

DOI: 10.5846/stxb201810112200

刘鹏, 刘振生, 高惠, 李宗智, 张致荣, 滕丽微. 基于红外相机技术的贺兰山同域分布阿拉善马鹿和岩羊活动规律研究. 生态学报, 2019, 39(24): 9365-9372.

Liu P, Liu Z S, Gao H, Li Z Z, Zhang Z R, Teng L W. Comparing the activity pattern of red deer (*Cervus alashanicus*) and blue sheep (*Pseudois nayaur*) using camera-traps in Helan Mountains. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(24): 9365-9372.

基于红外相机技术的贺兰山同域分布阿拉善马鹿和岩羊活动规律研究

刘 鹏¹, 刘振生^{1,2}, 高 惠¹, 李宗智¹, 张致荣¹, 滕丽微^{1,2,*}

1 东北林业大学野生动物资源学院, 哈尔滨 150040

2 国家林业局野生动物保护学重点开放实验室, 哈尔滨 15004

摘要: 为了探究同域分布的阿拉善马鹿(*Cervus alashanicus*)与岩羊(*Pseudois nayaur*)的日活动节律,及两者在时间生态位上的分化情况。于 2014.10—2015.10,在贺兰山利用红外相机技术,对两者进行野外监测。相关监测数据,在 R 软件中利用“overlap”统计包,采取核密度估计(Kernel density estimation)、重叠指数(Coefficient of overlap): $\hat{\Delta}$ 进行分析。结果表明,马鹿日活动节律模式属于晨昏活动类型(日活动高峰期:5:00—10:00、16:00—21:00),存在季节性变化(冷暖季日活动节律重叠指数 $\hat{\Delta}=0.77$),由暖季到冷季晨昏活动高峰期均向中午移动(暖季:4:00—8:00、16:00—22:00,冷季:6:00—11:00、15:00—20:00),昼间活动强度大于暖季,而夜间低于暖季。岩羊日活动节律为主要在昼间活动的模式,其活动高峰期在 8:00—10:00、13:00—15:00 两个时间段。由暖季到冷季存在季节性变化特征($\hat{\Delta}=0.74$),昼间活动高峰期向后推迟(暖季 7:00—9:00、12:00—14:00,冷季 9:00—11:00、13:00—17:00),夜间活动降低。两者在日活动节律模式上的相似度较高($\hat{\Delta}=0.67$),存在冷季($\hat{\Delta}=0.66$)高于暖季($\hat{\Delta}=0.61$)的季节变化。在日活动节律模式分离特征为:马鹿为晨昏活动模式,岩羊为昼间活动模式;前者昼间活动强度低于后者,而夜间强于后者;两者活动在高峰期上大体错开。本研究不仅提供了马鹿与岩羊的日活动节律模式,而且还分析了两者在时间生态位上的分化方式和共存机制,并为两者行为生态学研究的深入提供必要的科学依据。

关键词: 马鹿; 岩羊; 贺兰山; 红外相机; 日活动节律; 核密度估计; 重叠指数

Comparing the activity pattern of red deer (*Cervus alashanicus*) and blue sheep (*Pseudois nayaur*) using camera-traps in Helan Mountains

LIU Peng¹, LIU Zhensheng^{1,2}, GAO Hui¹, LI Zongzhi¹, ZHANG Zhirong¹, TENG Liwei^{1,2,*}

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

2 Key Laboratory of Conservation Biology, State Forestry Administration, Harbin 150040, China

Abstract: In order to understand the differences in daily activity, we monitored red deer (*Cervus alashanicus*) and blue sheep (*Pseudois nayaur*) from October 2014 to October 2015 using camera-traps in the Helan mountains. Through the “overlap” statistical package in R, we used the kernel density estimation and coefficient of overlap to analyse the relevant monitoring data. The results showed that red deer had crepuscular habits (peak period: 5:00—10:00, 16:00—21:00). However, this changed seasonally (daily activity pattern coefficient of overlap $\hat{\Delta}=0.77$). From the warm season to the cold

基金项目: 宁夏贺兰山国家级自然保护区 2018 年监测体系建设补助资金项目(NLF2018-35); 宁夏贺兰山国家级自然保护区马鹿等极度濒危野生动物拯救保护监测、调查项目(NLF2016-220)

收稿日期: 2018-10-11; 网络出版日期: 2019-09-17

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: tenglw1975@163.com

season, peak moved towards noon (warm season: 4:00—8:00, 16:00—22:00; cold season: 6:00—11:00, 15:00—20:00). Daytime activity intensity in the cold season was greater than that in the warm season, but was lower at night time than that in the warm season. The daily activity patterns of blue sheep showed mainly daytime activity, reaching peak periods from 8:00 to 10:00 and from 13:00 to 15:00. However, this changed seasonally (daily activity pattern coefficient of overlap $\hat{\Delta} = 0.74$). From the warm season to the cold season, the peak backward (warm season: 7:00—9:00, 12:00—14:00; cold season: 9:00—11:00, 13:00—17:00), and night activities decreased. The activity patterns of both species showed similarities in that their daily activity pattern was higher ($\hat{\Delta} = 0.67$) and a seasonal change occurred from the cold to the warm season (cold season: $\hat{\Delta} = 0.66$; warm season: $\hat{\Delta} = 0.61$). The characteristics of the two species' daily activity patterns are as follows: red deer showed crepuscular habits, and blue sheep showed a daytime activity pattern. The former has a lower daytime activity than that of the latter but is stronger than the latter at night, and the activities of the two species are generally staggered at the peak hour. These results not only improve clarity on the daily activity patterns of red deer and blue sheep, but also analyses the competition between species distributed in the same domain from a temporal perspective and provide the necessary scientific basis for further behavioural ecology research.

Key Words: *Cervus elaphus*; *Pseudois nayaur*; Helan Mountain; camera-traps; daily activity pattern; kernel density estimation; coefficient of overlap

日活动节律——一天中不同时段内动物的活动强度及变化规律,是在动物对昼夜更替(如温度、光照强度)长期适应过程中形成的,主要由动物光周期控制,同时受竞争、捕食压力、干扰等外在因素的调节^[1]。对日活动节律方面的研究,是野生动物行为生态学研究中的一项重要内容^[2]。这有利于了解动物对生态行为学策略的选择^[3]、物种种间关系^[4],以及受到的环境压力、干扰的强度等方面^[5]。而且,还能在野生动物保护管理措施制定过程中,给管理者提供重要参考依据^[6]。

目前,新兴的红外相机技术广泛应用于野生动物调查和研究^[7],特别是在动物行为生态学方面的研究——评估大型有蹄类动物活动节律^[8]。随着技术的发展,红外相机技术越发先进成熟,其调查周期长、隐蔽性强、无损伤性、客观真实等优势^[7]更加凸显,在野生动物调查和研究中的应用变得更加重要。在动物活动节律研究中应用红外相机技术,在传统方法(无线电遥测技术、直接观察法)面前具有巨大优势——调查不受时间、人力的限制,对动物干扰小,能获得具有全天候特征的数据,且数据的客观性强^[8]。而且,还能更好的实现对同域分布物种在时间生态位上的分化研究^[9]。

岩羊(*Pseudois nayaur*)与阿拉善马鹿(*Cervus alashanicus*)为贺兰山同域分布的2种有蹄类,均为国家Ⅱ级重点保护野生动物^[10-11]。其中岩羊,又名崖羊、石羊,隶属于偶蹄目牛科羊亚科岩羊属,为青藏高原特有种,在我国主要分布在西藏、云南、四川、青海、甘肃、宁夏、陕西和内蒙古等地^[12]。岩羊为贺兰山地区优势物种^[13],在整个贺兰山均有分布,但主要分布于2000 m以下的山地疏林草原带^[14]。阿拉善马鹿目前仅分布于宁夏和内蒙古交界的贺兰山中段,是我国唯一幸存的该种的有效种群^[15]。其主要分布海拔1700 m左右的地带,偏好栖息山地针叶林和山地草原带^[14]。

研究表明,生态需求相似的近缘种同域分布,必然存在竞争^[16]。对各资源(空间、时间、食物)的竞争在动物群落生态学研究领域中处于重要地位,尤其是在同域分布的物种之间^[17]。许多学者一致认为竞争因素是导致物种之间对资源利用存在差异的重要原因,从而使不同物种在行为和形态上发生差异^[17]。目前骆颖等^[10-11,14]已从食物、生境角度研究了岩羊与马鹿的生态位分化,但未从时间角度进行研究。故本研究利用红外相机技术对两者的监测,从时间角度探究两者在生态位上的分化,揭示两者在时间生态位上的分化方式和共存机制。对两者活动规律的研究,还能两者行为生态学研究的深化提供必要的科学依据。同时,也为两者的保护和管理提供科学依据。

1 研究地区和研究方法

1.1 研究地区

贺兰山位于宁夏回族自治区和内蒙古自治区交界处,地理坐标为东经 $105^{\circ}49'$ — $106^{\circ}42'$,北纬 $38^{\circ}21'$ — $39^{\circ}22'$,属阴山山系,山势呈西南东北走向。南北长约 250 km,东西宽 20—40 km,山势陡峭、高差悬殊,海拔一般为 3000 m。贺兰山深居内陆,是典型的大陆性气候,四季分明,具有夏热较短且无酷暑,冬季(受蒙古冷高压控制)漫长,具有寒冷而干燥的特点。年平均气温为 -0.9°C ,极端最高气温为 35.2°C ,极端最低气温为 -31°C 。该地区全年干旱少雨,年降水量仅 180—200 mm,无霜期约 185 d。植被依据海拔的上升呈现明显的垂直分异,自下而上依次为山地草原带(1400—1600 m),山地疏林草原带(1600—2000 m),山地针叶林带(1900—3000 m),亚高山灌丛和草甸带(3000—3556 m)。根据贺兰山的气候特征^[18-19]、岩羊与马鹿食物资源的季节变化特点、以及两者年生理周期变化特点^[20],大致将一年分为冷暖两季(暖季:4月11日—10月10日,冷季:10月11日—次年4月10日)。

1.2 研究方法

1.2.1 红外相机架设

2014年10月至2015年10月,在贺兰山森林生境中布设红外相机,对岩羊与马鹿日活动节律进行监测。红外相机(型号:Ltl Acorn-6210MC)架设方法:1)在地理信息系统(GIS)中用 $1\text{ km}\times 1\text{ km}$ 的网格将贺兰山地区覆盖,其中森林生境占有 389 个公里网格;2)按每个网格布设 1 台的密度进行布设,抽样强度要求达到 10%以上。布设原则:在适度考虑均匀性原则的基础上,通过预调查,确定布设地点,尽量沿海拔梯度,重点在两者活动痕迹(粪便、足迹、卧迹和遗落物等)的区域(兽径、水源点等处)布设。本次研究共选择 120 个红外相机布设位点,抽样强度达到 30.8%,大于 10%的抽样强度标准。

红外相机的拍摄设置为,相机全天工作,拍摄间隔 1 min,每次触发后,拍 2 张照片和摄制 15 s 的视频,灵敏度中档。为了减少重复拍摄,每台相机位点之间的间隔距离不小于 300 m。架设的相机竖直固定于树干上,距离地面 50—80 cm 的高度,镜头朝向兽径,与地面大致平行。固定完成后,调查人员详细记录红外相机的编号,安放的日期、GPS 位点、植被类型及其他环境因子参数。研究期间,每 3 个月检查一次相机工作状态,更换相机电池和内存卡,回收数据,并记录相机编号。

1.2.2 数据分析

根据相机编号建立对应的文件夹,将每次取回的存储卡中的数据导入电脑,并存入相应的文件夹。逐一查看红外相机拍摄的照片和视频,鉴别筛选出含有岩羊和马鹿的文件,并提取相关的拍摄日期、时间等信息,并记录在 Excel 表格中。

本次研究采用核密度估计(Kernel density estimation)^[21]描述动物的日活动节律模式——动物的每次探测是从连续的日活动节律分布中采集的随机样本,该分布描述了该物种在某个特定时间段被探测到的概率,横轴为时间,纵轴(密度)为该时间点上物种被探测到的概率,曲线下面积的积分值为 1。同时,采用重叠指数

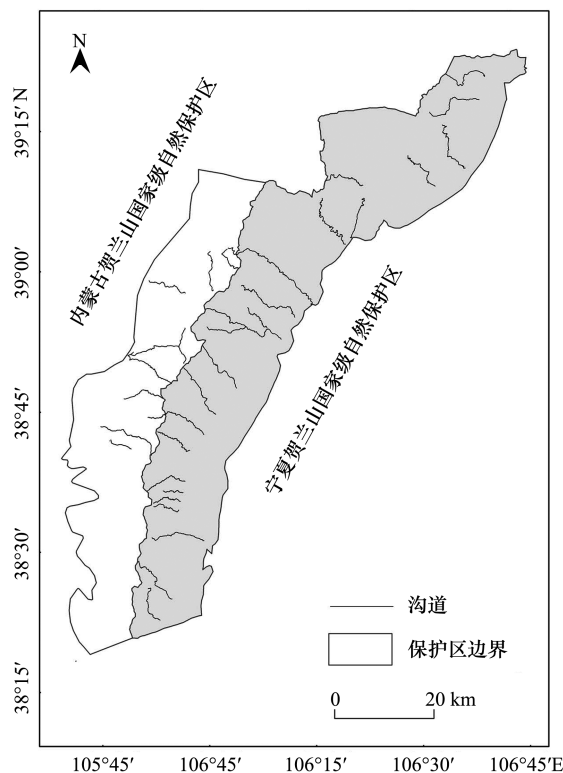


图1 研究地区示意图

Fig.1 Study area in Helan Mountains Nature Reserve, China

(Coefficient of overlap)^[3, 22-23] 计算岩羊、马鹿日活动节律在不同季节间的重叠程度,用不同季节日活动节律分布曲线重叠的面积比 $\hat{\Delta}$ 表示; $\hat{\Delta} = 0$ 表示完全分离, $\hat{\Delta} = 1$ 表示完全重叠。对两者日活动节律的重叠程度,同样采用重叠指数进行分析。核密度估计和重叠指数,均根据有效探测数(独立探测数)进行分析。每个位点的红外相机 30 min 内拍到目标动物的照片与视频,记为一次独立探测数^[3, 22-23]。相关分析、作图通过 R 软件(R version 3.5.1)的“overlap”统计包^[24-25]完成。

2 研究结果

调查期间共获得 120 个有效位点的数据,拍摄到马鹿的有效探测共 538 次,岩羊的有效探测共 2791 次。

2.1 马鹿日活动节律

马鹿在全年的日活动节律呈现明显的双峰趋势,在 5:00—10:00、16:00—21:00 达到活动高峰期(图 2),属于晨昏活动类型。在冷暖季节,马鹿的日活动节律模式大体上与全年一致(图 3)。在冷暖季,马鹿的有效探测次数分别为 363、175 次,两季的日活动节律重叠指数高($\hat{\Delta} = 0.77$, 95% 置信区间为 0.69—0.84),表明马鹿在不同季节日活动节律模式相似,也存在一定的季节性变化(图 3)。由暖季到冷季,晨昏活动高峰期均向中午移动(暖季:4:00—8:00、16:00—22:00,冷季:6:00—11:00、16:00—20:00),导致清晨活动高峰延长了 1 h,而黄昏缩短了 2 h。冷季昼间(6:00—18:00)活动强度大于暖季,而夜间低于暖季。

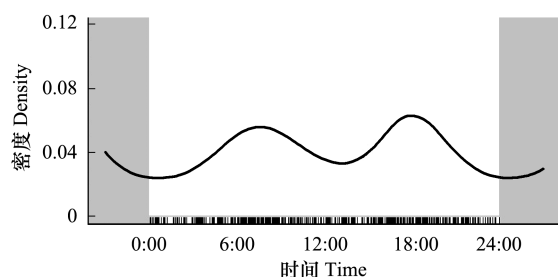


图 2 马鹿日活动节律

Fig.2 The daily activity pattern of red deer

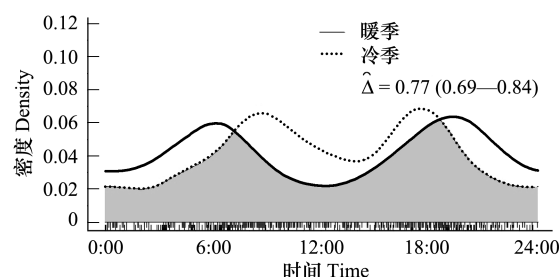


图 3 马鹿日活动节律季节变化

Fig.3 Seasonal changes in the daily activity patterns of red deer

2.2 岩羊日活动节律

岩羊在全年的日活动节律模式为:主要在昼间(6:00—18:00)活动,存在两个活动高峰期(8:00—10:00、13:00—15:00)(图 4)。在不同季节,岩羊日活动节律模式基本与全年一致(图 4、5)。岩羊冷暖季日活动节律重叠指数高($\hat{\Delta} = 0.74$, 95% 的置信区间为 0.71—0.77),表明其冷暖季日活动节律模式相似,存在一定的季节性变化(图 5)。由暖季到冷季,岩羊昼间两个活动高峰向后推迟(暖季 7:00—9:00、12:00—14:00,冷季 9:00—11:00、13:00—17:00),夜间活动降低。

2.3 两者日活动节律的重叠

本次研究中,对岩羊与马鹿日活动节律的重叠分析,应该排除仅拍摄到马鹿或岩羊活动(相机位点)的数据,使用均拍摄到两者活动(相机位点)的数据(其中马鹿的有效探测共 402 次,岩羊的有效探测共 1783 次)。通过分析,发现岩羊与马鹿的全年日活动节律重叠指数较高($\hat{\Delta} = 0.67$, 95% 的置信区间为 0.63—0.71),两者全年日活动节律模式的相似度较高(图 6)。两者的日活动节律模式分离为:马鹿为晨昏活动的模式,岩羊为

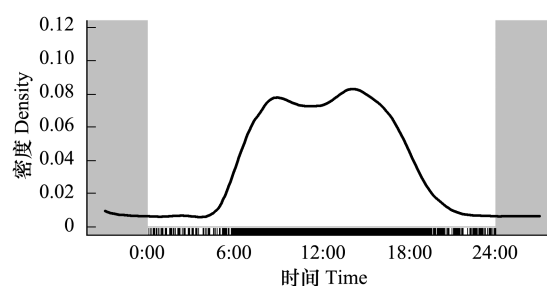


图 4 岩羊日活动节律

Fig.4 The daily activity pattern of red deer

昼间活动的模式,马鹿在昼间活动强度低于岩羊,在夜间强于岩羊,两者的活动高峰期大体上错开。

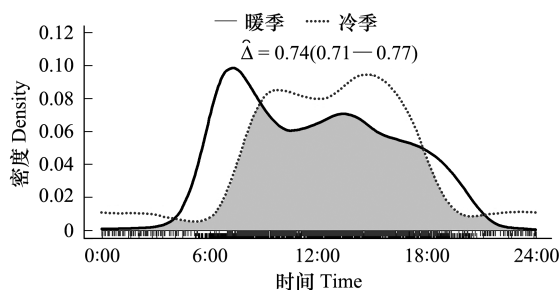


图5 岩羊日活动节律季节变化

Fig.5 Seasonal changes in the daily activity patterns of blue sheep

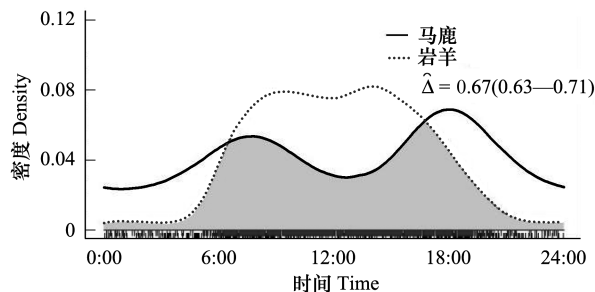


图6 岩羊与马鹿日活动节律的重叠

Fig.6 Overlapping of the daily activity patterns for red deer between blue sheep

岩羊与马鹿在不同季节的日活动节律重叠指数也较高(冷季 $\hat{\Delta} = 0.66$, 暖季 $\hat{\Delta} = 0.61$), 表明两者在不同季节的日活动节律模式,与在全年一样均有较高的相似性(图7)。存在季节性变化,冷季的日活动节律重叠指数高于暖季,表明两者日活动节律模式在冷季的相似度高于暖季(图7)。

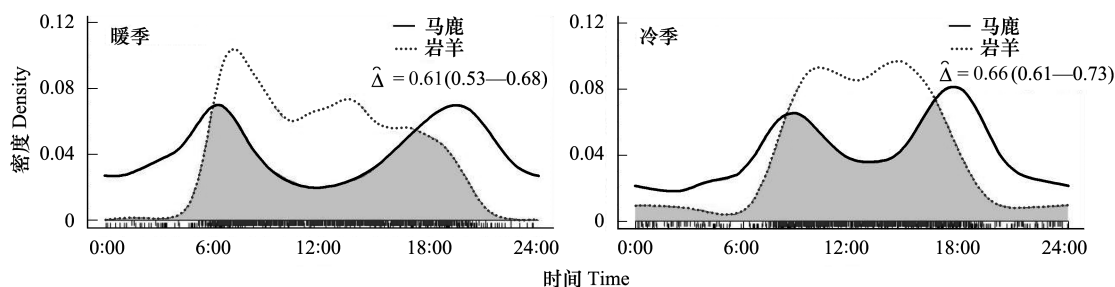


图7 岩羊与马鹿不同季节日活动节律的重叠

Fig.7 Comparison of the daily activity patterns of red deer between blue sheep in different seasons

3 讨论

3.1 马鹿与岩羊日活动节律

活动节律既是动物本身进化适应的一部分,又是对环境因素变化采取生存对策的一种适应^[26]。一般认为昼夜更替是活动节律的决定因素,遗传、食物、能量、性别、繁殖状况、社群、种间竞争以及天气状况等为主导因素^[27-28]。不同动物日活动节律的主导因素不同,白昼长短的季节性变化是制约动物活动节律的重要因素,有蹄类的活动时间节律机制是由内外因素管控^[29-31]。在长期的自然选择中,每一个物种都形成了利于自己的最适活动节律^[32]。

3.1.1 马鹿日活动节律

本研究发现,阿拉善马鹿日活动节律在全年呈现明显双峰趋势的模式,主要在晨昏前后达到活动高峰。在不同季节,日活动节律与全年一致,存在一定的季节变化。这与众多研究发现一致,有蹄类动物具有明显的晨昏活动的习性^[33]。对不同地区马鹿的研究表明,其日活动节律模式形成的主要驱动因素不尽相同。Kamler 等认为这可能和不受人为干扰或仅受微小的人为干扰及存在大量捕食者有关,也可能是综合因素所决定的^[34]。胡磊等认为气候条件和食物资源是马鹿活动节律及季节性活动变化的主要驱动因素^[31],李琦等也得出了类似的结论^[30],这可能是两地自然环境类似造成的。

我们分析认为气候条件和食物资源是马鹿日活动节律模式及季节性变化的主要驱动因素,繁殖需求、捕

食风险、人为干扰等其他因素也起重要作用。马鹿选择在晨昏活动的行为策略,有利避开不利气候条件的胁迫,获得对食物资源的有效利用。在暖季,可以避开中午的高温,在凉爽的时间活动;在冷季,能避开寒冷的时间段,在相对温暖的时间活动。由暖季到冷季,马鹿的晨昏活动高峰期均向中午移动,昼间活动强度增加,夜间活动强度降低。这种变化跟冷季受到恶劣的气候、食物资源匮乏等环境胁迫有关,也其自身繁殖状态有关。冷季气候寒冷,地面积雪厚度大,不利于其运动、取食,且在活动、保暖过程中会损耗大量能量;此时植被处于枯黄期,食物质量差,能量供给低,需要增加采食量达到机体能量需求,故导致其尽可能在暖和的时间活动。马鹿的发情交配期主要在冷季^[20],此时种群出现频繁活动、集群、占域行为,活动强度高。暖季为其产子、育幼时期^[20],为了保护自己及幼崽安全,行为隐秘难以发现,再加上植被处于生长期,食物资源丰富且能量供给高,导致其采食量小,活动强度低。因此,为了应对这样的环境变化、自身繁殖需要,马鹿通过对日活动节律模式的调整来达到适应。

历史上贺兰山分布着雪豹(*Uncia uncia*)、狼(*Uncia uncia*)等大型掠食动物,虽然在 20 世纪 80 年代基本灭绝^[35],但在很长的历史时间内对马鹿存在捕食压力。我们推测在长期适应过程中,马鹿可能是为了避开捕食者,减轻被捕食风险,采取晨昏活动的行为策略。马鹿生性胆小机警,对人为干扰敏感,在晨昏活动有利避开人类活动干扰。虽然目前贺兰山保护区内的百姓已经全部迁出,人为干扰已经大大减弱,但没有完全杜绝,存在旅游行为和保护区日常巡护管理产生的干扰。马鹿的活动节律受到许多因素制约,但是否单一因素主导还是多种因素共同影响,还需要更为深入和长时间的验证。

3.1.2 岩羊日活动节律

本研究发现,岩羊为主要在昼间活动,存在两个活动高峰期的日活动节律模式。在不同季节,基本与全年一致,存在一定季节变化。我们分析认为这主要受马鹿种间竞争驱动的,气候条件、食物资源和繁殖需求等因素也起重要作用,而其他诸如捕食风险、人为干扰等因素也有不可忽视的影响。

岩羊主要在昼间活动,这与过去岩羊日活动节律的研究结果存在明显差异,许多研究人员的研究结果表明其日活动节律模式属于晨昏活动类型^[16, 35-37]。这种差异是由受到马鹿种间竞争造成的,本次红外相机的监测任务是在森林生境中进行的,该生境主要分布的有蹄类为马鹿。当岩羊在马鹿的生境中活动时,为回避马鹿,减少双方的竞争,其不得不对日活动节律模式的调整(图 5、6),来实现与马鹿在活动时间上的分化。

由暖季到冷季,岩羊昼间两个活动高峰向后推迟,夜间活动降低。我们分析认为这种季节变化,不光是对马鹿日活动节律季节变化的响应,而且还是对气候条件和食物资源及繁殖需求变化的适应。这种变化随马鹿日活动节律的季节变化而变化,使其活动高峰期始终与马鹿相错开,在活动时间上分化,从而减小两者的竞争,实现共存。冷季气候寒冷,地面积雪厚度大,不利于其活动,在其活动、保暖过程中消耗大量能量;此时食物质量差且能量低,需要增加采食量平衡机体能量需求;再加之此时为岩羊的发情交配期^[20],种群的交配繁殖活动频繁,能量消耗大。因此,为满足机体活动能量需求,导致其尽可能在暖和的时间活动。

其他因素对岩羊的影响,与马鹿相似,在这就不一一赘述了。与马鹿一样,岩羊的活动节律受到多种因素制约,但是否单一因素主导还是多种因素共同影响,还需要更为深入和长时间的验证。

3.2 岩羊与马鹿日活动节律的重叠

同域分布物种的生态位格局体现为一种相互补偿机制,如果物种之间以一种相似的方式利用同种资源时,经常会在利用其他资源时表现出明显的差别和竞争,并反映在食物、空间和时间资源上^[38-39]。

本研究发现,两者日活动节律模式在全年、不同季节均有较高的相似度,表明两者在时间生态位上的分化程度较低,彼此之间存在较激烈的竞争。在季节上,两者日活动节律模式的相似度存在差异,冷季的相似度高于暖季。这种变化主要是受到的气候条件、食物资源等因素影响,以及与马鹿在不海拔高度垂直迁徙习性相关^[14, 20]。暖季气候温和,植被处于生长期,食物资源丰富;为躲避高温,其主要在高海拔地区活动,与岩羊在生境、食性上的分离程度高^[14]。冷季气候条件寒冷,地面积雪厚度大,不利于两者的运动、取食行为,在活动、

保暖过程中能量损耗大;植被处于枯黄期,食物质量差,需要提高采食量,满足机体能量需求;为躲避过深的积雪,其主要在低海拔地区活动,与岩羊在食性、生境上的分离低于暖季^[14]。因此,两者在冷季日活动节律模式相似度高于暖季。

但是仅因为两者在日活动节律模式上有较高的相似性,就认为两者在时间生态位上的分化程度低,彼此之间存在较激烈的竞争,是比较片面和不科学合理。生物对不同资源的选择利用是互相影响,而不是孤立的。因此,分析两者在时间生态位上的分化与竞争情况,同时还得结合两者在其他资源(食物、生境)上的选择利用情况。同域分布物种在资源选择上的最基本分离表现在食物、生境上^[16],骆颖等研究发现马鹿与岩羊在食性、生境上的选择存在明显的分离^[14]。这表明两者很大程度上可以同一时间对食物、生境进行选择利用,相互之间不会出现干扰、竞争。本研究发现,在不同的相机位点上两者均未同时出现。这与胡磊等的研究发现相同——同域分布的马鹿与狍活动时为了回避对方,不会同时出现在某一位置^[29]。骆颖等研究发现两者在微生境的利用上有显著分离^[14],不同的相机位点相当于马鹿选择利用的微生境。因此,这一发现表明两者为了回避彼此,在微生境中的时间生态位发生了完全分离。

而且本研究发现,岩羊主要在昼间活动,这与过去为晨昏活动类型的研究结果不同^[16, 35-37]。这表明在马鹿主要分布的生境中,岩羊通过对日活动节律模式的调整,尽量减少与马鹿在日活动节律模式上的相似,扩大在时间生态位上分化,达到与之同域分布。

综上所述,在马鹿分布的生境中,总体上来看马鹿与同域分布的岩羊日活动节律模式相似性较高,两者在时间生态位上存在的分化较小,但在微生境中产生了完全分离,再加之岩羊对日活动节律模式的调整,扩大与其在时间生态位上分化,这表明马鹿与同域分布岩羊可以通过在时间生态位上的分化到达共存,实现同域分布。因此,贺兰山的马鹿与岩羊两者通过在食物、空间和时间资源上的生态位分化,来减少双方的竞争,达到共存,实现同域分布。

参考文献(References):

- [1] 尚玉昌. 动物的行为节律. 生物学通报, 2006, 41(10): 8-10.
- [2] 余建平, 钱海源, 陈小南, 李晟, 申小莉. 基于红外相机技术的白鹇日活动节律研究. 动物学杂志, 2017, 52(6): 937-944.
- [3] Linkie M, Ridout M S. Assessing tiger-prey interactions in Sumatran rainforests. Journal of Zoology, 2011, 284(3): 224-229.
- [4] Bu H L, Wang F, McShea W J, Lu Z, Wang D J, Li S. Spatial co-occurrence and activity patterns of mesocarnivores in the temperate forests of Southwest China. PLoS One, 2016, 11(10): e0164271.
- [5] Norris D, Michalski F, Peres C A. Habitat patch size modulates terrestrial mammal activity patterns in Amazonian forest fragments. Journal of Mammalogy, 2010, 91(3): 551-560.
- [6] 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.
- [7] 李晟, 王大军, 肖治术, 李欣海, 王天明, 冯利民, 王云. 红外相机技术在我国野生动物研究与保护中的应用与前景. 生物多样性, 2014, 22(6): 685-695.
- [8] 李明富, 李晟, 王大军, McShea W J, 官天培, 谌利民. 四川唐家河自然保护区扭角羚冬春季日活动模式研究. 四川动物, 2011, 30(6): 850-855.
- [9] Chen M T, Tewes M E, Pei H J, Grassman Jr L I. Activity patterns and habitat use of sympatric small carnivores in southern Taiwan. Mammalia, 2009, 73(1): 20-26.
- [10] 昶野, 张明明, 刘振生, 胡天华, 李志刚. 贺兰山同域分布岩羊和马鹿的夏季食性. 生态学报, 2010, 30(6): 1486-1493.
- [11] 骆颖, 张明明, 刘振生, 李志刚, 胡天华, 王继飞. 贺兰山同域分布岩羊和马鹿发情季节的生境选择差异. 生态学报, 2010, 30(14): 3744-3751.
- [12] 高惠. 贺兰山岩羊生境适宜性评价研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2013.
- [13] 刘振生, 曹丽荣, 王小明. 宁夏贺兰山岩羊种群的管理和保护. 野生动物, 2004, 25(1): 56-56.
- [14] 骆颖. 贺兰山岩羊(*Pseudois nayaur*)和马鹿(*Cervus elaphus alxaicus*)的食性及生境选择比较研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2011.
- [15] 高惠, 滕丽微, 汪洋, 王继飞, 刘振生. 阿拉善马鹿(*Cervus alashanicus*)生境适宜性评价. 生态学报, 2017, 37(11): 3926-3931.
- [16] Schaller G B. Wildlife of the Tibetan Steppe. Chicago: University of Chicago Press, 1998.
- [17] Waller D M, Alverson W S. The white-tailed deer: a keystone herbivore. Wildlife Society Bulletin, 1997, 25(2): 217-226.

- [18] 张明明. 贺兰山岩羊 (*Pseudois nayaur*) 性别分离机制研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2013.
- [19] 董嘉鹏. 贺兰山岩羊不同性别昼间行为时间分配和活动节律研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2014.
- [20] 刘振生. 贺兰山脊椎动物. 银川: 宁夏人民出版社, 2009.
- [21] Ridout M S, Linkie M. Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, 2009, 14(3): 322-337.
- [22] Azevedo F C, Lemos F G, Freitas-Junior M C, Rocha D G, Azevedo F C C. Puma activity patterns and temporal overlap with prey in a human-modified landscape at Southeastern Brazil. *Journal of Zoology*, 2018, 305(4): 246-255.
- [23] Carter N H, Shrestha B K, Karki J B, Pradhan N M B, Liu J G. Coexistence between wildlife and humans at fine spatial scales. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109(38): 15360-15365.
- [24] R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. [2017-07-20]. <https://www.r-project.org>
- [25] Meredith M, Ridout M. Overlap: Estimates of Coefficient of Overlapping for Animal Activity Patterns. [2017-07-20]. <http://CRAN.R-project.org/package=overlap>.
- [26] 胡亮. 基于红外相机技术的北山羊 (*Capra ibex*) 活动节律与集群行为的研究[D]. 石河子: 石河子大学, 2015.
- [27] 孟秀祥, 杨奇森, 冯祚建, 夏霖, 王培民, 蒋应文, 白正清, 李国林. 圈养马麝夏秋冬活动格局的比较. *兽类学报*, 2002, 22(2): 87-97.
- [28] 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.
- [29] 王渊, 初红军, 韩丽丽, 葛炎, 陶永善, 布兰. 基于红外相机陷阱技术的卡拉麦里山有蹄类自然保护区狼 (*Canis lupus*) 的活动节律. *干旱区研究*, 2014, 31(4): 771-778.
- [30] 李琦. 吉林汪清自然保护区东北虎主要猎物种群密度及活动节律的研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2015.
- [31] 胡磊. 基于红外自动相机技术的马鹿和狍活动节律与马鹿集群行为[D]. 北京: 北京林业大学, 2013.
- [32] 段利娟. 王朗自然保护区大熊猫及其同域物种活动节律及栖息地利用研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2014.
- [33] 汪国海, 施泽攀, 李生强, 周岐海. 基于红外相机技术的赤鹿活动模式分析. *广西师范大学学报: 自然科学版*, 2015, 3(33): 117-122.
- [34] Kamler J F, Jędrzejewska B, Jędrzejewski W. Activity patterns of red deer in Białowieża national park, Poland. *Journal of Mammalogy*, 2007, 88(2): 508-514.
- [35] 崔多英. 贺兰山岩羊 (*Pseudois nayaur*) 的家域、活动规律和采食生态学研究[D]. 上海: 华东师范大学, 2007.
- [36] 张明春. 贺兰山岩羊的种群动态及警戒行为研究[D]. 上海: 华东师范大学, 2012.
- [37] 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.
- [38] Schoener T W. The Anolis lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology*, 1968, 49(4): 704-726.
- [39] Pianka E R. Competition and niche theory//May R M, ed. *Theoretical Ecology: Principles and Applications*. Oxford: Blackwell, 1976.