

DOI: 10.20103/j.stxb.202303030388

唐佳敏, 杨道德, 曹越, 李佳琦, 张志强. 基于红外相机技术的白鹇日活动节律分化研究——以都庞岭和大围山种群为例. 生态学报, 2024, 44(6): 2621-2631.

Tang J M, Yang D D, Cao Y, Li J Q, Zhang Z Q. Daily activity rhythm differentiation of Silver pheasant (*Lophura nycthemera*) by using infrared camera: studying Dupangling and Daweishan populations in Hunan Province, China. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(6): 2621-2631.

基于红外相机技术的白鹇日活动节律分化研究 ——以都庞岭和大围山种群为例

唐佳敏¹, 杨道德¹, 曹 越¹, 李佳琦², 张志强^{1,*}

1 中南林业科技大学野生动植物保护研究所, 长沙 410004

2 生态环境部南京环境科学研究所, 南京 210042

摘要: 种群行为分化是物种适应环境的基础, 而同一物种不同地理种群活动节律的分化是体现其生态适应的重要内容。不同地理种群活动节律的分化是由生态条件和种间竞争等因素引起的, 研究不同地理种群物种活动节律的分化, 有助于对种群的动态管理和保护。为研究同一物种在不同分布区域的年周期行为节律, 通过提取 2017 年 10 月至 2018 年 9 月在湖南都庞岭国家级自然保护区和湖南浏阳大围山省级自然保护区分别布设的 60 台红外相机中监测到的白鹇 (*Lophura nycthemera*) 种群数据, 利用核密度估计方法 (kernel Density Estimation) 和雅各布斯选择指数 (Jacobs Selection Index, JSI) 对白鹇的日活动节律和日活动时间选择进行了构建与对比, 同时采用皮尔逊相关系数 (Pearson correlation coefficient) 及 T 检验 (T-Test) 分析了两个异域分布的白鹇种群活动节律的分化趋势。结果表明: 都庞岭分布的白鹇在全年和冷季的日活动节律为单峰模式, 暖季为双峰模式; 大围山分布的白鹇在全年的日活动节律为连续多峰模式, 冷季和暖季为单峰模式。在活动时段的选择上, 都庞岭分布的白鹇在全年和暖季更偏好在上午 (JSI=0.479, JSI=0.461) 活动, 冷季更喜欢在中午 (JSI=0.593) 活动, 全年和不同季节对日落 ($-0.41 < JSI < 0$) 为消极选择; 而大围山分布的白鹇在全年和冷季偏好在下午 (JSI=0.454, JSI=0.673) 活动最多, 暖季在上午 (JSI=0.423) 活动最多, 同时对日落为正向选择 (JSI=0.082)。依据活动时间重叠系数, 都庞岭和大围山分布的白鹇在暖季的活动时间重叠系数最高 (Dhat=0.92); 依据活动频次相关性分析, 2 个地理种群在暖季的活动频次分化程度最高 (Cor=-0.92, $P < 0.01$)。综合分析表明, 气候适应, 回避人为干扰, 同域竞争者和捕食者压力等因素可能是引起白鹇不同地理种群的日活动节律分化的原因。本研究结果可为雉类日活动行为分化研究提供经验线索, 并为白鹇种群有效管理与栖息地保护提供理论支撑。

关键词: 白鹇; 日活动节律; 种群行为分化; 湖南都庞岭国家级自然保护区; 湖南浏阳大围山省级自然保护区

Daily activity rhythm differentiation of Silver pheasant (*Lophura nycthemera*) by using infrared camera: studying Dupangling and Daweishan populations in Hunan Province, China

TANG Jiamin¹, YANG Daode¹, CAO Yue¹, LI Jiaqi², ZHANG Zhiqiang^{1,*}

1 Institute of Wildlife Conservation, Central South University of Forestry Technology, Changsha 410004, China

2 Nanjing Institute of Environmental Sciences, Ministry of Ecology and Environment of the People's Republic of China, Nanjing 210042, China

Abstract: Population behavior differentiation is the basis for species to adapt to the environment, while the differentiation of geographic-based activity rhythms of various populations that belong to one species is an essential part of ecological adaptation. Such geographic-varied activity rhythms of species populations are mainly determined by the ecological

基金项目: 环保公益专项生物多样性观测子课题 (2017-HN-001); 国家自然科学基金青年项目 (31601869); 湖南省林业局 2023 年中央财政提前批林业改革发展资金项目 (2023-2130211-001)

收稿日期: 2023-03-03; **网络出版日期:** 2023-12-22

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: csfuzzq@126.com

conditions and interspecific competition. Thus, understanding the geographic-differentiated activity rhythm can contribute to the management and protection of populations in a dynamic manner. In order to study the annually behavioral patterns of different populations that dwell geographical differently, population data of Silver pheasant (*Lophura nycthemera*) was collected from sixty infrared cameras (from October 2017 to September 2018) were utilized in Hunan Dupangling National Nature Reserve and Hunan Liuyang Daweishan Provincial Nature Reserve, respectively. The kernel density estimation method and the Jacobs Selection Index (JSI) were adopted to construct and compare the daily activity rhythm and the daily time nodes for this species, while the differentiation trends of activity rhythm between the two populations were analyzed with Pearson correlation coefficient and T-test. The findings indicated a single-peak mode of the daily rhythm of silver pheasant in Dupangling all through the year and in cold season, and a dual-peak mode in the warm season. Notably, an obvious seasonal reversal was characterized with continuous multi-peak throughout the year, and a single-peak mode in both cold and warm seasons for Silver pheasant in Daweishan. In terms of time selection, Silver pheasants in Dupangling were more likely active in the morning through the whole year and the warm year ($JSI=0.497$, $JSI=0.461$), and tended to be more active at midday in the warm season ($JSI=0.593$). In addition, sunsets were negative choices throughout the year and different seasons ($JSI<0$) in this population. However, Silver pheasants in the Daweishan were more frequently active in afternoon all around the year and the cold year ($JSI=0.454$, $JSI=0.673$), and preferred to be active in the morning ($JSI=0.423$) in the warm season. While, sunsets were positive choices by these populations in the warm season ($JSI=0.082$). According to the activity time overlap coefficient, the results showed the overlap coefficient reached the highest degree ($Dhat=0.92$) between the two geographic populations of Silver pheasant in the warm season, in which the activity frequency of the two geographical populations was the most differentiated by activity frequency correlation analysis ($Cor=-0.92$, $P<0.01$). Comprehensive analysis suggested that the reasons for the activity rhythm differentiation of Silver pheasants were temperature adaptation, human interference avoidance, and abundance pressure of competitors and predators in Dupangling and Daweishan. The study provided both empirical clue for the future research that explores the daily activity rhythm differentiation of pheasants and theoretical support for the population management and habitat protection of silver pheasant.

Key Words: Silver pheasant (*Lophura nycthemera*); daily activity rhythm; population behavior differentiation; Hunan Dupangling National Nature Reserve; Hunan Liuyang Daweishan Provincial Nature Reserve

同一物种的不同地理种群对环境的适应机制一直是种群生态学研究的核心内容^[1-2]。由于地理环境差异,常导致种群间的行为节律产生分化,某些行为节律在长期的适应进化过程中具有较强的可塑性,是物种对于环境要素差异的积极响应^[3-4]。不同地理种群的行为节律分化需要种群至少在时间、空间或行为类型上产生分化^[3-8]。已有研究表明,动物在不同季节或一天内不同时间段的活动节律可适应气候变化、种间竞争与捕食强度,是动物适应环境周期变化维持存活的基础^[9-11]。一些动物通过改变活动模式响应物候周期的变化,如季节性的气候变化,依其反应程度被划分为恒温动物和变温动物^[12]。其中,恒温动物随气温升高通常会减少觅食等活动频率,在舒适温度下增加活动强度^[13],如鸟类的日活动模式会显著地受到季节变化的影响^[14]。已有研究表明,雉类可通过空间或时间的利用分化来响应气候变化、种间竞争或捕食者压力^[15-19]。

在全球范围内,中国雉类物种多样性位居世界前列,且特有、珍稀、濒危的物种众多^[20-22]。雉类研究在我国鸟类学研究中一直处于重点研究领域^[22],从早期的传统分类学现已扩展到系统发育、繁殖生态、种群生态、行为生态、生物地理学、保护生物学等研究方向,相关研究成果有效地促进了我国雉类保护工作的开展^[23-26]。雉类属地栖性鸟类,大部分物种栖息于山地森林^[27],适宜采用红外相机陷阱法开展野外监测^[28-29]。随着红外相机监测技术的普及,关注雉类行为时间的研究逐渐增多^[18],雉类日活动节律已成为反映行为时间变化的一项重要指标^[30-31]。相关研究显示,在亚热带森林生态系统中,雉类的活动节律在地理分

布区间和日间均表现出了一定程度的差异性^[14, 28–29]。然而,目前的研究主要聚焦在同域分布的雉类行为节律的分化^[30–32],对同种雉类不同地理种群的行为节律分化鲜有报道。白鹇(*Lophura nycthemera*)为大型地栖性雉类,包含 16 个亚种,分布于中国南部各省、缅甸东部、泰国北部、越南等地;主要栖息于森林茂密、林下植物稀疏的常绿阔叶林和沟谷雨林^[27]。开展白鹇不同地理种群活动节律分化及其影响因素的研究,可为多型种雉类在时间生态位的行为可塑性潜在机制的探究提供线索,同时为促进白鹇等雉类种群动态管理和保护提供理论支撑。

1 研究区域

研究区域为湖南都庞岭国家级自然保护区(以下简称都庞岭保护区)和湖南浏阳大围山省级自然保护区(以下简称大围山保护区)。都庞岭保护区属南岭山系,位于广西桂林和湖南永州交界处(111°05′12″—111°23′50″ E;25°15′26″—25°36′39″ N,图 1),长约 75 km,宽 20 km,总面积 200.66 km²,分布有大面积结构完整的常绿阔叶林。保护区以保护中亚热带向南亚热带过渡地带最具典型和代表的植被类型及森林生态系统为主,人为干扰活动较低。山体呈东北—西南走向带状分布,平均海拔 1400 m 以上,主峰韭菜岭 2009 m,为五岭第二高峰。海拔 900 m 以上无霜期约 275 d,年平均气温 16 ℃,年降雨量 1500 mm 左右。现已记录维管束植物 214 科、861 属、1949 种,植物群落优势种中,除地带性的栲、槲栎外,有许多典型的南岭区系植物,如长苞铁杉(*Tsuga longibracteata*)、福建柏(*Fokienia hodginsii*)、长柄双花木(*Disanthus cercidifolium* var. *Longipes*)、大果马蹄荷(*Exbucklandia tonkinensis*)、假地枫皮(*Illicium jiadifengpi*)、观光木(*Tsoongiodendron odorum*)等^[33]。区内现已记录鸟类 21 科、174 种^[34],其中雉类有 5 种,如红腹锦鸡(*Chrysolophus pictus*)、白鹇、灰胸竹鸡(*Bambusicola thoracica*)、白颈长尾雉(*Syrnaticus ellioti*)和黄腹角雉(*Tragopan caboti*),雉类的捕食者记录有豹猫(*Prionailurus bengalensis*)、普通鵟(*Buteo japonicus*)、黄腹鼬(*Mustela kathiah*)、亚洲狗獾(*Meles leucurus*)等^[30]。

大围山保护区位于湖南省浏阳市东北部的湘东幕阜山—罗霄山脉接壤地带的北段,与江西省的铜鼓县交界(114°01′51″—114°12′52″ E;28°20′54″—28°28′47″ N,图 2),长约 12 km,宽 5 km,总面积 66.81 km²。山体近东西走向,平均海拔 1100 m 以上,海拔范围 300—1600 m 之间,主峰七星岭海拔 1607.8 m,誉为“湘东第一高峰”。区内年平均气温 14 ℃,年降雨量 1800—2000 mm,无霜期 243 d。保护区所在地于 1992 年建立了大围山国家森林公园,曾被评为“国家生态旅游示范区”,历年来具有较高的人为干扰活动。区内现已记录维管束植物有 245 科、900 属、1856 种,植被以常绿阔叶林、常绿落叶阔叶混交林、马尾松林、杉木林、灌木林和草甸为主。区内现已记录鸟类 46 科、147 种,其中雉类有 6 种,如白鹇、白颈长尾雉、勺鸡(*Pucrasia macrolopha*)、灰胸竹鸡、环颈雉(*Phasianus colchicus*)和红腹锦鸡,雉类的捕食者有豹猫、赤腹鹰(*Accipiter soloensis*)、凤头鹰(*Accipiter trivirgatus*)等^[21]。

2 研究方法

2.1 红外相机布设及数据回收

利用 1 km×1 km 的网格对都庞岭保护区及临近月岩

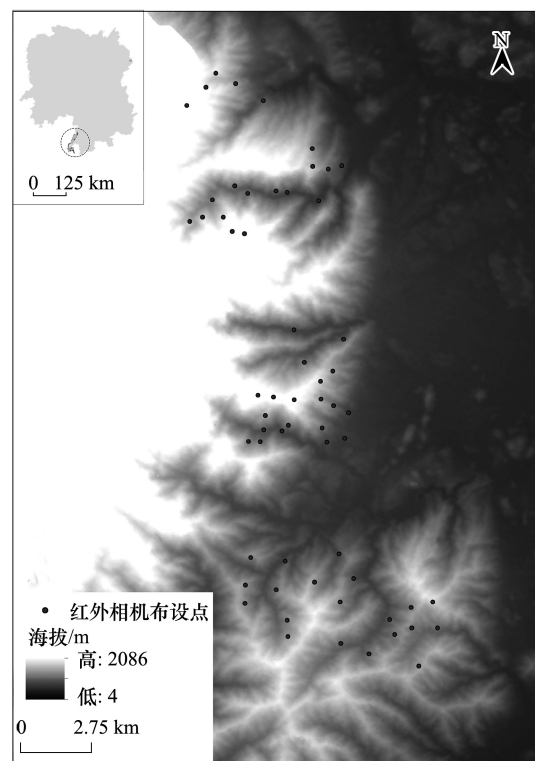


图 1 湖南都庞岭国家级自然保护区地理位置和红外相机监测点示意图

Fig.1 Map of geographical location and infrared camera monitoring points of Hunan Dupangling National Nature Reserve

国有林场(图1),大围山保护区及周边张坊镇(图2),分别布设红外相机60台^[20-21]。通过 ArcGIS 对研究区域进行网格区划及预设相机位点,相机安装时,相邻2台相机距离至少500 m,安装时尽量减少人为因素的影响,不投放任何诱饵,安装位置距离地面高度0.45—1.2 m之间,相机镜头基本与地面平行;红外相机参数设置为照片+视频模式,3张连拍,录像时长10 s,间隔1 s,灵敏度中等。每4个月进行一次相机检查,更换相机电池和储存卡。

红外相机监测时间:都庞岭保护区为2017年3月至2018年12月,大围山为2017年1月至2020年4月。根据研究需要以及活动节律分析的样本量(研究时间内物种记录数 ≥ 30)要求^[11],本文使用2017年10月—2018年9月红外相机野外监测数据作为研究样本。

2.2 数据统计与分析

2.2.1 活动节律重叠分析

红外相机回收后,利用 Bio-photoV2.1 整理储存卡,生成 CSV 表格。逐一鉴别照片和视频中的物种种类、数量、性别、独立探测首张等信息。将单位时间30 min内同一相机探测到同种个体的相邻照片记为一次独立探测事件^[15]。累计记录目标物种独立探测事件在相应的时间段内拍摄频次。对不同分布区域白鹇活动频次进行按月配对的 Wilcoxon 秩和检验,以评估两个分布区下的红外监测目标物种是否来源于同一分布^[35],以及分化的预测。

采用核密度估计方法(Kennel Density Estimation)分析日活动节律模式和评估日活动时间利用的重叠程度^[30]。因南岭地区和罗霄山地气候条件(年均温16—18.5℃)及研究的需要,相机数据在全年和季节两个水平上分析。本研究将1年划分为冷季(10月—翌年3月,月均温12.2℃)和暖季(4月—9月,月均温26.8℃)。使用 R 软件中的 overlap 包分析并绘制物种的核密度曲线图和重叠指数,当样本量均大于等于75时,重叠指数采用 Delta4 值^[13];由于执行单次的周期采样,重叠系数选用95%置信区间(95%CI)对原始样本数据进行9999次引导重采样(Bootstrap 函数)计算的 Delta4 值。本研究对两个不同分布区下物种的时间利用重叠程度进行了划分,当 $\Delta 4 > 0.9$ 时定义为“高度重叠”, $0.9 < \Delta 4 < 0.8$ 时为“中度重叠”, $\Delta 4 < 0.8$ 时为“低度重叠”。使用 R 软件中的 Activity 包函数 CompareCkern 检验白鹇2个地理种群的日活动模式的差异性,并将引导迭代的次数设置为1000次^[36]。

2.2.2 日活动时间段选择分析

为评估不同分布区的物种对日活动时间段的选择强度,将全天划分为6个时间段:夜晚(定义为日落后1 h至日出前1 h)、日出(日出前1 h至日出后1 h)、上午(日出后1 h至11:30;中午(11:30至14:30)、下午(14:30至日落前1 h)、日落(日落前1 h至日落后1 h)。日出日落的时间依据每月平均日出日落时间而定^[37]。

利用 Jacobs 改变的 Ivlev 选择性指数(Ivlev Selection Index)测量日周期中白鹇对各时段的选择性(简称 JSI)^[38],公式如下: $D_i = (r_i - p_i) / (r_i + p_i - 2r_i p_i)$ 。其中: D_i 为*i*时间段的 JSI,*i*代表6个时段内的某一段; r_i 为*i*时段内的活动频率; p_i 为*i*时段占全天总时长的比例。

使用引导重采样,9999次重复采样累计的均值以及95%CI,重新计算每个引导样本的 JSI 均值和95%CI

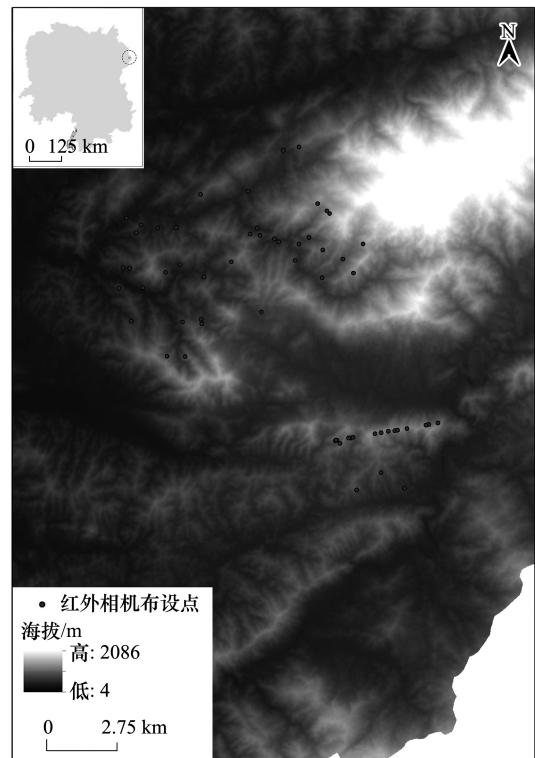


图2 湖南浏阳大围山省级自然保护区地理位置和红外相机监测点示意图

Fig.2 Map of geographical location and infrared camera monitoring points of Hunan Liuyang Daweishan Provincial Nature Reserve

下的范围。当 JSI 及 95%CI 均为正且不包含零时,即物种对该时间段为积极选择;反之,为消极选择。

2.2.3 活动节律分化趋势的一致性分析

本次采用皮尔逊相关性分析(Pearson correlation coefficient)检验物种在一年中逐月的活动频次变化趋势是否一致^[39],即都庞岭保护区和大围山保护区白鹇的日活动节律的总体相关程度。为检验地理种群间在不同的时间尺度内活动频次的差异,首先将全年、暖季、冷季白鹇活动频次数据使用 Shapiro-Wilk W 统计量进行正态性检验;再对于正态分布数据使用两个独立样本的 t 检验进行差异性检验,对于非正态分布的数据使用 U 检验进行差异性检验^[40]。

3 结果

2017 年 10 月至 2018 年 9 月,研究区域内红外相机工作共计 43800 个照相日,在都庞岭保护区拍摄到白鹇独立有效照片 198 张,其中冷季 61 张、暖季 137 张;在大围山保护区拍摄到 2548 张,其中冷季 1090 张、暖季 1458 张。根据 Wilcoxon 秩和检验结果表明,都庞岭保护区与大围山保护区红外相机监测的白鹇日活动节律数据样本并非来自于同一总体的分布($V=0, P<0.05$),意味着 2 个白鹇地理种群的日活动节律存在分化趋势。

3.1 白鹇的活动时间分化

都庞岭保护区白鹇全年和冷季的日活动模式相似,呈明显的单峰型(图 3)。白鹇在全年和冷季,对上午、中午和下午为积极选择($JSI>0$,表 1)。在全年,白鹇对上午($JSI_{\text{morning}}=0.479$)的选择性最高;而在冷季,白鹇对中午($JSI_{\text{midday}}=0.593$)的选择性最高。白鹇在暖季的活动节律呈双峰型,对上午($JSI_{\text{morning}}=0.461$)的选择性最高。白鹇在全年、冷季和暖季对日落和夜晚均表现为消极选择($JSI_{\text{sunset}}<0$,表 1)。

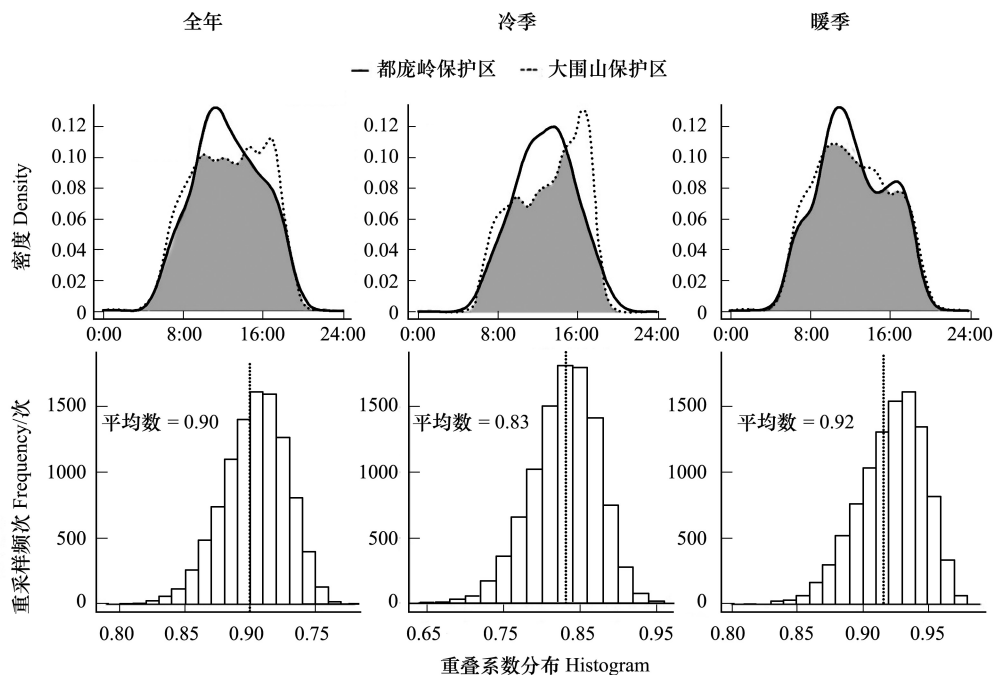


图 3 都庞岭保护区和大围山保护区的白鹇在不同时期的日活动节律和重叠系数的分布

Fig.3 The distribution of daily activity rhythm and overlap coefficients for Silver pheasants in Dupangling Nature Reserve and Daweishan Nature Reserve among different seasons

大围山保护区白鹇在全年的日活动节律呈连续峰型(图 3,表 1),其中白鹇对下午($JSI_{\text{afternoon}}=0.454$)的选择性最高,而对上午和中午白鹇的选择性差异不大($0.38<JSI<0.40$)。在冷季,白鹇的活动模式呈单峰型,对

下午($JSI_{\text{afternoon}} = 0.673$)的选择性最高;而在暖季,白鹇的活动模式呈单峰型,对上午($JSI_{\text{morning}} = 0.423$)的选择性最高。然而,与都庞岭保护种群不同的是,在暖季白鹇对日落表现为积极选择($JSI_{\text{sunset}} = 0.083$,表1)。

表1 都庞岭保护区和大围山保护区的白鹇在日间不同时间段的雅各布斯选择性指数(JSI)的均值

Table 1 Mean Jacobs Selectivity Index (JSI) and 95% confidence intervals of daily different time intervals for Silver pheasants in Dupanling Nature Reserve and Daweishan Nature Reserve among different seasons

地区 Regions	季节 Season	雅各布斯选择性指数(JSI)均值和95%置信区间 Mean Jacobs Selectivity Index (JSI) and 95% confidence intervals		
都庞岭保护区 Dupangling Nature Reserve	全年	JSI(夜晚) JSI_{night}	JSI(日出) JSI_{sunrise}	JSI(上午) JSI_{morning}
		-1.000	-0.129[-0.133; -0.127] *	0.479[0.477; 0.480] *
		JSI(中午) JSI_{midday}	JSI(下午) $JSI_{\text{afternoon}}$	JSI(日落) JSI_{sunset}
	冷季	0.468[0.467; 0.469] *	0.351[0.350; 0.353] *	-0.262[-0.264; -0.257] *
		JSI(夜晚) JSI_{night}	JSI(日出) JSI_{sunrise}	JSI(上午) JSI_{morning}
		-1.000	-0.129[-0.131; -0.122] *	0.445[0.443; 0.447] *
	暖季	JSI(中午) JSI_{midday}	JSI(下午) $JSI_{\text{afternoon}}$	JSI(日落) JSI_{sunset}
		0.593[0.592; 0.596] *	0.311[0.301; 0.314] *	-0.007[-0.014; -0.006] *
		JSI(夜晚) JSI_{night}	JSI(日出) JSI_{sunrise}	JSI(上午) JSI_{morning}
	全年	-1.000	-0.129[-0.134; -0.126] *	0.461[0.459; 0.462] *
		JSI(中午) JSI_{midday}	JSI(下午) $JSI_{\text{afternoon}}$	JSI(日落) JSI_{sunset}
		0.395[0.394; 0.397] *	0.322[0.320; 0.324] *	-0.409[-0.413; -0.406] *
大围山保护区 Daweishan Nature Reserve	全年	JSI(夜晚) JSI_{night}	JSI(日出) JSI_{sunrise}	JSI(上午) JSI_{morning}
		-0.984 ***	-0.066[-0.067; -0.065] *	0.386 ***
		JSI(中午) JSI_{midday}	JSI(下午) $JSI_{\text{afternoon}}$	JSI(日落) JSI_{sunset}
	冷季	0.399[0.398; 0.400] *	0.454 ***	-0.060[-0.061; -0.059] *
		JSI(夜晚) JSI_{night}	JSI(日出) JSI_{sunrise}	JSI(上午) JSI_{morning}
		-0.989 ***	-0.006[-0.007; -0.005] *	0.302 ***
	暖季	JSI(中午) JSI_{midday}	JSI(下午) $JSI_{\text{afternoon}}$	JSI(日落) JSI_{sunset}
		0.404 ***	0.673 ***	-0.318[-0.319; -0.317] *
		JSI(夜晚) JSI_{night}	JSI(日出) JSI_{sunrise}	JSI(上午) JSI_{morning}
	全年	-0.978 ***	-0.116[-0.117; -0.115] *	0.423 ***
		JSI(中午) JSI_{midday}	JSI(下午) $JSI_{\text{afternoon}}$	JSI(日落) JSI_{sunset}
		0.396[0.395; 0.397] *	0.201[0.200; 0.202] *	0.082[0.081; 0.083] *

***: $P < 0.001$ 差异极显著; *: $P < 0.05$ 差异显著

另据重叠指数测算表明(表2),都庞岭保护区和大围山保护区的白鹇在全年和暖季的活动时间重叠程度为“高度重叠”(Dhat>0.9),在暖季(Dhat=0.92,95% CI[0.90—1.00])的重叠系数最高,冷季的重叠程度为“中度重叠”(Dhat=0.83,95% CI[0.74—0.91])。

表2 都庞岭保护区和大围山保护区的白鹇在不同时期活动时间的重叠系数和95%的置信区间

Table 2 Overlap coefficients and 95% confidence intervals of activity time for Silver pheasants in Dupanling Nature Reserve and Daweishan Nature Reserve among different seasons

时期 Period	重叠系数 Overlap coefficient	95%置信区间 95%CI	P
全年 Year	0.90	0.87—0.96	$P < 0.05$
冷季 Cold months	0.83	0.74—0.91	$P < 0.01$
暖季 Warm months	0.92	0.90—1.00	$P > 0.05$

P值:检验两个分布区的白鹇样本数据是否来自同一总体

3.2 白鹇的活动频次分化

皮尔逊相关性分析结果表明(表3),都庞岭保护区白鹇与大围山保护区白鹇的活动频次在暖季呈极显著负相关($cor = -0.92, P < 0.01$),具体表现为都庞岭保护区白鹇的活动频次最高峰出现在7月和8月,而大围山

保护区白鹇的活动频次最高峰出现在4月(图4)。全年和冷季的活动频次的分化趋势不显著($\text{cor}<0.45, P>0.05$),2个地理种群活动频次最低峰分别出现在10月和11月(图4)。

另据3个时间尺度内白鹇活动频次数据的正态性检验结果,可知白鹇2个地理种群的活动频次数据均服从正态性分布($P>0.05$,表3),故采用 t 检验首先对都庞岭保护区白鹇种群不同时间尺度的活动频次差异检验结果表明(图5),白鹇在不同活动期呈现显著差异($P<0.05$),其中冷季和暖季差异极显著($P<0.01$);其次,大围山保护区的白鹇种群在不同时间尺度的活动频次差异均不显著($P>0.05$,图5);最终,白鹇2个地理种群间在不同时间尺度的活动频次差异均极显著($P<0.01$,表3)。

表3 都庞岭保护区与大围山保护区白鹇在不同时期的日活动节律分化趋势统计分析

Table 3 Statistical analysis of daily activity rhythm differentiation trends for Silver pheasants in Dupangling Nature Reserve and Daweishan Nature Reserve among different seasons

时期 Periods	相关系数 Correlation coefficient	<i>t</i> 检验 <i>t</i> test ^a		正态性检验 Normality test				<i>t</i> 检验 <i>t</i> test ^b	
		<i>t</i>	<i>P</i>	都庞岭种群 Dupangling population		大围山种群 Daweishan population		<i>t</i>	<i>P</i>
				W 值 ^c W value	<i>P</i>	W 值 W value	<i>P</i>		
全年 Year	0.41	1.41	<i>P</i> >0.05	0.959	0.767	0.916	0.251	-11.329	<i>P</i> <0.01
冷季 Cold months	0.28	0.59	<i>P</i> >0.05	0.823	0.094	0.948	0.726	-15.974	<i>P</i> <0.01
暖季 Warm months	-0.92	-4.76	<i>P</i> <0.01	0.864	0.204	0.886	0.300	-6.337	<i>P</i> <0.01

a: t 检验针对两个分布区白鹇的活动模式相关程度的检验;b: t 检验针对两个分布区白鹇的日活动频次的差异检验;c: W 值为 Wilcoxon rank sum test 正态性检验中的秩和值

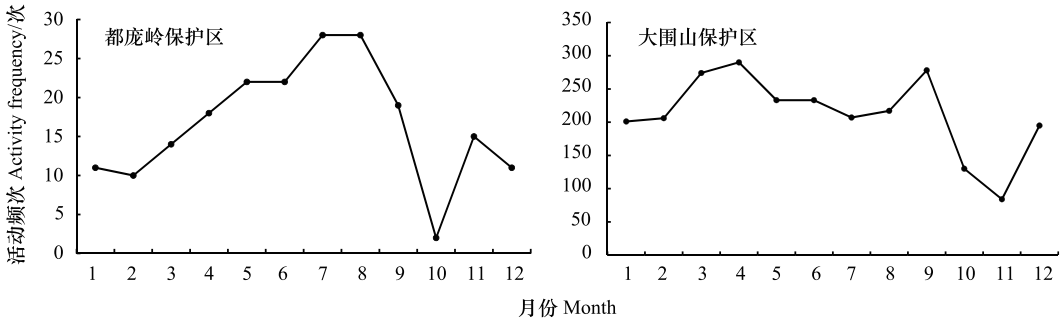


图4 都庞岭保护区和大围山保护区白鹇的月活动频次

Fig.4 Monthly activity frequency of Silver pheasants in Dupangling Nature Reserve and Daweishan Nature Reserve

4 讨论

4.1 白鹇季节性日活动节律的重叠与分化

动物行为的季节性变化是动物在生长、生理和生存调节的关键因素之一^[41]。分布在两个或两个以上分布区域的同一物种在响应内在节律调节时,通常会出现一致的行为表现,这会对物种的生理、生长和存活带来正面的引导^[42]。本研究发现都庞岭和大围山分布的白鹇在活动时间的选择上存在较高程度重叠,暖季活动的时间重叠为高度重叠,冷季为中度重叠。此种异域分布的同一物种季节性日活动节律的重叠现象,与同域分布多种雉类的季节性日活动节律重叠分析结果相似。如曹越^[20]对都庞岭保护区白鹇与红腹锦鸡、灰胸竹鸡和白颈长尾雉活动重叠程度的研究表明,白鹇与部分雉类的活动重叠程度在暖季较高,分别为白颈长尾雉($\text{Dhat}=0.899$)、红腹锦鸡($\text{Dhat}=0.903$),而冷季时活动重叠程度偏低,分别为白颈长尾雉($\text{Dhat}=0.527$)、红腹锦鸡($\text{Dhat}=0.809$)。

根据温度-能量假说,暖季高温会增加动物的新陈代谢,从而增加觅食频率^[42]。动物在繁殖期寻找配偶、

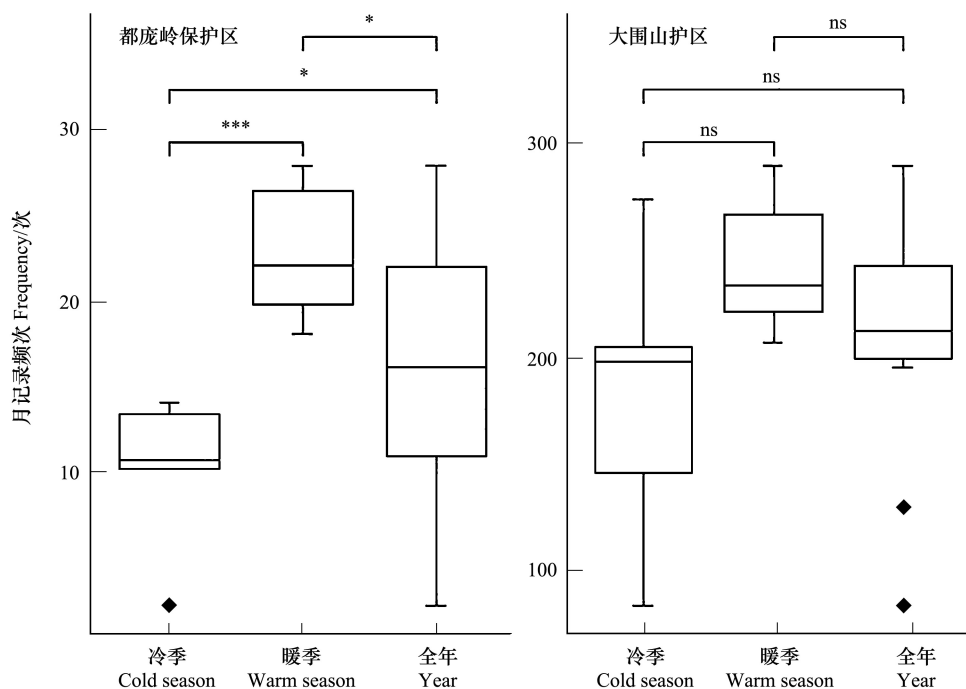


图5 都庞岭保护区和大围山保护区的白鹇在不同时期的活动频次差异性比较

Fig.5 Comparison of the variability of activity frequency for Silver pheasants in Dupangling Nature Reserve and Daweishan Nature Reserve among different seasons

营巢、育雏等繁殖活动易表现出多次日活动高峰^[8, 27],如海南的白鹇种群日活动高峰的数量在暖季增加,而其在冷季选择下午和中午的研究结果也与本研究相似^[29]。然而,都庞岭和大围山分布的白鹇种群日活动模式在特定时间段的选择上存在差异,都庞岭种群在全年和冷季的日活动模式呈单峰型,峰值分别出现在中午和下午;暖季呈双峰型,最高峰值出现在中午。大围山种群在全年的日活动模式呈连续多峰型,最高峰值出现在下午;冷季和暖季呈单峰型,峰值分别出现在下午和中午。可见,在暖季两地种群日活动高峰时段相似;而在全年和冷季都庞岭种群日活动高峰时段稍早于大围山种群,大围山种群则在全年日间呈现多个活动高峰。

4.2 白鹇不同地理种群日活动节律分化的影响因素

动物行为是动物与环境互相作用的结果。动物活动模式不仅受外在因素的调节,如环境因子(气候、食物)、生物因子(捕食者,人为干扰);也受内在节律的调节,如生物钟和生命周期(繁殖、休息)^[9, 11, 42, 43—46]。根据研究期间收集的相关数据分析,导致2个白鹇地理种群的日活动节律产生季节性分化的原因可能与气候、同域分布雉类、捕食者群落结构以及人为干扰活动等因素相关。首先,有研究表明,季节温度变化对动物种群的调节作用明显,如繁殖行为、种群动态和海拔分布等^[41]。大围山保护区暖季平均温度为24.4℃,冷季平均温度为10.6℃,季节温差为13.8℃;而都庞岭保护区暖季平均温度为24.8℃,冷季平均温度为11.3℃,季节温差为13.5℃^[47]。可见,两地各自的季节温差变化明显,相对比较则差异不大。一方面表明,白鹇种群日活动节律的季节性分化与当地气候季节性变化相关;另一方面,已有研究证实,暖季的高温足以驱使动物向更凉快的上午或晨昏活动,低温会驱使动物向更暖和的中午和下午活动^[13, 48]。两地种群在暖季的日活动高峰期均出现在中午,且均在黄昏前出现小的活动峰值波动,表明了受海拔和山地小气候产生的影响,白鹇受暖季温度变化的影响不明显,即使是日间的最高温也在其气温耐受范围内。然而在冷季,大围山和都庞岭的白鹇种群日活动高峰期均出现在下午,但大围山种群的活动高峰稍晚接近黄昏时段,这可能与高海拔山体下午时段温度下降速率较快有关。

其次,由于取食生态位接近的同域分布物种或捕食者的存在,动物可通过减少活动时间以避免与同域分

布竞争者和捕食者的时间重叠^[49]。根据同期红外相机监测数据显示,在都庞岭保护区分布有 5 种雉类,其中与白鹇存在较大竞争的物种为白颈长尾雉(相对多度 $RAI=10.93$)和灰胸竹鸡($RAI=10.93$),其日活动高峰均出现在日落时间段,前者为 19:00 前后,后者为 18:00 前后,明显晚于与白鹇($RAI=13.62$)的日活动高峰期时段。大围山保护区共记录了 6 种雉类,其中存在较大竞争的物种为灰胸竹鸡($RAI=0.848$)的下午活动高峰在日落之前的 16:00 前,与白鹇($RAI=10.93$)在全年的日活动高峰期时段部分重叠,但白鹇的最高峰值出现的稍晚。加之,都庞岭保护区白鹇种群受较多的捕食者的威胁,无论种类或数量均较大围山保护区多,如鹰科鸟类,猫科和鼬科兽类。其中,鹰类多选择在晴朗天气的上午至中午时段活动,天敌兽类多在黄昏之后的夜间活动。红外相机监测数据表明,都庞岭和大围山白鹇的主要捕食者豹猫相对多度指数(RAI)分别为 0.83 和 0.04,都庞岭白鹇种群较大围山白鹇种群面临更大的捕食压力,白鹇可能通过缩减时间生态位而避免被捕食。可见,都庞岭白鹇种群日活动规避黄昏时段可能是受同域分布的竞争者与捕食者压力而采取的另一积极应对策略,这与相关研究结果相似^[20-21]。

再次,已有研究证实雉类会采取主动规避人为干扰活动,如白腹锦鸡(*Chrysolophus amherstiae*)会规避人为干扰,而在其他时间增加活动^[36]。本研究发现大围山白鹇种群在暖季在黄昏时段活动也较为频繁,也可能是出于主动规避人为干扰活动的考虑。近 10 余年来,大围山保护区受大围山国家森林公园大力开发旅游业的影响,野生动物面临较大的旅游活动的干扰,具体体现在适宜栖息地的破碎化、道路交通与旅游活动引发的噪声干扰、林业生产与当地居民的采挖竹笋、非法盗猎等活动,尤其是暖季的人为干扰活动最大,对白鹇种群的繁殖与扩散活动影响最为严重。导致在暖季大围山白鹇种群的日活动高峰出现在正午时段,而在冷季的日活动高峰则出现在下午时段,可能也是回避人为干扰活动高峰的一种对策。相对而言,都庞岭保护区白鹇种群面临的人为干扰的胁迫压力远低于大围山种群,其季节性日活动高峰虽然也出现在中午时段,但在全年和暖季的高峰期活动时长均少于大围山种群,意味着都庞岭种群可能并不需要延长中午时段的活动来弥补人为干扰影响下的日间活动时间,而气候、同域分布竞争者与捕食者的压力对其日活动的时间选择影响更为重要。

4.3 白鹇日活动节律的分化暗示其行为具有潜在的可塑性

除动物自身的生理需求和生活习性影响动物行为外,外部因素也会发挥重要的影响,导致动物行为发生变异,并表现为一定的行为可塑性^[50]。本研究中的 2 个白鹇地理种群因受地理、气候、同域竞争者、捕食者及人为干扰的长期影响,而引起特定季节性日活动节律出现明显的分化,表明了该物种的日活动节律具有一定程度的行为可塑性。其中,大围山种群在全年为连续多峰活动模式、而在冷季和暖季呈现出单峰活动模式,且活动高峰时间出现了先后差异;而都庞岭白鹇种群的活动模式在全年和冷季均为单峰模式,暖季为双峰活动模式,但该活动高峰时间未出现先后变化。与白鹇海南亚种的相关研究^[29]比较,其日活动节律在全年也呈现连续多峰,与本研究中大围山白鹇种群相似,仅峰数略少。由于白鹇在中国境内分布广泛,拥有 16 个亚种,分布在众多的地理区域,因不同地理环境因素差异的影响,各地理种群的日活动行为可能具有较强的潜在可塑性,表明白鹇可能对于环境胁迫具有较强的适应能力,从而决定其种群保持着旺盛的生命力。然而,由于研究区域、研究时间及监测技术的局限性,在短期内难以对该物种所有地理种群的日活动行为的可塑性进行全面系统研究,加之其日活动行为分化与可塑性影响机制所需的大量外部环境因素的量化工作也存在较大的困难。未来,随着监测技术的进步和越来越多的地理种群相关研究的开展与报道,最终将会全面揭示白鹇此类行为分化的趋势与可塑性影响机制,将会极大地促进该物种的种群管理与栖息地保护工作。

致谢:中山大学刘阳教授、四川师范大学付义强教授、英国阿伯丁大学陈晓磬教授对写作给予帮助,特此致谢。

参考文献(References):

- [1] 高如意,贾茹,孔德生,谢文燕,茹文东,吉志红,陆军,张国钢. 环境温度对大天鹅越冬行为和活动区的影响. 动物学杂志, 2021, 56(5): 655-662.
- [2] Sih A, Bell A, Johnson J C. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. Trends in Ecology & Evolution, 2004, 19(7):

- 372-378.
- [3] 冯彬, 胡露, 赵姗姗, 董鑫, 冯万举, 张栋耀, 张晋东, 周材权, 白文科. 同域分布中华鬣羚与中华斑羚时空生态位特征. 生态学报, 2022, 42(13): 5275-5284.
- [4] 晏鸣霄, 孙楠, 顾伯健, 贺如川, 刘瑛. 同域分布的绿孔雀与白鹇时空生态位分化. 四川动物, 2021, 40(2): 150-158.
- [5] Hardin G. The competitive exclusion principle. Science, 1960, 131(3409): 1292-1297.
- [6] Chen Y X, Xiao Z S, Zhang L, Wang X W, Li M, Xiang Z F. Activity rhythms of coexisting red serow and Chinese serow at Mt. gaoligong as identified by camera traps. Animals, 2019, 9(12): 1071.
- [7] Kapheim K M. Synthesis of Tinbergen's four questions and the future of sociogenomics. Behavioral Ecology and Sociobiology, 2018, 72(12): 186-201.
- [8] Fan F, Bu H L, McShea W J, Shen X L, Li B V, Li S. Seasonal habitat use and activity patterns of blood pheasant *Ithaginis cruentus* in the presence of free-ranging livestock. Global Ecology and Conservation, 2020, 23(6): e01155.
- [9] Lang S D J, Mann R P, Farine D R. Temporal activity patterns of predators and prey across broad geographic scales. Behavioral Ecology, 2019, 30(1): 172-180.
- [10] Kisdi É, Liu S. Evolution of handling time can destroy the coexistence of cycling predators. Journal of Evolutionary Biology, 2006, 19(1): 49-58.
- [11] 江辉龙, 周绍春, 张明海, 徐万鹏, 李薇, 刘静岩. 同域分布的野猪与狗活动节律及与月光周期的关系. 生态学报, 2023, 43(8): 3128-3136.
- [12] Humphreys W F. Behavioural temperature regulation. Ecophysiology of Spiders. Berlin, Heidelberg: Springer, 1987.
- [13] Buchholz R, Banusiewicz J D, Burgess S, Crocker-Buta S, Eveland L, Fuller L. Behavioural research priorities for the study of animal response to climate change. Animal Behaviour, 2019, 150(2): 127-137.
- [14] 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.
- [15] Zhang D X, An B, Chen L Y, Sun Z Y, Mao R R, Zhao C M, Zhang L X. Camera trapping reveals spatiotemporal partitioning patterns and conservation implications for two sympatric pheasant species in the Qilian Mountains, northwestern China. Animals, 2022, 12(13): 1657.
- [16] Liu S M, Liu Y, Jelen E, Alibadian M, Yao C T, Li X T, Kayvanfar N, Wang Y T, Vahidi F S M, Han J L, Sundev G, Zhang Z W, Schweizer M. Regional drivers of diversification in the late Quaternary in a widely distributed generalist species, the common pheasant *Phasianus colchicus*. Journal of Biogeography, 2020, 47(12): 2714-2727.
- [17] 赵增辉, 余水生, 龚笑飞, 陈智强, 王远飞, 赵家乐, 韦力, 樊晓丽, 林植华. 气候变化对黄腹角雉潜在栖息地的影响. 生态学报, 2023, 43(8): 3157-3167.
- [18] Chen L J, Shu Z F, Yao W T, Ma Y, Xiao W H, Huang X Q. Combined effects of habitat and interspecific interaction define co-occurrence patterns of sympatric Galliformes. Avian Research, 2019, 10(3): 29.
- [19] 谢培根, 胡娟, 陈昕旸, 李耀宇, 李婷婷, 郭瑞, 许丽娟, 宋斌, 徐爱春. 浙江清凉峰国家级自然保护区三种雉类生态位在时间上的分离. 野生动物学报, 2022, 43(4): 955-963.
- [20] 曹越. 湖南都庞岭北部鸟兽物种多样性红外相机监测[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2021.
- [21] 潘丹. 湖南浏阳大围山及张坊镇兽类和鸟类多样性的红外相机初步监测[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2019.
- [22] 郑光美, 赵欣如, 宋杰, 刘宗行, 周洪青. 黄腹角雉的繁殖生态研究. 生态学报, 1985, 5(4): 379-385, 392.
- [23] Tian S, Xu J L, Li J Q, Zhang Z W, Wang Y. Research advances of Galliformes since 1990 and future prospects. Avian Research, 2018, 9(1): 32-45.
- [24] Li X J, Wang X Y, Yang C, Lin L L, Zhao L, Yu X P, Lei F M, Huang Y. The de novo genome sequencing of silver pheasant (*Lophura nycthemera*). Genome Biology and Evolution, 2021, 13(12): evab275.
- [25] Gupta G, Dunn J, Sanderson R, Fuller R, McGowan P J K. A simple method for assessing the completeness of a geographic range size estimate. Global Ecology and Conservation, 2020, 21(9): e00788.
- [26] Jiménez-Alfaro B, Chytrý M, Mucina L, Grace J B, Rejmánek M. Disentangling vegetation diversity from climate-energy and habitat heterogeneity for explaining animal geographic patterns. Ecology and Evolution, 2016, 6(5): 1515-1526.
- [27] 郑光美. 中国雉类. 北京: 高等教育出版社, 2015.
- [28] 赵玉泽, 王志臣, 徐基良, 罗旭, 安丽丹. 利用红外照相技术分析野生白冠长尾雉活动节律及时间分配. 生态学报, 2013, 33(19): 6021-6027.
- [29] 李佳灵, 尹为治, 饶晓东, 冯源, 滕甜甜, 刘辉, 黄良鸿. 白鹇海南亚种的行为时间分配及其活动节律. 野生动物学报, 2021, 42(4): 1047-1056.
- [30] 侯丹, 徐基良, 李建强, 蒋丽伟, 陈卓, 段洋波, 王荣华, 余著成, 余杰. 浙江仙霞岭五种同域分布雉类日活动节律. 东北林业大学学报,

2022, 50(4): 55-59.

- [31] 辛桂瑜, 张廷瑞, 陈金莲, 严海连, 刘玲, 张嘉宏, 李桂芬, 贝永建. 同域分布的黑颈长尾雉和白鹇冬季觅食节律与时间分化比较研究. 野生动物学报, 2021, 42(2): 445-451.
- [32] Luo G, Yang C M, Zhou H M, Seitz M, Wu Y J, Ran J H. Habitat use and diel activity pattern of the Tibetan Snowcock (*Tetraogallus tibetanus*): a case study using camera traps for surveying high-elevation bird species. Avian Research, 2019, 10(1): 4-13.
- [33] 喻勋林, 薛生国. 湖南都庞岭自然保护区植物区系的研究. 中南林学院学报, 1999, 19(1): 29-34.
- [34] 杨道德, 伍有谟, 喻勋林. 湖南都庞岭国家级自然保护区生物多样性研究与保护. 长沙: 湖南科学技术出版社, 2013: 1-13.
- [35] 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): 4173-4184.
- [36] 胡远芳, 李斌强, 梁丹, 李兴权, 刘兰香, 杨家伟, 罗旭. 人为干扰对白腹锦鸡活动节律的影响. 生物多样性, 2022, 30(8): 100-113.
- [37] 便民查询网. 湖南省日出日落时间表. (2017-10-1) [2018-9-31]. http://richurimo.bmcx.com/hunansheng_time_2018-9_richurimo/.
- [38] Jacobs J. Quantitative measurement of food selection: a modification of the forage ratio and Ivlev's electivity index. Oecologia, 1974, 14(4): 413-417.
- [39] Lovric M. International Encyclopedia of Statistical Science. Berlin: Springer, 2011.
- [40] Zar J H. Biostatistical analysis (4th ed.). Upper Saddle River, NJ: Prentice Hall Inc., 1999.
- [41] Fretwell S D. Populations in a seasonal environment. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1972.
- [42] Rusak B, Zucker I. Biological rhythms and animal behavior. Annual Review of Psychology, 1975, 26(3): 137-171.
- [43] Grubb T C, Greenwald L. Sparrows and a brushpile: foraging responses to different combinations of predation risk and energy cost. Animal Behaviour, 1982, 30(3): 637-640.
- [44] Tian C, Liao P C, Dayananda B, Zhang Y Y, Liu Z X, Li J Q, Yu B, Qing L. Impacts of livestock grazing, topography and vegetation on distribution of wildlife in Wanglang National Nature Reserve, China. Global Ecology and Conservation, 2019, 20(8): e00726.
- [45] Harrington L A, Harrington A L, Yamaguchi N, Thom M D, Ferreras P, Windham T R, MacDonald D W. The impact of native competitors on an alien invasive: temporal niche shifts to avoid interspecific aggression? Ecology, 2009, 90(5): 1207-1216.
- [46] Mougi A. Diversity of biological rhythm and food web stability. Biology Letters, 2021, 17(2): 20200673.
- [47] 中国气象数据网. 中国地面气候标准值月值. (1981-2010). <http://data.cma.cn/data/weatherBK.html>.
- [48] 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.
- [49] Hayward M W, Slotow R. Temporal partitioning of activity in large African carnivores: tests of multiple hypotheses. South African Journal of Wildlife Research, 2009, 39(2): 109-125.
- [50] 王艺瑾, 温省云, 龚海韵, 龚哲峰, 刘力. 果蝇产卵行为的偏好和可塑性实验模型. 生物化学与生物物理进展, 2012, 39(9): 910-918.