

甘肃马鹿夏冬季在祁连山高山草地的放牧行为

侯扶江¹, 李 广², 杨逢刚³

(1. 兰州大学草地农业科技学院; 甘肃草原生态研究所; 中国农业科学院草原生态研究所; 兰州 730020; 2. 甘肃农业大学计算机系, 兰州 730070; 3. 肃南裕固族自治县鹿场, 肃南 744000)

摘要:为了揭示甘肃马鹿放牧行为的季节差异及其与草地状况和气候等因素的关系, 夏季和冬季在祁连山高山草地进行了观察研究。夏季, 甘肃马鹿在灌丛中的采食速度从出牧到午间逐渐加快, 午后至归牧变化趋势不明显; 觅食速度日动态呈增加趋势; 每步采食口数上午逐渐增大, 午间最高, 下午逐渐减少; 在不同草地中, 甘肃马鹿活动时间的长短依次为灌丛草地>莎草地>禾草地, 采食速度依次为禾草地>莎草地>灌丛草地, 觅食速度依次为莎草地>禾草地>灌丛草地, 每步采食口数依次为禾草地>灌丛草地>莎草地; 采食/反刍时间比 2.4, 1d 反刍 4 次, 反刍前后均采食, 归牧前有 1 次采食高峰。冬季, 马鹿的采食速度和每步采食口数日变化呈凸抛物线型, 午间最高, 采食速度与气温显著正相关; 觅食速度的日变化呈凹抛物线, 午间最低, 与气温显著负相关; 采食/反刍时间比为 4.0, 1d 反刍 2 次, 归牧前反刍时间较长, 其后不再采食。冬季, 马鹿的采食时间、反刍时间、采食速度、觅食速度、反刍咀嚼速度、每食团咀嚼次数和反刍总食团数比夏季低, 采食行为的日动态较夏季稳定, 但反刍行为的个体间差异高于夏季。

关键词:甘肃马鹿; 高山草地; 放牧行为; 采食; 反刍

Grazing behavior of Gansu wapiti (*Cervus elaphus kansuensis*) in summer & winter on the alpine grasslands of Qilianshan Mountain

HOU Fu-Jiang¹, LI Guang², YANG Feng-Gang³ (1. College of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University; Grassland Ecological Institute, CAAS; Gansu Grassland Ecological Research Institute Lanzhou 730020; 2. Department of Computer Science, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070; 3. Deer Farm of Su'nan Yugu Minority Autonomous County, Su'nan 744000). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(9): 1807~1815.

Abstract: Gansu wapiti (*Cervus elaphus kansuensis*) is one of 8 subspecies of wapiti in China and plays an important role in Qilianshan forest-shrub ecosystem. The biggest population of Gansu wapiti is located in the Suan Deer Limited Co., which is typical in China because Gansu wapiti is grazed in seasonal rotations on different grazing lands, while the majority of the other wapiti subspecies are artificially fed in corrals over long periods. However, there are few studies on Gansu wapiti and its grazing behavior. Thus, the objective of this paper is to observe the grazing behavior of Gansu wapiti in winter and summer respectively, and analyze the effects of vegetation, landform and climate on its grazing behavior in order to provide basic data to maximise its grazing management.

基金项目:国家自然科学基金重点资助项目(39630250); 国家自然科学基金重大研究计划资助项目(90102011)

收稿日期:2002-04-16; **修订日期:**2003-04-10

作者简介:侯扶江(1971~), 男, 河南扶沟人, 博士, 副研究员, 主要从事草地-家畜生态系统的研究和教学。

Foundation item: Supported by National Natural Science Foundation of China (No. 39630250) and "Health Evaluation of Grassland Agro-system"(No. 90102011)

Received date:2002-04-16; **Accepted date:**2003-04-10

Biography: HOU Fu-Jiang, Ph. D., Associate professor, main research field: Grassland Science. Email: houfj@hotmail.com

(1) Grazing behavior in summer During summer grazing, Gansu wapiti mainly intakes in shrub patches, usually ruminates in Cyperaceae patches, stays the longest time in shrub patches and the shortest in grass. In shrub patches, the rate of intake of Gansu wapiti gradually rose before noon, with no significant change noted in afternoon grazing. Thus, the foraging rate increased continuously throughout the day with the number of bites per step increasing before noon and decreasing in the afternoon. Chewed times per food bolus was generally lower after grazing than during grazing, while the order of intake rate, foraging rate and bites per step in different patch types were grass> Cyperaceae> shrub, Cyperaceae> grass> shrub and grass> shrub> Cyperaceae, respectively. The foraging rate was quicker in the transitional zones between Cyperaceae patches and shrub patches. Moreover, the rate of intake and number of bites per step in the slope shrub patches were higher than those on even ground. Intake rate, foraging rate and the times and time of rumination in rainy days were lower than that of sunny days. Results show that Gansu wapiti ruminated 4 times in a day and that the ruminating time was the longest at noon. Wapiti took the longest time to intake in the morning, intake and ruminating was taken in turns in the afternoon and livestock continued to graze to the point of its exclusion from grazing lands after the last rumination.

(2) Grazing behavior in winter During winter grazing, the rate of intake and bites per step of wapiti were the highest at noon, but the lowest before being excluded out of the grazing land. Results identified a positive relationship with air temperature. The daily dynamics of foraging rates was contrary to the rate of intake and bites per step. There was a positive interrelationship between the rate of intake and air temperature ($p<0.01$), a negative relationship between foraging rate and air temperature ($p<0.01$) was determined, indicating that the grazing behavior of wapiti in winter could be relative to its physiological requirement for its resistance to cold. Most Gansu wapiti underwent rumination twice a day, while the number of wapiti ruminating at noon was less than that before its exclusion from grasslands. Wapiti waited for its exclusion from grazing land with no intake after the second rumination.

(3) Comparison of behavior between summer and winter While there were 9 phases of intaking and ruminating in the daily grazing process of Gansu Wapiti in summer, only 4 phases were identified in winter. The ratio of intake time to ruminating time was 1 : 2.4 in summer, but 1 : 6.5 in winter, indicating that wapiti takes more time to ruminate in summer and their food is not abundant on winter grazing lands. Intaking time, ruminating time, intaking rate, foraging rate, chewing rate per food bolus, chewing times per food bolus and daily number of the ruminated food bolus were found to be significantly less in winter than in summer. Although there was no significant difference of bites per step and ruminated food bolus per minute between the two seasons, the difference of ruminating behavior between individuals and the stability of intaking behavior were higher in winter than in summer.

Key words: gansu wapiti; alpine grassland; grazing behavior; intaking; rumination
文章编号:1000-0933(2003)09-1807-09 中图分类号:Q149,Q958,S811.8,S812.95 文献标识码:A

甘肃马鹿(*Cervus elaphus kansuensis*)是我国 8 个马鹿亚种之一,野生甘肃马鹿自然分布于祁连山海拔 2400~3800m 的北坡,属国家二级保护动物。1958 年肃南裕固族自治县建立了我国第一个野生甘肃马鹿驯养基地,饲养群数量目前已经发展到 500 头左右,是我国最大的甘肃马鹿人工饲养群,也是我国较大的以放牧为主要管理模式的马鹿饲养群之一。

国外对鹿科动物放牧行为有较多研究。Jiang 等人发现^[1],美洲马鹿(*Cervus elaphus canadensis*)春季在草丛中的每月采食数据(Bite depth)大于夏季和秋季,随草丛高度呈线性增加趋势,不同季节增幅依次为:夏季>秋季>春季。黑尾鹿(*Odocoileus hemionus*)冬季放牧时行走速度加快,每步采食口数减少、采食效率

降低^[2],在正常降水年份,其采食时间初秋多于初夏,干旱季节则相反^[3],一般 92%的放牧时间用于采食,且不随季节变化^[4]。国内学者通过采集东北马鹿(*C. elaphus xanthopygus*)的粪,确定其中的植物种类,分析过马鹿冬季的食性^[5~7]。但是国内外对甘肃马鹿及其放牧行为的研究报道较少。

本项研究以肃南鹿场在祁连山高山草地放牧的甘肃马鹿为研究对象,旨在揭示马鹿夏季和冬季的放牧行为特征及其季节差异,分析它们与草地植被、地形和气候等因素的关系。可为甘肃马鹿放牧生态系统的健康管理和这一珍贵经济动物的可持续利用提供科学依据。

1 研究方法

1.1 研究区概况

肃南鹿场距甘肃省肃南裕固族自治县县城红湾寺 21km,地处祁连山北麓中段,38.8°N、99.6°E 附近。年均气温 3.6℃,四季不分明,只有冷暖两季之分。降水主要集中在 6~7 月份,年均降水量 300.0mm,年均蒸发量 1784.6mm。牧草一般 4 月下旬至 5 月上旬陆续返青,6 月下旬进入生长旺盛期,夏季牧场 8 月下旬、冬季牧场 9 月中上旬开始枯黄。

1.2 样地设置

夏季牧场和冬季牧场 1991 年架设围栏,实行季节性轮牧,是雄鹿的主要放牧地,占全年马鹿放牧时间的 83.3%。根据夏季牧场的群落优势种,将草地划分为灌丛、莎草和禾草 3 类,分别占夏季牧场总面积的 59.28%、19.29%和 21.43%(表 1),其中禾草地多甘肃棘豆(*Oxytropis kansuensis*)、狼毒(*Stellera chamaejasme*)和醉马草(*Achnatherum inebrians*)等毒草;再根据灌丛草地和莎草地的地形划分陡坡草地(30°)和缓坡草地(灌丛<8°,莎草地<5°)。冬季牧场地形平缓,沿马鹿放牧采食的主要路线设 6 个样地^[8],放牧较轻地段是短花针茅(*Stipa breviflora*)-冷蒿(*Artemisia frigida*)群落,放牧较重地段为醉马草-银灰旋花(*Convolvulus ammannii*)群落。冬季牧场的平均放牧强度明显高于夏季牧场(表 1)。

表 1 甘肃马鹿的两个季节放牧地概况

Table 1 General condition of two seasonal grazing grasslands of Gansu wapiti in Sunan Deer Farm		
	夏季牧场 Summer grazing land	冬季牧场 Winter grazing land
海拔 Altitude (m)	2800~3000	2700~2750
面积 Area (hm ²)	585	160
土壤类型 Soil types	高寒灌丛草甸土 Alpine meadow soil	山地栗钙土 Mountain chestnut soil
主要群落类型 Main community	灌丛 Shrub: 金露梅+箭叶锦鸡儿群落 (Ass. <i>Potentilla fruticosa</i> + <i>Caragana jubata</i>)	短花针茅-冷蒿群落 (Ass. <i>S. breviflora</i> + <i>A. frigida</i>)
	莎草 Cyperaceae: 线叶蒿草-鹅绒委陵菜群落 (Ass. <i>Koresia capillifolia</i> - <i>P. anserine</i>)	醉马草-银灰旋花群落 (Ass. <i>A. inebrians</i> + <i>C. ammannii</i>)
	禾草 Grass: 赖草-二裂委陵菜群落 (Ass. <i>Leymus secalinus</i> + <i>P. bifurca</i>)	
产草量 Herbage yield (gDM/m ²)	113.5	35.3
放牧时间 Grazing period	7~9 月上旬 July to Early September	11 月下旬~2 月 Late November to next February
平均放牧强度* Mean grazing intensity (kg·d/hm ²)*	692.8	3243.2

* 放牧强度计代谢体重 Metabolic body weight in the formula of grazing intensity

1.3 研究方法

在放牧的 198 头雄性马鹿中,标记 15 头体型接近的 5~6 岁马鹿,每次用望远镜在距马鹿 30~50m 处观察其中 10 头的放牧行为,以免惊扰马鹿。每天从出牧到归牧,2h 观察 1 次,每次连续观测 15min,记录马鹿放牧时的采食速度、每步采食口数、反刍咀嚼速度、每食团咀嚼次数、每食团咀嚼时间以及游走、站立、卧息等行为^[9]。夏季从 1999 年 7 月 20 日开始,冬季从 1999 年 12 月 25 日开始,连续观察 15d。采

食速度指马鹿在单位时间内采食牧草的口数;觅食速度(Foraging rate)也称采食行走速度,指马鹿在采食过程中单位时间内移动的步数;反刍咀嚼速度指马鹿在反刍过程中单位时间内的咀嚼次数;每食团咀嚼次数和时间分别指马鹿开始咀嚼一个食团到下咽该食团之间的咀嚼次数和时长;采食时间指 80% 的马鹿开始采食到停止采食的时间;反刍时间指 80% 的马鹿开始反刍到反刍结束的时间。据观察,无人驱赶时,马鹿游走时间短暂且不连续,一般边走边采食牧草,因此游走时间计入采食时间;甘肃马鹿卧息反刍,所以卧息时间计入反刍时间。同时记录马鹿放牧活动所在样地的编号,时间记录均采用北京时间。温湿度计即时测定气温和相对湿度。

群落学调查采用样方法,每样地随机布设 4 个 $1\times 1\text{m}^2$ 样方,测量各物种密度、株高和地上部分生物量。可食牧草指牧草的可食部分。禾草地和莎草地的可食牧草量为群落地上生物量减去毒草地上生物量。据测定,甘肃马鹿夏季很少采食直径 0.3cm 以上的灌木枝条,因此灌丛草地可食牧草是地上生物量减去直径 0.3cm 以上的灌木枝条的重量。

1.4 数据统计分析

数据用 Microsoft Excel 软件进行相关性分析和差异显著性检验(t 检验)。

2 结果与分析

2.1 甘肃马鹿夏季的放牧活动

夏季,甘肃马鹿一般 6:30 左右出牧,20:00 左右归牧,全天放牧 13.0~13.5h,采食与反刍交替进行。一天中马鹿沿畜圈→灌丛草地→莎草地→禾草地→灌丛草地→畜圈这一较为固定的路线活动,12:00 以前在灌丛中采食,12:00~14:00 之间在莎草地反刍 2h 左右。14:00~15:00,马鹿连续采食约 1h。15:00~18:00 部分马鹿在禾草地或莎草地交替进行反刍和采食活动,也有马鹿在灌丛中采食。归牧前(18:00~20:00)所有马鹿在灌丛集中采食。

2.1.1 采食活动日动态 夏季放牧,马鹿有 4 次较为集中的采食时段,在灌丛中的采食时间平均占到总采食时间的 78.9%,为此主要分析马鹿在灌丛中采食的日动态。

马鹿在灌丛中的采食速度从清晨出牧到午间逐渐加快($p<0.01$),午间最高;午后至归牧,采食速度的变化相对平缓,下降趋势不显著($p>0.05$)(图 1,A)。马鹿上、下午的采食速度平均分别为 $42.7(\pm 3.2)$ 口/min 和 $59.2(\pm 3.6)$ 口/min,下午高于上午 38.6%($p<0.001$)。马鹿在灌丛中的觅食速度一天中呈逐渐上升趋势($p<0.01$)(图 1,B)。上午的觅食速度平均 $4.9(\pm 0.5)$ 步/min,下午平均为 $6.7(\pm 0.6)$ 步/min,下午高于上午 36.7%($p<0.01$)。甘肃马鹿每步采食口数上午逐渐增大($p<0.05$),午间反刍前后最高,下午逐渐下降($p<0.05$)(图 1,C)。上午和下午,每步采食口数的平均值分别为 $8.6(\pm 0.9)$ 口/步和 $8.5(\pm 0.8)$ 口/步,两者差异不显著($p>0.05$)。

2.1.2 反刍活动 夏季,马鹿 1d 平均反刍 4 次左右。第 1 次在 12:00~14:00,所有马鹿卧息反刍,极个别马鹿 11:00 即开始,部分马鹿 13:30 结束,少数延长到 14:30。15:30~18:00,多数马鹿反刍 3~4 次,且采食与反刍交替进行。反刍地点是莎草地和禾草地,其中在莎草地的反刍时间占 80% 以上。

马鹿的反刍咀嚼速度和每食团咀嚼次数的日动态无明显规律,反刍咀嚼速度、每食团咀嚼次数和每分钟咀嚼食团数平均分别为 $62.3(\pm 2.9)$ 次/min、 $44.3(\pm 2.9)$ 次和 $1.4(\pm 0.1)$ 个,日反刍食团总数约 $328.8(\pm 12.0)$ 个。最后 1 次反刍,马鹿咀嚼速度和每分钟咀嚼食团数可以分别达到 $68.2(\pm 3.3)$ 次/min 和 $1.6(\pm 0.1)$ 个,明显高于一天中的平均速度($p<0.05$),可能是为了腾空消化道以便在 1d 最后的采食活动中接纳更多的牧草。马鹿归牧补饲后的每食团咀嚼次数为 $32.0(\pm 2.5)$ 次,明显低于放牧时($p<0.01$),可能与补饲精料的质量较高有关。

2.1.3 植被、地形和气候等对放牧行为的影响 植被与马鹿放牧行为有密切关系(表 2)。甘肃马鹿喜欢在灌丛中采食,在禾草或莎草中卧息反刍。在缓坡地形条件下,马鹿在禾草地的采食速度分别高出莎草地和灌丛草地 36.0% 和 48.7%($p<0.01$),在 3 类草丛中,采食速度的排序与可食牧草量的排序相反,而与可食牧草比例的排序相同。马鹿在莎草地的觅食速度分别比禾草地和灌丛草地高 16.8% 和 66.7%($p<0.01$),在 3 类草丛中,觅食速度的排序与主要牧草高度的排序相反,而与马鹿活动时间的排序相同;在莎

草地和灌丛草地之间的过渡区域,马鹿的觅食速度明显加快,可以达到 $18.8(\pm 3.8)$ 步/min($n=4$),分别是灌丛草地和莎草地的 2.0 倍和 3.8 倍($p<0.01$)。马鹿的每步采食口数在禾草地分别比灌丛草地和莎草地高 21.5% 和 1.3 倍($p<0.01$)。在不同草地群落中,马鹿采食行为的差异可能与植物高度、可食牧草量和比例等草丛特征有关,因为草丛特征是牧草适口性、营养价值和可获得性等的外在表现,马鹿放牧行为的植被间差异属适应性反应^[10]。

甘肃马鹿在灌丛草地的活动时间最长,而且以采食为主,其次是莎草地和禾草地(表 2),与鹿科动物的生活、采食习性有密切关系。如苏格兰东北部帚石楠(*Calluna vulgaris*)草地放牧的马鹿,在灌丛中的采食、卧息和游走时间远多于禾草地^[11];驯鹿(*Rangifer tarandus*)也主要采食灌木,而对禾草和其它双子叶植物类盖度无明显影响^[12];白尾鹿(*Odocoileus ovirginianus*)优先择食多汁、幼嫩的双子叶植物,其次才是禾草^[13];本文得到类似结果。分析认为,夏季,灌木嫩枝叶的细胞壁易破碎、易消化,可能是甘肃马鹿喜食的主要原因^[14]。

地形显著影响马鹿的采食行为。甘肃马鹿在陡坡灌丛的采食速度和每步采食口数分别比缓坡灌丛高 6.3% ($p<0.01$)和 25.8% ($p<0.05$)(表 2),而且放牧期间主要在陡坡灌丛草地活动,只是在归牧前 2~3h 在缓坡灌丛中采食,前者的活动时间比后者长 1.8 倍(表 2)。甘肃马鹿在禾草地的采食速度、觅食速度和每步采食口数,缓坡与陡坡之间均无显著差异($p>0.05$)(表 2),只是喜在缓坡采食,而在陡坡卧息反刍,与地形导致的气温差异有关。17:00~18:00 观测,陡坡禾草地的气温为 $24.0(\pm 2.0)$ °C,显著低于缓坡禾草地的 $30.3(\pm 1.6)$ °C ($p<0.01$),马鹿选择相对凉爽的陡坡更利于卧息反刍。

天气因素也影响马鹿夏季的放牧行为。9:00~10:00,马鹿雨天在灌丛的采食速度和觅食速度分别只有 $38.0(\pm 2.7)$ 口/min 和 $3.8(\pm 1.1)$ 步/min,明显低于正常天气下的 $45.6(\pm 3.3)$ 口/min 和 $5.6(\pm 1.1)$ ($p<0.01$)。每年立秋前后,夏季牧场有 1 次 5d 左右的连续降水,马鹿基本不连续采食,常聚集在牧场出入口处等待归牧或补饲;全天只在午间反刍 1 次,反刍时间也缩短 0.5~1.0h。在祁连山高山草地,夏季降雨常伴随大风和急剧降温,气温 <7.0 °C 时,甘肃马鹿基本不采食,1~2min 内飞速奔跑 1.5~2.0km 至圈门处等待归牧。

2.2 甘肃马鹿冬季的放牧行为

冬季,甘肃马鹿一般 8:30~9:00 出牧,16:00~16:30 归牧,全天放牧 7.0~8.0h。15:00~15:30 左右返回到牧场出入口处等待归牧。

马鹿的采食速度和每步采食口数均在午间最高,日变化呈明显的凸抛物线型,归牧前最低(图 2)。采食速度与每步采食口数正相关显著($R^2=0.982, p<0.01$)。觅食速度呈凹抛物线的日变化趋势(图 3),与采食速度显著负相关($R^2=0.822, p<0.05$)。上午和下午,马鹿的采食速度平均分别为 $54.0(\pm 3.6)$ 口/min 和

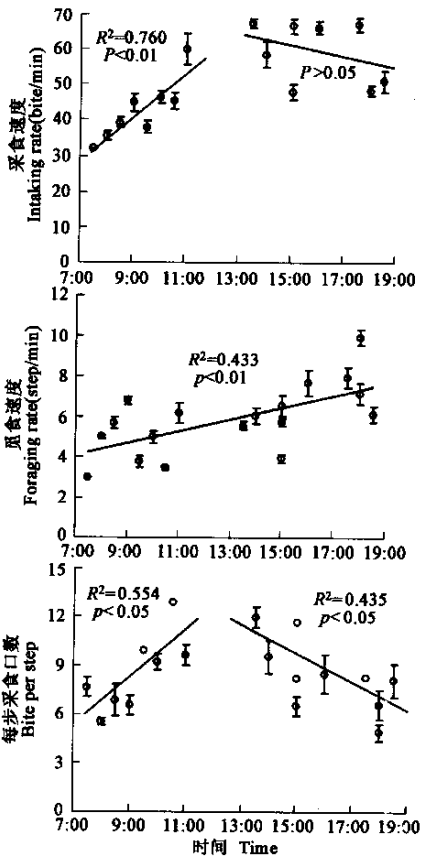


图 1 甘肃马鹿夏季放牧行为的日变化

Fig. 1 Daily dynamics of grazing behavior of Gansu wapiti in summer

表 2 甘肃马鹿夏季在不同草地中的采食行为

Table 2 Grazing behavior of Gansu wapiti in different grassland in summer

草地类型 Grassland type	灌丛 Shrub		禾草 Grass		莎草 Cyperaceae
坡度 Slope	<8°	30°	<5° ^③	30° ^④	<5°
主要牧草 ^① 高度 Height of main herbage (cm)	18.2±2.7	22.5±2.1	12.0±1.0	25.1±3.3	4.6±1.2
可食牧草量 Yield of palatable herbage (g/m ²)	124.7	137.1	68.8	22.9	96.4
可食牧草比例 Ratio of palatable herbage (%)	56.5	48.7	97.0	67.2	86.2
主要活动 ^② Main behavior	采食 Intaking	采食 Intaking	采食 Intaking	反刍 Ruminating	反刍 Ruminating
活动时间比例 * Ratio of stopping time (%)	14.5	40.9	15.4	3.7	25.6
采食速度 Intaking rate (bite/min)	46.2±1.0a	49.1±0.8b	68.7±2.6c	67.0±3.9c	50.5±1.1b
觅食速度 Foraging rate (step/min)	5.4±0.7a	4.6±0.6a	7.7±1.6b	7.9±1.7bc	9.0±0.6c
每步采食口数 Bite per step	9.3±0.8a	11.7±1.1b	11.3±2.3b	11.9±3.2b	5.0±0.2c

① 指群落中重要值最大的可食牧草 Main herbage is the edible herbage with maximum important value in community; ② 指占全部活动时间一半以上的放牧行为 Main behavior account for more than 50% stopping time; ③ 16:00~17:00 观测 Observation at Beijing time 16:00~17:00; ④ 17:00~18:00 观测 Observation at Beijing time 17:00~18:00. 其余 18:00~19:00 观测 The other observation at Beijing time 18:00~19:00; 同一行有相同字母者差异不显著 The same letter means no significant difference between the data in the same row

53.2(±6.0)口/min, 觅食速度平均值分别为 4.8(±0.9)步/min 和 4.9(±0.8)步/min, 每步采食口数平均分别为 11.4(±0.9)口/步和 9.5(±1.2)口/步, 差异均不显著($p>0.05$)。

马鹿在冬季的采食速度与气温呈显著正相关($R^2=0.941, p<0.01$), 觅食速度则与气温呈显著负相关($R^2=0.972, p<0.01$)。早晨(9:30)温度较低($-3.3\text{ }^{\circ}\text{C}\pm0.9\text{ }^{\circ}\text{C}$)时, 采食速度较小, 为 $44.5(\pm3.3)$ 口/min, 而觅食速度较高, 达到 5.7 ± 0.7 (步/min); 午间(13:00)气温较高时($6.7\text{ }^{\circ}\text{C}\pm0.7\text{ }^{\circ}\text{C}$)则相反, 采食速度可达 $62.5(\pm2.1)$ 口/min, 而觅食速度较低, 为 $4.3(\pm0.7)$ 步/min。说明冬季气温对马鹿的采食活动有明显影响, 马鹿采食行为的变化, 可能与抵御寒冷的生理需求相关。

另据观察, 冬季高山草地在 8:30~9:00 以前有大风, 马鹿出牧后并不采食, 而是聚在畜圈门附近避风取暖。日出后, 风力自然减弱, 气温上升, 马鹿开始一天的放牧活动。也说明马鹿冬季的放牧行为与气温和大风等天气状况有密切关系。

冬季, 马鹿 1d 至多反刍 2 次。午间, 部分马鹿卧息反刍, 时间约 0.5h; 归牧前绝大多数卧息反刍, 时间较长, 约 1h 左右。1d 中, 马鹿的反刍咀嚼速度、每食团咀嚼次数和每分钟咀嚼食团数平均分别为 $52.2(\pm1.5)$ 次/min、 $34.8(\pm2.2)$ 次和 $1.5(\pm0.1)$ 个, 日均反刍食团 $136.8(\pm6.3)$, 除每分钟咀嚼食团数外, 均显著低于夏季($p<0.01$)。马鹿冬季反刍时间和次数较少, 可能与冬季牧场可食牧草不足有关: 一方面马鹿因为采食不足, 而无须过多反刍; 另一方面保证更多的采食时间, 而尽可能多地采食。

2.3 夏季和冬季放牧行为的比较

夏季, 甘肃马鹿的放牧活动可分为 9 个阶段(图 3); 采食和反刍时间约分别为 9.5h 和 4.0h, 分别占放牧时间的 70.3%和 29.6%, 采食/反刍时间比为 2.4; 上午第一次采食的时间最长, 占全天采食时间的 57.9%, 其次是傍晚归牧前的最后一次采食, 占 21.1%; 1d 反刍 4 次左右, 午间第一次反刍时间较长, 约占全天反刍时间的一半左右; 反刍前后都采食, 并在归牧前有 1 次采食高峰。冬季, 马鹿的放牧活动可分为 4

个较明显阶段,1d 的采食和反刍时间分别占放牧时间的 80.0%和 20.0%;采食/反刍时间比为 4.0,明显高于夏季(图 3);采食时间总计为 6.0h;1d 最多反刍 2 次,总计 1.5h;采食时间和反刍时间分别比夏季少 36.8%和 62.5%;午间反刍的马鹿较少,归牧前反刍时间较长。总之,马鹿夏季的反刍时间比例高、反刍次数多,而冬季放牧用于采食的时间比例较大,反刍时间短、次数少。冬季,马鹿归牧前反刍并不再采食,可以腾空消化道而接纳更多的补饲料。

马鹿冬季的采食速度、觅食速度、反刍咀嚼速度、每食团咀嚼次数和反刍总食团数分别比夏季低 23.6%、36.4%、16.2%、21.4%和 58.4%,差异显著($p<0.01$),可能是冬季低温、马鹿体质羸弱、牧草不足、草质粗老等因素综合作用的结果,与 Gillingham 等的研究结果相近^[15],他们发现黑尾鹿在夏季的采食速度是冬季的 3 倍,变化幅度明显高于甘肃马鹿。马鹿冬季的采食速度、觅食速度和每步采食口数日动态的变异系数分别为 11.5%、9.6%和 19.8%,夏季分别为 22.0%、18.3%和 20.0%,冬季比夏季小,说明马鹿采食行为的日动态在冬季相对稳定,是冬季草畜供求关系失衡和马鹿对牧草需求较为紧迫的采食行为表现,原因可能有二:一是马鹿在冬季食物资源分布和供给异质性较高时,首先确保采食速度^[12,16];二是马鹿羸弱的体形特征表明其冬季存在严重能量亏缺,相对稳定的采食速度和较高的采食时间比例,有利于摄入更多的能量。但甘肃马鹿咀嚼速度、每食团咀嚼次数和每食团咀嚼时间的个体间差异,冬季分别为 5.9%、12.5%和 9.4%,夏季分别为 4.7%、5.3%和 7.0%,冬季高于夏季,是家畜冬季采食不均匀和体况较差而不均匀的采食行为表现^[17]。

3 讨论

甘肃马鹿冬、夏季间的放牧行为差异较大,反刍尤其明显。一般家畜反刍有几种情况^[17]:正常情况下,吃饱 1 次,反刍 1 次;牧草不足或不易采食导致采食消耗体力过多,虽不能吃饱也反刍;植物粗老,反刍时间较长,反之时间较短^[15];反刍次数多,说明牧草充足、品质好、易消化,家畜采食和营养状况较好,反之则表明家畜营养状况差。夏季,灌丛草地牧草量足、蛋白丰富、单宁适中^[19],甘肃马鹿可随意择食灌木的幼嫩枝叶和灌丛下的草本植物嫩叶,反刍次数多、时间长且全群反刍时间较一致,属即饱即反刍型,是草、畜健康的家畜放牧行为表现。冬季,牧场毒草比例 26.7%~43.0%,产草量不足夏季牧场的三分之一,地面有明显的家畜践踏路径,属过度放牧草地^[21],甘肃马鹿采食时间的比例高,反刍次数少、时间短,是因牧草不足,虽长时间采食仍不能吃饱,体力消耗过大,而导致的卧息反刍。冬季和夏季,甘肃马鹿归牧后均补饲混合精料,但归牧前的行为迥异:夏季归牧前采食较长时间,说明夏季牧场草足质优、马鹿采食充分,对补饲无急切需求;冬季归牧前反刍较长时间,可能是对补饲的强条件反射,表明马鹿冬季采食不足。甘肃马鹿暖季肥壮、冷季羸弱的体形特征,冬季反刍总食团数不及夏季一半,也反映出马鹿冬季采食不足、营养不良。冬季放牧,甘肃马鹿 1d 有两个采食周期,表现出双相采食活动模式;夏季放牧则多频次采食,表现为多相采食活动节律;多相短采食节律和双相长采食节律是区分精饲者与粗饲者的行为生态学标准^[22],就甘肃马鹿而言,也是对草地状况和放牧补饲的适应性反应。可见,甘肃马鹿夏、冬季放牧行为的差异,反映出放牧生态系统草、畜之间生态过程的一致性。

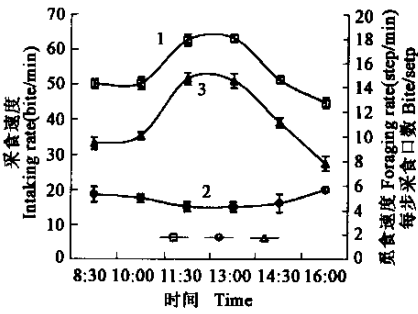


图 2 甘肃马鹿冬季放牧行为的日变化

Fig. 2 Daily change of the grazing behavior of Gansu wapiti in winter

1. 采食速度 Intaking rate, 2. 觅食速度 Foraging rate, 3. 每步采食口数 bite/step

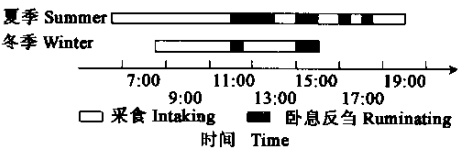


图 3 夏季和冬季放牧的甘肃马鹿采食和反刍时间的分布

Fig. 3 Time distribution of intaking and rumination of Gansu wapiti in summer and winter

对甘肃马鹿放牧行为的研究,可以为完善放牧管理措施提供借鉴。夏季降雨对马鹿的放牧采食影响较大,此时应以舍饲取代放牧,既可保证马鹿的营养需求,也可防止践踏对高湿度土壤的破坏。根据夏季牧场的植被类型,划区轮牧,可发挥马鹿耐粗饲的特点^[18]、充分利用灌丛草地,缓解和遏止禾草地和莎草地的退化趋势。夏季,灌木嫩枝叶蛋白含量高^[19],马鹿归牧后的补饲可减少精料,留作冬季补饲。冬季,将马鹿归牧后补饲 1 次,变为出牧前和归牧后各补饲 1 次;推迟马鹿出牧时间,用于出牧前补饲;如此可减轻冬季牧场的放牧压力,而且不影响马鹿通过放牧自由采食得到全价营养。此外,利用马鹿食性广泛,食物生态位与牛、羊等家畜较少重叠的优点^[11,20],探索马鹿与其它家畜混合放牧的优化模式,可以充分利用有限的高山草地资源发展动物生产。

放牧生态系统健康评价是国际草地生态学研究的前沿领域之一,以往的评价研究较为关注草地植被和土壤状况^[23,24],少有家畜的放牧行为的指标。根据本项研究结果,放牧行为,如采食与反刍次数、采食/反刍时间比例、补饲条件下的归牧前放牧行为等,均属容易观察、较为准确、能够即时反映草畜健康状况的定量指标,进一步研究,可以科学地纳入放牧生态系统的健康评价指标体系。

References:

- [1] Jiang Z G, Hudson R J. Bite characteristics of wapiti (*Cervus elaphus canadensis*) in seasonal Bromus-Poa swards. *J. Range Manag.*, 1994, **47**(2): 127~132.
- [2] Riggs R A, Urness P J, Gonzalez K A. Effects of domestic goats on deer wintering in Utah oakbrush. *J. Range Manag.*, 1990, **43**(4): 229~234.
- [3] Kim J G. The effects of cattle grazing on optimal foraging in mule deer (*Odocoileus hemionus*). *Forest Ecol. Manag.*, 1996, **88**(1/2): 131~138.
- [4] Koerth B H, Stuh J W. Instantaneous intake rates of 9 browse species by white-tailed deer. *J. Range Manag.*, 1991, **44**(6): 614~618.
- [5] Nie S Q. Several problem about the edible plants of Dongbei wapiti. *Wild Animal*, 1981, (4): 50~54.
- [6] Chen H P, Xiao Q Z. Winter food-habits of red deer in Dailing. *Acta Theriologica Sinica*, 1989, **9**(1): 8~15.
- [7] Chen H P, Xiao Q Z. Comparison of nutrient countermeasure between wapiti and roe deer in winter in Dailing Forest. *Acta Ecologica Sinica*, 1991, **11**(4): 349~354.
- [8] Hou F J, Ren J Z. Evaluation on trampling of grazed Gansu wapiti (*Cervus elaphus kansuensis* Pocock) and its effects on soil property in winter grazing land. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, **23**(3): 486~495.
- [9] Ren J Z ed. *Research Methods of Pratacultural Science*. Beijing: Chinese Agriculture Press, 1998. 1~29.
- [10] Jiang Z G, Hudson R J. Digestive responses of wapiti *Cervus elaphus canadensis* to seasonal forages. *Acta Theriologica Sinica*, 1996, **41**(4): 415~423.
- [11] Hester A J, Gordon I J, Bailie G J, Tappin E. Foraging behaviour of sheep and red deer with natural heather/grass mosaics. *J. Appl. Ecol.*, 1999, **36**(1): 133~146.
- [12] Manseau M, Huot J, Crete M. Effects of summer grazing by caribou on composition and productivity of vegetation: community and landscape level. *J. Ecol.*, 1996, **84**(3): 503~513.
- [13] Schweitzer S H, Bryant F C, Wester D B. Potential forage species for deer in the southern mixed prairie. *J. Range Manag.*, 1993, **46**(1): 70~75.
- [14] Merrill E H. Summer foraging ecology of wapiti (*Cervus elaphus roosevelti*) in the Mount. St. Helens blast zone. *Canad. J. Zool.*, 1994, **72**(2): 303~311.
- [15] Gillingham M P, Parker K L, Hanley T A. Forage intake by black-tailed deer in a natural environment: bout dynamics. *Canad. J. Zool.*, 1997, **75**(7): 1118~1128.
- [16] Fraser M D, Gordon I J. The diet of goats, red deer and South American camelids feeding on three contrasting Scottish upland vegetation communities. *J. Appl. Ecol.*, 1997, **34**(3): 668~686.
- [17] Ren J Z ed. *Pastoral Agriculture Ecology*. Beijing: Chinese Agriculture Press, 1995. 51~84.
- [18] Hou F J, An Y F. Progress in deer grazing ecology during the last ten years. *Acta Prataculturae Sinica*, 2000, **9**

(1): 1~8.

[19] Ren J Z, Hou F J. Vital issues related to grass planting in western China. *Pratacultural Science*, 2002, **19**(1): 1~6.

[20] Yeo J J, Peek M J, Wittinger T W, *et al.* Influence of rest-rotatio n cattle grazing on mule deer and elk habitat use in east-central Idaho. *J. Range Manag.* , 1993, **46**(3): 245~250.

[21] Han K, Liang F X, Wang S Z. *Deer Breeding Science of China*. Changchun: Jilin Science and Techology Press, 1993. 1~12.

[22] Li D X. Study on relative problem of grazing succession and utilization of grassland. In Jiang Sed; *Study Method of Grassland Ecology*. Beijing: Agriculture Press. 1988, 210~219.

[23] Jiang Z G, Hudson R J. Seasonal food intake and growth rhythm in northern ungulates, an example from the wapiti (*Cervus elaphus nelsoni*). In: Li B eds. *Lectures of Modern Ecology*. Beijing: Science Press, 1995. 55~64.

[24] Nationak Research Council (NRC). *Rangeland health-new methods to classify, inventory and monitor rangelands*. National Academy Press, USA, 1994.

[25] Ren J Z, Nan Z B, Hao D Y. The three interfaces within pratacultural system. *Acta Prataculturae Sinica*, 2000, **9**(1):1~8.

参考文献:

[5] 聂绍荃. 关于东北马鹿食性的几个问题. 野生动物. 1981, (4): 50~54.

[6] 陈化鹏, 萧前柱. 带岭林区马鹿冬季食性研究. 兽类学报. 1989, **9**(1): 8~15.

[7] 陈化鹏, 萧前柱. 带岭林区马鹿和狍冬季营养对策的比较. 生态学报, 1991, **11**(4): 349~354.

[8] 侯扶江, 任继周. 甘肃马鹿(*Cervus elaphus kansuensis* Pocock)冬季放牧的践踏作用及其对土壤理化性质影响的评价. 生态学报, 2003, **23**(3): 486~495.

[9] 任继周. 草业科学研究方法. 北京: 中国农业出版社, 1998. 1~29.

[10] 蒋志刚, Hudson R J. 寒带针阔混交林中美洲马鹿的昼夜采食节律与食物、气温的关系. 兽类学报, 1996, **41**(4): 415~423.

[17] 任继周. 草地农业生态学. 北京: 中国农业出版社, 1995. 51~84.

[18] 侯扶江, 安玉峰. 近 10 年鹿放牧生态研究进展. 草业学报, 2000, **9**(1): 1~8.

[19] 任继周, 侯扶江. 要正确对待西部种草. 草业科学, 2002, **19**(1): 1~6.

[20] 韩坤, 梁凤锡, 王树志. 中国养鹿学. 长春: 吉林科学技术出版社, 1993. 1~12.

[21] 李德新. 草原放牧演替及放牧利用中的有关问题. 见: 姜恕主编: 草地生态研究方法. 北京: 农业出版社, 1988. 210~219.

[22] 蒋志刚, Hudson R J. 北方野生有蹄类动物摄食量与生长季节性节律-来自美洲马鹿(*Cervus elaphus nelsoni*)的研究报告. 李博主编: 现代生态学讲座. 北京: 科学出版社, 1995. 55~64.

[24] 任继周, 南志标, 郝敦元. 草业系统中的界面论. 草业学报, 2000, **9**(1): 1~8.