

根田鼠几种觅食功能反应模型的比较

陶双伦^{1,*}, 刘季科², 李俊年¹, 张伟华³, 何 岚¹

(1. 吉首大学生物资源与环境科学学院, 湖南吉首 416000; 2. 浙江大学生命科学学院, 浙江杭州 310012;

3. 曲阜师范学校, 山东曲阜 372100)

摘要: 植物组织空间排列对植食性哺乳动物功能反应的作用, 是觅食生态学的热点问题之一。以新鲜紫花苜蓿叶片为食物, 改变苜蓿叶片大小调控根田鼠口量, 改变叶片间距调控叶片密度, 设置叶片空间异质性斑块。在空间异质性斑块上测定根田鼠的觅食行为及其参数, 检验植食性哺乳动物 4 种功能反应模型的预测性。除复合模型参数 R_{\max} 、 h 和 V_{\max} 及口量模型参数 R_{\max} 的最大似然估计值与测定值近似外, 其它模型参数的估计值与测定值均存在较大差异。根田鼠摄入率测定值与 4 种模型预测值的线性回归均显著 ($P < 0.01$), 但与复合模型预测值的线性拟合效果最佳。表明, 复合模型能很好地解释根田鼠觅食与行走的竞争对摄入率调节的动态。根田鼠复合模型存在调节其功能反应机制转变的距离临界值 (d^*)。叶片间距大于该值时, 叶片密度调节摄入率; 叶片间距小于该值时, 口量调节摄入率。结果充分地验证了提出的特定假设: 在植物密集条件下, 植物大小能调节植食性小型哺乳动物根田鼠的摄入率; 在植物稀疏条件下, 植物密度调节其摄入率。

关键词: 功能反应模型; 根田鼠; 口量; 摄入率; 异质性斑块

Comparisons of the models for functional responses of foraging in root voles (*Microtus oeconomus*)

TAO Shuanglun^{1,*}, LIU Jike², LI Junnian¹, ZHANG Weihua³, HE Lan¹

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

2 College of Life Science, Zhejiang University, Hangzhou, Zhejiang 312000, China

3 Qufu Normal College, Qufu, Shandong 372100, China

Abstract: The effect of variation in the spatial arrangement of plant tissues on the functional response of mammalian herbivores is one of the key parts of the foraging theory. In this study, 4 models for the intake rate of root voles (*Microtus oeconomus*) foraging in the pathes of fresh alfalfa (*Medicago sativa*) leaves were evaluated. Each trial included observations of root voles in a single patch type, characterized by a different arrangement of leaf size and leaf density which represented spatially heterogeneous leaf patches. The size of the leaf offered to root voles was varied to control their bite mass, and plant spacing was varied to control leaf density within the patches.

The composite model depicting the combined effects of bite mass and plant density fitted the data more properly than the other models. The maximal likelihood estimate of the parameters, R_{\max} , h and V_{\max} from the combined model represented the independent and direct estimates more closely than the other models. Although significantly linear regressive relationships existed between observed and predicted intake rates of root voles by the 4 models ($P < 0.01$), the composite model fitted best to the observations, indicating that the composite model described the dynamics of intake rates regulated by competing between foraging and walking of root voles. The composite model predicted a distance threshold (d^*) distinguishing the mechanisms for functional responses: the vole's intake rate was regulated by bite size when the leaf spacing was lower than the threshold, but once the leaf spacing exceeded the threshold, the vole's intake rate was then

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (3870345); 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: 2009-07-10; 修订日期: 2009-10-12

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

regulated by the leaf density. The validating tests of these models provided a strong support to the hypotheses about intake rates to be regulated by dual mechanisms in small mammalian herbivores: the plant size regulated the intake rate of root voles in plant-abundant patches, while the plant density regulated their intake rates in plant-sparse patches.

Key Words: models of functional responses; root voles (*Microtus oeconomus*); bite mass; intake rate; heterogeneous patches

植食性哺乳动物的功能反应描述了植物可利用性变量集对其摄入率的作用。自然界,植食性哺乳动物可利用性植物种类繁多,形态特征及空间分布差异巨大,由其构成的群落结构的空间格局复杂性亦不同。植物群落结构异质性为空间格局的复杂性。大型植物体的间距大,分布稀疏;而小型植物体的间距小,分布密集。在特定的空间尺度上,二者的生物量可能相同。Spalinger 和 Hobbs^[1]认为,动物摄入率非可利用植物单一变量的函数。植物叶片空间几何排列能控制动物每口获取的植物量,以及与动物的相遇率,因此,动物摄入率是对叶片与植株空间格局交互作用的反应^[2-3]。

已有的研究表明,在植物密集条件下,植食性哺乳动物能分配采食和咀嚼时间,使二者不能同时进行,其收获和咀嚼间的竞争调节其收获率和摄入率,因此,口量是决定动物的摄入率的主要因子^[1, 4-6]。然而,在植物稀疏条件下,动物收获 1 植株后,在咀嚼口中食物时需要搜寻下 1 植株。若该 2 植株间距 < 动物在咀嚼和吞咽食物时间内行走的距离,则能维持动物的瞬时摄入率;相反,若此 2 植株间距 > 动物在咀嚼和吞咽食物时间内行走的距离,则增大了动物摄入单位质量食物的时间,导致其瞬时摄入率减小。因之,在此条件下,植物密度是调节动物摄入率的主要因子^[2-3, 7-9]。然而,调节植食性哺乳动物功能反应此种机制转变的距离临界值究竟是多少? 该值又将如何测定和预测? 此类问题一直是觅食生态学领域的焦点问题之一。生态学家已采用几种模型分析植食性哺乳动物摄入率对植物密度及植物生物量的功能反应^[10-12]。但是,在植物空间异质性条件下,对动物觅食功能反应模型的研究甚少,且缺乏对模型的检验^[2]。

本文在实验室条件下,通过改变紫花苜蓿 (*Medicago sativa*) 叶片大小和叶片间距,组建根田鼠 (*Microtus oeconomus*) 植物空间和植物大小异质性斑块。在食物空间异质性斑块条件下,测定动物的觅食行为及其参数;检验植食性哺乳动物功能反应的植物生物量模型、动物口量模型、植物密度模型及复合模型对动物摄入率的预测性;此 4 种模型的假设分别为,植物生物量密度、动物口量、植物密度及植物密度与动物口量的组合效应能调节动物的摄入率。分析改变功能反应调节机制的临界值。检验的特定假设为:在植物密集条件下,植物大小调节植食性小型哺乳动物根田鼠的摄入率;而在植物稀疏条件下,植物密度调节其摄入率。

1 材料与方法

1.1 苜蓿叶片斑块的设置

采用木质纤维板和紫花苜蓿叶片设置根田鼠的食物斑块。在厚度为 1.5cm,宽度和长度不等的木质纤维板上,以 1.0cm 的间距设置孔穴,用小型金属夹将新鲜苜蓿叶片固定于孔穴上方,通过改变叶片大小,控制目标实验个体的口量。设置 0.5、1.0、2.0、3.0、4.0、5.0、6.0、7.0mg 7 个叶片大小等级及 7 个叶片间距,最大等级叶片为实验个体一口收获的干物质量。以上述模式设置 7 类植物斑块(表 1)。

1.2 实验动物与实验方法

供试的实验动物群体、实验程序、觅食行为装置、觅食行为参数及实验个体干物质摄入率的测定已有报道^[4-5, 13]。

1.3 植食性哺乳动物功能反应模型的种类与特征

1.3.1 动物口量模型

由于植食性哺乳动物选择的植物形状及大小存在差异,动物每次觅食时,须选择收获一口的食物量。有时,1 次选择的植物组织经过 1 个回合的咀嚼,就能吞咽口腔中的食物;而有时,1 次获取的植物组织须经多个

回合的咀嚼和吞咽,才能完成其消费。依此,将动物的口量(S)定义为 1 次采食动作,经 1 个回合的咀嚼所吞咽的食物量,即口量(S)为动物 1 次觅食动作所消费的植物组织量。动物收获 1 口食物花费的时间为 h ,单位时间口腔内处理(咀嚼和吞咽)食物的最大速率 R_{\max} 为咀嚼投入(C_e ,每口咀嚼的食物量)与咀嚼频次(C_f ,单位时间的咀嚼次数)的乘积, $R_{\max} = C_e \times C_f$ ^[1]。在植物密集斑块,假定收获率较咀嚼及吞咽食物的速率大,则处理时间(S/R_{\max})与收获时间(h)相互独立^[14],觅食每口食物的时间为 $h + S/R_{\max}$,即处理时间^[15]。摄入率(I)则为:

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

式(1)为功能反应口量模型^[1],假设动物的摄入率受口量的约束,且收获与处理食物存在竞争关系,则口量对摄入率的功能反应为捕食者觅食的 II 型功能反应。

表 1 根田鼠觅食苜蓿叶片斑块的参数

Table 1 Parameters of alfalfa leaf patches foraged by root voles

斑块类型 Type of patches	I	II	III	IV	V	VI	VII
斑块面积 Patch area/cm ²	50 × 31	100 × 31	100 × 31	210 × 41	210 × 62	210 × 93	210 × 210
叶片间距 Distance among leaves/cm	1.0	5.0	10.0	20.0	30.0	40.0	50.0
叶片数 Numbers of leaves/n	1470	70	14	21	21	14	14
叶片密度 Leaf density/(片/m ²)	9480	216	48	32	22	16	4
生物量密度 Biomass density/(g/m ²)	4.74	0.108	0.024	0.016	0.011	0.008	0.002
	9.48	0.216	0.048	0.032	0.022	0.016	0.004
	18.96	0.422	0.096	0.064	0.044	0.032	0.008
	28.44	0.638	0.144	0.096	0.066	0.048	0.012
	37.62	0.844	0.169	0.128	0.088	0.064	0.016
	47.40	1.060	0.240	0.160	0.110	0.080	0.020
	56.88	1.276	0.288	0.192	0.132	0.096	0.024

1.3.2 植物密度模型

与植物密集斑块比较,在植物稀疏斑块,动物与植株的相遇率低,其处理 1 口食物的时间 < 在植株间行走的时间。在植物稀疏斑块条件下,以植物密度模型^[1]预测动物的摄入率。该模型假定:在此种条件下,动物以其视觉和味觉导航,从 1 植株直线行走至下 1 植株,对每一植株采食 1 口,每口收获食物的动作与在植株间行走的动作相互独立。定义 V 为觅食时,动物在植株间的行走速度, V_{\max} 为无觅食活动时,动物在植株间行走的速度,即以行走距离(d)除以收获时间和行走时间之和。摄入率(I)则为:

$$I = \frac{V_{\max} S}{d + V_{\max} h} \quad (2)$$

以 $1/a\sqrt{D}$ 代替 d 。 D 为单位面积的植株数,即植物密度, a 为常数,由植株的空间格局及分布决定。当植株为随机排列及分布时, $a = 2$;反之,植株均匀排列和分布时,则 $a = 1$ ^[16]。由此,式 2 则简化为:

$$I = \frac{V_{\max} a \sqrt{DS}}{1 + ahV_{\max} \sqrt{D}} \quad (3)$$

式(3)为植物密度模型,模型假设植物的空间距离与植株冠形特征相互作用,二者共同调节动物的摄入率(I);由于动物在植株间觅食与行走的竞争,使摄入率(I)对植物密度(D)呈捕食者的 II 型功能反应。

1.3.3 动物口量与植物密度复合模型

在植株随机分布的异质性条件下,定义动物咀嚼和吞咽 1 口植物组织花费的时间为 S/R_{\max} 。在此时间,以 V_{\max}/R_{\max} 表示动物处理 1 口食物行走的距离。该值作为行走距离的临界值 d^* (distance threshold),可区分

功能反应的调节机制^[7], 参数 d^* 的估计方程为:

$$d^* = \frac{V_{\max} S}{R_{\max}} \quad (4)$$

式(4)中, 植株间最大距离 $d_{\max} < d^*$ 时, 动物处理 1 口食物能行走至下 1 被采食的植株, 因此, S 调节其摄入率(I)。若植株最小间距 $d_{\min} > d^*$, 动物在处理特定植株并获取下 1 口食物时, 则不会与新植株相遇。在此条件下, 动物与植物的相遇率 $< R_{\max}$, 因之, 植物密度(D)能调节其摄入率(I)。

由(4)式估计的 d^* 值将式(1)动物口量模型与式(3)植物密度模型组合起来, 在不同植物空间异质性斑块条件下, 预测动物的摄入率(I), 其模型为:

$$\text{若 } d_{\max} \leq \frac{V_{\max} S}{R_{\max}}, \text{ 则 } I = \frac{R_{\max} S}{R_{\max} h + S} \quad (5)$$

$$\text{若 } d_{\min} > \frac{V_{\max} S}{R_{\max}}, \text{ 则 } I = \frac{V_{\max} a \sqrt{DS}}{1 + ahV_{\max} \sqrt{D}} \quad (6)$$

若植株均匀分布, 方程(5)和方程(6)则简化为:

$$\text{若 } \frac{1}{\sqrt{D}} \leq \frac{V_{\max} S}{R_{\max}}, \text{ 则 } I = \frac{R_{\max} S}{R_{\max} h + S} \quad (7)$$

$$\text{若 } \frac{1}{\sqrt{D}} \leq \frac{V_{\max} S}{R_{\max}}, \text{ 则 } I = \frac{V_{\max} a \sqrt{DS}}{1 + ahV_{\max} \sqrt{D}} \quad (8)$$

由方程(5)和(6)及方程(7)和(8)组合的模型均为功能反应的复合模型, 该模型指示摄入率(I)对口量(S)和植物密度(D)改变的反应格局。

1.3.4 植物生物量模型

植物生物量(B)随植物密度(D)及单株植物生物量的增长而增高。植物生物量(B)与摄入率(I)存在渐近的相关关系^[10, 17-18], 因此, 功能反应模型为,

$$I = \frac{I_{\max} B}{C + B} \quad (9)$$

式(9)中, I_{\max} 为动物最大的摄入率即单位时间的最大摄入量, B 为植物生物量, C 为半饱和常数。方程(9)为功能反应的植物生物量模型, 且动物的摄入率(I)对植物生物量(B)亦呈捕食者 II 型功能反应。

1.4 统计分析

采用非线性回归分析, 分析根田鼠摄入率(I)的测定值分别与苜蓿可利用性变量叶片生物量密度、动物口量、叶片密度及叶片密度与动物口量对植物生物量模型、植物密度模型、动物口量模型和复合模型的拟合效果, 估计上述 4 种功能反应模型的参数 R_{\max} 、 h 、 V_{\max} 、 I_{\max} 及 C 的值。

采用线性回归分析, 检验摄入率(I)测定值与 4 种模型摄入率(I)预测值的差异水平, 分析各种模型的预测性。

采用独立样本 t 检验, 检验摄入率(I)测定值与 4 种模型预测值线性回归的标准残差的差异显著性, 分析残差与根田鼠功能反应调节机制转变的临界值 d/S 的关系。

全部统计分析均由 SPSS for Windows 12.0 软件包执行。

2 结果

以 10 只根田鼠(5 雌, 5 雄)125 次单只个体的觅食测定数据, 分析 4 种模型叶片生物量密度、动物口量、叶片密度及动物口量与叶片密度组合效应对动物摄入率的调节作用, 以及对摄入率的预测性。设置的苜蓿可利用性变量集叶片大小、叶片密度及叶片生物量密度的差异 > 1 个数量级(表 1)。

根田鼠功能反应参数的测定值(表 2)与各模型最大似然估计值(表 3)不完全一致。除复合模型参数 R_{\max} 、 h 和 V_{\max} 的估计值及口量模型参数 R_{\max} 的估计值与测定值近似外, 其它模型参数的估计值分别与测定值

均存在较大差异(表 2,表 3)。根田鼠摄入率的测定值与其口量($d_{\max} < d^*, R^2 = 0.893$)及叶片密度($d_{\max} > d^*, R^2 = 0.912$)对复合模型的拟合优度显著地高于,与口量对动物口量模型($R^2 = 0.764$),叶片密度对植物密度模型($R^2 = 0.687$)和叶片生物量密度对植物生物量模型($R^2 = 0.499$)的拟合优度(表 3),说明复合模型的拟合效果优于其它 3 种模型。

表 2 根田鼠觅食苜蓿叶片功能反应参数的测定值(M ± SE)
Table 2 Parameters of functional responses of foraging alfalfa leaves by root voles

参 数 Parameter	C_i /(次/min)	C_e /(次/g)	R_{\max} /(g/min)	h /min	V_{\max} /(m/min)	I_{\max} /(g/min)
M ± SE 平均值 ± 标准误	448 ± 56	4562 ± 247	0.098 ± 0.0083	0.012 ± 0.0014	8.84 ± 1.37	0.079 ± 0.016

C_i 为咀嚼频次, C_e 为咀嚼投入, R_{\max} 为无收获时口腔处理食物的速率, h 为收获 1 口食物的时间, V_{\max} 为无收获时的行走速度, I_{\max} 为最大摄入率

表 3 根田鼠摄入率测定值对 4 种模型的拟合结果
Table 3 Fitting of four models to the observed intake rates

模型 Model	拟合优度 Goodness of fit (R^2)	参数 Parameter	估计值 Estimate	标准误 SE	95% CI	
					Lower	Upper
复合模型 Combined	0.893	R_{\max}	0.0947	0.0148	0.0657	0.1136
		h	0.0135	0.0011	0.0119	0.0151
	0.912	V_{\max}	8.13	1.36	6.64	10.35
口量模型 Bite mass	0.764	R_{\max}	0.0964	0.0154	0.0653	0.1172
		h	0.0186	0.0014	0.0157	0.0212
密度模型 Density	0.687	h	0.0437	0.0041	0.0316	0.0527
		V_{\max}	26.58	2.38	18.94	33.17
生物量模型 Biomass	0.247	I_{\max}	0.0631	0.0064	0.0307	0.0518
		C	0.04	0.0002	0.0024	0.0051

R_{\max} 为无收获时口腔处理食物的速率, h 为收获 1 口食物的时间, V_{\max} 为无收获时的行走速度, I_{\max} 为最大摄入率, C 为半饱和常数

与其它模型比较,本文结果(表 4;图 1a,图 1b,图 1c,图 1d)充分地支持由式(7)和式(8)组合的复合模型。线性回归分析结果(表 4)表明,根田鼠摄入率的测定值与 4 种模型预测值的回归均极显著($P < 0.01$)(表 4),但与复合模型预测值的线性拟合效果最佳(相关系数:复合模型, $R^2 = 0.943$;口量模型, $R^2 = 0.869$;植物密度模型, $R^2 = 0.867$;植物生物量模型, $R^2 = 0.499$)。与摄入率测定值和预测值相等的直线 $y = x$ 的斜率比较,除了摄入率测定值与植物密度模型预测值回归线的斜率为 $0.48 < 0.9$ 外,其它 3 种模型回归线的斜率均 > 0.91 ,接近于 1。表明,摄入率测定值较小时,植物密度模型过高地估计了根田鼠的摄入率,反之,摄入率测定值较大时,植物密度模型过低地估计了动物的摄入率(图 1c)。其它 3 种模型对摄入率的预测值与测定值均存在一致的关系(图 1a,图 1 b,图 1d)。

表 4 根田鼠摄入率测定值与 4 种功能反应模型预测值的线性回归分析

模型 Model	回归方程 Equation	R^2	SS	MS	df	F	P
复合模型 Combined	$y = 0.918x - 0.003$	0.943	0.0581	0.0581	1	1062.407	0.000
口量模型 Bite mass	$y = 0.975x - 0.001$	0.869	0.049	0.049	1	402.712	0.000
密度模型 Density	$y = 0.475x - 0.112$	0.867	0.049	0.049	1	395.318	0.000
生物量模型 Biomass	$y = 0.962x - 0.002$	0.499	0.021	0.021	1	86.716	0.000

上述结果充分证明,在叶片大小与叶片间距异质性条件下,复合模型能很好地解释根田鼠觅食与行走的竞争对其摄入率调节的动态。

据式(4),在植物密集条件下,即 $d < V_{\max}S/R_{\max}$,动物的口量调节摄入率;在植物稀条件下, $d > V_{\max}S/R_{\max}$,植株间距离调节摄入率。因此,根据模型假设,除复合模型和植物生物量模型(植物生物量模型为非机制模型)外,植物密度模型和动物口量模型测定值与预测值回归的残差应在 0 处存在着两种机制转变的临界值。式(4)变换形式后为:

$$\frac{d}{S} = \frac{V_{\max}}{R_{\max}} \quad (10)$$

因此,调节功能反应机制转变的临界值为 V_{\max}/R_{\max} 。

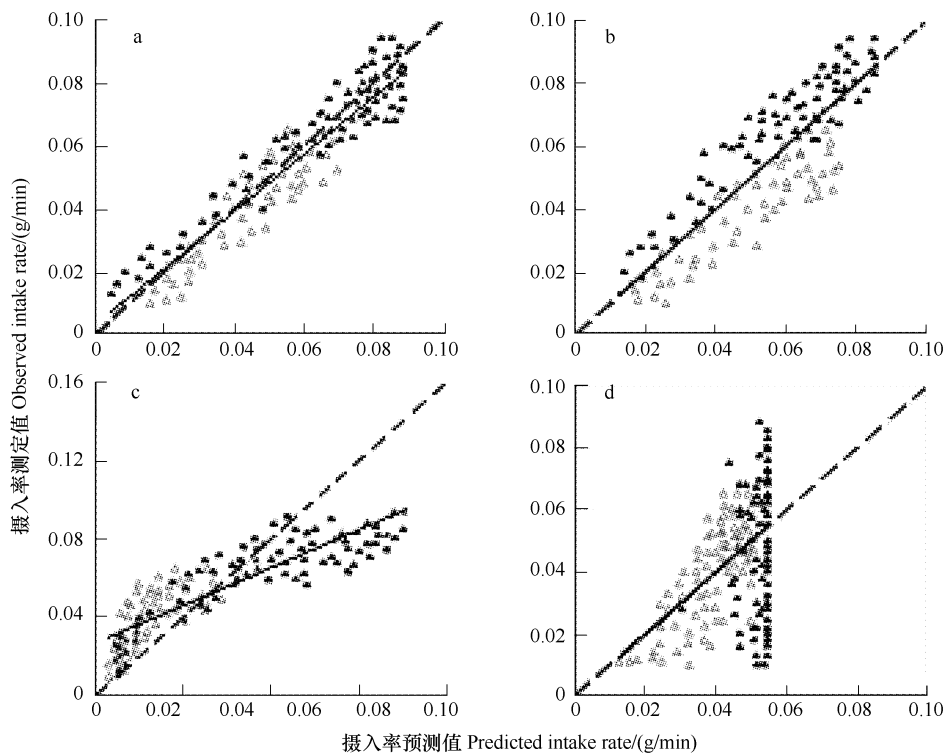


图1 根田鼠摄入率的测定值与4种功能反应模型预测值的线性回归分析

Fig. 1 Linear regression analyses between the observed intake rates of root voles and the predicted values by four models for functional responses

a 为复合模型, b 为动物口量模型, c 为植物密度模型, d 为植物生物量模型; 虚线表示摄入率测定值与预测值相等, 实线表示摄入率预测值对测定值的线性回归; 实心三角形表示叶片间距 $\leq V_{\max}S/R_{\max}$ 的叶片密集斑块, 空心三角形表示叶片间距 $> V_{\max}S/R_{\max}$ 的叶片稀疏斑块

根田鼠摄入率测定值和4种模型预测值回归的标准残差与摄入率调节机制转变值 d/S 的关系(图2)表明, 摄入率的测定值与动物口量模型(图2b)和植物密度模型(图2c)的预测值回归的标准残差在0值和 $V_{\max}/R_{\max} = 90.20$ 时, 呈明显地分异趋势, 而与复合模型(图2a)和植物生物量模型(图2d)预测值回归的残差则无明显地分异。对摄入率测定值与4种模型预测值回归残差的 t 检验结果(表5)显示, 无论 $d \leq V_{\max}S/R_{\max}$ 或 $d > V_{\max}S/R_{\max}$, 摄入率的测定值与复合模型预测值回归的残差均无显著差异($P > 0.05$), 而与其它3种模型预测值回归的残差差异极显著($P < 0.01$)。表明, 在苜蓿叶片密集斑块, 根田鼠收获和处理食物的竞争调节其摄入率, 而在叶片稀疏斑块, 叶片间距调节其摄入率。因之, 与其它3种模型比较, 复合模型能精确地预测根田鼠在空间异质性环境觅食的功能反应。

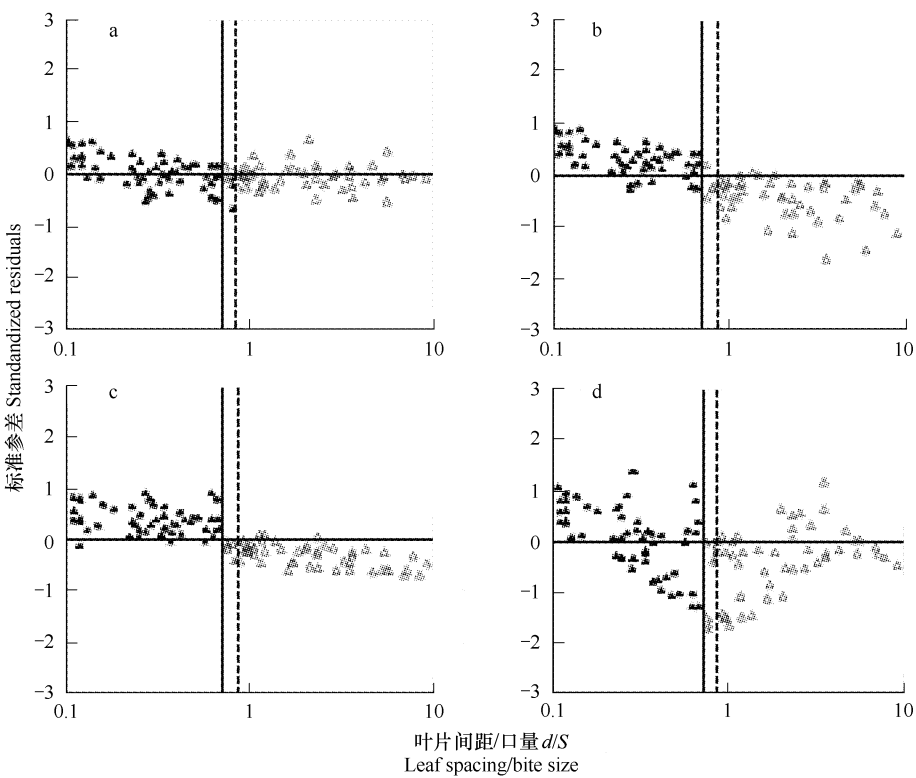


图2 根田鼠摄入率测定值和预测值回归标准残差与 d/S 的关系

Fig. 2 The relationship between standard residuals of the regression between observed or predicted intake rates and d/S in root voles
* a 为复合模型, b 为动物口量模型, c 为植物密度模型, d 为植物生物量模型; d/S 为对数比例; 三角形符号意义同图 1; 垂直实线为 V_{\max} 和 R_{\max} 测定值计算的两种机制的转变的临界值; 垂直虚线为 V_{\max} 和 R_{\max} 估计值计算的两种机制转变的临界值

表 5 根田鼠摄入率测定值与预测值回归的标准残差的 t 检验结果

Table 5 The results of t tests of standardized residuals of the regression between the observed and predicted intake rates by models in root voles

模型 Model	叶片间距 Leaf spacing	标准残差 Residuals	t	P
复合模型 Combined	$\leq V_{\max}S/R_{\max}$	0.00	0.80	0.458
	$> V_{\max}S/R_{\max}$	0.00	1.21	0.165
口量模型 Bite mass	$< V_{\max}S/R_{\max}$	0.01	0.04	0.000
	$> V_{\max}S/R_{\max}$	0.01	7.72	0.000
密度模型 Density	$\leq V_{\max}S/R_{\max}$	0.03	3.03	0.003
	$> V_{\max}S/R_{\max}$	- 0.05	6.99	0.000
生物量模型 Biomass	$\leq V_{\max}S/R_{\max}$	0.01	4.57	0.001
	$> V_{\max}S/R_{\max}$	- 0.01	5.19	0.000

3 讨论

本文的研究结果说明,复合模型(由式 7 和式 8 组合)能有效地预测根田鼠在植物空间异质性斑块觅食的功能反应。除复合模型外,其它 3 种模型对根田鼠摄入率预测值与测定值的回归残差,在 V_{\max}/R_{\max} 测定值两侧分布的性质明显不同(图 2)。当 $d/S > V_{\max}/R_{\max}$ 时,表明根田鼠在叶片间行走的时间 $>$ 处理食物的时间,叶片分布为稀疏。由于口量模型不能解释动物在叶片间的行走时间,导致根田鼠摄入率的预测值 $>$ 测定值,摄入率测定值与预测值的回归残差在该值右侧为负数(图 2b)。类似地,植物密度模型不能解释动物处理叶片的时间,在该值左侧过高地估计了动物的摄入率(图 2c),形成斜率 < 1 的直线(图 1c)。因之,当 $d/S \leq V_{\max}/R_{\max}$ 时,即叶片密集时,出现正的残差;当 $d/S > V_{\max}/R_{\max}$ 时,即叶片稀疏时,形成负的残差。然而,在

生物量模型中,则未检测到与 d/S 一致相关的残差。

复合模型的特征揭示,在空间异质性条件下,即植物密度和植物生物量密度波动时,预测动物的瞬时摄入率,应区分调节摄入率的两种机制^[1]。其一,动物收获与处理植物组织的竞争调节其摄入率。植物密集时,植株的结构、形状、及其叶片空间异质性能调节动物收获的口量,口量则依次调节动物的摄入率;其二,动物行走时间对其与潜在被觅食植物相遇率的作用。植物稀疏及其空间格局能改变动物与植物的相遇率,而相遇率与口量一致,因之,可调节其摄入率。当植物空间距离 $\leq d^*$ 时,动物能从一个植株行走至下一植株,植物密度和空间格局的变动则不影响动物的摄入率。因此, d^* 为以上两种机制的临界值^[6-7,19],植株空间距离 $> d^*$ 时,摄入率对植物密度及其空间格局的反应敏感。

根田鼠 R_{\max} 的估计值与测定值极为近似。 V_{\max} 的估计值亦与无收获时的行走速度相近。由于本文是在相对较短的距离测定根田鼠的 V_{\max} ,动物收获 1 只叶片后,行走至下一只叶片时,不容其有充分地加速。

在本项研究中,苜蓿叶片斑块的空间排列均匀。在特定密度斑块,叶片间距恒定,即叶片密度与叶片间距为 1 对 1 的对应格局。在所有斑块中,叶片间距或 $> d^*$ 或 $< d^*$ 。然而,在自然条件下,斑块植物常为随机分布,或在亚斑块呈密集分布,植株间距与植物密度期望值间必然存在特定的函数关系。因此,把植物间距作为距离分布的概率,建立其与植物密度的函数关系,是未来探讨自然条件下动物觅食功能反应的要点。

在植物密集斑块,动物口量模型能有效地预测根田鼠的功能反应格局^[4-6],但并非说它的预测性就优于其它模型。与动物最大的口量比较,当植株较小,动物收获 1 口的食物量小于口量时,收获的口数则大于其咀嚼的口数;随植物大小的增大,动物收获 1 口的食物量与口量接近,收获口数与咀嚼口数相等。据此, Pastor 等^[20]建立了动物口量模型,探讨收获时间与口量、以及与咀嚼口数的函数关系。类似地, Ginnett 和 Demment^[14]发现,长颈鹿(*Giraffa camelopardalis*)的收获时间随口量而增加,亦建立了此物种收获时间与口量功能反应关系的模型。此类模型结构相似,预测的摄入率亦近似。然而,不同模型应用的参数各异,揭示的生物学意义不同,须在测定此类模型参数值的条件下,进行模型间的比较,方可获得有理论价值的结果。

尽管,苜蓿叶片生物量密度与根田鼠的摄入率呈正的非线性相关关系,但生物量模型的预测效果较复合模型及口量模型的差(图 1d)。在高密度小叶片斑块,生物量模型过高地估计了根田鼠的摄入率,而在低密度大叶片斑块,生物量模型则过低地估计了根田鼠的摄入率(图 1d)。

与其它 3 种模型比较,尽管,植物生物量模型的拟合优度较低,预测结果较差(图 1),但各模型的目的不同,因而,探讨的论题也不尽相同。动物口量模型、植物密度模型及复合模型的主要目的在于解释调节植食性哺乳动物功能反应的机制,探讨动物的觅食生态学过程;而植物生物量模型则为实验模型,并非反映功能反应的机制。在特定的条件下,由于植物生物量模型参数 I_{\max} (式 9)易于测定,大多数生态学家常采用植物生物量模型预测动物的摄入率。此外,与其它功能反应模型比较,在较高水平的生态学过程,植物生物量模型对探讨有蹄类集群动态及斑块选择^[21-23]、种间竞争^[24]、个体生存及种群动态^[25]具有重要的生态学意义。Bergman 等^[18]指出,植物生物量模型的独立变量-植物生物量密度直接与植物群落的基本特征-地上生产力相关,因此,生物量模型是非常有价值的。

尽管,实验模型与机制模型的目标不同,然而,在实验研究中,可将二者结合。复合模型理论是建立实验模型的基础。虽一些生态学家^[10, 18, 24, 26]认为,植物生物量密度是植食性哺乳动物摄入率的有效预测者,但另有一些研究^[1, 27]却发现,植物生物量密度不能准确地预测动物的摄入率。两种对立的论点说明,只有检验调节动物摄入率的对偶机制,才能融合此 2 种论点。植物生物量相同的斑块可以由许多小植物或几个大植物来表示。尽管,此两种斑块的植物生物量相同,但植株大小及形状的差异使动物收获的口量不同,因而,引起摄入率的显著差异。在植物密集斑块,动物口量与植物生物量相关时,植物生物量是摄入率的有效预测者;在植物稀疏斑块,动物口量为一常数,以及植物密度波动时,植物生物量亦能有效地预测摄入率。但是,正如本文设计的苜蓿大叶片低密度及小叶片高密度斑块一样,当植物特征在叶片尺度上及斑块尺度上以相反的方向改变时,仅能以叶片生物量粗略地估计动物的摄入率。

与动物口量不同,功能变量植物生物量密度及植物密度与斑块的消耗直接相关。当斑块消耗时,植物生物量密度及植物密度均发生改变。由于根田鼠个体小,行为测定受观测者离观测箱距离的限制,叶片斑块的面积过大,不利于对目标个体觅食行为的测定,因此,本文未能处理斑块消耗对根田鼠觅食行为的作用。

尽管,在均质的环境条件下,采用植物单一功能变量植物生物量密度、植物密度或动物口量预测植食性哺乳动物的摄入率,既可靠又简便,但在异质性环境条件下,仅以植物单一变量不能准确地预测动物的功能反应(图1,图2)。本文研究结果揭示,根据调节植食性哺乳动物根田鼠摄入率的各种机制,可将功能反应分为不同类型^[1],其机制的性质则取决于环境中植物三维空间的异质性。

References:

- [1] Spalinger D E, Hoobs N T. Mechanisms of foraging in mammalian herbivores: new models of functional responses. *Animal Naturalist*, 1992, 140 (2): 325-348.
- [2] 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.
- [3] 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.
- [4] Tao S L, Liu J K, Du Y R, Li J N, Ma J B. 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.
- [5] Tao S L, Liu J K, Du Y R, Li J N, Ma J B. Functional response patterns of instantaneous intake rate for vole (*Microtus oeconomus*) to the set of plant availability variables. *Acta Theriologica Sinica*, 2002, 22 (1): 279-286.
- [6] Kolasa J, Rollo C D. Introduction. The heterogeneity of heterogeneity: a glossary//Kolasa J, Pickett S T A, eds. *Ecological heterogeneity*. New York: Academic Press, 1991. 1-23.
- [7] Hobbs N T, Baker D L, Bear G D, Bowden D C. Ungulate grazing in sagebrush grassland: mechanisms of resource competition. *Ecological Applications*, 1996, 6(1): 200-217.
- [8] Fortin D. The allometry of plant spacing that regulates food intake rate in mammalian herbivores. *Ecology*, 2006, 87(7):1861-1866.
- [9] 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.
- [10] Wickstrom M L, Robbins C T, Hansley T A, Spalinger D E, Parish S M. Food intake and foraging energetics of elk and mule deer. *Journal of Wildlife Management*, 1984, 48 (4): 1285-1301.
- [11] Lundberg P. Functional response of a small mammalian herbivore: the disc equation revisited. *Journal of Animal Ecology*, 1988, 57 (3): 999-1006.
- [12] Lundberg, P. Danell K. Functional response of browser: tree exploitation by moose. *Oikos*, 1990, 58 (3): 378-384.
- [13] Tao S L, Liu J K, Li J N. Tests of a model mechanism of functional response in mammalian herbivores foraging. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 11 (23): 2239-2245.
- [14] Ginnett T F, J A Dankosky, G Deo, M W. Demment. Patch depression in grazers: the roles of biomass distribution and residual stems. *Functional Ecology*, 1999, 13(1): 37-44.
- [15] Farnsworth K D, Illius A W. Large grazers back in the fold: generalizing the prey model to incorporate mammalian herbivores. *Functional Ecology*, 1996, 10(5): 678-680.
- [16] Clark P J, Evans F C. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology*, 1954, 35(4): 443-453.
- [17] Wilmschurst, J E, Fryxell J M, Hudson R J. Forage quality and patch choice by wapiti (*Cervus elaphus*). *Behavioral Ecology*, 1995, 6(2): 209-217.
- [18] Bergman C M, Fryxell J M, Gates C C. The effects of tissue complexity and sward height on the functional response of wood bison. *Functional Ecology*, 2000, 14(1): 61-69.
- [19] Kotliar, N B, Wiens J A. Multiple scales of patchiness and patch structure-a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos*, 1990, 59(2): 253-260.
- [20] Pastor J, Standke K, Farnsworth K, Moen R, Cohen Y. Further development of the Spalinger-Hobbs mechanistic foraging model for free-ranging moose. *Canadian Journal of Zoology*, 1999, 77(10): 1505-1512.
- [21] Hobbs N T, Swift D M. Grazing in herds: when are nutritional benefits realized?. *American Naturalist*, 1988, 131(5): 760-764.

- [22] Fryxell J M. Forage quality and aggregation by large herbivores. *American Naturalist*, 1991, 138(2): 478-498.
- [23] Hobbs N T. Linking energy balance to survival in mule deer: development and test of a simulation model. *Wildlife Monographs*, 1989, 53(2): 101.
- [24] Liu J K, Su J P, Liu W, Wang X, Nie H Y, Li Y M. Field experimental studies on the multifactorial hypothesis of population system regulation for small rodents: an analysis of effects of food availability and predation on population dynamics of root vole. *Acta Theriologica Sinica*, 1994, 14(2): 117-129.
- [25] Alden W G, Whittaker I A M. The determinants of herbage intake by grazing sheep: the inter-relationship of factors influencing herbage intake and availability. *Australian Journal of Agricultural Research*, 1970, 21(5): 755-766.
- [26] Spalinger D E, Hanley T A, Robbins C T. Analysis of the functional response in foraging in the sitka black-tailed deer. *Ecology*, 1988, 69(4): 1166-1175.
- [27] Gross J E, 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): 75-81.

参考文献:

- [4] 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): 297-380.
- [5] 陶双伦,刘季科,都玉蓉,李俊年,马建滨. 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): 20-38.
- [13] 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, 11(23): 2239-2245.
- [24] 刘季科,苏建平,刘伟,王溪,聂海燕,李玉敏. 小型啮齿动物种群系统调节复合因子理论的野外实验研究:食物可利用性和捕食对根田鼠种群动态作用的分析. *兽类学报* 1994, 14(2): 117-129.