

贺兰山同域分布岩羊和马鹿发情季节的生境选择差异

骆颖¹, 张明明¹, 刘振生^{1,*}, 李志刚², 胡天华², 王继飞²

(1. 东北林业大学野生动物资源学院, 哈尔滨 150040; 2. 宁夏贺兰山国家级自然保护区管理局, 银川 750021)

摘要: 2007 年和 2008 年 9—12 月, 在宁夏贺兰山国家级自然保护区和内蒙古贺兰山国家级自然保护区利用痕迹检验法和直接观察法对同域分布的岩羊和马鹿发情季节生境选择进行研究。通过在选定的 15 条沟段里进行调查, 分别测定了岩羊和马鹿的 177 个和 154 个样方的 18 种生态因子。结果表明, 发情季节岩羊和马鹿在植被类型、地形特征、优势乔木、坡向、坡位、灌木密度、灌木高度、植被盖度、坡度、海拔高度、距水源距离、人为干扰距离、距裸岩距离和隐蔽级等生态因子选择上存在极显著差异 ($P < 0.01$), 乔木高度存在显著差异 ($P < 0.05$), 而其余生态因子无显著差异 ($P > 0.05$), 相对于马鹿选择的生境而言, 岩羊发情季节更偏爱选择地势陡峭的山地疏林草原带, 优势乔木以较高的灰榆为主, 灌木密度低但高度较高, 植被盖度较低, 坡度较大的阳坡中上部, 海拔较低, 接近水源和裸岩, 隐蔽程度低的生境。典则系数显示发情季节岩羊和马鹿的生境选择几乎完全分离, Wilk's λ 值也显示发情季节岩羊和马鹿的生境选择具有很高的差异性 (Wilk's $\lambda = 0.123, \chi^2 = 679.172, df = 10, P < 0.001$)。发情季节岩羊和马鹿的 Fisher 线性判别函数分别为: $F_{\text{岩羊}} = 3.638 \times \text{乔木高度} + 0.242 \times \text{乔木距离} + 7.766 \times \text{灌木高度} + 0.663 \times \text{灌木距离} + 0.232 \times \text{植被盖度} + 0.191 \times \text{坡度} + 0.001 \times \text{距水源距离} + 0.008 \times \text{距裸岩距离} + 0.307 \times \text{隐蔽级} - 31.078$; $F_{\text{马鹿}} = 4.850 \times \text{乔木高度} + 0.321 \times \text{乔木距离} + 12.024 \times \text{灌木高度} + 0.929 \times \text{灌木距离} + 0.192 \times \text{植被盖度} + 0.482 \times \text{坡度} + 0.002 \times \text{距水源距离} - 0.001 \times \text{人为干扰距离} - 0.003 \times \text{距裸岩距离} + 0.511 \times \text{隐蔽级} - 50.787$ 。逐步判别分析表明在区分发情季节岩羊和马鹿生境方面有一系列生态因子发挥作用, 依照贡献值的大小依次为坡度、人为干扰距离、隐蔽级、距裸岩距离、乔木高度、乔木距离、距水源距离、灌木高度、灌木距离和植被盖度, 由这 10 个变量构成的方程对发情季节岩羊和马鹿生境的正确区分率达到 99.7%。

关键词: 岩羊; 马鹿; 同域分布; 生境选择; 逐步判别分析; 典则判别函数; 贺兰山

Habitat selection of sympatric blue sheep (*Pseudois nayaur*) and red deer (*Cervus elaphus alxaicus*) during rutting periods in the Helan Mountains, China

LUO Ying¹, ZHANG Mingming¹, LIU Zhensheng^{1,*}, LI Zhigang², HU Tianhua², WANG Jifei²

1 College of Wildlife Resources, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

2 Helan Mountain National Nature Reserve of Ningxia, Yinchuan 750021, China

Abstract: Resource partitioning is thought to be differential use of multiple resources, such as food and space. Knowledge about habitat relationships among sympatric herbivores is important to examine resource use. Habitat selection of sympatric blue sheep (*Pseudois nayaur*) and red deer (*Cervus elaphus alxaicus*) was studied in the Helan Mountains on the border between Ningxia Moslemism and Inner Mongolia Autonomic region from September to December 2007 and 2008. We collected data by direct observation and examination of fresh sites used by blue sheep and red deer in 15 drainages distributed throughout the study area. Eighteen ecological factors from 177 sites used by blue sheep and 154 sites used by red deer were measured on 21 transects established along the ridge in the whole study area. During rutting seasons, habitat use of blue sheep and red deer differed in most ecological factors, i. e., vegetation type, landform type, dominant tree, aspect, slope location, shrub density, shrub height, coverage, slope, altitude, distance to water resource, distance to

基金项目: 国家新世纪优秀人才支持计划资助项目 (NCET-08-0753); 国家自然科学基金资助项目 (30970371); 国家科技支撑资助项目 (2008BADB0B04); 中央高校基本科研业务费专项资金资助项目 (DL09CA03); 宁夏贺兰山国家级自然保护区第二次综合科学考察专项资金资助项目

收稿日期: 2009-11-03; **修订日期:** 2010-03-31

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhenshengliu@163.net

human disturbance, distance to bare rock, hiding cover, and tree height. Compared with habitat selected by red deer, blue sheep selected montane steppe dominated by *Ulmus glaucescens*, steeper slope, taller trees, less shrubs, taller shrubs, less vegetation cover, lower altitude, sunnier aspects, lower hiding cover, closer to water resource and bare rock. In semi-arid and rugged regions like Helan Mountains, distinct phenology promoted the utilization of different habitats by ungulates. Canonical scores indicated that habitats used by blue sheep were most separated from red deer during rutting periods. The Wilk's lambda exhibited a highly significant difference in blue sheep and red deer habitat selection during rutting periods (Wilk's $\lambda = 0.123, \chi^2 = 679.172, df = 10, P < 0.001$). The Fisher linear function discriminated blue sheep habitats is: $3.638 \times \text{trees height} + 0.242 \times \text{distance to the nearest trees} + 7.766 \times \text{shrub height} + 0.663 \times \text{distance to the nearest shrubs} + 0.232 \times \text{vegetation coverage} + 0.191 \times \text{slope} + 0.001 \times \text{distance to water resource} + 0.008 \times \text{distance to bare rock} + 0.307 \times \text{hiding cover} - 31.078$. The Fisher discriminant function of red deer habitat is: $4.850 \times \text{trees height} + 0.321 \times \text{distance to the nearest trees} + 12.024 \times \text{shrubs height} + 0.929 \times \text{distance to the nearest shrubs} + 0.192 \times \text{vegetation coverage} + 0.482 \times \text{slope} + 0.002 \times \text{distance to water resource} - 0.001 \times \text{distance to human disturbance} - 0.003 \times \text{distance to bare rock} + 0.511 \times \text{hiding cover} - 50.787$. Discriminating variables that improved a stepwise discriminant model included (in order of importance) slope, distance to human disturbance, hiding cover, distance to bare rock, trees height, distance to the nearest trees, distance to water resource, shrubs height, distance to the nearest shrubs, and vegetation coverage. Predicted accuracy of the model in classifying blue sheep and red deer habitats was 99.7%. These results suggested that differences in habitat selection were likely to have contributed to the coexistence of blue sheep with red deer during rutting periods (a period of food scarcity).

Key Words: blue sheep (*Pseudois nayaur*); red deer (*Cervus elaphus alxaicus*); sympatry; habitat selection; stepwise discriminant analysis; canonical discriminant analysis; Helan Mountains

同域分布的物种对不同资源(食物、空间、时间等)的竞争及其演化是群落生态学领域的重要研究内容。许多学者认为竞争是导致不同物种对资源利用产生差异的一个主要因素,进而使不同物种之间的形态和行为产生差异^[1-4]。有蹄类动物之间的资源分配主要归咎于生态压力(例如当前的竞争或捕食)和进化历史(例如过去竞争的结果)^[5]。然而现在很难验证是否发生竞争以及竞争的过程^[6],因此有蹄类动物之间的资源分配方式只能通过目前的生态压力来检验和解释。

贺兰山地区是一个孤立的林岛,其周围被沙漠、城市和河流(黄河)所阻断^[7-8]。因此贺兰山的有蹄类动物种群实际上是隔离种群,由于缺乏天敌的捕食^[7],其种群数量的波动不受迁入和迁出的影响,只与出生率和死亡率有关^[9]。岩羊(*Pseudois nayaur*)和马鹿(*Cervus elaphus*)是贺兰山同域分布的2种有蹄类,均为中国Ⅱ级重点保护野生动物,其中岩羊为青藏高原特有种^[10],而马鹿阿拉善亚种(*C. e. alxaicus*)目前仅分布于宁夏和内蒙古交界的贺兰山中段,是我国惟一幸存的该亚种有效种群^[7,11-12],也是各亚种中分布范围最小、数量最少的一个隔离种群^[13]。

根据取食不同植物类型的形态特征和反刍动物的生理特征,岩羊和马鹿都是介于精饲者和粗饲者之间的中间类型^[14-17],因此,它们之间可能具有潜在的食物竞争,岩羊和马鹿之间的资源分配很可能是通过生境分离来实现的。Namgail 等^[18]对印度跨喜马拉雅地区的西藏盘羊(*Ovis ammon hodgsoni*)和岩羊的夏季生境选择进行了研究,表明二者虽然有相近的食性,但生境利用方式却存在较大的差别。在贺兰山,岩羊和马鹿的发情交配季节均在9—12月份^[19-20],此时是岩羊和马鹿的重要生理时期,研究岩羊和马鹿在这个时期对生境的选择,对了解岩羊和马鹿的繁殖和生存策略具有重要意义,对2个珍稀物种的有效管理和保护提供科学参考。贺兰山马鹿有季节性垂直迁移现象,发情季节已迁移至海拔较低地区^[7],与岩羊的适宜生境山地疏林草原带重叠较大^[21-22],为了揭示它们的生境利用机制,于2007年和2008年的9—12月对贺兰山岩羊和马鹿发情季节的生境选择进行了研究。

1 研究区概况

贺兰山位于银川平原和阿拉善高原之间($38^{\circ}21' - 39^{\circ}22'N$, $105^{\circ}44' - 106^{\circ}42'E$), 呈南北走向, 海拔高度一般为 2 000—3 000 m, 最高峰鄂博疙瘩 3 556.1 m。在行政区划上, 宁夏贺兰山国家级自然保护区跨越银川和石嘴山 2 市, 是贺兰山的东坡, 内蒙古贺兰山国家级自然保护区位于阿拉善左旗境内, 是贺兰山的西坡, 2 个保护区之间自然相连, 动物可以随意走动。贺兰山具有典型的大陆性气候特征, 是荒漠与半荒漠草原之间的分界线。全年干旱少雨, 年均降水量 200—400 mm 之间, 7—9 月份降水较多, 占全年的 60%。冬季长达 5 个月之久, 降雪较少。年均蒸发量为 2 000 mm, 年均无霜期 170 d。贺兰山是典型温带山地森林系统, 其植被垂直分布明显, 自低海拔至高海拔依次为山地草原带、山地疏林草原带、山地针叶林带、亚高山灌丛和草甸带^[7, 23]。

2 研究方法

2.1 野外调查

调查时间为 2007 年和 2008 年 9—12 月, 根据贺兰山各个沟段岩羊和马鹿的数量及分布情况^[24-26], 在岩羊和马鹿活动比较集中的 15 条沟段(甘沟、高口子沟、独石沟、大口子沟、黄旗口沟、贺兰口沟、插旗口沟、大水沟、小水沟、小乱柴沟、强岗岭沟、白杨沟、三道门沟、后沟、樊家营子沟)的 21 条样线对岩羊和马鹿发情季节的生境选择进行了研究。样线沿山谷向山脊布设, 由于贺兰山山势陡峭、地形崎岖, 很难保证样线的随机性, 只能尽量保证样线为直线。其中 2007 年和 2008 年的样线长度分别为 249 km 和 233 km, 21 条样线每年调查一次, 样线覆盖了贺兰山各主要植被类型。

根据岩羊和马鹿的活动习性, 主要采用痕迹检验法对其生境选择进行调查, 岩羊和马鹿的活动痕迹区别主要依据二者的足迹大小和形状、粪便的大小和形状以及卧迹的大小和卧迹周围的足迹、粪便来确定。当见到岩羊或马鹿实体活动后, 则使用直接观察法对其生境进行研究, 即躲藏在隐蔽处或在距离岩羊或马鹿较远处, 在不干扰其活动的情况下进行生态学观察, 待离去后对其生境进行记录。样方的具体测定方法为在发现岩羊或马鹿活动痕迹后, 用全球定位仪(GPS)定位, 然后以活动痕迹为中心设置一个 10 m × 10 m 样方, 在该样方中心及 4 个角各设置一个 1 m × 1 m 样方, 记录样方里的 18 种生态因子, 包括植被类型、地形特征、优势乔木、乔木密度、乔木高度、乔木距离、灌木密度、灌木高度、灌木距离、食物丰富度、坡向、坡位、坡度、海拔高度、距水源距离、人为干扰距离、距裸岩距离和隐蔽级(表 1)。总计测量了 177 个岩羊生境利用样方和 154 个马鹿生境利用样方。

2.2 数据处理

用单个样本的 Kolmogorov-Smirnov Test 检验乔木密度、乔木高度、乔木距离、灌木密度、灌木高度、灌木距离、食物丰富度、坡度、海拔高度、距水源距离、人为干扰距离、距裸岩距离和隐蔽级 13 种数值型生态因子的数据是否呈正态分布, 经检验数据均不符合正态分布($P < 0.05$)。因此, 利用非参数估计中的 2 个独立样本的 Mann-Whitey U 检验对岩羊和马鹿发情季节的 13 种数值型生态因子的差异进行分析。

利用卡方检验分析发情季节岩羊和马鹿在植被类型、地形特征、优势乔木、坡向和坡位 5 种非数值型生态因子的选择上是否存在差异。

对岩羊和马鹿发情交配季节的 13 种数值型生态因子进行判别分析, 由于数据不符合正态分布, 因此先对数据利用 Johnson 分布体系进行标准化^[27], 然后采用逐步判别分析对岩羊和马鹿发情季节的生态因子进行分析, 以确定影响岩羊和马鹿发情季节生境选择的关键因子, 以 Wilk's λ 值(组内离差平方和与总离差平方和的商值)作为岩羊和马鹿代表性的判别指标, 其值越小代表变量对岩羊和马鹿的判别能力越强, 正确判别率是通过逐步判别分析获得的。

所有数据分析均利用 SPSS 15.0 for Windows 进行。

3 结果

3.1 贺兰山同域分布岩羊和马鹿发情季节在生态因子选择上的差异

Mann-Whitey U 检验表明, 发情季节岩羊和马鹿在灌木密度、灌木高度、植被盖度、坡度、海拔高度、距水

源距离、人为干扰距离、距裸岩距离和隐蔽级上差异极显著($P < 0.01$),乔木高度差异显著($P < 0.05$),而其余生态因子无显著差异($P > 0.05$)(表 2)。

表 1 贺兰山同域分布岩羊和马鹿发情交配季节生境选择的因子及描述

Table 1 Characteristics of ecological factors used by blue sheep and red deer during rutting periods in Helan Mountains	
生态因子 Ecological factor	描述 Description
植被类型 Vegetation type	分为山地草原带(1 400—1 600 m)、山地疏林草原带(1 600—2 000 m)、山地针叶林带(1 900—3 000 m)、亚高山灌丛和草甸带(3 000—3 556 m)
地形特征 Landform type	分为平滑起伏的坡、中等断裂的坡、明显断裂的坡、岩石堆或崩塌的坡和悬崖
优势乔木 Dominant tree	优势乔木即为一种乔木密度在 10 m × 10 m 样方中占有乔木密度的 70% 以上;主要有灰榆 <i>Ulmus glaucescens</i> 、酸枣 <i>Ziziphus jujuba</i> 、山杨 <i>Populus davidiana</i> 、杜松 <i>Juniperus rigida</i> 、油松 <i>Pinus tabulaeformis</i> 、青海云杉 <i>Picea crassifolia</i> 、无树、混合型(即无一树种棵数达 70% 以上)8 个类型
乔木密度 Tree density /(株/100 m ²)	统计在 10 m × 10 m 样方中乔木的棵数
乔木高度 Tree height cluster /m	利用 CGQ-1 型树木测高仪测量在 10 m × 10 m 样方中乔木的平均高度
乔木距离 Distance to the nearest tree /m	利用皮尺测量 10 m × 10 m 样方的中心点距最近的乔木的距离
灌木密度 Shrub density /(丛/100 m ²)	统计在 10 m × 10 m 样方中灌木的丛数,以灌木基部相连为一丛
灌木高度 Shrub height /m	利用钢卷尺测量在 10 m × 10 m 样方中灌木的平均高度
灌木距离 Distance to the nearest shrub /m	利用皮尺测量 10 m × 10 m 样方的中心点距最近的灌木的距离
植被盖度 Vegetation coverage /%	测算 10 m × 10 m 样方中 4 个角和中心点 5 个 1 m × 1 m 小样方的草本覆盖度,取平均值作为 10 m × 10 m 样方的植被盖度
坡向 Aspect	利用 65 式军用罗盘仪测定,正北方向为 0°,沿逆时针方向记数;阳坡(247.5°—337.5°)、半阴和半阳坡(337.5°—67.5°、157.5°—247.5°)、阴坡(67.5°—157.5°)
坡位 Slope location	上坡位,位于山坡的上 1/3 部;中坡位,位于山坡的中部;下坡位,位于山坡的下 1/3 部
坡度 Slope /(°)	利用 65 式军用罗盘仪上的坡度计测量样方所在山坡的坡度
海拔高度 Elevation /m	利用 GARMIN GPS II PLUS 型全球定位仪记录样方中心的海拔高度
距水源距离 Distance to water resource /m	估算样方中心到水源的直线距离
人为干扰距离 Distance to human disturbance/m	估算样方中心到护林点、山中公路等干扰源的直线距离
距裸岩距离 Distance to bare rock /m	利用皮尺测量样方中心到裸露岩石的直线距离
隐蔽级 Hiding cover /%	在样方中心树立一个 1 m 的木杆,在周围东、南、西、北 4 个方向距离中心 20 m 处测量木杆的能见度,即可以看见木杆长度占总长度的百分比,然后计算平均值

表 2 贺兰山同域分布岩羊和马鹿发情季节生境中 13 个生态因子的比较

Table 2 Characteristics of ecological factors of habitats used by blue sheep and red deer during rutting periods in the Helan Mountains						
生态因子 Ecological factors	岩羊 Blue sheep		马鹿 Red deer		Mann-Whitey U 检验 z 值 Mann-Whitey U tests z	P
	平均值 Mean ($\bar{x}$)	标准差 Standard deviation (SD)	平均值 Mean ($\bar{x}$)	标准差 Standard deviation (SD)		
乔木密度 Tree density /(株/100 m ²)	0.95	1.03	3.13	5.47	-0.397	0.691
乔木高度 Tree height /m	2.17	2.20	1.74	2.38	-2.123	0.034 *
乔木距离 Distance to the nearest tree /m	21.18	23.24	16.18	11.10	-0.970	0.332
灌木密度 Shrub density /(丛/100 m ²)	4.44	3.33	12.16	11.07	-6.031	0.000 **
灌木高度 Shrub height /m	0.99	0.58	0.63	0.60	-5.698	0.000 **
灌木距离 Distance to the nearest shrub /m	4.37	7.11	3.25	3.73	-0.806	0.420
植被盖度 Vegetation coverage /%	37.37	26.49	87.69	18.17	-13.089	0.000 **
坡度 Slope /(°)	34.03	12.74	6.34	3.34	-15.679	0.000 **
海拔高度 Elevation /m	1 909	433	2 448	536	-9.150	0.000 **
距水源距离 Distance to water resource /m	779	735	1 442	1 216	-3.240	0.001 **
人为干扰距离 Distance to human disturbance /m	1 490	1 179	6 902	3 523	-13.344	0.000 **
距裸岩距离 Distance to bare rock /m	10.63	16.07	258.67	231.82	-15.445	0.000 **
隐蔽级 Hiding cover /%	84.42	14.66	53.42	27.38	-10.980	0.000 **

岩羊样方数量为 177 个,马鹿为 154 个; * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$

卡方检验表明贺兰山地区同域分布的岩羊和马鹿发情季节在植被类型($\chi^2 = 360.66, df = 3, P < 0.01$)、地形特征($\chi^2 = 679.49, df = 4, P < 0.01$)、优势乔木($\chi^2 = 266.81, df = 7, P < 0.01$)、坡向($\chi^2 = 39.78, df = 2, P < 0.01$)和坡位($\chi^2 = 15.21, df = 2, P < 0.01$)5种生态因子上存在极显著的差异。

相对于马鹿发情季节选择的生境选择而言,岩羊发情季节更偏爱选择地势陡峭的山地疏林草原带,优势乔木以较高的灰榆为主,灌木密度低但高度较高,植被盖度较低,坡度较大的阳坡中上部,海拔较低,接近水源和裸岩,隐蔽程度低的生境

3.2 贺兰山同域分布岩羊和马鹿发情季节生态因子的逐步判别分析

从逐步判别分析的结果可以看出,特征值为7.135,典则相关系数是0.937,这包含了所有的方差(100%)。在典则系数的直方图上可以看出发情季节岩羊和马鹿的生境选择几乎完全分离(图1),Wilk's λ 值也显示发情季节岩羊和马鹿的生境选择具有很高的差异性(Wilk's $\lambda = 0.123, \chi^2 = 679.172, df = 10, P < 0.001$)。发情季节岩羊和马鹿的Fisher线性判别函数分别为: $F_{\text{岩羊}} = 3.638 \times \text{乔木高度} + 0.242 \times \text{乔木距离} + 7.766 \times \text{灌木高度} + 0.663 \times \text{灌木距离} + 0.232 \times \text{植被盖度} + 0.191 \times \text{坡度} + 0.001 \times \text{距水源距离} + 0.008 \times \text{距裸岩距离} + 0.307 \times \text{隐蔽级} - 31.078$; $F_{\text{马鹿}} = 4.850 \times \text{乔木高度} + 0.321 \times \text{乔木距离} + 12.024 \times \text{灌木高度} + 0.929 \times \text{灌木距离} + 0.192 \times \text{植被盖度} + 0.482 \times \text{坡度} + 0.002 \times \text{距水源距离} - 0.001 \times \text{人为干扰距离} - 0.003 \times \text{距裸岩距离} + 0.511 \times \text{隐蔽级} - 50.787$ 。

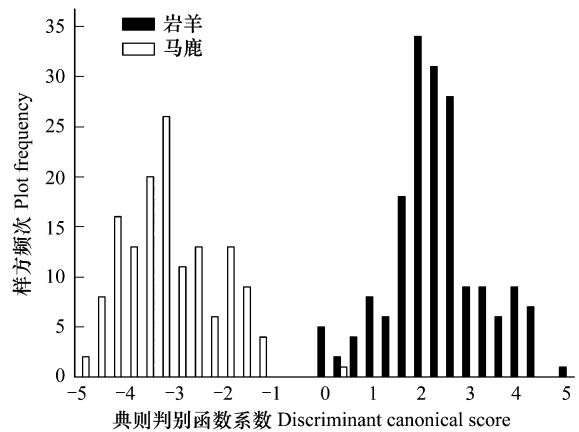


图1 贺兰山同域分布岩羊和马鹿发情季节生境选择的典则判别系数

Fig. 1 Canonical scores of habitat selection by blue sheep and red deer in Helan Mountains

逐步判别分析表明在区分发情季节岩羊和马鹿生境方面有一系列生态因子发挥作用,依照贡献值的大小依次为坡度、人为干扰距离、隐蔽级、距裸岩距离、乔木高度、乔木距离、距水源距离、灌木高度、灌木距离和植被盖度(表3),由这10个变量构成的方程对发情交配季节岩羊和马鹿生境的正确区分率达到99.7%。

表3 贺兰山同域分布岩羊和马鹿发情季节生境因子的逐步判别分析

Table 3 Stepwise discriminant analysis of ecological factors in rutting habitats used by blue sheep and red deer in Helan Mountains

变量序号 Variable No.	变量名称 Variables	判别系数 Discriminant coefficients	Wilk's λ	F	P
1	坡度	0.522	0.324	687.165	0.000
2	人为干扰距离	-0.648	0.233	538.432	0.000
3	隐蔽级	0.822	0.175	515.611	0.000
4	距裸岩距离	-0.328	0.155	443.713	0.000
5	乔木高度	0.518	0.147	378.566	0.000
6	乔木距离	0.274	0.138	337.858	0.000
7	距水源距离	0.197	0.135	295.605	0.000
8	灌木高度	0.471	0.132	265.216	0.000
9	灌木距离	0.289	0.125	249.051	0.000
10	植被盖度	-0.173	0.123	228.329	0.000

4 讨论

在贺兰山地区,同域分布的岩羊种群数量已经达到12 178只^[25-26],马鹿的数量为1 705只^[27],2种物种在生境选择上存在比较明显的重叠,也存在显著的差异^[21,28]。在所设定的18种生态因子中,贺兰山同域分

布的岩羊和马鹿发情季节在灌木密度、灌木高度、植被盖度、坡度、海拔高度、距水源距离、人为干扰距离、距裸岩距离、隐蔽级、植被类型、地形特征、优势乔木、坡向和坡位等 14 个生态因子上具有极显著的差异(表 2)。典则判别系数(图 1)的结果显示岩羊和马鹿发情季节在生境选择上几乎完全分离,证明了岩羊和马鹿在发情季节对生境选择的显著差异性,从而也说明在岩羊和马鹿的发情季节,在食物资源比较匮乏的条件下,通过生境分离来实现资源的平衡分配是岩羊和马鹿的选择策略之一,这与预测吻合。

相对于马鹿发情季节的生境选择而言,岩羊发情季节偏爱选择以灰榆为优势乔木、食物较丰富、乔木密度较低、高度较矮的山地疏林草原带,避免选择山地针叶林带(表 2)。这个时期,岩羊和马鹿的活动区域存在一定程度上的重叠也有比较明显的差异,差异性保证了它们各自的需求。岩羊在发情季节生境选择上更多表现出对低海拔地区坡度大的阳坡中上部的偏爱,距水源距离较近,接近于裸岩,对隐蔽程度的要求不高^[21-22]。岩羊的这种生境选择方式与其取食和躲避天敌的要求有紧密的关系,岩羊在青藏高原最主要的天敌是雪豹(*Uncia uncia*)和狼(*Canis lupus*)^[22,29-31],它们选择接近裸岩的地方活动可以起到隐蔽色的作用,以减少被捕食者和猎杀者发现的机会^[18,32-34];并且岩羊善于在陡峭的山崖上跳跃、攀岩,选择这样的生境也利于其迅速逃离。然而,贺兰山地区豹(*Cuonal pinus*)、狼和猓猓(*Lynx lynx*)等在 20 世纪 80 年代已基本绝迹^[35]。因此,贺兰山岩羊发情季节依然选择接近裸岩的取食生境,并不仅仅是为了躲避天敌。研究表明,动物在长期进化过程中,逐渐会形成对环境选择的遗传性,多数动物对环境的选择具有某些可塑性^[36],贺兰山独特的地理位置和其岩羊的特殊生境是产生这种生境选择的主要原因。并且,也有研究显示,裸岩还可以遮挡一部分风,能够起到一定的保温作用;保温性高、风速低和雪覆盖浅可以降低外界因素对岩羊能量的消耗,减少能量的损失^[22]。

贺兰山马鹿发情季节也常在岩羊集中分布的山地疏林草原带活动,原因在于本季节高海拔地区气温比较低,植被枯萎,有些地方存在较多的积雪,植被被雪覆盖,造成食物资源匮乏。马鹿冬季食物主要由木本植物的当年枝和落叶组成(88.25%),也采食少量草本植物(11.75%)^[37],低海拔地区的植被密度较高,且无雪覆盖,能够提供较丰富的食物资源,马鹿从夏秋季活动的海拔较高的亚高山灌丛和草甸带、山地针叶林带迁移到低海拔地区生活^[7,13]。但山地疏林草原带大量的岩羊活动也使得马鹿的食物资源需求存在很大的竞争压力,因为在贺兰山岩羊一年四季均偏爱选择山地疏林草原带^[21-22]。进一步的研究显示,贺兰山马鹿更偏爱于选择山地草原带生境,并多在乔木密度和灌木密度都比较高、植被覆盖度较高的地带活动,这与本地区的特殊环境条件有紧密的关系。贺兰山的山地草原带位于海拔 1 600 m 以下,年平均气温为 8.5℃^[23],冬季很多地方降雪后很快融化,更容易获得食物,而且据观察许多草本植物并不完全枯萎,成为马鹿的主要取食地^[37]。此外,发情季节马鹿需要相对平坦宽阔的地区吸引、争斗配偶和进行交配^[13,20],这也是马鹿选择山地疏林草原带和山地草原带而避免山地针叶林带的原因之一。

相对于岩羊发情季节选择的生境选择而言,马鹿发情季节更偏爱选择比较平缓的下坡位活动,并且要求向阳、远离裸岩,有较好的隐蔽条件(表 2)。坡度是贺兰山马鹿发情季节生境选择的一个重要限制因子,在整个研究区域贺兰山马鹿通常选择小于 20°的缓坡,但贺兰山山势陡峭,少有 10°以下的坡^[23],只有山底部的坡度较缓,而马鹿不适于在陡峭的山坡活动,可能是马鹿选择下坡位的主要原因。马鹿不具备像岩羊一样的攀岩本领,在平缓的地方活动又很容易遭到捕食者的袭击和人类的干扰,为了达到防御和躲避的目的,马鹿选择隐蔽性较好的地方活动。岩羊则偏爱选择 30°以上的坡(表 1),这在以往的研究中也被证实^[21-33],这与岩羊的生活习性有关,选择坡度较大的生境更容易躲避天敌。发情季节的马鹿和岩羊都表现出对阳坡的偏爱,究其原因,是阳坡能够接受更多的阳光照射,气温较高,既可以减少自身能量的损失,又使得地面积雪较快融化,更容易获得食物^[38]。

与岩羊相比,马鹿发情季节选择更加远离人类干扰的生境(表 1),在贺兰山岩羊的数量要远远高于马鹿^[25-27],由于岩羊数量较多,岩羊对人类的警惕性开始逐渐降低,在许多沟段人类可以接近岩羊到 20—100 m^[39],因此岩羊对人为干扰距离的要求较低;而马鹿在贺兰山的数量相对较少,平时人类比较难以接近,因此

对人为干扰距离的要求也高,这是造成岩羊和马鹿对人为干扰距离选择差异极显著的原因。水是野生动物生境选择的三大要素之一^[40],马鹿和岩羊的发情季节对水的要求也更高^[13,19]。因此,水在马鹿和岩羊的发情季节的生境选择上影响较大。在此期间,岩羊和马鹿都选择距水源较近的地方活动(表2),除此之外,冬季积雪可以在一定程度上满足动物对水的需求,这在对其他北方地区有蹄类的研究中已经得到证实^[38,41],本地区的降雪也能在一定程度上缓解岩羊和马鹿的用水需求,在实际调查实践中,也见到过岩羊、马鹿通过舔雪来补充体内水分的现象^[22]。

References:

- [1] Wiens J A. On competition and variable environments. *American Scientist*, 1977, 65 (5): 590-597.
- [2] Schoener T W. The controversy over interspecific competition. *American Scientist*, 1982, 70 (6): 586-595.
- [3] Gordon I J, Illius A W. Resource partitioning by ungulates on the Isle of Rhum. *Oecologia*, 1989, 79 (3): 383-389.
- [4] Spencer L M. Morphological correlates of dietary resource partitioning in the African Bovidae. *Journal of Mammalogy*, 1995, 76 (2): 448-471.
- [5] Connell J H. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos*, 1980, 35 (2): 131-138.
- [6] Begon M, Harper J L, Townsend C R. *Ecology: Individuals, Population and Communities*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1996.
- [7] Wang X M, Li M, Tang S X, Liu Z X, Li Y G, Sheng H L. The study of resource and conservation of artiodactyls in Helan Mountain. *Chinese Journal of Zoology*, 1999, 34 (5): 26-29.
- [8] Liu Z X, Sheng H L, Li Y G, Wang S D, Zhao D H, Du H P. The current status and conservation of the isolated population of alpine musk deer (*Moschus chrysogaster*) at Helan Mountain. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 20 (3): 463-467.
- [9] Wang X M, Liu Z S, Li X Q, Li Z G. Comparison of age structure of male blue sheep (*Pseudois nayaur*) on Helan Mountains in two periods, 1995 and 2004. *Zoological Research*, 2005, 26 (5): 467-472.
- [10] Wang X M, Liu Z X, Xu H F, Li M, Li Y G. The blue sheep population ecology and its conservation in Helan Mountain, China. *Chinese Biodiversity*, 1998, 6 (1): 1-5.
- [11] Sheng H L. *The Deer in China*. Shanghai: East China Normal University Press, 1992: 215.
- [12] Li M, Wang X M, Sheng H L, Tamate H, Masuda R, Nagata J, Ohtaishi N. Origin and genetic diversity of four subspecies of red deer (*Cervus elaphus*). *Zoological Research*, 1998, 19 (3): 177-183.
- [13] Zhang X L, Li Z G, Lu H J, Guo H L. Studies on ecological habits and population dynamics of Ningxia red deer. *Ningxia Science and Technology of Agriculture and Forest Press (suppl.)*, 1999: 22-27.
- [14] Hofmann R R. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia*, 1989, 78 (4): 443-457.
- [15] Schaller G B. *Wildlife of the Tibetan Steppe*. Chicago: University of Chicago Press, 1998.
- [16] Mishra C, Van Wieren S E, Ketner P, Heitkönig I M A, Prins H H T. Competition between domestic livestock and wild bharal *Pseudois nayaur* in the Indian Trans-Himalaya. *Journal of Applied Ecology*, 2004, 41(2): 344-354.
- [17] Shrestha R, Wegge P, Koirala R A. Summer diets of wild and domestic ungulates in Nepal Himalaya. *Journal of Zoology*, 2005, 266 (1): 111-119.
- [18] Namgail T, Fox J L, Bhatnagar Y V. Habitat segregation between sympatric Tibetan argali *Ovis ammon hodgsoni* and blue sheep *Pseudois nayaur* in the Indian Trans-Himalaya. *Journal of Zoology*, 2004, 262 (1): 57-63.
- [19] Li X Q, Liu Z S, Wang X M, Cui D Y, Li Z G, Hu T H. Group characteristics of blue sheep (*Pseudois nayaur*) during rutting season in the Helan Mountains, China. *Acta Theriologica Sinica*, 2007, 27 (1): 39-44.
- [20] Hu T H, Li T. Biology and management of red deer in Helan Mountains, Ningxia. *Ningxia Journal of Agriculture and Forestry Science and Technology*, 2002, (3): 21-22.
- [21] Liu Z S, Wang X M, Li Z G, Cui D Y, Li X Q. Comparison of seasonal feeding habitats by blue sheep (*Pseudois nayaur*) during winter and spring in Helan Mountain, China. *Zoological Research*, 2005, 26 (6): 580-589.
- [22] Liu Z S, Cao L R, Wang X M, Li T, Li Z G. Winter bed-site selection by blue sheep (*Pseudois nayaur*) in Helan Mountains, Ningxia, China. *Acta Theriologica Sinica*, 2005, 25 (1): 1-8.
- [23] Di W Z. *Plantae Vasculares Helan Mountain*. Xi'an: Northwestern University Press, 1987: 20-22.
- [24] Liu Z S, Wang X M, Teng L W, Cui D Y, Li X Q. Estimating seasonal density of blue sheep (*Pseudois nayaur*) in the Helan Mountain region using distance sampling methods. *Ecological Research*, 2008, 23(2): 393-400.
- [25] Liu Z S, Wang X M, Li Z G, Zhai H, Hu T H. Distribution and abundance of blue sheep in Helan Mountains, China. *Chinese Journal of Zoology*, 2007, 42(3): 1-8.
- [26] Zhang X L, Li Z G, Li Z, Ma Y X, Zhang T S, Zhai H. Studies on population quantity and dynamics of red deer in spring for Helanshan Mountain of Ningxia. *Journal of Ningxia University (Natural Science Edition)*, 2006, 27(3): 263-265.
- [27] Du R Q. *Biostatistics*. Second edition. Beijing: Higher Education Press, 2003: 205.

- [28] Luo Y, Zhang M M, Liu Z S, Li Z G, Hu T H, Zhai H. Winter and spring habitat selection of red deer (*Cervus elaphus alxaicus*) in the Helan Mountains, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(5): 2757-2763.
- [29] Oli M K. Snow leopards and blue sheep in Nepal: densities and predator: prey ratio. *Journal of Mammalogy*, 1994, 75(4): 998-1004.
- [30] Schaller G B, Ren J R, Qiu M J. Status of the snow leopard *Panthera uncia* in Qinghai and Gansu Provinces, China. *Biological Conservation*, 1988, 45(2): 179-194.
- [31] Shrestha T K. *Mammals of Nepal*. Kathmandu: P. K. Printers, 1997.
- [32] Harris R B, Miller D J. Overlap in summer habitats and diets of Tibetan Plateau ungulates. *Mammalia*, 1995, 59(2): 197-212.
- [33] Oli M K. Seasonal patterns in habitat use of blue sheep *Pseudois nayaur* (Artiodactyla, Bovidae) in Nepal. *Mammalia*, 1996, 60(2): 187-193.
- [34] Wilson P. Ecology and habitat utilization of blue sheep *Pseudois nayaur* in Nepal. *Biological Conservation*, 1981, 21(1): 55-74.
- [35] Wang X M, Schaller G B. Status of large mammals in Inner Mongolia, China. *Journal of East China Normal University (Special Issue of Mammals)*, 1996, 6: 94-104.
- [36] Sun R Y. *The Principles of Animal Ecology*. Third edition. Beijing: Beijing Normal University Press, 2001: 259-261.
- [37] Cui D Y, Liu Z S, Wang X M, Zhai H, Hu T H, Li Z G. Winter food-habits of red deer in Helan Mountains, China. *Zoological Research*, 2007, 28(4): 383-388.
- [38] Chang H, Xiao Q Z. Selection of winter habitat of red deer in Dailing region. *Acta Theriologica Sinica*, 1988, 8(2): 81-88.
- [39] Liu Z S, Wang X M, Li Z G, Cui D Y, Li X Q. Seasonal variation of diurnal activity budgets by blue sheep (*Pseudois nayaur*) with different age-sex classes in Helan Mountain. *Zoological Research*, 2005, 26(4): 350-357.
- [40] Ma J Z, Zou H F, Jia J B. *Wildlife Management*. Second edition. Harbin: Northeast Forestry University Press, 2004: 53-57.
- [41] Zhang M H, Xiao Q Z. A study on feeding and bedding habitat selection by red deer in winter. *Acta Theriologica Sinica*, 1990, 10(3): 175-183.

参考文献:

- [7] 王小明, 李明, 唐绍祥, 刘志霄, 李元广, 盛和林. 贺兰山偶蹄类动物资源及保护现状研究. *动物学杂志*, 1999, 34(5): 26-29.
- [8] 刘志霄, 盛和林, 李元广, 王绍旋, 赵登海, 杜和平. 贺兰山林区马麝隔离种群的生存现状及保护. *生态学报*, 2000, 20(3): 463-467.
- [9] 王小明, 刘振生, 李新庆, 李志刚. 贺兰山雄性岩羊种群两个时期生命表的比较. *动物学研究*, 2005, 26(5): 467-472.
- [10] 王小明, 刘志霄, 徐宏发, 李明, 李元广. 贺兰山岩羊种群生态及保护. *生物多样性*, 1998, 6(1): 1-5.
- [11] 盛和林. *中国鹿类动物*. 上海: 华东师范大学出版社, 1992: 215.
- [12] 李明, 王小明, 盛和林, 玉手英利, 增田隆一, 永田纯子, 大泰司纪之. 马鹿四个亚种的起源和遗传分化研究. *动物学研究*, 1998, 19(3): 177-183.
- [13] 张显理, 李志刚, 吕海军, 郭宏玲. 宁夏马鹿的生态习性与种群动态研究. *宁夏农林科技(增刊)*, 1999, 22-27.
- [19] 李新庆, 刘振生, 王小明, 崔多英, 李志刚, 胡天华. 发情交配期贺兰山岩羊的集群特征. *兽类学报*, 2007, 27(1): 39-44.
- [20] 胡天华, 李涛. 宁夏贺兰山自然保护区马鹿的生物学特性和饲养管理. *宁夏农林科技*, 2002, (3): 21-22.
- [21] 刘振生, 王小明, 李志刚, 崔多英, 李新庆. 贺兰山岩羊冬春季取食生境的比较. *动物学研究*, 2005, 26(6): 580-589.
- [22] 刘振生, 曹丽荣, 王小明, 李涛, 李志刚. 贺兰山岩羊冬季对卧息地的选择. *兽类学报*, 2005, 25(1): 1-8.
- [23] 狄维忠. *贺兰山维管植物*. 西安: 西北大学出版社, 1987: 20-22.
- [25] 刘振生, 王小明, 李志刚, 翟昊, 胡天华. 贺兰山岩羊的数量与分布. *动物学杂志*, 2007, 42(3): 1-8.
- [26] 张显理, 李志刚, 李正, 马勇玺, 张铁师, 翟昊. 宁夏贺兰山马鹿春季种群数量与种群动态研究. *宁夏大学学报(自然科学版)*, 2006, 27(3): 263-265.
- [27] 杜荣骞. *生物统计学(第二版)*. 北京: 高等教育出版社, 2003: 205.
- [28] 骆颖, 张明明, 刘振生, 李志刚, 胡天华, 翟昊. 贺兰山马鹿冬春季生境的选择. *生态学报*, 2009, 29(5): 2757-2763.
- [36] 孙儒泳. *动物生态学原理(第三版)*. 北京: 北京师范大学出版社, 2001: 259-261.
- [37] 崔多英, 刘振生, 王小明, 翟昊, 胡天华, 李志刚. 贺兰山马鹿冬季食性分析. *动物学研究*, 2007, 28(4): 383-388.
- [38] 常弘, 肖前柱. 带岭地区马鹿冬季对生境的选择性. *兽类学报*, 1988, 8(2): 81-88.
- [39] 刘振生, 王小明, 李志刚, 崔多英, 李新庆. 贺兰山岩羊不同年龄和性别昼间时间分配的季节差异. *动物学研究*, 2005, 26(4): 350-357.
- [40] 马建章, 邹红菲, 贾竞波. *野生动物管理学(第二版)*. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 2004: 53-57.
- [41] 张明海, 肖前柱. 冬季马鹿采食生境和卧息生境选择的研究. *兽类学报*, 1990, 10(3): 175-183.