

# 陆地生态系统次级生产力的研究 (III)

王祖望 孙儒泳

(中国科学院西北高原生物研究所) (北京师范大学生物系)

## 摄食和营养

摄食和营养的研究是计算动物种群能流的重要手段,故在该项研究中必须抓住以下要点:

(1) 确定在某一生态系统的净初级生产中,草食动物可利用的部分。格罗津斯基 (Grodziński 1975) 将可利用食物定义为:“动物易于发现、选择和摄取的食物贮存量”。

(2) 确定动物对可利用食物的消化率和同化率水平。这是计算通过哺乳动物种群能流的二个重要参数。

(3) 以摄入食物中的可代谢能量(即同化量)为基础,求出维持价或每日能量需要。

现以啮齿动物为主,介绍具体方法如下:

表1 中华鼢鼠的嗜食性测定 (1977年8月5日)(草生长盛期)

天然食物种类	实验动物编号及嗜食等级						平均值	百分率 (%)
	1	2	3	4	5	6		
马先蒿 ( <i>Pedicularis</i> sp.)	3	3	2	1	2	3	2.3	56.55
香薷	1	1	1	1	1	1	1.0	14.37
甘肃棘豆 ( <i>Oxytropis kensuensis</i> )	3	3	3	3	3	3	3.0	87.48
车前	3	2	3	3	3	3	2.8	75.50
垂穗披碱草 ( <i>Cleistogenes nutans</i> )	1	1	2	0	1	0	0.8	11.94
蕨麻 ( <i>Potentilla anserina</i> )	3	3	3	2	3	2	2.7	66.88
美丽凤毛菊 ( <i>Saussurea superba</i> )	3	3	3	3	3	3	3.0	100.00
苔草 ( <i>Carex</i> sp.)	3	2	2	3	2	2	2.3	51.83

## 一、食物消耗：定性测定

### (一) 嗜食性测定

为了测定啮齿动物对天然食物的选择，估计其摄食量，动物应捕自研究地区，采用在不同季节实际可利用的天然食物进行实验。在实验期间，啮齿动物被放置在铁丝笼内，每笼一只，对每个动物投喂3—5种可利用的天然食物。同时也投喂一些标准食物和水（根据具体情况确定），以备在测验的食物不适于食用时，供动物摄取。每次实验，应准确称量不同食物的重量，并设立对照组，以求出食物的水分自然蒸发量。

一般用0、1、2、3四个等级来估计每种食物的摄食量。0级=0%（食物未被摄取）、1级=0—30%、2级=30—60%、3级=60—90%的食物被消耗。

为了充分反映个体间的差异，每次实验至少需用10只动物，结果用平均值和百分率表示（表1）。

该方法的优点是同时可获得食物选择定性和定量方面的资料。

### (二) 胃内含物分析

胃内含物或整个消化道的分析是研究动物食性最好和最直接的方法。一般两栖类、爬行类和大多数鸟类的胃内含物比较容易鉴别，而哺乳类，特别是小啮齿动物胃内含物的鉴别比较困难，必须采用显微技术。这种方法可以鉴别杂食性动物所消耗的大多数植物性和动物性食物，也能计算已消化的不同食物成分的频率，并充分估计生态系统内啮齿动物种群的天然食物供应。具体方法如下：

在不同季节，用弹簧夹或枪击等方法捕捉啮齿动物，解剖取胃，称重后，使之干燥或在80%酒精中固定。如果为已干燥的胃，则应在水中浸泡24小时，然后镜检。

草食性动物胃的内含物可在200号网眼的筛子上冲洗，取少量样品放在载玻片上，加少许赫特威格（Hertwig）液，直接将载玻片在酒精灯上煮沸，然后用霍耶（Hoyer）液与样品混

合，在载玻片上均匀涂布，放上盖玻片，除去气泡，在60℃烘箱内干燥3天，用这样方法准备的材料，与事先已制好的各种参考玻片进行比较。

参考玻片制作：预先对研究地区啮齿动物嗜食的植物种类，制作一批常备的组织切片和表皮细胞图谱，供对比、鉴定时参考。近年来，国外一些生态学者对胃内含物分析方法又有一些新发展。如约翰·塔斯特（Johan Tast 1974）在根田鼠的食物研究中，将某些种类的植物投喂笼养动物。然后在不同时间杀死动物，检查胃及肠道内含物的色泽变化，并制作参考玻片，这比单纯采集植物标本制作参考玻片更可靠。

### (三) 粪便分析法

这种方法在草食和肉食性动物中应用相当广泛。如：马丁（Martin 1964）研究羊时应用粪便分析法，从而发现羊选择的食物种类，呈现一个有规律的选择性变化的年顺序。斯图尔特（Stewart 1976）介绍了一种应用扫描电子显微镜分析草食动物粪便中植物表皮的较完善的技术。此外，肉食性鸟类呕吐物中，往往可以发现残余的骨骼、毛、羽等可供作食物分析。肉食性兽类的粪便一般在干燥后，用70%酒精浸泡数日，然后在温水中轻轻散开，鉴别食物种类。但这种方法有相当大的局限性，因为在粪便中大多为不易消化的部分，而许多易消化的食物则不留痕迹。

## 二、食物消耗的定量测定

测定饲养于实验室内的动物的食物消耗量相当简单，但对于自由生活于自然环境中的动物进行同样的测定，通常是很困难的。目前常用的方法如下：

### (一) 实验室内测定

这个方法比较简单，给试验动物充分的食物，投喂时称重，经一定时间后，测定剩余食物重量，并求出食物的消耗量。在实验过程中，要特别注意食物水分的自然蒸发量和被动物糟蹋、浪费的部分。

## (二) 野外测定粪便产生量

先采用饲喂实验或“离体”消化法求得消化率，然后在野外条件下测定粪便产生量，按米尔纳 (Milner 1967) 提出的公式，计算食物摄入量 ( $C$ )：

干物质摄入量 ( $C$ )

$$= 100 \left( \frac{\text{粪便产生量}}{\text{干物质的消化率\%}} \right)$$

“离体”消化法通常利用“人工”胃中的胃微生物来估计消化率，这种方法适用于许多反刍动物，并成功地应用于圣基尔达的野羊和圈养的鹿的研究。事实证明对于那些粪便和其他排泄物相当长时间留在一个地方的种类，该方法具有很大的应用价值。

还有一种应用更广泛的方法，即在动物食物中加入一种不能消化的指示性物质，如硅石等，它完全不能消化，在粪便中出现的量与消耗的完全相同，这样根据食物中开始含有的比例，就可以很容易地估计出食物的消耗量。尼尔森 (Nielsen 1949) 对百足虫 (*Glomeris marginata*) 的研究，就应用了这种方法。Milner (1967) 用含有已知量的氧化铬的食物喂动物，然后测定在粪便代表性样本中的示踪剂含量，即可求得粪便产生量，计算公式如下：

粪便产生量

$$= \frac{\text{饲喂的示踪剂的重量}}{\text{每磅粪便有机物中示踪剂的重量}}$$

示踪剂通常用胶囊饲喂，氧化铬玉米油悬浮剂置于胶囊中，每 24 小时至少需饲喂示踪剂二次，以减少氧化铬排泄物的波动。

## (三) 放射性同位素法

在饲料中混入一定浓度的放射性同位素投喂动物，测定动物体放射性活性 ( $A_t$ ) 的增加。待活性变得稳定后，如中止供给含有同位素的饵料，则活性开始降低。假定放射性活性消失速度系数为  $K$ ，则：

$$A_t = A_0 e^{-Kt}$$

$A_0$  为开始时的活性。将  $A_t - t$  在双对数纸上作图可求得  $K$ 。将  $A_0$  变为 1/2 时的  $t$  值，称为“生物学半衰期”，用  $t_b$  来表示 ( $K = 0.693/t_b$ )。

$t_b$ )。假定同位素摄入的速度为  $C_1$ ，则放射性活性的变化率为：

$$\frac{dA}{dt} = C_1 - KA$$

当活性稳定时，则：

$$C_1 - KA = 0 \quad \text{或者} \quad C_1 = KA$$

假定饵料中放射性物质的混合率为  $a$ ，动物体重为  $W$ ，每单位体重放射性活性为  $Q_e$ ，根据这个关系可从已知的  $K$  求得摄食率：

$$C_1 = \frac{K Q_e W}{a}$$

在该方法中，最广泛使用的同位素是  $\text{C}^{14}$ 、 $\text{P}^{32}$ ，但也可根据动物的代谢特异性而使用另外一些同位素，如： $\text{Sr}^{85}$  和  $\text{Rh}^{86}$  等。

这种方法在操作方面存在不少困难，如动物体表面吸附和实际摄入的放射性同位素难以区别。操作要求熟练。废弃物处理必须十分谨慎。因此，在野外难以推广。作为一种替代办法，伊藤 (Ito 1970) 建议采用放射化学分析法，这种方法使用自然界很少有的稀有元素  $\text{Eu}$  (铕) 来标记摄入食物。 $^{151}\text{Eu}$  本身不具有放射性，将一定量  $^{151}\text{Eu}$  混入食饵中投喂动物，当它被动物摄入体内后，或作为不消化的排泄物排出体外后，用中子照射动物体或其粪便，于是  $^{151}\text{Eu}$  变为  $^{152}\text{Eu}$  而具有放射性，然后通过计数器检验出放射性浓度，进而推断出动物的食物摄入量。

## (四) 食道瘘管和瘤胃取样法

加阿伊 (Gaare) 和斯科格兰德 (Skogland) (1975) 在挪威的冻原地区，对野生驯鹿的食性作了研究，成功地采用了这个方法。他们用 1.5 岁的雄鹿装置食道瘘管，将瘘管与绑在颈上的尼龙袋相连，用以收集摄入的食物，称量单位时间尼龙袋内食物的重量，可算出食物消耗量。同时在野外收集瘤胃内含物样品，保存在固定液中，鉴定时先将样品在细筛中用水冲洗，然后置于盘中，用 10—40 倍双目镜鉴定食物种类。瘤胃取样法可得到比食道瘘管法更可靠的食物定量资料，但后者能更好地反映动物对研究地区

植物的嗜食程度。

### 三、食物的消化率和同化率的测定

#### (一) 一般原理

测定动物对天然食物的消化率和同化率是整个摄食和营养研究中最重要的部分。为此，应先搞清一些基本概念。

摄食量( $C$ )是指异养生物在一确定时期内的食物总摄入，也称为能量摄入或摄取。

若用公式表示，摄食量( $C$ )为生产( $P$ )和呼吸( $R$ )及随粪便和尿( $FU$ )排出能量之总和：

$$C = P + R + FU$$

由能量摄入( $C$ )减去粪便中损失能量( $F$ )，剩余者为已消化能量( $D$ )( $D = C - F$ )。因此，消化率就是已消化能量( $D$ )与摄入能量( $C$ )的比率。

$$\frac{D}{C} = \frac{C - F}{C} = \frac{C + U - (F + U)}{C}$$
$$= \frac{A + U}{C}$$

由摄入能量( $C$ )减去粪便和尿中损失的能量( $FU$ )，剩余者称为同化( $A$ )，( $A = C - F - U$ )。因此，同化率( $A$ )也可称为同化量/摄食量的比率，即：

$$\frac{A}{C} = \frac{C - (F + U)}{C}$$

#### (二) 测定消化率和同化率的方法

国外生态学工作者在进行哺乳动物消化率和同化率的测定中，大多采用示踪法(tracer)或平衡法(balance method)，但由于前者只能获得消化率，而后者同时可获得消化率和同化率，故应用较前者广泛，在此重点介绍平衡法。

平衡法又称为代谢笼法(Metabolic cages method)，是将动物放置在代谢笼内，每天供给已知量的食物，并仔细收集剩余食物残渣、粪便和尿。代谢笼构造如图1所示。

动物由食物槽(d)内取得食物，排出粪便落入漏斗壁上或者滑向圆锥体的斜面(f)，并滚入粪槽(g)。尿在漏斗壁和粪槽间流入带刻度的玻璃试管(j)内。

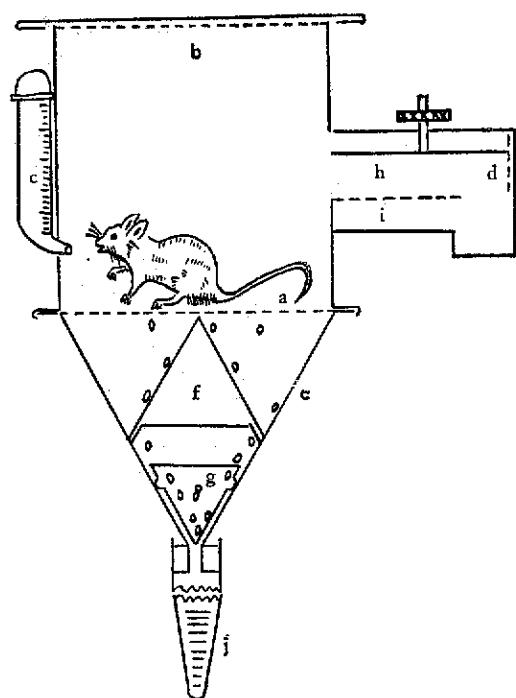


图1 哺乳动物代谢笼剖面图(根据 Drozdz, 1975)

- a. 笼底 b. 笼顶 c. 饮瓶 d. 食槽 e. 漏斗
- f. 圆椎体 g. 粪槽 h. 可调节的横盖 i. 收集食物碎屑的托盘 j. 收集尿液的带刻度试管

小啮齿动物代谢笼一般用不锈钢、塑料或玻璃漏斗构成。有两种规格：一种为 $12 \times 13$ 厘米，笼底面积为110平方厘米。另一种大小为 $12 \times 17 \times 14$ 厘米，底面积为340平方厘米。前一种适用于体重不超过40克的小鼠，后一种适宜于较大的野鼠。

供啮齿动物试验用的天然食物，必须在嗜食性测定和胃内含物分析的基础上确定。同时，应考虑天然食物季节变化等因素。

#### 操作程序：

1. 预备阶段 动物在饲养笼内暂养5—7天，投喂拟测定的天然食物，使动物的消化道被该类食物所充满。

2. 实验阶段 将经过预饲的实验动物称重后移入代谢笼内，通常每笼一只(个体小的动物也可一笼2—3只)，投喂已知量的拟测定食物，实验周期为1—5天(视具体情况而定)，并重复进行一次。

与实验进行同时，设置对照组，测定投喂食物水分的自然蒸发量。

表 2 哺乳动物天然食物消化率及同化率测定

实验时间: 开始:	1977年12月6日 10:30	结束:	13/6 10:30	持续时间:	24 小时
动物种名:	高山鼠兔	性别:	♀	笼号:	01 号
实验开始时体重(克):	102	实验结束时体重(克):	98		
动物体重变化:	增加:	克 或 减少:	4 克		
混合食物组成成分及重量:					
种名:	早熟禾	重量:	80	(克)	
种名:	羊茅	重量:	70	(克)	
种名:	苔草	重量:	100	(克)	
种名:	嵩草	重量:	100	(克)	

样品干重热值测定结果(大卡/克干重):

混合食物: 4.5001 粪便: 4.6906 尿: 0.2683 (大卡/克·液重)

项 目	湿重(克)	干物质重(克)	卡值(大卡)	摄入能量的百分率(%)
食物消耗(C)	73.89	25.45	114.53	100
粪(F)	4	2.7	12.15	10.61
已消化食物(D)			102.38	89.39
尿(U)	9 毫升		2.42	2.11
同化能量(A)			99.96	87.28
大卡/动物/日			135.96	
大卡/克·日			1.33	

3. 结束阶段 将动物从代谢笼内取出, 称体重, 小心收集全部粪便、尿和剩余食物, 每日(或一个实验周期)分别称重。

4. 测定食物、粪便和尿的热值 将各种天然食物样品称鲜重后, 置60—70℃烘箱内充分干燥至恒重, 称干重后用粉碎机碾碎备用。粪便也用同样方法烘干, 至恒重后, 称干重, 碾碎备用。然后, 将已粉碎的天然食物和粪便样品, 分别压成1—1.2克重的小圆片, 用万分之一天平精确称重后置干燥器内供热值测定用。尿样品称重后, 加几滴1% H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>, 使之略呈酸性(pH=6), 这样可使尿的热值和氮含量均保持不变, 置普通冰箱内保存。将处理过的尿样品滴在已知热值的纤维素片上(或用聚乙烯薄膜圆片代替纤维素片)置真空干燥器内, 在65—75℃温度下充分干燥后供测定热值用。

食物、粪便和尿的热值均用氧弹式热量计或绝热型氧弹式热量计测定热值。

5. 结果的记录和计算 由食物摄入(C)的热值减去粪便的热值, 得到已消化能量(D)。由已消化能量(D)减去尿中损失能量(U)得到同化能量(或可代谢能量)。

每日能量需要或维持价(maintenance cost)

可由同化的能量来计算。在实验过程中, 若动物体重不变, 则全部可代谢能量用于维持(呼吸), 即:

$$A = P + R, \text{ 当 } P = 0 \text{ 时,}$$

$$A = R$$

如果体重增加时, 每克生物量的增加应减去9大卡, 如果体重减轻时, 则每克生物量应追加7大卡(表2)德罗兹(Drożdż, 1968; 1975)。

### 参 考 文 献

- 小野勇一 1972 生态学讲座 18 动物の生产过程 共立出版。  
 Golley F. B., Petrusiewicz K. and L. Ryszkowski 1975 International Biological Programme 5. Small mammals their productivity and population dynamics. Cambridge University Press. Cambridge. London. New York. Melbourne.  
 Grodzinski W., Klekowski R. Z. and A. Duncan 1975 IBP Handbook No. 24 Methods for Ecological Bioenergetics, Published for the International Biological Programme by Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh and Melbourne.  
 Petrusiewicz K. 1967 Secondary Productivity of Terrestrial Ecosystems (Principles and methods). Vol. I. Warszawa-Krakow.  
 Petrusiewicz K. and A. Maefadyen 1970 IBP Handbook No. 13 Productivity of Terrestrial Animals (Principles and Methods). Blackwell Scientific Publications.