



大兴安岭汗马保护区原麝 冬季采食资源可获得性分析

陈思琪^{1#}, 唐晓勇^{2#}, 齐琦¹, 包衡^{1,3}, 闫秀琳⁴,
李洋⁵, 张卫华⁵, 杨琨⁵, 李晔⁵, 姜广顺^{1,3*}

1. 东北林业大学野生动物与自然保护地学院, 国家林业和草原局猫科动物研究中心, 哈尔滨, 150040;
2. 中国内蒙古森林工业集团有限责任公司, 牙克石, 022150;
3. 东北亚生物多样性研究中心, 哈尔滨, 150040;
4. 中国内蒙古森工集团乌尔旗汉森林工业有限公司, 牙克石, 022159;
5. 内蒙古大兴安岭汗马国家级自然保护区管理局, 根河, 022300)

稿件运行过程

收稿日期: 2023-01-15

修回日期: 2023-02-26



关键词: 原麝;
冬季;
食物组分;
采食;
资源可获得性

Key words: Siberian musk deer
(*Moschus moschiferus*);
Winter;
Food composition;
Feeding;
Availability of resource

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号:

2310-1490(2024)-01-0016-10

DOI: 10.12375/ysdwxb.20240103

摘要

2022年2—3月,在内蒙古大兴安岭汗马国家级自然保护区开展原麝(*Moschus moschiferus*)野外调查和粪便样本采集,共收集疑似原麝新鲜粪便样本36份,经分子生物学方法确定原麝粪便样本33份,同时采集14种原麝可采食的植物样本。通过食性分析,测定可采食植物的宏营养和微营养含量,定量食物可获得性和可食植物的营养含量,以探究原麝冬季食性及食物资源可获得性。结果表明:不同种类食物组成比例和食物可获得性存在差异,地衣是原麝冬季大宗食物(50.65%),环境中食物可获得性不是决定食物组成比例的主要因素;原麝冬季首先从环境中摄取碳水化合物和Na含量高的草本类植物,其次有选择地采食能量、蛋白质及脂肪含量较高的灌木类(含低矮乔木)植物,以达到自身营养物质的均衡和满足特定的营养需求。通过转化的冗余分析(tb-RDA)发现,冬季生境中原麝采食的灌木类(含低矮乔木)与草本类植物的营养供应具有显著差异,且生境植物总结构性碳水化合物(TSC)和总能(GE)显著影响原麝冬季食物组成。研究结果表明冬季生境中原麝采食植物的可获得性及营养和能量分配对原麝采食策略的选择具有重要意义。

基金项目: 中央高校基本科研业务费专项资金项目(2572022DS04)

第一作者简介: 陈思琪(1998—),女,硕士研究生;主要从事有蹄类生态学研究。E-mail:cathychan1998@163.com

*共同第一作者: 陈思琪; 唐晓勇

*通信作者: 姜广顺, E-mail:jgshun@126.com

Analysis on Availability of Siberian Musk Deer Feeding Resources in Winter in Hanma Reserve of Greater Khingan Mountains

CHEN Siqi^{1#}, TANG Xiaoyong^{2#}, QI Qi¹, BAO Heng^{1,3}, YAN Xiulin⁴,
LI Yang⁵, ZHANG Weihua⁵, YANG Kun⁵, LI Ye⁵, JIANG Guangshun^{1,3*}

(1. College of Wildlife and Protected Area, Northeast Forestry University, National Forestry and Grassland Administration Feline Research Center, Harbin, 150040, China;

2. China Inner Mongolia Forest Industry Group Co., Ltd., Yakeshi, 022150, China;

3. Northeast Asia Biodiversity Research Center, Northeast Forestry University, Harbin, 150040, China;

4. China Inner Mongolia Forest Industry Group Wuerqihan Forest Industry Co., Ltd., Yakeshi, 022159, China;

5. Inner Mongolia Greater Khingan Mountains Hanma National Nature Reserve Administration, Genhe, 022300, China)

Abstract: From February to March 2022, we carried out a field investigation and fecal sample collection of Siberian musk deer (*Moschus moschiferus*) in Hanma National Nature Reserve, Greater Khingan Mountains, Inner Mongolia. A total of 36 suspected fresh feces of Siberian musk deer were collected, and 33 of the total samples were identified by molecular biological methods. We collected 14 species of edible plants of Siberian musk deer and determined the content of macro-nutrition and micro-nutrition of edible plants through food analysis. The food availability and nutrition content of edible plants were quantified to explore the food consumption and food resource availability of Siberian musk deer in winter. The results showed that there were differences in composing proportion of different types of food and food availability. Lichens (account for 50.65%) were the major food of musk deer in winter and availability of food in the environment was not the main factor determining the proportion of food composition. In winter, Siberian musk deer first ingests herbaceous plants with high carbohydrate and Na content from the environment, and then selectively feeds on shrubs (with short arbor included) with high energy, protein and fat content, in order to achieve the balance of nutrients and meet specific nutritional requirements. The transformation-based redundancy analysis (tb-RDA) showed that there was significant difference in nutrient supply and food composition between shrubs (with short arbor included) and herbals of the grazing plants of Siberian musk deer in winter habitat, and total structural carbohydrate (TSC) and total energy (GE) of plants in the habitat significantly affected the food composition of Siberian musk deer in winter. The results indicated that the availability of grazing plants and the distribution of nutrients and energy were important for the selection of grazing strategies of Siberian musk deer.

野生动物的营养状态决定其能否在自然条件下生存和繁衍,同时也驱动其采食行为及采食数量^[1]。动物需要满足自身营养需求,只有摄入足够的食物保证均衡的营养,才能维持更佳的身体状态,提高生存和繁殖能力^[2-5]。现阶段,营养生态学领域研究的理论框架主要包括最优觅食理论、经典昆虫营养生态学理论、营养几何框架和生态化学计量学^[6-9]。

食性研究是动物营养学研究的第一步,可从营养学的角度探讨动物生境食物资源可获得性及动物

对环境的适应^[10]。采食行为是动物适应野外环境并保证长期生存的基础之一^[2]。最优觅食理论假设动物个体在特定环境下以最小成本(时间或能量消耗)获得最大收益,使动物个体适合度最大化。当某种营养元素摄入不足,抑制动物个体生存和繁衍时,能量最大化或营养均衡则成为动物的觅食目标^[11]。有蹄类在对食物选择的过程中除受年龄、性别和生理状态等自身因素的影响外,还受植物资源状况、可食植物营养价值、食物可获得性、生境和人为干扰等外

界环境因素的影响^[12-13]。

原麝(*Moschus moschiferus*)属中型有蹄类动物,为国家一级重点保护野生动物,对栖息地环境条件要求较苛刻,一般具有固定的活动路线和觅食路线。中国原麝野生种群面临快速减少、分布范围持续缩减的情况^[14],但在大兴安岭地区有健康稳定的原麝种群,在该地区开展原麝采食营养策略相关研究对原麝种群系统保护和管理十分重要。因此,针对目前大兴安岭地区原麝冬季面临的营养生态学问题:(1)食物可获得性差异是否影响原麝冬季食物组成?(2)可食植物营养供应差异是否影响原麝冬季食物组成?(3)环境植物营养供应差异是否是决定原麝采食的重要驱动因素?本研究从营养生态学角度,采用粪便显微分析法对内蒙古大兴安岭汗马国家级自然保护区原麝冬季食性及食物资源可获得性进行研究,以期原麝种群及其栖息地保护管理提供参考。

1 研究区概况

内蒙古大兴安岭汗马国家级自然保护区(以下简称“汗马保护区”)属寒温带森林生态系统类型保护区,位于大兴安岭北段西北坡原始森林腹地,东以大兴安岭山脉主脊为界,与黑龙江呼中国家级自然保护区相邻,南与内蒙古甘河林业局接壤,西、北分别与金河林业局和阿龙山林业局相连,面积为1 073.48 km²,海拔1 000~1 300 m。保护区属寒温带大陆性气候,四季和昼夜温差大,全年积雪长达10个月,主要水体为塔里亚河,属额尔古纳河水系,为保护区生态平衡发挥重要作用。保护区地带性植被属典型的寒温带明亮针叶林,区内植被垂直带谱较明显,随海拔升高植被依次为山地寒温带性针叶林带、山地寒温带性针叶疏林带和亚高山矮曲林带。保护区内主要分布的珍稀野生动物包括大中型有蹄类动物驼鹿(*Alces alces*)、原麝、狍(*Capreolus pygargus*)及食肉动物棕熊(*Ursus arctos*)、貂熊(*Gulo gulo*)、猞猁(*Lynx lynx*)和紫貂(*Martes zibellina*)等。

2 研究方法

2.1 样线调查和样品采集

2022年2—3月,在汗马保护区,基于本研究团队2016—2021年在该区域利用红外相机获得的监测信息,选择原麝高频活动区域、兽道和山脊等随机设点,沿南北方向布设间距为2.5 km、长度为4.0 km

的样线,共15条,涵盖不同生境类型,包括地形地势、河流、灌丛沼泽、森林沼泽、落叶松(*Larix gmelinii*)纯林、白桦(*Betula platyphylla*)纯林和落叶松-白桦林等。沿样线采集原麝新鲜粪便(<24 h)和主要采食的植物样本,将采集的植物和粪便样本标注经纬度、海拔、采集时间和采集人等信息后放入采样袋,-20℃保存。

2.2 物种鉴定

将野外采集的原麝新鲜粪便样本带回实验室进行物种鉴定:DNA提取—PCR扩增—电泳—PCR产物回收与测序—序列比对—确定物种。DNA提取采用AxyPrep Multisource Genomic DNA MiniPrep Kit试剂盒(爱思进生物技术(杭州)有限公司),以稀释后的基因组DNA原液为模板,采用引物16S-F/16S-R(16S-F: 5'-GAGAAGACCCTATGGAGC-3'; 16S-R: 5'-ATAGAAACCGACCTGGAT-3')进行粪便线粒体16S RNA基因片段扩增^[15]。用纯化回收试剂盒(爱思进生物技术(杭州)有限公司)将PCR产物纯化,并送至北京睿博兴科生物技术有限公司进行Sanger测序。在NCBI(<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>)公共数据库中,利用BLAST程序对DNA测序结果进行动物物种比对。本研究将序列匹配度为100%、一致度≥99%且只对应1个物种(该物种在研究地区有分布)的样本认定为来自序列匹配的物种。通过鉴定,野外采集到的36份粪便样本有33份来自原麝,满足12个独立粪样能记录动物95%摄食情况的条件^[16]。

2.3 食物组成分析

采用粪便显微分析法分析原麝食物组成。将采集的每份植物、粪便样本分别装入标准档案袋后70℃烘干、粉碎。每次取150 μm(100目)<粒径<425 μm(40目)的植物或粪便粉碎样本各0.5 g,经10%次氯酸钠(NaClO)溶液充分消化并冲洗,用镊子夹取至载玻片上,再用干燥滤纸吸走多余蒸馏水,使用10×10倍的显微镜观察并找到结构清晰的角质细胞,在载玻片上滴加甘油,用盖玻片封片、中性树脂胶封边。每个样本制片2~4张,使用Motic数码显微成像显微镜分别拍照。参考每种植物的角质细胞图,对每份粪样中所有可辨认的植物角质细胞进行统计,鉴定工作结束后由不同的鉴定人员分别抽样,以达到最精确的鉴定结果。

2.4 可采食植物营养元素测定

粗水分(water, W)采用重量法测定,粗水分质量分数=(鲜质量-干质量)×100%。干物质中,粗灰分(crude ash, CA)采用灰化法测定,即经碳化、灰化后样品残渣质量占样品总质量的比例。粗脂肪(ether extract, EE)采用索氏抽提法测定,样品在水浴条件下经乙醚充分浸提,前后质量差占样品总质量的比例。粗蛋白(crude protein, CP)采用凯氏定氮法测定,在催化剂作用下利用浓硫酸将样品中含氮物转化成硫酸铵,加入强碱进行蒸馏使氨气溢出至硼酸溶液中,再将硼酸吸收液进行酸性滴定,进而得出含氮量(含氮量=粗蛋白质量分数/6.25)。采用纤维分析法测定酸性洗涤纤维(acid detergent fiber, ADF)、中性洗涤纤维(neutral detergent fiber, NDF)、酸性洗涤木质素(acid detergent lignin, ADL)、纤维素和半纤维素含量。采用电感耦合等离子体发射光谱(ICPS-7500)ICP-AES法测定微量元素钠(Na)、钙(Ca)和磷(P)含量。

2.5 数据处理

2.5.1 食物组成及食物可获得性

食物组成比例统计采用频率转换法,通过与已拍摄的植物角质细胞对比,统计出每个粪样切片可辨认的植物角质细胞出现频率^[17],计算公式^[18]为

$$F = 100 \times (1 - e^{-D}), \quad (1)$$

$$D = \ln [1/(1 - F)], \quad (2)$$

$$R = D / \sum D \times 100\%。 \quad (3)$$

式中: F 为每个粪样切片可辨认植物角质细胞的出现频率; D 为每种可识别植物角质细胞的密度; R 为采食过程中各种植物的组成比例, $\sum D$ 为各种可识别植物角质细胞的密度之和。依据 R 估计值统计每份粪样中植物种类组成比例,即食物组成比例^[19]。

沿样线每隔200 m设计1个30 m×30 m的样方,记录样方编号、隐蔽级、郁闭度和雪深等环境信息及乔木(树高>2 m,胸径≥5 cm)种类、数量和平均胸径等。在每个样方的4角和中心位置再分别设置1个2 m×2 m的小样方,记录小样方内原麝可采食高度(高度0.5~2.0 m,胸径<5 cm)的灌木(含低矮乔木)种类、数量、平均枝条数量和可见草本(高度<0.5 m,幼苗与草本共同记录)的种类、盖度等信息。统计各样方内原麝每种可食植物枝条数量并计算其在每个

样方中的比例,环境中每种可食植物比例为所有样方中每种植物比例的总和,即食物可获得性。

2.5.2 营养摄取和营养供应

在对原麝营养摄取及环境植物营养供应的分析中,宏营养包括蛋白质、脂肪、总结构性碳水化合物(total structural carbohydrate, TSC)、总非结构性碳水化合物(total non-structural carbohydrate, TNC)和总能(gross energy, GE);微营养包括Na、Ca和P。其中,TSC包括纤维素、半纤维素和木质素,由于木质素在动物体内不可被消化,因此TSC质量分数=纤维素质量分数+半纤维素质量分数;TNC质量分数=100%-(粗蛋白质量分数+粗脂肪质量分数+NDF质量分数+粗灰分质量分数)。GE(kJ/g)=[23.64 kJ/g×粗蛋白质量分数+39.54 kJ/g×粗脂肪质量分数+17.15 kJ/g×总碳水(TSC+TNC)质量分数]/100^[20-21]。

原麝从食物中摄取的营养为植物中的营养含量乘以该种植物在食物组成中所占比例。营养供应分为可食植物营养供应和可食植物归一化后营养供应(应用动物食物组成比例对样方内食物数量进行归一化处理后的营养供应)。可食植物营养供应为植物中营养含量乘以环境中该种植物所占的比例;可食植物归一化后营养供应为可食植物营养供应乘以该种植物在动物食物组成中所占的比例^[21]。

2.5.3 营养供应与食物组成

应用基于转化的冗余分析(transformation-based redundancy analysis, tb-RDA)探讨环境中植物营养供应与原麝食物组成之间的相关性^[22]。由于解释变量中存在“0”值,首先对数据进行Hellinger转化。为避免响应变量之间的高共线性,剔除方差膨胀因子(variance inflation factor, VIF)>10的变量,应用tb-RDA将可食植物分为灌木和草本两大类,使用Hellinger转化后的食物组成数据作为响应变量,将原始环境可食植物营养供应数据作为解释变量,使用vegan包rda函数进行前向选择,将具有显著解释力的解释变量(ANOVA, $p < 0.05$)用于后续tb-RDA模型的构建。数据分析基于R 4.2.1。

3 结果

3.1 原麝食物组成及采食植物的可获得性

在汗马保护区共采集新鲜粪便36份,其中原麝粪便33份,原麝可采食植物42份共计14种。运用

粪便显微分析法测定原麝冬季食物组成,共拍摄9 429张植物角质细胞照片。将冬季可食植物按是否具有枝条分为两大类:灌木类和草本类。统计表明:拍摄草本类植物角质细胞照片6 020张,占比63.85%;拍摄灌木类植物角质细胞照片3 409张,占比36.15%。在灌木类中,原麝冬季食物组成比例为偃松(*Pinus pumila*)34.94%、越橘(*Vaccinium vitis-idaea*)31.27%、落叶松7.95%、岩高兰(*Empetrum nigrum*)7.36%、笃斯越橘(*Vaccinium uliginosum*)5.95%、柳属(*Salix* spp.)3.37%、山刺玫(*Rosa davurica*)3.29%、兴安杜鹃(*Rhododendron dauricum*)3.26%和杜香(*Ledum palustre*)2.61%;在草本类中,原麝冬季食物组成比例为鹿石蕊(*Cladonia rangiferina*)25.98%、雀石蕊(*Cladonia stellaris*)24.67%、三穗藁草(*Carex tristachya*)22.08%、苔藓(Bryophyta)

20.27%和环裂松萝(*Usnea diffracta*)7.00%(图1A)。汗马保护区原麝冬季大宗食物主要包括地衣(鹿石蕊、雀石蕊)、三穗藁草、偃松和越橘。

冬季裸露在雪被外的灌木类是原麝主要的可获得性食物资源。因此,在进行样方调查时主要量化灌木类植物。综合样线、样方调查表明:原麝冬季可采食植物中,灌木类的可获得性为94.58%,草本类的可获得性为5.42%。经计算,灌木类偃松、落叶松、杜香、笃斯越橘、柳属和兴安杜鹃及草本类植物三穗藁草的可获得性较高(图1B)。

通过对比发现,可获得性较高的偃松和三穗藁草在原麝食物组成中占比也较高,但落叶松、杜香和笃斯越橘在食物组成中占比不高;相反,食物组成中占比较高的地衣植物(鹿石蕊、雀石蕊)和苔藓在环境中可获得性较低(图1)。

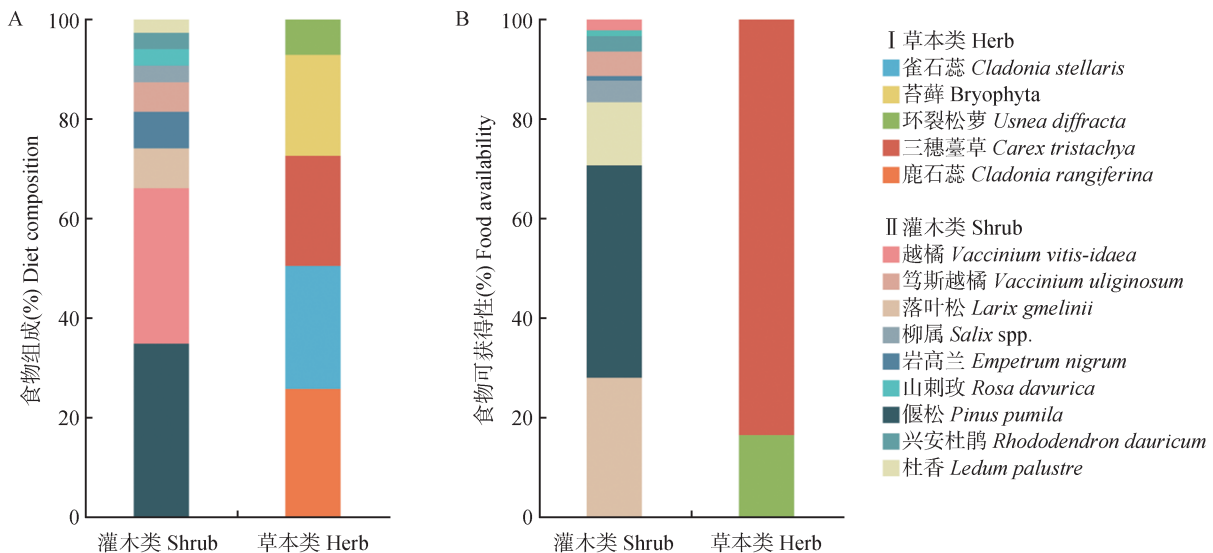


图1 原麝冬季食物组成与可获得性

Fig. 1 Comparison of diet composition and food availability of Siberian musk deer in winter

3.2 原麝营养摄人和采食植物营养供应对比

3.2.1 原麝采食植物宏营养供应差异

对原麝冬季主要采食的14种植物宏营养成分,即蛋白质、脂肪、TSC、TNC和GE进行测定,结果表明:冬季环境中植物宏营养供应主要以灌木类偃松、落叶松和杜香以及草本类三穗藁草和环裂松萝为主,其中,偃松和三穗藁草在原麝食物组成中占比较高。此外,原麝冬季食物中占比较高的地衣和苔藓由于样方内统计数量较少的原因,提供的宏营养值

较低,而宏营养值供应较均衡的杜香在原麝食物中占比最低(图2)。针对植物本身宏营养值而言,偃松提供最高的总能(21.65 kJ/g)、粗蛋白(59.25%)和粗脂肪(16.97%),鹿石蕊提供最高的碳水化合物(67.83%)(表1)。由此可见,原麝在冬季采食植物时,首先倾向于碳水化合物含量高的地衣(鹿石蕊、雀石蕊),其次为了满足自身对能量、蛋白质和脂肪的需要,有选择地采食偃松、三穗藁草等,以达到营养均衡的状态。

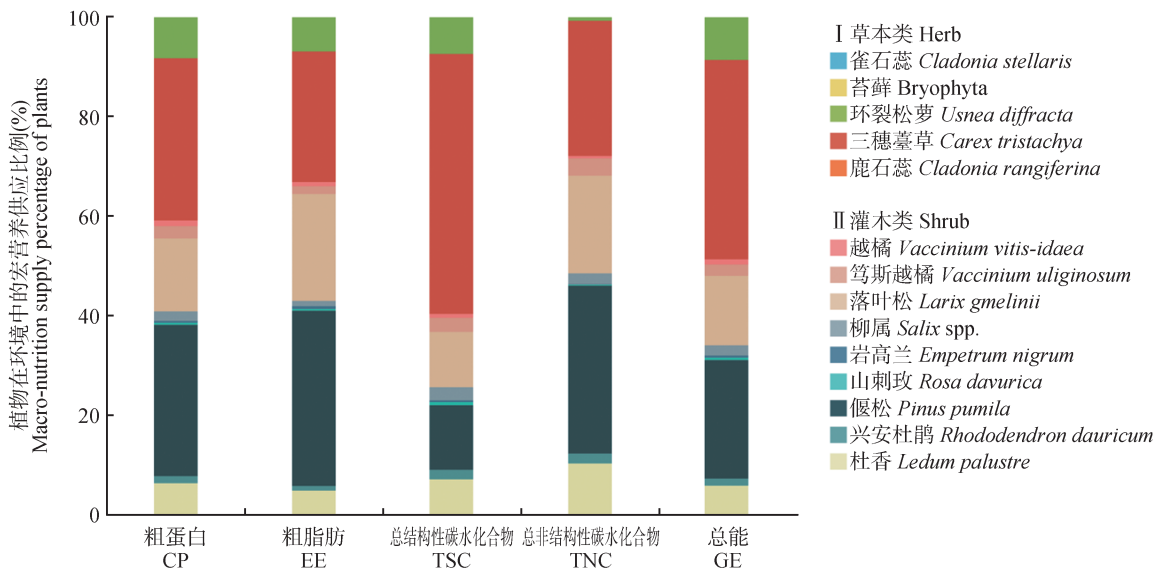


图2 原麝冬季环境植物宏营养供应差异

Fig. 2 Differences in macro-nutrition supply of Siberian musk deer in winter

表1 原麝冬季14种采食植物营养成分(以干质量计)

Tab. 1 Nutrient composition of browsed 14 plants (contents in dry matter)

植物物种 Plant species	粗蛋白(%) CP	粗脂肪(%) EE	碳水化合物(%) TSC+TNC	总能/(kJ·g ⁻¹) GE	钠(%) Na	钙(%) Ca	磷(%) P
雀石蕊 <i>Cladonia stellaris</i>	16.58	8.73	65.95	18.68	0.0012	0.0069	0.0110
苔藓 Bryophyta	55.99	8.15	15.38	19.10	0.0014	0.0109	0.0488
环裂松萝 <i>Usnea diffracta</i>	40.89	8.41	39.72	19.80	0.0008	0.0123	0.0195
三穗薹草 <i>Carex tristachya</i>	32.47	6.47	49.09	18.65	0.0004	0.2700	0.0058
鹿石蕊 <i>Cladonia rangiferina</i>	16.66	9.49	67.83	19.32	0.0016	0.0070	0.0150
越橘 <i>Vaccinium vitis-idaea</i>	43.71	7.83	26.41	17.96	0.0007	0.0096	0.0437
笃斯越橘 <i>Vaccinium uliginosum</i>	41.73	6.57	33.01	18.12	0.0004	0.0082	0.0254
落叶松 <i>Larix gmelinii</i>	43.41	15.72	16.55	19.32	0.0011	0.0130	0.1184
柳属 <i>Salix</i> spp.	36.56	5.02	42.69	17.95	0.0005	0.0065	0.0551
岩高兰 <i>Empetrum nigrum</i>	33.07	13.63	54.49	18.70	0.0008	0.0080	0.0397
山刺玫 <i>Rosa davurica</i>	32.16	6.30	44.41	17.71	0.0005	0.0087	0.0528
偃松 <i>Pinus pumila</i>	59.25	16.97	5.42	21.65	0.0006	0.0130	0.0246
兴安杜鹃 <i>Rhododendron dauricum</i>	37.19	6.03	36.18	17.38	0.0007	0.0081	0.0283
杜香 <i>Ledum palustre</i>	42.32	8.07	32.03	18.27	0.0006	0.0081	0.0275

3.2.2 原麝采食植物微营养供应差异

对原麝冬季主要采食的14种植物微营养成分,即Na、Ca和P进行测定,结果表明:冬季环境中植物微量元素Na(0.01%)供应最低,P次之(1.11%),Ca最高(1.84%)。冬季环境中植物微营养供应主要以灌木类偃松、杜香、落叶松及草本类三穗薹草为主,其中,偃松和三穗薹草在原麝食物组成中占比较高。

微营养值供应较均衡的杜香在原麝食物中占比最低,而占比最高的鹿石蕊提供的微营养值最少(图3)。针对植物本身微营养值而言,食物中占比最高的地衣提供最多的Na,占比较低的兴安杜鹃、山刺玫和杜香提供较少的Na,而Ca和P的供应处于中等水平(表1)。由此可见,原麝冬季在微营养摄入时倾向选择Na含量较高的植物。

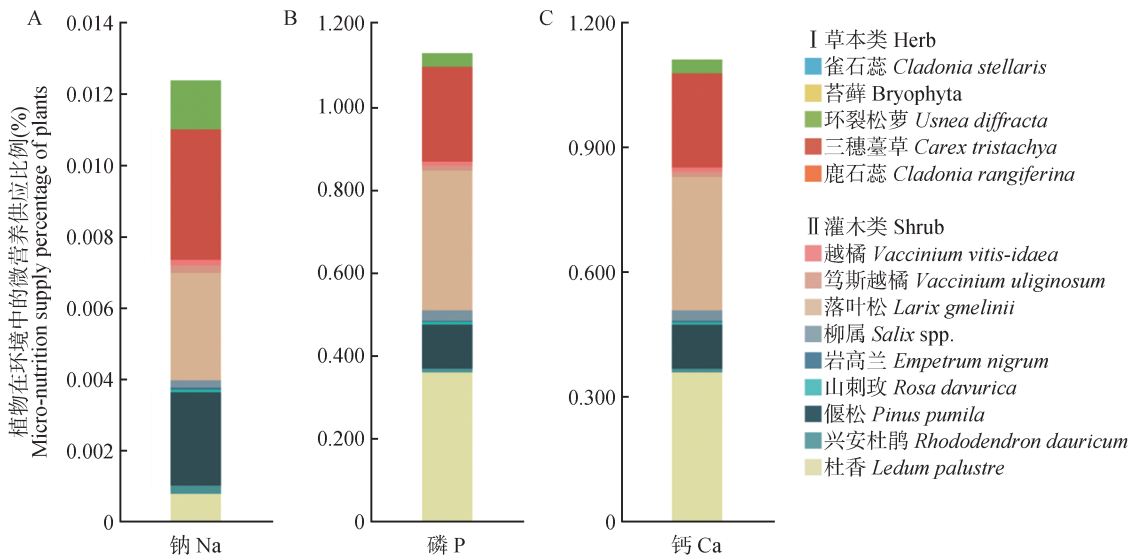


图3 原麝冬季环境植物微营养供应差异

Fig. 3 Differences in micro-nutrition supply of Siberian musk deer in winter

3.3 原麝食物组成和生境植物营养供应相关性

tb-RDA 分析结果表明:环境植物中灌木类与草本类营养供应差异显著($p < 0.05$) (图4)。环境植物中TSC($R^2=0.91, p=0.001$)和GE($R^2=0.87, p=0.001$)贡献值最高,显著影响原麝冬季的食物组成。此外,CP($R^2=0.74, p=0.003$)、Ca($R^2=0.65, p=0.004$)、P($R^2=0.56, p=0.019$)、TNC($R^2=0.56, p=0.020$)和EE($R^2=0.53, p=0.020$)对原麝食物选择同样具有重要的驱动作用。在所有营养素中,Na供应对食物组成的影响不显著($p > 0.05$)。

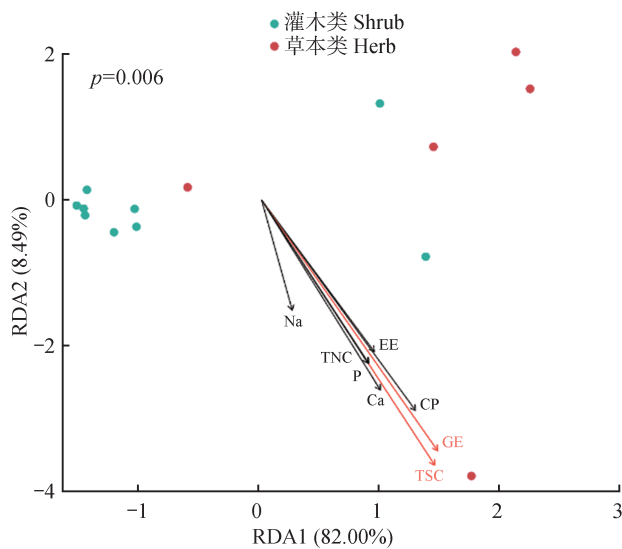


图4 原麝冬季食物组成与环境植物营养供应的相关性

Fig. 4 Correlation between food composition and environmental plant nutrient supply of Siberian musk deer in winter

4 讨论

4.1 原麝冬季食物组成和食物可获得性

在哺乳动物群落中,食草动物通常是生态系统结构和功能的驱动因素^[23]。原麝在采食时会有选择地对环境植物进行取舍,可食植物数量及营养含量是驱动其种群分布及生境选择的重要影响因素^[24]。原麝的食物组成因纬度和季节变化产生差异^[25]。高纬度的大兴安岭地区与低纬度的小兴安岭地区相比,生长的植物种类较少,构成两地原麝种群食物组成的植物类型具有显著差异^[26]。

本研究结果表明,原麝冬季食物组成与环境植物可获得性具有显著差异,且环境中可获得性高的植物与食物中占比高的植物之间没有直接的相关性。对贺兰山马麝(*Moschus sifanicus*)^[27]、驼鹿^[28]等的研究均表明动物在保证营养摄入量平衡时,其食物组成比例并不是由环境中的食物可获得性直接决定,可获得性高的植物在食物中的占比并不一定高。动物的食物组成由食物自身营养含量及动物采食数量共同决定。地衣体中具有特殊的网状结构,其外层和髓层部分由于菌丝间形成的空隙利于水分贮藏,使其具有良好的适口性且利于消化,在食物组成中占比高。同时,地衣植物中含有氨基酸类、脂肪酸及黄酮等多种次级代谢产物,具有抗病毒、抗过敏等生物作用。经动物实验证明,地衣多糖在抗癌方面具有很高的活性,可用于治疗新鲜创伤^[29-30]。这些

可能都是原麝在积雪覆盖的冬季,即便消耗大量体能也采食地衣的重要原因。除本研究结果发现食物类型和食物可获得性之间存在相互作用外,食物的质量对动物个体状态有重要影响,可食植物的数量通常是决定动物生存数量的重要因素^[31]。因此,食物可获得性对于原麝食物组成比例不具有决定作用,食物组成可能受食物可获得性及营养含量综合影响。

4.2 基于采食资源可获得性的原麝冬季营养策略

植物营养含量变化具有季节性规律,一般与植物物候密切相关。对多数有蹄类食草动物而言,具有高蛋白和高能量的植物是冬季首选^[32-34]。例如,我国北方鹿科(Cervidae)动物在冬季主要采食粗蛋白和粗脂肪含量高的针叶乔木;在欧洲中部地区,鹿科动物冬季采食的木本植物粗蛋白含量最高^[21,35]。研究证实,动物在经历特定的生命阶段,如繁殖期时用于维持日常代谢所需要的能量基本固定,主要来源于碳水化合物和脂肪^[24]。根据膳食纤维调节模型(regulation of dietary fiber),反刍动物在采食高纤维含量植物后可以依靠消化道中的微生物群落消化和降解膳食纤维,进而转化为动物自身可利用的不饱和脂肪酸和微生物蛋白^[36-37]。此外,动物在采食高纤维植物后,随着消化的进行,机体可以获得更多的热量,因此为维持低温环境下的正常生理代谢功能,动物会摄取更多纤维含量高的植物^[38-39]。本研究结果与模型假设一致,在食物资源相对匮乏的冬季,原麝倾向采食碳水化合物含量高的地衣、苔藓植物,原麝刨食雪下植物必将花费更多能量,这与最大能量获取觅食对策相悖,由此可推测大兴安岭地区冬季植物资源匮乏,不能满足原麝日常需求,或原麝对地衣类植物具有特殊偏好。

食物营养均衡模型指出,动物不断调整采食策略的唯一目标是保持食物营养摄入均衡^[40]。本研究表明,原麝首先在满足碳水化合物的需求后,进而有选择地从环境中采食营养含量高且易于获得的灌木类(含低矮的乔木)植物。植物中除含有大量的宏营养素外,微营养素如Na、Ca和P等,是参与动物机体生理生化反应不可或缺的因子,其中Ca和P在动物生长阶段对于骨骼的发育至关重要。舔盐行为是有蹄类补充矿物质、维持正常机能的常见行为,动物的觅食活动可能在大空间尺度上受Na可获得性的影响^[41]。本研究发现,在微量元素供应均较低的情

况下,原麝倾向采食Na含量高的地衣、苔藓类植物,可以从一定程度上弥补排泄后体内钠盐的缺失,维持机体的渗透压平衡。各营养元素不能单独对原麝的自由采食行为起决定作用。总体看,原麝会在多种因子的综合影响下采取最佳的觅食策略,结合气候变化、空间分布格局变化等对食物进行不同的选择。

4.3 植物营养供应对食物组成的影响

在低生物量水平时,动物能量摄入可能受可食植物数量的限制。大兴安岭冬季植物群落组成较为单一,原麝需采食区域内可利用量较高的植物以维持生存^[42]。该区域中分布最广、数量最丰的植物是落叶松和偃松,本研究表明,二者是原麝的主要食物。在原麝生境中也存在分布广,但原麝并未表现出喜食且采食比例不高的植物,如杜香,说明植物营养成分可能在原麝的食物选择中起一定作用^[43]。尽管脂肪相较于同体积的碳水化合物可以提供两倍的能量,但本研究结果表明,冬季环境植物营养值供应中TSC和GE对原麝采食行为具有最重要的驱动作用。据此推测,可获得性较高且提供最高TSC、GE的食物资源必定会减少原麝的采食时间。冬季动物自身代谢率下降,采食时间的长短可从一定程度上反映栖息地食物资源的优劣。当食草动物的食物资源有限时,植物的可利用量会成为采食的重要影响因素^[44]。尽管杜香等提供的营养价值相对较低,但考虑其较高的可利用量,该植物依然是原麝冬季食物的重要组成部分。综上,基于环境供应的原麝营养选择模式可能是北方大中型有蹄类在极寒条件下应对冬季食物资源匮乏、气候和雪被等环境变化所采取的特殊模式。

致谢: 感谢内蒙古大兴安岭汗马国家级自然保护区工作人员对本次外业调查及样品采集工作提供的所有帮助和支持!

参考文献:

- [1] 王祥生. 长白山北部山地东北梅花鹿与同域分布西伯利亚狍冬季营养对策比较研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2019.
WANG X S. Comparison of nutritional strategies between Siberian roe deer and sika deer during winter in the north of Changbai Mountains, China [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2019.
- [2] SIMPSON S J, SIBLY R M, LEE K P, *et al.* Optimal foraging when regulating intake of multiple nutrients [J]. *Animal Behav-*

- our, 2004, 68(6): 1299-1311.
- [3] KEDDY P A. A pragmatic approach to functional ecology [J]. *Functional Ecology*, 1992, 6(6): 621-626.
- [4] CALOW P. Towards a definition of functional ecology [J]. *Functional Ecology*, 1987, 1(1): 57-61.
- [5] 刘合松, 赵倩茹, 代陆娇, 等. 印度野牛日活动节律和食性的研究 [J]. *山东林业科技*, 2022, 52(2): 22-26; 21.
LIU H S, ZHAO Q R, DAI L J, *et al.* Study on the daily activity patterns and feeding habits of gaur (*Bos gaurus*) [J]. *Shandong Forestry Science and Technology*, 2022, 52(2): 22-26; 21.
- [6] LE GALL M, WORD M L, THOMPSON N, *et al.* Linking land use and the nutritional ecology of herbivores: a case study with the Senegalese locust [J]. *Functional Ecology*, 2020, 34 (1) : 167-181.
- [7] BEUMER L T, POHLE J, SCHMIDT N M, *et al.* An application of upscaled optimal foraging theory using hidden Markov modeling: year-round behavioural variation in a large arctic herbivore [J]. *Movement Ecology*, 2020, 8(1): 25.
- [8] JANG T, LEE K P. Comparing the impacts of macronutrients on life-history traits in larval and adult *Drosophila melanogaster*: the use of nutritional geometry and chemically defined diets [J]. *Journal of Experimental Biology*, 2018, 221(21): jeb181115.
- [9] ELSER J. Biological stoichiometry: a chemical bridge between ecosystem ecology and evolutionary biology [J]. *The American Naturalist*, 2006, 168(Suppl. 6): S25-S35.
- [10] 吴建平, 单继红, 李言阔. 小兴安岭地区原麝冬季食性研究 [J]. *兽类学报*, 2007, 27(1): 58-63.
WU J P, SHAN J H, LI Y K. Winter diet of Siberian musk deer in the Lesser Xingan Mountains [J]. *Acta Theriologica Sinica*, 2007, 27(1): 58-63.
- [11] BERGMAN C M, FRYXELL J M, GATES C C, *et al.* Ungulate foraging strategies: energy maximizing or time minimizing? [J]. *Journal of Animal Ecology*, 2001, 70(2): 289-300.
- [12] JOHNSON C J, PARKER K L, HEARD D C. Foraging across a variable landscape: behavioral decisions made by woodland caribou at multiple spatial scales [J]. *Oecologia*, 2001, 127(4) : 590-602.
- [13] SÆTHER B E, ANDERSEN R. Resource limitation in a generalist herbivore, the moose *Alces alces*: ecological constraints on behavioural decisions [J]. *Canadian Journal of Zoology*, 1990, 68(5): 993-999.
- [14] 肖宇辰, 伊丽, 孟根达来, 等. 麝科动物的起源进化与遗传多样性研究进展 [J]. *家畜生态学报*, 2019, 40(8): 8-13.
XIAO Y C, YI L, MENGENDALAI, *et al.* Advances in the origin and evolution and genetic diversity of Moschidae [J]. *Acta Ecologicae Animalis Domastici*, 2019, 40(8): 8-13.
- [15] RIAZ T, SHEHZAD W, VIARI A, *et al.* ecoPrimers: inference of new DNA barcode markers from whole genome sequence analysis [J]. *Nucleic Acids Research*, 2011, 39(21): e145.
- [16] MATA V A, REBELO H, AMORIM F, *et al.* How much is enough? Effects of technical and biological replication on metabarcoding dietary analysis [J]. *Molecular Ecology*, 2019, 28(2) : 165-175.
- [17] 高中信, 陈化鹏, 王筱平. 粪便分析法测定植食动物食性的评价 [J]. *兽类学报*, 1991, 11(3): 186-193.
GAO Z X, CHEN H P, WANG X P. Evaluation of fecal analysis for determining food habits of herbivores [J]. *Acta Theriologica Sinica*, 1991, 11(3): 186-193.
- [18] 宫爽. 可食植物分布对野猪 (*Sus scrofa*) 栖息地选择影响研究 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2022.
GONG S. Study on the influence of edible plants distribution on habitat selection of wild boar (*Sus scrofa*) [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2022.
- [19] 司晓艳, 赵天飙, 毛永强, 等. 食草动物食性研究方法的评价 [J]. *医学动物防制*, 2007, 23(12): 957-959.
SI X Y, ZHAO T B, MAO Y Q, *et al.* The review and evaluation on the study method for herbivore food-habit [J]. *Journal of Medical Pest Control*, 2007, 23(12): 957-959.
- [20] VAN SOEST P J. *Nutritional ecology of the ruminant* [M]. 2nd ed. Ithaca: Cornell University Press, 1994: 45-47.
- [21] 包衡. 驼鹿栖息地选择与营养及肠道菌群季节性适应策略研究 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2020.
BAO H. Seasonal adaptation strategy of moose habitat selection, nutrition and gut micro-biome [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2020.
- [22] CHEN S, HOLYOAK M, LIU H, *et al.* Global warming responses of gut microbiota in moose (*Alces alces*) populations with different dispersal patterns [J]. *Journal of Zoology*, 2022, 318(1) : 63-73.
- [23] FRANK S J D, GOPI G V, SANKAR K, *et al.* Dry season resource selection among sympatric ungulates in a tropical coastal landscape: implications for conservation and management [J]. *Tropical Ecology*, 2021, 62(3): 418-426.
- [24] 齐琦, 包衡, 姜广顺. 冬春季狍取食营养策略及影响因素研究 [J]. *野生动物学报*, 2023, 44(1): 46-55.
QI Q, BAO H, JIANG G S. Feeding nutrition strategies and the underlying factors of Siberian roe deer in winter and spring [J]. *Chinese Journal of Wildlife*, 2023, 44(1): 46-55.
- [25] GILL R B, CARPENTER L H, BARTMANN R M, *et al.* Fecal analysis to estimate mule deer diets [J]. *The Journal of Wildlife Management*, 1983, 47(4): 902-915.
- [26] 韩杰, 温瑞勇, 迟占颖. 浅谈大小兴安岭森林植被分布 [J]. *内蒙古科技与经济*, 2004(16): 111-113.
HAN J, WEN R Y, CHI Z Y. Discussion on the distribution of forest vegetation in the Greater and Lesser Xing'an Mountains [J]. *Inner Mongolia Science Technology & Economy*, 2004(16): 111-113.
- [27] 赵唱, 刘尊显, 滕丽微, 等. 贺兰山马麝夏季营养采食策略 [J]. *野生动物学报*, 2018, 39(2): 215-223.
ZHAO C, LIU Z X, TENG L W, *et al.* Summer foraging strategy of alpine musk deer (*Moschus sifanicus*) in the Helan Mountains [J]. *Chinese Journal of Wildlife*, 2018, 39(2): 215-223.

- [28] MA Y J, BAO H, BENCINI R, *et al.* Macro-nutritional adaptive strategies of moose (*Alces alces*) related to population density [J]. *Animals*, 2020, 10(1): 73.
- [29] FARRAR J F. Ecological physiology of the lichen *Hypogymnia physodes*: II Effects of wetting and drying cycles and the concept of 'physiological buffering' [J]. *New Phytologist*, 1976, 77(1): 105-113.
- [30] 张海娟. 五种植物的化学成分及其生物活性研究[D]. 济南: 山东大学, 2007.
- ZHANG H J. Chemical constituents and their bioactivity of five plants[D]. Jinan: Shandong University, 2007.
- [31] PARKER K L. Advances in the nutritional ecology of cervids at different scales [J]. *Écoscience*, 2003, 10(4): 395-411.
- [32] JARMAN P J. The social organisation of antelope in relation to their ecology [J]. *Behaviour*, 1974, 48(1/2/3/4): 215-267.
- [33] DEMMENT M W, VAN SOEST P J. A nutritional explanation for body-size patterns of ruminant and nonruminant herbivores [J]. *The American Naturalist*, 1985, 125(5): 641-672.
- [34] ILLIUS A W, GORDON I J. Constraints on diet selection and foraging behaviour in mammalian herbivores [C]//HUGHES R N. Behavioural mechanisms of food selection. Berlin: Springer, 1990: 369-393.
- [35] HUDSON R J, WHITE R G. Computer simulation of energy budgets [C]//HUDSON R J, WHITE R G. Bioenergetics of wild herbivores [J]. Boca Raton: CRC Press, 1985: 270.
- [36] CHIVERS D J, LANGER P. The digestive system in mammals: food, form and function [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1994: 411-412.
- [37] CLEMENTS K D, RAUBENHEIMER D, CHOAT J H. Nutritional ecology of marine herbivorous fishes: ten years on [J]. *Functional Ecology*, 2009, 23(1): 79-92.
- [38] CHAPPELL M A, BACHMAN G C, HAMMOND K A. The heat increment of feeding in house wren chicks: magnitude, duration, and substitution for thermostatic costs [J]. *Journal of Comparative Physiology B*, 1997, 167(4): 313-318.
- [39] DRYDEN G M. Quantitative nutrition of deer: energy, protein and water [J]. *Animal Production Science*, 2011, 51(4): 292-302.
- [40] WESTOBY M. An analysis of diet selection by large generalist herbivores [J]. *The American Naturalist*, 1974, 108(961): 290-304.
- [41] MARO A, DUDLEY R. Non-random distribution of ungulate salt licks relative to distance from North American oceanic margins [J]. *Journal of Biogeography*, 2022, 49(2): 254-260.
- [42] PARKER K L, BARBOZA P S, GILLINGHAM M P. Nutrition integrates environmental responses of ungulates [J]. *Functional Ecology*, 2009, 23(1): 57-69.
- [43] FOSTER J G, FEDDERS J M, CLAPHAM W M, *et al.* Nutritive value and animal selection of forage chicory cultivars grown in central Appalachia [J]. *Agronomy Journal*, 2002, 94(5): 1034-1042.
- [44] UNGAR E D, NOY-MEIR I. Herbage intake in relation to availability and sward structure: grazing processes and optimal foraging [J]. *Journal of Applied Ecology*, 1988, 25(3): 1045-1062.