

# 反刍动物的食物选择及其影响因素

李俊生 宋延龄\* 曾治高

(中国科学院动物研究所, 北京, 100080)

**摘要:** 食物选择是反刍动物营养生态学的重要研究内容之一。本文阐述了食物选择概念及几种计算方法, 概述性介绍了食物选择的主要影响因素。动物形态学特征、植物营养质量、植物物理和化学因素、动物自身生理特征、行为学特征是影响反刍动物食物选择的主要因素。这些因素间的相互关系及作用机理构成这一领域基本研究内容。

**关键词:** 食物选择; 反刍动物; 影响因素

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-1050(2003)01-0066-08

## Food Selectivity and Influencing Factors in Ruminants

LI Junsheng SONG Yanling ZENG Zhigao

(Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100080, China)

**Abstract:** Food selection is one of the main research contents in nutritional ecology of ruminants. This review expounds the concepts and several studying methodologies on food selection, and summarizes its major influencing factors such as features of animal morphology, nutritional quality of plants, physicochemical defense of plants, physiological features of animals, and characteristics of behaviors. The correlation and functional mechanisms of these factors comprise the basic research contents of this studying field.

**Key words:** Food selection; Ruminant; Influencing factors

食物选择 (Food selectivity) 的生态学过程是动物觅食生态学 (Foraging ecology) 的基础理论之一, 也是行为生态学的主要研究内容。食物选择行为决定着反刍动物的食物组成, 从而影响动物能够从环境中获取多少营养物质, 是估计反刍动物生境营养容纳量和进行生境评价与改良等种群管理学问题的理论基础, 可为生境选择、建立最优取食模型和种间竞争等诸多生态学问题提供有价值的信息, 因此是反刍动物营养生态学的重要内容之一<sup>[1]</sup>。食物选择过程是一个非常复杂的问题, 虽然近年来对反刍动物食物选择领域已开展了许多研究工作, 但对食物选择性机理的研究仍在探讨之中。本文对反刍动物食物选择的测定方法及其几个影响因素进行概要性介绍, 以期开展这方面的工作提供一定的帮助。

### 1 食物选择中的几个概念

在以往的研究中经常把动物对食物的选择性概念与动物的食物偏爱性 (或喜好性) (Food preference) 和适口性 (Food palatability) 相混淆<sup>[2]</sup>, 因此在介绍食物选择性测定方法之前, 有必要对这三个相关的概念作简单的阐述。

食物选择性是指动物出于某种目的, 对取食生境中现存的食物种类作出的选择, 与动物自身生理状态及环境中食物的可利用量 (Availability) 密切相关。食物偏爱性指动物对给定的具有同等丰富性的食物种类所表现出的选择食物 A 强于选择食物 B 的一种行为模式, 与环境中某种食物的可利用量或丰富度 (Abundance) 关系不密切, 而与动物的遗传特性相关, 也就是说, 动物对某种食物的偏爱性是持久存在的, 无论这种食物在动物的取食生境中

基金项目: 中国科学院知识创新工程项目 (KZCX1-10-06); 黑龙江省自然科学基金资助

作者简介: 李俊生 (1968-), 男, 博士, 副教授, 主要从事动物生态与保护生物学研究。

收稿日期: 2001-12-04; 修回日期: 2002-02-13

\*通讯作者

是否存在<sup>[2,3]</sup>。因此, 在一定的环境条件下, 如在北方冬季动物饲料植物的营养质量和可利用性降至最低点时, 动物对某一食物的选择性大并不代表动物对该食物的偏爱性也大<sup>[4]</sup>, 这一点也是食物偏爱性与食物选择性相区别的根本所在。食物的适口性系指由于食物本身所具有的某种特性而表现出的对动物的吸引力<sup>[2]</sup>。食物的适口性与植物不同的发育阶段及植物自身防御性能(如形成刺、鞣等物理结构和合成次生化合物等化学性质)密切相关, 发育期和营养期植物, 通常是适口性好的食物, 而在成熟期的植物对动物的适口性则最差<sup>[1,5]</sup>。适口性好的食物可能是动物愿意选择的食物, 但二者之间并没有必然的联系<sup>[6,7]</sup>。

## 2 食物选择的测定

食物选择性的测定一直是反刍动物营养生态学研究中的一个难题。在以往的研究中, 人们混淆了主要食物与偏爱食物这两个概念, 而往往把食物组成中所占比重较大的类别认为是反刍动物愿意选择的食物<sup>[8]</sup>。主要食物的概念是指反刍动物取食食物中取食最大量的食物种类, 但未必是动物愿意选择的食物。例如冬季马鹿的主要食物是杨(*Populus* spp.)、桦(*Betula* spp.)、柳(*Salix* spp.)、紫椴(*Tiliaamur ensis*)等(占84%), 青楷槭(*Acer tegmentosum*)所占的比例较小(仅占1.3%~2.4%), 但分析表明冬季马鹿对桦和紫椴则为负选择性, 而对杨树和柳树的选择性也明显小于青楷槭<sup>[7]</sup>。因此根据各食物条目在反刍动物食物中所占比重大小作出的喜食食物和不喜食食物等的划分, 实际上只应是对主要食物和次要食物的划分。

随着研究的深入, 研究者们发现动物对食物的选择性不但与食物中各项目所占的比重相关, 也与取食生境中食物的可利用量密切相关, 于是根据反刍动物对食物的利用量(即动物取食各种食物类别的比例)大于、等于和小于取食环境中食物的可利用量, 依次表明动物对食物有正选择性、无选择性和有负选择性。在此前提下, 一些研究者提出一些确定食物选择性的量化指标, 其中被普遍使用的是 Ivlev 指数<sup>[9]</sup>, 即  $E = (d - a) / (d + a)$ 。

在 Ivlev 指数式中,  $d$  是指某种食物的利用量(%),  $a$  是指采食生境中某种食物的可利用量(%), 指数的取值范围为  $+1 \sim -1$ 。根据  $E$  值来判断动物对食物选择性也简单明了:

当  $0 < E < 1$  时, 动物对食物有正选择;

当  $-1 < E < 0$  时, 动物对食物有负选择;

当  $E = 0$  时, 动物对食物无选择。

$E$  值能很好地反应出动物对不同食物条目的正负选择性, 但对于多个食物条目,  $E$  值大小反映不出动物对不同食物条目间的选择性的实际差异, 而 Petrides<sup>[8]</sup> 提出的喜爱性指数 (Preference index, PI) 却更能体现这一特征:  $PI = d / a$

式中  $d$  代表动物某种食物占整个食物的比例(%);  $a$  代表动物采食生境中某种饲料植物占整个植物的比例(%)。

当  $PI > 1$  时, 动物对某种食物项目有强烈选择;

当  $PI < 1$  时, 动物避免选择某种食物项目;

当  $PI = 1$  时, 动物对某种食物项目无选择。

在 Petrides 的基础上, 也有的研究者采用  $DC = (v \times f) / a$  或  $FI = [v \times (100/a)] \times 100$  来计算食物选择性指数<sup>[2]</sup>, 式中  $DC$  和  $FI$  分别表示选择性指数,  $v$  为胃中某食物的体积百分比(%),  $f$  为某食物在胃中出现的频率(%),  $a$  为某种食物的可利用量(%)。

无论是  $PI$  指数还是  $DC$  指数和  $FI$  指数, 其指数值均为正值, 变化范围在  $0 \sim +$  之间, 而且是非对称性和连续性的, 所以很难对食物的选择性作出同一的判断标准。同时, 由于 Ivlev 食物选择性指数和 Petrides 食物喜爱性指数均缺少统计学上的推断而越来越多地引起人们对其价值的怀疑。因此一些研究者试图绘出某些指数的统计学上的区间来解决这一问题, 但更多的研究者是基于对食物利用量数据和可利用量数据进行统计学上的比较, 来确定草食动物对食物的选择性。Neu 最早给出了确定食物选择性的统计学方法<sup>[11]</sup>, 即利用统计学中的  $\chi^2$  检验和 Bonferoni 的  $Z$  分析法分别检验动物食物利用量与其可利用量、动物对某种食物的利用量与可利用量的假设关系, 计算出动物对某种食物条目的可利用量是否大于、等于、小于其可利用量, 得出动物对该食物有正选择性、无选择性和负选择性。值得一提的是 Neu 法中比较的食物条目不应过多, 否则将降低可信度。此后 Johnson<sup>[10]</sup> 又提出一种新的统计学方法, 但 Johnson 法是以单个个体的食物利用量数据与可利用量数据的比较作为基础, 并且统计学上的计算过程也相对复杂, 因而在反刍

动物食性研究中研究者多使用 Neu 建议的方法<sup>[7]</sup>。而 Allredge 等<sup>[12]</sup>则提出无论选择那种方法,应该遵循的一些原则。此外, Owen - Smith 等<sup>[13]</sup>提出一种在对有蹄类动物取食行为观察基础上得到的满意指数 (Acceptability index), 来评价食草动物对食物的选择性。由于这几种统计学方法在实际应用中比较繁琐而很少被采纳。

### 3 形态学特征对食物选择的影响

#### 3.1 体型大小对食物选择的影响

Jarman<sup>[14]</sup>在研究非洲热带干草原羚羊类社群结构与环境生态关系时发现羚羊的体型大小与食物中的不同植物所占的比例及纤维含量有一定的关系:小体型的羚羊栖息在森林和灌丛生境中,主要选择性取食植物嫩叶、芽、花、果实等纤维含量低的幼嫩组织,生活于草原生境中体型较大的羚羊则对食物的选择性较小,食物中纤维含量较高,而中等体型的羚羊在不同的季节由于生境中食物条件的变化其食物中纤维含量的变化也较大,对食物的选择性则介于二者之间。在 Jarman 之前, Bell<sup>[15]</sup>就发现 Serengeti 草原上旱季来临前最先取食迁移 (Grazing succession) 的草食动物是体型较大者 (如 *Equus burchelli*), 其次是中等体型者 (如 *Connochaetes taurinus*), 最后是较小体型者 (如 *Gazella thomsoni*)。Bell 认为这是由于大体型者对食物的摄食量较大,只有大量无选择地采食草原群落上层营养含量较低的多茎组织才能满足其较高的能量代谢需求,致使其旱季来临前就开始迁移到食物丰富的地区,而小体型动物摄食量相对较小,可选择性取食下层高质量新叶,正是由于这种有选择性的取食方式才使小体型者最后取食迁移,并把这种不同体型大小的动物对食物利用的方式叫做“食物分配原理”(Feed distribution theory)。Geist<sup>[16]</sup>在研究有蹄类动物的社会进化和生态关系的讨论中介绍了 Jarman 和 Bell 的理论,并称之为“Jarman-Bell 原理”。

“Jarman-Bell 原理”是基于食草哺乳动物基础代谢率 (kcal/day) 与体重 (kg) 的非线性关系:  $BMR = 70W^{0.75}$ 。根据这个等式可以看出动物能量需求是随体重以递减速率增加,若体重增加一倍,能量需求则增加约 68%,即相对于单位体重,小体型动物需要更多的能量,因此小体型动物只有选择性取食营养质量较高的食物才能满足机体正常生理代谢能量需求,而大体型动物则通过大量采食低

质量的食物,利用较大的发酵空间(瘤胃)降解纤维素来满足机体能量需求。因此体型大小对动物食物选择的影响最终归结于机体能量代谢的影响。

#### 3.2 消化道形态结构对食物选择的影响

在自然竞争和与环境长期相互作用的进化过程中,野生反刍动物为了有效地从环境中摄取食物,其消化道的形态结构和功能对食物资源的选择性利用产生了不同的适应性变化。Hofmann<sup>[17]</sup>在研究非洲 26 种反刍动物胃的形态结构特征时发现反刍动物消化道形态结构与食性存在较为密切的关系,并根据消化道的形态结构和食物选择把反刍动物划分为 3 个取食类群:精饲者 (Concentrate selectors)、粗饲者 (Bulk and roughage eaters) 和混饲者 (Mixed feeders)。

精饲者瘤网胃小,不足体重的 11%,瓣胃中瓣膜不发达,小肠相对较短,占整个肠道的 70%~73%,大肠相对较粗,其体积为瘤网胃的 1/10,主要取食细胞内容物含量高的枝叶类植物、非禾本科和莎草科植物和果实类,如狍 (*Capreolus capreolus*)<sup>[18]</sup>、白尾鹿 (*Odocoileus virginianus*)<sup>[19]</sup>、黑尾鹿 (*Odocoileus hemionus*)<sup>[20]</sup>、驼鹿 (*Alces alces*)<sup>[21,22]</sup>等;粗饲者瘤网胃大,为体重的 11%~20%,生理隔发育完善,小肠相对较长,占整个肠道的 80%~81%,大肠体积为瘤网胃的 1/13,主要取食纤维素含量高的禾本科植物,如家牛<sup>[21]</sup>、美洲野牛 (*Bison bison*)<sup>[21]</sup>、叉角羚 (*Antidorcas marsupialis*)<sup>[23,24]</sup>等;混饲者瘤网胃结构与大小是精饲者和粗饲者的过渡类型,随季节变化取食不同比例的枝叶、非禾本科和禾本科植物,如马鹿 (*Cervus elaphus*)<sup>[25]</sup>、梅花鹿 (*Cervus nippon*)<sup>[26]</sup>、绵羊 (*Ovis aries*)<sup>[27]</sup>、蒙古瞪羚 (*Procapra gutturosa*)<sup>[28]</sup>等。

#### 3.3 取食器官对食物选择的影响

许多研究证明<sup>[14,29~31]</sup>,反刍动物口裂大小及门、臼齿形态与食物选择密切相关。受能量一时间限制因子的制约,反刍动物的口裂大小与其体型大小呈正相关性关系<sup>[30]</sup>,体型较大的动物由于能量代谢大,每口采食的量相对也大,较大的口裂不利于动物在采食过程中对食物作出选择,相对于大口裂的反刍动物来说,小口裂的动物更利于选择性采食植物的幼嫩组织<sup>[32]</sup>。一些研究还发现,反刍动物口裂大小与其营养适应对策相一致,在相同的取食生境中,粗饲者口型明显大于体型相似的精饲

者<sup>[32-34]</sup>，较小的口裂更利于精饲者选择性采食高营养质量的食物类别。

动物门、臼齿形态结构对食物的选择和处理具有重要的作用，如马鹿臼齿为月齿型，而驼鹿则为脊齿型，前者较后者更易于磨碎食物，因此马鹿对纤维素含量较大食物的选择性要明显大于驼鹿<sup>[35,36]</sup>。Illus 等<sup>[37]</sup>认为反刍动物门齿和嘴前宽度与动物摄食量呈正相关关系，而与食性选择则呈负相关关系，粗饲者牙齿的门齿宽大，臼齿咀嚼面宽，这是与非选择性取食和长时间的反刍相对应的。Gordon 等<sup>[38]</sup>根据 Hofmann<sup>[17]</sup>原理，研究了英国国家历史自然博物馆和剑桥大学动物博物馆内馆藏的反刍动物门齿标本与动物营养型的关系发现，动物门齿宽度与体重呈线性指数函数关系，不同营养型之间函数斜率存在明显差异，相同体重的反刍动物，体重 < 90 kg 时，其门齿宽度差异并不明显，而当体重 > 90 kg 时，粗饲者的门齿宽度明显大于精饲者，混饲者的齿形更趋于精饲者。之所以产生这种体重阈值可能与没有考虑不同物种分布生境所致，因为在相同取食生境中，精饲者的门齿和狭长的嘴形明显小于粗饲者，窄小的门齿和狭长的前嘴更利于精饲者选择植物的幼嫩组织<sup>[39]</sup>。

唾液腺也是反刍动物食物选择的指数之一。主要选择性取食营养质量较高食物的反刍动物，其唾液腺体较大，分泌的唾液流量也较大，可提高瘤胃液的缓冲能力，促进糖类迅速地通过瘤胃，有利于它们在小肠内的吸收，从而加快食物在消化道内的运行速度，使动物获取更多的能量。相应地，对食物选择性较小的反刍动物唾液腺及分泌量也较小，使食物在瘤胃内充分发酵分解。唾液腺大小变化对反刍动物采用二种不同的消化对策（即加快食物在消化道内的流速和延长食物在消化道内滞留时间）具有重要的适应意义。一般来说，精饲者唾液腺重量占体重的百分比约为 0.36，混饲者为 0.26，而粗饲者仅为 0.18<sup>[21,40]</sup>，从而说明反刍动物唾液腺大小与对食物中纤维素含量的选择性呈负相关性关系，同时也是反刍动物食物生态位分离的重要指标之一<sup>[21]</sup>。

#### 4 饲料植物营养质量对食物选择的影响

最早对草食动物选择食物机理的探讨是从食物的营养组成开始的，并在反刍动物食性选择研究中得到广泛的应用。因为反刍动物对饲料植物的消化

主要取决于微生物酶的作用，而微生物酶与微生物的代谢活动紧密相关，基本营养成分的缺乏可能会影响微生物的代谢活动，进而通过反馈机能影响到食物选择性变化。微生物的代谢活动又与食物的消化率紧密相关，消化率又是动物营养和能量平衡的关键因子之一，因而消化率成为反刍动物食物选择的因变量之一。从动物消化的物理和化学过程看，消化率主要取决于瘤网胃的发酵速率和食物颗粒的通过速率，而食物在瘤胃内发酵速率以及食物碎片研磨程度与植物细胞内容物含量（粗蛋白、水分、矿物质等）正相关，与细胞壁含量（中性洗涤性纤维、酸性洗涤性纤维、木质素等）呈负相关关系，因此，饲料植物中细胞内容物和纤维素含量与消化率紧密相关，从而对食物选择性产生影响。已有研究表明，食物中的含水量和粗蛋白含量与食物选择性有正相关，半纤维素的含量与食物选择性有一定的负相关<sup>[1,6,7,41,42,43]</sup>，Radwan 等<sup>[6]</sup>还发现纤维素的体外消化率及植物中水提取物（Water extracts）对瘤胃细菌活动的作用大小与黑尾鹿对食物的选择性间有着更为紧密的相关性。

由于季节、生态环境、地理位置等诸多方面的差异，植物中营养物质含量的时空变化对反刍动物的食物选择也有一定的影响<sup>[44]</sup>。一般来说植物营养质量变化和植物的物候期密切相关，植物细胞内容物在植物生长季节最高，在冬季则降至一年中的最低点，而细胞壁含量的季节变化模式则与之相反，在植物生长季节最小，在植物休眠期最高。因此鹿科动物春、夏季节主要选择性采食营养质量较高的草本植物和蕨类植物，对纤维素含量较高的木本植物的枝条选择性较小，而草本植物枯萎期蛋白质、水分、矿物质等营养物质含量相对较低，因此冬季我国小兴安岭林区马鹿和狍则对粗蛋白和矿物质含量较高的落叶树种当年枝条有较大的选择性<sup>[36,42,43]</sup>。不同的地理空间内，由于生态环境和地理位置等因素的差异，使饲料植物的营养含量也存在区域性差异，如我国小兴安岭林区冬季木本植物枝条、叶以及草本植物中粗蛋白和粗纤维含量与北美和北欧地区存在较大的差异<sup>[44]</sup>，在动物食性上表现出小兴安岭林区狍冬季食物组成中当年生木本植物枝条的含量较大（85.6%）<sup>[42]</sup>，而欧洲林区冬季狍的食物组成中木本植物枝条的含量较小（22~49%）<sup>[45]</sup>。

## 5 植物物理和化学防御对食物选择的影响

植食动物与植物之间的采食—反采食协同进化一直是动植物之间生态关系研究的重点。作为广义上的捕食者，反刍动物的采食活动不但影响植物群落的物种组成和演替方向<sup>[46]</sup>，同时植物在和草食动物的长期作用中也进化出防御系统，即物理和化学防御，以阻碍动物的取食和消化代谢，从而使动物对食物的选择性也受到一定的限制。植物物理防御主要以其坚硬的角质层、针、刺、钩及针毛影响食物的适口性，从而使一些反刍动物避免采食<sup>[5,6]</sup>，同时，植物木质化程度也是影响反刍动物食物选择的因素<sup>[47]</sup>，因为植物纤维素含量越大或木质化程度越高，不但影响适口性，延长咀嚼时间，同时也影响了动物的消化率。由于植物适口性与食物选择性之间的关系比较复杂，这种关系涉及行为学和生理学过程，因此有关适口性对反刍动物食物选择的影响试验中很难将其它食物和动物自身因素的综合作用完全排除。

许多次生化合物如酚类、单宁、萜类等对反刍动物的食物选择也具有重要的作用。如鹿科动物避免采食菊科植物是因为菊科植物叶片中含有较高的萜类化合物，而萜类化合物能抑制消化道内微生物的活力<sup>[48]</sup>；植物嫩枝中单宁对黑尾鹿的消化道存在潜在的抑制作用，从而影响动物对食物的消化率和摄食量<sup>[6,49]</sup>。近年来有关植物次生化合物对反刍动物食物选择影响的研究已成为探讨动、植物协同进化的热点之一<sup>[50]</sup>。次生化合物对反刍动物食物选择的影响主要表现在负营养效应<sup>[52]</sup>、抑制动物消化<sup>[49,51,52]</sup>、味觉和嗅觉回避作用<sup>[49,53]</sup>等方面。目前这方面的研究仅限于少数反刍动物，可以相信深入进行这方面的研究对揭示反刍动物选择食物的机理有着深远的意义。

## 6 生理状况和性别差异对食物选择的影响

反刍动物食物选择随动物生理状况（如成熟、妊娠、哺乳等）的改变而变化，但迄今对这方面的研究报道较少。一般来说，幼龄阶段反刍动物由于消化器官发育还不健全，对食物项目中的营养物质和易消化程度要求较高，因此取食过程中表现出对幼嫩食物有较大的选择性，随着动物机体发育的成熟，对食物选择性与成年动物的差异逐渐减小<sup>[1,54~58]</sup>。妊娠、哺乳期母兽由于对营养物质和能量需求的增大，不但取食量明显增加，而且对食物

的选择性也显著增加<sup>[54,55]</sup>。

有关反刍动物食物选择的性别差异的报道也较多<sup>[55~58]</sup>。这些研究的出发点主要是基于“Jarman-Bell原理”，即雌雄个体体型大小所产生的能量代谢差异是影响其食性变化的主要因素<sup>[59]</sup>。Putman等<sup>[56]</sup>认为反刍动物性二型（Sex dimorphism）差异率达到1.2时，便存在明显的食物选择性变化，该结论在梅花鹿（*Cervus nippon*）雌、雄食性选择差异性研究中得到充分证实<sup>[58]</sup>。此外，反刍动物二性食性选择差异还受季节<sup>[45]</sup>、繁殖状态<sup>[57]</sup>、栖息环境中食物丰富度<sup>[57,58]</sup>等影响。但Clutton-Brock等<sup>[60]</sup>认为雌雄所选择栖息生境不同是影响马鹿食物选择性别差异的主要因子。迄今对反刍动物食性选择的性二型差异的机制尚缺乏同一的解释<sup>[54,59]</sup>。

## 7 行为学特征对食物选择的影响

有关反刍动物行为学特征对其食物选择影响的报道主要表现在对动物集群的研究。集群类型及集群大小对动物的食物选择能产生较大的影响<sup>[61~63]</sup>。集群较大的反刍动物由于集群个体间的食物竞争、进攻行为和社群等级制度等社群行为而使个体对食物的选择性较小，相反集群数量较少或单独活动的个体对食物的选择性较大<sup>[14~16,63]</sup>，但这些动物承担的捕食风险明显大于大集群动物，个体用于警戒时间明显增长，从而也影响对食物的选择性<sup>[64]</sup>。同时动物集群行为对食物选择的影响与植物生物量密度、食物分布类型、采食斑块选择和动物采食行为（如咬口大小、采食频率、采食路线等）又有密切的关系<sup>[15,63]</sup>，并且动物集群行为是一个复杂的行为学现象，其内的社群结构、活动规律、等级制度以及反捕食行为等行为机制是否对食物选择产生较大的影响也将是行为学研究的重要内容。

## 8 食物选择的最佳取食模型

自20世纪70年代初，一些研究者将采食行为作为动物的一种生存对策来考虑，提出了关于食草动物采食行为的最优取食策略理论模型<sup>[65]</sup>，该模型主要基于二点即摄取最大能量或最小采食时间，从四个方面考虑动物采食最优化对策，即理想化的食物组成、理想化的采食生境、理想化的采食时期、理想化的采食群体大小，认为在一个特定的生态环境中，复杂的行为和形态结构对于能量的获得是最有利的，并把这一模型应用于食物选择的理论

探讨中<sup>[64]</sup>。如 Belovsky<sup>[66]</sup>采用线型模型技术, 从最大能量和最小采食时间角度研究了驼鹿对水生植物、落叶灌丛和草本植物的选择性, 认为驼鹿是大型的精饲者动物, 对食物质量要求较高, 在食物选择过程中一般采用在最小时间内获取最大能量的营养适应对策以满足机体对能量的较高需求, 随着现代数学和计算机技术的发展, 一些制约驼鹿采食的影响因素也被应用于模型分析之中, 认为集群方式、繁殖策略、捕食风险对驼鹿的采食方式也有较大的影响<sup>[62]</sup>。此外 Owen - Smith<sup>[67,68]</sup>应用最佳取食模型对非洲羚羊类动物食物选择、Schmitz<sup>[69]</sup>对冬季白尾鹿食物与生境选择进行了研究, 这些模型和理论将影响动物食物选择的觅食时间、能量消耗、消化道容积、营养物及次生化合物含量、捕食风险等约束因子进行综合分析, 并通过计算机模拟, 以线性规划模型, 预测动物的食物选择, 因此它们有助于对反刍动物的食物选择进行深层次的分析, 也对进一步了解反刍动物和其生境间的关系有所帮助<sup>[64, 70]</sup>。

综上所述, 反刍动物的食物选择是一种复杂的生理和生态适应过程, 也是动物在长期的自然选择过程中形成的一种营养适应对策。在整个生活史中任何影响反刍动物食物选择的因素都不是单独起作用的, 而是多种因素综合作用的结果。因此利用先进的计算模型探讨这些因素间的相互关系及作用机理将是构成这一领域今后研究的基本内容。

#### 参考文献:

- [1] Van Soest P.J. Nutritional ecology of the ruminant [ M ]. London: Cornell University Press, 1995.
- [2] 陈化鹏, 马建章, 高晓芳. 有蹄类动物对食物的选择性及其确定 [ J ]. 野生动物, 1992, 5: 29 - 31.
- [3] Hobbs N T, Baker D L, Gil R B. Comparative nutritional ecology of montane ungulates during winter [ J ]. *J Wildl Manage*, 1983, 47: 1 - 16.
- [4] Blair R M, Brunett L E. Seasonal browse selection by deer in a southern pine - hardwood habitat [ J ]. *J Wildl Manage*, 1980, 44: 79 - 88.
- [5] Cates R G, Orians G H. Successional status and the palatability of plants to generalized herbivores [ J ]. *Ecology*, 1975, 56: 410 - 418.
- [6] Radwan M A, Crouch G L. Plant characteristics related to feeding preference by black - tailed deer [ J ]. *J Wildl Manage*, 1974, 38: 32 - 41.
- [7] 陈化鹏, 萧前柱. 带岭林区马鹿冬季食性研究 [ J ]. 兽类学报, 1989, 9 (1): 8 - 15.
- [8] Petridge G A. Principal foods versus preferred foods and their relations to stocking rate and range condition [ J ]. *Biol Conserv*, 1975, 7: 161 - 169.
- [9] Ivlev V S. Experimental ecology of feeding of fish [ M ]. New Haven: Yale University Press, 1961.
- [10] Johnson D H. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference [ J ]. *Ecology*, 1980, 61: 65 - 71.
- [11] Neu C W. A technique for analysis of utilization availability data [ J ]. *J Wildl Manage*, 1974, 38: 541 - 545.
- [12] Alldredge J R, Ratii J T. Comparison of some statistics techniques for analysis of resource selection [ J ]. *J Wildl Manage*, 1986, 50: 157 - 165.
- [13] Owen - Smith N, Cooper S M. Assessing food preferences of ungulates by acceptability indices [ J ]. *J Wildl Manage*, 1987, 51: 372 - 378.
- [14] Jarman P J. The social organization of antelope in relation to their ecology [ J ]. *Behaviour*, 1974, 48: 215 - 267.
- [15] Bell R H V. A grazing ecosystem in the Serengeti [ J ]. *Sci Amer*, 1971, 225: 86 - 93.
- [16] Geist V. On the relationship of social evolution and ecology in ungulates [ J ]. *Amer Zool*, 1974, 14: 205 - 220.
- [17] Hofmann R R. The ruminant stomach: Stomach structure and feeding habits of East African game ruminants [ M ]. East African Monographs in Biology, Vol. 2. East African Literature Bureau. Nairobi: 1973.
- [18] Nagy J G, Regelin W L. Comparison of digestive organ size of three deer species [ J ]. *J Wildl Manage*, 1975, 39: 621 - 624.
- [19] Short H L. Postnatal stomach development of white - tailed deer [ J ]. *J Wildl Manage*, 1964, 28: 445 - 458.
- [20] Hakonson T E, Whicker F W. The contribution of various tissues and organs to total body mass in the mule deer [ J ]. *J Mammal*, 1971, 52: 628 - 630.
- [21] Hofmann R R. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: A comparative view of their digestive system [ J ]. *Oecologia*, 1989, 78: 443 - 457.
- [22] Church D C, Hines W H. Rumino - reticular characteristics of elk [ J ]. *J Wildl Manage*, 1978, 42: 654 - 659.
- [23] Emmet M W. The calving of ruminoreticulum size with body weight in East African ungulate [ J ]. *Afr J Ecol*, 1982, 20: 4347.
- [24] Hofmann R R, Knight M H, Frsraf J D S. On structural characteristics and morphophysiological adaptation of the springbok (*Antidorcas marsupialis*) digestive system [ J ]. *Trans Royal Soc South Afr*, 1995, 50: 125 - 142.
- [25] Prins R A, Gellenn M J H. Rumen characteristics of red deer, fallow deer and roe deer [ J ]. *J Wildl Manage*, 1971, 35: 670 - 680.
- [26] Takatsuki S. The weight contributions of stomach compartments of

- Sika deer [ J ]. *J Wildl Manage*, 1989, 52: 313 - 317.
- [27] Chivers J, Hladik C M. Morphology of the gastrointestinal tract in primates compare with other mammal in relation to diet [ J ]. *J Morphol*, 1980, 166: 337 - 386.
- [28] 马建章, 李俊生, 姜兆文, 王文. 黄羊消化道形态和结构的特征 [ J ]. 兽类学报. 2001, 21 (1): 14 - 22.
- [29] Fortelius M. Ungulate cheek teeth: developmental, functional and evolutionary interrelations [ J ]. *Acta Zoologica*, 1985, 180: 1 - 76.
- [30] Thomas A H. The nutritional basis for food selection by ungulates [ J ]. *J Range Manage*, 1982, 35: 146 - 151.
- [31] Gordon I J, Illius A W. Incisor arcade structure and diet selection in ruminants [ J ]. *Functional Ecol*, 1988, 2: 15 - 22.
- [32] Cook C W, Blake J T, Call J W. Use of esophageal - fistula cannulae for collecting forage samples from both sheep and cattle grazing in common [ J ]. *J Anim Sci*, 1963, 22: 579 - 581.
- [33] Collins W B, Urness P J, Austin D D. Elk diets and activities on different lodgepole pine habitat segments [ J ]. *J Wildl Manage*, 1978, 42: 799 - 810.
- [34] Deschamp J A, Urness P J, Austin D D. Summer diets of mule deer from lodgepole pine habitats [ J ]. *J Wildl Manage*, 1979, 43: 154 - 161.
- [35] Borkowska A, Konopko A. The winter browse supply for moose in different forest site - types in the Biebrza Valley [ J ]. Poland. *Acta Theriologica*. 1994, 39: 67 - 71.
- [36] Chen H P, Ma J Z, Li F, Sun Z W. Seasonal composition and quality of red deer *Cervus elaphus* diets in northeastern China [ J ]. *Acta Theriologica*. 1998, 43: 77 - 94.
- [37] Illus A W, Gordon I J. The allometry of food intake in grazing ruminants [ J ]. *J Animal Ecol*, 1987, 56: 989 - 999.
- [38] Gordon I J, Illus A W. Incisor arcade structure and diet selection in ruminants [ J ]. *Functional Ecol*, 1988, 2: 15 - 22.
- [39] Janis C M, Erhardt E. Correlation of relative muzzle width and relative incisor width with dietary preference in ungulates [ J ]. *Zoological J Linnean Soc*, 1988, 92: 267 - 284.
- [40] Kay R N B. Weight of salivary glands in ruminant animals [ J ]. *J Zool (Lond)*, 1987, 211: 431 - 436.
- [41] Plumptre A J. The chemical composition of montane plants and its influence on the diet of the large mammalian herbivores in the Parc National des Volcans, Rwanda [ J ]. *J Zool (Lond)*, 1995, 235: 323 - 337.
- [42] 陈化鹏, 萧前柱. 带岭林区马鹿和狍冬季营养对策的比较 [ J ]. 生态学报, 1991, 11: 349 - 353.
- [43] Cheng H, Li F, Sun Z, Ma J, Wang H. Seasonal selection of forages by red deer and roe deer in relation to availability and quality of forages in mixed forests, Tonghe, northeastern China [ J ]. *Biosphere Conservation*, 1998, 1: 129 - 140.
- [44] 马建章, 陈化鹏, 孙中武, 李枫, 王槐, 李飞, 杜永欣, 李杰. 马鹿和狍饲料植物的营养质量 [ J ]. 生态学报, 1996, 16: 269 - 354.
- [45] Tixier H, Duncan P, Scehovic J, Yani A, Geizes M, Lila M. Food selection by European roe deer: effects of plant chemistry, and consequences for the nutritional value of their diets [ J ]. *J Zool (London)*, 1997, 242: 229 - 245.
- [46] Augustine D J, McNaughton S J. Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: herbivore selectivity and plant tolerance [ J ]. *J Wildl Manage*, 1998, 62: 1165 - 1183.
- [47] Cooper S M, Owen - Smith N. Effects of plant spinescence on large mammalian herbivores [ J ]. *Oecologia*, 1986, 68: 446 - 455.
- [48] Schmitz O J. Management implications of foraging theory: evaluating deer supplement feeding [ J ]. *J Wildl Manage*, 1985, 54: 199 - 204.
- [49] Robbins C T, Shageram A E M, Hanley F R. Role of tannins in defending plants against ruminants reduction in dry matter digestibility [ J ]. *Ecology*, 1987, 68: 1606 - 1611.
- [50] Laso N G R, Murry A H. The energy cost of ingestion of naturally occurring nontannin plant phenolics by sheep [ J ]. *Phys Zool*, 1996, 69: 532 - 546.
- [51] Provenza F D. Acquired aversions as the basis for food preference and intake in ruminants [ J ]. *J Anim Sci*, 1996, 74: 2010 - 2020.
- [52] Owen - Smith N, Novellie P. What should a clever ungulate eat [ J ]. *Amer Nat*, 1982, 119: 151 - 153.
- [53] Ralph M H. Persistence of aversions to larkspur in native cattle [ J ]. *J Range Manage*, 1997, 50: 367 - 370.
- [54] Post D M, Armbrus T S, Horne E A, Gheen J R. Sexual segregation results in differences in content and quality of bison (*Bos bison*) diets [ J ]. *J Mammal*, 2001, 82: 407 - 413.
- [55] Weckerly F W, Nelson J P. Age and sex differences of white - tailed deer diet composition, quality, and calcium [ J ]. *J Wildl Manage*, 1990, 54: 532 - 538.
- [56] Putman R J, Culpin S, Thirgood S J. Dietary differences between male and female fallow deer in sympatry and allopatry [ J ]. *J Zool (Lond)*, 1993, 229: 267 - 275.
- [57] Shank C C. Age - sex differences in the diets of wintering Rocky Mountain bighorn sheep [ J ]. *Ecology*, 1982, 63: 627 - 633.
- [58] Padmalal U K G K, Takatsuki S. Age - sex differences in the diets of Sika deer on Kinkazan Island, northern Japan [ J ]. *Ecol Res*, 1994, 9: 251 - 256.
- [59] Barboza P S, Bowter R T. Sexual segregation in dimorphic deer: a new gastrocentric hypothesis [ J ]. *J Mammal*, 2000, 81: 473 - 489.
- [60] Clutton - Brock T H, Iason G R, Guinness F E. Sexual segregation and density - related changes in habitat use in male and female red deer [ J ]. *J Zool (Lond)*, 1987, 211: 275 - 289.
- [61] Valone T J. Patch information and estimation: a cost of group foraging [ J ]. *Oikos*, 1993, 68: 258 - 266.
- [62] Molvar E M, Bowyer R T. Costs and benefit of group living in a recently social ungulate: the Alaskan moose [ J ]. *J Mammal*, 1994, 75: 621 - 630.

- [63] Fritz H, Garine - Wichatitsky M D. Foraging in a social antelope : effects of group size on foraging choices and resource perception in impala [ J ]. *J Animal Ecol* , 1996 , 65 : 736 - 742.
- [64] Kie J G. Optimal foraging and risk of predation : effects on behavior and social structure in ungulates [ J ]. *J Mammal* , 1999 , 80 : 1114 - 1129.
- [65] McFarland D J. Decision making in animals [ J ]. *Nature* , 1977 , 269 : 15 - 21.
- [66] Belovsky G E. Diet optimization in a generalist herbivore : the moose [ J ]. *Theoretical Population Biology* , 1978 , 14 : 105 - 134.
- [67] Owen - Smith N. Evaluating optimal diets for an African browsing ruminant , the kudu : how constraining are the assumed constraints [ J ] ? *Evolutionary Ecology* , 1993 , 7 : 499 - 524.
- [68] Owen - Smith N. Circularity in linear programming models of optimal diet [ J ]. *Oecologia* , 1996 , 108 : 259 - 261.
- [69] Schmitz O J. Thermal constraints and optimization of winter feeding and habitat choice in white - tailed deer [ J ]. *Holarctic Ecology* , 1991 , 14 : 104 - 111.
- [70] Newman J A , Parsons A J , Thornley J H M , Penning P D , Krebs J R. Optimal diet selection by a generalist grazing herbivore [ J ]. *Functional Ecology* , 1995 , 9 : 255 - 268.