

植食性哺乳动物能量收益函数模型的 预测性及适用性

陶双伦^{1,*}, 张伟华², 李俊年¹, 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. 曲阜师范学校, 山东曲阜 372100)

摘要:以东方田鼠喜食的白三叶叶片作为食物,在保持叶片生物量不变的条件下,改变叶片大小,配置东方田鼠觅食的各类食物大小异质斑块,测定东方田鼠觅食的行为。通过比较几种植食性哺乳动物能量收益函数模型的预测性,评价其适用性。结果发现,没有检测到东方田鼠食物摄入量动态呈 S 型能量收益函数增长。线性函数模型能准确地预测东方田鼠在中、小型食物斑块的停留时间;在大型食物斑块,尽管,分段线性函数及渐进函数均能很好地拟合东方田鼠的食物摄入量动态,但仅分段线性函数模型能准确地预测其停留时间。线性函数模型及分段线性函数模型是在功能反应机制模型-口量模型基础上建立的,反映了调节摄入率动态的机制,为机制性模型。因此,此 2 种模型是在口量及摄食站尺度上,探讨动物在食物斑块的能量收益动态及停留时间;而渐进函数模型及 S 型函数模型均为实验性模型,是在斑块尺度上预测动物能量收益动态及停留时间,未能反映动物摄入率动态,故其预测效果较差。由于此 4 种模型均未考虑动物在食物斑块搜寻食物及非觅食活动如警觉和逃跑等花费的时间,因而,限制了模型的广泛应用。建议,发展新的模型,促进觅食生态学斑块模型理论研究的深入发展。

关键词:植食性哺乳动物;能量收益函数;预测性;东方田鼠;停留时间

Assessment of validation and application of several models for energy gain function in mammalian herbivores

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

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

2 Qufu Normal College, Qufu, Shandong 372100, China

Abstract: In order to evaluate validation and application of energy gain functions in mammalian herbivores, the fresh clover (*Trifolium repens*) leaf was used as the food preferred by voles (*Microtus fortis*), and clover leaf patches were devised by maintaining leaf biomass constant and varying the leaf size for monitoring the vole's foraging behavior.

Sigmoid gain function was not detected in any patches. However, linear function models accurately predicted the vole's residence time in the small and medium food patches. Although piecewise linear and asymptotic models fitted to observed food intakes by the voles foraging in the large food patches, the former precisely predicted residence time of the voles foraging in these patches. The linear and piecewise linear models were all speculated to be developed on the basis of the bite model, a functional response model representing a mechanism for regulating intake rates, which was considered to be a mechanistic model. Therefore, the primary purpose of the linear and piecewise linear models was to interpret the relationship between energy gain and residence time. In contrast, the asymptotic and sigmoid models were primarily empirical, representing no mechanisms at all. They predicted energy gain and residence time in the patch scales, and did not interpret the dynamics of intake rates, so they failed to predict accurately. On the other hand, these 4 models all included non-foraging activity time such as vigilance and escape time, which broadly limited their applications. Therefore, novel models for predicting energy gain and residence time are urgently needed in foraging ecology of mammalian

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:2009-09-18; **修订日期:**2009-12-03

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

herbivores.

Key Words: mammalian herbivores; energy gain function; prediction; *Microtus fortis*; residence time

自然界,植食性哺乳动物对斑块状分布的食物的反应是觅食生态学理论的焦点之一。斑块模型边际值理论(marginal value theorem, MVT)^[1]预测,植食性哺乳动物在特定植物斑块的瞬时摄入率低于平均摄入率时,将离开斑块,转移至下一斑块。据此,生态学家相继在动物口量^[2-14]、摄食站^[9-10, 12, 15-19]及斑块^[1, 9, 12, 14, 18-20]3种空间尺度上,通过测定动物的觅食行为如摄入率^[1-13, 18-19]、最佳觅食口数^[15-17]、采食率^[12]及行走代价^[9],以及植物特征如植物生物量^[17, 19]及植物空间分布特征如动物对植物空间分布特征的反应^[9, 20-24],定性探讨了动物对食物斑块的选择及其在斑块停留的时间;亦有一些生态学家采用4种经典的能量收益函数模型线性函数^[13]、分段线性函数^[9]、渐进函数^[7]及S型函数^[11],定量预测了动物在植物斑块的能量收益动态和停留时间。这些工作的开展,为觅食生态学的深入发展奠定了基础。

然而,在植食性哺乳动物斑块模型 MVT 的定量研究中,一些学者由于未能明确 MVT 研究的尺度^[25],在能量收益函数模型参数测定上,以小空间尺度(如口量尺度)上的觅食行为参数估计大空间尺度(如斑块尺度)上的行为参数(动物瞬时摄入率的测定与运用);此外,一些学者在较长的时间尺度(如几 h 至几十 h)上测定动物在食物斑块停留的时间,未能重视非觅食活动如警觉、习惯性停留等所花费的时间对能量收益动态的作用^[24]。由于上述原因,致使动物在食物斑块停留时间的测定值与 MVT 的预测值很少一致^[26]。鉴于此,有必要对上述4中能量收益函数模型就其假设条件、机制、预测性及适用性进行分析和评价。

本文以栖息于洞庭湖区的植食性小型哺乳动物东方田鼠(*Microtus fortis*)为实验动物,在实验室条件下,调控白三叶(*Trifolium repens*)叶片大小和数量,建立东方田鼠食物斑块,通过测定动物在口量及摄食站尺度的觅食行为及过程,分析和评价上述4种能量收益函数模型的预测性和适用性,试图为开展植食性哺乳动物 MVT 的定量研究提供新的途径和方法。

1 材料与方法

供试的实验动物群体、食物斑块定义、行为观测装置、食物斑块配置、觅食行为参数定义、实验程序及觅食行为参数估计,已有报道^[27]。

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^[7, 9, 11, 13]。在植食性哺乳动物觅食生态学领域,以功能反应模型^[28-33]预测其瞬时摄入率动态:

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

式(1)中, I 为瞬时摄入率,单位时间动物摄入的食物量(g/min); S 为口量,动物通过1次和多次采食动作,经过连续咀嚼后,1次吞咽的食物量(g); $R_{\max}$ 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); $\bar{h}$ 为平均采食时间,动物平均采食每口食物花费的时间(min)。

自 Searle^[22]提出采用植株体积比例法测定植食性哺乳动物口量的方法后,为探讨动物觅食行为参数动态变化提供了依据。因此,以 R 代替 $R_{\max}$,以 h 代替 $\bar{h}$,式(1)则变为:

$$I = \frac{RS}{Rh + S} \quad \text{或} \quad I = \frac{S}{h + \frac{S}{R}} \quad (2)$$

式(2)中, R 为处理速率,单位时间动物处理食物的速率(g/min); h 为采食时间,动物采食每口食物花费的时间(min);其它参数定义同式(1)。式(2)中,调节 I 的参数包括 S 、 h 及 R 。根据 MVT 的预测^[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。生态学家依此建立的4种能量收益函数模型。

(1) 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^[13]。线性函数模型^[13] 为:

$$G = I \times T \quad (3)$$

转化形式后,

$$T = G / I \quad (4)$$

式(3)及式(4)中, I 为瞬时摄入率; G 为能量收益:动物在植物斑块觅食累计的食物摄入量(g); T 为停留时间:动物进入植物斑块开始觅食至离开斑块所花费的时间(min)。

(2) 分段线性函数模型 动物以水平方式觅食,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^[9]。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^[9]。分段线性能量收益函数模型^[9] 为:

$$G = \begin{cases} \beta_1 T & T \leq \tau \\ \beta_1 T + \beta_2 (T - \tau) & T > \tau \end{cases} \quad (5)$$

转化形式后,

$$T = \begin{cases} G / \beta_1 & T \leq \tau \\ (G + \beta_2 \tau) / (\beta_1 + \beta_2) & T > \tau \end{cases} \quad (6)$$

式(5)及式(6)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 减小小时的 T (min),其它参数定义见式(3)及式(4)。

(3) 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^[7]。非线性渐近能量收益函数模型^[7] 为:

$$G = \frac{\alpha \cdot T \cdot K}{\alpha \cdot T + K} \quad (7)$$

转化形式后,

$$T = \frac{GK}{\alpha(K - G)} \quad (8)$$

式(7)及式(8)中, α 为动物初始进入斑块时的 I (g/min), K 为斑块植物生物量,其它参数定义见(3)及式(4)。

(4) 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 的增大,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^[11]。S 型能量收益函数模型^[11] 为:

$$G = \frac{\alpha \cdot T^2 \cdot K}{\alpha \cdot T^2 + K} \quad (9)$$

转化形式后,

$$T = \sqrt{\frac{GK}{\alpha(K - G)}} \quad (10)$$

式(9)及式(10)参数定义同式(7)及式(8)。

采用 G 增大减速前的 I 均值估计式(5)和式(6)的 β_1 ,以 G 增大减速后的 I 均值估计式(5)及式(6)的 β_2 ;以实验个体采食第 1 口叶片的 I 的均值估计式(7)和式(8)及式(9)和式(10)的 α ;

采用非线性回归分析法,分析实验个体在各类食物斑块觅食的 G 与 T 的函数关系,建立东方田鼠能量收益函数模型;

采用线性回归分析法,分析比较实验个体在各类食物斑块停留时间的测定值与能量收益函数模型式(4)、式(6)、式(8)及式(10)预测值的差异显著性,评价该 4 种能量收益函数模型的预测性。

2 结果

2.1 东方田鼠食物摄入量与停留时间的关系

在 2mg 小型及 4mg 和 8mg 中型白三叶叶片食物斑块,实验个体摄入的食物量 G 随停留时间 T 的增大呈线性匀速增大(图 1a, b, c),表明二者的函数关系为线性函数(图 1a,2mg: $G = 30.48T, R^2 = 0.93$; 图 1b, 4mg: $G = 30.51T, R^2 = 0.91$; 图 1c,8mg: $G = 30.80T, R^2 = 0.89$)。 G 与 T 的线性回归均达到极显著水平 ($P < 0.01$)。

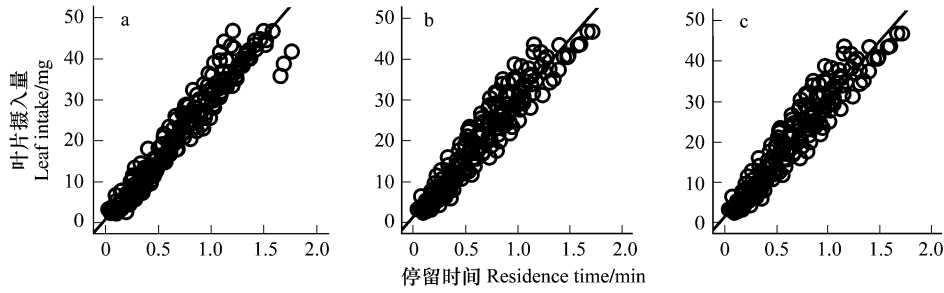


图1 小型及中型白三叶叶片斑块东方田鼠叶片摄入量与停留时间的线性回归分析

Fig.1 Linearly regressive relationship between leaf intake and residence time of *Microtus fortis* foraging in small and medium clover leaf patches

a 为 2 mg 叶片组成的斑块,b 为 4 mg 叶片组成的斑块,c 为 8 mg 叶片组成的斑块

在 16mg 和 24mg 大型叶片食物斑块,实验个体摄入的 G 随 T 增大呈减速增高趋势(图 2)。以式(5)及式(7)回归分析发现,实验个体 G 与 T 的分段线性回归及渐进回归均极显著 ($P < 0.01$),但渐进回归的拟合优度 R^2 明显 $>$ 分段线性回归的 R^2 (16mg: $R^2, 0.82 > 0.74$ 及 0.44 ; 24mg: $0.71 > 0.57$ 及 0.25) (表 1)。显示,渐进回归的拟合效果明显优于线性回归的。在所有食物斑块,没有检测到实验个体 G 的动态呈 S 型函数增长。

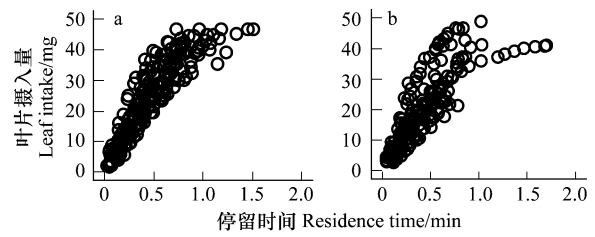


图2 大型白三叶叶片斑块东方田鼠叶片摄入量动态

Fig. 2 Dynamics of leaf intake by *Microtus fortis* foraging in large clover leaf patches

a 为 16mg 叶片组成的斑块,b 为 24mg 叶片组成的斑块

表1 大型白三叶叶片斑块东方田鼠叶片摄入量与停留时间的回归分析结果

Table 1 Regressive analyses of leaf intake and residence time of *Microtus fortis* foraging in large clover leaf patches

叶片大小/mg Leaf size	曲线估计 Curve estimation	停留时间/min Residence time	F	df	P	R^2	模型 Modle
16	分段线性	$\tau \leq 0.50$	354.00	1, 122	0.00	0.74	$G = 58.42T$
		$\tau > 0.50$	65.44	1, 84	0.00	0.44	$G = 19.78T + 20.69$
	渐进		928.42	1, 208	0.00	0.82	$G = \frac{5056.32T}{127.57T + 48}$
24	分段线性	$\tau \leq 0.50$	139.59	1, 105	0.00	0.57	$G = 52.85T$
		$\tau > 0.50$	22.04	1, 66	0.00	0.25	$G = 15.99T + 20.10$
	渐进		412.45	1, 173	0.00	0.71	$G = \frac{6123.36T}{127.57 + 48}$

2.2 东方田鼠能量收益函数模型预测性

在 2mg、4mg 及 8mg 白三叶叶片食物斑块,实验个体停留时间测定值与其线性函数模型(图 1)预测值的线性回归(图 3a,2mg: $y = 0.76x + 0.08, R^2 = 0.56$; 图 3b,4mg: $y = 0.66x + 0.25, R^2 = 0.64$; 图 3c,8mg:

$y = 0.40x + 0.32, R^2 = 0.54$) 均达到极显著的水平 ($P < 0.01$) (图 3), 表明, 在小型及中型白三叶叶片食物斑块, 东方田鼠食物摄入量线性模型 (图 1) 能很好地预测其在斑块停留的时间。

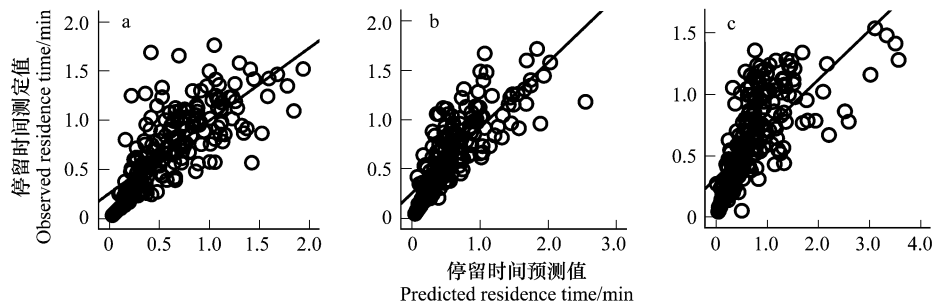


图 3 中、小型白三叶叶片斑块东方田鼠停留时间测定值与预测值的线性回归分析

Fig. 3 Linearly regressive relationship between observed and predicted residence time of *Microtus fortis* foraging in small and medium clover leaf patches

a 为 2mg 叶片组成的斑块, b 为 4mg 叶片组成的斑块, c 为 8mg 叶片组成的斑块

尽管, 实验个体在 16mg 及 24mg 叶片食物斑块停留时间测定值分别与分段线性函数及渐进函数 (表 2) 模型预测值的线性回归 (图 4a, 16mg: 与分段线性函数, $y = 1.26x - 0.07, R^2 = 0.71$; 图 4b, 16mg: 与渐进函数, $y = 0.04x + 0.39, R^2 = 0.41$; 图 4c, 24mg: 与分段线性函数, $y = 1.19x - 0.04, R^2 = 0.62$; 图 4d, 24mg: 与渐进函数, $y = 0.02x + 0.40, R^2 = 0.16$) 均达到极显著的水平 ($P < 0.01$) (图 4), 但停留时间测定值与分段线性函数模型预测值的拟合优度 R^2 (16mg: $R^2 = 0.71$; 24mg: $R^2 = 0.62$) 明显 $>$ 与渐进函数 (表 1) 预测值的 R^2 (16mg: $R^2 = 0.41$; 24mg: $R^2 = 0.16$) (图 4)。

就东方田鼠分段线性函数模型与渐进函数模型 (表 1) 停留时间预测值与测定值的比较发现, 在 16mg 和 24mg 叶片食物斑块, 采用分段线性函数模型 (表 1) 预测的停留时间值集中分布于 0—0.8min 之间, 在直线 $y = x$ 的附近, 说明分段线性函数模型预测的停留时间值与测定值较为近似 (图 4a, c); 以渐进函数模型 (表 1) 预测的停留时间值集中分布于 0—10min 之间, 其分布范围为停留时间测定值的近 10 倍 (图 4b, d), 其中, 个别值在 40min 附近, 为测定值的近 40 倍。显示, 渐进函数模型预测的停留时间值与测定值存在巨大差异 (图 4b, d)。

3 讨论

在小型及中型白三叶叶片食物斑块, 东方田鼠的食物摄入量与停留时间呈线性函数关系, 式 (4) 预测的停留时间与测定值非常近似 (图 3)。在大型叶片食物斑块, 尽管, 式 (5) 及式 (7) 均能很好地拟合东方田鼠食物摄入量动态, 但是, 采用式 (7) 拟合的拟合优度 R^2 明显地 $>$ 式 (5) 拟合的 R^2 。然而, 采用式 (8) 预测的停留时间与测定值差异巨大, 差异最大值接近 40 倍; 而采用式 (6) 预测的停留时间值则与测定值非常近似。究其

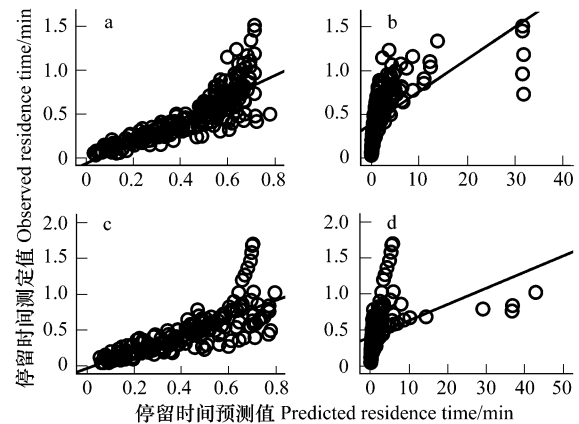


图 4 大型叶片斑块东方田鼠停留时间测定值与分段线性模型及渐进函数模型预测值的线性回归分析*

Fig. 4 Linearly regressive relationship between observed and predicted residence time by piecewise and asymptotic models for *Microtus fortis* foraging in large clover leaf patches

a 为 16mg 叶片组成的斑块, 东方田鼠停留时间测定值与分段线性函数模型预测值的线性回归分析; b 为 16mg 叶片组成的斑块, 停留时间测定值与渐进函数模型预测值的线性回归分析; c 为 24mg 叶片组成的斑块, 停留时间测定值与分段线性函数模型预测值的线性回归分析; d 为 24mg 叶片组成的斑块, 停留时间测定值与渐进函数模型预测值的线性回归分析

原因,本文认为,在大型叶片食物斑块,大部分实验个体以 5—10 口的采食动作摄入了摄食站部分叶片,而仅有 4 只实验个体以 11—18 口的采食动作,几乎摄入了摄食站所有叶片,在 G 随 T 增大进入减速期时(图 2),其仍滞留在摄食站进行采食活动。采用分段线性函数拟合实验个体采食的第 2 个阶段时,由于实验数据偏少,可能引起统计学误差,降低了模型的拟合优度。研究结果表明,线性函数模型及分段线性函数模型能准确地预测植食性哺乳动物在食物斑块停留的时间。

摄入率作为植食性哺乳动物在食物斑块停留时间的决定值,其动态变化制约着能量收益函数的型式^[7, 9, 11, 13]。因此,准确地测定和估计瞬时摄入率,对于有效预测动物在食物斑块停留的时间是至关重要的。在植食性哺乳动物觅食功能反应实验研究中,由于受植物大小调控的动物口量难以测定,生态学家通常以动物在特定食物斑块的平均口量估计式(2)的 S ,以最大处理速率 $R_{\max}$ 及平均采食时间 $\bar{h}$ 估计式(2)的 R 及 h ,未能真实地反映瞬时摄入率 I 的动态。本文采用 Searler 等^[26]估计动物口量的方法即以实验个体采食白三叶叶片大小的比例乘以叶片大小估计口量,能真实地反映 I 的动态。

在植食性哺乳动物 MVT 的研究中,已建立的能量收益函数模型是以口量模型为基础^[28],在口量及摄食站尺度上,探讨动物瞬时摄入率对能量收益函数型式及停留时间的作用^[25]。口量模型假设的基本条件为,可利用性植物分布密集时,植物大小通过调节动物的口量,调控其瞬时摄入率^[28];而可利用性植物分布稀疏时,动物瞬时摄入率则受植物密度调控或受口量与植物密度的共同调控,需采用植物密度模型及口量与植物密度复合模型预测瞬时摄入率^[33]。因此,要确定动物对食物斑块的选择及其在斑块的停留时间,首先要明晰所选择的功能反应模型的假设条件、以及研究对象的空间尺度^[24]。线性函数模型及分段线性函数模型以口量模型为基础,是在口量及摄食站尺度上建立的,而本文配置摄食站的白三叶叶片呈密集分布,符合口量模型假设的基本条件,此二种模型函数式(3)和式(4)及式(5)和式(6)反映了动物瞬时摄入率 I 与停留时间 T 的动态关系,因而该模型预测效果较好;而渐进函数模型则为实验性模型即非机制性模型,是在斑块尺度上建立的。该模型以动物初始进入食物斑块的瞬时摄入率 α 及斑块植物生物量密度 K 为参数(式(7)和式(8)),未能反映动物瞬时摄入率与停留时间的动态变化关系,因之,其预测效果较差。部分研究由于未能明晰研究对象的空间尺度,测定的各种觅食行为参数的空间尺度不尽相同,采用的能量收益函数模型亦不同,因而未能准确地预测动物在斑块停留的时间,同时,亦使部分研究结果间缺乏可比性。

根据构建植食性哺乳动物能量收益函数的口量模型,不难发现,动物在特定食物斑块的停留时间为其在斑块累计的采食时间 h 与处理时间 S/R 之和(式(2));若在植物稀疏斑块,则还应包括动物为搜寻食物而在植株间行走所累计花费的时间^[14, 21-22, 33]。实际上,动物在食物斑块花费的时间除了采食时间和处理时间即有效觅食时间外,还包括非觅食活动如警觉、习惯性停留等所花费的时间。当可利用性植物密集时,动物搜寻食物与采食和处理食物相互重叠^[28-32],因此,动物的有效觅食时间仅为采食和处理食物的时间,如本文测定的东方田鼠在摄食站的觅食时间。一些研究在较大的时间尺度上(如几小时到 24h)测定动物在食物斑块的停留时间,未能有效地排除非觅食活动所花费的时间,亦使停留时间测定值与模型预测值出现差异。Illius^[24]认为,测定动物觅食行为的时间尺度愈大,累计的有效觅食时间误差就越大,致使能量收益与停留时间的线性函数关系,在能量收益趋近于最大值时,逐渐转变为渐进函数关系。加之,动物初始进入斑块时,不同个体采食的口量差异巨大。若目标个体采用小口量采食,则瞬时摄入率较小,亦可能低于平均摄入率。据式(4),动物初始进入斑块的瞬时摄入率 α 与停留时间 T 成反比例关系。 α 较小时,则能显著地增大 T ;反之,则能显著地减小 T ,使 T 的测定值与模型预测值产生巨大差异。

植食性哺乳动物在食物斑块的能量收益为在各摄食站能量收益的累计值。假定动物在各摄食站花费的采食时间相同,无论其瞬时摄入率动态如何(因为动物初始进入斑块,通过行为调节适应第 1 个摄食站食物组成特征后,假定在以后各摄食站均能以最优口量及基本相同的采食口数采食,此已有一些野外实验证据^[9-10, 12, 15-19]),其在摄食站的能量收益应基本保持稳定。因此,在斑块尺度上,无论测定的时间尺度大小如何(如几分钟至几十小时),在不考虑食物斑块消耗对摄入率影响的条件下,动物的能量收益动态应呈线性函

数增长;而在考虑食物斑块消耗对摄入率影响时,动物在斑块尺度上进行先采食植被上层,后采食植被中、下层两个阶段的觅食活动^[9],因此,动物在斑块尺度的能量收益动态应呈分段线性函数增长;而在食物极度匮乏时如冬季及早春季节,由于食物短缺压力,迫使动物延长在食物斑块停留的时间,多次重复利用所选择的斑块^[23],因此,在斑块尺度上,动物的能量收益动态应呈渐进函数或 S 型函数增长。

与线性函数模型及分段线性函数模型比较,尽管,渐进函数模型预测停留时间的准确性较差(图 2),但各模型构建的目的不同,因而,探讨的论题亦不尽相同。线性函数模型与分段线性函数模型的目的在于解释调节植食性哺乳动物能量收益动态的机制,探讨动物觅食的生态学过程;而渐进函数模型和 S 型函数模型则为实验性模型,并非反映能量收益动态的机制。在特定条件下,由于渐进函数模型和 S 型函数模型的参数 α (式 7 及式 9)易于测定,大多数生态学家通常采用此 2 种模型预测动物在食物斑块的能量收益。此外,渐进函数模型及 S 型函数模型在斑块及景观等较高尺度上对于探讨植食性哺乳动物的集群动态与斑块选择^[34-35]、种间竞争以及个体生存与种群动态^[36-38]具有重要的生态学意义。

自然界,植食性哺乳动物觅食的环境极为复杂,所食的植物种类繁多,以及潜存的各种风险因子等,均影响动物在食物斑块的能量收益及停留时间。本文仅以植食性小型哺乳动物东方田鼠作为实验动物,在适口性较好的单一植物白三叶叶片食物斑块测定其觅食行为,可能会影响能量收益函数模型的预测效果。因此,建议发展新的能量收益函数模型,在多重空间尺度和不同时间尺度,以及在多种植物组成的食物斑块上进行深入地分析和探讨,促进植食性哺乳动物觅食生态学斑块模型 MVT 理论研究的深入发展。

References:

- [1] Charnov E L. Optimal foraging the Marginal Value Theorem. *Theoretical Population Biology*, 1976, 9 (2): 129-136.
- [2] Vivås H J, Saether B E. Interactions between a generalist herbivore, the moose *Alces alces*, and its food resources: an experimental study of winter foraging behaviour in relation to browse availability. *Journal of Animal Ecology*, 1987, 56 (2): 509-520.
- [3] Sinclair A R E, Krebs C J, Smith J N M, Bowtin S. Population of snowshoe hares III. Nutrition, plant secondary compounds and food limitation. *Journal of Animal Ecology*, 1988, 57 (3): 787-806.
- [4] Ungar E D, Ravid N. Bite horizons and dimensions for cattle grazing herbage to high levels of depletion. *Grass and Forage Science*, 1999, 54 (4): 357-364.
- [5] Andersen R, Saether B E. Functional response during winter of a herbivore, the moose, in relation to age and size. *Ecology*, 1992, 73 (2): 542-550.
- [6] Shipley L A, 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 (9): 1743-1752.
- [7] Laca E A, Distel A, Griggs T C, Demment M W. Effects of canopy structure on patch depression by grazers. *Ecology*, 1994, 75 (3): 706-716.
- [8] Laca E A, Ungar E D, Demment M W. Mechanisms of handling time and intake rate of a large mammalian grazer. *Applied Animal Behaviour Science*, 1994, 39 (1): 3-19.
- [9] 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.
- [10] Shipley L A, Blomquist S, Danell K. Diet choices made by free-ranging moose in northern Sweden in relation to plant distribution, chemistry and morphology. *Canadian Journal of Zoology*, 1998, 76 (9): 1722-1733.
- [11] 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.
- [12] Shipley L A, Illius A W, Danell K, Spalinger D E, Illius A W. Predicting bite size selection of mammalian herbivores: a test of general model of diet optimization. *Oikos*, 1999, 84 (1): 55-68.
- [13] Illius A W, Duncan P, Richard C, Richard C, Mesochina P. Mechanisms of functional response and resource exploitation in browsing roe deer. *Journal of Animal Ecology*, 2002, 71 (5): 723-734.
- [14] 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.
- [15] 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.
- [16] Roguet C, Prache S, Petit M. Feeding station behaviour of ewes in response to forage availability and sward phenological stage. *Applied Animal Behaviour Science*, 1998, 56 (24): 187-201.
- [17] Jiang Z, Hudson R J. Optimal grazing of wapiti *Cervus elaphus* on grassland patch and feeding station departure rules. *Evolutionary Ecology*, 1993,

- 7 (5): 488-498.
- [18] Laca E A, Distel R A, Griggs T C, Dement M W. Field test of optimal foraging with cattle: the marginal value theorem and utilisation. In: Successfully Predicts Patch Selection Proc. New Zealand and Queensland: XVII Int. Grassland Congress, 1993, 709-710.
- [19] Distel R A, Laca E A, Griggs T C, Demment M W. Patch selection by cattle: maximization of intake rate in horizontally heterogeneous pastures. Applied Animal Behaviour Science, 1995, 45 (1): 11-21.
- [20] Ward D, Saltz D. Foraging at different spatial scales: Dorcas gazelles foraging for lilies in the Negev Desert. Ecology, 1994, 75 (1): 48-58.
- [21] Fortin D. The allometry of plant spacing that regulates food intake rate in mammalian herbivores. Ecology, 2006, 87: (7): 1861-1866.
- [22] 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.
- [23] 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.
- [24] Illius A W. Methodological problems with estimating patch depression during resource depletion. Oikos, 2002, 98 (3): 558-559.
- [25] 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.
- [26] 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.
- [27] Tao S L, Zhang W H, Li J N, He L, Yang X F. Validation of the mechanism for decelerating energy gains in mammalian herbivores. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30(18): 4839-4847.
- [28] Spalinger D E, Hobbs N T. Mechanisms of foraging in mammalian herbivores: new models of functional response. American Naturalist, 1992, 140 (2): 325-348.
- [29] 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.
- [30] Gross J E, Shipley L A, Hobbs N T, Spalinger D E, Wunder B A. Functional response of herbivores in food-concentrated patches: tests of a mechanistic model. Ecology, 1993, 74 (3): 778-791.
- [31] Tao S L, Liu J K, Li J N, Du Y R, 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): 279-286.
- [32] Tao S L, Liu J K and Li J N. Tests of a model mechanism of functional response in mammalian herbivores foraging. Acta Ecologica Sinica, 2003, 11 (23): 2239-2245.
- [33] Hobbs N T, Gross J E, Shipley L A, Spalinger D E, Wunder B A. Herbivore functional response in heterogeneous environments: A contest among models. Ecology, 2003, 84 (3): 666-681.
- [34] Wilmschurst J E, Fryxell J M, Hudson R J. Forage quality and patch choice by wapiti (*Cervus elaphus*). Behaviour Ecology, 1995, 6 (2): 209-217.
- [35] Wilmschurst 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.
- [36] Hobbs N T, Swift D M. Grazing in herds: when are nutritional benefits realized?. American Naturalist, 1988, 131 (5): 760-764.
- [37] Liu J K, Su J P, Liu W, Wang X. 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.
- [38] Wilmschurst J E, Fryxell J M, Bergman C M. The allometry of patch selection in ruminants. Proceedings of the Royal Society of London B, 2000, 267 (1441): 345-349.

参考文献:

- [27] 陶双伦, 张伟华, 李俊年, 何岚, 杨锡福. 植食性哺乳动物能量收益增长减速机制的检验. 生态学报, 2010, 30(18): 4839-4847.
- [31] 陶双伦, 刘季科, 李俊年, 都玉蓉, 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.
- [32] 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.
- [37] 刘季科, 苏建平, 刘伟, 王溪. 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.