

放牧家畜食性选择机制研究进展*

王 岭 王德利**

(东北师范大学草地科学研究所植被生态科学教育部重点实验室, 长春 130024)

摘 要 动物的食性选择是一个十分复杂的主题. 本文从不同角度, 结合多学科的研究成果对放牧家畜食性选择机制问题进行了阐述: 1) 食性选择行为发生的机制, 包括基于遗传和学习两方面的解释, 其中动物具有的学习机制主要有来自动物个体的学习(采食后反馈、试错学习)、向其他社会群体的学习, 以及在进行斑块、景观水平选择时, 所采用的空间记忆、视觉线索和皮肤防御系统机制等; 2) 放牧家畜食性选择策略的4个综合性假说: 经验法则、边际值法则、优化采食理论、最小总不适感概念; 3) 食性选择机制研究存在的问题与展望, 诸如空间尺度问题、动物消化生理因素以及多因素互作研究的不足等.

关键词 放牧家畜 食性选择 遗传机制 学习机制 食性选择策略

文章编号 1001-9332(2007)01-0205-07 **中图分类号** Q149 **文献标识码** A

Research advances in diet selection mechanisms of grazing herbivores. WANG Ling, WANG De-li (*Key Laboratory of Vegetation Ecology of Education Ministry, Institute of Grassland Science, Northeast Normal University, Changchun 130024, China*). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 2007, 18(1): 205-211.

Abstract: Diet selection is a complicated topic. This paper reviewed the multi-disciplinary research advances in the diet selection mechanisms of grazing herbivores. There were two hypotheses about the mechanisms. One assumed that the diet selection behaviors were inherited and innate, while the other supposed that they were from learning, including post-ingestive feedback, trial-and-error learning, social learning, spatial memory, visual cues, and skin-defense. Four hypotheses on diet selection strategies including RT, MVT, OFT and MTD of grazing herbivores were summarized, and the prospects of grazing herbivores diet selection study, such as spatial-scale of diet selection, physiological factors of digestion, and interactions of multiple affecting factors, were discussed.

Key words: grazing herbivore; diet selection; inheritance mechanism; learning mechanism; diet selection strategy.

1 引 言

草食动物(herbivores)是影响植物群落组成和生态系统稳定的重要决定者. 在草地生态系统中, 平衡稳定的植物群落组成在很大程度上依赖于大型草食动物(如牛、羊等)的放牧活动^[44]. 草食动物可以通过诸多方面对植物群落产生影响^[71, 73-74], 诸如采食、践踏、粪尿沉积等, 其中动物采食行为是影响植物群落的最直接作用因子. 放牧家畜采食行为的核心问题是食性选择. 放牧家畜食性选择及行为机制的研究, 对分析草地生态系统的稳定性, 有效进行草

地放牧管理, 以及推动草地畜牧业的发展均具有极其重要的理论价值与实践指导意义. 同时, 对这一问题的阐释, 也有助于生物协同进化理论的发展^[42, 69].

食性选择(diet selection, food selectivity, food choice)的概念可以从狭义与广义两方面来理解. 狭义上是指动物出于某种目的, 对采食生境中现存的食物种类做出选择. 广义上的食性选择既包括对精细尺度上的植物个体或小斑块的选择, 还包括在更大尺度上的植物群落、大斑块与景观水平的选择. 总之, 食性选择是动物为了满足不断变化的营养需要和适应不断变化的环境条件, 在综合考虑食物的适口性(palatability)、自身的偏食性(preference)以及食物资源的供应状况等多因素的情况下, 所做出的

* 国家自然科学基金项目(30571318, 30600427)和新世纪优秀人才资助项目(NCET-04-0313).

** 通讯作者. E-mail: wangd@nenu.edu.cn

2006-01-17 收稿, 2006-11-01 接受.

有效采食策略(foraging strategy)。

目前,有关动物食性选择的研究已涉及多个学科,如生态学、动物营养与行为学、生理学、心理学以及形态学等。不同学科的学者,考虑的侧重点不同,如行为生态学家更多地考虑动物的决策规则,营养学家则注重动物的营养问题,而植物生态学家则把动物的选择性采食看作是影响植物多样性与系统结构动态的因素。来自生态、营养、生理、形态以及心理等多因素方面的研究,已使动物食性选择发展成为一个多学科研究的主题。近年来,放牧家畜食性选择及行为机制也已经成为放牧生态学和反刍动物营养研究的主要内容之一。

2 食性选择行为发生的机制

很多实验证明,包括反刍动物在内的各种动物,均能在不同食物或斑块间进行选择,从而获得比随意采食营养更丰富、更平衡、毒素含量更低的日粮^[10,18,30,36,43,60]。因此一定具有某种机制存在,使动物能够选择具有营养的食物而避免有毒食物^[49]。迄今,关于动物具有的选择性采食行为的获得方式主要存在两方面的解释。

2.1 基于遗传(inherited)的解释

传统观点认为,动物具有的选择性采食行为主要与遗传因素有关,是由遗传获得的。目前为止,已经有3种基于遗传的食性选择假说被提出。

2.1.1 嗜食营养食物说(euphagia) 动物天生具有品味和嗅出食物中某种营养物质和毒素的能力,即动物具有营养智慧(nutritional wisdom)^[56]。当体内某些营养物质不足时,动物会表现出对该营养物质的渴望,并及时采食含有大量该种营养物质的食物^[11,29]。动物需要许多种营养物质(如氨基酸、维生素和矿物质元素等),不能否认动物具有对某些特殊营养物质(如水、盐、钙)的识别能力,但如果认为动物已经进化到具有直接品味和嗅出所有这些营养物质和毒素的能力几乎是不可能的^[49]。此外,如果动物完全通过这种方式进行食物选择,这将是一个极其浪费的策略^[37]。

2.1.2 嗜食快感食物说(hedyphagia) 动物天生能够感悟到某种食物的适口性或其甜味、能量、口感等特性^[46]。该假说是基于生物进化论的思想,即由于长期的自然选择,使得那些营养含量高的食物通常都是被动物感觉味道好的,而那些有毒的食物通常是口感不好的。如许多植物毒素具有苦味,而植物中的糖具有甜味。同时,也只有那些喜欢具有营养食物

风味的动物才能够成功地获得生存。而实际上动物对食物味道的偏食也受采食经历(foraging experience)的影响^[41,45]。因此,与生具有的对某种味道的偏食在动物食性选择中可能仅起到很小的一部分作用^[41]。

2.1.3 动物体形态生理说(body morphophysiology)

该假说认为,在不同生存环境中的进化使得不同动物品种具有不同的形态和生理特性,这使得他们能够忍耐和选择具有不同物理和化学特性的食物。诸如不同动物品种酶系统的差异、消化器官形态结构的差异等,使他们对某些植物的解毒能力以及消化能力不同,最终导致不同品种动物对该种植物的偏食性差异^[8]。

2.2 基于学习(learning)的解释

现代采食理论认为,动物对食物的偏食主要是基于动物生活史内的学习经历。近年有关学习机制在动物食性选择中的作用受到了极大关注。研究者们进行了大量研究来解释验证动物具有的某种学习能力,迄今已经提出很多有关学习的采食选择机制。

2.2.1 采食后反馈机制(postingestive feedback) 该假说认为,动物对某种食物所产生的偏爱或厌恶是根据它们的营养需要和采食后的代谢结果在采食过程中逐渐培养起来的。Provenza^[49]对动物具有的学习机制给予了全面解释。当动物采食足够种类和适量的营养成分后会产生舒适感;当营养物质过量或不足,或采食有毒物质后产生不适感,进而产生正或负的食后反馈,引起动物对食物偏爱或厌恶。这两个过程分别被称为条件性气味偏食(conditioned flavor preferences)和条件性气味回避(conditioned flavor aversions)。该假说是目前颇具影响的假说,也是第一个能够对动物的这种采食选择过程提出理论和某种程度上实验验证的假说,受到国内外学者的广泛关注。通过学习形成的对食物的偏食或回避^[12,35,40,54-55,63-68]现象已经被大量实验所证实。然而,关于该机制还存在许多问题亟待解决,例如,在复杂的放牧环境下,动物对这种食后反馈机制进行食性选择的依赖程度有多大仍不清楚。研究表明当山羊在学习过程中被同时喂给多种食物时,动物具有的这种“联系”能力大大减弱^[17]。此外,通过学习获得的采食行为能够持续的时间、以及学习速度、反馈强度等仍没有一致的解释和定论^[37]。

2.2.2 试错学习(learning by trial-and-error) 试错学习是动物辨别食物的又一种重要策略。动物把它们的世界简单地看作为熟悉的或新奇的两种。动物

通过在熟悉和新奇食物间小心谨慎地尝试,来了解植物的营养或毒素^[52].动物总是把采食后的感觉和新奇食物联系起来.如果采食的两种食物都是新奇的,它们将很难辨别哪种食物给它们带来了不适^[12].当一次采食包含多种新奇食物时,动物可能会更多地把这种不适感归因于采食量占整个日粮比例较大的那些食物^[51].由于牧草的数量和质量常常会随着时空的变化而变化,动物可能被高度激发去不断尝试和追踪食物资源^[72].试错学习具有一定的风险性,由于动物在尝试一种陌生食物时,通常会谨慎地采食很少,因此可以减少这种风险发生的可能.此外,动物具有对新奇食物的恐惧感^[50],总是不情愿吃那些新奇食物,尤其对那些具有强烈气味的食物.动物似乎具有某种概括能力,它们能够尽量避免那些与它们不喜欢的食物相像的新奇食物^[12-13].

2.2.3 社会学习(social learning) 除自身学习外,向其他社会群体的学习也是动物食性选择的一种重要学习方式.动物向社会群体的学习包括3个等级,即母体、其他成年母畜和同伴.其中母体是最佳的学习对象,动物可以通过直接模拟的方式或通过母乳甚至母体子宫液中的风味来间接学习.其次是向其他成年母畜学习,最弱的则是向同伴学习.这种社会学习多发生在幼龄、无经验的动物身上,随着动物的生长成熟,社会学习对动物采食选择的影响会逐渐减弱,而更多的是依靠自身的采食经历来选择食物^[52].

2.2.4 空间记忆(spatial memory) 动物具有某种程度上的空间记忆功能,可以通过对食物斑块空间位置的记忆来进行偏食斑块的选择^[19,26].通过学习获得的这种空间记忆本领能够减少动物的觅食时间,提高采食效率^[9,34].特别是在草地植被斑块相距动物较远,或者是天然草原上大的地形或植被结构对家畜的采食过程构成一种阻碍作用时,更需要空间记忆来实现动物的后续有效采食.空间记忆可能已经进化成一种机制,使得放牧家畜能够再次访问含有丰富营养的采食地点^[4].空间记忆是动物对斑块进行选择的重要机制之一.虽然牛羊仅仅依赖准确的空间记忆就能够获得大量信息,但随着采食地点的增加,空间记忆的准确性理论上会降低,对新的采食环境的适应也会变得困难^[38].

2.2.5 视觉线索(visual cues) 牛、马、羊等草食家畜有极其广阔的全景视野,稍微移动头部甚至能看到它周围的全部区域.许多研究表明,牛和羊可以利用视觉线索去追踪偏嗜牧草的位置^[4,28,59,68].动物

可以将人工建筑物(如路障及围栏边界)和自然景观(如树木、山脉、河流和动物踪迹等)的视觉线索与不同质量的植物位置联系起来.视觉线索可以使动物从一个远距离处预测可食牧草资源的位置,从而减少寻找和游走距离,提高采食效率^[28].

2.2.6 皮肤防御系统(skin-defense system) 当在某一区域被接受电击后,动物将学习避免在该位置采食,这种对采食位置避免的行为被归因为动物具有皮肤防御学习机制的结果^[25].通过皮肤防御系统的学习被认为是动物适应栖息地选择的决策过程.皮肤防御学习机制是控制放牧空间分布的一个强有力的管理工具^[14].

此外,还有一些学者从心理学角度出发,提出动物具有在一定程度上根据欢乐行为(hedonic behavior)即心情的愉快与否进行食物选择.食物的感官特性在某种程度上能够刺激动物的欢乐采食行为.动物的欢乐行为能够很好地解释一种现象:当饲喂优质牧草时,动物采食量大大超过其营养需要^[5-6].

3 放牧家畜的食性选择策略

放牧家畜所面临的采食环境极其复杂,复杂的采食环境可能为放牧家畜的采食造成各种生态限制(ecological constraints)(图1),放牧条件下的草食动物为了生存、生长和繁殖后代,必须不断对这些因素做出权衡(trade-off).事实上,动物在这种复杂的环境下能够成功地生存应归功于动物具有的高度复杂的采食过程和行为对策.有关放牧家畜食性选择策略的假说或理论已被提出.基于这些理论或假说建立食性选择预测模型,可以对动物食性选择进行定量预测.

3.1 经验法则(rule of thumb, RT)

动物做出采食选择是由本身的饥饿生理需求及自身能力决定的.动物的自身能力,特别是认知及学习判断能力在后天的采食过程中不断强化,逐渐在家畜的“脑中”形成某种经验式的判断,即经验法则. RT 是以动物“离开斑块决定(patch-leaving decisions)”为判断依据分析家畜在进行草地斑块采食过程中的反应与行为对策的. RT 有数量法则、时间法则、放弃时间法则与速率法则^[27,33],动物在不同植物斑块的数量、分布等特征有差异时,可能采取不同的经验法则^[2,61].经验法则为异质化草地放牧动物的采食决策提供了一个基本的理论解释^[2].然而,对于同质化的草地采食环境,用 RT 将很难解释采食的优化问题.此外,当动物具有基本的认知和空

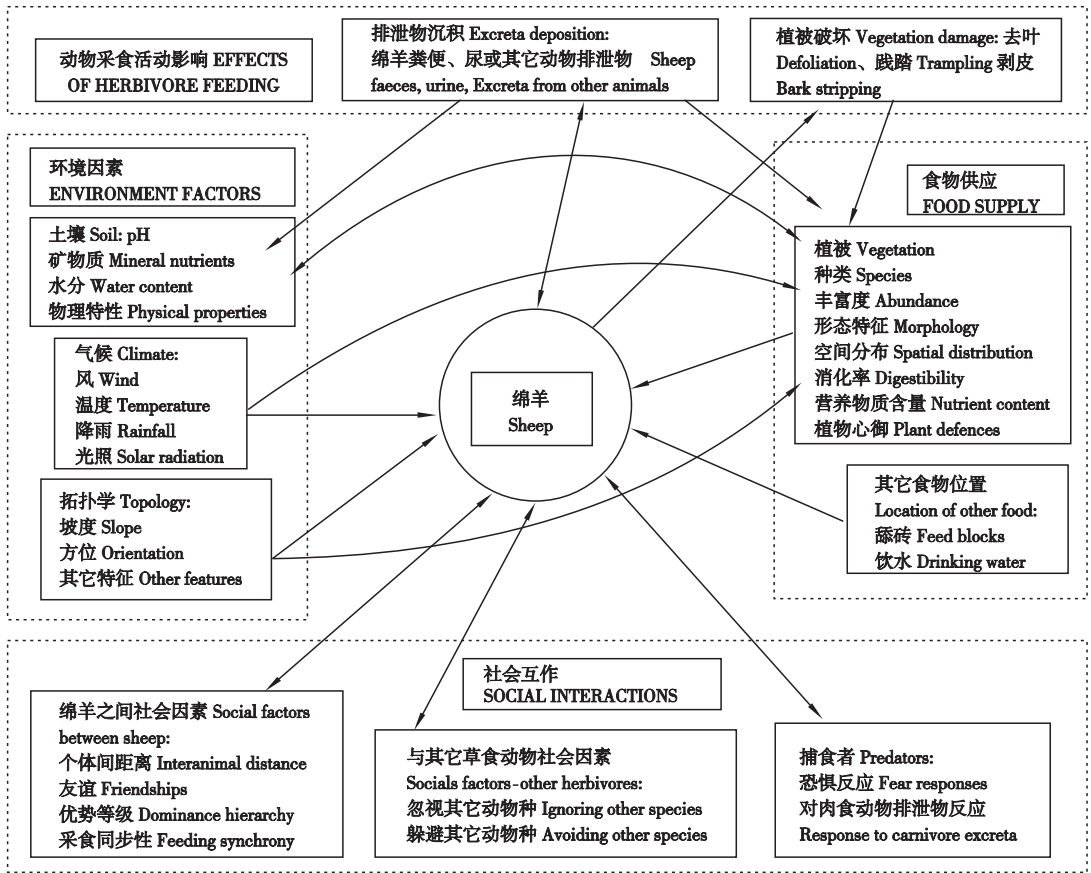


图 1 影响放牧绵羊食性选择和采食量的直接和间接因素^[23]

Fig. 1 External factors directly and indirectly affecting diet selection and intake of grazing sheep.

间记忆时, RT 在采食选择过程中发挥作用的程度仍不清楚^[70]. 目前仍缺少足够的试验来证实该假设.

3.2 边际值法则 (marginal value theorem, MVT)

Charnov (1976) 提出用边际值法则来描述动物利用斑块化草地的采食策略. 按照 MVT 预测, 动物在一个斑块中采食, 当采食速率低于它在整个生境的平均采食速率时, 会立即离开这个斑块^[48]. 一些实验验证了 MVT 的正确性^[15, 39]. 也有研究发现, 动物在斑块中实际的滞留时间比 MVT 预测的长, 采食速率比 MVT 预测的低^[7, 58]. MVT 对采食行为的分析解释相对简单, 没有考虑斑块的质量因素以及动物的密度和生理状态. MVT 的一个前提假设是采食者不能收集有关斑块特征的信息, 而一些实验已经证明牛羊能够积累有关斑块特征的经验^[3, 19].

3.3 优化采食理论 (optimal foraging theory, OFT)

优化采食理论认为, 动物当前的采食行为是长期自然选择的优化结果^[53, 61], 动物在特定的环境中总是选择最佳的食物, 使其适合度 (fitness) 达到最大化. 而适合度的测量是困难的甚至是不可能的, 因此试图找到一个与适合度相关的通货 (currency),

即 OFT 模型目标值的确定, 是 OFT 得以应用的关键所在. 一些学者已提出将采食速率、采食时间作为目标值 (通货)^[16, 31]. 还有学者建议, 将建立 OFT 模型的目标确定为寻找一个优化的采食策略 (如使采食成功最大化), 而不是一个能够达到最大适合度的优化采食行为可能会更好^[47]. OFT 的提出已有相当长一段时间, 但是人们对这一概念的认识仍有分歧^[61]. 草食动物消化生理的复杂性^[1, 20, 32], 使人们很少进行有关草食动物 OFT 的研究, 而更集中于建立放牧草地系统中家畜的优化采食模型^[44].

3.4 最小总不适感 (minimal total discomfort, MTD)

Forbes^[21-22, 24] 提出了放牧家畜寻求获得最小总不适感的概念, 并试图将其应用于预测放牧家畜的食性选择. 他认为, 动物在某一既定的生理状态下, 对每种养分均需要一个最优供应率. 超过这个值, 就会引起动物的过食甚至中毒; 低于这个值, 就会造成动物对该养分的缺乏. 事实上, 如果这种过食和缺乏不十分严重时, 动物能通过代谢调节来适应因偏离最佳养分供应所带来的不适感, 但这并不意味着动物没有产生不适感. 动物每天对其采食的食物量以

及在不同食物间的选择进行试验,直到由食物成分过量或缺乏而产生的不适信号总和降到最小为止。可见,MTD的关键问题是确定动物对各种养分的最优值。然而,在复杂的采食环境中,这种最优值的确定是相当困难的。因此,如何利用 MTD 进行食性选择的预测仍需进一步深入研究。相对其它理论来说,MTD 仍是一个较新的概念。

4 展 望

关于动物如何进行食性选择已经提出了多种不同的解释,从传统的遗传学观点,到现代的学习机制。事实上,这些看似矛盾的观点并非是相互排斥或独立的。许多生态学家认为,动物的食性选择具有遗传特性应该是显然的,因为动物的采食特征是自然选择的产物,因此一定是可遗传的。动物具有的选择性采食行为更可能是在长期进化过程中获得的遗传特性与后天不断学习共同作用的结果。研究发现,动物可以采取很多方式(策略)进行食性选择的调控,但这些策略都是仅从其中的一个侧面来解释动物的食性选择行为,如 Provenza^[49]提出的采食后反馈机制,仅从动物生理的角度考虑动物采食选择行为的机制问题;其他一些学者提出的空间记忆、视觉线索等则是从采食的环境因素角度解释动物进行斑块或景观选择时所采取的行为策略。在天然草地放牧条件下,动物面临着复杂的采食环境,以上提及的这些策略可能都对动物的选择性采食行为具有一定的调控作用,因此当前对于动物食性选择机制问题研究的关键在于:揭示在不同的采食环境下这些因素或机制如何互作来共同调节动物的食性选择行为,即同时考虑动物生理因素、环境因素等多因素在控制动物采食决策中相对贡献和互作效应。

人们对动物食性选择策略的解释仍然没有达成共识^[20,24]。这一领域存在的主要问题包括:第一,对决定食性选择的食物环境研究缺少空间尺度上的整合,即动物如何实现从植物斑块或景观到个体采食等级的整合。动物在大尺度上的采食决策会限制在小尺度上的采食行为;同样,在小尺度上所做的采食决定可能被整合到大尺度上的采食决策;第二,动物采食选择的消化代谢等生理限制因素还不十分清楚,也缺乏与采食行为及食物环境进行必要的联系;第三,以往的研究主要集中在单一影响因素的分析,缺少多种因素或机制的互作研究和综合分析。以上研究的不足有望成为今后食性选择机制研究的重点。

参考文献

- [1] Allen MS. 1996. Physical constraints on voluntary intake of forages by ruminants. *Journal of Animal Science*, **74**: 3063 - 3075
- [2] Bailey DW, Gross JE, Laca EA, *et al.* 1996. Mechanisms that result in large herbivore grazing distribution patterns. *Journal of Range Manage*, **49**: 386 - 400
- [3] Bailey DW, Howery LD, Boss DL. 2000. Effects of social facilitation for locating feeding sites by cattle in an eight-arm radial maze. *Applied Animal Behaviour Science*, **69**: 93 - 105
- [4] Bailey DW, Sims PL. 1998. Association of food quality and locations by cattle. *Journal of Range Manage*, **51**: 2 - 8
- [5] Baumont R, Dulphy JP, Jailler M. 1997. Dynamic of voluntary intake, feeding behavior and rumen function in sheep fed three contrasting types of hay. *Annales de Zootechnie*, **46**: 231 - 244
- [6] Baumont R, Prache S, Meuret M. 2000. How forage characteristics influence behavior and intake in small ruminants: A review. *Livestock Production Science*, **64**: 15 - 28
- [7] Bazely DR. 1988. Foraging behavior of sheep (*Ovis aries* L.) grazing on swards of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). Ph. D. Thesis. Oxford University.
- [8] Beaver ED, Williams JE, Miller SJ, *et al.* 1989. Influence of breed and diet on growth, nutrient digestibility, body composition and plasma hormones of Brangus and Angus steer. *Journal of Animal Science*, **67**: 2415 - 2425
- [9] Benhamou S. 1994. Spatial memory and searching efficiency. *Animal Behaviour*, **47**: 1423 - 1433
- [10] Berteaux D, Crete M, Huot J, *et al.* 1998. Food choice by white-tailed deer in relation to protein and energy content of the diet: A field experiment. *Oecologia*, **115**: 84 - 92
- [11] Blair-West JR, Denton DA, Mckinley MJ, *et al.* 1992. Behavioral and tissue responses to severe phosphorus depletion in cattle. *American Journal of Physiology*, **263**: 656 - 663
- [12] Burritt EA, Provenza FD. 1989. Food aversion learning: Conditioning lambs to avoid a palatable shrub (*Cercocarpus montanus*). *Journal of Animal Science*, **67**: 650 - 653
- [13] Burritt EA, Provenza FD. 1991. Ability of lambs to learn with a delay between food ingestion and consequences given meals containing novel and familiar foods. *Applied Animal Behaviour Science*, **32**: 179 - 189
- [14] Cibils AF, Howery LD, Ruyle GB. 2004. Diet and habitat selection by cattle: The relationship between skin- and gut-defense systems. *Applied Animal Behaviour Science*, **88**: 187 - 208
- [15] Demment MW, Laca EA. 1993. The grazing ruminant: Models and experimental techniques to relate to sward structure and intake// Proceedings of the VII World Conference on Animal Production. Alberta, Canada: U-

- iversity of Alberta Edmonton.
- [16] Distel RA, Laca EA, Griggs TC, *et al.* 1995. Patch selection by cattle: Maximization of intake rate in horizontally heterogeneous pastures. *Applied Animal Behaviour Science*, **45**: 11 – 21
- [17] Duncan AJ. 2002. Can goats learn about foods through conditioned food aversions and preferences when multiple food options are simultaneously available. *Journal of Animal Science*, **80**: 2091 – 2098
- [18] Edwards GR, Newman JA, Parsons AJ, *et al.* 1994. Effects of the scale and spatial distribution of the food resource and animal state on diet selection: An example with sheep. *Journal of Animal Ecology*, **63**: 816 – 826
- [19] Edwards GR, Newman JA, Parsons AJ. 1996. The use of spatial memory by grazing animals to locate food patches in spatially heterogeneous environments: An example with sheep. *Applied Animal Behaviour Science*, **50**: 147 – 160
- [20] Fisher DS. 2002. A review of a few key factors regulating voluntary feed intake in ruminants. *Crop Science*, **42**: 1651 – 1655
- [21] Forbes JM. 1999. Minimal total discomfort as a concept for the control of food intake and selection. *Appetite*, **33**: 171
- [22] Forbes JM. 2001. Consequences of feeding for future feeding. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **128**: 461 – 468
- [23] Forbes JM, Mayes RW. 2002. Food choice// Freer M, eds. Sheep Nutrition. New York: CAB International.
- [24] Forbes JM, Provenza FD. 2000. Integration of learning and metabolic signals into a theory of dietary choice and food intake// Cronje P, ed. Ruminant Physiology: Digestion, Metabolism, Growth and Reproduction. UK: CAB International.
- [25] Garc a J, Holder MD. 1985. Time, space and value. *Human Neurobiology*, **4**: 81 – 89
- [26] Gillingham MP, Bunnell FL. 1989. Effects of learning on food selection and searching behavior of deer. *Canadian Journal of Zoology*, **67**: 24 – 32
- [27] Green RF. 1984. Stopping rules for optimal foragers. *American Naturalist*, **123**: 30 – 40
- [28] Howery LD, Bailey DW, Ruyle GB, *et al.* 2000. Cattle use visual cues to track food locations. *Applied Animal Behaviour Science*, **67**: 1 – 14
- [29] Hughes BO. 1979. Appetites for specific nutrients// Boorman KN, eds. Food Intake Regulation in Poultry. Proceedings of the Fourteenth Poultry Science Symposium. Edinburgh: British Poultry Science.
- [30] Illius AW, Clark DA, Hodgson J. 1992. Discrimination and patch choice by sheep grazing grass-clover swards. *Journal of Animal Ecology*, **61**: 183 – 194
- [31] Illius AW, Gordon IJ, Elston DA, *et al.* 1999. Diet selection in goats: A test of intake-rate maximization. *Ecology*, **80**: 1008 – 1018
- [32] Illius AW, Jessop NS. 1996. Metabolic constraints on voluntary intake in ruminants. *Journal of Animal Science*, **74**: 3052 – 3062
- [33] Iwasa Y, Higashi M, Yamamura N. 1981. Pre-distribution as a factor determining the choice of optimal foraging strategy. *American Naturalist*, **117**: 710 – 723
- [34] Johnson RA. 1991. Learning memory and foraging efficiency in two species of desert seed-harvester ants. *Ecology*, **72**: 1408 – 1419
- [35] Kronberg SL, Muntifer RB, Ayers EL, *et al.* 1993. Cattle avoidance of leafy spurge: A case of conditioned aversion. *Journal of Range Management*, **46**: 364 – 366
- [36] Kyriazakis I, Oldham JD. 1993. Diet selection in sheep: the ability of growing lambs to select a diet that meets their crude protein (nitrogen \times 6.25) requirements. *British Journal of Nutrition*, **69**: 617 – 629
- [37] Kyriazakis I, Tolcamp BJ, Emmans G. 1999. Diet selection and animal state: An integrative framework. *Proceedings of the Nutrition Society*, **58**: 765 – 772
- [38] Laca EA. 1998. Spatial memory and food searching mechanisms of cattle. *Journal of Range Management*, **51**: 370 – 378
- [39] Laca EA, Distel RA, Griggs TC, *et al.* 1993. Field test of optimal foraging with cattle: The marginal value theorem successfully predicts patch selection and utilization// Proceedings of the 17th International Grassland Congress. Palmerston North, New Zealand: SIR Publishing.
- [40] Landau S, Silanikove N, Nitsan Z, *et al.* 2000. Short-term changes in eating patterns explain the effects of condensed tannins on feed intake in heifers. *Applied Animal Behaviour Science*, **69**: 199 – 213
- [41] Launchbaugh KL, Walker JW, Taylor CA. 1999. Foraging behavior: Experience or inheritance// Launchbaugh KL, Sanders KD, Mosley JC, eds. Grazing Behavior of Livestock and Wildlife. Moscow: Idaho Forest Wildlife Range Experiment Station, University Idaho.
- [42] Li J-N(李俊年), Liu J-K(刘季科). 2003. Ecological implication and behavior mechanism of food selection of mammalian herbivores. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **14**(3): 439 – 442 (in Chinese)
- [43] Newman JA, Parsons AJ, Harvey A. 1992. Not all sheep prefer clover: Diet selection revisited. *Journal of Agricultural Science*, **119**: 275 – 283
- [44] Newman JA, Parsons AJ, Thornley HM, *et al.* 1995. Optimal diet selection by a generalist grazing herbivore. *Function Ecology*, **9**: 255 – 268
- [45] Nolte DL, Mason JR, Lewis SL. 1994. Tolerance of bitter compounds by an herbivore, *Cavia porcellus*. *Journal of Chemical Ecology*, **20**: 303 – 308
- [46] Owen JB. 1992. Genetic aspects of appetite and feed choice in animals. *Journal of Agricultural Science*, **119**: 151 – 155
- [47] Perry G, Pianka ER. 1997. Animal foraging: Past, present and future. *Trends in Ecology and Evolution*, **12**: 360 – 364
- [48] Prache S, Peyraud JL. 2001. Foraging behavior and intake in temperate cultivated grasslands// Proceedings of the 19th International Grassland Congress. Sao Pedro,

- Brazil: Brazilian Society of Animal Husbandry.
- [49] Provenza FD. 1995. Postingestive feedback as an elementary determinant of food preference and intake in ruminants. *Journal of Range Management*, **48**: 2 – 17
- [50] Provenza FD. 1996. Acquired aversions as the basis for varied diets of ruminants foraging on rangelands. *Journal of Animal Science*, **74**: 2010 – 2020
- [51] Provenza FD, Lynch JJ, Burrett EA, *et al.* 1994. How goats learn to distinguish between novel foods that differ in postingestive consequences. *Journal of Chemical Ecology*, **20**: 609 – 624
- [52] Provenza FD, Pfister JA, Cheney CD. 1992. Mechanisms of learning in diet selection with reference to phytotoxicosis in herbivores. *Journal of Range Management*, **45**: 36 – 45
- [53] Pyke GH. 1984. Optimal foraging theory: A critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **15**: 523 – 575
- [54] Ralphs MH, Provenza FD, Pfister JA, *et al.* 2001. Conditioned food aversion: From theory to practice. *Rangelands*, **23**: 14 – 18
- [55] Ralphs MR. 1997. Persistence of aversions to larkspur in naive and native cattle. *Journal of Range Management*, **50**: 367 – 370
- [56] Richter CP. 1943. Total self-regulatory functions in animals and human beings. *Harvey Lecture Series*, **38**: 61 – 103
- [57] Roguet C, Prache S, Petit M. 1998. Feeding station behavior of ewes in response to forage availability and sward phenological stage. *Applied Animal Behaviour Science*, **56**: 187 – 201
- [58] Schoener TW. 1971. Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **2**: 369 – 404
- [59] Scott CB, Provenza FD, Banner RE. 1995. Dietary habits and social interactions affect choice of feeding location by sheep. *Applied Animal Behaviour Science*, **45**: 225 – 237
- [60] Scott LL, Provenza FD. 2000. Lambs fed protein or energy imbalanced diets forage in locations and on foods that rectify imbalances. *Applied Animal Behaviour Science*, **68**: 293 – 305
- [61] Stephens DW, Krebs JR. 1986. *Foraging Theory*. Princeton: Princeton University Press.
- [62] Villalba JJ, Provenza FD. 1996. Preference for flavored wheat straw by lambs conditioned with intraruminal administrations of sodium propionate. *Journal of Animal Science*, **74**: 2362 – 2368
- [63] Villalba JJ, Provenza FD. 1997. Preference for flavored wheat straw by lambs conditioned with intraruminal infusions of acetate and propionate. *Journal of Animal Science*, **75**: 2905 – 2914
- [64] Villalba JJ, Provenza FD. 1997. Preference for flavoured foods by lambs conditioned with intraruminal administration of nitrogen. *British Journal of Nutrition*, **78**: 545 – 561
- [65] Villalba JJ, Provenza FD. 1997. Preference for wheat straw by lambs conditioned with intraruminal infusions of starch. *British Journal of Nutrition*, **77**: 287 – 297
- [66] Villalba JJ, Provenza FD. 1999. Nutrient-specific preferences by lambs conditioned with intraruminal infusions of starch, casein, and water. *Journal of Animal Science*, **77**: 378 – 387
- [67] Villalba JJ, Provenza FD. 2000. Discriminating among novel foods: Effects of energy provision on preferences of lambs for poor-quality foods. *Applied Animal Behaviour Science*, **66**: 87 – 106
- [68] Villalba JJ, Provenza FD. 2002. Polyethylene glycol influences selection of foraging location by sheep consuming quebracho tannin. *Journal of Animal Science*, **80**: 1846 – 1851
- [69] Wang D-L (王德利). 2004. Progress in the coadaptation and coevolution between plants and herbivores. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)*, **24**(11): 2641 – 2648 (in Chinese)
- [70] Wang DL, Han GD, Bai YG. 2005. Interactions between foraging behavior of herbivores and grassland resources in the eastern Eurasian steppes// McGilloway DA, ed. *Grassland: A Global Resource*. Netherlands: Wageningen Academic Press: 99 – 110
- [71] Wang G-M (王桂明), Zhong W-Q (钟文勤), Zhou Q-Q (周庆强). 1994. Plant-herbivorous mammal interaction system. *Chinese Journal of Ecology (生态学杂志)*, **13**(6): 44 – 47 (in Chinese)
- [72] Wang J, Provenza FD. 1997. Dynamics of preference by sheep offered foods varying in flavors, nutrients and a toxin. *Journal of Chemical Ecology*, **23**: 275 – 288
- [73] Wang S-P (汪诗平), Li Y-H (李永宏). 1999. Degradation mechanism of typical grassland in Inner Mongolia. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, **10**(4): 437 – 441 (in Chinese)
- [74] Zhang J-E (章家恩), Liu W-G (刘文高), Chen J-Q (陈景青), *et al.* 2005. Effects of different cutting intensities on above and underground growth of *Stylosanthes guianensis*. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, **16**(9): 1740 – 1744 (in Chinese)

作者简介 王 岭,女,1974年生,博士研究生.主要从事放牧生态学与营养生态学研究,发表文章6篇. E-mail: wangl890@nenu.edu.cn

责任编辑 肖 红