

DOI: 10.5846/stxb201912192742

陈星, 胡茜茜, 刘明星, 李丹丹, 蒋文乐, 罗春平, 赵联军, 蒋仕伟, 官天培. 有蹄类昼夜活动时空动态——以岩羊 (*Pseudois nayaur*) 为例. 生态学报, 2021, 41(3): 1251-1258.

Chen X, Hu X X, Liu M X, Li D D, Jiang W L, Luo C P, Zhao L J, Jiang S W, Guan T P. A preliminary analysis on the spatio-temporal dynamic of ungulate's circadian activities: a case study of Bharal (*Pseudois nayaur*). Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(3): 1251-1258.

有蹄类昼夜活动时空动态 ——以岩羊 (*Pseudois nayaur*) 为例

陈 星^{1,2}, 胡茜茜^{1,2}, 刘明星^{1,2}, 李丹丹^{1,2}, 蒋文乐^{1,2}, 罗春平³, 赵联军³, 蒋仕伟³,
官天培^{1,*}

1 西南民族大学青藏高原研究院, 成都 610225

2 绵阳师范学院生态安全与保护四川省重点实验室, 绵阳 621000

3 王朗国家级自然保护区, 绵阳 622550

摘要: 调整时间分配和空间利用是有蹄类应对食物资源和环境胁迫周期性波动的常见生存策略。为探索高山有蹄类对这种波动的行为响应和策略, 于 2018 年 6 月—2019 年 8 月利用红外相机对四川王朗国家级自然保护区内的岩羊 (*Pseudois nayaur*) 种群进行了调查, 并利用 Wilcoxon 秩和检验初步分析了它们的昼夜活动时空动态 (所涉及分析的数据监测时间为 2018 年 7 月底至 2019 年 8 月初)。基于前人的研究结论和观点, 预测岩羊的昼夜活动在不同季节和不同空间类型将呈现显著差异。结果表明, 岩羊的行为基本符合预测: (1) 岩羊夏季昼间和冬季夜间较多出现在林缘 (夏季昼间: 43.64 ± 3.39 ; 冬季夜间: 10.00 ± 0.26) 和 林内 (夏季昼间: 34.21 ± 3.21 , $P=0.065$; 冬季夜间: 8.40 ± 0.64 , $P=0.026$), 可能与躲避极端气温有关; (2) 岩羊在食物较匮乏的冬季, 夜间的活动强度均显著高于其他季节 (冬季: 23.00 ± 0.73 ; 春季: 2.00 ± 0.39 ; 夏季: 4.80 ± 1.36 ; 秋季: 15.00 ± 1.31), 且在昼间选择易于觅食的草甸生境内活动 (林缘: 31.79 ± 3.54 , 草甸: 22.79 ± 3.16 ; $P=0.081$)。有趣的是, 岩羊冬季夜间更多选择林缘 (10.00 ± 0.26), 而非预期的林内生境 (8.40 ± 0.64 , $P=0.026$)。岩羊在夜宿地附近 (林缘) 活动强度最大可能是权衡食物和环境胁迫的结果。因为, 夜间集中在距离夜宿地和觅食地都比较近的环境中活动, 无疑是一种经济的选择。随着近年来气候变化的加剧, 高山生态系统受到的威胁越来越明显。基于本研究的发现, 建议更多关注高山物种的生存状况和高山生态系统的健康程度, 为认识和评价气候变化对生物多样性的影响提供参考。

关键词: 食草动物; 环境变化; 生存策略; 红外相机; 王朗国家级自然保护区

A preliminary analysis on the spatio-temporal dynamic of ungulate's circadian activities: a case study of Bharal (*Pseudois nayaur*)

CHEN Xing^{1,2}, HU Xixi^{1,2}, LIU Mingxing^{1,2}, LI Dandan^{1,2}, JIANG Wenle^{1,2}, LUO Chunping³, ZHAO Lianjun³,
JIANG Shiwei³, GUAN Tianpei^{1,*}

1 Institute of Qinghai-Tibetan Plateau, Southwest Minzu University, Chengdu 610225, China

2 Ecological Security and Protection Key Laboratory of Sichuan Province, Mianyang Teacher's College, Mianyang 621000, China

3 Wanglang National Nature Reserve, Mianyang 622550, China

Abstract: To cope with periodic fluctuations of food resources and environmental stress, it is a common strategy of ungulates by adjusting their time allocation and space use accordingly. In order to investigate alpine ungulates' responses and strategies to these fluctuations, we deployed 29 camera-traps in the habitat of Bharal (*Pseudois nayaur*), in Wanglang

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31300319)

收稿日期: 2019-12-19; 网络出版日期: 2020-12-14

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: tp-guan@hotmail.com

National Nature Reserve, Sichuan Province, from June 2018 to August 2019. We analyzed the spatio-temporal dynamic of Bharal's circadian activities by using Wilcoxon rank sum test in R 3.5.3. According to habitat selection theory and pertinent research, we predicted that Bharal would represent different behavior patterns at the circadian rhythm in facing varied space and time. The results showed that the behavior of Bharal was generally consistent with our predictions. In the first place, during summer daytime and winter night, Bharal was more active in forest edge (summer daytime: 43.64 ± 3.39 ; winter night: 10.00 ± 0.26) and forest interior (summer daytime: 34.21 ± 3.21 , $P=0.065$; winter night: 8.40 ± 0.64 , $P=0.026$), a possible response to the stress of extreme temperatures in the open meadows. In the second place, during the winter with limited food availability, the night activity intensity of Bharal was significantly higher than that in other seasons (winter: 23.00 ± 0.73 ; spring: 2.00 ± 0.39 ; summer: 4.80 ± 1.36 ; autumn: 15.00 ± 1.31). While in the daytime, more activities were observed in meadow (forest edge: 31.79 ± 3.54 , meadow: 22.79 ± 3.16 ; $P=0.081$). Different from our expectations, we found Bharal was most active within forest edge (10.00 ± 0.26), than forest interior (8.40 ± 0.64 , $P=0.026$) during winter night. Facing severe environment conditions (low temperature and scarce food), Bharal need to invest more time in foraging and feeding to maintain their energy balance. As a consequence, we believe Bharal chose space close to both food and shelter during winter night when food shortage incompatible, which is the most likely explanation for their behavior pattern during winter night. With the rapid changes of global climate during the past decades, the alpine ecosystems have been seriously threatened. Therefore, we suggest government agencies, societies and researchers pay more attentions to the survival condition of alpine fauna and flora and the stability of the ecosystems. Thereby, there's no doubt about that further researches will provide us increasing knowledge to understand and evaluate the impacts of climate changes on biodiversity.

Key Words: herbivore; environmental change; survival strategy; infrared camera; Wanglang National Nature Reserve

食物和温度是影响野生动物生存策略形成和适应进化方向的关键因子^[1-3]。在温带地区,冬季带来的食物短缺和质量下降,以及夏季高温和冬季低温的胁迫是有蹄类面临的主要生存压力^[4-6],迫使它们进行策略调整,如改变觅食时段和时间投入^[5,7],因为觅食占据了有蹄类的大部分时间支出^[8]。由于食物质量下降和供给不足导致身体机能下降以及极度低温带来的疾病高发^[9-10],冬末春初是温带有蹄类死亡率最高的季节。因此,在极端环境下的策略选择决定了有蹄类的存活机会。不难推断,由于能量获取效率下降,为维持基本的代谢水平,有蹄类必须投入更多的觅食时间^[11]。例如,马鹿(*Cervus elaphus*)和岩羚羊(*Rupicapra rupicapra*)的夜间活动强度在食物匮乏的秋冬两季明显高于夏季^[2],甚至在寒冷的夜间进行觅食^[12]。此外,有蹄类在极度低温的环境中,还面临降雪引起的移动难度增加^[6]。因此,在资源和环境受限的条件下,有蹄类的夜间活动以及活动区域的选择对于生存至关重要^[13]。

动物对高温的耐受限度较低温更加敏感^[14]。许多生活在热带的动物均形成了抵御高温环境的生理结构和行为策略^[7, 15]。当昼间气温过高时,它们会处于相对不活跃的状态,减少觅食,并通过增加夜间活动进行弥补^[12]。例如,非洲的大耳羚(*Dorcatragus megalotis*)在极度高温下(平均气温 39.1°C),会选择在背阴的环境觅食且在正午保持长时间休息^[7]。同样的,高温导致白面牛羚(*Damaliscus dorcas phillipsi*)昼间多处于休息的状态,在夜间进行补充觅食^[15]。生存在温带的食草动物体表均覆厚实的皮毛,且汗腺不发达,虽然高温仅出现在较短的时间,但他们对高温的耐受度较低^[5]。生活在北极或高山环境的有蹄类,在天气晴朗、气温较高时,会集中在晨昏觅食,并选择相对遮阳的环境避免暴晒,以防体温过高^[4, 7]。但是,它们在雨雪等不利天气出现时,则会减少活动和暴露,避免能量收支失衡^[6]。因此,在出现极端温度的情况下,调整活动的时间和空间成为有蹄类应对环境变化的主要策略^[16-17]。

岩羊(*Pseudois nayaur*)主要分布在青藏高原及周边高山环境^[18],是我国高山有蹄类的优势物种,主要以禾本科植物为食^[19]。由于生存条件相对恶劣,岩羊对环境的变化敏感^[20]。在四川,岩羊广泛分布于各大山系^[21-25],相较于更北部的分布区^[20],四川的山地环境具有湿度高、温度高、植被多样、地形复杂等特点^[26],且

植被变化季节间差异大,意味着更加剧烈的资源和环境季节波动。因此,笔者认为分布在该区域的岩羊面对随季节变化的资源和胁迫组合时,应在时间和空间选择上做出调整。基于此,利用 2018—2019 年布设于四川王朗国家级自然保护区(以下简称“王朗”)的红外相机,初步分析了岩羊昼夜活动的时空变化特征。结合王朗岩羊分布区域栖息地的特征和已知的环境压力^[27-28],将季节(冬季低温胁迫、食物匮乏,夏季高温胁迫、食物丰富)和空间(林内可躲避极端气温,草甸可提供食物资源)按照资源和胁迫进行组合,并预测将观察到岩羊的昼夜活动强度和空间选择体现出季节特征:(1)在食物质量较差的秋冬季,夜间活动增强,补充觅食;(2)为补充觅食,岩羊秋冬季夜间更多出现在食物相对丰富的草甸;(3)为躲避气温更极端的环境(草甸),岩羊在夏季昼间和冬季夜间在林下活动的强度增加。

1 研究区域与方法

1.1 研究区域

王朗位于四川省绵阳市平武县境内(103°55′—104°10′E, 32°49′—33°02′N)(图 1),属岷山山系,是最早建立的以大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)为主要保护对象的保护区之一^[29]。王朗最低海拔 2300 m,最高海拔 4980 m,面积约 323 km²,无常住居民。四川羚牛(*Budorcas tibetanus*)、林麝(*Moschus berezovskii*)、中华斑羚(*Naemorhedus griseus*)、中华鬣羚(*Capricornis milneedwardsii*)、岩羊、小麝(*Muntiacus reevesi*)、毛冠鹿(*Elaphodus cephalophus*)等有蹄类在王朗均有分布^[30-31]。近年来的调查中,未发现雪豹(*Panthera uncia*)、豹(*Panthera pardus*)等大中型食肉动物的分布。

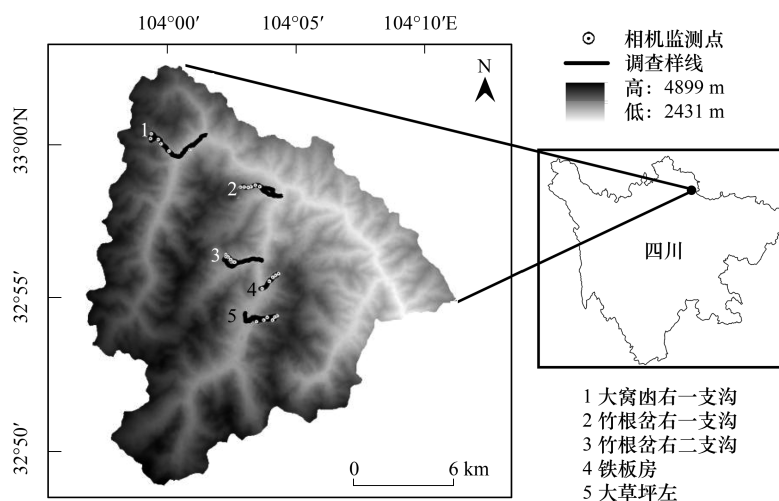


图 1 王朗国家级自然保护区监测位点分布

Fig.1 The location of monitoring in Wanglang National Reserve

王朗处于丹巴-松潘半湿润气候区,由于地理位置的影响,区内形成了暖温带、温带、寒温带、亚寒带和永冻带等不同的气候带谱^[27]。根据位于同一气候区的松潘气象站(海拔 2850 m)的 1981—2010 年气象观测数据显示(<http://data.cma.cn/>),1 月平均气温-3.4℃,平均最低气温-10.2℃,平均最高气温 7℃,极端最低气温-19.8℃,极端最高气温 22.3℃;7 月平均气温 14.8℃,平均最低气温 9.7℃,平均最高气温 22.4℃,极端最低气温 2℃,极端最高气温 30.5℃;年极端最高气温 35.6℃(5 月),极端最低气温-20.7℃(12 月)。就季节而言,春季(3—5 月)平均气温 6℃,平均气温日较差 14.1℃,最大日较差 33.4℃;夏季(6—8 月)平均气温 14.03℃,平均气温日较差 12.67℃,最大日较差 24.9℃;秋季(9—11 月)平均气温 6.7℃,平均气温日较差 13.03℃,最大日较差 27.5℃;冬季(12—翌年 2 月)平均气温-2.27℃,平均气温日较差 16.8℃,最大日较差 32.1℃。

区内植被类型具有明显的垂直分异格局,随海拔变化依次为针阔混交林、亚高山针叶林、高山灌丛草甸、

高山流石滩和荒漠景观^[28]。根据保护区植被类型分布数据,王朗森林面积约为 108.50 km²,草甸面积约为 39.46 km²,分别占保护区面积的 33.90%和 12.33%。本研究涉及的竹根岔和大窝凼两个区域分别以紫果云杉(*Picea purpurea*)和岷江冷杉(*Abies faxoniana*)为主要优势物种,林下草本层以蒿属(*Artemisia* spp.)、禾本科(*Gramineae*)和莎草属(*Cyperus* spp.)为主,盖度 5%—50%。王朗的高山草甸为高山嵩草草地,以嵩草属(*Kobresia* spp.)为主,总盖度约 80%,且渗入有数量较多的各种针茅,分布有羊茅属(*Festuca* spp.)、草地早熟禾(*Poa pratensis*)^[32]。

1.2 研究方法

1.2.1 红外相机布设

依据王朗巡护人员的野外调查经验以及历史监测数据,调查人员选择了 5 条野生动物遇见率较高的沟系布设调查样线和红外相机监测点,并于 2018 年 6 月—2019 年 8 月进行监测。每条样线根据可达性布设 5—6 台红外相机(共 29 台),所有红外相机监测均按照沿样线海拔每上升 100 m 安放 1 台红外相机的原则布设,覆盖海拔范围为 2900—3700 m,样线长度约为 35 km,其他相机设置标准请见陈星等^[30]的相关说明。需要说明的是,由于地形限制,调查人员无法到达铁板房沟的更高海拔区域,但此处又是野生动物频繁出没的区域,故较其他线路少布设了 1 台相机。沿海拔梯度放置的红外相机主要位于针叶林和草甸交错带,依据相机拍摄方向以及固定位置的环境,将相机监测的空间类型分为林内(相机位于森林内部,拍摄森林内生境;2900—3400 m)、林缘(相机位于森林边缘,拍摄林缘草甸生境;3200—3500 m)和草甸(相机位于草甸上,拍摄开阔草甸生境;3400—3700 m)3 类。根据田家龙等^[33]提出的陆生野生动物栖息地分类体系,3 种空间类型对应栖息地型分别是亚寒带常绿针叶林(岷江冷杉、紫果云杉)、林缘(草甸林缘)和高寒草甸。

1.2.2 数据分析

文中岩羊的昼夜活动强度以独立有效照片数为量化依据,独立有效照片(independent photo, IP)的定义为 30 min 内连续多次拍到的同一物种的所有图像记为 1 张 IP。季节按照春(3—5 月)、夏(6—8 月)、秋(9—11 月)、冬(12—翌年 2 月)设置,并将 6:00—20:00 定为昼间,20:00—6:00 定为夜间^[34]。以 1 小时为间隔划分时间段,并以此作为统计 IP 数的依据,即 00:00—01:00 记为 1,01:00—02:00 记为 2,以此类推,共计 24 个时间段(昼间: $n=14$;夜间: $n=10$)。依据数据的离散程度,采用 Wilcoxon 秩和检验对不同季节不同昼夜内的岩羊在不同空间类型下的活动进行组间差异检验($P < 0.05$)。文中所涉及的数据统计在 Excel 和 R 3.5.3 中进行,均值以 Mean $\pm$ SE 表示,所涉及的分析检验均在 R 3.5.3 中进行,数据制图由 R 3.5.3 和 ArcGIS 10.2 完成。

2 结果

经统计,29 台相机的总相机有效工作日为 7695 天,共计 6324 张 IP。其中,22 台相机拍摄到岩羊活动,总共 3397 张 IP,占总 IP 数的 53.72%。根据相机所在的空间类型对红外相机位点进行筛选(IP < 10 的相机位点,应属于岩羊偶然出没区域,并非频繁利用生境,故在数据整理过程中剔除这些相机),最终选择了代表性较强的 14 台红外相机(4 台位于草甸、4 台位于林缘、6 台位于林内)进行数据分析(实际监测时间从 2018 年 7 月底到 2019 年 8 月初)。这 14 台相机共计拍摄独立有效照片 3368 张,昼间和夜间的 IP 数分别是 2920 张(草甸:644 张,林缘:1387 张,林内:889 张)和 448 张(草甸:95 张,林缘:176 张,林内:177 张)。从全年看(表 1),岩羊活跃程度呈现显著的季节特征,夏季(50.08 $\pm$ 8.89)和冬季(49.50 $\pm$ 6.16)比春季(14.25 $\pm$ 2.63)和秋季(26.50 $\pm$ 3.14)活跃程度高。夜间活动主要出现在秋季(15.00 $\pm$ 1.31)和冬季(23.00 $\pm$ 0.73),而夏季(4.80 $\pm$ 1.36)和春季(2.00 $\pm$ 0.39)的夜间活动较少。

2.1 不同季节岩羊的昼间活动的空间特征

结果显示,岩羊昼间活动有以下季节特征(表 2):(1)春季,岩羊多见于林缘(12.29 $\pm$ 1.68)和草甸(9.79 $\pm$ 1.30, $P=0.368$),极少出现在林内($P < 0.001$);(2)夏季,岩羊多见于林缘(43.64 $\pm$ 3.39)和林内(34.21 $\pm$ 3.21, $P=0.065$),极少出现在草甸($P < 0.001$);(3)秋季,岩羊多见于林内(14.50 $\pm$ 1.42)和林缘(11.36 $\pm$ 1.73, $P=$

0.461),较少出现在草甸(8.86 ± 1.34);(4)冬季,岩羊多见于林缘(31.79 ± 3.54)和草甸(22.79 ± 3.16 , $P=0.081$),少见于林内(13.86 ± 1.02)(图2)。

表1 岩羊昼夜活动的季节特征

Table 1 Seasonal dynamic of blue sheep's circadian activities

昼夜类别 Diurnal categories	春 Spring	夏 Summer	秋 Autumn	冬 Winter
昼间 Daytime, $n=14$	23.00 ± 2.61	82.43 ± 6.74	34.71 ± 4.07	68.43 ± 6.97
夜间 Night, $n=10$	2.00 ± 0.39	4.80 ± 1.36	15.00 ± 1.31	23.00 ± 0.73
全天 All day, $n=24$	14.25 ± 2.63	50.08 ± 8.89	26.50 ± 3.14	49.50 ± 6.16

表2 岩羊不同季节间昼夜空间利用

Table 2 Diurnal spatial use pattern of blue sheep in different seasons

昼夜类型 Diurnal category	空间类型 Space type	春 Spring	夏 Summer	秋 Autumn	冬 Winter
昼间 Daytime	草甸	9.79 ± 1.30	4.57 ± 0.79	8.86 ± 1.34	22.79 ± 3.16
	林缘	12.29 ± 1.68	43.64 ± 3.39	11.36 ± 1.73	31.79 ± 3.54
	林内	0.93 ± 0.27	34.21 ± 3.21	14.50 ± 1.42	13.86 ± 1.02
夜间 Night	草甸	1.50 ± 0.37	0.00 ± 0.00	3.40 ± 0.65	4.60 ± 0.72
	林缘	0.50 ± 0.22	3.80 ± 0.95	3.30 ± 0.54	10.00 ± 0.26
	林内	0.00 ± 0.00	1.00 ± 0.60	8.30 ± 0.60	8.40 ± 0.64

2.2 不同季节岩羊夜间活动的空间特征

结果显示,岩羊夜间活动存在以下季节特征(表2):(1)春季,岩羊多见于草甸(1.50 ± 0.37),林缘次之(0.50 ± 0.22),在林内出现最少;(2)夏季,岩羊多见于林缘(3.80 ± 0.95),林内次之(1.00 ± 0.60),在草甸出现最少;(3)秋季,岩羊多见于林内(8.30 ± 0.60),草甸(3.40 ± 0.65)和林缘(3.30 ± 0.54)次之;(4)冬季,岩羊多见于林缘(10.00 ± 0.26),林内(8.40 ± 0.64)次之,在草甸(4.60 ± 0.72)出现最少(图3)。

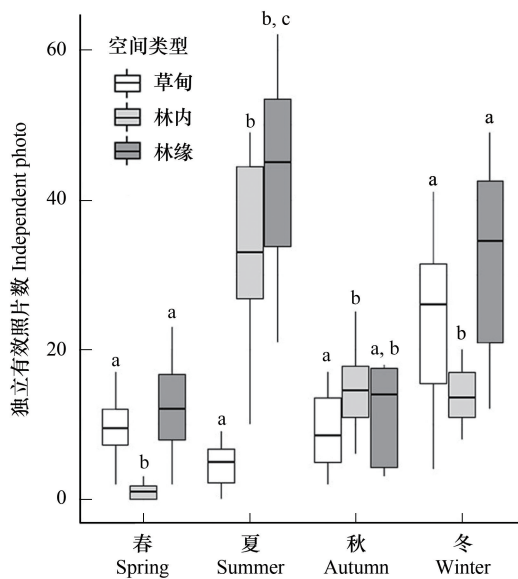


图2 岩羊昼间活动强度的时空特征

Fig.2 Spatial-temporal pattern of blue sheep's diurnal activities

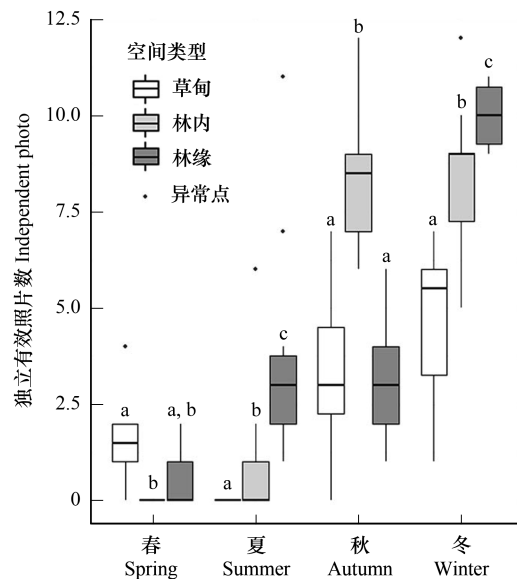


图3 岩羊夜间活动强度的时空特征

Fig.3 Spatial-temporal pattern of blue sheep's activities at night

2.3 不同空间岩羊夜间活动的季节特征

结果表明,不论哪种生境中,岩羊夜间的活动均主要发生在冬季。具体的,在夜间(表2):1)岩羊出现在草甸生境,较多发生在冬季(4.60 ± 0.72)和秋季(3.40 ± 0.65),而春季较少(1.50 ± 0.37),夏季最少;2)岩羊出现在林缘生境,较多发生在冬季(10.00 ± 0.26),夏季(3.80 ± 0.95)和秋季(3.30 ± 0.54)极少,春季最少(0.50 ± 0.22);3)岩羊出现林内生境,较多发生在冬季(8.30 ± 0.60)和秋季(8.40 ± 0.64),而在春季(0)和夏季(1.00 ± 0.60)极少(表3,图3)。

表3 夜间生境利用季节间差异分析 ($P < 0.05$)

Table 3 Test of blue sheep space use during night among seasons

空间类型 Space type	春-夏 Spring-Summer	春-秋 Summer-Autumn	春-冬 Spring-Winter	夏-秋 Summer-Autumn	夏-冬 Summer-Winter	秋-冬 Autumn-Winter
草甸 Meadow	0.003 *	0.037 *	0.022	0.001 *	0.000 *	0.238
林缘 Forest edge	0.002 *	0.002 *	0.001 *	1.000	0.003 *	0.001 *
林内 Forest interior	0.070	0.000 *	0.000 *	0.001 *	0.001 *	0.877

* 表示差异显著

3 讨论

在自然界,野生动物均面临着食物资源和环境胁迫的季节波动。对于有蹄类而言,时间和空间的变化会造就更复杂的资源和威胁组合,影响它们既定策略的有效性,进而迫使其在行为上做出响应^[35]。高山和极地环境是对全球气候变化最敏感的生态系统^[36],生存在这些区域的动物面临着最剧烈环境波动。由于有蹄类在迁移和扩散能力上的优势,使它们在面临气候和食物资源的协同作用时^[17],能够通过调整活动的时间和空间来应对^[5, 37-38]。正如本文的预测和发现,王朗岩羊对不同类型空间的利用存在季节变化以及昼夜变化。随着近年来气候变化加剧,植被和地理环境变化的速度加快^[1, 3],有蹄类的生存将面临着更加严峻的考验^[36, 39]。

大量研究表明,温度胁迫对有蹄类的行为影响显著^[4-6, 40]。例如,研究发现生存在高海拔的野山羊(*Capra ibex*)在夏季的觅食时间随着温度的增高而减少^[41],说明高温条件对行为的显著影响。同样对非洲有蹄类的研究也发现,夏季日间温度过高时,它们会选择在背阴处觅食或花更多时间休息,同时将觅食的时段调整到夜间^[7, 15]。在气温波动显著的温带,有蹄类虽体被厚实皮毛,冬季夜间的极低温度对它们依然是巨大的威胁。因此,许多有蹄类都会选择在可以遮蔽风雪的林下生境休息,以减少自身热量的散失^[42]。同时也会在夜间觅食,弥补冬季日间觅食不足^[12, 43]。研究结果也印证了极端温度出现的季节,岩羊会回避温度极端的环境,例如夏季日间偏向于在林内这些相对遮阳或林缘这样距离背阴区域较近的生境活动(避开高温);而冬季夜间同样极少选择开阔的草甸区域活动,而选择林内这些可以躲避风雪和林缘这些距离避风区域较近的生境活动(避开低温或风雪)。红外相机的温度记录数据表明,岩羊活动的环境温度低于 -10°C 时主要集中在林缘和林内(记录最低温度 -19°C)。

有蹄类活动时空动态变化的最主要目的是获取更好的食物和维持更低的能耗。最优觅食理论认为,动物通常能最大限度地增加能量的摄入,以达到收支平衡^[44]。研究发现,无论在何种生境,岩羊冬季夜间活动的强度都要明显高于春夏两季。食物的极度匮乏可能是驱动岩羊增加冬季夜间活动的最主要原因。同时,研究发现岩羊冬季日间更多出现在林缘和草甸生境中。如前述,野生动物在低温和食物匮乏的双重压力下,不同的策略选择对生存的影响更显著^[45]。因此,基于研究数据,岩羊冬季的策略是可理解的。一方面,相较于林下,由于日间林缘和草甸的太阳辐射条件更好,既有利于草本的生长,又有更高的环境温度;另一方面,由于夜间气温极低,林下气流相对稳定,温度较开阔区域高,也可以躲避风雪。因此,岩羊在冬季夜间应当更多出现在林下。然而,研究发现岩羊冬季夜间出没最频繁的既非预测食物最多的草甸,也不是环境条件更优越的林内,而是林缘生境。据推测,在冬季夜间,面对草甸和林下都存在选择优势时,岩羊的空间选择可能兼顾了草

甸和林下的优势,选择在离两种资源都更近的空间活动,也可能是频繁往返于林下和草甸导致了在过渡生境(林缘)出现的概率增加。

尽管野生动物通过活动节律的调整可以在最大程度上抵消季节变化带来的不利影响^[5, 25]。但是,动物生存策略调整的幅度是有限的,它们对环境变化的耐受程度决定了能否应对环境胁迫。当食物资源供应不足、生存环境突然恶化(灾害性天气)以及动物自身能量储存消耗殆尽时(食物匮乏、年老体弱),动物的死亡风险将陡增。这也是为什么在冬末春初是食草动物死亡率最高的时期^[9-10, 13]。

由于栖息地的多样,相较于青藏高原以及北方山区分布的岩羊种群^[19-20],岷山区域的岩羊在应对环境波动时有更灵活的选择空间。但这一切都建立在栖息地的完整度和可达性得到保障的基础上,因为人为干扰引起的栖息地破碎化或适宜性下降将阻断它们的选择。岩羊是高山生态系统大中型哺乳动物的代表,还有许多依赖高山环境残存的物种将面对气候变化带来的生存压力,如雪豹^[46]。因此,建议在全球气候变暖的背景下,研究者可更多关注依赖高山环境生存的物种及其高山生态系统,为认识和评价气候变化对生物多样性的影响提供参考。

参考文献(References):

- [1] Zweifel-Schielly B, Kreuzer M, Ewald K C, Suter W. Habitat selection by an alpine ungulate; the significance of forage characteristics varies with scale and season. *Ecography*, 2009, 32(1): 103-113.
- [2] 陈琛, 胡磊, 陈照娟, 姜秀丽, 乌力吉, 王晓玲, 鲍伟东. 大兴安岭南段马鹿日活动节律的季节变化研究. *北京林业大学学报*, 2017, 39(4): 55-62.
- [3] Herfindal I, Anderwald P, Filli F, Andri S C, Rempfler T. Climate, competition and weather conditions drive vertical displacement and habitat use of an alpine ungulate in a highly topographic landscape. *Landscape Ecology*, 2019, 34(11): 2523-2539.
- [4] Bourgoin G, Garel M, Blanchard P, Dubray D, Maillard D, Gaillard J M. Daily responses of mouflon (*Ovis gmelini musimon* × *Ovis* sp.) activity to summer climatic conditions. *Canadian Journal of Zoology*, 2011, 89(9): 765-773.
- [5] Brivio F, Bertolucci C, Tettamanti F, Filli F, Apollonio M, Grignolio S. The weather dictates the rhythms: alpine chamois activity is well adapted to ecological conditions. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2016, 70(8): 1291-1304.
- [6] Schmidt N M, Van Beest F M, Mosbacher J B, Stelvig M, Hansen L H, Nabe-Nielsen J, Grøndahl C. Ungulate movement in an extreme seasonal environment: year-round movement patterns of high-arctic muskoxen. *Wildlife Biology*, 2016, 22(6): 253-267.
- [7] Giotto N, Picot D, Maublanc M L, Gerard J F. Effects of seasonal heat on the activity rhythm, habitat use, and space use of the Beira antelope in southern Djibouti. *Journal of Arid Environments*, 2013, 89: 5-12.
- [8] Owen-Smith N. Daily movement responses by African savanna ungulates as an indicator of seasonal and annual food stress. *Wildlife Research*, 2013, 40(3): 232-240.
- [9] Okarma H, Jędrzejewska B, Jędrzejewski W, Kasiński Z A, Milkowski L. The roles of predation, snow cover, acorn crop, and man-related factors on ungulate mortality in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Acta Theriologica*, 1995, 40(2): 197-217.
- [10] Scornavacca D, Lovari S, Cotza A, Bernardini S, Brunetti C, Pietrocini V, Ferretti F. Pasture quality affects juvenile survival through reduced maternal care in a mountain-dwelling ungulate. *Ethology*, 2016, 122(10): 807-817.
- [11] Gustine D D, Barboza P S, Lawler J P, Arthur S M, Shults B S, Persons K, Adams G L. Characteristics of foraging sites and protein status in wintering muskoxen: insights from isotopes of nitrogen. *Oikos*, 2011, 120(10): 1546-1556.
- [12] Grignolio S, Brivio F, Apollonio M, Frigato E, Tettamanti F, Filli F, Bertolucci C. Is nocturnal activity compensatory in chamois? A study of activity in a cathemeral ungulate. *Mammalian Biology*, 2018, 93: 173-181.
- [13] Hamel S, Côté S D. Trade-offs in activity budget in an alpine ungulate: contrasting lactating and nonlactating females. *Animal Behaviour*, 2008, 75(1): 217-227.
- [14] Mason T H E, Brivio F, Stephens P A, Apollonio M, Grignolio S. The behavioral trade-off between thermoregulation and foraging in a heat-sensitive species. *Behavioral Ecology*, 2017, 28(3): 908-918.
- [15] Scheibe K M, Robinson T L, Scheibe A, Berger A. Variation of the phase of the 24-h activity period in different large herbivore species under European and African conditions. *Biological Rhythm Research*, 2009, 40(2): 169-179.
- [16] Pęksa Ł, Ciach M. Daytime activity budget of an alpine ungulate (*Tatra chamois* *Rupicapra rupicapra tatrica*): influence of herd size, sex, weather and human disturbance. *Mammal Research*, 2018, 63(4): 443-453.
- [17] 夏参军, 乔建芳, 杨维康, 徐文轩, 刘伟, 李莹. 冬季鹅喉羚昼间行为时间分配及活动节律. *生态学杂志*, 2009, 28(2): 283-287.
- [18] Leki, Thinley P, Rajaratnam R, Shrestha R. Establishing baseline estimates of blue sheep (*Pseudois nayaur*) abundance and density to sustain populations of the vulnerable snow leopard (*Panthera uncia*) in Western Bhutan. *Wildlife Research*, 2018, 45(1): 38-46.
- [19] Aryal A, Coogan S C P, Ji W H, Rothman J M, Raubenheimer D. Foods, macronutrients and fibre in the diet of blue sheep (*Pseudois nayaur*) in

- the Annapurna Conservation Area of Nepal. *Ecology and Evolution*, 2015, 5(18): 4006-4017.
- [20] 刘振生, 高惠, 滕丽微, 苏云, 王晓勤, 孔芳毅. 基于 MAXENT 模型的贺兰山岩羊生境适宜性评价. *生态学报*, 2013, 33(22): 7243-7249.
- [21] 申定健, 郑合勋, 王涓, 格来, 曾国伟, 黄艺川, 李开俊, 唐伦. 四川省巴塘县矮岩羊与斑羚冬季生境比较. *生态学报*, 2009, 29(5): 2320-2330.
- [22] 侯金, 杨建, 李玉杰, 黄金燕, 刘巖, 张晋东. 基于红外相机调查的卧龙自然保护区兽类资源时空分布特征. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2018, 42(3): 187-192.
- [23] 胡茜茜, 郑维超, 李佳琦, 李晟, 杨晗, 陈星, 官天培. 四姑娘山国家级自然保护区鸟兽多样性初步调查. *生物多样性*, 2018, 26(12): 1325-1331.
- [24] 胡茜茜, 李佳琦, 罗旭, 泽翁他许, 陈星, 张卢水, 官天培. 基于红外相机的四川亚丁国家级自然保护区鸟兽多样性初报. *兽类学报*, 2019, 39(3): 333-343.
- [25] 孙佳欣, 李佳琦, 万雅琼, 李晟, 官天培, 王杰, 夏万才, 徐海根. 四川 9 种有蹄类动物夏秋季活动节律研究. *生态与农村环境学报*, 2018, 34(11): 1003-1009.
- [26] 张荣祖. *中国动物地理*. 北京: 科学出版社, 2011.
- [27] 王梦君, 李俊清. 四川省王朗自然保护区地震干扰后大熊猫栖息地的恢复. *生态学报*, 2008, 28(12): 5848-5855.
- [28] 师丹, 杨伟, 蒋仕伟, 袁志伟, 雷喜红. 四川王朗国家级自然保护区昆虫生物多样性初步研究. *四川动物*, 2009, 28(5): 691-695, 699-699.
- [29] 魏辅文, 张泽钧, 胡锦矗. 野生大熊猫生态学研究进展与前瞻. *兽类学报*, 2011, 31(4): 412-421.
- [30] 陈星, 赵联军, 胡茜茜, 罗春平, 梁春平, 蒋仕伟, 梁磊, 郑维超, 官天培. 基于地形的牲畜空间利用特征及干扰评价——以王朗国家级自然保护区为例. *生物多样性*, 2019, 27(6): 630-637.
- [31] 田成, 李俊清, 杨旭煜, 余麟, 袁丹, 黎运喜. 利用红外相机技术对四川王朗国家级自然保护区野生动物物种多样性的初步调查. *生物多样性*, 2018, 26(6): 620-626.
- [32] 鲜骏仁. 川西亚高山森林生态系统管理研究[D]. 雅安: 四川农业大学, 2007.
- [33] 田家龙, 钟立成, 吕忠海. 陆生野生动物栖息地分类体系研究. *野生动物学报*, 2019, 40(1): 209-216.
- [34] 唐卓, 杨建, 刘雪华, 王鹏彦, 李周园. 基于红外相机技术对四川卧龙国家级自然保护区雪豹 (*Panthera uncia*) 的研究. *生物多样性*, 2017, 25(1): 62-70.
- [35] Van De Pol M, Vindenes Y, Sæther B E, Engen S, Ens B J, Oosterbeek K, Tinbergen J M. Effects of climate change and variability on population dynamics in a long-lived shorebird. *Ecology*, 2010, 91(4): 1192-1204.
- [36] Vanneste T, Michelsen O, Graae B J, Kyrkjæide M O, Holien H, Hassel K, Lindmo S, Kapás R E, De Frenne P. Impact of climate change on alpine vegetation of mountain summits in Norway. *Ecological Research*, 2017, 32(4): 579-593.
- [37] Guan T P, Ge B M, McShea W J, Li S, Song Y L, Stewart C M. Seasonal migration by a large forest ungulate: A study on takin (*Budorcas taxicolor*) in Sichuan Province, China. *European Journal of Wildlife Research*, 2013, 59(1): 81-91.
- [38] Owen-Smith N, Goodall V. Coping with savanna seasonality: comparative daily activity patterns of African ungulates as revealed by GPS telemetry. *Journal of Zoology*, 2014, 293(3): 181-191.
- [39] Stenseth N C, Mysterud A, Ottersen G, Hurrell J W, Chan K S, Lima M. Ecological effects of climate fluctuations. *Science*, 2002, 297(5585): 1292-1296.
- [40] White K S, Gregovich D P, Levi T. Projecting the future of an alpine ungulate under climate change scenarios. *Global Change Biology*, 2018, 24(3): 1136-1149.
- [41] Aublet J F, Festa-Bianchet M, Bergero D, Bassano B. Temperature constraints on foraging behaviour of male alpine ibex (*Capra ibex*) in summer. *Oecologia*, 2009, 159(1): 237-247.
- [42] Loe L E, Bonenfant C, Mysterud A, Severinsen T, Øritsland N A, Langvatn R, Stien A, Irvine R J, Stenseth N C. Activity pattern of arctic reindeer in a predator-free environment: no need to keep a daily rhythm. *Oecologia*, 2007, 152(4): 617-624.
- [43] Carnevali L, Lovari S, Monaco A, Mori E. Nocturnal activity of a “diurnal” species, the northern chamois, in a predator-free alpine area. *Behavioural Processes*, 2016, 126: 101-107.
- [44] Stephens D W, Krebs J R. *Foraging Theory*. Princeton: Princeton University Press, 1986.
- [45] Hansen B B, Aanes R, Herfindal I, Kohler J, Sæther B E. Climate, icing, and wild arctic reindeer: past relationships and future prospects. *Ecology*, 2011, 92(10): 1917-1923.
- [46] Li J, McCarthy T M, Wang H, Weckworth B V, Schaller G B, Mishra C, Lu Z, Beissinger S R. Climate refugia of snow leopards in high Asia. *Biological Conservation*, 2016, 203: 188-196.