

DOI: 10.20103/j.stxb.202407151650

黄太福, 张溢, 刘晓敏, 丛微, 余建华, 李佳, 薛亚东, 张于光. 狼、豺和赤狐的时空生态分布特征. 生态学报, 2025, 45(13): - .
Huang T F, Zhang Y, Liu X M, Cong W, Yu J H, Li J, Xue Y D, Zhang Y G. Spatial and temporal relationships among Wolf (*Canis lupus*), Dhole (*Cuon alpinus*), and Red fox (*Vulpes vulpes*). Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(13): - .

狼、豺和赤狐的时空生态分布特征

黄太福¹, 张溢¹, 刘晓敏¹, 丛微¹, 余建华¹, 李佳², 薛亚东¹, 张于光^{1,*}

1 中国林业科学研究院森林生态环境与自然保护研究所, 生物多样性保护国家林业和草原局重点实验室, 北京 100091

2 中国林业科学研究院生态保护与修复研究所, 北京 100091

摘要: 狼 (*Canis lupus*)、豺 (*Cuon alpinus*) 和赤狐 (*Vulpes vulpes*) 是生态系统中的重要捕食者, 探究其种间时空生态特征具有重要的生物学和保护意义。基于 2021—2024 年在青藏高原东北缘的新疆阿尔金山国家级自然保护区、罗布泊野骆驼国家级自然保护区 and 甘肃安南坝野骆驼国家级自然保护区开展的红外相机调查监测数据, 使用参数优化的最大熵模型 (Maxent) 与核密度法比较了狼、豺和赤狐的种间与种内时空生态位差异。结果发现: (1) 优化后的 Maxent 模型狼、豺和赤狐 AUC 值分别为 0.966、0.941 和 0.960, 狼栖息地的关键因子为归一化植被指数 (26.1%)、海拔 (14.8%) 和距铁路距离 (14.0%), 豺为坡度 (62.1%)、归一化植被指数 (23.2%) 和距铁路距离 (3.1%), 赤狐为归一化植被指数 (29.3%)、海拔 (16.5%) 和距铁路距离 (12.5%)。 (2) 狼、豺和赤狐的空间生态位重叠度较高, 适宜栖息地空间重叠度系数分别为 0.53 (狼-豺)、0.78 (狼-赤狐) 和 0.63 (豺-赤狐)。 (3) 三种食肉动物的时间生态位存在明显分化 ($P < 0.05$), 狼的活动高峰期晚于豺, 赤狐明显回避狼和豺的活动。本研究揭示了青藏高原东北缘狼、豺和赤狐在时间生态位上的分化是其同域共存的关键因素, 为食肉动物的保护研究提供了参考。

关键词: 生态位; Maxent 模型; 物种共存; 活动节律; 食肉类

Spatial and temporal relationships among Wolf (*Canis lupus*), Dhole (*Cuon alpinus*), and Red fox (*Vulpes vulpes*)

HUANG Taifu¹, ZHANG Yi¹, LIU Xiaoming¹, CONG Wei¹, YU Jianhua¹, LI Jia², XUE Yadong¹, ZHANG Yuguang^{1,*}

1 Key Laboratory of Biodiversity Conservation of National Forestry and Grassland Administration, Ecology and Nature Conservation Institute, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

2 Institute of Ecological Conservation and Restoration, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

Abstract: Wolves (*Canis lupus*), dholes (*Cuon alpinus*), and red foxes (*Vulpes vulpes*) constitute key members of terrestrial predator guilds. Investigating the spatial and temporal ecological characteristics of interspecific interactions among these species holds significant biological and conservation value. Utilizing 2021—2024 infrared camera data from the Qinghai-Tibet Plateau's northeastern margin, including the Xinjiang Altun Mountain National Nature Reserve, Xinjiang Lop Nur Wild Camel National Nature Reserve, and the Gansu Annanba National Nature Reserve, we employed enhanced MaxEnt modeling with kernel density estimation to quantify interspecific niche differentiation among and within wolves, dholes, and red foxes. The results showed that: (1) The enhanced MaxEnt model demonstrated excellent predictive performance (AUC: wolf = 0.966, dhole = 0.941, red fox = 0.960). Key habitat factors for wolves were the NDVI (26.1%), elevation (14.8%), and distance to railway (14%); for dholes, they were slope (62.1%), NDVI (23.2%), and distance to railway (3.1%); and for red foxes, they were the NDVI (29.3%), elevation (16.5%), and distance to railway

基金项目: 第三次新疆综合科学考察项目 (2021xjkk1203); 安南坝地区豺食性分析和栖息地选择研究 (2023kj50); 雪豹分布专项调查研究技术咨询项目; 新疆罗布泊野骆驼国家级自然保护区综合科学考察项目

收稿日期: 2024-07-15; 网络出版日期: 2025-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yugzhang@sina.com.cn

(12.5%)。 (2) The spatial niche overlap among wolves, dholes, and red foxes was relatively high, with habitat spatial overlap indices: wolf-dhole = 0.53, wolf-red fox = 0.78, dhole-red fox = 0.63, respectively. Additionally, the infrared camera data recorded that the average elevation for wolves was (3053±775)m, for dholes (3231±737)m, and for red foxes (3297±787)m. This indicates that red foxes have the broadest spatial range, followed by wolves, with dholes having the narrowest range. (3) Wolves, dholes, and red foxes are active throughout the year. Wolves and dholes are primarily diurnal, while red foxes are primarily nocturnal. The daily activity rhythms of wolves and red foxes are unimodal, while dholes exhibit a bimodal pattern. Intraspecifically, wolves and red foxes have high overlap across different seasons, whereas dholes have a low overlap coefficient across seasons. (4) There was significant temporal niche differentiation ($P<0.05$) among the three carnivores, with wolves being active later than dholes, and red foxes clearly avoiding the activity periods of both wolves and dholes. This study reveals that temporal niche differentiation among wolves, dholes, and red foxes in the northeastern edge of the Qinghai-Tibet Plateau is a key foundation for the coexistence of sympatric species, establishing a scientific framework for conserving sympatric canids and mesocarnivores. Since this study only analyzed the ecological relationships among wolves, dholes, and red foxes from spatial and temporal perspectives, without considering factors such as nutritional differences and the uniformity of infrared camera deployment, future research could further utilize more comprehensive or novel survey and monitoring technologies to comprehensively elucidate the coexistence mechanisms of these three species in the region from nutritional, temporal, and spatial perspectives.

Key Words: ecological niche; Maxent model; species coexistence; activity rhythm; carnivores

物种的时空生态特征主要指物种在空间资源利用和活动节律上的分布特征^[1-4],不仅是生态位理论的核心内容,也是物种生态学研究 and 生物多样性保护的重要基础^[5-7]。物种共存机制研究表明,同域物种必然通过时间、空间或营养等一方面或多方面的差异实现物种间的共存^[5-6, 8-10],例如,长江源区同域的兔狲(*Otocolobus manul*)、藏狐(*Vulpes ferrilata*)和赤狐(*V. vulpes*)具有空间和时间利用差异^[11],青藏高原同域的雪豹(*Panthera uncia*)、狼(*Canis lupus*)和棕熊(*Ursus arctos*)等食肉动物间明显存在食性多样性和丰度分化^[12]。狼、豺(*Cuon alpinus*)和赤狐等中小型食肉动物尽管食性相对多样,但重叠度较高^[13-14]。为了减少种间的营养竞争压力,同域生活的中小型食肉动物往往采取时间与空间生态位的分离实现共存^[15]。

狼、豺和赤狐分别是食肉目 Carnivora 犬科 Canidae 犬属 *Canis*、豺属 *Cuon*、狐属 *Vulpes* 的代表性食肉动物,主要以有蹄类、兔类、鼠类及腐尸等为食物,是食物链的高位物种^[6]。豺被列入《国家重点保护野生动物名录》的一级重点保护野生动物,狼和赤狐为二级重点保护野生动物,且分别被评估为濒危(EN)、近危(NT)、近危(NT)级别物种^[16]。近年,研究者开展了狼的空间分布与活动节律^[17],豺的空间占域、栖息地与活动节律^[18-19],赤狐与雪豹、兔狲、藏狐等同域物种的时空关系研究^[3, 11],但对狼、豺和赤狐这3种犬科动物间的时空生态研究关注较少。

狼、豺和赤狐是青藏高原东北缘,特别是新疆阿尔金山国家级自然保护区、新疆罗布泊野骆驼国家级自然保护区和甘肃安南坝野骆驼国家级自然保护区等地同域分布的重要捕食者^[20-22],具有重要的生物学研究价值与生态保护意义。本研究基于2021—2024年在青藏高原东北缘区域获取的红外相机调查数据,使用最大熵模型(Maxent)与核密度法分析狼、豺和赤狐的时空生态位特征。研究结果将为深入理解同域物种的共存机制和中小型捕食者之间的生态关系提供基础数据,也将为珍稀濒危动物的保护提供依据。

1 研究方法

1.1 研究区域及红外相机调查

本研究区位于青藏高原东北缘,库姆塔格沙漠南缘,涉及新疆阿尔金山国家级自然保护区、新疆罗布泊野骆驼国家级自然保护区和甘肃安南坝野骆驼国家级自然保护区(图1)。研究区面积约 $36.77\times 10^4\text{km}^2$,属大陆

性高寒荒漠气候,温差大,冬季漫长冷冽,夏季短暂干燥,日照强度大、蒸发量强、气压偏低,年平均气温在 0℃ 以下,具有冰川、高山裸岩、荒漠草原、戈壁、沙漠等多种景观类型^[23]。

2021 年 5 月至 2024 年 1 月,分别在新疆阿尔金山国家级自然保护区安装 41 台红外相机、新疆罗布泊野骆驼国家级自然保护区安装 36 台、甘肃安南坝野骆驼国家级自然保护区安装 23 台,共 100 台红外相机监测野生动物,布设海拔范围 800—5100m(图 1)。红外相机主要安装于水源地、山谷及兽道、粪便、尸体等野生动物活动痕迹较多的区域,固定在离地面 50—80cm 铁桩或石头桩上,清除相机前方杂草、灌木等遮蔽物。红外相机型号为易安卫士 L720,模式设置为“拍照+视频”。每隔 4—6 个月下载照片和视频数据,更换电池。分析红外相机数据时,将同一个相机点位 30min 内连续拍摄的同物种多组照片或视频记为 1 张独立有效照片^[24],提取物种名称、拍摄时间、拍摄点位等信息保存于 Excel 表格中。

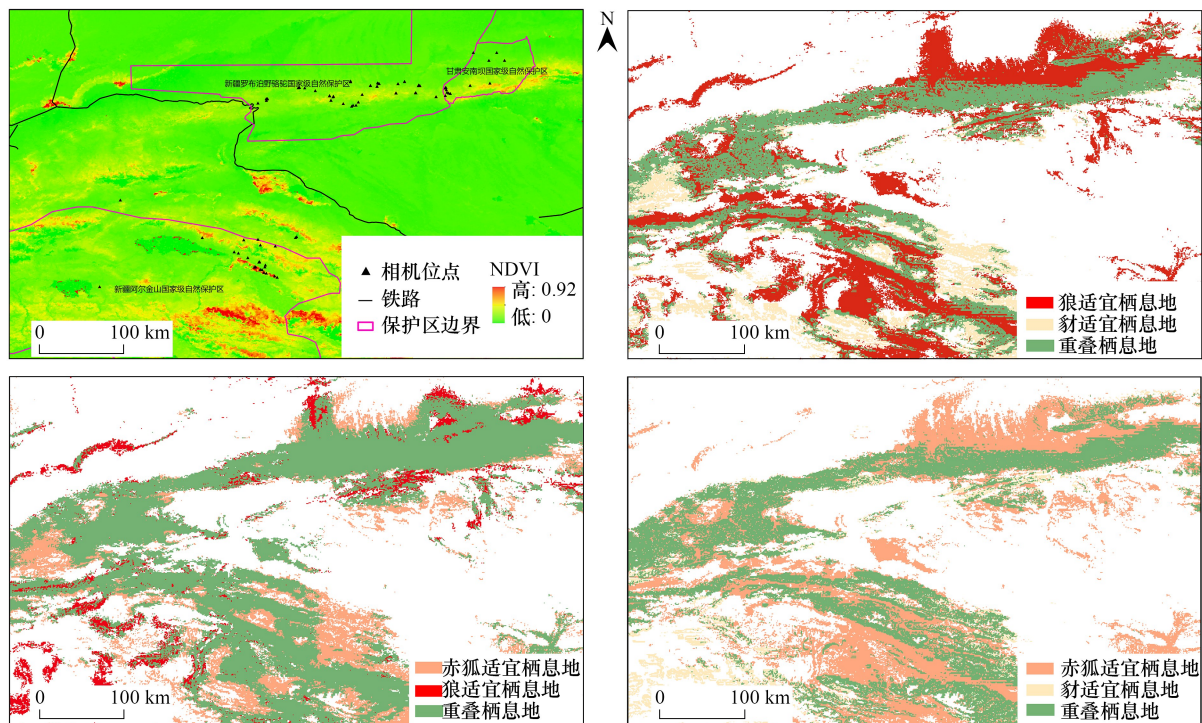


图 1 研究区红外相机点位与适宜栖息地分布图

Fig.1 Distribution map of camera trap locations and suitable habitats

1.2 空间分布

1.2.1 物种点位与环境变量数据

物种空间存在位点的数据提取自红外相机调查数据。为避免重复点位及临近点位的空间自相关影响,使用地理信息系统软件 ArcGIS 10.8 的 SDMtoolbox 工具包里的 Spatially Rarely Occurrence Data for SDMS 工具删除了同物种在同一栅格(1km×1km)内的多个重复点位,每个栅格仅保留一个分布点^[25]。

环境变量数据包括:1)生物气候因子 19 个(bio1—bio19),下载自世界气候数据库(V2.1)(<https://www.worldclim.org/>)的 1970—2000 年历史数据,分辨率为 1km。2)地形地貌因子 4 个,海拔下载自地理空间数据云(<https://www.gscloud.cn>)的 30m 分辨率数字地形高程模型(DEM);坡度和坡向利用 ArcGIS 10.8 的 3D Analyst 工具从 DEM 中提取;水系数据提取自 OpenStreetMap(<https://www.openstreetmap.org>)的 2023 年数据。3)人类活动因子 3 个,道路和铁路提取自 OpenStreetMap;土地利用类型使用 2020 年全球 30m 地表覆盖精细分类产品 V1.0^[26]。4)植被因子使用归一化植被指数(NDVI),从中国科学院地理科学与资源研究所资源环境数据中心(<https://www.resdc.cn/>)获取^[27],分辨率为 30m。水系、道路、铁路使用 Arcgis 10.8 中的欧式距离

计算栅格距水源的距离、距道路的距离、距铁路的距离。所有的环境数据统一为 WGS_1984 坐标系,栅格大小 1km×1km,然后转换为 ASCII 格式。使用 Maxent 模型在默认参数下计算所有环境因子的初始贡献率。

为减少不同环境变量数据间的空间相关性影响,使用 SDM 工具包中的 Correlations and Summary Statistics 工具进行相关性分析^[28]。在相关性 $|r| > 0.7$ 的因子间保留初始贡献率较高的一个用于分析。最后,保留等温性(bio3)、气温季节性变动系数(bio14)、最冷季度降水量(bio19)、海拔(Elevation)、坡度(Slope)、坡向(Aspect)、土地利用类型(Landuse)、归一化植被指数(NDVI)、距水源距离(Distance to water)、距道路距离(Distance to road)、距铁路距离(Distance to railway)等 11 个环境因子。

1.2.2 Maxent 建模与栖息地空间分析

使用 R 4.3.3 软件中的“ENMeval”包对 Maxent 模型的调控倍率(Regularization multiplier, RM)和特征组合(Feature combination, FC)参数优化。将 RM 从 0.1—6.0 共设置 13 个水平,相邻水平间距 0.5,使用适宜栖息地模拟常用的 6 个特征组合(L、H、LQ、LQH、LQHP、LQHPT)计算出最小信息准则 delta.AICc 值^[29—30],并应用于优化的 MaxEnt 模型。

将物种分布点和保留的环境因子输入 Maxent 模型,其中土地利用类型设置为分类变量(Categorical),其余设置为连续性变量(Continuous)。随机抽取 75% 的物种分布数据用于模型训练,剩余 25% 的分布数据用于模型验证,采取优化后的调控倍率与特征组合值,自举法(Bootstrap)重复运算 10 次,随机背景点数量设为 10000,其他参数为模型默认值^[31]。模型预测效果采用曲线下面积(Area under the curve, AUC)值进行检验。模拟结果选择 Cloglog 输出方式,以 ASCII 格式保存。采用刀切法(Jackknife)检验环境变量对模型预测的贡献率,并通过环境因子的反应曲线分析关键环境变量的影响。在 Arcgis 10.8 软件中,使用最大训练敏感性和特异性值(Maximum sensitivity plus specificity)进行适宜/不适宜栖息地的划分。使用空间重叠度系数表示狼、豺和赤狐之间的适宜栖息地空间利用重叠程度^[32],计算公式为 $OI = O_{ij} / (O_i \times O_j)^{1/2}$ 。式中, OI 表示空间利用重叠度系数, O_{ij} 表示 2 个物种重叠的适宜栖息地, O_i 、 O_j 分别为 2 个物种各自的适宜栖息地面积。

1.3 时间分布

将记录的独立有效拍摄次数按月、冷季(4—10 月)和暖季(11—次年 3 月)进行整理保存^[33],并将每日拍摄时间转换为真太阳时。基于核密度估计法(Kernel density estimation)分析狼、豺、赤狐三种食肉动物间的活动节律模式^[11]。使用时间重叠指数(Coefficient of overlap, Δ) 在 95% 的置信区间下计算三种食肉动物在冷季、暖季和全年的种间与种内时间重叠系数值。重叠系数(Δ)取值范围为 0(不重叠)—1.0(完全重叠),当 $0 < \Delta < 0.5$ 时为低度重叠, $0.5 \leq \Delta < 0.75$ 时为中度重叠, $0.75 \leq \Delta < 1.0$ 时为高度重叠。使用 R 4.3.3 软件的“Overlap”包绘制物种核密度曲线图,依据样本量的差异选用 Delta 1 值(<50 个样本)或 Delta 4 值(>50 个样本),显著性差异水平设为 0.05^[34]。

2 研究结果

2021 年 5 月至 2024 年 1 月期间,安装在研究区域范围内的红外相机累积了 67864 个相机工作日,记录到狼的有 63 个相机点位 784 张独立有效照片(冷季 455 张、暖季 329 张),豺 23 个点位 79 张(冷季 45 张、暖季 34 张),赤狐 93 个点位 1157 张(冷季 697 张、暖季 460 张)。经空间稀疏处理后,获得狼 40 个点位、豺 23 个点位和赤狐 51 个点位进入空间分布模型分析。

2.1 MaxEnt 模型评价与主要环境因子

使用 delta.AICc=0 时为模型的最优参数。狼的 FC 和 RM 最优参数为 H 和 4.0,豺的 FC 和 RM 为 H 和 6.0,赤狐的 FC 和 RM 为 LQP 和 3.5。优化参数后,Maxent 模型得到的狼、豺和赤狐的 AUC 值分别为 0.966、0.941 和 0.960,且训练集 AUC 与测试集 AUC 平均差值和 10% 测试遗漏率值低于默认参数(表 1)。

不同环境变量对 3 个物种适宜栖息地的重要性存在差异,其中狼栖息地贡献率较高的分别是归一化植被指数(26.1%)、海拔(14.8%)和距铁路距离(14.0%);当归一化植被指数大于 0.1、海拔 2000—3000m 和距铁

路距离大于 1.0km 时,狼的存在概率较高。对豺栖息地贡献率较高的分别是坡度 (62.1%)、归一化植被指数 (23.2%) 和距铁路距离 (3.1%); 当坡度大于 5° 、归一化植被指数大于 0.1 和距铁路距离大于 1.0km 时,豺的存在概率较高。对赤狐栖息地贡献率较高的分别是归一化植被指数 (29.3%)、海拔 (16.5%) 和距铁路距离 (12.5%); 当归一化植被指数大于 0.1、海拔 2000—3000m 和距铁路距离大于 1.0km 时,赤狐的出现概率较高 (图 2)。

表 1 基于 R 包 ENMeval 的优化结果

Table 1 Evaluation of optimization results of "ENMeval"

参数设置 Parameter settings	调控倍率 Regularization multiplier	特征组合 Feature combination	训练集 AUC 与测试集 AUC 平均差值 Average difference between the training and testing AUC	10%测试遗漏率 The average 10% test omission rate
默认(狼)Default (Wolf)	1.0	LQHP	0.0547	0.1750
默认(豺)Default (Dhole)	1.0	LQHP	0.0775	0.2500
默认(赤狐)Default (Red fox)	1.0	LQHP	0.0548	0.2353
优化(狼)Optimized (Wolf)	4.0	H	0.0499	0.1500
优化(豺)Optimized (Dhole)	6.0	H	0.0598	0.1875
优化(赤狐)Optimized (Red fox)	3.5	LQHP	0.0425	0.1961

LQHP: 线性特征+二次特征+片段化特征+乘积特征 Linear features + Quadratic features + Hinge features + Product features; H: 片段化特征 Hinge features

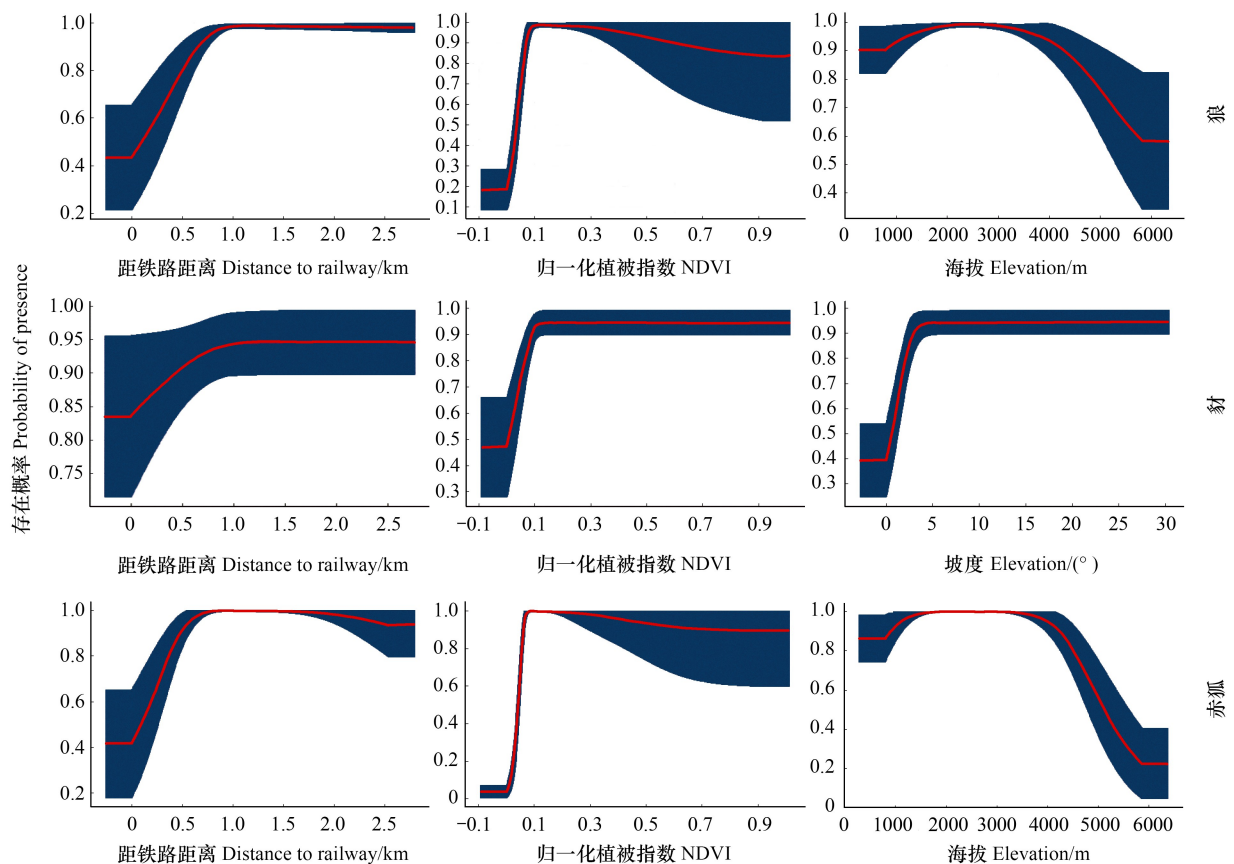


图 2 Maxent 模型的主要环境因子的响应曲线

Fig.2 Response curve of main environmental factors in the Maxent model

2.2 空间利用

预测结果显示,狼的适宜栖息地面积为 106333km²,占区域总面积的 28.92%;豺的适宜栖息地面积为 78657km²,占 21.39%;赤狐的适宜栖息地面积为 126214km²,占 34.33%。空间重叠度系数(*OI*)计算显示狼-豺、狼-赤狐、豺-赤狐的重叠系数分别为 0.53、0.78、0.63,三种食肉动物间适宜栖息地的重叠面积较高(图 1)。同时,本次红外相机记录数据显示狼的平均海拔为(3053±775)m,豺的平均海拔为(3231±737)m,赤狐的平均海拔为(3297±787)m。由此可见,赤狐的空间范围最广,狼居中,豺最窄。

2.3 活动节律

分析显示狼、豺和赤狐全年活动(图 3),狼在 3—5 月和 9 月存在活动高峰期,低谷出现在夏季的 7—8 月;豺则在 1 月、6—7 月、9 月和 11 月出现活动高峰,呈现波动性;赤狐在 3—5 月出现活动高峰期,低谷出现在 7 月和 12 月。狼和赤狐的月活动模式更为相近,而豺的月活动模式表现出略微回避狼。

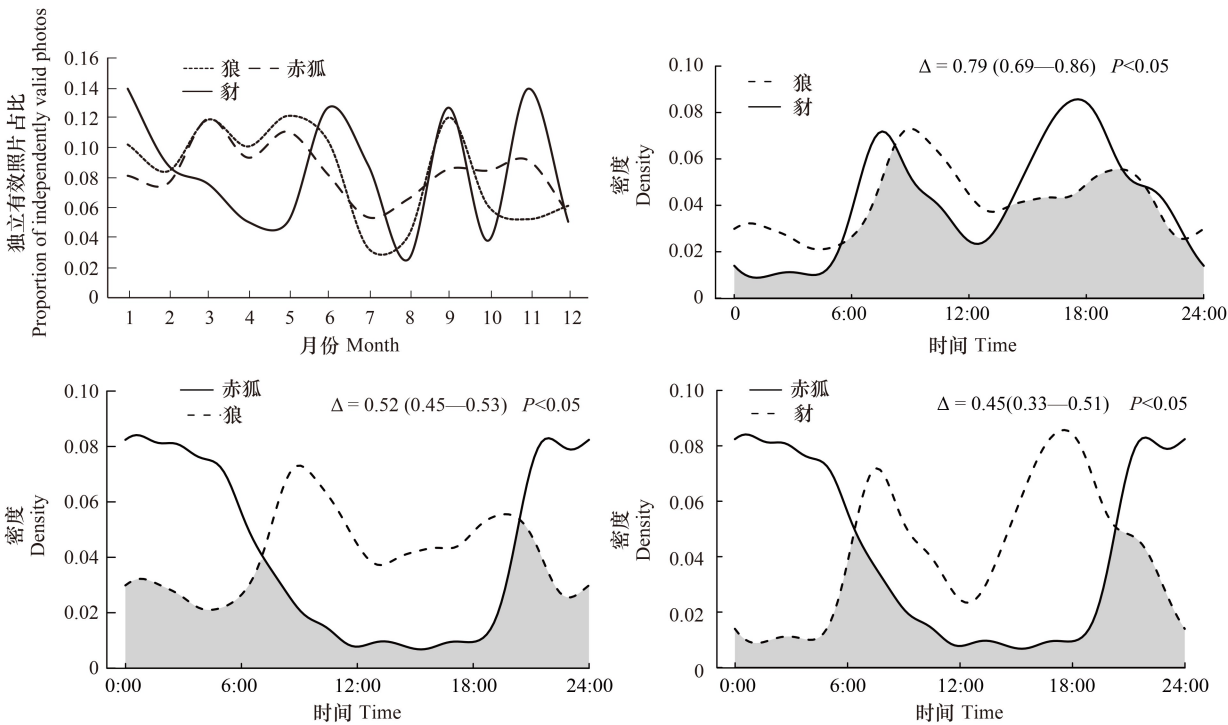


图 3 狼、豺和赤狐的活动节律比较

Fig.3 Comparison of activity patterns of wolves, dhole and red fox

日活动节律曲线显示,狼和豺以日行性为主,赤狐以夜行性为主,狼和赤狐为单峰型,豺为双峰型(图 3)。狼和豺、赤狐的重叠系数分别为高($\Delta = 0.79, 0.69—0.86$)、中($\Delta = 0.52, 0.45—0.53$),豺和赤狐的重叠系数为低($\Delta = 0.45, 0.33—0.51$),三种食肉动物间存在显著性差异。在不同季节,狼和豺的重叠系数较高(Δ 分别为 0.75、0.65),狼和赤狐与豺和赤狐重叠系数相对较小。在种内,豺在不同季节间重叠系数低,狼和赤狐在不同季节间高度重叠,并有显著性差异(表 2)。

表 2 三种食肉动物不同季节的日活动节律比较

Table 2 Comparison of differently seasonal activity patterns of three carnivorous species

种类 Species	豺 Dhole	狼 Wolf	赤狐 Red fox
豺 Dhole	0.39(0.24—0.54), $P < 0.05$	0.75(0.64—0.91), $P < 0.05$	0.47(0.31—0.57), $P < 0.05$
狼 Wolf	0.65(0.53—0.75), $P < 0.05$	0.80(0.73—0.84), $P < 0.05$	0.55(0.45—0.57), $P < 0.05$
赤狐 Red fox	0.37(0.23—0.45), $P < 0.05$	0.49(0.42—0.52), $P < 0.05$	0.85(0.81—0.89), $P < 0.05$

左下三角为不同物种在冷季的日活动节律比较,右上三角为不同物种在暖季的日活动节律比较,中间为种内的冷暖季活动节律比较

3 讨论

动物的时空生态位特征反映了动物对自然界多变环境的适应,是其最适生存空间和位置的展现^[35]。相较于雪豹、野骆驼(*Camelus ferus*)、野牦牛(*Bos mutus*)等大型动物而言,狼、豺和赤狐因体型较小、活动隐蔽等原因受到的关注度较小,但其调控猎物种群、维持生态能量流动和物质循环的作用十分关键,不可忽视^[12]。本研究通过参数优化后的 Maxent 模型和核密度法揭示了狼、豺、赤狐三种食肉动物在时间与空间分布上的异同,促进了对食肉动物同域共存机制的理解。

Maxent 模型具有操作简单、所需样本少、模拟准确性高等优势,被广泛的应用于物种适宜栖息地评估^[36],并已扩展至物种的空间生态位研究^[7, 37],但大量的研究仅应用了默认参数。许多研究表明,Maxent 模型的调控倍率与特征组合会直接影响模型的表现^[36, 38]。这是因为默认参数是大量物种拟合时的均值,容易导致过拟合或欠拟合等问题,需根据物种特征及研究区域对参数进行优化设置^[39]。其中,AICc 准则可以有效地避免过拟合而被应用到模型参数的优化中^[36]。本研究同样使用了 AICc 准则进行优化,获得了狼、豺、赤狐的不同优化参数。与默认参数(RM=1, FC=LQPT)相比,优化参数的训练集 AUC 与测试集 AUC 值平均差值和 10%测试遗漏率更低(表 1),表明优化参数有效提高了模型的精度,降低了过拟合的影响,适宜栖息地的空间分布预测较准。

在空间资源利用上,三种食肉动物具高度的空间重叠($OI>0.5$),栖息地面积占研究区域比例较小且主要分布在研究区中部的亚高山山地(图 1),表明他们在空间资源上存在着较强的竞争。一方面,可能是红外相机调查均匀性的影响,今后需加强空白区域的调查;另一方面则是沙漠和极高山环境的限制,研究区域的北部和东南部分别是库姆塔格沙漠和柴达木盆地,西南部为青藏高原。高原或山地生态系统类型中,海拔是空间分布的主要体现变量之一,对食肉动物的分布具有显著影响^[6],但犬科动物可能例外。在四川邛崃山与贡嘎山、不丹吉格梅·多吉国家公园(Jigme Dorji National Park)等地的研究都揭示了狼、豺、赤狐偏好亚高山生境^[3, 17, 40]。与国内外研究近似^[3, 40—41],本研究也揭示出海拔并不是狼、豺、赤狐空间分布的最主要环境影响因素,可能原因是这三种动物历史分布广,活动范围大,受海拔的限制较小。在本区域,狼、豺、赤狐的主要猎物为藏野驴(*Equus kiang*)、岩羊(*Pseudois nayaur*)、灰尾兔(*Lepus oiostolus*)、鼠兔(*Ochotona* sp.)等^[21]。这些草食动物的分布与植被(如 NDVI)因素显著相关,因而也影响了三种食肉动物的栖息地选择主要为 NDVI 指数较高的区域。此外,铁路等人工景观对野生动物具有显著的干扰^[42],本研究也揭示出铁路对狼、豺和赤狐的适宜栖息地影响较高。铁路穿过了罗布泊保护区东南部三种动物栖息地的主要联通处(图 1),可能对三者在阿尔金山保护区与罗布泊保护区-安南坝保护区种群间产生隔离影响,值得进一步关注。

在时间生态位上,年活动分析显示狼、豺、赤狐全年活动,与以往的观察结果类似^[43]。在 3—5 月,豺的活动强度连续下降,可能是该时期处于豺的育幼期^[44],野外游荡活动减少。与部分研究不同的是^[17],年活动显示狼在 5—7 月活动强度连续降低,8—9 月上升为高峰期,然后 10—12 月又下降至低谷。可能的原因是,5—8 月温度和降水都逐渐增加,食物供给充足,狼觅食更为容易,活动量减少,以及熊等大型食肉动物对其捕食产生竞争压制^[45]。青藏高原东北缘自 9—10 月开始进入冷冽的旱季,为补充食物以度过 10—次年 2 月的寒冬,狼加强了活动强度。

日活动节律分析显示狼以上午活动为主,属日行性,与张常智等的发现近似^[18],但不同于其他文献^[43, 46]报道。同时,季节间重叠度高($\Delta=0.80$),表明狼不同季节间日活动节律较为相似,活动习性较为稳定。豺的日活动节律以白天为主,属日行性,支持了印度德布里加尔野生动物保护区(Debrigarh Wildlife Sanctuary)豺以日行性为主的观点^[19]。然而,本研究发现豺在傍晚也具有活动高峰期,且高峰期的出现早于狼(图 3),这可能是为了回避同体型物种间的资源竞争。在种内,豺季节间重叠度低($\Delta=0.39$),冷季的活动高峰出现在下午而暖季出现在上午,暗示其具有不同的活动策略。赤狐的日活动节律以夜行性为主^[43],种间重叠度较低(与狼 $\Delta=0.52$,与豺 $\Delta=0.45$),种内重叠度高($\Delta=0.85$)且明显的不同于狼和豺的活动高峰期,可能是赤狐体

型相对小于狼和豺,在竞争中处于劣势而采取的回避狼和豺的活动策略。显然,狼、豺、赤狐在年与日活动节律上存在着明显的差异。

综上所述,本文初步揭示了青藏高原东北缘的狼、豺和赤狐三种犬科动物的时空生态特征,即三者在空间生态位上重叠度较高,但时间生态位上存在明显分化。由于本文仅从时间和空间两个角度分析狼、豺、赤狐间的生态关系,未考虑营养和红外相机布设均匀性等差异的影响,未来可进一步使用更全面或新的调查监测技术^[47]从营养、时间、空间等不同视角综合阐明三种动物在该区域的共存机制。

参考文献(References):

- [1] Zhang J D, Hull V, Ouyang Z Y, Li R G, Connor T, Yang H B, Zhang Z J, Silet B, Zhang H M, Liu J G. Divergent responses of sympatric species to livestock encroachment at fine spatiotemporal scales. *Biological Conservation*, 2017, 209: 119-129.
- [2] 胡一鸣, 梁健超, 金崑, 丁志锋, 周智鑫, 胡慧建, 蒋志刚. 喜马拉雅山哺乳动物物种多样性垂直分布格局. *生物多样性*, 2018, 26(2): 191-201.
- [3] 施小刚, 史晓昀, 胡强, 冯茜, 金森龙, 程跃红, 张静, 姚蒙, 李晟. 四川邛崃山脉雪豹与赤狐时空生态位关系. *兽类学报*, 2021, 41(2): 115-127.
- [4] Li J, Xue Y D, Liao M F, Dong W, Wu B, Li D Q. Temporal and spatial activity patterns of sympatric wild ungulates in Qinling Mountains, China. *Animals*, 2022, 12(13): 1666.
- [5] Davies T J, Meiri S, Barraclough T G, Gittleman J L. Species co-existence and character divergence across carnivores. *Ecology Letters*, 2007, 10(2): 146-152.
- [6] 李治霖, 多立安, 李晟, 王天明. 陆生食肉动物竞争与共存研究概述. *生物多样性*, 2021, 29(1): 81-97.
- [7] 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.
- [8] Ripple W J, Estes J A, Beschta R L, Wilmers C C, Ritchie E G, Hebblewhite M, Berger J, Elmhagen B, Letnic M, Nelson M P, Schmitz O J, Smith D W, Wallach A D, Wirsing A J. Status and ecological effects of the world's largest carnivores. *Science*, 2014, 343(6167): 1241484.
- [9] Di Bitetti M S, de Angelo C D, Di Blanco Y E, Paviolo A. Niche partitioning and species coexistence in a Neotropical felid assemblage. *Acta Oecologica*, 2010, 36(4): 403-412.
- [10] 储诚进, 王西石, 刘宇, 蒋林, 何芳良. 物种共存理论研究进展. *生物多样性*, 2017, 25(4): 345-354.
- [11] 王东, 赛青高娃, 王子涵, 赵宏秀, 连新明. 长江源区同域分布兔狲、藏狐和赤狐的时空重叠度. *生物多样性*, 2022, 30(9): 21365.
- [12] Lu Q, Cheng C, Xiao L Y, Li J, Li X Y, Zhao X, Lu Z, Zhao J D, Yao M. Food webs reveal coexistence mechanisms and community organization in carnivores. *Current Biology*, 2023, 33(4): 647-659.
- [13] Lanszki J, Heltai M, Kövér G, Zalewski A. Non-linear relationship between body size of terrestrial carnivores and their trophic niche breadth and overlap. *Basic and Applied Ecology*, 2019, 38: 36-46.
- [14] Cong W, Li J, Hacker C, Li Y, Zhang Y, Jin L X, Zhang Y, Li D Q, Xue Y D, Zhang Y G. Different coexistence patterns between apex carnivores and mesocarnivores based on temporal, spatial, and dietary niche partitioning analysis in Qilian Mountain National Park, China. *eLife*, 2024, 13: RP90559.
- [15] Karanth K U, Srivathsa A, Vasudev D, Puri M, Parameshwaran R, Kumar N S. Spatio-temporal interactions facilitate large carnivore sympatry across a resource gradient. *Proceedings Biological Sciences*, 2017, 284(1848): 20161860.
- [16] 生态环境部, 中国科学院. 中国生物多样性红色名录——脊椎动物卷(2020). 北京: 生态环境部办公厅, 2023.
- [17] 乔江, 龚小丽, 贾伟, 贾国清, 蒋勇, 周华明, 李佳琦, 温安祥, 王杰. 四川贡嘎山狼的分布、群体大小和活动节律. *兽类学报*, 2023, 43(3): 248-257.
- [18] 张常智, 马腾, 乌力吉, 刘晓敏. 甘肃祁连山脉雪豹及其同域分布大型食肉动物时间生态位关系. *兽类学报*, 2023, 43(1): 109-115.
- [19] Palei N C, Rath B P, Kumar S, Palei H S. Occurrence and activity pattern of endangered Dhole (*Cuon alpinus*) in Debrigarh Wildlife Sanctuary, Odisha, India. *Proceedings of the Zoological Society*, 2022, 75(1): 134-138.
- [20] 薛亚东, 刘芳, 郭铁征, 袁磊, 李迪强. 基于相机陷阱技术的阿尔金山北坡水源地鸟兽物种监测. *兽类学报*, 2014, 34(2): 164-171.
- [21] 丛微, 张溢, 黄太福, 李佳, 徐俊泉, 张圣发, 李欢, 薛亚东, 张于光. 阿尔金山国家级自然保护区同域食肉目动物的食性组成和营养生态位分化. *兽类学报*, 2024, 44(6): 695-705.
- [22] 吴昊, 马永胜, 王天晖, 贺孜尔汗. 甘肃安南坝野骆驼国家级自然保护区水源地鸟兽多样性研究. *林草资源研究*, 2024(1): 48-55.
- [23] 王天晖, 马永胜, 吴昊, 贺孜尔汗·萨塔尔, 胡阿提·哈比亚西, 高帅帅, 张宇, 李佳. 阿尔金山山脉东段雪豹活动节律和空间分布. 兽

类学报, 2024, 44(6): 729-737.

- [24] Li S, McShea W J, Wang D J, Shao L K, Shi X G. The use of infrared-triggered cameras for surveying phasianids in Sichuan Province, China. *Ibis*, 2010, 152(2): 299-309.
- [25] El-Gabbas A, Dormann C F. Improved species-occurrence predictions in data-poor regions: using large-scale data and bias correction with down-weighted Poisson regression and Maxent. *Ecography*, 2018, 41(7): 1161-1172.
- [26] Zhang X, Liu L Y, Chen X D, Gao Y, Xie S, Mi J. GLC_FCS30: global land-cover product with fine classification system at 30 m using time-series Landsat imagery. *Earth System Science Data*, 2021, 13(6): 2753-2776.
- [27] 徐新良. 中国 30m 逐年 NDVI 最大值数据集. 资源环境科学数据注册与出版系统 (<https://www.resdc.cn/DOI/DOI.aspx?DOIid=68>), 2022. DOI:10.12078/2022030801
- [28] Qin A L, Jin K, Batsaikhan M E, Nyamjav J, Li G L, Li J, Xue Y D, Sun G, Wu L J, Indree T, Shi Z M, Xiao W F. Predicting the current and future suitable habitats of the main dietary plants of the Gobi Bear using MaxEnt modeling. *Global Ecology and Conservation*, 2020, 22: e01032.
- [29] Deng X Q, Xu D P, Liao W K, Wang R L, Zhuo Z H. Predicting the distributions of *Scleroderma guani* (Hymenoptera: Bethyridae) under climate change in China. *Ecology and Evolution*, 2022, 12(10): e9410.
- [30] 刘祺, 唐涛, 李建军, 康祖杰, 于桂清, 杨存存. 壶瓶山国家级自然保护区毛冠鹿适生区评估. *中国环境科学*, 2024, 44(5): 2619-2629.
- [31] Phillips S J, Anderson R P, Dudík M, Schapire R E, Blair M E. Opening the black box: an open-source release of Maxent. *Ecography*, 2017, 40(7): 887-893.
- [32] 王盼, 白文科, 黄金燕, 张晋东, 刘巖, 夏珊珊, 饶佳, 周材权. 同域分布大熊猫和水鹿生境利用分异特征. *生态学报*, 2018, 38(15): 5577-5583.
- [33] 相守贵. 茫崖地区近 55a 气候变化趋势分析. *青海草业*, 2018, 27(1): 30-36, 41.
- [34] 陈立军, 束祖飞, 肖治术. 应用红外相机数据研究动物活动节律——以广东车八岭保护区鸡形目鸟类为例. *生物多样性*, 2019, 27(3): 266-272.
- [35] McKinnon A J, Edwards S A, Stephens D B, Walters D E. Behaviour of groups of weaner pigs in three different housing systems. *British Veterinary Journal*, 1989, 145(4): 367-372.
- [36] 王彬影, 李沁芳, 李成彬, 斯琴毕力格, 彭继革, 茫来, 郭金龙, 张明海, 张玮琪. 基于最大熵模型的森林-草原交错区野生东北马鹿分布区预测与参数优化研究. *四川动物*, 2024, 43(1): 73-82.
- [37] 胡娟, 谢培根, 梅祎芸, 郭瑞, 宋虢, 李婷婷, 徐爱春. 浙江清凉峰国家级自然保护区黑鹿和小鹿潜在适宜栖息地预测及重叠性分析. *生态学报*, 2023, 43(6): 2210-2219.
- [38] Phillips S J, Dudík M. Modeling of species distributions with maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 2008, 31(2): 161-175.
- [39] 朱耿平, 乔慧捷. Maxent 模型复杂度对物种潜在分布区预测的影响. *生物多样性*, 2016, 24(10): 1189-1196.
- [40] Namgyal C, Thinley P. Distribution and habitat use of the endangered Dhole *Cuon alpinus* (Pallas, 1811) (Mammalia: Canidae) in Jigme Dorji National Park, western Bhutan. *Journal of Threatened Taxa*, 2017, 9(9): 10649.
- [41] Kabir M, Hameed S, Ali H, Bosso L, Din J U, Bischof R, Redpath S, Nawaz M A. Habitat suitability and movement corridors of grey wolf (*Canis lupus*) in Northern Pakistan. *PLoS One*, 2017, 12(11): e0187027.
- [42] Ding J J, Wang Y, Koirala S, Wang M Y, Xu W X, Yang W K. Factors affecting crossing structure use by khulan and goitered gazelle in China. *Transportation Research Part D: Transport and Environment*, 2024, 136: 104417.
- [43] Xue Y D, Li J, Sagen G L, Zhang Y, Dai Y C, Li D Q. Activity patterns and resource partitioning: seven species at watering sites in the altun mountains, China. *Journal of Arid Land*, 2018, 10(6): 959-967.
- [44] 王志永, 张丽霞, 张永宾. 石家庄动物园豺的饲养和繁育管理技术. *野生动物学报*, 2018, 39(3): 669-672.
- [45] Metz M C, Vucetich J A, Smith D W, Stahler D R, Peterson R O. Effect of sociality and season on gray wolf (*Canis lupus*) foraging behavior: implications for estimating summer kill rate. *PLoS One*, 2011, 6(3): e17332.
- [46] 胡大志, 徐恺, 张俊涛, 马堆芳, 倪兆睿, 肖治术. 甘肃祁连山国家级自然保护区野生动物红外相机监测分析. *野生动物学报*, 2022, 43(3): 692-703.
- [47] 王宇航, 龚明昊, 文菀玉, 刘刚, 李惠鑫. 自然保护地野生动物监测技术应用现状及研发需求. *国家公园(中英文)*, 2024, 2(3): 166-175.