these models provided a strong support to the hypothesis that deceleration in the energy gain in mammalian herbivores resulted from a decrease in instantaneous intake rates due to reduced availability of large plants, decreased bite sizes and increased processing time as the patches were depleted.

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(3870345, 30570285); 国家特色专业生物科学专业建设资助项目(ZH2009001); 湖南省自然科学基金资助项目(03JJY6013); 湖南省重点学科建设资助项目(JSS2009Z02); 湖南省教育厅科技项目(04C501)

收稿日期: 2009-07-01; 修订日期: 2009-10-12

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

Key Words: *Microtus fortis*; energy gain function; residence time; bite sizes; instantaneous intake rates; patches; feeding stations; functional response

自然界,植食性哺乳动物的食物呈斑块状分布,动物对斑块状分布的食物的反应是经典觅食生态学理论的焦点问题之一。斑块模型边际值理论(marginal value theorem, MVT)^[1]预测,动物在特定食物斑块的瞬时摄入量低于平均摄入量时,将离开斑块,选择进入下一食物斑块。生态学家根据 MVT^[1]建立了 4 种经典的能量收益函数模型即线性函数模型^[2]、分段线性函数模型^[3]、渐进函数模型^[4]和 S 型函数模型^[5],探讨动物在植物斑块累计的能量收益与停留时间的关系。已有的研究定性地探讨了大、中型植食性哺乳动物的斑块模型^[2-5],但动物在植物斑块停留的时间的测定值与斑块模型预测值很少一致。整体而言,缺乏对此类竞争模型机制的检验。

植食性哺乳动物的瞬时摄入量决定其能量收益动态^[1]。根据 MVT 的预测^[1],动物在植物斑块觅食的瞬时摄入量是持续减小的,其累计的能量收益与停留时间呈持续减速增大的渐进关系。已有的研究表明,除植物斑块^[3-11]及组成斑块的植物特征^[10, 12-15]外,植物大小及受植物大小调控的动物口量是决定动物摄入量动态的主要变量之一^[6-7, 10-14, 16-17]。而构建植食性哺乳动物能量收益函数模型的重要参数-瞬时摄入量,是以动物在可利用植物密集斑块觅食的功能反应模型 I^[16]预测的。该模型包含的两个基本假设条件为,可利用植物呈密集分布;动物采食与咀嚼间的竞争调节其摄入量。假定动物在食口性较好、且呈密集分布的单一植物组成的斑块上觅食,随着大型植株的消耗,其口量动态如何?若口量减小,动物是否能够通过增大采食频次减小采食时间维持其瞬时摄入量?小口量采食是否能够通过作用于咀嚼投入而影响处理(咀嚼和吞咽)食物的时间及速率,进而降低瞬时摄入量,引致动物能量收益增长减速?

为探明上述问题,本文采用新鲜白三叶(*Trifolium repens*)叶片作为东方田鼠(*Microtus fortis*)的食物。在保持白三叶叶片生物量密度不变的条件下,改变叶片大小与叶片数量,建立东方田鼠的各类叶片斑块,测定其觅食行为。目的在于建立东方田鼠能量收益函数模型,探讨其觅食行为参数对能量收益的作用及机制。检验的特定假设为,植食性哺乳动物在消费植被过程中,大型可利用性植物减少,受植物大小调控的动物口量减小,处理时间增加,引起瞬时摄入量降低,导致其能量收益增长减速的假说。

1 材料与方法

1.1 实验动物

本文以栖息于湖南省洞庭湖区的东方田鼠作为实验动物。实验动物群体由 46 只成年个体组成,雌雄分别为 24 及 22 只,平均体重(45.7 ± 9.6)g。在实验室条件下,以干稻草为巢垫,以免颗粒饲料为主要食物,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,实验室温度控制在(20 ± 1)℃,光照周期为 14L:10D。实验期,采用新鲜白三叶叶片作为实验动物的食物。

1.2 食物斑块定义

Senft 等^[9]将植食性哺乳动物的觅食空间尺度分解为口尺度、摄食站尺度及斑块尺度 3 个等级尺度。口尺度为动物采食时口打开的空间大小,其构成斑块等级最小尺度——粒度;摄食站定义为一小区域,动物无需行走,即能采食该区域内食物。摄食站尺度为动物在摄食站采食食物的总口数即口数的集合;摄食站集合构成动物的食物斑块。按照等级理论观点^[9],动物在摄食站尺度的食物摄入量动态能在一定程度反映其在斑块尺度的食物摄入量动态,因此,本文在摄食站尺度测定东方田鼠的各类觅食行为参数,探讨其在植物斑块的能量收益动态与停留时间的函数关系。针对东方田鼠觅食行为及生物学特征,将其在觅食活动中后足不动,前足及鼻口部所能接触到的区域定义为摄食站。为便于叙述,下文中斑块与摄食站同义。

1.3 行为观测装置

为有效地控制实验动物,便于准确地测定实验个体的觅食行为及过程,在白三叶叶片斑块上部周边设立观测箱。观测箱由透明玻璃构成,底部面积与斑块大小一致,高度为 60cm。观测箱由投放区和觅食区两部分

构成,两者间以底部带孔的隔板相隔,此孔作为实验个体在两区间自由活动的通路。投放区面积 40cm × 30cm,觅食区面积 60cm × 30cm。

1.4 白三叶叶片斑块的配置

采用木质纤维板构建与觅食区面积大小一致的斑块作为东方田鼠的觅食空间。在保持斑块总的白三叶叶片生物量不变的条件下,设置 7 个摄食站。通过改变摄食站叶片大小及数量,配置叶片大小等级斑块。设置 5 个叶生物量片大小等级即 2、4、8、16、24mg 5 个叶片大小等级,依次配置 5 类叶片大小等级斑块,构成东方田鼠觅食的白三叶叶片斑块(表 1)。控制每个等级叶片大小,最小叶片干重为(1.98 ± 0.31) mg,最大叶片干重为(24.62 ± 3.82) mg。除 16mg 和 24mg 叶片大小等级间叶片干重相差约 1.63 倍外,其余相邻等级叶片间干重相差均接近 1 倍。以 12.7cm 的间距在木质纤维板上钻孔,孔的位置表示实验个体的摄食站,孔口直径约 1.0cm,以小型塑胶软赛将叶片固定于孔口处,作为实验个体采食的摄食站。摄食站集合构成实验个体觅食的白三叶叶片斑块(表 1)。

表 1 东方田鼠白三叶叶片斑块的配置
Table 1 The design of clover (*Trifolium repens*) leaf patches for foraging by *Microtus fortis*

斑块特性 Patch characteristics	斑块类型 Patch types				
	I	II	III	IV	V
摄食站数量 No. of feeding stations	7	7	7	7	7
摄食站叶片数量 No. of leaves	2 × 7	3 × 7	6 × 7	12 × 7	24 × 7
叶片大小 Leaf sizes/mg	24	16	8	4	2
摄食站叶片生物量/mg Leaf biomass in each feeding station	48	48	48	48	48
斑块叶片生物量/mg Leaf biomass in patches	7 × 48	7 × 48	7 × 48	7 × 48	7 × 48
试验次数 No. of trials	10	10	9	10	10

1.5 觅食行为参数定义

参照 Spalinger 和 Hobbs^[16]、Gross 等^[12,17]、陶双伦等^[13-14]及 Hobbs 和 Gross 等^[6]对植食性哺乳动物觅食行为参数的定义,测定如下觅食行为参数:

- 采食时间(h) 动物鼻口部接触到食物,至采食、分离食物的时间(min);
- 咀嚼频次(C_f) 单位时间动物上下颌咬合次数(次/min);
- 觅食间隔时间(It) 动物经一次采食动作,咀嚼和吞咽口中食物花费的时间(min);
- 处理时间(t) 动物咀嚼和吞咽单位重量食物花费的时间(min/g);
- 采食口数(B) 单位时间动物采食食物的口数(口/min);
- 口量(S) 动物通过一次和多次采食动作,经过连续咀嚼后,一次吞咽的食物量(g);
- 瞬时摄入率(I) 单位时间动物摄入的食物量(g/min);
- 能量收益(G) 动物在植物斑块觅食累计的食物摄入量(g);
- 停留时间(T) 动物进入植物斑块开始觅食至离开斑块所花费的时间(min)。

1.6 实验程序及觅食行为参数估计

测定开始前 2 周,以新鲜白三叶叶片饲喂实验动物。剔除处于繁殖、哺乳、以及厌食及消化不良(采食活跃性降低,体背毛杂乱无光泽,其中 3 只个体粪便异常,呈非颗粒状)等生理因子影响的实验个体,从实验群体中选择 20 只健康者作为实验个体,雌雄各 10 只。在行为学实验室进行动物觅食行为测定。行为观测装置置于实验室特定位置,上方悬挂 1 只 60W 荧光灯。为使实验个体充分适应行为观测装置,将单只个体投放于观测箱,使其适应 5—10 min,每 d 重复 2 次。测定前,饥饿实验个体 4—6h。测定时,从观测箱投放区释放单只个体,观测者位于观测箱中侧,采用计数及录像机录像测定实验个体上述觅食行为参数及其行为过程序列,

同时观测者记录实验个体每口消费的叶片占单个叶片大小的比例^[15]。每次行为测定结束后,分离并称重摄食站被食叶片的剩余部分,以自来水彻底冲洗斑块,去掉遗留气味,避免影响后续的实验。待斑块阴干后,重新配置叶片,重复上述试验。在觅食行为实验测定期内,行为测定均由同一观测者完成。

从每 d 配置斑块的新鲜白三叶叶片中,随机抽取 100 个叶片作为样本,在 55℃ 烘箱中烘至恒重,测定每次实验白三叶叶片的干物质转化率。以实验个体采食叶片大小的比例乘以叶片大小,估计 S ; 以 It 除以 S , 估计 t ; 以 S 除以 It 估计 I ; 以实验个体消费的叶片数乘以单个叶片大小减去剩余叶片量,估计个体在摄食站摄入的 G 。

1.7 统计分析

植食性哺乳动物的瞬时摄入率作为其在植物斑块停留时间的决定值,制约着能量收益函数的型式^[2-5]。在植食性哺乳动物觅食生态学领域,以功能反应模型^[12-14, 16-17]预测其瞬时摄入率动态:

$$I = \frac{R_{\max} S}{R_{\max} h + S} \quad (1)$$

式(1)中, I 为瞬时摄入率; S 为口量; $R_{\max}$ 为最大处理速率——单位时间,动物处理(咀嚼和吞咽)食物的最大速率(g/min); h 为采食时间(min)。式(1)中,调节 I 的参数包括 S 、 h 及 $R_{\max}$ 。根据MVT预测^[1],动物觅食行为参数随斑块植物组成特征及停留时间而变化,其能量收益呈线性或非线性增长。生态学家依此建立了线性函数^[2]、分段线性函数^[3]、渐近函数^[4]及S型函数^[5]4种能量收益函数模型。

线性函数模型 斑块可利用性植物消耗时,若 S 、 h 及 $R_{\max}$ 恒定不变,为常量,据式(1), I 为恒值, G 随 T 的增加呈线性增大,能量收益函数则为线性函数,其斜率为 I ,截距为0^[2]:

$$G = I \cdot T \quad (2)$$

式(2)中, G 、 I 及 T 的定义见1.5。

分段线性函数模型 动物以水平方式觅食,其觅食行为分为先采食植被上层,后采食植被中、下层两个觅食先后阶段^[3]。动物先以大 S 采食植被上层,待消费上层植被后, S 减小, G 增大减速,函数斜率发生改变^[3]。分段线性能量收益函数模型^[3]:

$$G = \begin{cases} \beta_1 T & T \leq \tau \\ \beta_1 T + \beta_2 (T - \tau) & T > \tau \end{cases} \quad (3)$$

式(3)中, β_1 为动物采食植被上层时的 I (g/min), β_2 为采食植被中下层时的 I (g/min); τ 为 I 减小时的 T (min),其它参数定义见1.5。

渐近函数模型 动物初始进入植物斑块时,以大 S 采食, G 快速增高。随着 T 的增大, S 持续减小, $R_{\max}$ 降低及 h 增大, G 减速增加^[4]。非线性渐近能量收益函数模型^[4]:

$$G = \frac{\alpha \cdot T \cdot K}{\alpha \cdot T + K} \quad (4)$$

式(4)中,参数 α 为动物初始进入斑块时的 I (mg/min), K 为斑块植物生物量,其它参数定义见1.5。

S型函数模型 动物初始进入植物斑块时,有选择地采食不同植物,未能迅速达到最大 I , G 增大缓慢。随着 T 的延长,动物适应了斑块,采用最优 S 采食, I 随之增大, G 快速增加。待最优 S 消费后, S 逐渐减小, G 增加减速^[5]。S型能量收益函数模型^[5]:

$$G = \frac{\alpha \cdot T^2 \cdot K}{\alpha \cdot T^2 + K} \quad (5)$$

式(5)参数定义见1.5及式(4)。

采用上述4种能量收益函数模型,回归分析实验个体在各类叶片斑块的 G 与 T 的函数关系,分析模型的拟合效果。

将实验个体在摄食站的 T 按时间过程分为5等份。以 T 为自变量, S 、 I 、 h 、 t 、 It 及 C_f 为因变量(P),采用常

数函数模型($P = C$, 即 $P = S, P = I, P = h, P = t, P = It$ 和 $P = C_f$)、线性函数模型($P = a + bT$)及指数函数模型($P = ae^{bT}$), 回归分析实验个体各类觅食行为参数随 T 增大的动态变化关系。

采用配对样本 t 检验, 分析实验个体在各类叶片斑块摄入率差异的显著性。

通过上述检验, 分析东方田鼠各类觅食行为对 G 动态的作用。

2 结果

2.1 能量收益动态变化

实验个体采食大叶片(16mg 及 24mg)时, G 随 T 的增大呈渐进减速增高(图 1a,b)。在 T 增大的初期, G 增高较快, 次后, 随 T 增大, G 增高渐趋减慢, 当 T 增至 0.133min 附近时, G 增高明显减慢, 显示二者的函数关系为减速增大的渐进函数。二者的非线性渐进回归达到显著或极显著水平(24mg: $F_{(1, 145)} = 4857.361, P < 0.05, R^2 = 0.669$; 16mg: $F_{(1, 208)} = 3695.273, P < 0.01, R^2 = 0.769$), 回归方程分别为, 24mg: $G = 6123.36T/(127.57T + 48)$; 16mg: $G = 5056.32T/(105.34T + 48)$ (图 1a,b)。

实验个体采食中、小型叶片(2、4、8mg)时, G 随 T 增大呈线性匀速增高(图 1c,d,e), 表明二者的函数关系均为线性函数。其线性回归结果(2mg: $F_{(1, 252)} = 2081.051, P < 0.01, R^2 = 0.892$; 4mg: $F_{(1, 183)} = 1858.115, P < 0.01, R^2 = 0.910$; 8mg: $F_{(1, 203)} = 2885.872, P < 0.01, R^2 = 0.934$) 显示, 实验个体采食中、小型叶片的 G 与 T 回归均达到极显著水平, 其回归方程分别为, 2mg: $G = 35.80T$; 4mg: $G = 30.51T$; 8mg: $G = 30.48T$ (图 1c,d,e)。

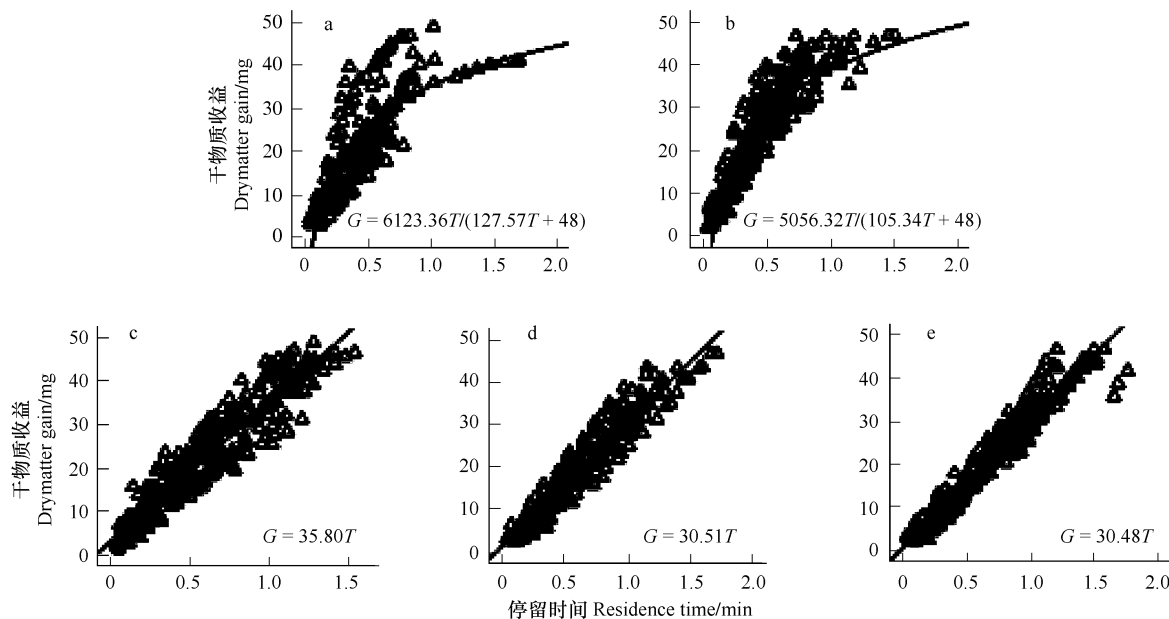


图1 东方田鼠觅食白三叶叶片的干物质收益与停留时间的函数关系*

Fig. 1 The function relationship between dry matter gain and residence time of *Microtus fortis* foraging clover (*Trifolium repens*) leaves

* a、b、c、d 和 e 分别表示摄食站叶片数量为 2、3、6、12 和 24

雌雄个体间的能量收益动态无明显差异。

2.2 觅食行为参数动态变化

实验个体采食和处理 16mg 大叶片的 I 与 T 存在线性或指数递减函数关系(图 2a), 二者的线性或指数回归达到极显著水平($P < 0.01$); 尽管, 实验个体采食和处理 24mg 大叶片的 I 与 T 呈常数函数关系(表 2), 但在个体采食和处理叶片的最后阶段明显减小(图 2a); 个体采食和处理中、小型叶片(2、4、8mg)时, I 基本保持稳定, 呈恒量(图 2a)。然而, 实验个体采食和处理大、中型叶片(24、16、8mg)的 I 极显著地高于采食和处理小叶片(2、4mg)的 I ($P < 0.01$) (图 2a)。

然而,实验个体采食大、中型叶片(8、16、24mg)的 S 的动态与 I 的并非完全一致。个体采食大、中型叶片的 S 与 T 均存在线性或指数递减函数关系(图 2b),二者的线性或指数回归分别达到显著($P < 0.05$)或极显著($P < 0.01$)水平(表 2);个体采食小叶片(2、4mg)的 S 基本保持稳定,呈恒量(图 2b)。

实验个体仅采食 16mg 叶片的 h 与 T 存在指数递减函数关系(图 2c),二者的指数回归达到显著($P < 0.05$)水平(表 2);采食其它叶片的 h 随 T 增大呈恒量(图 2b)。采食和处理各大小叶片的 It 基本保持稳定,呈恒量(图 2d)。

实验个体处理大、中型叶片(8、16、24mg)的 t 与 T 存在线性或指数递增函数关系(图 2e),二者的线性或指数回归达到显著($P < 0.05$)或极显著($P < 0.01$)水平(表 2);处理小叶片(2、4mg)的 t 基本保持稳定,呈恒量(图 2e)。

实验个体处理 24mg 叶片的 C_f 与 T 存在线性递减函数关系(图 2f),二者的线性回归达到显著($P < 0.05$)水平(表 2);处理其它叶片的 C_f 基本保持稳定,呈恒量(图 2f)。

上述检验结果充分地验证,植食性哺乳动物在消费植被过程中,大型可利用性植物减少,受植物大小调控的动物口量减小,处理时间增加,引起瞬时摄入率降低,导致其能量收益增长减速。

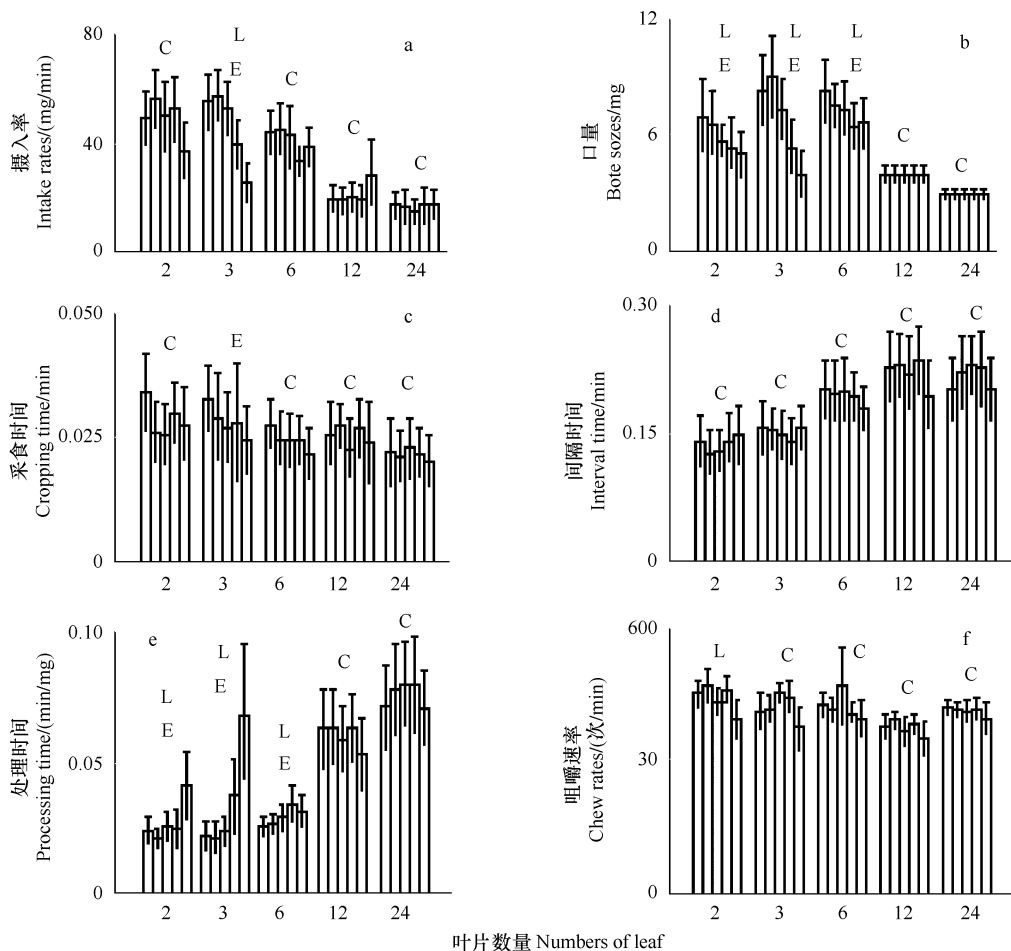


图 2 东方田鼠觅食行为参数与停留时间的动态关系

Fig. 2 Dynamic relationships between each parameter of foraging behavior and the residence time of *Microtus fortis* in feeding stations

摄食站停留总时间均分为 5 等份,条形图中的各立柱图表示每等份时间内东方田鼠行为参数值($M \pm SE$);每组条形图表示在各斑块类型(以叶片数量划分),东方田鼠觅食行为参数值随其在摄食站停留时间的变化动态;行为参数动态拟合结果以 C、E 及 L 标注在每组条形图上方,其中 C 表示常数函数模型,E 表示指数函数模型,L 表示线性函数模型

3 讨论

研究结果表明,在单一白三叶叶片斑块条件下,叶片 > 东方田鼠的一般口量时,其能量收益函数为非线性渐进减速增大函数(图 1a,b);叶片 $\approx$ 或 < 东方田鼠的一般口量时,其能量收益函数为线性匀速增大函数(图 1c,d,e);未检测到东方田鼠的能量收益动态符合分段线性函数和 S 型函数分布。该结果与 Searle 等^[15]对黑尾鹿(*Odocoileus hemionus*)及小羚羊(*Cephalophus monticola*)的定量测定结果不一致。Searle 等^[15]发现,在单一紫花苜蓿(*Medicago sativa*)茎秆斑块,黑尾鹿与小羚羊的能量收益函数主要为渐进函数和分段线性函数;而采食大型苜蓿茎秆时,则出现线性函数和 S 型函数。这可能与两类动物的觅食行为差异有关。

表 2 东方田鼠觅食行为参数与停留时间的回归分析

Table 2 The regression analyses between behavioral parameters of *Microtus fortis* foraging and their residence time

行为参数 Parameters	叶片数量 No. of leaves	<i>F</i>	df	<i>P</i>	<i>R</i> ²	模型 Model
口量 Bite size	2	40.928	1, 113	0.000	0.274	$S = -1.63T + 10.38$
		44.946	1, 113	0.000	0.292	$S = 11.981e^{-0.30T}$
	3	23.237	1, 113	0.000	0.167	$S = -1.44T + 11.01$
		17.758	1, 113	0.000	0.141	$S = 13.26e^{-0.26T}$
	6	2.060	1, 128	0.041	0.032	$S = -0.63T + 8.93$
		4.054	1, 128	0.046	0.031	$S = 9.02e^{-0.09T}$
摄入量 Intake rate	3	29.311	1, 113	0.000	0.206	$I = -7.69T + 69.52$
		20.676	1, 113	0.000	0.155	$I = 76.88e^{-0.23T}$
收获时间 Cropping time	3	4.070	1, 113	0.046	0.035	$h = 0.0593e^{-0.0978T}$
处理时间 Processing time	2	5.008	1, 113	0.027	0.042	$t = 0.0033T + 0.017$
		4.500	1, 113	0.036	0.038	$t = 0.0181e^{0.0832T}$
	3	21.984	1, 113	0.000	0.163	$t = 0.0107T + 0.0023$
		33.638	1, 113	0.000	0.229	$t = 0.013e^{0.227T}$
	6	5.889	1, 128	0.017	0.044	$t = 0.0019T + 0.0237$
		4.793	1, 128	0.030	0.036	$t = 0.0227e^{0.0571T}$
咀嚼速率 Chewing rate	2	5.865	1, 113	0.017	0.049	$C_f = -13.906T + 471.67$

研究发现,东方田鼠在叶片斑块觅食时,先采用大口量采食叶片,随停留时间的增大,摄食站叶片减小,其以大口量采食大叶片的机会减小,口量逐渐减小(图 2b),处理时间明显增大(图 2e),引致其瞬时摄入量在觅食的第 4 或第 5 阶段出现明显地下降趋势(图 2a)。但采食时间、间隔时间及咀嚼速率在各斑块均保持稳定(图 2c,d,f)。因此,在大叶片斑块,口量作为调节动物瞬时摄入率的主要因子,其动态变化决定动物瞬时摄入率的动态,导致东方田鼠能量收益随停留时间的增大而渐进减速增高。

在小叶片斑块,叶片 < 或接近东方田鼠的一般口量,能被其一口消费。随停留时间的增大,尽管总的叶片生物量减小,但东方田鼠仍能以相同的口量采食,其口量保持稳定(图 2a),由叶片大小及口量调控的瞬时摄入量亦保持稳定,呈恒量(图 2b),同时,采食时间、间隔时间及咀嚼速率亦在各叶片斑块保持稳定(图 2c,d,f)。与大叶片斑块相比较,尽管东方田鼠在小叶片斑块的处理时间明显增大(图 2e),但处理时间亦保持稳定,呈恒量(图 2e)。因此,在小叶片斑块,东方田鼠能量收益随停留时间的增大呈线性匀速增高(图 1c,d,e)。

本文采用适口性强,纤维含量低的新鲜白三叶叶片作为东方田鼠的食物,所获得的觅食行为参数口量、采食时间、间隔时间、处理时间及咀嚼速率,可能与采食其它可利用性植物的结果有差异。

口量选择是植食性哺乳动物觅食活动最基本的权衡之一^[6-7, 10-14, 16-17]。自然界,动物以大口量采食,每口可采食较多的食物,能迅速提高瞬时摄入量^[2-8, 10-11, 15, 18],然而,大口量采食增加了食物中植物叶柄和茎秆的

量,引起采食和咀嚼投入的增加^[11,15];同时,口量的增加亦能降低采食时间和咀嚼速率,使总的采食与咀嚼投入减小^[2-5, 11,15]。因此,在自然环境条件下,动物觅食的环境复杂多样,其可利用性植物组成亦极为复杂,即使采食单一植株,其采食的植株部位亦有巨大差异。每口食物质量的差异能引起各类觅食行为参数的巨大变动^[6-7],使动物的能量收益动态复杂化。因此,有必要在多种可利用性植物组成的斑块上,进一步探讨植食性哺乳动物的斑块模型 MVT^[1]。

时间尺度是检验动物能量收益函数的另一要点。已有的研究主要集中于几十分钟,几小时及大于 24h 等较大时间尺度测定动物的斑块模型。Illius^[19]从数学理论上证明,在较大的时间尺度上,动物的警觉、习惯性停留等觅食中断行为能增大觅食间隔时间,降低瞬时摄入率,使能量收益非真实地减速增大。这种测定的时间尺度越大,引起能量收益减速增大的误差亦越大。本项实验在系统设计的白三叶叶片斑块上,剔除了引起觅食间隔时间增大的各种中断觅食活动行为所花费的时间,以小的时间尺度(仅为觅食间隔时间)建立和检验东方田鼠能量收益函数模型及机制,因而获得了比较理想的结果。

Searle 等^[15]将大、中型植食性哺乳动物的摄食站定义为动物未移动前足而采食植物的口数。由于植食性小型哺乳动物东方田鼠的觅食行为与大型动物的明显不同,其采食植物时,常表现为以下行为特征:①前、后足未移动,直接采食植物。采食的食物较小时,前足未离开地面亦未参与辅助进食活动;而采食的食物较大时,前足离地,以抱握姿势辅助进食;②后足未移动,前足离地,以站立姿势辅助采食。采食较小植物时,前足不参与辅助进食;而采食较大植物时,前足则以抱握姿势辅助进食。因此,本文定义东方田鼠的摄食站为,未移动后足,其最大的采食活动空间,是可行的。

总括上述,东方田鼠觅食白三叶叶片的能量收益函数及其模型机制,充分地验证了本文提出的植食性哺乳动物能量收益增长减速机制的假设,为深入探讨植食性哺乳动物觅食生态学与进化生态学提供了依据。

References:

- [1] Charnov E L. Optimal foraging the Marginal Value Theorem. *Theoretical Population Biology*, 1976, 9(2):129-136.
- [2] Illius A W, Duncan P, Richard C, Mesochina P. Mechanisms of functional response and resource exploitation in browsing roe deer. *Journal of Animal Ecology*, 2002, 71(5): 723-734.
- [3] Shipley L A, Spalinger D E. Influence of size and density of browse patches on intake rates and foraging decisions of young moose and white-tailed deer. *Oecologia*, 1995, 104(1): 112-121.
- [4] Laca E A, Distel R A, Griggs T C, Demment M W. Effects of canopy structure on patch depression by grazers. *Ecology*, 1994, 75(3):706-716.
- [5] Ginnett T F, Dankosky J A, Deo G, Demment M W. Patch depression in grazers: the roles of biomass distribution and residual stems. *Functional Ecology*, 1999, 13(1):37-44.
- [6] Hobbs N T, Gross J E, Shipley L A, Spalinger D E, Wunder B. Herbivore functional response in heterogeneous environments: a contest among models. *Ecology*, 2003, 84(3):666-681.
- [7] Fortin D. The allometry of plant spacing that regulates food intake rate in mammalian herbivores. *Ecology*, 2006, 87(7):1861-1866.
- [8] Jager N R D, Pastor J, Hodgson A L. Scaling the effects of moose browsing on forage distribution, from the geometry of plant canopies to landscapes. *Ecological Monographs*, 2009, 79(2):281-297.
- [9] Senft R L, Coughenour M B, Bailey D W, Rittenhouse L R, Sala O E, Swift D M. Large herbivore foraging and ecological hierarchies. *Bioscience*, 1987, 37(11):789-799.
- [10] Searle K R, Hobbs N T, Shipley L A. Should I stay or should I go? Patch departure decisions by herbivores at multiple scales. *Oikos*, 2005, 111(3):417-424.
- [11] Shipley L A. The influence of bite size on foraging at larger spatial and temporal scales by mammalian herbivores. *Oikos*, 2007, 116(12):1964-1974.
- [12] Gross J E, Wunder B A, Hobbs N T. Independent variables for predicting intake rate of mammalian herbivores: biomass density, plant density, or bite size?. *Oikos*, 1993, 68(1): 75-81.
- [13] Tao S L, Liu J K, Du Y R, Li J N, Ma J B. Functional response patterns of instantaneous intake rate for root vole (*Microtus oeconomus*) to the set of plant availability variables. *Acta Theriologica Sinica*, 2001, 21(4):279-286.
- [14] Tao S L, Liu J K, Li J N. Tests of a model mechanism of functional responses in mammalian herbivores foraging. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23

(11):2239-2245.

- [15] 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.
- [16] Spalinger D E, Hobbs N T. Mechanisms of foraging in mammalian herbivores: new models of functional response. *American Naturalist*, 1992, 140(2):325-348.
- [17] Gross J E, Shipley L A. Functional response of herbivores in food-concentrated patches: Tests of a mechanistic model. *Ecology*, 1993, 74(3):778-791.
- [18] Schaefer J A, Messier F. Winter foraging by muskoxen: a hierarchical approach to patch residence time and cratering behavior. *Oecologia*, 1995, 104(1):39-44.
- [19] Illius A W, Fryxell J M. Methodological problems with estimating patch depression during resource depletion. *Oikos*, 2002, 98(3):558-559.

参考文献:

- [13] 陶双伦, 刘季科, 都玉蓉, 李俊年, 马建滨. 根田鼠瞬时摄入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):279-286.
- [14] 陶双伦, 刘季科, 李俊年. 植食性哺乳动物觅食功能反应模型机制的检验. *生态学报*, 2003, 23(11):2239-2245.