

植食性小哺乳类营养生态学的研究*

I. 根田鼠和甘肃鼠兔的食物选择及资源利用模式**

刘季科 王 溪 刘 伟

(中国科学院西北高原生物研究所)

摘 要

本文采用食物选择试验和饲料可利用性测定,研究了根田鼠(*Microtus oeconomus*)和甘肃鼠兔(*Ochotona cansus*)食物选择和资源利用的模式。根田鼠主要选食单子叶植物叶片,甘肃鼠兔则主要选食双子叶植物叶片。食物组成与饲料可利用性的比较分析,显示出两种鼠对食物项目的强烈选择。根田鼠优先选择的食物项目为垂穗披碱草(*Elymus nutans*),甘肃鼠兔的主要食物项目为雪白委陵菜(*Potentilla nivea*)和垂穗披碱草。两种鼠食物组成的相似性、食物生态位宽度(β_i)及食物重叠(γ_{ik})随月份而异。两种鼠食物生态位重叠与种间竞争,及较高的生态位重叠与种间个体的相互作用存在不等同现象。其研究结果,验证了下述假设:栖息于同一生境的一对植食性小哺乳类具有不同的食物选择及资源利用模式;食物资源利用的生态时间竞争和共存是植食性小哺乳类类兔群的主要生态特征。

关键词: 植食性小哺乳类; 营养生态学; 根田鼠; 甘肃鼠兔; 食物选择; 资源利用; 类兔群

哺乳动物食物模式的种间、时间及空间异质性,是营养生态学的重要研究内容,为生态学家所重视。植食性小哺乳类食物模式研究得较为充分者,当推田鼠亚科(*Microtinae*)啮齿动物(Batzli, 1985)。

根田鼠和甘肃鼠兔是高寒草甸地区常见的植食性动物,均栖息于金露梅(*Potentilla fruticosa*)灌丛(刘季科等, 1982)。对它们食物选择的研究,是探讨其营养生态特征及最佳觅食(optimal foraging)的基础。

有关根田鼠的食物选择及食物资源利用虽有报道(Tast, 1974; Batzli 和 Jung, 1980),但与本文的研究地区不同;甘肃鼠兔的此类研究尚乏报道。本文主要报道上述两种动物的食物组成、食物项目的选择指数及食物重叠(dietary overlap),并分析二者对

* 国家自然科学基金及中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站基金资助项目。

** 承蒙夏武平教授、孙儒泳教授、美国伊利诺大学 G. O. Batzli 教授的热情鼓励和支持; 王启基和张蕴青同志协助鉴定食物项目,并提供有关植物群落资料; 青海畜牧兽医学院草原系学生李占文、张捷、任万明参加部分野外工作, 谨此, 一并致谢。

食物资源利用的潜在竞争 (potential competition) 和共存 (coexistence), 目的在于检验下述假设: 栖息同一生境的一对小哺乳类具有不同的食物选择及资源利用模式; 食物资源利用的生态时间 (ecological time) 竞争 (competition) 和共存是植食性小哺乳类类群的重要生态特征之一。

材料与方 法

本项工作于 1989 年 5—9 月, 在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站地区进行。研究样区设在金露梅灌丛。工作内容为食物选择试验及饲料可利用性 (forage availability) 测定, 均由专人操作。

供食物选择试验的根田鼠和甘肃鼠兔, 采用小型捕鼠笼捕自金露梅灌丛, 并在室内笼养 2—3 天, 选择健康的成年个体 (根田鼠, 雄性 $\geq 26\text{g}$, 雌性 $\geq 24\text{g}$; 甘肃鼠兔, 雄性 $\geq 45\text{g}$, 雌性 $\geq 40\text{g}$) 作为试验动物。采用扣笼观察法测定动物采食的植物种类、部位及频次。扣笼以 $0.5 \times 0.5\text{cm}^2$ 网格的铁丝网片构成, 面积为 0.5m^2 ($1.0 \times 0.5\text{m}^2$)。试验样方随机设在研究样区的中部, 每只试验动物观测 2.5 小时。根据每只试验动物对种植物的采食频次估计其食物百分组成 (percent composition of diet)。而每种选食植物在食物组成中的比例则为食物项目比例 (proportion of food item)。

为获得饲料可利用性参数, 于 7—8 月, 在每一选食试验样方附近选取 0.25m^2 ($0.50 \times 0.50\text{m}^2$) 的样方, 测定各种植物地上部分现存生物量。所测各种生物量样本均在 80°C 烘箱烘至恒重, 并估计每一食物项目生物量占各种生物量总和的比例, 即可利用饲料比例 (proportion of available forage)。

按照 Batzli 和 Jung (1980) 介绍的食物选择 (food preference) 测定方法, 估计动物对食物项目的选择指数 (preference index, PI)。若动物对食物项目具有恒定的选择, 那么, 食物项目在食物组成中的比例与食物项目生物量在植物群落总生物量中的比例呈正的线性相关关系。在动物对食物为正的或负的选择时, 则有一条通过两个变量的散点与坐标原点之间的回归线, 其计算的线性回归系数为选择指数 PI 。在此, $PI = \text{食物比例} / \text{可利用饲料比例}$ 。若动物对食物项目为正选择, $PI > 1$; 若为负选择, $PI < 1$; 若对食物选择的比例与饲料的可利用比例相同时, 则 $PI = 1$; 反之, 当选择随饲料可利用性呈无规律地变化或持续降低时, 两个变量之间存在的相关及其回归系数均不显著。并以 Hobbs 和 Bowden (1982) 的程序计算 PI 的 95% 置信区间。

应用相似性指数 (index of similarity) R_o 对两个种不同个体的食物组成进行成对比较, 相似性指数 R_o 的计算公式为:

$$R_o = \frac{\sum (x_i + y_i) \ln (x_i + y_i) - \sum x_i \ln x_i - \sum y_i \ln y_i}{(X + Y) \ln (X + Y) - X \ln X - Y \ln Y} \quad (\text{Horn, 1966})$$

式中, x_i 为食物项目 i 在一个体食物组成的比例, y_i 为食物项目 i 在另一个体食物组成的比例; $X = \sum x_i$, $Y = \sum y_i$; \ln 是以 e 为底的对数值。相似性指数 R_o 为加权形式, 它能准确地对样本的比例组成进行加权比较, R_o 的计算值介于 0—1, 其最大值表示两个样本完全相似。因之, 适用于对同一生境两种动物食物组成的定量比较。

为进一步估计不同时期每一个体与所有其它个体食物组成的相对相似程度, 将成对比较计算的相似性指数 R_o 排列成三角矩阵, 采用 Sneath 和 Sokal (1973) 的聚类分析, 将该矩阵中最大的相似性指数以非加权对群 (unweighted pair group) 法逐级进行归类, 聚类结果以树状图描述之。

在动物营养生态学研究中, 同一生境的几种动物或不同个体对食物资源共同利用的指标为生态位重叠 (niche overlap), 它表明不同种类或不同个体对食物资源利用的潜在竞争 (French, 1985)。在本项研究中, 食物资源的范围定义为两种鼠全部试验个体选食植物的最大种数。由于随机取样, 植物种类分布的不均匀性, 使生态位重叠的分析产生一定误差。为校正资源位的偏差, 以及试验样本的生态学非线性 (ecological nonlinearity), 在生态位重叠分析中, 根据每种植物被动物采食的频次, 采用 Colwell 和 Futuyama (1971) 的加权比例重叠 (weighted proportional overlap) 算法, 估计生

态位重叠指数 ν_{ih} 。 ν_{ih} 的计算方程为:

$$Y_{ih} = \frac{1}{2 \log 2} \sum_j d_j k [I(P^*_{ij}) + I(P^*_{hj}) - I(t^*_i)]$$

方程中, d_j 为资源位 j 的相对加权因子 (relative weighting factor), k 个资源位为扩展矩阵中 $d_j k$ 的倍数, $P^*_{ij} = N_{ij}/Y^*_i$, 即与资源位 j 有关种 i 的比例; Y^*_i 为扩展矩阵种 i 的总个体数, N_{ij} 为初始矩阵种 i 在资源位 j 的丰富度; 相应地, $P^*_{hj} = N_{hj}/Y^*_h$; $t^*_i = P^*_{ij} + P^*_{hj}$ 。

不同时期, 每一个体生态位宽度值 β_i 的计算公式如次,

$$\beta_i = -\frac{k}{\ln k} \sum_j d_j (P^*_{ij} \ln P^*_{ij})$$

式中, β_i 为每一样本的食物生态位宽度, 当 β_i 值较高时, 表示在食物中出现的植物种数较多, 亦即对总资源的利用比较大。参数 k, d_j, P^*_{ij} 的定义分别与生态位重叠计算方程中有关参数相应一致。

结 果

(一) 食物组成及食物项目

研究时期, 组成两种鼠食物的主要类群不同。根田鼠选食单子叶植物 (55.65%) 多于双子叶植物 (44.35%), 而甘肃鼠兔选食双子叶植物 (83.01%) 则明显地多于单子叶植物 (16.99%)。

如图 1 所示, 在根田鼠和甘肃鼠兔的食物组成中, 主要食物类群的配置具有明显的月份变化。根田鼠除 5 月单子叶植物叶片在食物组成的比例 (40.51%) 低于双子叶植物叶片的比例 (59.49%) ($x^2_{5月} = 50.56, df = 5, P < 0.001$) 外, 其它月份单子叶植物叶片比例均显著地高于双子叶植物叶片 ($x^2_{6月} = 24.10, df = 5, P < 0.001$; $x^2_{7月} = 13.90, df = 3, 0.01 > P > 0.001, x^2_{8月} = 14.77, df = 1, P < 0.001$; $x^2_{9月} = 63.64, df = 2, P < 0.001$); 而甘肃鼠兔则相反, 每月食物组成中双子叶植物叶片的比例均显著地高于单子叶植物叶片 ($x^2_{6月} = 31.65, df = 4, P < 0.001$; $x^2_{7月} = 9.53, df = 3, 0.02 < P < 0.05$; $x^2_{8月} = 44.94, df = 1, P < 0.001$; $x^2_{9月} = 44.41, df = 1, P < 0.001$)。根田鼠 9 月食物组成中, 单子叶植物叶片的比例最高 (71.39%), 次为 6 月 (58.79%); 甘肃鼠兔 7 月食物组成中双子叶植物叶片比例最高 (91.09%), 次为 8 月 (83.52%)。两种鼠仅在个别月份选食少量的植物根、茎、花及种子或果实, 因之, 在食物组成中的比例均很低。而对昆虫类则未见选食。

根田鼠和甘肃鼠兔食物组成中各种植物的比例随月份而异 (表 1)。根田鼠在 5 月选食的主要植物为高山唐松草 (*Thalictrum alpinum*) 及垂穗披碱草; 6 月主要选食垂穗披碱草、高山唐松草、黑褐苔草 (*Carex atro-fusca*) 及二柱头蘆草 (*Scirpus distigmaticus*); 7 月为高山唐松草、垂穗披碱草及线叶嵩草 (*Kobresia capillifolia*); 8 月选食的主要植物为垂穗披碱草、黑褐苔草、蒙古蒲公英 (*Taraxacum mongolicum*) 及多枝黄芪 (*Astragalus polycladus*); 9 月则主要选食二柱头蘆草、垂穗披碱草、矮嵩草 (*K. humilis*)。甘肃鼠兔在 6 月选食的植物主要为雪白委陵菜、多枝黄芪及垂穗披碱草; 7 月为雪白委陵菜, 甘肃马先蒿 (*Pedicularis kansuensis*), 高山唐松草及钝叶银莲花 (*Anemone obtusiloba*); 8 月主要选食蒙古蒲公英、雪白委陵菜、高山唐松草及垂穗披碱草; 9 月则主要选食青海凤毛菊 (*Saussurea kokonorensis*), 线叶嵩草、雪白委陵菜及

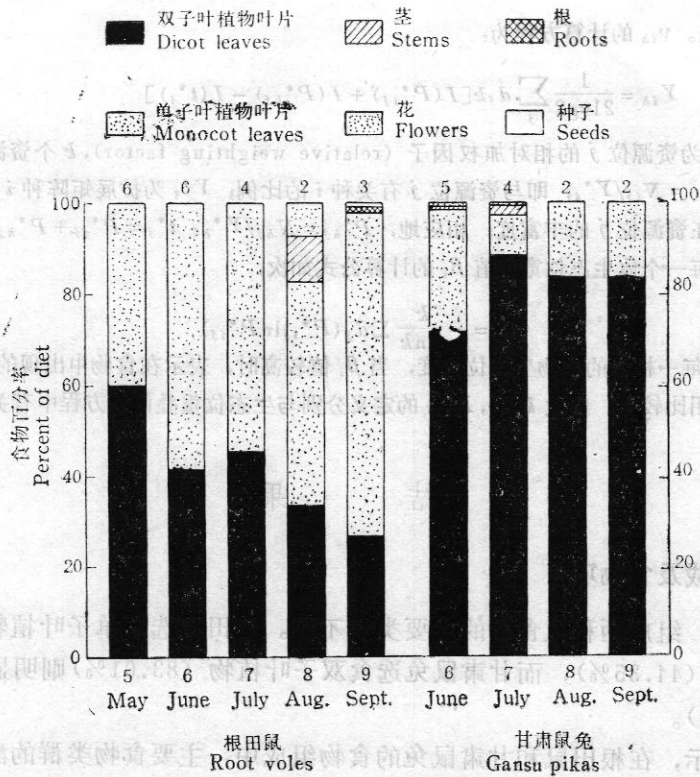


图1 根田鼠和甘肃鼠兔主要食物类群的配置
* 每柱状图顶部数字表示样本数

Fig. 1 Distributions of major food groups in the diets for root voles and Gansu pikas.
*Number over bars indicates sample sizes.

表1 根田鼠和甘肃鼠兔食物中各种植物的百分率

Table 1 Percentage of root vole and Gansu pika diets contributed by plants.

植物种类及部位 Plant species and part	根田鼠 Root voles					甘肃鼠兔 Gansu pikas			
	5 May	6 June	7 July	8 Aug.	9 Sept.	6 June	7 July	8 Aug.	9 Sep.
样本数 Sample sizes	6	6	4	2	3	5	4	2	2
双子叶植物 Dicotyledons									
叶 Leavs									
高山蓼 <i>Polygonum alpinum</i>	1.38	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
钝叶银莲花 <i>Anemone obtusiloba</i>	0.00	0.00	4.60	0.00	0.79	8.14	10.07	2.20	0.00
三裂叶碱毛茛 <i>Halerpestes tricuspis</i>	3.32	1.61	0.00	3.84	0.00	0.00	1.15	0.00	0.00
雅毛茛 <i>Ranunculus pulchellus</i>	2.42	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

植物种类及部位 Plant species and part	根 田 鼠 Root voles					甘肃鼠兔 Gansu pikas			
	5 May	6 June	7 July	8 Aug.	9 Sept.	6 June	7 July	8 Aug.	9 Sept.
高山唐松草 <i>Thalictrum alpinum</i>	29.60	28.57	31.13	3.85	3.38	6.80	16.47	15.38	1.11
金露梅 <i>Potentilla fruticosa</i>	2.00	0.27	0.42	0.00	0.00	1.58	0.00	0.00	0.00
鹅绒委陵菜 <i>P. asserina</i>	1.52	1.89	0.00	10.17	0.00	1.91	0.00	0.00	0.00
雪白委陵菜 <i>P. nivea</i>	0.00	0.11	0.00	0.00	3.53	20.54	19.78	24.18	13.33
多枝黄芪 <i>Astragalus polycladus</i>	0.00	3.23	0.00	10.37	1.79	14.85	4.15	0.00	0.00
异叶米口袋 <i>Gueldenstaedtia diversifolia</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	1.59	0.00	8.24	9.89	13.33
黄花棘豆 <i>Oxytropis ochrocephala</i>	0.00	0.00	1.46	0.00	1.59	0.06	0.00	4.40	2.22
甘青老鹳草 <i>Geranium pylzowianum</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2.10	0.00
西伯利亚报春 <i>Primula sibirica</i>	7.85	0.52	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
线叶龙胆 <i>Gentiana farreri</i>	0.21	1.48	0.00	0.00	1.05	0.31	0.00	0.00	0.00
鳞叶龙胆 <i>G. squarrosa</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	3.50	0.00	0.00
麻花苻 <i>G. straminea</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.31	0.00	11.11
兰石草 <i>Lancea tibetica</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	6.35	1.72	0.00	0.00	6.67
甘肃马先蒿 <i>Pedicularis kansuensis</i>	0.52	0.00	0.00	0.64	0.00	6.38	15.34	0.00	0.00
柔软紫菀 <i>Aster flaccidus</i>	0.00	0.00	0.00	0.64	6.36	1.56	0.00	0.00	0.00
矮火绒草 <i>Leontopodium nanum</i>	1.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.78	0.00	0.00	0.00
大通风毛菊 <i>Saussurea katochaete</i>	4.11	2.65	0.49	0.00	1.54	0.00	0.00	0.00	0.00
青海风毛菊 <i>S. kokonorensis</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	1.95	0.00	0.00	0.00	30.00
美丽风毛菊 <i>S. superba</i>	2.57	2.62	0.63	1.14	0.00	0.00	2.30	0.00	3.33
蒙古蒲公英 <i>Taraxacum mongolicum</i>	0.00	0.00	5.10	2.57	0.00	7.94	5.36	25.27	1.11
小米草 <i>Euphrasia tatarica</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.81	0.00	0.00
根 Roots	0.00	0.00	0.00	0.00	1.27	0.00	0.00	0.00	0.00
茎 Stems	0.00	0.00	0.00	9.84	0.00	0.18	2.23	0.00	0.00

续表 1

植物种类及部位 Plant species and part	根 田 鼠 Root voles					甘 肃 鼠 兔 Gansu pikas			
	5 May	6 June	7 July	8 Aug.	9 Sept.	6 June	7 July	8 Aug.	9 Sept.
花 Flowers	0.00	0.00	0.00	7.38	0.00	0.18	0.74	0.00	0.00
种 子 Seeds	0.00	0.00	0.00	0.00	1.01	0.00	0.00	0.00	0.00
单子叶植物 Monocotyledons									
叶 Leaves									
垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i>	27.75	29.94	21.08	36.05	14.86	14.14	6.58	15.38	11.11
碱异燕麦 <i>Helictotrichon tibeticum</i>	0.00	0.00	0.00	0.64	0.00	0.22	0.00	0.00	0.00
早熟禾 <i>Poa alpigena</i>	2.89	2.51	0.17	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
异 针 茅 <i>Stipa aliena</i>	1.71	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
黑褐苔草 <i>Carex atro-fusca</i>	2.52	12.87	2.23	15.65	1.36	0.00	0.00	0.00	0.00
线叶嵩草 <i>Kobresia capillifolia</i>	0.00	0.00	17.57	0.00	7.94	6.00	0.00	1.10	15.56
矮 嵩 草 <i>K. humilis</i>	2.33	1.55	4.80	0.00	11.48	0.00	0.00	0.00	0.00
二柱头薹草 <i>Scirpus distigmaticus</i>	4.46	10.07	8.17	0.00	16.80	5.03	2.31	0.00	1.11
高原马兰 <i>Iris potaninii</i>	1.89	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
根 Roots	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
茎 Stems	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.47	0.00	0.00	0.00
花 Flowers	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.01	0.00	0.00	0.00
种 子 Seeds	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

异叶米口袋 (*Gueldenstaedtia diversifolia*)。

尽管两种鼠各月选食的植物各异,但对特定植物则有较为恒定的选食。从表 1 可知,根田鼠各月均选食较多的垂穗披碱草,甘肃鼠兔各月选食较多的植物为雪白委陵菜。从整体看,两种鼠均很少选食或不选食在植物群落占优势的金露梅灌木。

(二) 食物组成相似性的聚类分析

根田鼠 21 只 (雄 7、雌 14) 和甘肃鼠兔 11 只 (雄 6、雌 5) 个体之间,食物组成相似性的聚类结果 (图 2) 表明种内个体及种间食物组成及资源利用的相似程度。

在全部个体的聚类中,同种个体间食物组成的聚类系数,具有明显的月份变化。根

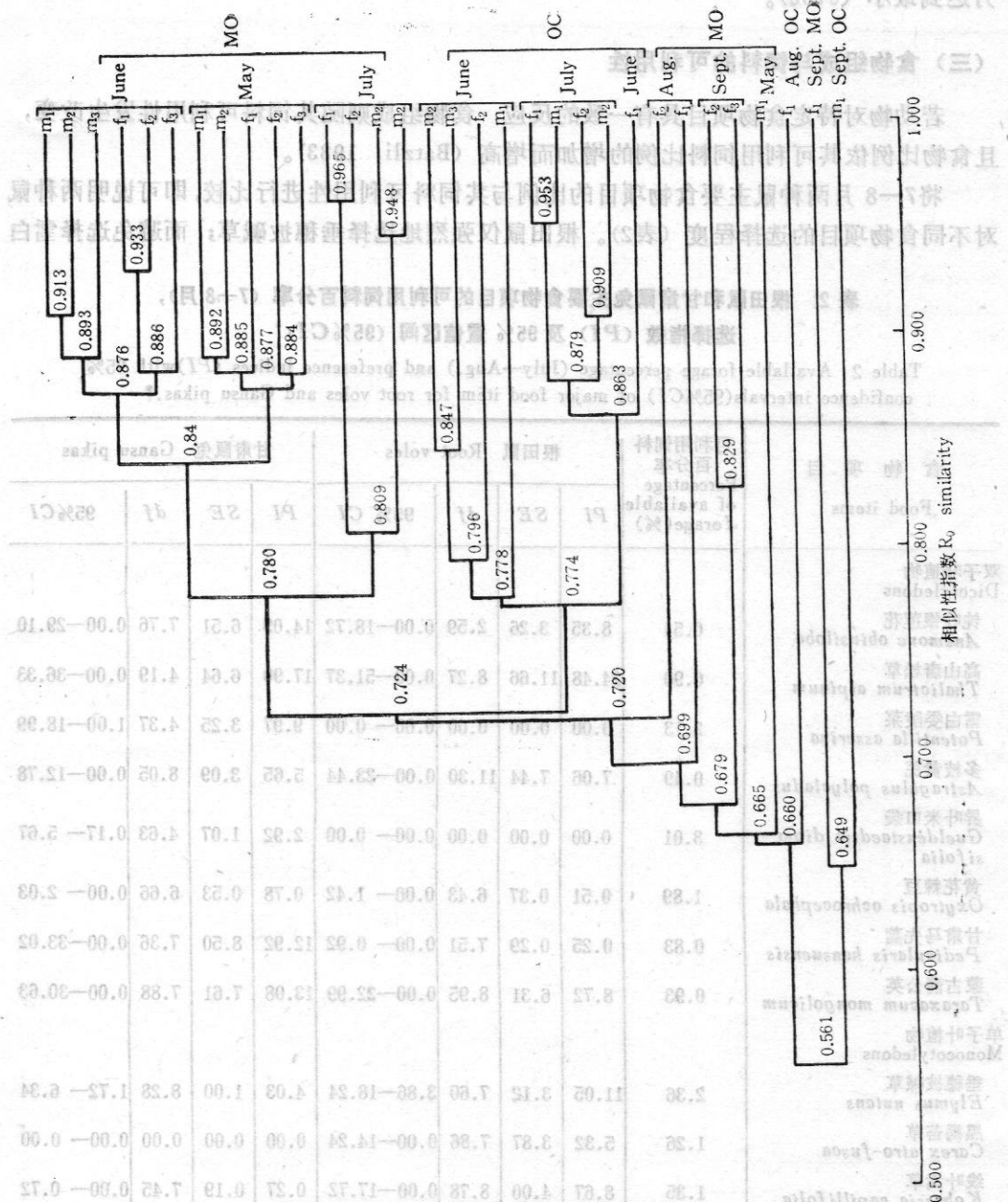


图2 根田鼠和甘肃鼠兔食物组成聚类分析树状图
 Fig. 2 Dendrogram resulting from cluster analysis of the diet composition for root voles and Gansu pikas.

田鼠者，5月及6月的聚类系数均为0.88，且最大；次为9月（0.83），7月最小（0.81）。甘肃鼠兔者，6月的聚类系数（0.78）明显小于7月（0.86）。5—7月两种鼠种内个体的聚类系数相近，分别为0.78及0.77。

如图2所示，种间食物组成聚类的相似性系数亦随月份有所差异，且明显小于同一时期种内个体的聚类系数。5—7月种间共同的聚类系数（0.72）大于其它月份，且在9

月达到最小 (0.65)。

(三) 食物组成与饲料的可利用性

若动物对特定食物项目具有一致的反应, 食物组成则随其饲料可利用性发生改变, 且食物比例依其可利用饲料比例的增加而增高 (Batzli, 1983)。

将7—8月两种鼠主要食物项目的比例与其饲料可利用性进行比较, 即可说明两种鼠对不同食物项目的选择程度 (表2)。根田鼠仅强烈地选择垂穗披碱草; 而避免选择雪白

表2 根田鼠和甘肃鼠兔主要食物项目的可利用饲料百分率 (7—8月),
选择指数 (PI) 及 95% 置信区间 (95% CI)*

Table 2 Available forage percentage (July—Aug.) and preference indices (PI) with 95% confidence intervals (95% CI) of major food item for root voles and Gansu pikas.*

食物项目 Food items	可利用饲料百分率 Percentage of available forage (%)	根田鼠 Root voles				甘肃鼠兔 Gansu pikas			
		PI	SE	df	95% CI	PI	SE	df	95% CI
双子叶植物 Dicotyledons									
钝叶银莲花 <i>Anemone obtusiloba</i>	0.54	8.35	3.26	2.59	0.00—18.72	14.09	6.51	7.76	0.00—29.10
高山唐松草 <i>Thalictrum alpinum</i>	0.90	24.48	11.66	8.27	0.00—51.37	17.90	6.64	4.19	0.00—36.33
雪白委陵菜 <i>Potentilla asserina</i>	2.13	0.00	0.00	0.00	0.00—0.00	9.97	3.25	4.37	1.00—18.99
多枝黄芪 <i>Astragalus polycladus</i>	0.49	7.06	7.44	11.30	0.00—23.44	5.65	3.09	8.05	0.00—12.78
异叶米口袋 <i>Gueldenstaedtia diversifolia</i>	3.01	0.00	0.00	0.00	0.00—0.00	2.92	1.07	4.63	0.17—5.67
黄花棘豆 <i>Oxytropis ochrocephala</i>	1.89	0.51	0.37	6.43	0.00—1.42	0.78	0.53	6.66	0.00—2.03
甘肃马先蒿 <i>Pedicularis kansuensis</i>	0.83	0.25	0.29	7.51	0.00—0.92	12.92	8.50	7.36	0.00—33.02
蒙古蒲公英 <i>Taraxacum mongolicum</i>	0.93	8.72	6.31	8.95	0.00—22.99	13.08	7.61	7.88	0.00—30.63
单子叶植物 Monocotyledons									
垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i>	2.36	11.05	3.12	7.60	3.86—18.24	4.03	1.00	8.28	1.72—6.34
黑褐苔草 <i>Carex atro-fusca</i>	1.26	5.32	3.87	7.86	0.00—14.24	0.00	0.00	0.00	0.00—0.00
线叶嵩草 <i>Kobresia capillifolia</i>	1.35	8.67	4.00	8.78	0.00—17.72	0.27	0.19	7.45	0.00—0.72
矮嵩草 <i>K. humilis</i>	3.10	1.15	0.63	8.22	0.00—2.60	0.00	0.00	0.00	0.00—0.00
二柱头薹草 <i>Scirpus distigmaticus</i>	6.25	0.93	0.47	8.14	0.00—2.01	0.25	0.17	6.70	0.00—0.65

$$* SE(PI) = \sqrt{\frac{1}{y^2} \left[\frac{n_x^2}{n_x} + (PI) \frac{S_y^2}{n_y} \right]}, \quad df = \frac{\left[\frac{S_x^2}{n_x} + (PI) \frac{S_y^2}{n_y} \right]}{\left(\frac{S_x^2}{n_x} \right)^2 + \left(\frac{(PI) S_y^2}{n_y} \right)^2}$$

$$CI = PI \pm t(df/2) SE(PI)$$

委陵菜、异叶米口袋、甘肃马先蒿、黄花棘豆及二柱头蕨草；尽管高山唐松草、蒙古蒲公英、钝叶银莲花、线叶嵩草、多枝黄芪、黑褐苔草及矮嵩草有较高的 PI 值，但这些食物项目在食物组成的比例很不规律，或由于取样误差，导致它们的 PI 值具有较大的置信区间。因之，这些食物项目 PI 95% 置信区间的下限大于1不显著。甘肃鼠兔强烈选择的食物项目亦为垂穗披碱草，次为雪白委陵菜；对黑褐苔草、矮嵩草、二柱头蕨草、线叶嵩草及黄花棘豆则避免选择；其它食物项目虽有较高的 PI 值，特别是高山唐松草的 PI 值最高，然而，这些食物项目 PI 值的下限尚不大于1。

图3表示，两种鼠典型食物项目的比例与其饲料比例的线性相关及回归分析结果。两种鼠一致强烈选择现存量较高的 C_4 植物——垂穗披碱草（王启基和杨福圃，1985），其食物百分率与其可利用饲料百分率呈显著的正相关（ $0.05 > P > 0.02$ ），且 $PI > 1$ 。而两种鼠始终避免选择的黄花棘豆，两个参数的相关则不显著（ $P > 0.10$ ），其 $PI < 1$ 。根田鼠对食物项目高山唐松草有最多的选择， PI 值亦最大（24.48），但两个参数的相关仅处在 0.10 与 0.05 显著水准之间，此与其食物比例的不规则变化有关。甘肃鼠兔另一强烈选择的食物项目，雪白委陵菜的 PI 值相对地较高（9.97），两个参数之间则有极显著的相关关系（ $0.01 > P > 0.001$ ）。

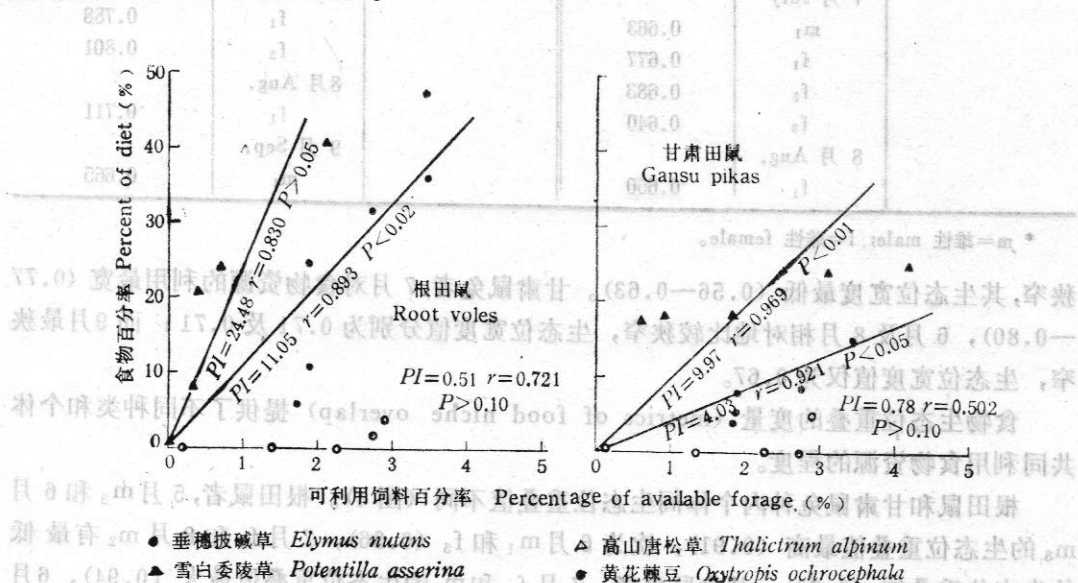


图3 根田鼠和甘肃鼠兔对典型食物的选择程度
 * 食物百分率对可利用饲料比例线性回归的斜率为选择指数 (PI)。
 Fig. 3 Preference ratings of particular food items for root voles and Gansu pikas.
 * Slope of linear regression for percent of diet on percentage of available forage gives preference index (PI).

(四) 食物生态位宽度、重叠及资源利用的比较

食物生态位宽度表明动物利用的食物资源谱 (spectrum) 或范围。甘肃鼠兔利用的植物多于根田鼠，前者生态位宽度值的总范围为 0.67—0.80，后者为 0.56—0.71 (表3)。两种鼠的食物生态位宽度亦有明显的月份变化。根田鼠者，9月对食物资源利用的宽度和广度最大 (0.69—0.71)，次为7月 (0.64—0.68)、6月 (0.53—0.69)，5月则相对

表3 根田鼠和甘肃鼠兔的食物生态位宽度值 (β_1)

Table 3 Food niche breadth voles (β_1) for root voles and Gansu pikas.

种类 Species	样本* Samples	生态位宽度 Niche breadth(β_1)	种类 Species	样本 Samples	生态位宽度 Niche breadth(β_1)		
根田鼠 <i>Microtus</i> <i>oeconomus</i>	5月 May		甘肃鼠兔 <i>Ochotona cansus</i>	f ₂	0.657		
	m ₁	0.628		9月 Sep.	f ₁	0.693	
	m ₂	0.583		f ₂	0.687		
	m ₃	0.612		f ₃	0.708		
	f ₁	0.561		6月 June	m ₁	0.774	
	f ₂	0.580		m ₂	0.718		
	f ₃	0.606		m ₃	0.752		
	6月 June	m ₁		0.691	f ₁	0.715	
	m ₂	0.612		f ₂	0.726		
	m ₃	0.625		7月 July	m ₁	0.765	
	f ₁	0.534		m ₂	0.777		
	f ₂	0.601		f ₁	0.788		
	f ₃	0.647		f ₂	0.801		
	7月 July	m ₁		0.663	8月 Aug.	f ₁	0.711
	f ₁	0.677		f ₂	0.665		
f ₂	0.683						
f ₃	0.640						
8月 Aug.	f ₁	0.650					

* m=雄性 male; f=雌性 female.

狭窄,其生态位宽度最低 (0.56—0.63)。甘肃鼠兔者,7月对食物资源的利用最宽 (0.77—0.80),6月及8月相对地比较狭窄,生态位宽度值分别为0.71及0.71;而9月最狭窄,生态位宽度值仅为0.67。

食物生态位重叠的度量 (metrics of food niche overlap) 提供了不同种类和个体共同利用食物资源的程度。

根田鼠和甘肃鼠兔种内个体间生态位重叠值不同 (图4)。根田鼠者,5月m₃和6月m₃的生态位重叠值最高 (0.91),次为6月m₁和f₃ (0.86),7月f₃和8月m₂有最低的生态位重叠值 (0.30);甘肃鼠兔者,7月f₂和m₁的生态位重叠值最大 (0.94),6月f₂和m₃,7月m₁和8月f₁稍大 (0.81、0.80),6月m₃和9月m₁的重叠最小 (0.35)。将两种鼠比较,甘肃鼠兔个体间生态位重叠值 (0.36—0.94) 明显高于根田鼠 (0.30—0.91),此与它们生态位宽度值的差异 (表3) 相似。

如图4所示,根田鼠和甘肃鼠兔种间生态位重叠值偏低,其范围在0.02和0.61之间,且低于它们种内个体间的生态位重叠值。

两种鼠种间生态位重叠随月份而异。在相同月份内,7月,两种鼠具有最高的重叠,其重叠值在0.39和0.44之间,表明两个种的食物重叠很高;6月和8月,二者的重叠次之,重叠值的范围分别为0.19—0.47及0.23—0.61;9月,二者的重叠最低,其重叠值仅在0.07和0.44之间,亦即二者有最低的食物重叠。不同月份,二者重叠的程度变化较大,且重叠值的范围最小 (0.02—0.49),最低者在5月和9月 (0.02—0.04) 之间,5月

1965; Cole 和 Batzli, 1979; Linoroth 和 Batzli, 1984)。

根田鼠和甘肃鼠兔食物模式的差异及月份变化, 与食物项目在食物组成的比例及饲料可利用性有关(表1及表2)。食物组成与饲料可利用性的比较, 揭示出两种鼠对特定食物项目的恒定选择, 以及饲料可利用性对两种鼠消费食物项目的显著效应(表2及图3)。不仅如此, 两种鼠对其食物项目的选择程度还与食物项目质量的营养成分及两种鼠的营养需要密切相关(另文报道)。

植食性哺乳动物食物重叠与其食物质量有关。Obrtel 和 Helisova (1976) 对两个同域分布种(sympatric species)的研究表明, 在食物质量低劣和动物对营养需要较大的条件下, 种间食物重叠较大。而在阿拉斯加地区, 根田鼠和旅鼠(*Lemmus*)的食物重叠不仅与其食物的营养浓度有关, 还与食物的次级化合物有关(Batzli 和 Jung, 1980)。高寒草甸地区根田鼠和甘肃鼠兔种间食物重叠程度与其食物营养成分的关系将另文论述。

根田鼠和甘肃鼠兔为两个同域分布种, 二者都以选择植物叶片(图1, 表1)为其觅食方式, 且主要食物项目相近(表2), 从而构成金露梅灌丛植食性小哺乳类群落中一个特定的相似群。按照 Root (1967) 有关类食群的论述, 我们将此种以相似方式利用相似植物资源的两个种定义为食叶类食群(leaf-foraging guild)。该类食群的结构简单, 其组成成分仅为根田鼠和甘肃鼠兔。在类食群内部, 两个种通过对主要食物项目——垂穗披碱草的利用, 以及消费植物叶层的觅食方式成为一体, 因此, 在结构上属单一类食群(single guild)。这种单一类食群亦存在于翼手类(Chiroptera) (Humphrey 等, 1983) 及植食性昆虫(Fowler 和 Macgarvin, 1985; Cornell 和 Kahn, 1989) 的群落中。

类食群内部不同种类在时间和空间上的相互关系, 主要反映于种间食物生态位参数的定量分析(Nudds, 1983)。在根田鼠和甘肃鼠兔组成的食叶类食群中, 两个种均有相对稳定的栖息环境, 但二者对食物资源的利用在生态时间上则有明显的差异(表1)。在植物生长季节(6—7月), 二者均有较大的生态位宽度值(表3), 且利用的食物资源接近(图2)。7月二者的食物生态位重叠最高(图4), 据调查, 二者在7月的栖息密度大于其它月份, 说明在植物生长季节条件下, 该类食群内存在着较大的潜在竞争。然而, 这一时期, 可利用食物资源的丰富度最大, 亦即不存在资源的限制作用, 同时, 丰富的食物资源, 使种间个体在空间的遭遇机会减少, 因之, 两个种的相互作用不明显。其它月份, 由于两个种利用的食物项目不同, 且其食物重叠(图4)及种群栖息密度均较低, 即使二者的食物项目相同, 但因其利用的比例普遍偏低(表1), 其种间个体的相互作用更不显著。总之, 在根田鼠和甘肃鼠兔之间, 由于食物生态位的重叠而存在一定的潜在竞争, 但由于可利用食物资源和空间的限制甚少, 使二者的相互作用降低而趋向于共存。在进化时间(evolutionary time)上, 两个种共同生存于以垂穗披碱草为上层结构的植被类型中。这种生态位重叠与种间竞争, 以及较高的生态位重叠与种间个体相互作用的不等同现象, 不仅有理论上的论证(Vandermeer, 1972; Sale, 1974), 亦在水栖鸟类(Nudds, 1983)及茎生(stem-boring)昆虫(Rathcke, 1976)类食群的研究中得到证明。

上述结果及分析, 验证了本文提出两种同域分布的小哺乳类具有不同的食物及资源利用模式, 食物资源利用的生态时间竞争和共存是植食性小哺乳类类食群生态特征的假设。

- 王启基、杨福国, 1985, 高寒草甸 C_3 、 C_4 植物叶片解剖特征的初步研究, 高原生物学集刊, 4: 1—12。
- 刘季科、梁杰荣、周兴民、李健华, 1982, 高寒草甸生态系统定位站地区的啮齿动物群落与数量, 高寒草甸生态系统, (夏武平主编), 甘肃人民出版社, 34—43。
- Batzli, G. O., 1975, The role of small mammals in arctic ecosystem. pp. 243—268, in *Small mammals: their productivity and population dynamics* (F. Golley, K. Petrusewicz and L. Ryszkowski, eds.), Cambridge Univ. Press, London, 451.
- Batzli, G. O., 1983, Responses of arctic rodent populations to nutritional factors. *Oikos*, 40: 396—406.
- Batzli, G. O., 1985, Nutrition. pp. 779—811, in *Biology of New World Microtus* (R. H. Tamarin, ed.), *Spec. Publ. Amer. Soc. Mamm.*, 8:1—898.
- Batzli, G. O., and H. G. Jung, 1980, Nutritional ecology of microtine rodents: resource utilization near Atkasook, Alaska, *Arctic Alpine Res.*, 12:483—499.
- Batzli, G. O. and F. A. Pitelka, 1983, Nutritional ecology of microtine rodents: food habits of lemmings near Barrow, Alaska, *J. Mamm.*, 64:648—655.
- Cole, F. R. and G. O. Batzli, 1979, Nutrition and population dynamics of the prairie vole, *Microtus ochrogaster*, in Central Illinois, *J. Anim. Ecol.*, 48:455—470.
- Colwell, R. K. and D. J. Futuma, 1971, On the measurement of niche breadth and overlap; *Ecology*, 52:567—576.
- Cornell, H. V. and D. M. Kahn, 1989, Guild structure in the British arboreal arthropods: is it stable and predictable? *J. Anim. Ecol.*, 58:1003—1020.
- Fowler, S. V. and M. Macgarvin, 1985, The impact of hairy ants, *Formica lugubris*, on the guild structure of herbivorous insects on birch, *Betula pubescens*, *J. Anim. Ecol.*, 54:847—855.
- French, N. R., 1985, Herbivore overlap and competition in Kenya rangelands, *Afr. J. Ecol.*, 23:259—268.
- Hobbs, N. T. and D. C. Bowden, 1982, Confidence intervals on food preference indices, *J. Wildl. Mgmt.*, 46:505—507.
- Horn, H. S., 1966, Measurement of 'overlap' in comparative ecological studies, *Am. Nat.*, 100:419—424.
- Humphrey, S. R., F. J. Bonaccorso and T. L. Zinn, 1983, Guild structure of surface-gleaning bats in Panama, *Ecology*, 64:284—294.
- Lindroth, R. L. and G. O. Batzli, 1984, Food habits of the meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*) in bluegrass and prairie habitats, *J. Mamm.*, 65:600—606.
- Nudds, T. R., 1933, Niche dynamics and organization of waterfowl guilds in variable environments, *Ecology*, 64:319—330.
- Obitel, R. and V. Helisova, 1976, Trophic diversity and dietary overlap of two sympatric rodents, *Zool. Listy*, 25:217—227.
- Rathcke, B. J., 1976, Competition and coexistence within a guild of herbivorous insects, *Ecology*, 57:76—87.
- Root, R. B., 1967, The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher, *Ecol. Monogr.*, 37:317—350.
- Sale, P. F., 1974, Overlap in resource use, and interspecific competition, *Oecologia*, 17:245—256.
- Sneath, P. H. and R. R. Sokal, 1973, Numerical taxonomy, W. H. Freeman, San Francisco.
- Tast, J., 1974, The food and feeding habits of the root vole, *Microtus oeconomus*, in Finnish Lapland, *Aquilo Ser. Zool.*, 15:25—32.
- Vandermeer, J. H., 1972, Niche theory, *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 3:107—132.
- West, S. D., 1982, Dynamics of colonization and abundance in central Alaskan populations of the northern red-backed vole, *Clethrionomys rutilus*, *J. Mamm.*, 63:128—143.
- Wolff, J. C. and W. Z. Lidicker, Jr. 1980, Population ecology of the taiga vole, *Microtus xanthognothus*, in interior Alaska, *Canadian J. Zool.*, 58:1800—1812.
- Zimmerman, E. G., 1965, A comparison of habitat and food of two species of *Microtus*, *J. Mamm.*, 46:605—612.

STUDIES ON THE NUTRITIONAL ECOLOGY OF SMALL HERBIVOROUS MAMMALS

I. PATTERNS OF FOOD SELECTION AND RESOURCE UTILIZATION FOR ROOT VOLES AND GANSU PIKAS

Liu Jike, Wang Xi and Liu Wei

(Northwest Plateau Institute of Biology, The Chinese Academy of Sciences)

Quantitative analyses of food selection showed striking difference in diets between root vole (*Microtus oeconomus*) and the pika (*Ochotona cansus*) living in *Potentilla fruticosa* bushland at Haibei Research Station of Alpine Meadow Ecosystem. Root voles selected primarily for monocotyledon leaves, whereas Gansu pikas mostly are dicotyledon leaves, and the diets of the two species changed markedly with months. Comparison of diet composition with forage availability indicated strong food preferences. Among the monocotyledons and the dicotyledon, root voles consistently preferred *Elymus nutans*, consistently avoided *P. nivea* and *Gueldenstaedtia diversifolia*, and took a relatively constant amount of *Thalictrum alpinum* no matter what its availability; whereas Gansu pikas consistently preferred *P. nivea* and *E. nutans*, consistently avoided *Anemone abutiloba*. None of the two species consistently selected the abundant, aromatic evergreen shrubs.

Cluster analysis of food composition indicated the two species comprised a single guild, unified by their use of *E. nutans* as a major food item and their presumed leaf tiers-selecting mode of foraging. Analyses of diet niche breadth and overlap metrics provided the joint use of food resources by the two species. In the plant growing season (June-July), diet overlap between the two species was higher, and therefore, the potential for competition within this guild appeared to be greater, but species interactions were actually infrequent because food available resources and space within leaf tiers were seldom limited. The competition in ecological time may even result in coexistence within this guild.

These results support to our hypotheses: 1) different patterns in food selection and resource utilization occur between pairs of the two herbivorous species living in the same habitat, and 2) competition and coexistence in ecological time to food resource have a characteristic of the leaf-tier foraging guild in herbivorous small mammals.

Key words: Herbivorous small mammals; Nutrition ecology; Root vole, *Microtus oeconomus*; Gansu pika, *Ochotona cansus*; Food selection; Resource utilization; Guild.