

DOI: 10.5846/stxb202203100582

江辉龙, 周绍春, 张明海, 徐万鹏, 李薇, 刘静岩. 同域分布的野猪与狍活动节律及与月光周期的关系. 生态学报, 2023, 43(8): 3128-3136.

Jiang H L, Zhou S C, Zhang M H, Xu W P, Li W, Liu J Y. Activity rhythm of wild boar and roe deer and its relationship with moonlight cycle in sympatric distribution. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(8): 3128-3136.

## 同域分布的野猪与狍活动节律及与月光周期的关系

江辉龙<sup>1</sup>, 周绍春<sup>2</sup>, 张明海<sup>1,\*</sup>, 徐万鹏<sup>3</sup>, 李 薇<sup>3</sup>, 刘静岩<sup>3</sup>

1 东北林业大学野生动物与自然保护地学院, 哈尔滨 150040

2 黑龙江省野生动物研究所, 哈尔滨 150081

3 东北虎豹国家公园管理局穆稜局, 穆稜 157513

**摘要:** 完全的竞争者不能共存, 物种间生态位分化是同域物种长期稳定共存的基础。不同物种在同一分布区时间生态位的分化对其共存至关重要。为研究同域分布物种的共存机制, 在 2018 年 11 月到 2021 年 7 月利用远红外相机监测技术对穆稜东北红豆杉国家级自然保护区同域分布的野猪 (*Sus scrofa*) 和狍 (*Capreolus pygargus*) 进行了野外监测研究, 并利用核密度估计方法和雅各布斯选择指数 (JSI) 对日活动节律和一段时间内的活动周期选择进行了评估, 同时还利用非参数检验评估了 2 个物种的活动与月光周期的关系。研究表明, 狍不管在全年还是在不同的季节, 日活动节律均为双峰模式, 而野猪的活动模式表现出明显的可塑性, 在全年和冷季为单峰型, 暖季为双峰型, 二者在日活动节律上的重叠程度较高 ( $D_{hat} > 0.59$ ), 在暖季的重叠系数最高 ( $D_{hat} = 0.65$ )。此外, 在时间段的选择上, 狍在全年和冷季更喜欢在黎明和黄昏活动 ( $0.17 < JSI < 0.29$ ), 在暖季则集中在黎明和白天时段 ( $JSI > 0.32$ ), 而野猪活动在全年和冷季对白天和黄昏的选择更多 ( $JSI > 0.3$ ), 暖季则更喜欢在白天活动 ( $JSI_{day} = 0.86$ ), 二者在夜晚的活动都较少 ( $JSI_{night} < 0$ ), 其中野猪尤为明显 ( $JSI_{night} < -0.63$ )。狍在各月光周期期间的出现频次存在显著差异 ( $P < 0.05$ ), 满月期活动较频繁, 下弦月期活动频次最少, 而野猪的活动与月光周期的相关性较弱 ( $P > 0.05$ )。研究野猪和狍的时间重叠, 为研究大型食肉动物与猎物的互作关系奠定了基础。

**关键词:** 野猪; 狍; 同域分布; 日活动节律; 月光周期

## Activity rhythm of wild boar and roe deer and its relationship with moonlight cycle in sympatric distribution

JIANG Huilong<sup>1</sup>, ZHOU Shaochun<sup>2</sup>, ZHANG Minghai<sup>1,\*</sup>, XU Wanpeng<sup>3</sup>, LI Wei<sup>3</sup>, LIU Jingyan<sup>3</sup>

1 College of Wildlife and Protected Area, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

2 Wildlife Research Institute of Heilongjiang Province, Harbin 150081, China

3 Muling Bureau of Northeast China Tiger and Leopard National Park Administration, Muling 157513, China

**Abstract:** Complete competitors cannot coexist, and the long-term stable coexistence of sympatric species is based on interspecific niche differentiation. The temporal niche differentiation of different species in the same distribution area is very important for their coexistence. In order to study the coexistence mechanism of sympatric species, we used camera trapping to conduct field survey on wild boar (*Sus scrofa*) and roe deer (*Capreolus pygargus*), which were both distributed in the same area in the Muling Japanese Yew National Nature Reserve from November 2018 to July 2021. We used the kernel density estimation method and the Jacobs Selection Index (JSI) to evaluate the daily activity rhythm and the selection for a period of the diel cycle, and also analyzed the relationship between the activities of the two species and the moonlight cycle

**基金项目:** 穆稜红豆杉国家级自然保护区野生动物监测; 黑龙江省省属科研院所科研业务费项目 (CZKYF2021B002); 藏财预指 (2020-11-05)

**收稿日期:** 2022-03-10; **网络出版日期:** 2022-12-30

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhangmh@nefu.edu.cn

by nonparametric tests. The results showed that the daily activity rhythm of roe deer was two higher peaks of activity in the whole year or in different seasons. Nevertheless, the activity pattern of wild boar showed obvious plasticity, which was unimodal in the whole year and the cold season, and bimodal in the warm season. The results showed that there was a moderate degree of overlap between them in daily activity rhythm ( $D_{hat} > 0.59$ ), and the degree of overlap was the highest ( $D_{hat} = 0.65, 0.55-0.75$ ) in warm season. In addition, in terms of time period selection, the roe deer were more likely active at dawn and dusk in the whole year and the cold season ( $0.17 < JSI < 0.29$ ), and tended to be more active at dawn and during the day in the warm season ( $JSI > 0.32$ ). However, the wild boar activities were more frequent during the day and dusk in the whole year and the cold season ( $JSI > 0.3$ ), and preferred to be active during the day in the warm season ( $JSI_{day} = 0.86$ ). Furthermore, two species of wild boar and roe deer were less active at night ( $JSI_{night} < 0$ ), especially for wild boar ( $JSI_{night} < -0.63$ ). The frequency of roe deer behaviors differed significantly by moon phase ( $P < 0.05$ ), and roe deer were more active during the full moon period. However, the activity of wild boar was not related to the moonlight cycle ( $P > 0.05$ ). The study of temporal niche overlap of wild boar and roe deer provides research basis for the interaction between large carnivores and prey.

**Key Words:** wild boar; roe deer; sympatric distribution; activity rhythms; moonlight cycle

同域分布物种的共存机制一直是群落生态学研究的核心内容之一<sup>[1]</sup>。竞争排斥原理假设在有限资源的情况下,资源利用重叠的共生物种会产生竞争排斥<sup>[2]</sup>。完全的竞争者不能共存,物种间生态位分化是同域物种长期稳定共存的基础<sup>[3]</sup>。因此,为了减少种间竞争,同域物种必须至少在时间、空间或资源三者之一的一个生态位方面产生分离<sup>[3-6]</sup>。已有的研究表明,空间和时间是生态位的两个主要组成部分<sup>[7]</sup>。国外学者在探究大型哺乳动物的时空共存机制时发现同域分布的物种可通过空间或时间的分离实现共存<sup>[8]</sup>,若时间和空间上的重叠程度都很高,则可通过小规模时空分离减少相遇的几率<sup>[9]</sup>。在穆棱东北红豆杉国家级自然保护区,关于动物生态学方面已经开展了有蹄类动物的食性组成和营养生态位研究<sup>[10-12]</sup>,对于该区域分布的关键物种野猪和狍在时间节律上的研究尚未开展。

国内远红外相机监测野生动物开始于 1996 年<sup>[13]</sup>,至今远红外相机陷阱法被广泛应用于生物多样性调查、建立物种分布和估计种群丰度<sup>[14]</sup>,极大地促进了野生动物监测工作的开展。红外相机陷阱法作为一种经济有效,非侵入性的高效监测方式,已经被普遍的用于确定同域分布的物种间的潜在关系研究<sup>[9]</sup>。随着相机诱捕技术在野生动物研究中的普及,关注同域有蹄类动物时间生态位的研究越来越多,其中不同物种日活动节律是评估时间生态位的一种重要方法<sup>[15]</sup>。一些研究表明,不同季节或一天内不同时间段的时间回避可以减少竞争,从而促进物种共存<sup>[14-17]</sup>。但国内对这方面的研究还相对较少。一些夜行性动物通过改变它们的活动模式以响应月光周期的变化,根据这种反应的程度,人们可以将这些动物分为恐月动物或喜月动物<sup>[18]</sup>。Prugh 发现对于以视觉为主要感官系统的动物来说,月光通常会增加它的觅食效率和发现捕食者的能力,而使它们在更明亮的夜晚活动<sup>[19]</sup>。也有学者研究了种间时间重叠是否会随着月相的变化而改变,结果表明月相对动物的日活动模式产生显著影响<sup>[16,18,20]</sup>。在中国东北地区,有蹄类动物是虎 (*Panthera tigris*)、豹 (*Panthera pardus*)、猞猁 (*lynx lynx*) 等许多食肉类动物的主要猎物资源,它们的活动模式可能在不同季节或一天内不同时间段存在差异,同时还可能受到月相的影响。基于对有蹄类动物的保护和深入探究它们的行为,本文的目的是探究同域分布的野猪 (*Sus scrofa*) 和狍 (*Capreolus pygargus*) 的活动节律以及与月光周期的关系。通过研究同域分布的有蹄类动物的时间重叠,不仅为我国野生动物资源保护提供理论依据,同时为研究大型食肉动物与猎物的互作关系奠定基础。

## 1 研究地区

研究地区选择为黑龙江穆棱东北红豆杉国家级自然保护区(简称保护区,如图 1),地处长白山地老爷岭

南部,穆棱林业局龙爪沟林场、和平林场、共和经营所施业区内(130°00′—130°28′E; 43°49′—44°06′N),东部与绥阳林业局接壤,南部与吉林省天桥岭林业局毗邻,东西宽 33 km,南北长 31 km,总面积 35 648 hm<sup>2</sup>,以东北红豆杉(*Taxus cuspidata*)为主要保护对象,保护区内天然东北红豆杉资源保存完好,分布面积及数量较大。山体形状以浑圆状为主,山势较低,海拔高度在 500—900 m 之间。保护区气候属于典型的温带大陆性气候类型,四季气温差异较大,变化显著,月平均气温范围为 1 月—27.8°C 到 7 月 19.4°C,无霜期短,雨季短,降水集中,降水高峰在 7—8 月。保护区内主要河流为穆棱河,发源于和平林场南端的窝集岭。保护区内野生动植物资源极其丰富,已记录的植物有 113 科 373 属 839 种,兽类有 6 目 14 科 42 种,森林植被类型以红豆杉、云杉(*Aalius trinervius*)、冷杉(*Abies fabri*)、白桦(*Betula platyphylla*)、紫椴(*Tilia amurensis*)为主要乔木为主的针阔混交林及阔叶混交林,保护区分布有主要动物包括:虎、豹、亚洲黑熊(*Ursus thibetanus*)、棕熊(*U. arctus*)梅花鹿(*Cervus nippon*)、马鹿(*C. elaphus*)、狍、野猪等<sup>[21]</sup>,特殊的自然环境和丰富的森林植被为众多的野生动物的生存和繁衍提供了良好的条件。

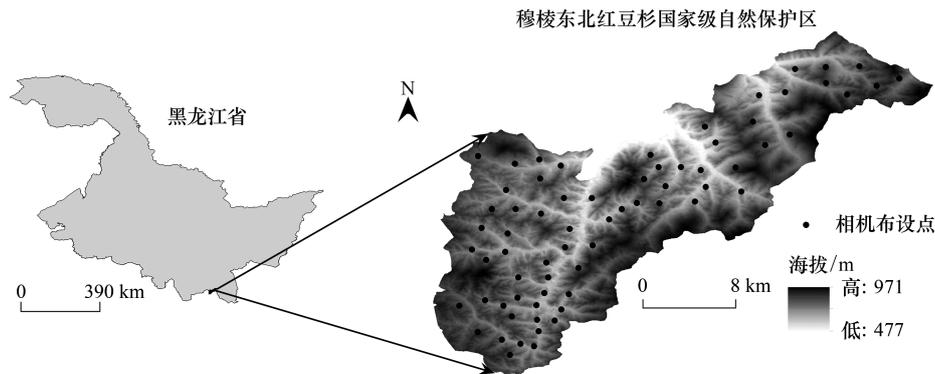


图 1 黑龙江穆棱东北红豆杉国家级自然保护区远红外相机监测示意图

Fig.1 Map of camera trapping locations in Heilongjiang Muling Japanese Yew National Nature Reserve

## 2 研究方法

### 2.1 相机布设及数据回收

相机监测时间从 2018 年 11 月到 2021 年 7 月。利用 3 km×3 km 的网格对保护区全域布设红外相机,共布设红外相机 68 台。通过 ArcGIS 10.6 对保护区全域进行网格区划及预设相机位点,相机安装在各网格中心点周围 20 m 区域的适宜位置(人为干扰少、生境条件好、野生动物痕迹多样的兽径、水源地等),相邻 2 台相机之间的距离至少 500 m<sup>[22]</sup>。相机安装过程中尽量减少人为因素对布设地点选择的影响,为确保记录的动物在自然状态下活动,不投放任何诱饵,相机布设时注意隐蔽和伪装,根据地形调节相机使镜头基本与地面平行,相机距离地面的高度为 0.5 m 左右。红外相机的参数设置为照片+视频模式、间隔 1 min、3 张连拍、灵敏度中等。相机固定后,清除相机前的树枝和杂草,避免错误触发。选择时间周期为每 6 个月进行一次相机检查,更换相机电池和储存内存(SD)卡。布设相机的同时记录每个相机位点的全球定位系统(GPS)信息和周边的环境信息<sup>[23]</sup>。

### 2.2 数据统计

#### 2.2.1 活动节律重叠分析

红外相机照片回收后,对于每条相机记录,统计物种种类、名称、数量、性别、独立探测首张、干扰类型等信息并进行汇总整理。为避免过高估计物种探测率,将单位时间 30 min 内同一相机位点中含同种个体的相邻有效照片记为一张独立有效照片<sup>[9,16,19]</sup>。将每个目标物种的独立探测事件作为潜在的连续循环时间分布的随机样本,即在一天中的任何特定时间间隔内拍摄照片的概率<sup>[24]</sup>。对每个物种进行了赫尔曼斯-拉森测试

(Hermans-Rasson), 以评估其在昼夜周期中是否表现出随机活动模式<sup>[25]</sup>。

本次采用核密度估计方法分析的日活动节律重叠模式<sup>[22]</sup>。因穆棱地区气候条件及研究需要, 相机数据分析在全年和季节性两个水平上进行。本研究将 1 年划分为冷季(积雪覆盖期)(11 月—4 月, 平均气温为 $-7.23^{\circ}\text{C}$ )和暖季(青草期)(5 月—10 月, 平均气温为 $16.46^{\circ}\text{C}$ )。使用 R<sup>[26]</sup> 中的 overlap 包<sup>[27]</sup> 绘制物种核密度曲线图, 并计算重叠指数。在数据处理中, 当用于成对比较的两个样本量都 $\geq 75$  时, 计算选用 Delta4 值; 当至少一个物种的样本量 $< 75$  时, 则计算选用 Delta1 值<sup>[16]</sup>。此外, 本研究还对 2 个物种活动的时间重叠程度检修了划分, 当  $\text{Delta} > 0.75$  时为“高度重叠”,  $0.50 < \text{Delta} < 0.75$  时为“中度重叠”,  $\text{Delta} < 0.50$  时为“低度重叠”<sup>[4]</sup>。重叠系数 95% 置信区间(以下简称 95% CI) 采用 10,000 个活动模式的引导重采样计算<sup>[16]</sup>。在软件包 activity<sup>[28]</sup> 中利用对比循环分布函数(CompareCkern function) 检验野猪和狍的日活动模式是否有差异, 并将引导迭代的次数设置为 10000 次<sup>[16, 25]</sup>。

### 2.2.2 昼夜时间段选择分析

为了评估每个物种对昼夜时间段的选择强度, 将一昼夜划分为四个时间段: 白天, 定义为日出后 1 h 至日落前 1 h; 夜晚, 日落后 1 h 至日出前 1 h; 黎明, 日出前 1 h 至日出后 1 h; 黄昏, 日落前 1 h 至日落后 1 h<sup>[4]</sup>。日出日落的时间被定义为每月平均日出日落时间<sup>[29]</sup>。利用 Jacobs 对伊夫列夫选择指数(Ivlev selectivity index) 进行改编后的雅各布斯选择指数(Jacobs selectivity index) 来评估日周期中物种对每个时期的选择(简称 JSI)<sup>[30]</sup>。使用引导重采样(10000 次重复)<sup>[31]</sup>, 并重新计算每个引导样本的 JSI, 确定了每个时期物种的平均 JSI 指数和 95% CI。当 JSI 的 95% CI 为正(或负) 并且不包含零时, 即物种对该时间段为积极(或消极) 选择。

### 2.2.3 月光周期分析

根据月亮的周期变化并参考以往的研究, 将阴历的初一至三十分为 5 个时期, 即新月期(初一至初七)、上弦月期(初八至十一)、满月期(十二至十九)、下弦月期(二十至二十三)和残月期(二十四至三十)<sup>[32]</sup>, 根据每个月周期的记录, 采用克鲁斯卡尔-沃利斯检验(Kruskal-Wallis 检验) 分析野猪和狍在各月光周期的活动是否有差异, 若存在差异, 再用曼-惠特尼秩和检验(Mann-Whitney U 检验) 具体比较哪两个组份间有差异, 分析在 R<sup>[26]</sup> 中进行。

## 3 结果

相机监测历时 2 年, 共计 29240 个照相日, 共拍摄到有效独立照片 2914 张。有蹄类物种中, 马鹿记录到 7 次, 梅花鹿记录到 13 次, 狍和野猪总共记录到独立有效次数 1751 次, 其中野猪 375 次(暖季 51 次, 冷季 324 次), 狍 1377 次(暖季 792 次, 冷季 585 次)。有研究表明每个物种在每个季节或全年只需要 30—100 个独立有效次数足以评估日活动节律<sup>[33]</sup>, 所以本次研究只考虑了野猪和狍进行活动节律的分析。

### 3.1 狍和野猪活动节律的时间分化

根据 Hermans-Rasson 测试, 两个物种的活动节律与随机活动节律差异显著( $R = 166.39-179.04$ ,  $P = 0.001$ )。日活动节律差异比较结果表明, 狍在全年或不同季节, 其昼夜活动均近似“M”形, 呈明显的“双峰型”(图 2)。狍在全年和冷季对黎明、白天、黄昏的选择差异不大( $0.13 < \text{JSI} < 0.29$ ), 但对黎明和黄昏两个时间段的选择性更高。在暖季狍更喜欢在黎明和白天活动( $\text{JSI}_{\text{dawn}} = 0.32$ ;  $\text{JSI}_{\text{day}} = 0.33$ ), 并且选择指数相较于冷季更高(表 1)。野猪的活动模式表现出明显的可塑性, 在全年和冷季, 野猪的活动节律相似, 为“单峰型”(图 2), 黎明活动较少( $-0.59 < \text{JSI}_{\text{dawn}} < -0.93$ ), 其活动主要集中在白天和黄昏时段( $\text{JSI} > 0.3$ , 表 1), 而在暖季, 野猪的活动呈“双峰型”(图 2), 更喜欢在白天活动( $\text{JSI}_{\text{day}} = 0.86$ , 表 1)。研究表明, 野猪和狍活动在全年或季节选择夜晚较少( $\text{JSI}_{\text{night}} < 0$ ), 其中野猪尤为明显( $\text{JSI}_{\text{night}} < -0.63$ ), 并且野猪对黎明的选择也很少, 而狍在夜间活动的频率比野猪的高, 对活动时间段的选择宽度更广。

分析结果表明, 狍和野猪在全年或不同季节其时间重叠程度都较高( $\text{Dhat} > 0.59$ ), 在暖季( $\text{Dhat} = 0.65$ ,  $0.55-0.75$ ) 的重叠系数比冷季( $\text{Dhat} = 0.61$ ,  $0.55-0.66$ ) 高。但利用 CompareCkern function 的测试结果表明,

野猪和狍的日活动模式存在显著的差异 ( $P < 0.001$ ) (表 2)。

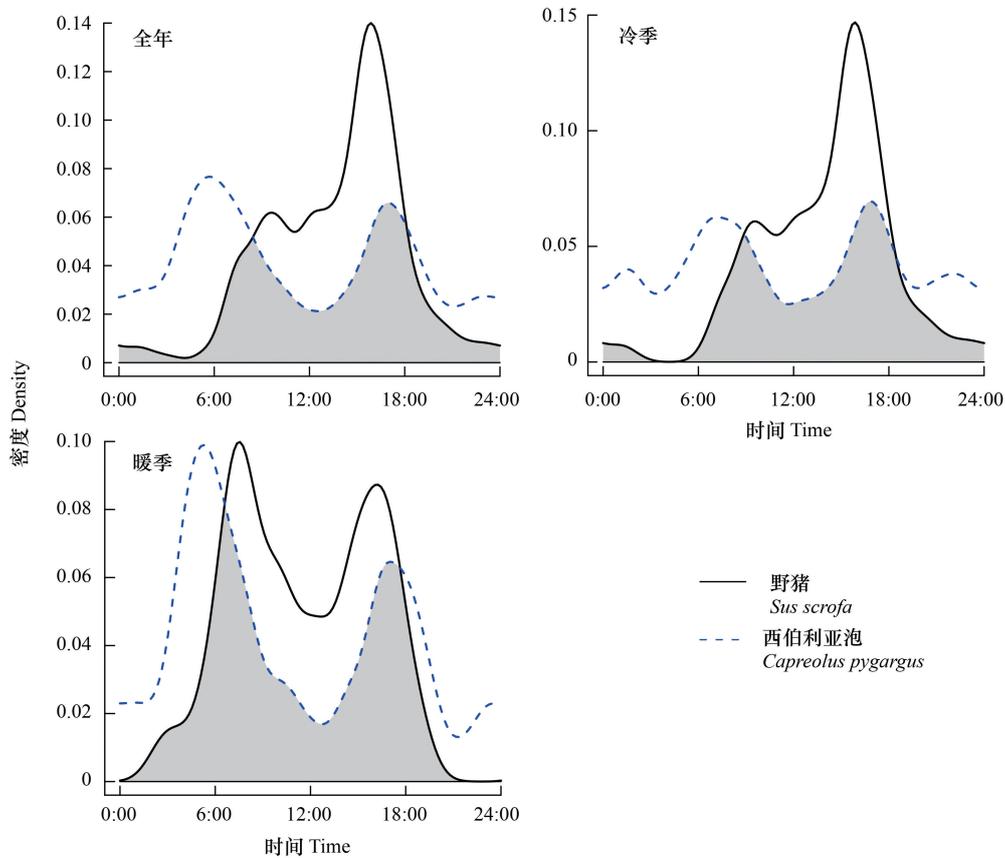


图 2 全年和不同季节的野猪和狍的日活动节律

Fig.2 Overlap degree of activity rhythms between the wild boar and roe deer over the year and in different seasons

表 1 一天中不同时间段(夜晚、黎明、白天、黄昏)雅各布斯选择性指数(JSI)的均值

Table 1 Mean Jacobs Selectivity Index (JSI) and 95% confidence intervals, for each of the defined periods of the diel cycle: night, dawn, day, and dusk

物种 Species	季节 Season	JSI(夜晚) JSI <sub>night</sub>	JSI(黎明) JSI <sub>dawn</sub>	JSI(白天) JSI <sub>day</sub>	JSI(黄昏) JSI <sub>dusk</sub>
狍 <i>Capreolus pygargus</i>	全年	-0.33[-0.38;-0.28] *	0.28[0.21;0.35] *	0.13[0.08;0.19] *	0.17[0.08;0.24] *
	冷季	-0.06[-0.14;0.03]	0.23[0.10;0.33] *	-0.16[-0.24;0.08]	0.29[0.17;0.39] *
	暖季	-0.55[-0.61;-0.49] *	0.32[0.22;0.40] *	0.33[0.27;0.40] *	0.05[-0.08;0.16]
野猪 <i>Sus scrofa</i>	全年	-0.63[-0.71;-0.54] *	-0.89[-1.00;-0.74] *	0.38[0.29;0.47] *	0.55[0.45;0.63] *
	冷季	-0.59[-0.68;-0.49] *	-0.93[-1.00;-0.81] *	0.30[0.20;0.40] *	0.60[0.52;0.67] *
	暖季	-0.10[-0.20;0.03]	-0.64[-1.00;-0.19] *	0.86[0.70;0.97] *	-0.38[-1.00;0.09]

\* 表示  $P < 0.05$  差异显著

表 2 野猪和狍在不同时期下的活动节律的重叠系数、95%的置信区间和 P 值

Table 2 Coefficients, 95% confidence intervals (CIs) and P value of activity overlap degree between the wild boar and roe deer

时期 Period	重叠系数 Overlap Coefficient	95%置信区间 95% CI	P
全年 Year	0.59	0.55—0.64	<0.001
冷季 Cold months	0.61	0.55—0.66	<0.001
暖季 Warm months	0.65	0.55—0.75	<0.001

P 值是检验两个物种的分布是否来自同一分布

### 3.2 月光周期分化

利用 Kruskal-Wallis 检验分析结果表明,狍的活动与月光周期差异显著( $P < 0.05$ ),野猪的活动与月相相关性较弱( $P > 0.05$ )。采用曼-惠特尼秩和检验(Mann-Whitney U 检验)进行两两组别比较(表 3),结果表明狍在满月期与下弦月期的活动差异显著( $P < 0.05$ ),在满月期活动更频繁(中位数为 1),在下弦月期活动频次最低(中位数为 0)(图 3)。

## 4 讨论

动物的活动模式依赖于内在固定节律,这种节律受生物钟的调节,但也受到外在因素的调节,如环境因子(月相、气候条件、食物、水资源的可获得性),生物因子(捕食者的存在、人类活动)<sup>[8,16,34-36]</sup>。研究发现,狍和野猪的活动模式在小规模的时间段选择上存在差异,从而使同域分布的物种减少竞争以实现共存。狍在全年和冷季为双峰型,对晨昏的选择指数很高,而野猪则为单峰型,活动主要集中在白天和黄昏。但在暖季狍更喜欢在黎明和白天活动,而野猪则在白天有两个活动高峰期。研究认为不同季节对时间段的选择不同,可能与全年的季节温度和明暗周期有关<sup>[37]</sup>。在冷季日照时间更短,所以野猪和狍的活动时间更长,持续到黄昏时段。Zanni 等的研究证明夏季的高温会驱使动物向凉爽的夜晚或晨昏活动<sup>[9]</sup>,但在本研究中,野猪和狍的活动反而在黄昏减少,而更多的选择在白天活动,这是因为本研究地区冷暖季温差大,暖季的平均气温也只有 16.46℃,所以也许对狍和野猪来说,这样的温度更适合活动。Liu 等对吉林东北虎保护区内捕食者与猎物的日活动节律的研究也发现野猪在各季节的活动都集中在黄昏,但在夏秋季白天的活动增加了<sup>[38]</sup>,这与本研究结果相一致。

表 3 曼-惠特尼秩和检验(Mann-Whitney U 检验)进行两两组别的比较结果展示

Table 3 Comparison results of pairwise groups were presented by Mann-Whitney U test

分组 Groups	W	P
下弦月期-新月期 Waning moon-new moon	1391.5	0.648
下弦月期-上弦月期 Waning moon-waxing moon	1434.5	0.818
下弦月期-满月期 Waning moon-full moon	1159.5	0.021*
下弦月期-残月期 Waning moon-crescent moon	1310.0	0.245
新月期-上弦月期 New moon-waxing moon	1737.0	1.00
新月期-满月期 New moon-full moon	1444.0	0.856
新月期-残月期 New moon-crescent moon	1619.0	1.000
上弦月期-满月期 Waxing moon-full moon	1381.0	0.648
上弦月期-残月期 Waxing moon-crescent moon	1552.5	1.000
满月期-残月期 Full moon-crescent moon	1865.5	1.000

\* 表示  $P < 0.05$  差异显著

在本研究中,野猪的活动模式表现出明显的可塑性。野猪在全年和冷季的活动模式都为单峰型,而在暖季则为双峰型,有两个高峰期,这与 Zanni 等和李琦的研究结果相似<sup>[9,39]</sup>。Monterroso 的研究结果表明,尽管动物在夜晚或白天活动的内源性调控机制上存在一定的局限性,但它们可以在局部范围内调整生存策略以响应环境的变化,这可以使它们的觅食效率最大化,降低它们遭遇竞争者的几率<sup>[4]</sup>。在时间维度上,野猪在暖季的双峰活动模式可以提供足够的可塑性来调整物种的活动模式以适应当地环境条件,从而提高其适应性和

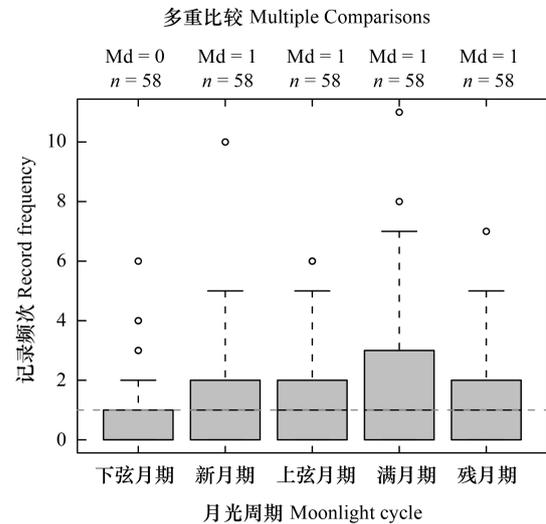


图 3 狍在不同月光周期下的多重比较结果(Md 代表中位数)

Fig.3 Multiple comparison results of roe deer under different moonlight cycles (Md is median)

减少竞争。

本研究发现野猪和狍在夜间活动的频率较低,这可能是由于捕食者的存在。Mori 等的研究发现当狍作为研究地数量丰富的猎物时,它的活动偏向于黎明和黄昏,但在一些没有捕食者或数量较少的地区,狍在晚上也会有较高的活动<sup>[8]</sup>,这可能是狍为了通过在夜晚避免与捕食者相遇的一种生存策略。大型哺乳动物为了能量需求和相关的觅食保证其自身的生存繁衍,在白天和夜晚都有活动,而一些中小型食肉动物主要为夜行性,这会增大幼崽被捕食的风险<sup>[18]</sup>。在穆棱东北红豆杉保护区拥有一定数量的虎、豹和豹猫(*Prionailurus bengalensis*)<sup>[21]</sup>,这些捕食动物可能会减少狍和野猪的夜间活动频率,以应对被捕食的风险。在本研究中还发现野猪相较于狍对黎明的时间段选择更少,这是因为野猪会捕食刚出生几周的小型哺乳动物和幼崽<sup>[9]</sup>,对狍的生存存在一定的威胁,所以狍对时间段的选择宽度更广,以避免与野猪相遇的几率。李琦对 4 种有蹄类的种群密度和活动节律的研究结果也发现捕食关系是影响狍活动节律的因素之一<sup>[39]</sup>。

当两种或两种以上的物种共享的资源有限时,通常会发生种间竞争,这会对物种的生理、生长和存活带来负面的影响<sup>[16]</sup>。本研究结果发现野猪和狍活动在时间上存在中等程度重叠,在暖季的重叠程度最高,不同季节食物资源可获得性的变化可能导致物种的竞争程度不一样。张萍对穆棱冬季野猪食物物种多样性指数及生态位宽度的研究发现,穆棱地区冬季食物营养质量相对较差,物种可能存在资源的竞争<sup>[12]</sup>。另外,由于野猪破坏性的采食方式(破坏植物的根),物种之间也存在干扰性竞争<sup>[9]</sup>。冯源和钟林强对穆棱林区有蹄类的食性和营养生态位做了研究,结果发现,在食物资源匮乏的冬季,二者尽管在采食占比和营养选择上存在差异,但食物生态位重叠程度较高<sup>[10,11]</sup>。在冷季,野猪和狍为了减少资源和干扰性竞争,它们也许存在时间生态位的分离。但食物往往呈现季节性的变化,在夏秋季食物资源丰富<sup>[34]</sup>。并且有研究表明,大小相似的捕食者在捕食猎物时,会选择数量最多、大小合适的猎物,而不考虑与竞争对手的活动重叠<sup>[14]</sup>,即干扰性竞争的影响程度没有资源竞争的程度大。所以在食物资源更丰富的暖季,野猪和狍的重叠程度比冷季高。另外,温度的影响也可能导致动物在暖季重叠程度最高,因为高温会驱使动物向凉爽的时间段或地区活动<sup>[40]</sup>。Liu 等的研究发现日平均温度对狍与野猪的重叠指数有积极影响,这可能是因为高温会增加动物的新陈代谢,从而增加觅食需求以满足自身的生长<sup>[38]</sup>。

月光周期会影响大量夜行性哺乳动物的行为,狍在不同月光周期的出现频次存在显著差异,在满月期活动次数最多,下弦月期狍活动次数最少,而野猪在各月光周期的差异并不明显。Prugh 发现一些夜行性哺乳动物的活动在响应月周期变化时受多种因素的影响,如营养级、感官系统、栖息地覆盖度等<sup>[19]</sup>。通常认为月光会增加捕食者发现猎物的能力,从而增加被捕食的风险,导致猎物在更明亮的夜晚活动减少<sup>[41]</sup>,正如 Viviano 等和 Mori 的研究结果,捕食者一般会选择在满月期活动,可以提高捕食效率,而猎物会避开满月期,选择在较黑暗的夜晚活动<sup>[16,20]</sup>,这与本研究结果相反。Prugh 的视觉效应假说认为在月光更明亮的夜晚,夜行性哺乳动物虽能察觉到猎物,但同时猎物也更能发现捕食者,利用视觉觅食的猎物可能在月光下提高了觅食效率<sup>[19]</sup>。最优觅食理论预测,动物会在觅食中获得的最大化收益和相关的捕食风险之间进行权衡<sup>[42]</sup>。所以,即使有被捕食风险,动物也会更加愿意在明亮的夜晚活动<sup>[19]</sup>。在 Bhatt 等的研究中,大型和小型猎物在满月期被探测到的次数更多,这表明月光可以提高它们发现和躲避捕食者的视觉效率<sup>[18]</sup>。在本研究中狍在满月期被探测到的次数更多,使它更易发现捕食者并提高觅食效率,这与 Prugh 的视觉效应假说结果相一致<sup>[19]</sup>。

## 5 结论

利用远红外相机对穆棱东北红豆杉国家级自然保护区同域分布的野猪和狍的监测发现,不同季节的野猪和狍的活动模式存在差异,在全年和冷季狍为双峰活动模式,而野猪为单峰活动模式,但在暖季二者的活动模式都为双峰活动模式,野猪活动模式的可塑性提高了其环境适应性和减少种间竞争。同时狍和野猪在对时间段的选择上存在一定差异,这使得它们在互不干扰的情况下最大限度的获取资源。穆棱东北红豆杉国家级自然保护区内的狍和野猪在时间生态位上的分化对促进二者相互适应和长期共存发挥重要作用。本文只研究

了野猪和狍在时间上的重叠,但空间分离以及更小规模的时空分离对同域分布物种的共存至关重要,未来可开展相关研究,为制定更详尽的保护策略提供数据支持。

#### 参考文献(References):

- [ 1 ] 王铎,郎建民,潘海峰,姜广顺. 吉林珲春保护区哺乳动物种间冷暖季空间共存关系的研究. 野生动物学报, 2019, 40(3): 529-536.
- [ 2 ] Petroelje T R, Kautz T M, Beyer D E, Belant J L. Interference competition between wolves and coyotes during variable prey abundance. *Ecology and Evolution*, 2021, 11(3): 1413-1431.
- [ 3 ] 邹启先,彭彩淳,杨雄威,李光容,穆浪,栗海军. 两种同域分布鹿科动物的共存时空格局. 野生动物学报, 2021, 42(1): 5-13.
- [ 4 ] Monterroso P, Alves P C, Ferreras P. Plasticity in circadian activity patterns of mesocarnivores in Southwestern Europe: implications for species coexistence. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2014, 68(9): 1403-1417.
- [ 5 ] Pianka E R. Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1974, 71(5): 2141-2145.
- [ 6 ] Estevo C A, Nagy-Reis M B, Nichols J D. When habitat matters: habitat preferences can modulate co-occurrence patterns of similar sympatric species. *PLoS One*, 2017, 12(7): e0179489.
- [ 7 ] Paül M J, Layna J F, Monterroso P, Álvares F. Resource partitioning of sympatric african wolves (*Canis lupaster*) and side-striped jackals (*Canis adustus*) in an arid environment from West Africa. *Diversity*, 2020, 12(12): 477.
- [ 8 ] Mori E, Bagnato S, Serroni P, Sangiuliano A, Rotondaro F, Marchianò V, Cascini V, Poerio L, Ferretti F. Spatiotemporal mechanisms of coexistence in an European mammal community in a protected area of southern Italy. *Journal of Zoology*, 2020, 310(3): 232-245.
- [ 9 ] Zanni M, Brivio F, Grignolio S, Apollonio M. Estimation of spatial and temporal overlap in three ungulate species in a Mediterranean environment. *Mammal Research*, 2021, 66(1): 149-162.
- [ 10 ] 冯源. 黑龙江穆稜林区东北马鹿(*Cervus elaphus xanthopygus*)冬季营养策略研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2017.
- [ 11 ] 钟林强. 同域分布马鹿与梅花鹿采食和营养策略及采食生境评价[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2020.
- [ 12 ] 张萍. 长白山北部林区冬季野猪(*Sus scrofa*)营养适应策略[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2018.
- [ 13 ] 马世来, 理查德·何里来. 自动感应照像系统在野生动物调查中的应用. *动物学研究*, 1996, 17(4): 360-360, 370-370.
- [ 14 ] Botts R T, Eppert A A, Wiegman T J, Rodriguez A, Blankenship S R, Asselin E M, Garley W M, Wagner A P, Ullrich S E, Allen G R, Mooring M S. Circadian activity patterns of mammalian predators and prey in Costa Rica. *Journal of Mammalogy*, 2020, 101(5): 1313-1331.
- [ 15 ] Vilella M, Ferrandiz-Rovira M, Sayol F. Coexistence of predators in time: effects of season and prey availability on species activity within a Mediterranean carnivore guild. *Ecology and Evolution*, 2020, 10(20): 11408-11422.
- [ 16 ] Viviano A, Mori E, Fattorini N, Mazza G, Lazzeri L, Panichi A, Strianese L, Mohamed W F. Spatiotemporal overlap between the European brown Hare and its potential predators and competitors. *Animals*, 2021, 11(2): 562.
- [ 17 ] Rossa M, Lovari S, Ferretti F. Spatiotemporal patterns of wolf, mesocarnivores and prey in a Mediterranean area. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2021, 75(2): 32.
- [ 18 ] Bhatt U, Adhikari B S, Habib B, Lyngdoh S. Temporal interactions and moon illumination effect on mammals in a tropical semievergreen forest of Manas National Park, Assam, India. *Biotropica*, 2021, 53(3): 831-845.
- [ 19 ] Prugh L R, Golden C D. Does moonlight increase predation risk? Meta-analysis reveals divergent responses of nocturnal mammals to lunar cycles. *Journal of Animal Ecology*, 2014, 83(2): 504-514.
- [ 20 ] Mori E, Menchetti M. Living with roommates in a shared den: spatial and temporal segregation among semifossorial mammals. *Behavioural Processes*, 2019, 164: 48-53.
- [ 21 ] 牛莹莹, 张子栋, 刘艳华, 邱岩明, 王道辉, 周绍春. 黑龙江穆稜东北红豆杉自然保护区兽类多样性及东北虎猎物资源. 野生动物学报, 2021, 42(2): 355-362.
- [ 22 ] 李佳琦, 徐海根, 万雅琼, 孙佳欣, 李晟, 蔡蕾. 全国哺乳动物多样性观测网络(China BON-Mammals)建设进展. *生态与农村环境学报*, 2018, 34(1): 12-19.
- [ 23 ] 肖治术, 李欣海, 王学志, 周岐海, 权锐昌, 申小莉, 李晟. 探讨我国森林野生动物红外相机监测规范. *生物多样性*, 2014, 22(6): 704-711.
- [ 24 ] 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.
- [ 25 ] Havmøller R W, Jacobsen N S, Scharff N, Rovero F, Zimmermann F. Assessing the activity pattern overlap among leopards (*Panthera pardus*), potential prey and competitors in a complex landscape in Tanzania. *Journal of Zoology*, 2020, 311(3): 175-182.

- [26] The R Core Team. 2019. R: a language and environment for statistical computing. (2021-11-01) [2021-11-15]. [http://web.mit.edu/r\\_v3.4.1/fullrefman.pdf](http://web.mit.edu/r_v3.4.1/fullrefman.pdf).
- [27] Meredith M, Ridout M. *Overlap*: estimates of coefficient of overlapping for animal activity patterns. (2021-05-17) [2021-11-15]. <https://cran.r-project.org/web/packages/overlap/overlap.pdf>
- [28] Rowcliffe J M, Kays R, Kranstauber B, Carbone C, Jansen P A. Quantifying levels of animal activity using camera trap data. *Methods in Ecology and Evolution*, 2014, 5(11): 1170-1179.
- [29] 便民查询网. 黑龙江省日出日落时间表. (2020-12-30) [2021-11-15]. [https://richurimo.bmcx.com/heilongjiangsheng\\_\\_time\\_\\_2021\\_11\\_\\_richurimo/](https://richurimo.bmcx.com/heilongjiangsheng__time__2021_11__richurimo/).
- [30] Jacobs J. Quantitative measurement of food selection: a modification of the forage ratio and Ivlev's electivity index. *Oecologia*, 1974, 14(4): 413-417.
- [31] Manly B F J. *Randomization, Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology*. 3rd ed. New York: CRC Press, 2007: 1-45.
- [32] 史国强, 郭艳双, 罗玉梅, 巩振财, 张国利, 朴正吉, 王卓聪. 吉林长白山地区水獭春季岸上活动节律. *野生动物学报*, 2021, 42(3): 693-699.
- [33] Lashley M A, Cove M V, Chitwood M C, Penido G, Gardner B, DePerno C S, Moorman C E. Estimating wildlife activity curves: comparison of methods and sample size. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 4173.
- [34] 郭延蜀. 四川梅花鹿食性的研究. *四川师范学院学报(自然科学版)*, 2001, 22(2): 112-119.
- [35] Ochoa G V, Chou P P, Hall L K, Knight R N, Larsen R T, McMillan B R. Spatial and temporal interactions between top carnivores at water sources in two deserts of western North America. *Journal of Arid Environments*, 2021, 184: 104303.
- [36] Feng R N, Lü X Y, Xiao W H, Feng J W, Sun Y F, Guan Y, Feng L M, Smith J L D, Ge J P, Wang T M. Effects of free-ranging livestock on sympatric herbivores at fine spatiotemporal scales. *Landscape Ecology*, 2021, 36(5): 1441-1457.
- [37] Centore L, Ugarković D, Scaravelli D, Safner T, Pandurić K, Šprem N. Locomotor activity pattern of two recently introduced non-native ungulate species in a Mediterranean habitat. *Folia Zoologica*, 2018, 67(1): 17-24.
- [38] Liu S Y, Qi J Z, Gu J Y, Long Z X, Ma J Z, Jiang G S. What factors relate with the activity synchronization intensity among big cats and their ungulate prey in Northeast China? *Global Ecology and Conservation*, 2021, 32: e01899.
- [39] 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.
- [40] Brivio F, Zurrmühl M, Grignolio S, Von Hardenberg J, Apollonio M, Ciuti S. Forecasting the response to global warming in a heat-sensitive species. *Scientific Reports*, 2019, 9(1): 3048.
- [41] Kotler B P, Brown J S, Hasson O. Factors affecting gerbil foraging behavior and rates of owl predation. *Ecology*, 1991, 72(6): 2249-2260.
- [42] Charnov E L. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, 1976, 9(2): 129-136.