

西藏马鹿与同域野生有蹄类、家畜草青期食性比较

吕忠海^{1,2} 张玮琪¹ 刘浩² 张明海^{1*} 李依然¹

(¹东北林业大学野生动物资源学院, 哈尔滨 150040; ²黑龙江省野生动物研究所, 哈尔滨 150081)

摘要 西藏马鹿为我国特有种,曾一度被认定为野外灭绝。在其生境中有多种食性相近的野生有蹄类及家畜同域分布,探究青藏高原特殊环境下西藏马鹿与这些有蹄类的食物资源种间竞争与共存关系十分必要。2013年和2014年8—9月,采用粪便显微分析法确定了桑日县西藏马鹿自然保护区西藏马鹿、白唇鹿、藏原羚、牦牛、山羊草青期食物组成,并比较分析了西藏马鹿与同域野生有蹄类、家畜之间的食物重叠和分化状况。结果表明:西藏马鹿与其他有蹄类具有相似的可食植物种类组成,但所占食谱比例不同。西藏马鹿主要可食植物多为其他有蹄类次要可食植物,其中弱小火绒草为西藏马鹿(在动物食谱中的百分比为11.2%)与牦牛(10.2%)共同的主要食物,西藏柳为西藏马鹿(9.6%)和白唇鹿(11.4%)共同的主要食物。从科级水平来看,豆科植物为西藏马鹿(21.4%)与藏原羚(42.5%)的共同主要可食植物,莎草科植物为白唇鹿(49.2%)、牦牛(33.4%)、山羊(50.3%)的共同主要可食植物。菊科植物作为西藏马鹿(29.6%)的主要可食植物,也是白唇鹿(7.6%)、藏原羚(11.6%)、牦牛(17.3%)和山羊(14.1%)的次要可食植物。禾本科植物作为西藏马鹿(7.1%)次要可食植物,较其他4种有蹄类(白唇鹿13.6%、藏原羚12.3%、牦牛11.5%、山羊16.0%)所占比例低。西藏马鹿与其他有蹄类食物重叠度均高于0.5,与牦牛的重叠度最高(0.65)。西藏马鹿食物多样性指数(1.32)、均匀度指数(0.37)和生态位宽度指数(15.79)均较高。与2007—2008年相比,西藏马鹿食物组成变化较大,豆科植物比例增大,莎草科植物比例降低,食物质量总体有所提高。西藏马鹿与家畜之间存在较高的食物资源竞争,这将进一步影响西藏马鹿的分布范围和生存空间。

关键词 西藏马鹿; 食物组成; 草青期; 同域分布; 生态位

Comparison on feeding habits of *Cervus wallichii* and sympatric ungulates and domestic animals in green grass period. LYU Zhong-hai^{1,2}, ZHANG Wei-qi¹, LIU Hao², ZHANG Ming-hai^{1*}, LI Yi-ran¹ (¹College of Wildlife Resource, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China; ²Heilongjiang Province Wildlife Institute, Harbin 150081, China).

Abstract: Tibetan red deer (*Cervus wallichii*) is an endemic species to China, which was once considered extinct in the wild. As there are several other wild ungulates and domestic animals with similar feeding habits within its habitat range, it's thus essential to study interspecific competition and co-existence between Tibetan red deer and other cohabiting ungulates in the highly unique environment of Qinghai-Tibet Plateau. Using microscopic analysis on fresh fecal samples collected in Sangri Tibetan Red Deer Nature Reserve from August to September in 2013 and 2014, the trophic niche width and overlap index were calculated on the basis of diet composition of *C. wallichii*, *Cervus albirostris*, *Procapra picticaudata*, *Bos mutus* and *Capra hircas* in green grass period. We analyzed and compared the overlap and differentiation of feeding habits between Tibetan red deer and other wild ungulates and domestic animals. The results showed that *C. wallichii* fed on similar edible plants with other species, but differed in proportion of different dietary components, with the main edible plants of *C. wallichii* being mostly the secondary edible plants to other species. *Leontopodium pusillum* was the common main edible plant for *C. wallichii* (percentage in animal recipes was 11.2%) and *B. mutus* (10.2%), *Salix xizangensis* was the common main edible plant of *C. walli-*

本文由国家自然科学基金项目(青年项目)(31500328)和中国博士后科学基金项目(2016M601400)资助 This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Youth Program) (31500328) and the China Postdoctoral Science Foundation Program (2016M601400).

2019-06-25 Received, 2019-11-28 Accepted.

*通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhangminghai2004@126.com

chii (9.6%) and *C. albirostris* (11.4%). At plant family level, Leguminosae was the common main edible plant family for *C. wallichii* (21.4%) and *P. picticaudata* (42.5%). Cyperaceae was the common main edible plant family for *C. albirostris* (49.2%), *B. mutus* (33.4%) and *C. hircas* (50.3%). Compositae was main edible plant family for *C. wallichii* (29.6%), as well as the secondary edible plant family for *C. albirostris* (7.6%), *P. picticaudata* (11.6%), *B. mutus* (17.3%) and *C. hircas* (14.1%). As the secondary edible plant family for *C. wallichii* (7.1%), Gramineae took up a lower proportion than that of the other ungulates (*C. albirostris* (13.6%), *P. picticaudata* (12.3%), *B. mutus* (11.5%) and *C. hircas* (16.0%)). Food overlap indices between *C. wallichii* and the other ungulates were all higher than 0.5, and the highest with *B. mutus* (0.65). The food diversity index (1.32), evenness index (0.37) and niche width index (15.79) of *C. wallichii* were all at high values. Compared with the results from 2007 to 2008, dietary composition of Tibetan red deer changed greatly as the proportion of Leguminosae increased while that of Cyperaceae decreased, resulting in improvement of food quality. In addition, there was greater competition of food resources between *C. wallichii* and domestic animals, which would further affect the distribution range and living space of *C. wallichii*.

Key words: *Cervus wallichii*; diet composition; green grass period; sympatric distribution; niche.

西藏马鹿(*Cervus wallichii*)为我国特有种,属国家Ⅱ级保护野生动物,《中国濒危动物红皮书》^[1]“濒危”等级。世界自然基金会(WWF)曾于1992年正式宣布西藏马鹿野外种群绝灭^[2]。1995年10—11月,在桑日县雅鲁藏布江北岸发现200只左右西藏马鹿,这一鹿群成为目前已知的最后野生西藏马鹿种群^[3]。目前,西藏马鹿主要集中分布于西藏自治区冈斯底里山脉东北部贡布拉山地区,分布范围包括桑日县白堆乡、沃卡乡和增期乡,其种群地理分布范围狭小,野生种群数量仅为214~221只^[4]。在西藏马鹿栖息生境中,分布有相当数量的与其生态位相近的国家Ⅰ级保护动物白唇鹿(*Cervus albirostris*)和国家Ⅱ级保护动物藏原羚(*Procapra picticaudata*)种群。此外,还有大量牦牛(*Bos mutus*)和山羊(*Capra hircas*)放牧,野生有蹄类与家畜争食现象十分严重^[2]。

食物不仅为物种提供生命活动必需的能量和营养物质,也可反映该物种在生物群落中的营养生态位^[5]。对于有蹄类动物,食性研究的精确与否直接影响其资源管理的水平^[6]。生态位理论认为,同域分布的相似物种面临食物、水分、空间和营养元素的竞争,会在资源利用的时间、空间和方式等多个维度分化,形成特定的分布格局^[7-8],而同域分布有蹄类动物食性选择的竞争与分化是其能否共存的重要影响因素^[9]。由于物种间存在相似的食性选择需求,同域分布有蹄类之间必然产生竞争,导致其营养生态位产生分化或分离,从而达到种间共存^[10]。

目前,关于西藏马鹿食性的研究仅见2007—2008年对西藏马鹿草青期食物组成及与家畜的食

物重叠的报道^[11]。但其研究未涉及西藏马鹿与家畜是否存在食物资源竞争、分化等问题,也未考虑西藏马鹿与同域野生有蹄类食物资源的种间利用状况。为此,本研究于2013年和2014年8—9月在桑日西藏马鹿县级自然保护区,从食性角度探讨西藏马鹿及其同域分布的野生鹿类(白唇鹿、藏原羚)、家畜(牦牛、山羊)的生态位重叠关系,分析其种群间是否存在竞争关系及在竞争影响下食物生态位的分化、分离,并进一步探讨西藏马鹿与同域分布有蹄类的生态格局和竞争、共存机制。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

本研究在桑日西藏马鹿县级自然保护区(29°22'47"—29°38'10" N, 92°09'54"—92°33'11" E)进行。该保护区位于西藏山南地区桑日县东北部的增期乡和白堆乡,东起与加查县交界的夕拉垭口,西至达西母曲上游的错扎朗沟与县界交汇处,北达岗布村庭布多沼泽湿地,南抵翠巴村。该区域属高原温带季风半湿润气候,年均温5~8℃,极端最高气温29℃,极端最低气温-17.6℃。年降水量507.5 mm,主要集中在6—9月,年蒸发量1968.7 mm,年相对湿度43%。土壤类型有高山寒漠土、高山草甸土、亚高山草甸土、亚高山草原土、山地灌丛草原土、草甸土和石质土等。据桑日县志记载^[12]以及当地林业局资料统计,保护区范围有维管束植物300种左右,在植物的构成中,以禾本科、菊科、豆科、蔷薇科、莎草科、柏科比较常见;哺乳类动物有13科30种,其中有蹄类动物有西藏马鹿、白唇鹿、马麝(*Mos-*

chus sifanicus)、岩羊(*Pseudois nayaur*)、藏原羚、鬣羚(*Capricornis sumatraensis*)6 种。

1.2 粪样及植物采集

在 2013 和 2014 年 8—9 月,在西藏马鹿活动比较集中的区域布设 24 条样线(长度 5 km),覆盖西藏马鹿及其同域分布物种的所有生境类型和海拔^[13]。在样线调查过程中收集各物种新鲜粪便(物种粪便形状和大小差异明显,可严格区分),并记录采集相关信息(GPS 位点、生境类型等)。共收集到西藏马鹿粪 126 份,白唇鹿粪 106 份,藏原羚粪 98 份,牦牛粪 118 份,山羊粪 72 份。在粪便采集过程中,沿途采集区域内所能见到的每种植物。

1.3 样片制备及镜检

显微装片的制备方法参照 Williams^[14] 次氯酸钠处理法。将采集到的粪便样品每份取 10 粒置于 60 ℃烘箱中烘干 48 h,粉碎、研磨、过筛,选取大于 100 目而小于 40 目的碎片作为试验样品。取样品 0.5 g 置于培养皿中,加 10%次氯酸钠,消化 8 h 后制成粪便显微装片,每组粪便样品制片 10 张。将采集到的植物样品在 60 ℃烘箱中烘干 48 h 至恒重,粉碎、过筛。剩余步骤与粪便样品装片制备相同,每组植物样品制片 3 张。将粪便样品和植物对照显微装片通过 100 倍显微镜下镜检,每张装片随机选取 10 个视野,对照植物装片鉴别种类^[15]。在镜检过程中,参照沈广爽^[11] 镜检方法:根据植物细胞形状及排列形态,将相似植物种类先归为一大类,在进行粪便样品镜检时,先确定所观察到的细胞归哪一类,而后细化鉴别植物种类。

1.4 数据处理

通过公式: $F=100(1-e^{-D})$,将统计的每种植物可辨认表皮角质碎片的出现频率(F)转换为每个视野每种植物可辨认角质碎片的平均密度(D),然后将 D 转换为相对密度(RD), $RD=D/\text{各种植物可辨认角质碎片的密度和}\times 100\%$ ^[16]。 RD 即各植物在动物食谱中的百分比,并根据 RD 值排列各物种可食植物的取食序位。

通过 Shannon 多样性指数(H)、Pielou 均匀度指数(J)、最大植物多样性指数、生态位宽度指数(B)分析西藏马鹿与同域有蹄类、家畜食物组成的多样性:

$$H = - \sum_{i=1}^S P_i \log P_i$$
$$J = H/H_{\max}$$
$$H_{\max} = \ln S$$

$B = 1/\sum P_i^2$

式中: P_i 为 i 种植物表皮角质碎片占有所有植物表皮角质碎片的比例; S 为粪便样品中植物种数。

通过 Schoener 食物重叠指数分析西藏马鹿与同域有蹄类、家畜的食物重叠度(D_{ij}):

$$D_{ij} = 1 - 0.5 \left(\sum |P_{ik} - P_{jk}| \right)$$

式中: P_{ik} 、 P_{jk} 分别为西藏马鹿与同域有蹄类、家畜共同采食植物在各自取食植物中所占的百分比。

2 结果与分析

2.1 食物组成

由表 1 可以看出,在草青期,各物种可食植物分别为:西藏马鹿 20 科 37 种,白唇鹿 19 科 36 种,藏原羚 16 科 32 种,牦牛 16 科 34 种,山羊 15 科 32 种。西藏马鹿与其他物种可食植物相似,但所占食谱比例不同,西藏马鹿主要可食植物多为其物种次要可食植物;西藏柳(*Salix xizangensis*)是西藏马鹿的主要可食植物,但藏原羚很少取食。

白唇鹿与牦牛、山羊主要可食植物几乎相同,而且占其食谱比例较高:藏北蒿草(*Kobresia littledalei*)为白唇鹿 27.4%,牦牛 19.3%,山羊 28.3%,大花蒿草(*Kobresia tibetica*)为白唇鹿 21.8%,牦牛 14.1%,山羊 22.0%。藏原羚与家畜主要可食植物差异明显。

从科级水平来看,草青期西藏马鹿和藏原羚主要取食豆科植物,所占比例分别为 21.4%和 42.5%;白唇鹿、牦牛和山羊主要取食莎草科植物,所占比例分别为 49.2%、33.4%和 50.3%。西藏马鹿主要取食菊科植物(29.6%),该科也是白唇鹿、藏原羚、牦牛和山羊的次要可食植物,其所占比例分别为 7.6%、11.6%、17.3%和 14.1%。禾本科植物作为草青期西藏马鹿次要可食植物,较其他 4 种有蹄类动物(白唇鹿 13.6%、藏原羚 12.3%、牦牛 11.5%、山羊 16.0%)所占比例低,仅为 7.1%。

2.2 食谱重叠分析

由表 1 可以看出,西藏马鹿草青期主要和次要食物与牦牛存在 6 种重叠:笔直黄耆(*Astragalus strictus*)、弱小火绒草、大花蒿草、西藏柳、圆穗蓼(*Polygonum macrophyllum*)、羊茅(*Festuca ovina*),其中弱小火绒草为西藏马鹿(11.2%)与牦牛(10.2%)共同的主要食物;与白唇鹿存在 8 种重叠:藏北蒿草、大花蒿草、西藏柳、羊茅、半卧狗娃花(*Heteropappus semiprostratus*)、小叶金露梅(*Potentilla parvifolia*)、笔直黄耆(*Astragalus strictus*)、弱小火绒草,其中西

续表 1
Table 1 Continued

科 Family	物种 Species	在动物食谱中的百分比 Percentage in animal recipes (%)					取食序位 Sequence				
		西藏马鹿 <i>Cervus wallichii</i>	白唇鹿 <i>Cervus albirostris</i>	藏原羚 <i>Procapra picticaudata</i>	牦牛 <i>Bos mutus</i>	山羊 <i>Capra hircas</i>	西藏马鹿 <i>Cervus wallichii</i>	白唇鹿 <i>Cervus albirostris</i>	藏原羚 <i>Procapra picticaudata</i>	牦牛 <i>Bos mutus</i>	山羊 <i>Capra hircas</i>
菊科 Asteraceae	弱小火绒草 <i>Leontopodium pusillum</i>	11.2	2.3	5.1	10.2	6.3	2	10	8	3	3
	木根香青 <i>Anaphalis xylorhiza</i>	0.9	0.7	1.1	1.7	0.8	26	19	21	15	17
	半卧狗娃花 <i>Heteropappus semiprostratus</i>	9.7	3.1	3.8	3.9	4.5	3	7	11	8	6
	美叶川木香 <i>Dolomiaea calophylla</i>	1.7	0.4	0.7	0.4	0.5	15	24	25	25	23
	纤杆蒿 <i>Artemisia demissa</i>	1.2	0.3	—	0.2	0.4	23	25	—	32	26
	垫型蒿 <i>Artemisia minor</i>	1.7	0.3	—	0.4	0.7	15	25	—	25	20
	藏囊吾 <i>Ligularia rumicifolia</i>	1.5	0.3	0.9	0.3	0.4	19	25	24	29	26
	藏沙蒿 <i>Artemisia wellbyi</i>	1.7	0.2	—	0.4	0.5	15	31	—	25	23

-粪便样品中未发现该植物 Plant was not found in the fecal samples.

藏柳为西藏马鹿(9.6%)与白唇鹿(11.4%)的共同主要食物;与山羊存在6种重叠:笔直黄耆、弱小火绒草、半卧狗娃花、藏北蒿草、大花蒿草、羊茅,除圆穗蓼、丛茎滇紫草(*Onosma waddellii*)外,其他与山羊主要和次要食物全部重叠;与藏原羚存在6种重叠:笔直黄耆、弱小火绒草、半卧狗娃花、小叶金露梅、大花蒿草、羊茅。白唇鹿与牦牛、山羊主要食物完全重叠,都为大花蒿草和藏北蒿草,而藏原羚则与牦牛、山羊主要食物差异很大,重叠性不明显。

食物重叠指数较高为白唇鹿与牦牛(0.75)、白唇鹿与山羊(0.85)、山羊与牦牛(0.75)、西藏马鹿与牦牛(0.65);除白唇鹿与藏原羚(0.44)外,其他物种间食物重叠指数均高于0.5(表2)。西藏马鹿与白唇鹿、藏原羚、牦牛、山羊食性重叠指数都较高(>0.5),其中与牦牛的重叠指数最高,达到0.65。

由表3可以看出,通过Shannon指数分析得出食物多样性指数:西藏马鹿和藏原羚最高(1.32),表

表 2 西藏马鹿、白唇鹿、藏原羚、牦牛和山羊食物重叠指数
Table 2 Food overlap indices among *Cervus wallichii*, *Cervus albirostris*, *Procapra picticaudata*, *Bos mutus* and *Capra hircas*

	西藏马鹿 <i>Cervus wallichii</i>	白唇鹿 <i>Cervus albirostris</i>	藏原羚 <i>Procapra picticaudata</i>	牦牛 <i>Bos mutus</i>
白唇鹿 <i>Cervus albirostris</i>	0.53			
藏原羚 <i>Procapra picticaudata</i>	0.56	0.44		
牦牛 <i>Bos mutus</i>	0.65	0.75	0.53	
山羊 <i>Capra hircas</i>	0.51	0.85	0.51	0.75

明西藏马鹿取食植物丰富度较高。通过Pielou均匀度指数分析得出食物均匀性指数:藏原羚(0.38)>西藏马鹿(0.37)>牦牛(0.35)>山羊(0.31)>白唇鹿(0.30),表明西藏马鹿取食植物均匀性较高。通过生态位宽度指数分析,西藏马鹿生态位宽度(15.79)仅次于藏原羚(16.57),明显高于牦牛(11.36)、白唇鹿(6.89)和山羊(6.87)。

3 讨 论

3.1 食性研究方法

目前,有蹄类动物食性的研究方法主要有5种:胃分析法、利用法、直接观察法、粪便显微分析法和

表 3 西藏马鹿与白唇鹿、藏原羚、牦牛、山羊食物多样性及生态位宽度

Table 3 Food diversity and niche breadth of *Cervus wallichii*, *Cervus albirostris*, *Procapra picticaudata*, *Bos mutus* and *Capra hircas*

物种 Species	可食食物 种类 Edible plant species	Shannon 多样性 指数 Shannon diversity index	最大植物 多样性指数 The biggest plants diversity index	Pielou 均匀度 指数 Pielou evenness index	生态位 宽度指数 Niche breadth index
西藏马鹿 <i>Cervus wallichii</i>	37	1.32	3.61	0.37	15.79
白唇鹿 <i>Cervus albirostris</i>	36	1.08	3.58	0.30	6.89
藏原羚 <i>Procapra picticaudata</i>	32	1.32	3.47	0.38	16.57
牦牛 <i>Bos mutus</i>	34	1.23	3.53	0.35	11.36
山羊 <i>Capra hircas</i>	32	1.09	3.47	0.31	6.87

DNA 分析法^[17-18]。粪便显微分析法以其不损伤和对动物干扰小的特点成为研究有蹄类动物食性的主要方法,也是开展珍稀、濒危物种食性研究的唯一可行的研究方法。西藏马鹿及其同域分布的白唇鹿、藏原羚均属于国家级重点保护动物,因此,该方法特别适合于西藏马鹿。有研究表明,粪便显微分析法容易过高估计灌木和乔木这两类消化率低的植物^[13,19]。桑日西藏马鹿县级自然保护区大部分为山地草原,灌木和乔木种类稀少,主要以草本为主,所以上述问题不会对本项研究结果产生太大影响。

镜检者的经验也是影响结果准确性的重要因素,本研究采用镜检方法^[11]进行植物种类辨别,有效地减少了镜检过程中的误差。目前镜检结果分析方法主要包括频率转换法、直接计数法、面积法、点样方法以及截线法^[20]。Holechek 等^[20]采用不同方法对统计结果进行评价,频率转换法分析结果相对更准确、节省时间,因此本研究采用频率转换法对镜检结果进行分析。

3.2 西藏马鹿食物组成

有研究表明,西藏马鹿草青期主要可食植物为菊科(32.7%)、莎草科(19.8%),次要可食植物为紫草科(8.0%)、蔷薇科(11.0%)、豆科(12.0%)、杨柳科(5.9%)、禾本科(4.1%)^[11],对比本研究结果,二者之间存在明显差异。根据最优取食理论分析,动物在食物资源丰富时期,会出现只取食那些最优质食物的食性特化现象,而在食物资源匮乏的时期,会出现取食更多种食物的食性泛化现象^[21-23]。本研究中,豆科所占比例明显增大(21.4%),成为西藏马鹿主要可食植物,而莎草科所占比例有所降低(8.8%)。对比该地区两科植物营养组成,豆科食物质量明显优于莎草科植物,因此西藏马鹿优先取食豆科植物^[4]。这与当地每年8、9月是草原植物最茂盛的时期,也是有鹿类动物食物资源最丰富的时期相符合,也验证了最优取食理论^[22]。

气候是植物生长和初级生产力的主要决定因素,生活在季节性环境中的鹿科动物必须适应食物质量和数量的季节性变化^[24]。在雨季,鹿类食物以草本植物为主^[25]。Takatsuki^[26]研究表明,鹿类动物的食性并非随经纬度而变化,而与植被带一致。西藏马鹿及其同域分布鹿类动物取食植物种类均在30种以上,并且草本植物所占比例较高,这与桑日县西藏马鹿自然保护区属高山草原植被带,并且当地在6—9月进入雨季相符合。

反刍动物形态生理变异和适应与其觅食行为、

消化生理、生境、植物与反刍动物相互作用及其生态位的气候多样性有关,Hofmann^[24]基于比较生态学将65种反刍动物分为3个相互重叠的形态生理学取食类型:精饲者、粗饲者和混饲者。西藏马鹿属于混饲者^[27],取食植物种类较多样,Claudia 等^[28]发现,欧洲马鹿(*Cervus elaphus*)可食植物种类达145种。在调查过程中,共获取植物样本38种,木本植物11种(皆为灌木),草本植物27种,西藏马鹿除狼毒(*Stellera chamaejasme*)外其他植物种类全部取食,其取食植物多样性指数和生态位宽度指数都处于较高值。本研究表明,桑日西藏马鹿县级自然保护区可供西藏马鹿取食的植物种类多样,资源丰富,适宜其种群生存。

3.3 食物重叠与分化

动物的食物重叠不仅反映出物种间对同一食物资源利用的相似度,也反映出物种间对相同食物资源的潜在竞争程度^[29]。将物种之间的重叠解释为竞争或容忍的指标引发了许多争论^[30],食物资源竞争一般可看作一种利用性竞争,并非2个或2个以上的竞争者之间直接的相互作用,而是通过对共同资源的分割影响来体现。从这个意义上看,单一物种只有通过其他物种对资源丰富度的影响才能体现^[31]。食物资源竞争受多个因素影响^[32]:1) 2个(或2个以上)物种必须共享某种食物资源;2) 竞争物种的生存和发展必须受共享食物资源可利用性的限制;3) 物种间利用共享资源时彼此间产生对获取该种食物资源产生负面影响;4) 食物资源可利用率的变化必须转化为种群数量的变化。

根据西藏桑日马鹿县级自然保护区总体规划(2017—2025年)^[2],该区域的生境容量为0.5~1只·km⁻²,然而,区域草食动物的密度在4~5只·km⁻²,远超过了其最大生境容纳量限度。区域放牧的极限可达5300m,超过了西藏马鹿的活动区域,使之没有单独栖息活动之地,西藏马鹿的活动空间受到了进一步压缩。西藏马鹿与白唇鹿、藏原羚、牦牛、山羊的食物重叠度较高,且西藏马鹿与白唇鹿、牦牛主要可食植物各有一种重叠。有限的空间内存在如此多食性相近的有蹄类,必然造成西藏马鹿与其他有蹄类产生种间食物竞争。西藏马鹿主要可食植物大多数为其他物种的次要可食植物,而且作为西藏马鹿主要食物的西藏柳,藏原羚很少取食,说明西藏马鹿与其他物种食性产生分化,营养生态位发生分离。

西藏马鹿分布区也是当地较好的牧区,大量家

畜在保护区内及周边放牧,以牦牛为主要放牧对象,山羊种群数量相对较低。对比西藏马鹿草青期与牦牛食物重叠指数(0.80),与山羊的食性重叠指数(0.76)均有明显下降^[11],说明当地政府调控牧民家畜存栏量已经收到良好的效果。但由于放牧强度仍处于较高水平,西藏马鹿与家畜之间仍存在较高食物资源的竞争。自 1995 年首次发现西藏马鹿野外种群至今,种群数量基本维持在 200~300 只,这与食物资源竞争导致种群数量波动的结果一致^[32]。

西藏马鹿与白唇鹿食物重叠指数为 0.53,并且二者主要可食植物都包括西藏柳。白唇鹿与牦牛、山羊的主要食物几乎完全重叠,白唇鹿与牦牛、山羊食性重叠指数在这几种动物之间处于最高值(分别为 0.75、0.85),调查发现,西藏马鹿多分布于牧民集中放牧区域,白唇鹿一般距离人为活动区域较远,大多选择坡度比较高,灌木相对茂盛的区域,这种现象可能与白唇鹿和西藏马鹿、家畜主要可食植物存在重合,食物重叠度高有很大关系。受西藏马鹿及家畜食物资源竞争的影响,白唇鹿与西藏马鹿在生境选择上产生了分离。

生态位竞争理论指出,食物重叠越高,资源利用竞争越高^[33]。家畜过度放牧势必加剧桑日西藏马鹿自然保护区内野生鹿类种间以及与家畜之间食物资源的竞争。研究表明,过度放牧可加速土地的荒漠化^[34],也是造成野生有蹄类濒危的主要原因。家畜的过度放牧是栖息地逐渐丧失和破碎化的主要原因,而栖息地的丧失和破碎化最终会导致物种趋于灭亡^[35]。增期乡地区牧民占据了较好的草场,设置大量围栏,这加剧了物种对于生存空间和食物资源的竞争,从而限制了野生鹿类种群的生存和发展。

综上所述,西藏马鹿与同域分布鹿类草青期存在食物竞争。当进入食物匮乏长达 8 个月之久的草枯期,种间食物竞争将更加剧烈。此外,野生鹿类与家畜之间均存在较高的食物重叠,表明其与家畜之间存在食物资源竞争关系。

3.4 保护建议

针对目前西藏马鹿面临的问题,应建立保护区巡护队伍,定期开展西藏马鹿种群监测活动,及时了解其种群结构、数量和分布等;加强保护区植物特别是西藏马鹿的主要可食植物资源的动态监测,开展营养生境容纳量评估,为保护区管理和家畜数量控制提供科学依据。根据野生鹿类、家畜数量和保护区实际生境容纳量,合理确定家畜的放牧数量、放牧地点和放牧时间,拆除保护区内设置的围栏,破解西

藏马鹿与家畜放牧冲突的难题;对保护区内牧民以及当地政府予以生态效益补偿,调动保护区管理和建设的积极性,建立健全野生动物保护激励机制。

参考文献

- [1] 汪松. 中国濒危动物红皮书(兽类). 北京: 科学出版社, 1998 [Wang S. China Red Book of Endangered Animals (Mammals). Beijing: Science Press, 1998]
- [2] 刘务林. 极度濒危的动物种群——西藏马鹿. 西藏科技, 2009(6): 65-68 [Liu W-L. Critically endangered rare animal species: Tibetan red deer. *Tibet Science and Technology*, 2009(6): 65-68]
- [3] 刘艳华, 张明海. 基于线粒体 Cyt b 基因的西藏马鹿种群遗传多样性研究. 生态学报, 2011, 31(7): 1976-1981 [Liu Y-H, Zhang M-H. Population genetic diversity in Tibet red deer (*Cervus elaphus wallichii*) revealed by mitochondrial Cyt b gene analysis. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(7): 1976-1981]
- [4] 胡贺娇. 西藏马鹿(*Cervus wallichii*)分子生态学与营养生态学研究. 博士论文. 哈尔滨: 东北林业大学, 2016 [Hu H-J. Studies on Molecular Ecology and Nutritional Ecology of Tibetan Red Deer (*Cervus wallichii*) in China. PhD Thesis. Harbin: Northeast Forestry University, 2016]
- [5] 殷宝法, 淮虎银, 张德锂, 等. 可可西里地区藏羚羊、藏原羚和藏野驴的营养生态位. 应用生态学报, 2007, 18(4): 766-770 [Yin B-F, Huai H-Y, Zhang Y-L, et al. Trophic niches of *Pantholops hodgsoni*, *Procapra picticaudata* and *Equus kiang* in Kekexili region. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2007, 18(4): 766-770]
- [6] 陈化鹏. 有蹄类食性研究方法的评价. 动物学杂志, 1991, 26(2): 40-41 [Chen H-P. Evaluation of ungulate feeding methods. *Chinese Journal of Zoology*, 1991, 26(2): 40-41]
- [7] Darmon G, Calenge C, Loison A, et al. Spatial distribution and habitat selection in coexisting species of mountain ungulates. *Ecography*, 2012, 35: 44-53
- [8] 诸葛海锦, 李晓文, 张翔, 等. 青藏高原高寒荒漠区藏羚羊适宜生境识别及其保护状况评估. 应用生态学报, 2014, 25(12): 3483-3490 [Zhuge H-J, Li X-W, Zhang X, et al. Identification and conservation assessment of suitable habitats for Tibetan antelope in the alpine desert, Qinghai-Tibet Plateau. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2014, 25(12): 3483-3490]
- [9] Latham J, Staines BW, Gorman ML. Comparative feeding ecology of red deer (*Cervus elaphus*) and roe deer (*Capreolus capreolus*) in Scottish plantation forests. *Zoological Society of London*, 1999, 247: 409-418
- [10] Schaller GB. Wildlife of the Tibetan steppe. Chicago: University of Chicago Press, 1998
- [11] 沈广爽. 西藏马鹿草青期食物组成及采食与营养适应对策的研究. 硕士论文. 哈尔滨: 东北林业大学, 2009 [Shen G-S. Food Composition, Feeding and Nutritional Adaption Strategies of Tibetan Red Deer (*Cervus elaphus wallichii*) during the Green Grass Period in Tibet. Master Thesis. Harbin: Northeast Forestry University, 2009]
- [12] 桑日县地方志编纂委员会. 桑日县志. 北京: 中国藏

- 学出版社, 2008: 46–49 [Sangri County Local Chronicle Compilation Committee. Sangri County Annals. Beijing: China Tibetology Press, 2008: 46–49]
- [13] 骆颖. 贺兰山岩羊和马鹿的食性及生境选择比较研究. 博士论文. 哈尔滨: 东北林业大学, 2011 [Luo Y. Comparing the Diet and Habitat Selection of Sympatric Blue Sheep (*Pseudois nayaur*) and Red Deer (*Cervus elaphus*) in Helan Mountains, China. PhD Thesis. Harbin: Northeast Forestry University, 2011]
- [14] Williams OB. An improved technique for identification of plant fragments in herbivore feces. *Journal of Range Management*, 1969, **22**: 51–52
- [15] 冯源. 黑龙江穆棱林区东北马鹿冬季营养策略研究. 博士论文. 哈尔滨: 东北林业大学, 2017 [Feng Y. Winter Nutritional Strategy of the Red Deer (*Cervus elaphus xanthopygus*) in the Muling Forest Region. PhD Thesis. Harbin: Northeast Forestry University, 2017]
- [16] 朱明月, 杨森, 张玮琪, 等. 黑龙江穆棱东北红豆杉自然保护区马鹿与狍冬季食性组成的比较. 东北林业大学学报, 2019, **47**(5): 100–104 [Zhu M-Y, Yang M, Zhang W-Q, et al. Wintering diet of red and roe deer in Heilongjiang Muling Japanese Yew National Reserve. *Journal of Northeast Forestry University*, 2019, **47**(5): 100–104]
- [17] 郑荣泉, 鲍毅新. 有蹄类食性研究方法及其研究进展. 生态学报, 2004, **24**(7): 1532–1539 [Zheng R-Q, Bao Y-X. Study methods and procedures for ungulate food habits. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, **24**(7): 1532–1539]
- [18] 单继红, 吴建平. 食草动物食性研究的主要方法及其评价. 野生动物, 2005, **26**(3): 47–49 [Shan J-H, Wu J-P. The review and evaluation on the study methods for herbivore food habit. *Chinese Journal of Wildlife*, 2005, **26**(3): 47–49]
- [19] Plumptre A. The chemical composition of montane plants and its influence on the diets of the large mammalian herbivores in the Parc national des Volcans, Rwanda. *Journal of Zoology*, 1995, **235**: 323–337
- [20] Holechek JL, Gross B, Dabo SM, et al. Effects of sample preparation, growth stage and observer on microhistological analysis of herbivore diets. *Journal of Wildlife Management*, 1982, **46**: 502–505
- [21] Belovsky GE. Diet optimization in a generalist herbivore-Moose. *Theoretical Population Biology*, 1978, **14**: 105–134
- [22] Nudds TD. Forage “preference”: Theoretical considerations of diet selection by deer. *Journal of Wildlife Management*, 1980, **44**: 735–740
- [23] Pyke GH, Pulliam HR, Charnov EL. Optimal foraging a selective review of theory and tests. *The Quarterly Review of Biology*, 1977, **52**: 137–154
- [24] Hofmann RR. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: A comparative view of their digestive system. *Animal Behavior*, 1989, **78**: 443–457
- [25] Bugalho MN, Milne JA. The composition of the diet of red deer (*Cervus elaphus*) in a Mediterranean environment: A case of summer nutritional constraint? *Forest Ecology and Management*, 2003, **181**: 23–29
- [26] Takatsuki S. 浅谈中国鹿科动物食性的研究——由日本梅花鹿食性研究引发的一些思考. 野生动物, 1994(5): 22–25 [Takatsuki S. A brief discussion on feeding habits of Cervidae in China: Some thoughts triggered by the feeding habits of Japanese sika deer. *Chinese Journal of Wildlife*, 1994(5): 22–25]
- [27] Prins RA, Geelen MJH. Rumen characteristics of red deer, fallow deer, and roe deer. *Journal of Wildlife Management*, 1971, **35**: 673–680
- [28] Claudia G, Helene VT. Variations of diet composition of red deer (*Cervus elaphus* L.) in Europe. *Mammal Review*, 2001, **31**: 189–201
- [29] Murie DJ. Comparative feeding ecology of two sympatric rockfish congeners, *Sebastes caurinus* (copper rockfish) and *S. maliger* (quillback rockfish). *Marine Biology*, 1995, **124**: 341–353
- [30] Holt RD. On the relationship between niche overlap and competition: The effect of incommensurable niche dimensions. *Oikos*, 1987, **48**: 110–114
- [31] Christiansen FB, Loeschcke V. Evolution and intraspecific exploitative competition. I. One-locus theory for small additive gene effects. *Theoretical Population Biology*, 1980, **18**: 297–313
- [32] Petren K, Case TJ. An experimental demonstration of exploitation competition in an ongoing invasion. *Ecology*, 1996, **77**: 118–132
- [33] Schoener TW. Field experiments on interspecific competition. *American Naturalist*, 1983, **122**: 240–285
- [34] 曹伊凡, 张同作, 连新明, 等. 青海省可可西里地区几种有蹄类动物的食物重叠初步分析. 四川动物, 2009, **28**(1): 49–54 [Cao Y-F, Zhang T-Z, Lian X-M, et al. Diet overlap among selected ungulates in Kekexili region, Qinghai Province. *Sichuan Journal of Zoology*, 2009, **28**(1): 49–54]
- [35] Fox J, Bardsen BJ. Density of Tibetan antelope, Tibetan wild ass and Tibetan gazelle in relation to human presence across the Chang Tang Nature Reserve of Tibet, China. *Acta Zoologica Sinica*, 2005, **51**: 586–597

作者简介 吕忠海, 男, 1981 年生, 博士研究生。主要从事野生动植物保护与利用研究。E-mail: lvzhonghai@sina.com

责任编辑 孙 菊

开放科学(资源服务)标识码(OSID):

