

植食性哺乳动物觅食的功能反应及其模型^{*}

陶双伦¹ 刘季科² 李俊年¹

(¹ 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁, 810001)

(² 浙江大学生命科学院, 杭州, 310012)

摘要: 文章主要介绍植食性哺乳动物觅食功能反应与模型的研究进展。植食性哺乳动物觅食的摄入率与其食物可利用性的功能反应是动物觅食生态学过程的基础。可利用植物的生物量密度、植物密度、植物大小、以及动物觅食的口量是影响动物觅食功能反应的潜在变量集。这些变量的差异导致动物功能反应格局的复杂化。生物量密度和植物密度对动物摄入率无明显影响, 而植物大小对动物摄入率则有显著影响。在食物密集的斑块条件下, 以植物大小代替动物觅食的口量可有效地预测其摄入率, 动物摄入率是口量的渐进线性函数, 属 II 型功能反应。在自然条件下, 以实验的方法从植物可利用性变量集中分离影响动物摄入率的重要变量及因子是当前此类研究的重点。

关键词: 植食性哺乳动物; 生态学过程; 觅食生态学; 功能反应; 植物可利用性; 摄入率; 功能反应模型

中图分类号: Q958.12 文献标识码: A 文章编号: 1000-1050 (2000) 04-0297-07

动物觅食的生态学过程是觅食生态学的基础理论。植食性哺乳动物的摄入率与其食物可利用性之间的功能反应则是探讨动物觅食生态学过程的基础。自 Solomon 和 Holling 提出动物捕食功能反应以来^[1~3], 生态学家对觅食过程 (foraging process) 的功能反应进行过大量研究, 特别是对植食性动物觅食理论的研究^[4~10], 取得了很大的进展, 它已是现代营养生态学, 植食性哺乳动物—植物系统, 以及捕食者—猎物系统研究的重要内容之一^[11]。

以往, 对动物觅食功能反应的研究多集中于捕食者和寄生者^[1~3,12~14]。Solomon 和 Holling 将捕食者摄入率作为猎物的函数^[1~2]。Holling 把捕食者功能反应划分为 I 型、II 型及 III 型, 并以圆盘方程 (disc equation) 描述和解释捕食过程的 I 型功能反应, 建立了捕食者功能反应的经典模型^[2,3], 为深入探讨功能反应格局奠定了可靠的理论基础。

1980 年至今, 生态学家依据捕食者功能反应理论, 对捕食和猎物^[15~19]、植食性动物与植物以及宿主与寄主进行了广泛的研究^[6,11,20~28]。就植食性动物功能反应而论, 虽然生态学家在不同时空条件下测定过某些种类特定的功能反映类型, 并以各种方程对其觅食过程进行过描述, 但从整体而言, 很少注意动物对食物的摄入过程及其制约功能

* 基金项目: 中国科学院“九五”重大项目及特别支持项目 (KZ951 - A1 - 204, KZ951 - A1 - 301, KZ95 T - 06, KZ95 T - 04); 国家基础研究规划项目 (1998040800)

作者简介: 陶双伦 (1968 -), 男, 硕士, 主要从事种群生态学和进化生态学研究。

收稿日期: 1999 - 04 - 27; 修回日期: 1999 - 08 - 19

反应的复杂因素^[29,30]；对影响动物摄入率的植物可利用性变量集尚未进行过探讨；提出的机理性模型甚少^[5,6,10,31,32]；更缺乏对模型的检验^[10,26,33]。从而，阻碍对觅食理论的深入研究^[26]。

已有的研究表明，影响动物摄入率的植物可利用性变量和植物的其它因子众多。Gross等^[11,26]提出，除植物的形态结构特征、组织纤维和次生化合物对植食性哺乳动物功能反应具有一定作用外，可利用植物的生物量密度（biomass density）、植物密度（plant density）、植物大小（plant size）以及动物的口量（bite size）是影响动物功能反应的潜在变量集。这些变量集的差异使动物功能反应的模式变得极为复杂。

1 植物生物量密度和植物密度对动物觅食的作用

对草原盗狗（*Bison bonasus*）、白尾鹿（*Odocoileus virginianus*）、马鹿（*Cervus elaphus*）、麋（*Alces alces*）、大袋鼠（*Macropus megacephalus*）、野兔（*Lepus*）、牛和羊摄入率与食物可利用性的研究表明^[22~25,34~38]，动物摄入率依赖于以生物量表示的植物可利用性。虽其功能反应模型形式与 Holling^[2,3]描述的一型功能反应常数模型一致^[39]。但其结构仍不充分^[40]，其涉及的因子仅为植物可利用性中的生物量密度，而未包括植物可利用性的更多变量^[11,39]，使之不能充分反映一型功能反应模型的性质^[21,39]。

Spalinger等报道^[39]，黑尾鹿（*Odocoileus hemionus*）在其所食植物极小的条件下，生物量密度对其摄入率尚无影响；仅在生物量密度降至 0.5 g/m^2 ，甚至为小口量植物时，动物摄入率则才开始降低，因此，在大多数植物群落，动物的觅食受生物量密度的影响极小。与捕食者不同，植食性哺乳动物能在觅食某一特定食物项目的同时，仍能搜寻新的食物项目，即处理食物项目与搜寻新的食物项目相重叠。由于动物不能同时对特定的搜寻项目进行收获和咀嚼^[41~43]，因此，在吞咽特定食物项目之前必须进行咀嚼^[10]。在空间上，当植物呈密集分布时，动物在咀嚼和吞咽最后一次食物项目之前则仍能发现另一食物项目。因此，在总体上，动物对植物密度不能作出即时反应^[10]。

2 动物口量及植物大小与动物摄入率

大量的研究证明^[22,44~48]，植食性哺乳动物的口量与其摄入率密切相关。Spalinger等指出^[39]，当植物生物量密度为非限制性因子时，摄入率是咀嚼和吞咽食物速率的函数。但是，对特定的食物项目，动物不能同时进行咀嚼与吞咽。Spalinger和Hobbs则认为^[10]，动物口腔对食物项目具有收获（选择与控制）和咀嚼（撕裂、润滑和吞咽）的功能。动物口腔的收获和咀嚼活动的竞争可使摄入率与口量间产生渐进的函数关系。当门齿与臼齿咬合收获最后一次食物，或将舌伸出口腔外聚集植物时，咀嚼活动即刻被中断。小口量需要更加频繁地中断咀嚼，以便为口腔添加食物。当口量减小时，食口率（bite rate）则是一个补偿性的参数，其口量的差异仍能影响摄入率^[25,38,48,49]。但是，食口率不能完全补偿口量的降低，增加食口率会降低处理食物的速率，最终导致摄入率下降^[22]。在植物密集的斑块条件下，Gross等^[26]，以植物大小代替口量，检验环颈旅鼠（*Dicrostonyx gnoenlandicus*）的摄入率与植物可利用性变量集间的关系，其结果显示，当植物大小增加时，摄入率相应地增高2~3倍。然而，随着生物量密度或植物密度的增加，摄入率则无变化，由植物大小引起摄入率的差异极为显著。因此，口量是预

测植食性哺乳动物摄入率的有效变量^[11,26,39,48]。

3 预测动物觅食功能反应的模型

传统的功能反应模型仅能预测摄入率与处理时间的互相作用，并把摄入率假定为猎物大小的函数。经典的圆盘方程预测每单位时间捕食者消耗的猎物数量为猎物的密度函数^[2]，亦即捕食者对猎物的消费随捕食者处理猎物的时间，以及捕食者搜寻猎物的效率而变化，其方程为：

$$N = \frac{ADT}{1 + HD}$$

其中， N 为捕食者捕获的猎物数量， A 为捕食者的搜寻效率 (m^2/min)， D 为猎物密度 (preys/m^2)， T 为捕食者觅食的持续时间 (min)， H 为处理猎物项目的时间 (min/prey)。

Spalinger 等和 Laca 等将 N 定义为给定时间段 (T) 植食性动物获取植物组织的口量数 (口数 = 猎物)^[8,10]，将动物口量 (S) 乘以圆盘方程，除以 T 即可获取植食性哺乳动物对植物组织的瞬时摄入率 (instantaneous intake rate, I)：

$$I = \frac{AD}{1 + HD} S$$

当猎物无限稠密时，则有

$$\lim_{D \rightarrow \infty} \frac{AD}{1 + HD} = \frac{S}{H} = I$$

此方程可预测植食性哺乳动物在食物饱和斑块上觅食的摄入率，其功能反应机制与 Clutton—Brook 和 Harvey^[50] 的输入进食调节假设一致。输入进食调节假设认为，动物的口容量决定其口量大小，且对最大摄入率具有限制作用，由于摄入率为一常数，因此，摄入率能对每口消费的食物作出直接反应；其摄入率随口量大小的增大呈线性增高，即型功能反应；并提出植食性哺乳动物的收获率对其口量大小不敏感。

与输入进食调节假设不同^[22,25,38]，植食性哺乳动物的摄入率是由其收获与咀嚼的竞争调节的，并随口量大小的增大呈渐近的非线性增高，即型功能反应模型。因此，在解释型功能反应时，需要建立处理时间随口量改变的动态模型，更需要动态地描述处理时间，进而提出植食性哺乳动物在植物密集的斑块上觅食的功能反应模型^[10]。

Gross 等将动物觅食一口食物定义为动物一次单口动作从植物体获得的植物组织量^[26]。动物的口腔形状^[5,51]与植物组织的空间排列^[32,45,46,52,53]的相互作用决定动物的口量。圆盘方程证明，收获率为 S 的常数函数，即摄入率与口量成正比例。因为大口量的食物需要动物在咀嚼和吞咽的过程中作出更多的投入，且收获与咀嚼的时间不能同步进行^[41~43]。作为可选择的方法，假设收获率随 S 增加而降低，鉴于此，Spalinger 和 Hobbs 提出预测收获率的方程^[10]：

$$\frac{1}{H} = B = \frac{R_{max}}{R_{max}h + S}$$

其中， B 为每分钟处理食物的口数 (bite/min)； R_{max} 为在无收获时，口腔处理植物组织的最大速率 (maximum rate)； h 为无咀嚼条件下，平均收获一口食物的时间 (min/bite)。

在食物集中的斑块条件下, 以 S 的线形函数将动物的摄入率表示为:

$$I = \frac{R_{max}S}{R_{max}h + S}$$

该方程以收获和咀嚼之间的竞争为假设, 反映了在食物集中的斑块条件下, 动物觅食的类型功能反应特征^[22, 25, 34, 38, 39]。

Gross 等曾对北美地区不同齿式及觅食方式的 13 种植食性哺乳动物的类型功能反应模型进行过检验 (表 1)^[26], 结果说明, 类型功能反应模型对预测动物觅食功能反应具有显著的可靠性和精确性。

表 1 用于检验类型功能反应模型的植食性哺乳动物

Table 1 Herbivorous mammals used in tests of the Type functional response model

种类 Species	体重 Mass (kg)	臼齿齿式类型 Molar dentition	觅食类型 Feeding style	觅食的植物间距 (cm) Distance between plants
<i>Dicrostonyx groenlandicus</i>	0.05	高冠齿型 hypsodont	牧食型 grazer	1
<i>Cynomys ludovicianus</i>	0.75	高冠齿型 hypsodont	混合型 mixed	4.5
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	2.9	高冠齿型 hypsodont	牧食型 grazer	9
<i>Tayassu tajacu</i>	27.2	丘齿型 bunodont	精饲料型 concentrate	9
<i>Odocoileu virginianus</i>	25.2	月齿型 selodont	混合型 mixed	18
<i>Odocoileu virginianus</i>	45.0	月齿型 selodont	混合型 mixed	18
<i>Axis axis</i>	53.0	月齿型 selodont	牧食型 grazer	18
<i>Rangifer tarandus</i>	104	月齿型 selodont	混合型 mixed	18
<i>Ursus arctos</i>	161	丘齿型 bunodont	杂食型 omnivore	18
<i>Cervus eleaphus</i>	266	月齿型 selodont	牧食型 grazer	10
<i>Alces alces</i>	309	脊齿型 lophodont	牧食型 grazer	18
<i>Equus caballus</i>	432	脊齿型 lophodont	牧食型 grazer	18
<i>Bos taurus</i>	548	脊齿型 lophodont	牧食型 grazer	18

最近, 陶双伦和刘季科 (待发表), 亦检验了栖息于中亚青藏高原地区的根田鼠 (*Microtus oeconomus*) 及高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 觅食的类型功能反应模型, 其结果为类型功能反应模型的可预测性和应用性提供了新的证据。

综上所述, 在植物密集的斑块条件下, 对植食性哺乳动物摄入率产生效应的主要因素为植物大小。由于植食性哺乳动物栖息环境的复杂性, 从而, 影响从可利用性植物变量集中分离特定的对摄入率产生效应的变量。因此, 选择对摄入率具有显著作用的特定变量极为重要^[6]。以实验的方法检验各种变量对植食性哺乳动物摄入率的独立效应与交互作用则是此类研究的焦点。

国内, 尚未见有此类研究的报道, 为探讨植食性哺乳动物的觅食生态学特征, 以及植食性动物—植物系统的协同进化, 开展植食性哺乳动物觅食功能反应的研究尤为重要。

参考文献:

- [1] Soloman M E. The natural control of vertebrate populations [J]. *Journal of Animal Ecology*, 1949, 18: 1 - 35.
- [2] Holling C S. Some characteristics of simple types of predation and parasitism [J]. *Canadian Entomologist*, 1959,

- 41: 385 - 398.
- [3] Holling C S. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation [J]. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 1965, 45: 1 - 60.
- [4] Owers-Smith N, Norellie P. What should a clever ungulate eat [J]? *American Naturalist*, 1982, 119: 151 - 178.
- [5] Illius A W, Gordon IJ. The allometry of food intake in grazing ruminants [J]. *Journal of Animal Ecology*, 1987, 56: 989 - 999.
- [6] Lundberg P. Functional response of a small mammalian herbivore: the dis-equation revisited [J]. *Journal of Animal Ecology*, 1988, 57: 999 - 1006.
- [7] Astom M P, Lundberg, Danell K. Partial prey consumption by browsers trees as patches [J]. *Journal of Animal Ecology*, 1990, 59: 287 - 300.
- [8] Lundberg P, Astrom M. Function response of optimally foraging herbivores [J]. *Journal of Theoretical Biology*, 1990, 144: 367 - 377.
- [9] Laca E A, Demment M W. Modelling intake a grazing ruminant in a heterogeneous environment [A]. In: Okubo T, Hubest B, Arnold G eds. Proceedings of the international symposium on vegetation-herbivore relationships [C]. New York: Academic Press, 1992. 57 - 76.
- [10] Spalinger D E, Hobbs N T. Mechanisms of foraging in mammalian herbivores: new models of functional response [J]. *American Naturalist*, 1992, 140: 325 - 348.
- [11] Gross J E, Shipley L A, Hobbs N T, Spalinger D E, Wunder B A. Foraging by herbivores in food-concentrated patches: tests of a mechanistic model of functional response [J]. *Ecology*, 1993a, 74: 778 - 791.
- [12] Schoener T W. Theory of feeding strategies [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1971, 2: 369 - 404.
- [13] Pyke G H. Optimal foraging theory: a critical review [J]. *Animal Review of Ecology and Systematics*, 1984, 15: 523 - 575.
- [14] Sptehens D W, Krebs J R. Foraging theory [M]. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 1986.
- [15] Sutherland W J, Ens B J. Criteria determining selection of mussels by oyster catchers [J]. *Behavior*, 1987, 103: 187 - 202.
- [16] Ranta E, Nuutinen V. Foraging by the smooth rent (*Triturus vulgaris*) on zooplankton: functional response and diet choice [J]. *Journal of Animal Ecology*, 1995, 54: 275 - 293.
- [17] Wanink J, Zwarts L. Does an optimally forage oystercatchers obey the functional response [J]? *Oecologia*, 1985, 87: 98 - 106.
- [18] Piersma T, Van Gils J, de Groeij P, Von der Meer J. Holling's functional response model as a tool to link the food finding mechanism of a probing shorebird with its spatial distribution [J]. *Journal of Animal Ecology*, 1995, 64: 493 - 504.
- [19] Norris K, Johnstone I. The functional response of oyster catchers (*Haematopus ostralegus*) searching for cockles (*Cerastoderma edule*) by touch [J]. *Journal of Animal Ecology*, 1998, 67: 329 - 346.
- [20] Skogland T. Comparative summer feeding strategies of arctic and alpine rangifer [J]. *Journal of Animal Ecology*, 1980, 49: 81 - 89.
- [21] Batzli G O, Jung H J G, Guntenspergen G. Nutritional ecology of microtine rodents: linear foraging-rate curves for brown lemmings [J]. *Oikos*, 1981, 37: 112 - 116.
- [22] Wickstrom M L, Robbins C T, Hanley T A, Spalinger D E, Parish S W. Food intake and foraging energetics of elk and mule deer [J]. *Journal of Wildlife Management*, 1984, 48: 1285 - 1301.
- [23] Hundson R J, Niefert M T. Effect of forage depletion on the feeding rate of Wapiti [J]. *Journal of Range Management*, 1985, 38: 80 - 82.
- [24] Short J. The functional response of kangaroos, sheep and rabbits and arid grazing system [J]. *Journal of Applied*

- Ecology*, 1985, 22: 435 - 447.
- [25] Hundson R J, Watkins W G. Foraging rates of Wapiti on green and cured pastures [J]. *Canadian Journal of Zoology*, 1986, 64: 1705 - 1708.
- [26] 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 [J]? *Oikos*, 1993b, 68: 75 - 81.
- [27] Collins M D, Ward S A, Dixon A F G. Handling time and the functional response of *Aphelinus thomsoni*, a predator and parasite of the aphid *Drepanosiphum platanoidis* [J]. *Journal of Animal Ecology*, 1981, 50: 479 - 487.
- [28] Elliot J M. The response of the aquatic parasitoid *Agriotypus armatus* (Hymenoptern: Agriotypidae) to the spatial distribution and density of its caddis host *Silo pallipes* (Trichoptera: Goeridae) [J]. *Journal of Animal Ecology*, 1983, 53: 315 - 330.
- [29] Moran N, Hamilton W D. Low nutritive quality as defense against herbivores [J]. *Journal of Theoretical Biology*, 1980, 86: 247 - 254.
- [30] Robbins C T, Hanley T A, Hagerman A E, Hjeljord O, Baker D L, Schwartz C C, Mautz W W. Role of tannins in defending plants against ruminants: reduction in protein availability [J]. *Ecology*, 1987, 68: 98 - 107.
- [31] Demment M W, Laca E A, Greenwood G B. Intake in grazing ruminants: a conceptual framework [A]. In: Owens F N ed. Symp Proc Feed intake by beef cattle [C]. Anim Sci Dept Agric Exp Oklahorna St Vniv, 1987. 208 - 225.
- [32] Laca E A, Ungar E D, Seligman N, Dement M W. Effects of sward height and bulk density on bite dimension of cattle grazing homogeneous [J]. *Grass and Forage Science*, 1992, 47: 91 - 102.
- [33] Lundberg P, Danell K. Functional response of herbivores: tree exploitation by moose [J]. *Oikos*, 1990, 58: 378 - 384.
- [34] Hudson R J, Frank S. Foraging ecology of bison in aspen boreal habitats [J]. *Journal of Range Management*, 1987, 40: 71 - 75.
- [35] Allden W G. Rate of herbage intake and grazing time in relation to herbage availability [J]. *Proceedings of the Australian Society of Animal Production*, 1962, 4: 163 - 166.
- [36] Rerecker L A, Hudson R J. Seasons foraging rates of free-ranging moose [J]. *Journal of wildlife management*, 1986, 50: 143 - 147.
- [37] Arnold G W, Duzinski M L. Studies on the diet of the grazing animal. The effect of pasture species and pasture structure on the herbage intake of sheep [J]. *Australian Journal of Agricultural Research*, 1967, 18: 657 - 666.
- [38] Allden W G, Whittaker I A McD. The determinants of herbage intake by grazing sheep: the interrelationship of factors influencing herbage intake and availability [J]. *Australia Journal of Agricultural Research*, 1970, 21: 755 - 766.
- [39] Spalinger D E, Hanley T A, Robbins C T. Analysis of the functional response in foraging in the sitka black-tailed deer [J]. *Ecology*, 1988, 69: 1166 - 1175.
- [40] Caughley G. What we do not know about the dynamics of large mammals [A]. In: Foulser C W ed. Dynamics of large mammal populations [C]. New York: John Wiley and sons, 1981. 361 - 372.
- [41] Trudell J, White R G. The effect of foraging structure and availability on food intake, biting rate, bite size, and daily feeding time of reindeer [J]. *Journal of Applied Ecology*, 1981, 18: 63 - 81.
- [42] Ardran G M, Kemp F H, Ride W D L. A radio-graphic analysis of mastication and swallowing in the domestic rabbit: *Oryctolagus cuniculus* (L) [J]. *Proceedings of Zoological Society*, 1958, 130: 257 - 274.
- [43] Greaves W S. The jaw lever system in ungulates: a new model [J]. *Journal of zoology*, 1978, 184: 271 - 285.
- [44] Fortelius M. Ungulate cheek teeth: development, functional and evolutionary interrelations [J]. *Acta Zoologica Fennica*, 1985, 180: 1 - 76.
- [45] Stobbs T H. The effect of plant structure on the intake of tropical pastures. I variation in the bite size of grazing

- cattle [J]. *Australian Journal of Agriculture*, 1973, 24: 809 - 819.
- [46] Chacon E, Stobbs T H. Influence of progressive defoliation of a grass sward on the eating behavior of cattle [J]. *Australian Journal of Agricultural Research*, 1976, 27: 709 - 727.
- [47] Dunham K M. The feeding behavior of time impala (*Aepyceros melampus*) [J]. *Australian Journal of Agricultural Research*, 1980, 18: 253 - 257.
- [48] Hendricksen R, Minson D J. The feed intake and grazing behavior of cattle grazing a crop of *Lablab purpureus* cv. Rongai [J]. *Journal of agricultural Science*, (Cambridge), 1980, 95: 547 - 554.
- [49] Black J L, Kenney P A. Factors affecting diet selection by sheep height and density of pasture [J]. *Australian Journal of Agricultural Research*, 1984, 35: 565 - 578.
- [50] Clutton-Brock T H, Harvey P. The functional significance of variation in body size among mammals [A]. In: Eisenberg J F, Kleinman D G eds. *Advances in the study of mammalian behavior* [C]. Special Publication of the American Society of Mammalogy, Shippensburg State College, Shippensburg, Pennsylvania, USA. 1983. 632 - 663.
- [51] Janis C M, Ehrhardt D. Correlation of relative muzzle width and relative incisor width with dietary preference in ungulates [J]. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 1988, 92: 267 - 284.
- [52] Burlison A J, Hodgson J, Illius A W. Sward canopy structure and the bite dimensions and bite weight of grazing sheep [J]. *Grass and Forage Science*, 1991, 46: 29 - 38.
- [53] Penning P D, Parsons A J, Orr R J, Treacher T T. Intake rate and behavior response by sheep to change in sward characteristics under continuous stocking [J]. *Grass and Foraging Science*, 1991, 46: 15 - 28.

FUNCTIONAL RESPONSES AND MODELS ON THE FORAGING PROCESS OF HERBIVOROUS MAMMALS

TAO Shuanglun¹ LIU Jike² LI Junnian¹

(¹ Northwest Plateau Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences, Xining, 810001)

(² College of Life Science, Zhejiang University, Hangzhou, 310027)

Abstract : Advances on the functional response of Herbivorous mammals foraging and the set of plant availability variables were review. The biomass density, plant density, and plant size of availability plant and bite size were a potential set of variables influencing the functional response of herbivores foraging, and the differences of the variables lead to complicate pattern of functional response. Biomass density and plant density had an insignificant influence on herbivores intake rate. While plant size had a significant effect on intake rate. By means of the bite size of herbivore replacing plant size in food-concentrated patches, the intake rate of herbivores could be validly predicted in food-concentrated patches, and the intake rate are an asymptotic function of bite size, which belongs to type functional response. Under natural conditions, recent studies had focused on separating the main factors which could effect on intake rates from the set of plant availability variables by experiments.

Key words : Herbivorous mammals ; Ecological process ; Foraging ecology ; Functional response ; Plant availability ; Intake rate ; Functional response models