

# 植物化学防卫与植食性哺乳动物的适应对策\*

李俊年

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁, 810001)

刘季科

(浙江大学生命科学院, 杭州, 310027)

**摘要:** 植物化学防卫与植食性哺乳动物的适应是动物—植物系统协同进化研究的重要内容。植物次生化合物可降低动物的食物摄入量及消化率、蛋白质可利用率。某些次生化合物还影响植食性哺乳动物的正常繁殖活动。单宁是动物的重要觅食阻遏剂之一。动物在学习食物选择的过程中, 通过认知过程和感知过程处理食物信息, 选择食物项目。幼体在胚胎期和哺乳期能从母体获得食物信息, 或向有觅食经验的同伴伙伴学习处理食物的经验。动物亦可通过形成络合物, 改变体内环境, 通过微生物降解、氧化还原、基础代谢率等降低生理对策, 以降低植物次生化物的影响。

**关键词:** 植食性哺乳动物; 植物化学防卫; 适应对策; 植物次生化合物

**中图分类号:** Q958.122      **文献标识码:** A      **文章编号:** 1000-1050 (2000) 03-0225-08

在长期的进化过程中, 植物以化学防卫约束植食性动物的觅食及消化, 而动物对植物的化学防卫则能作出反应, 二者相互适应, 形成植食性动物—植物系统协同进化的格局<sup>[1]</sup>。自 Ehrick 和 Raven<sup>[2]</sup>首次提出协同进化的概念以来, 生态学家对以植物次生化合物为媒介的植食性哺乳动物与植物系统的协同进化进行过大量研究<sup>[3-4]</sup>, 取得了显著进展。探讨植物对动物的化学防卫以及动物对其适应对策, 已成为营养生态学和进化生态学研究之热点之一<sup>[5-6]</sup>。本文旨在介绍该领域研究的主要进展。

## 1 植物对动物的化学防卫

植物不仅能以其坚硬的角质层、针、刺、钩及针毛延长动物对植物的觅食时间, 降低动物对食物的摄入量; 更能以其派生的次生化合物抑制动物的食物摄入量和消化等生理生态学特征<sup>[7]</sup>。

大量的研究表明, 植物次生化合物对植食性哺乳动物的食物摄入量、代谢、蛋白质利用率、体组织成分及脂肪沉积、酶活性、内源性蛋白质分泌、肝脏和肾脏细胞膜的完整性、生长速率、繁殖及存活均具有显著的抑制作用<sup>[1, 8-14]</sup>。Thomas 等以含 6% 没食子酸的食物饲喂草甸田鼠 (*Microtus pennsylvanicus*), 其处理组较对照组的基础代谢率升高 13.6%~22.6%<sup>[15]</sup>。草原田鼠 (*Microtus ochrogaster*) 在摄入含酚类化合物的食物时, 其分泌的尿酸量较对照组高 21~53 倍<sup>[16]</sup>。

\* 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); 国家基础研究规划项目 (1998040800)

作者简介: 李俊年 (1964-), 男, 博士, 助理研究员, 主要从事动物营养生态和进化生态学研究。

收稿日期: 1999-08-05; 修回日期: 1999-12-10

在植物衍生的酚类、含氮类及萜类化合物中,研究较深入者为酚类化合物中的浓缩单宁酸( condensed tannin ),可与蛋白质结合形成可溶性及不溶性络合物<sup>[17]</sup>。植物组织的单宁能抑制动物的食物摄入量,能降低动物对食物蛋白质的利用率和消化酶的活性以及肝脏和肾盂上皮细胞的功能<sup>[11,12,18~20]</sup>。单宁对动物的作用依赖于其结构、分子量、食物蛋白质含量以及动物对单宁的耐受力( Tolerance )<sup>[21,22]</sup>。在含有 10% 蛋白质的食物条件下,随单宁含量的增加,草原田鼠对蛋白质的消化率以及其生长速率均明显降低,当蛋白质含量为 20% 时,单宁含量对草原田鼠影响则较小<sup>[23]</sup>。实验鼠类对单宁的耐受力则明显高于草原田鼠<sup>[24]</sup>。黑尾鹿( *Odocoileus hemionus* )及山羊对单宁的耐受力则高于绵羊<sup>[25]</sup>。同时,植物嫩枝中的单宁对黑尾鹿的消化存在潜在的抑制作用<sup>[26,27]</sup>。单宁对动物的食物选择和消化抑制作用,仍是当前植食性哺乳动物觅食生态学研究的重要课题。Foley 发现,当卷尾袋貂( *Pseudocherius peregrinus* )摄食富含萜类化合物的多化桉树枝叶时,尿中葡萄糖醛酸和  $\text{NH}_4^+ - \text{N}$  的含量较对照组分别高 11 倍和 15 倍<sup>[4]</sup>。Lawler 等则认为,一些植物中所含萜类化合物的不悦气味,能阻止食草动物对植物的采食<sup>[28]</sup>。

近年来,在植物中相继发现孕酮和雄三酮等动物激素,这些化合物对动物正常的繁殖活动具有一定的影响。Bradbury 等和 Heftmann 等指出,40 年代澳大利亚的绵羊难产、不孕和非繁殖期母羊泌乳是由于绵羊采食类黄酮的三叶草所致<sup>[29,30]</sup>。Berger 等发现,植物中含有的阿魏酸具有抑制草甸田鼠繁殖的作用<sup>[31]</sup>。当在草甸田鼠食物中加入阿魏酸时,雌体子宫重量下降,卵巢中卵泡发育被抑制,草甸田鼠繁殖活动终止。

## 2 动物对植物化学防卫的生理反应

植食性哺乳动物对植物次生化化合物的生理反应主要为,在动物消化道内形成络合物,经酶和微生物降解,以及肝肾组织线粒体内的氧化还原等,并以这些生理反应降低植物次生化化合物对动物的毒害作用。Brett 等指出,植物次生化化合物在动物消化道内可与其他化合物形成非共价络合物,使其灭活或活性降低<sup>[23]</sup>。由于络合的化合物活性低,难于被动物吸收,随粪便排出体外<sup>[27]</sup>。Robbins 等发现,黑尾鹿和黑熊( *Ursus americanus* )的唾液蛋白可与食物中单宁络合,形成沉淀或难溶解的化合物<sup>[26]</sup>。在这两种动物的唾液蛋白中,脯氨酸含量达 40%,对单宁具有很高的亲和力,能减少必需氨基酸与单宁形成络合物,以降低蛋白质自粪中的损失<sup>[32]</sup>。

植物次生化化合物的化学活性随环境温度、pH 值和溶液极性而有差异。动物可通过改变消化道的环境,使植物次生化化合物的化学活性发生极大改变,以降低其作用。这种反应在植食性哺乳动物尚未被广泛研究,但植食性昆虫则广泛采用这种对策防止单宁—蛋白质络合物的形成<sup>[27]</sup>。当烟草角虫( *Manduca sexta* )取食富含单宁多花桉树( *Eucalyptus* sp. )枝叶时,它将调整其肠道 pH 值,分泌小肠表面活性物质,降低蛋白质与单宁的络合<sup>[33]</sup>。酚类化合物和苯环化合物可被动物的消化道酶和微生物降解利用。动物肠道内微生物降解单苯化合物,使杂环分裂成脂肪酸,之后,转化成简单的乙酸或丙酸<sup>[34]</sup>。酚、肉桂酸、没食子酸不仅能被肠道微生物解毒,同时,可被哺乳动物或微生物当作能源加以利用<sup>[27]</sup>。当植物次生化化合物被动物吸收后,经过肝脏线粒体酶系统可使之降解及络合,在此过程中,首先将其氧化、还原、水解,降低或增加其活性<sup>[35]</sup>。

其次，与体内代谢物络合增加其活性，随之，被排出体外<sup>[36]</sup>。当小白鼠被 DDT 处理 7 天后，其尿中 L-葡萄糖醛酸与 D-葡萄糖醛酸分别为对照组的 605 % 及 205 %<sup>[37]</sup>。Foley 在野外围栏的条件下，对卷尾袋貂饲喂桉树的枝叶或人工食物，发现，处理组动物尿中铵态氮和葡萄糖醛酸分别为对照组的 10 倍及 12 倍<sup>[8]</sup>。植食性哺乳动物对植物次生化化合物的间接适应对策是降低其基础代谢率（basic metabolic rate, BMR）及食物的摄入量，以降低对植物次生化化合物的总摄入。卷尾袋貂和帚尾袋貂（*Phascolarctos cinereus*）的 BMR 仅为相同体重有胎动物的一半<sup>[38]</sup>。

3 动物对植物化学防卫的行为反应

前已述及，植物对动物的化学防卫主要为植物次生化合物对动物食物选择及消化生理特征产生抑制作用。然而，在自然界，由于植物组织营养成分及次生化合物含量存在种间与种内个体间，时间及空间的异质性，动物为提高其存活及繁殖的适合度，必须对植物的质量作出行为反应与权衡（trade-off），以便选择营养丰富、次生化合物较低的食物项目<sup>[39]</sup>。Provenza 等通过对山羊食物选择的行为研究提出，植食性哺乳动物对食物项目的选择具有社会性学习行为特征<sup>[40]</sup>。

在动物学习食物选择行为的过程中，觅食个体能通过其认知过程（cognitive processes）和感知过程（affective processes）来处理食物信息（图 1）。

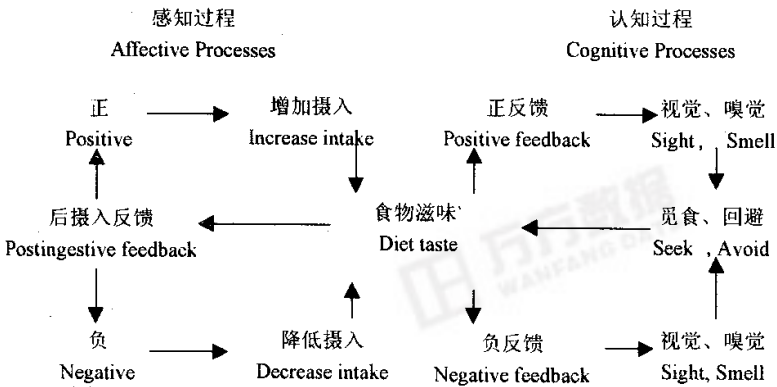


图 1 植食性哺乳动物学习食物选择行为过程（仿 Provenza 等，1992）

Fig. 1 Behavior processes of learning diet selection in herbivorous mammals (after Provenza et al., 1992)

在动物处理食物信息的过程中，动物依食物项目的滋味（taste），由其认知过程的视觉和嗅觉反馈食物滋味，选择食物项目。对同一食物项目，若为正反馈，即可选择，反之，则避免选择。进而，以其感知过程，在摄入食物项目后，以食物项目滋味的适宜程度根据摄入后的反馈，确定对食物项目的摄入量。

动物对食物信息的处理存在个体差异。有处理经验的个体可平行地将其食物选择的信息传递给无经验的个体。在同一物种，亲代母体的食物信息可传递给子代幼体，且能延续至幼体断乳期或更长时间<sup>[41]</sup>。Hepper 和 Provenza 分别对小鼠和山羊的食物选择学习研究发现，食物信息的母体传递始于母体的怀孕期及幼体的胚胎期<sup>[40, 42]</sup>。Provenza

等和 Thorhallsdottir 对山羊进行食物选择学习的研究,结果表明,对于缺乏食物信息的幼体,亦可从有经验的同胞伙伴那里学习处理食物信息的经验<sup>[39 43]</sup>。

#### 4 植物化学防卫与动物的食物选择

食草动物在觅食过程中,对食物项目的选择受许多因子的影响,其中植物次生化合物对动物的食物选择影响则倍受生态学家的关注。有关动物的食物选择机制主要有以下假设:营养假设(nutritive hypothesis)认为动物的食物选择以植物中的营养成分(如蛋白质或能量)含量为依据<sup>[44]</sup>。Lindlof 等对山地兔(*Lepus timidus*)的研究结果验证了该假设<sup>[45]</sup>,但 Klein 研究却发现,美洲兔(*Lepus americanus*)对食物选择与营养成分无关<sup>[46]</sup>。

植物次生化合物假设(plant secondary compounds hypothesis):Freeland 和一些学者认为,植物次生化合物能抑制动物消化,引起动物不适,动物的食物选择是以避免含次生化合物的食物为出发点<sup>[35]</sup>。Bryant 对美洲兔食物选择的研究支持上述假设<sup>[47]</sup>,Sinclair 以柳枝饲喂美洲兔,其实验结果却又否定了该假设<sup>[48]</sup>。

营养平衡假设(nutrient balance hypothesis):Pehrson 通过对笼养山地兔食物项目的研究,提出动物对食物项目的选择是基于对食物中正营养因子(能量和蛋白质等)的负效应和负营养因子(次生化合物)正效应的平衡<sup>[49]</sup>。Provenza 和 Lawler 分别以绵羊和卷尾袋貂的食物选择研究结果均否定了该假设<sup>[28 50]</sup>。

最优觅食理论(optimal foraging theory)将影响动物食物选择的觅食时间、养分含量、消化道容积、次生化合物含量等约束因子进行综合分析,以线性规划模型,预测动物的食物选择<sup>[51]</sup>。根据该理论,Schmitz 通过山地兔对柳枝选择的研究提出,若植物次生化合物的防卫作用有效,应满足

$$N_u/N_d > C_{ru}/C_{rd}$$

其中, $N_u$ :为化学防卫作用相对较低的植物的营养含量; $N_d$ :为化学防卫作用相对较高的植物的营养含量; $C_{ru}$ :为动物对化学防卫作用相对较低植物的摄食时间; $C_{rd}$ :为动物对化学防卫作用相对较高植物的摄食时间。当  $N_u/N_d > C_{ru}/C_{rd}$  时,动物选择化学防卫作用相对较小的植物<sup>[52]</sup>。

条件性气味回避假设(conditioned flavor aversion):Provenza 等<sup>[50]</sup>将苦味的 LICI 加入到羔羊的食物中,测定羔羊的食物选择,并提出动物通过学习将食物的特殊气味与植物次生化合物被动物吸收后的负反馈联系起来,选择食物项目,调节食物摄入量。Ralph 等对本地黄牛和新引入的黄牛食物选择结果证实了上述假设<sup>[53]</sup>。

上述几种假设均以进化论观点认为,动物具有营养天赋(nutritive wisdom)。尽管许多研究直接或间接地验证了上述假设,但关于植物化学防卫对动物食物选择的作用仍无一致的解释。

总之,自 80 年代以来,生态学家对以植物次生化合物为媒介的植食性哺乳动物—植物系统的协同进化研究,进一步更新了对动物—植物系统协同进化的认识。以植物次生化合物为媒介的植食性哺乳动物—植物系统的协同进化过程以表 1 示之。植物特定毒素的合成和积累,迫使只有能降解或分泌这种毒素的动物才能采食该种植物,少数几种植物逐步适应植物形成的特定毒素后,对植物的采食压力加大,植物对过度采食的反应

为形成和合成第二种次生化合物，与第一种次生化合物协同保护植物。随后，新的动物种形成，适应受双重保护的植物，并以此为食。

表 1 以植物次生化合物为媒介的植食性哺乳动物—植物系统的协同进化\*

Table 1 Coevolution of herbivorous mammals plant system mediated by plant secondary compounds

| 协同进化次序<br>Coevolution order | 植物反应<br>Plant response  | 动物反应<br>Animal response   |
|-----------------------------|---|---|
| 1                           | 毒素 1 的合成与积累<br>Synthesis and accumulation of toxin 1            | 所有物种回避<br>Avoidance by all species  |
| 2                           | 继续合成<br>Continual synthesis                                     | 少数物种适应，大多数物种回避<br>Adaptation by few species Avoidance by most species     |
| 3                           | 仅在有限的捕食压力条件下存活<br>Survival with only limited predation pressure | 毒素 1 成为适应物种的觅食诱食剂<br>Toxin 1 become feeding attractant to adapted species |
| 4                           |   | 大多数物种适应，造成觅食压力<br>Most species become adapted, causing herbivore pressure |
| 5                           | 毒素 2 合成和积累<br>Synthesis and accumulation of toxin 2             | 所有物种回避<br>Avoiding by all species   |
| 6                           | 继续合成毒素 1 和毒素 2<br>Continued synthesis toxin 1 and toxin 2       | 少数物种适应，大多数物种回避<br>Adaptation by few species, Avoidance by most species    |

\* 更进一步的过程，包括毒素 1 从植物中消失，同时，进一步合成更为有效的毒素 3、4  
Further events might include the disappearance of toxin 1 from the plant and the synthesis of further more effective toxins 3、4

尽管生态学家就植物化学防卫和动物适应对策进行了大量研究，但此类工作多集中于直接评价植物次生化合物对动物食物选择的作用方式<sup>[1]</sup>。而有关植物次生化合物对动物所造成的代谢价、繁殖的作用以及对植食性哺乳动物觅食行为影响等，仍需进一步研究。

参考文献：

[1] Chung-McCobrey A L , Hagerman A F , Kirkpatrick R L. Effects of tannins on digestion and detoxification activity in gray squirrels [J]. *Phys Zool* , 1997 , 70 ( 3 ) : 270 - 277.

[2] Ehrick P R , Raven P H . Butterflies and plants : a study in Coevolution [J]. *Coev* , 1964 , 18 : 586 - 608.

[3] 刘季科, 王溪, 刘伟. 北美田鼠亚科啮齿动物营养生态学研究进展 [J]. *兽类学报*, 1991 , 11 ( 3 ) : 226 - 235.

[4] Foley , W J. Nitrogen and retention and acid-base status in the common ringtail possum : evidence of the effects of Allelochemicals [J]. *Phys Zool* , 1992 , 65 ( 2 ) : 403 - 427.

[5] Karlan R , Myers J H. Induced plant responses to herbivory [J]. *Annu Rev Ecol Syst* , 1989 , 20 : 331 - 348.

[6] Lason G R , Murry A H. The energy costs of ingestion of naturally occurring nontannin plant phenolics by sheep [J]. *Phsy zool* , 1996 , 69 ( 3 ) : 532 - 546.

[7] Harborne J B. Introduction to ecological biochemistry [M]. London : Academic press , 1988. 45 - 78.

[8] Foley W J. Digestion and energy metabolism in a small arboreal marsupial , the greater glider , fed high terpene eucalyptus foliage [J]. *J Comp Phys* , 1987 , 157 : 355 - 360.

[9] Tally D W , Raupp M J . Phytochemical induction by herbivores [M]. New York : John Wiley , 1991. 67 - 80.

[10] Baldwin I J . Chemical changes rapidly induced by folivry [A]. In : E Abernays ed. Insect-plant interactions [C]. Boca Rton : CRC press , 1994. 5 : 1 - 23.

[11] Williams R F . Detoxification mechanisms [M]. New York : Wiley , 1989. 296 - 324.

[12] Lindroth G R. Mammalian herbivore-plant interactions [A]. In : Aehamson W C ed. Plant-animal interactions



- [ C ]. New York : McGraw-hill , 1991 . 163 – 206 .
- [ 13 ] Jung H G , Batzli G O . Nutritional ecology of microtine rodents : effects of plant extracts in the growth of arctic microtins [ J ] . *J Mamm* , 1981 , 62 : 286 – 292 .
- [ 14 ] Lindroth G R , Batzli G O . Plant phenolics as chemical defenses : effects of natural phenolics on survival and growth of prairie voles [ J ] . *J Chem Ecol* , 1984 , 10 : 229 – 244 .
- [ 15 ] Thomes D W , Sanson C , Bergeron J M . Metabolic cost associated with the ingestion of plant phenolics by *Microtus pennsylvanicus* [ J ] . *J Mamm* , 1988 , 69 : 512 – 515 .
- [ 16 ] Lindroth R L , Batzli G O . Detoxication of some natural occurring phenolics by prairie voles a rapid assay of glucuronidation metabolism [ J ] . *Biochem Syst Ecol* , 1983 , 11 ( 4 ) : 405 – 409 .
- [ 17 ] Hagerman A E , Bulter L G . Tannins and lignin [ A ] . In : Rosenthal G ed . Herbivores : their interactions with secondary plant metabolites . The chemical participants [ C ] . New York : Academic press , 1991 . 335 – 388 .
- [ 18 ] Robbins C T , Hagerman A E , Austin P J . Variation in mammalian physiological responses to a condensed tannin and its ecological implications [ J ] . *J Mamm* , 1991 , 72 : 480 – 486 .
- [ 19 ] McLeod M N . Plant tannins-their role in foraging quality [ J ] . *Nutri Abst Rev* , 1974 , 44 : 803 – 815 .
- [ 20 ] Hagerman A E , Robbins C T , Willson T C . Tannin chemistry in relation to digestion [ J ] . *J Rang Manag* , 1992 , 45 : 57 – 62 .
- [ 21 ] Hagerman A E , Robbins C T . Specificity of tannin-binding salivary proteins relation to diet selection by mammals [ J ] . *Can J Zool* , 1993 , 71 : 628 – 633 .
- [ 22 ] Zucker W V . Tannins : does structure determine function ? An ecological perspective [ J ] . *Am Nat* , 1983 , 121 : 335 – 365 .
- [ 23 ] Brett A D , Hagerman A E , Barrett W . Role of condensed tannin on salivary tannin-binding proteins , bioenergetics and nitrogen digestibility in *Microtus pennsylvanicus* [ J ] . *J Mamm* , 1994 , 75 ( 4 ) : 880 – 889 .
- [ 24 ] Lindroth G R , Batzli G O . Food habits of the meadow vole ( *Micotus pennsylvanicus* ) in blue grass and prairie habits [ J ] . *J Mamm* , 1984 , 65 : 620 – 606 .
- [ 25 ] Rhoades D F . Evolution of chemical defense against herbivores [ A ] . In : Rosenthal G A , Janzen D H ed . Herbivores : their relationships with plant secondary constituents [ C ] . New York : Academic press , 1979 . 3 – 54 .
- [ 26 ] Robbins C T , Mole S Hageramn A E , Hanley F R . Role of tannins in defending plants against ruminants reduction in dry matter digestibility [ J ] . *Ecol* , 1987 , 68 : 1606 – 1611 .
- [ 27 ] McArthur C , Hagerman A E , Robbins C T . Physical strategies of mammalian herbivores against plant defenses [ A ] . In : Palo R T , Robiins C T ed . Plant defenses against mammalian herbivory [ C ] . Boca Raton : CRC press , 1991 .
- [ 28 ] Lawler I R , Stapley J , Foley W J , Eschler B M . Ecological example of conditioned flavor aversion in plant-herbivore interactions : effect of terpene of Eucaleptus leaves on feeding by common ringtail and brushtail possums [ J ] . 1998 , 25 : 401 – 415 .
- [ 29 ] Bradbury P B , White D E . Oestrogenus and related substances in plants , vitamins and hormones [ J ] . *J Nutr* , 1954 , 12 : 207 – 223 .
- [ 30 ] Heftmann E . Functions of steroids in plants [ J ] . *Phytochemistry* , 1975 , 14 : 891 – 902 .
- [ 31 ] Berger P J , Sanders E H , Grander P D , Negus N E . Phenolic plant compounds functions reproductive inhibitors in *Microtus montanus* [ J ] . *Science* , 1977 , 195 : 575 – 577 .
- [ 32 ] Mehansho J , Butler L G , Carlson D M . Dietary tannins and salivary proline rich proteins : interactions , induction and defense mechanisms [ J ] . *Annu Nutr* , 1987 , 7 : 423 – 428 .
- [ 33 ] Martin M M , Rockolm D C , Martin J S . Effects of surfactants , PH and certians cation on the precipitation of proteins by tannins [ J ] . *J Chem Ecol* , 1985 , 11 : 485 – 491 .
- [ 34 ] Watkins J B , Smith G S , Hallford D M . Characterization of xenobiotic biotransformation in hepatic , renal and gut tissues of cattle and sheep [ J ] . *J Anim Sci* , 1981 , 65 : 186 – 190 .

- [ 35 ] Freeland W J , Janzen D H . Strategy in herbivory by mammals : the role of plant secondary compounds [ J ] . *Am Nat* , 1974 , 108 : 269 – 289 .
- [ 36 ] Lindroth R L , Batzli G O . Detoxification of some naturally occurring phenolics by prairie vole : a rapid assay of glucuronication metabolism [ J ] . *Biochem Syst Ecol* , 1983 , 11 : 405 – 409 .
- [ 37 ] Brian G H , Longland R C . The influence of some foreign compounds on hepatic xenobiotic metabolism and the urinary excretion of D-glucuronic acid metabolites in the rat [ J ] . *Toxicology and applied pharmacology* , 1976 , 35 : 113 – 122 .
- [ 38 ] McNab B K . The influence of food habits on the energetics of eutherian mammals [ J ] . *Ecol Monogr* , 1986 , 56 : 123 – 134 .
- [ 39 ] Provenza F D , Balph D F . Applicability of five diet selection models to various foraging challenges ruminants encounter [ A ] . In : Ughes R N ed . Behavioral mechanisms of food selection [ C ] . NATASI series . Ecological sciences , Vol. 20 . Heidelberg , New York : Springer-Verlag , 1990 . 423 – 455 .
- [ 40 ] Provenza F D , James A P , Cheney C D . Mechanisms of learning diet selection with reference to phytotoxicosis in herbivore [ J ] . *J Rang Mang* , 1992 , 45 ( 1 ) : 36 – 45 .
- [ 41 ] Keeler R F . Livestock models of human birth defects . Reviewed in relation to poisonous plants [ J ] . *J Anim Sci* , 1984 , 66 : 2414 – 2419 .
- [ 42 ] Hepper P G . Foetal learning : implication for psychiatry [ J ] ? *Brit J Psych* , 1989 , 155 : 289 – 293 .
- [ 43 ] Thorhallsdottir A G , Provenza F D , Balph . Ability of lambs to learn about novel foods while observing or participating with social models [ J ] . *Appl Behav* , 1990 , 25 : 25 – 33 .
- [ 44 ] Owen-Smith N , Novellie P . What should a clever ungulate eat [ J ] ? *Am Nat* , 1982 , 119 : 151 – 153 .
- [ 45 ] Lindlof B , Lindstrom E . Nutrient content in relation to food preferred by mountain hare [ J ] . *J Wildl Manage* , 1974 , 38 : 875 – 879 .
- [ 46 ] Klein D R . Winter food preferred learning of snowshoe hares in interior Alaska [ J ] . *J Wildl Manage* , 1977 , 13 : 266 – 275 .
- [ 47 ] Bryant J P . Phytochemical deterrence of snowshoe hare browsing by adventitious shoots of four Alasks trees [ J ] . *Science* , 1981 , 213 : 889 – 890 .
- [ 48 ] Sinclair A R , Smith J N . Do plant secondary compounds determine feeding preferences of snowshoe hares [ J ] ? *Oeco* , 1984 , 61 : 403 – 410 .
- [ 49 ] Pehrson A . Winter food consumption and digestibility in caged mountain hares [ A ] . In : Myers K , MacInnes C D eds . Proceeding of the world lagomorph conference [ C ] . Cuelph Unive Press , 1981 . 732 – 742 .
- [ 50 ] Provenza F D . Acquired aversions as the basis for varied diets of food preference and intake in ruminants [ J ] . *J Anim Sci* , 1996 , 74 : 2010 – 2020 .
- [ 51 ] Belvosky A J . Does herbivory benefits plants : a review of the evidence [ J ] . *Am Nat* , 1986 , 127 : 870 – 892 .
- [ 52 ] Schimitz O J . Management implications of foraging theory : evaluating deer supplement feeding [ J ] . *J Wildl Manag* , 1985 , 54 : 199 – 204 .
- [ 53 ] Ralph M H . Persistance of aversions to larkspur in native cattle [ J ] . *J Range Manage* , 1997 , 50 : 367 – 370 .

# PLANT CHEMICAL DEFENSES AND THE ADAPTIVE STRATEGIES OF HERBIVOROUS MAMMALS

LI Junnian

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

LIU Jike

( *College of life science , Zhejiang University , Hangzhou , 310027* )

**Abstract :** The plant chemical defenses and the adaptive strategies of herbivorous mammals are the main aspects in nutritional ecology and evolutionary ecology. Plant secondary compounds could decrease the food intake , digestibility and protein availability , and some compounds could effect the normal reproductive performance of herbivorous mammals. Tannin is an important feeding deterrent to herbivores. Animals processed information about food through cognitive processes and affective processes in diet selection. The offspring could learn foraging information from mother in uterus and weaning , and get also foraging information from experienced forager through social learning. The mammalian herbivores could reduce the influence of plant secondary compounds by increasing the food item spectrum , learning of diet selection , formation of coagulation , degradation of microorganism , oxidation and reduction.

**Key words :** Herbivorous mammals ; Plant chemical defense ; Food selection ; Plant secondary compounds