

高原鼢鼠挖掘取食活动的能量代价 及其最佳挖掘取食行为*

苏建平

2959.837

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁, 810001)

摘 要

高原鼢鼠 (*Myospalax baileyi*) 是青藏高原典型的地下鼠, 它主要挖掘取食杂类草之地下根茎, 在挖掘过程中形成取食洞道。本文根据此特点, 建立了挖掘取食过程中能量代价 (E_e) 与取食道结构参数 (土丘间距 S 、侧道长 L 、取食道半径 b 及洞道深度 D) 之间以及取食获能 E_f 与 S 和 b 之间的两个函数关系。分别以挖掘效率极大和取食效率极大为优化目标, 导出同样的结果, 即相同的最佳土丘间距 S_{opt} 。通过实验观测, 计算出在矮嵩草 (*Kobresia humilis*) 草甸生境条件下, 最佳土丘间距 $S_{opt} = 127.4$ 厘米, 与野外实测土丘间距 (126.30 ± 47.85 厘米) 无显著差异 ($t = 0.312, p > 0.50$), 表明高原鼢鼠的挖掘及取食行为符合最佳化原则。

关键词 高原鼢鼠, 挖掘取食, 能量代价, 效率

一切动物为了生存和繁衍都必须取食。动物的取食方式及其代价与其对环境的适应关系十分密切。研究动物的取食行为有助于对其生活史对策的理解。

近10余年来, 行为生态学发展很快, 其中一个重要的研究领域即是探讨动物的最佳取食问题, 与此相关的理论被称为最佳取食理论 (optimal foraging theory), 其基本观点是: 在动物取食行为的进化过程中, 由于自然选择的作用, 具有最佳取食行为的个体拥有最大的适合度, 因此有更多的机会留下后代, 其结果必然导致个体取食行为趋于最佳。即使得以某种方式 (如能量) 度量的取食收益相对于取食代价最大或称取食效率最大 (Pyke 等, 1977; Pyke, 1984)。因此, 研究动物的最佳取食问题首先必须在理论上或根据经验来建立切合实际的取食收益及取食代价模型; 其次通过实验获得模型所需参数; 然后在最优化条件约束下利用模型预测动物取食行为应具有的特点; 最后, 再通过实验观测验证预测结果。

迄今为止, 国内尚无有关最佳取食问题的研究报道, 仅见尚玉昌 (1990) 的一篇综述。即使在国外, 此类研究在脊椎动物中亦仅见于鸟类和某些地面活动的哺乳动物以及爬行类, 而未涉及地下鼠。但是, 在地下鼠能学研究中, Vleck (1981) 已提出囊鼠 (*Thomomys battae*) 的最佳挖掘问题, 而未能与取食问题联系起来做深入的探讨。由于地下鼠必须通过挖掘才能取食, 挖掘取食过程消耗的能量即是其取食代价。因此, 研究地下

* 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。刘季科、王祖望二位先生为本文提出宝贵意见, 特此致谢。

本文于1991年3月25日收到, 1991年12月6日修回。

鼠的最佳取食行为必然涉及挖掘行为。本文将根据地下鼠挖掘取食行为之特点, 建立取食代价及取食收益的能量模型, 并以高原鼢鼠为例, 通过实验观测, 检验以下两个假设: (1) 挖掘行为最佳, 挖掘效率应最大, 即建立单位长度取食道的能量消耗最小或消耗一定的能量建立最长的取食道; (2) 取食行为最佳, 取食效率最大, 即消耗单位能量获取的食物量最大。事实上, 若假设(1)成立, 假设(2)也必然成立。

模型的建立

欲建立地下鼠挖掘及取食过程的能量代价和收益模型, 必须先了解其取食道结构及挖掘取食行为之特点。据 Vleck(1979, 1981) 和 Andersen(1988) 以及作者的观察, 典型的取食道系由一系列被称为片断的基本结构单位组成, 每个片断包括两个相邻土丘间的一段近似水平的取食道和一条与之连接并通向地面土丘的侧道, 如图 1-e 所示。地下鼠怎样建立具有上述特点的取食道呢? 经反复观察高原鼢鼠的挖掘取食过程大致是: 个

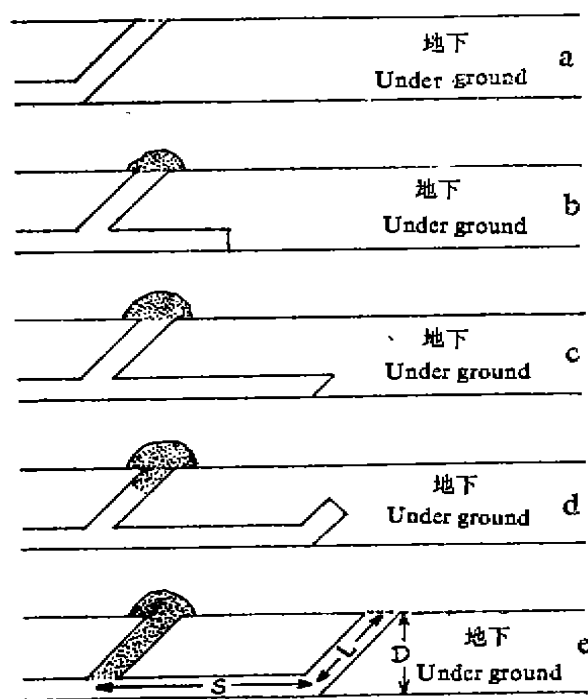


图1 高原鼢鼠的取食道结构及建立过程模式图

高原鼢鼠的取食道由一系列片断构成, 每个片断包含一段水平隧道和一条与地面土丘相接的侧道。片断的建立过程可概述为: a. 开始; b. 挖掘水平隧道; c. 水平隧道建成并开始挖侧道; d. 侧道挖掘之中; e. 形成一完整片断。图中, S 为片断长, L 为侧道长, D 为洞深。在片断形成过程中, 假定每挖掘一小段长度为 A 的隧道即需推运一次松土。

Fig.1 A diagram of burrow structure and segment-constructing process of the plateau zokor (*Myospalax baileyi*).

Foraging burrow of the zokor consists of a serial segments. Each of them includes a piece of horizontal burrow and a lateral, and is constructed by the means summarized as: (a) beginning, (b) excavating the horizontal burrow, (c) the horizontal burrow finished and starting to excavate the lateral, (d) processing in digging lateral, (e) a completely segment shaped. Here, S = segment length, L = lateral length, D = burrow depth. In the process of segment-constructing, assume that the loose soil be pushed out once when a small piece of burrow of A in length finished.

体首先用前爪或牙齿将洞端土壤挖松,同时采集或取食松土中所含的食物,随即用后肢将松土拨至身后堆积起来。当松土堆积至一定量(相当于建立一定长度的洞道)后,个体调转身体,用吻部或整个头面部将堆积的松土从已建成的那部分取食道和前一侧道推出地面,然后,返回原挖掘点继续向前挖掘和取食。如此重复数次,新建的取食道即可达到一定长度。此时,个体不再继续向前挖掘和采食,而是沿与水平面呈一锐角向上的方向挖掘,开始建立新的侧道。这时,松土不再推出地面,而是经所建成的取食道推运至前一侧道,即松土用来堵塞前一侧道。当新侧道完全建成,地表出现一个新洞口,前一侧道则被填满,一个新的取食道片断也告建成。

综上所述,建立一个取食道的基本结构单位一片断的能量代价可用下式表示:

$$E_e = E_s + E_p + 5E_x + E_i \quad (1)$$

式(1)中, E_s = 挖掘过程的能量消耗, E_p = 推运松土过程的能量消耗, E_x = 推运松土过程中克服重力做功,并假定个体克服重力做功之效率为20%(Cavagna 等, 1963; Vleck, 1981); E_i = 个体推土后返回挖掘点的能量消耗。

怎样估计以上各部份的能量消耗呢? 令:

S = 土丘间距(即片断长度), L = 侧道长, D = 取食道深, b = 取食道半径, π = 圆周率, ρ = 土壤平均密度, g = 重力加速度, K_s = 挖松单位质量土壤的耗能, K_p = 将单位质量的松土推进单位距离的耗能(Vleck, 1979, 1981), K_i = 个体返回时每移动单位距离之耗能。除此之外,假定个体每挖掘一小段长度为 A 的洞道即需推运一次松土。则有:

$$E_s = K_s \cdot \pi \cdot b^2 \cdot \rho \cdot (S + L) \quad (2)$$

$$E_p = K_p \cdot \pi \cdot b^2 \cdot \rho \cdot S \cdot (S/2 + L) + K_p \cdot \pi \cdot b^2 \cdot \rho \cdot L \cdot (S + L) \quad (3)$$

$$E_x = D \cdot g \cdot \pi \cdot b^2 \cdot \rho \cdot S \quad (4)$$

$$E_i = K_i \cdot (S/2 + L) \cdot S/A + K_i \cdot (S + L) \cdot L/A \quad (5)$$

将式(2)、(3)、(4)和(5)同时代入(1),并令 $C = \pi \cdot b^2 \cdot \rho$ (Vleck, 1979, 1981),得:

$$E_e = K_s \cdot C \cdot (S + L) + (K_p \cdot C + K_i/A) \cdot (S^2/2 + 2S \cdot L + L^2) + 5D \cdot g \cdot C \cdot S \quad (6)$$

在给定生境中,土壤物理性质及食物分布状态一定或保持相对稳定。式(6)表明,在挖掘取食过程中,建立一个取食道片断的能量代价(E_e)为土丘间距的二次函数,同时也受洞深、洞径及侧道长度的影响。按照假定(1),下式必须得到满足,即:

$$E_e/S = \text{Minimum} \quad (7)$$

由式(6)两边同除以 S , 再对 S 求二阶导数,得:

$$(E_e/S)'' = 2 \times [K_s \cdot C \cdot L + (K_p \cdot C + K_i/A) \cdot L^2]/S^3 > 0 \quad (8)$$

因此,只要 S 满足于 $(E_e/S)' = 0$, 式(7)必然得到满足。此时,土丘间距最佳,记为 S_{opt} , 且有:

$$S_{opt} = \sqrt{2L^2 + 2K_s \cdot C \cdot L / (K_p \cdot C + K_i/A)} \quad (9)$$

若从取食方面来考虑,即欲使假设(2)成立。令: $E_{i,}$ = 建立一个取食道片断获得的同化能, D_e = 单位体积土壤中所含食物之总能量, R_e = 动物对天然食物的同化率,则:

$$E_{tg} = \pi \cdot b^2 \cdot S \cdot D_e \cdot R_e \quad (10)$$

$$\text{而且, 必须使 } E_{tg}/E_e = \text{Maximum} \quad (11)$$

$$\text{根据式(10)和式(6)可以证明, 当 } (E_{tg}/E_e)' = 0 \quad (12)$$

成立时, 式(11)也必然成立。由此得出的最佳土丘间距与式(9)完全一样。因此, 只需检验利用式(9)估计的 S_{opt} 与实际测得的土丘间距之间是否存在显著差异即可判断地下鼠的挖掘取食行为是否遵循最佳化原则。

顺便指出, 与Vleck(1981)建立的挖掘价模型相比, 式(6)多 $(S^2/2 + 2S \cdot L + L^2) \cdot K_1/A$ 项, 用以描述推运松土后, 个体返回原挖掘点这一过程中所消耗的能量, 而少 $5/2 D \cdot g \cdot C \cdot L$ 项, 按Vleck(1981)的观点, 此项代表推运侧道内松土过程中克服重力的做功, 但根据图1分析, 此项不宜存在。尽管有上述差别, 但两个模型得出的最终结果将不会有大的差异, 因为这里所讨论的两部分能量相对于总的能量代价都是一个很小的量。

材料和方法

本研究在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站地区进行, 有关该地区的自然概况及啮齿动物群落结构和分布已有报道(刘季科等, 1982; 杨福国, 1982), 不再赘述。

实验动物活捕自定位站附近海拔约3200米的矮嵩草(*Kobresia humilis*)草甸。其中一部份个体带回定位站实验室, 测定挖掘活动(包括挖掘、推土及与之相关的身体移动)期间的代谢率, 测定方法与Vleck(1979)和Andersen(1981)大致相同, 但略有修改。另一部分个体及时用于野外挖掘速度(取食道建立速度)测定。

准确估计高原鼢鼠野外自由生活状态下的挖掘速度十分重要, 但却相当困难。因为观察者不可能直接观察到挖掘活动的整个过程, 无法了解个体在某时所处的地下精确位置及活动状态(重要的是要区分出静息状态及其累积消耗的时间, 否则计算出的平均速度必然偏低), 即使动物在测定期内逃走也难及时发现。经作者反复摸索, 采用下述方法可克服以上困难, 并能在近似于自由生活状态条件下, 估测挖掘速度。

在个体被捕处附近, 选择一块1米×1米的草地, 其四周挖出一道约20厘米宽40厘米深的防逃沟, 中央部份供鼢鼠挖掘洞道。在中央部份的一边中点距地表约20厘米深处, 人工挖掘一段与两邻边基本平行约10厘米长的水平洞道, 然后将待测个体称重, 并在其颈部配带1只微型无线电发射机, 俟动物适应后, 将它置于上述人工挖掘的洞内, 可见动物立即进行挖掘。此时, 开始用无线电接收机监听发射机信号, 并根据其变化, 判断和记录静息状态的时间。当个体挖至对边边缘时, 立即将它取出, 并记录从挖掘开始至结束时的总时间, 从中减去测定期内静息状态累计持续时间, 即可得到实际用于挖掘洞道的时间。最后解剖洞道, 测量其长度, 并计算出挖掘建洞速度。然后, 将中心部份缩小为0.6米×0.6米, 其余步骤不变, 重复一次测定。值得注意的是, 鼢鼠在建立典型的取食道时, 松土几乎全被推运出洞。为使测定过程中, 鼢鼠的行为尽可能地接近自然状态, 每次洞口堵塞后, 需人为暴露洞口。否则, 将有大量松土堆积于洞内, 使挖掘速度估计值偏高。上述无线电监测系统由中国科学院西北高原生物研究所啮齿动物行为及防治研究室研制提供, 观察者可根据从接收机收听到的发射机信号变化准确地区分出动物的静止状态(周文杨等, 1990)。

通过解剖取食道, 测得以下参数: 土丘间距(S)、侧道长度(L)、取食道深度(D)及

其半径(b)。与此同时,对取食道土层土壤取样,测定土壤密度(ρ)。所测数据均以平均值 \pm 标准差($\bar{x} \pm S_D$)表示。实测土丘间距与最佳土丘间距〔利用式(9)计算〕之间差异的显著性,采用 t 测验检验。

结 果

1. 高原鼯鼠的取食道参数

对典型取食道的解剖测定表明:土丘间距(S)为 126.34 ± 47.85 厘米($n=184$),其变化幅度较大;取食道深度(D)为 21.24 ± 2.44 厘米($n=160$);侧道长度(L)为 30.55 ± 3.41 厘米($n=180$);取食道半径(b)为 3.75 ± 0.41 厘米($n=160$),对其中15只已知体重个体的取食道半径分析表明, b 与体重(W)呈显著正相关($r=0.62, p<0.05$),回归公式为:

$$b = 0.90w^{0.27} \quad (13)$$

式中 b 以厘米表示, W 以克计。这与*Thomomys bottae* 体重对取食道半径的影响相似(Vleck, 1979)。此外,取食道土层土壤密度为 1.22 ± 0.21 克/厘米³($n=133$)。

2. 高原鼯鼠的挖掘速度

实验共采用12只个体,每只个体分别测长距离(1米 \times 1米)和短距离(0.6米 \times 0.6米)各一次。结果在长距离条件下,挖掘时间为 20.15 ± 0.45 分,挖掘洞道 91.5 ± 4.2 厘米,平均速度4.54厘米/分。短距离的挖掘时间为 9.95 ± 0.33 分,建立洞道 49.5 ± 2.8 厘米,平均速度4.97厘米/分。上述结果说明:平均挖掘速度随挖掘时间的增加呈下降趋势,尽管洞道长度随挖掘时间的增加而加长,但加长速度将逐渐变慢。

3. 挖掘活动代谢率与模型参数的估计

挖掘活动代谢率与体重呈明显的负相关($r=-0.493, n=20, p<0.05$)回归公式为:

$$MR_B = 67.24w^{-0.49} \quad (14)$$

式(14)中, MR_B 为挖掘活动代谢率,以毫升氧/克 \cdot 小时表示, w 为体重,以克计。

对体重已知的个体,采用式(14)和式(13)可估计其挖掘活动代谢率和取食道半径(b),并按 $C = \pi \cdot b^2 \cdot \rho$ 计算参数 C 。根据挖掘时间和建立洞道长度的测定结果,利用式(6)估计出每只个体的 K_1 以及 $K_2 \cdot C + K_1/A$ (表1)。必须指出,在使用式(6)时,凡与 L 及克服重力作功的有关各项应取零值,因为在挖掘速度的测定过程中,没有建立洞道,且所建洞道均近似水平。

4. 最佳土丘间距

采用 C 、 K_1 、 $K_2 \cdot C + K_1/A$ 、 L 的平均值,根据式(9),计算出最佳土丘间距 $S_{opt} = 127.4$ 厘米,与实际测得的土丘间距 126.3 ± 47.85 厘米无显著差异($t=0.312, p>0.05$)。表明高原鼯鼠的挖掘及取食行为在总体平均水准上符合最佳化原则,即建立单位长度取食道的能量消耗最小,同时使得取食效率最大。本文提出的两个假定得到验证。

讨 论

高原鼯鼠挖掘速度的测定结果表明,随着挖掘时间的增加(相当于洞道长度加长),平均挖掘速度(洞道长度除以建立该段洞道之总时间)呈下降趋势,这一结论在理论上

表 1 影响高原鼢鼠挖掘取食过程中能量代价的参数
Table 1 Parameters influencing energy cost of foraging by burrowing of the plateau zokor (*Myospalax baileyi*)

个体号 No. of ind.	体重(克) mass (g)	挖掘活动代谢率(毫升氧/克·小时) burrowing metabolic rate(ml O ₂ /g.hr)	取食道半径(厘米) radius of burrow (cm)	C (g/cm)	K _i (J/g)	K _p ·C+K _i /A (J/cm ²)
1	191.5	5.121	3.719	52.831	1.126	2.570E-1
2	195.0	5.076	3.737	53.344	1.125	2.593E-1
3	205.0	4.953	3.788	54.788	1.124	2.660E-1
4	217.0	4.817	3.847	56.478	1.122	2.738E-1
5	230.0	4.681	3.908	58.260	1.120	2.820E-1
6	237.0	4.613	3.940	59.201	1.119	2.863E-1
7	244.0	4.549	3.971	60.128	1.119	2.906E-1
8	258.0	4.425	4.031	61.946	1.117	2.989E-1
9	274.0	4.297	4.096	63.969	1.115	3.082E-1
10	304.0	4.083	4.214	67.618	1.112	3.249E-1
11	331.0	3.917	4.311	70.782	1.110	3.393E-1
12	339.0	3.871	4.339	71.670	1.109	3.434E-1
平均值 mean		4.534	3.992	61.473	1.118	2.941E-1
标准差 S _D		0.428	0.212	6.456	0.006	2.962E-2

不难证明。根据文中假设, 可令 $S=nA$, $L=mA$, t_i = 将长度为 A 的一小段洞道中的土壤全部挖松所需时间, t_p = 将长度为 A 的洞道中所含全部松土推运距离为 A 所需的时间, t_r = 个体推运松土后, 返回原挖掘点期间, 每移动一段距离 A 所需时间。若个体在挖掘、推土及洞中移动三个过程中的速度变化不大, 则 t_i , t_p 和 t_r 可视为常数。当所建洞道仅在水平面上随时间延长时, 平均挖掘速度为:

$$V_i = i \cdot A / [i \cdot t_i + \sum_{j=1}^i (t_p + t_r)] \quad (15)$$

$$\text{将式(15)重新整理得 } V_i = 2A / [2t_i + (i+1) \cdot (t_p + t_r)] \quad (16)$$

当洞道长度增加 A 时, i 增加 1。式(16)表明, 随着洞道长度增加, 平均挖掘速度必然下降。从而, 在理论上解释了实测结果。平均挖掘速度下降必将导致单位时间内挖掘洞道的长度及获取的食物量下降, 即挖掘及取食效率降低。据此可推断, 随着土丘间距的增加, 取食行为将越来越不经济。因此, 土丘间距不宜过大。那么土丘间距是不是越小越好呢? 式(15)和(16)不可能对此问题给出正确的回答, 因为它们没有考虑侧道对挖掘速度的影响。现在, 考察一下建立一个完整的取食道片断的平均挖掘速度。如果前面的假设不变, 则:

$$V = n \cdot A / [(m+n) \cdot t_i + (m^2 + 2m \cdot n + \frac{1}{2} n^2 + \frac{1}{2} n) \cdot (t_p + t_r)] \quad (17)$$

根据式(17)不难证明, 当 $n = \sqrt{2m^2 + 2m \cdot t_i / (t_p + t_r)}$ (18) 时, 平均挖掘速度(V)有极大值。这意味着, 只有当式(18)得到满足时, 挖掘取食行为才是最佳的。由于 $n = S/A$, 因此, 欲使挖掘取食行为最佳, 土丘间距(S)既不能太大, 也不能过小, 而只能取:

$$S = \sqrt{2L^2 + 2L \cdot A \cdot t_i / (t_p + t_r)} \quad (19)$$

虽然式(19)和式(9)在形式上有所不同,但它们是完全等价的,因为只需对 $A \cdot t_1 / (t_0 + t_1)$ 的分子分母同时乘以 MR_B , 即可得到:

$$A \cdot t_1 / (t_0 + t_1) = K_1 \cdot C / (K_0 \cdot C + K_1 / A) \quad (20)$$

综上所述,土丘间距的改变首先导致平均挖掘速度的变化,继之再影响到挖掘和取食效率。土丘间距对平均挖掘速度的作用不难理解。如果土丘间距太大,则个体推运松土以及推运松土后返回原挖掘点所移动的距离都会增加,并导致真正用于挖掘土壤的时间在建立取食道总时间中的比例下降,因此,平均挖掘洞道的速度必然较低。反之,若土丘间距过小,则一定时间内建立侧道的次数将增加,使得建立取食道的时间占总挖掘时间的比例下降,其结果必然是单位时间内建立的取食道长度变短。因此,在上述两种结果之间权衡,使得土丘间距达到最佳(Vleck, 1981)。

在天然环境中,即使仅限于考虑同一类生境(如矮嵩草草甸),土壤物理性质(如粘性)、食物种类及其(垂直)分布状态在不同位置都不尽一致,而且随着个体体重的差异,挖掘和推运松土的能力以及运动速度也会在个体之间发生变化,因此,不同的个体在不同的微生境条件下应具有不同最佳土丘间距。据此,不难理解高原鼯鼠的土丘间距(实测值)所具有的较大变化幅度。

本文研究结果表明,在矮嵩草(*Kobresia humilis*)草甸生境中,高原鼯鼠的挖掘取食行为符合最佳化原则。但有一点值得注意,在野外观察中发现,高原鼯鼠的挖掘取食方式有两种:即在春秋二季,挖掘取食过程中伴随着典型的取食道建立;而在夏季(7—8月),取食距地表很近,一般不需把松土推出而形成完整的取食道,仅在地面留下一条条明显的龟裂纹。本文所指的挖掘和取食行为的最佳化以及由此得到的结论都是以前一种方式为基础推导出来的,它是否适用于后一种方式呢?若只考虑挖掘取食过程的能量效率最大,则回答是肯定的。此时,由于无需建立侧道, $L = 0$, 根据式(9)或(19)可得 $S_{0.1} = 0$, 这种情况可理解为:在龟裂纹的每一点上都有一个“土丘”。此外,后一种挖掘取食方式具有明显优势。由于夏季雨量较多,近地表土层土质松软,有利于挖掘,且无需推运大量松土,挖掘取食过程中的能量代价必定大大下降。又据杨福国等(1985)的研究,地下生物量随土壤深度增加而逐渐减少。因此,近地表土层的取食效率也必然较前一种方式高。这对夏季哺乳期母鼠获取能量及分窝后幼仔的快速生长十分有利。但是,夏季的取食方式也有其不利的一面,表现为取食的风险价增高,易遭天敌袭击。作者曾于1987年7月下旬三次目睹正在近地表土层取食的个体惨遭大鵟(*Buteo hemilasius*)捕食的情境。因此,探讨夏季高原鼯鼠的最佳挖掘取食问题,除要考虑挖掘取食的能量代价外,似应加入风险代价这一因子共同分析。

参 考 文 献

- 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)。34—42, 甘肃人民出版社。
- 杨福国 1982 高寒草甸生态系统定位站的自然概况。高寒草甸生态系统(夏武平主编)。1—8, 甘肃人民出版社。
- 杨福国、陆国泉、史顺海 1985 高寒矮嵩草草甸结构特征及其生产量。高原生物学集刊(4):49—56。
- 尚玉昌 1990 行为生态学。现代生态学透视(马世骏主编)。224—235, 科学出版社。
- 周文杨、安丰满 1990 高原鼯鼠活动与巢区的初步研究。兽类学报 10(1):31—39。
- Andersen, D.C. 1988 Tunnel-construction methods and foraging path of a fossorial herbivore, *Geomys bursarius*. J. Mamm. 69(3):565—582。
- Cavagna, G. A., F. P. Saibene and R. Margaria 1963 Mechanical work in running. J. Appl.

- Physiol.* 18:249—256.
- Pyke, G. H., H. R. Pulliam and E. L. Charnov 1977 Optimal foraging, a selective review of theory and tests, *Quart. Rev. Biol.* 52(2):137—154.
- Pyke, G. H. 1984 Optimal foraging theory, a critical review, *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15:523—575.
- Vleck D. 1979 The energy cost of burrowing by the pocket gopher, *Thomomys bottae*, *Physiol. Zool.* 52:122—135.
- Vleck, D. 1981 Burrow structure and foraging costs in the fossorial rodent, *Thomomys bottae*, *Oecologia*(Berl.) 48:391—396.

Abstract

ENERGY COST OF FORAGING AND OPTIMAL FORAGING IN THE FOSSORIAL RODENT (*MYOSPALAX BAILEYI*)

SU Jianping

(Northwest Plateau Institute of Biology, Academia sinica, Xining, 810001)

This paper deals with the optimal foraging and burrowing of the plateau zokor (*Myospalax baileyi*), a typical species of fossorial rodent distributed on Qinghai-Tibet Plateau, based on the following two hypotheses:

H1: If burrowing is optimal, burrowing efficiency would be maximum which means that burrowing a certain length expends a minimal energy.

H2: If foraging is optimal, foraging benefit to the cost would be maximum.

According to the zokor's foraging burrow structure and observed behavioural characteristics associated with foraging by burrowing, a model slightly distinguishing from equation 2 of Vleck (1981) was established for describing the energy cost of foraging by burrowing.

$$E_c = K_s \cdot C \cdot (S + L) + (K_p \cdot C + K_t/A) \cdot (S^2/2 + 2S \cdot L + L^2) + 5D \cdot g \cdot C \cdot S \quad (a)$$

where E_c = energy cost of excavating a segment of foraging burrow, S = segment length (distance between two adjacent laterals or mounds), L = lateral length, D = burrow depth, $C = \pi \cdot b^2 \cdot \rho$, in which ρ is soil density in terms of soil mass per unit volume and b the radius of burrow, g = gravitational acceleration, K_s = energy cost of shearing 1 g of soil loose, K_p = energy cost of pushing 1 g soil a centimeter, K_t = energy cost of travelling one centimeter, A = length of a small piece of burrow, when which established the loose soil must be pushed out.

Having a complete segment established, the energy benefit of a zokor from soil can be described by the following equation,

$$E_{fg} = \pi \cdot b^2 \cdot S \cdot D_c \cdot R_a \quad (b)$$

where E_{fg} = assimilable energy gained from soil of a segment, D_c = energy in food available for zokor per unit volume of soil, R_a = assimilating rate of food by zokor.

From the two hypotheses, (E_c/S) would be minimum (H1) and (E_{fg}/E_c) maximum

(H2). Thus, it could be deduced that segment must meet the following definition:

$$S_{opt} = \sqrt{2L^2 + 2K_s \cdot C \cdot L / (K_p \cdot C + K_t/A)} \quad (c)$$

which made H1 and H2 stand.

On the basis of data of burrowing metabolic rate, burrowing rate (burrowing length to the burrowing time), lateral length, burrow radius from 12 individuals, and of soil density, we calculated the mean values: $C = 61.473 \text{ g/cm}$, $K_s = 1.118 \text{ J/g}$, $K_p \cdot C + K_t/A = 2.941 \text{ E} - 1 \text{ J/cm}^2$, and $S_{opt} = 127.4 \text{ cm}$ which did not differ from the observed segment length of $126.3 \pm 47.85 \text{ cm}$ ($t = 0.312$, $P > 0.50$). This result was based on samples from *Kobresia humilis* meadow, and showed zokors behave optimally in foraging by burrowing, i.e. foraging and burrowing efficiencies were maximum.

The results above suggested that optimalization of foraging and burrowing be synchronous. This was not difficult to understand because both the efficiencies of foraging and burrowing were influenced by segment length in the same means. When segment lengthened, the soil in the burrow would be pushed averagely a longer distance and burrowing rate declined, which resulted in decreases in both burrowing length and foraging benefit within a certain period. As segment shortened, more laterals had to be established and the same result as increasing segment length appeared. The trade-off between the two situations above made zokors select a optimal segment neither too short nor too long.

It was worthy to note that zokors performed two obvious different patterns in foraging by burrowing. In spring and autumn, foraging occurred at a deeper layer of soil, typical burrows and mounds appeared. But in summer, foraging was almost near the ground surface, no burrows and mounds needed to shape excepting cracks on ground surface. Although the optimal foraging by burrowing model was deduced from the first case, it was still fit to the second situation for summer in which $L = 0$, thus $S_{opt} = 0$ according to equation (c). One could view this case as each point of the surface cracks was a "small mound".

Key words: Plateau zokor (*Myospalax baileyi*), foraging by burrowing; energy cost; efficiency