

甘肃省东大山暗腹雪鸡与同域分布 3 种兽类的生态位分析

刘钊^{①#} 杨爱芳^{①②#} 李刚^{③*} 任文俊^③ 郑文芳^④
买春海^⑤ 张贵弟^⑤ 何海通^⑤ 谭宝娃^① 谢惠春^②
曾阳^② 谢宗平^① 孔东升^{⑤*}

① 河西学院生命科学与工程学院 张掖 734000; ② 青海师范大学地理科学学院 西宁 810016;
③ 张掖市甘州区东大山自然保护区管理站 张掖 734000; ④ 甘肃省秦州区畜牧局 天水 741000;
⑤ 河西学院农业与生态工程学院 张掖 734000

摘要: 同域分布物种的资源利用特点、生态位分化及其共存机制一直是生态学的研究热点,对濒危物种保育及其栖息地物种多样性保护工作具有指导意义。2018年7和8月,采用样线法和样方法调查了甘肃省东大山自然保护区暗腹雪鸡(*Tetraogallus himalayensis*)及其同域分布的岩羊(*Pseudois nayaur*)、旱獭(*Marmota bobak*)和山羊(*Capra hircus*)的栖息生境,共测定了6个生态因子(海拔、坡度、坡向、草本盖度、距水源距离和距小路距离),探讨了这4种动物在生境利用上的分异特征。生态因子及主成分分值比较结果表明,生境的各生态因子在4种动物之间均存在显著差异($P < 0.05$),存在生态位分化;但主成分分值图亦反映出暗腹雪鸡与上述3种兽类存在部分生态位重叠。生态位宽度和重叠指数分析结果表明,暗腹雪鸡在坡向和草本盖度2个因子上有较宽的生态位(大于0.8);岩羊在海拔、坡向、草本盖度、距水源距离和距小路距离5个因子上有较宽生态位(大于0.8);旱獭在海拔、坡向和草本盖度3个因子上生态位较宽(大于0.8);而山羊在坡向和距小路距离2个因子生态位较宽(大于0.8)。暗腹雪鸡与山羊在海拔、坡向、坡度和距离水源距离4项因子的生态位重叠指数较旱獭和岩羊高,表明二者生态位重叠较大。岩羊和旱獭的广适性生态因子较暗腹雪鸡多,二者在暗腹雪鸡的主要分布区内分布广泛,表明存在生境利用上的相似性。核密度函数图表明,在各生态因子的特定区间范围内,暗腹雪鸡与3种兽类均出现生态位重叠。在暗腹雪鸡偏好选择的资源维度上和其核心分布区内,虽然3种兽类对资源的偏好程度与出现的概率大小不同,但局域范围内由于与暗腹雪鸡的生境利用相似,存在竞争的可能性。

关键词: 暗腹雪鸡; 岩羊; 旱獭; 山羊; 生态位分析

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2024) 05-694-13

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31460113);

* 通讯作者, E-mail: 975149697@qq.com, 653174220@qq.com;

共同第一作者 刘钊, 男, 副教授; 研究方向: 动物生态学与保护生物学; E-mail: liuzhaoyb@163.com;

杨爱芳, 女, 博士研究生; 研究方向: 自然地理与动物生态学; E-mail: 18706906961@163.com.

收稿日期: 2022-05-16, 修回日期: 2024-05-22 DOI: 10.13859/j.cjz.202422098

Niche Analysis of Sympatric *Tetraogallus himalayensis* and Three Mammals at Dongdashaan Nature Reserve, Gansu, China

LIU Zhao^{①#} YANG Ai-Fang^{①②#} LI Gang^{③*} REN Wen-Jun^③ ZHENG Wen-Fang^④
MAI Chun-Hai^⑤ ZHANG Gui-Di^⑤ HE Hai-Tong^⑤ SHAN Bao-Wa^① XIE Hui-Chun^②
ZENG Yang^② XIE Zong-Ping^① KONG Dong-Sheng^{⑤*}

① College of Life Science and Engineering, Hexi University, Zhangye 734000;

② School of Geographical Sciences, Qinghai Normal University, Xining 810016;

③ Dongdashaan Nature Reserve of Zhangye City, Zhangye 734000;

④ Tianshui Animal Epidemic Prevention and Control Center of Gansu Province, Tianshui 741000;

⑤ College of Agriculture and Ecological Engineering, Hexi University, Zhangye 734000, China

Abstract: [Objectives] The characteristics of resource utilization, niche differentiation and coexistence mechanism of sympatric species were considered the research focuses in the field of ecology, and those studies have the guiding significance for the conservation of endangered species and biodiversity protection. **[Methods]** From July to August 2018, the line-transect methods and quadrat sampling method were adopted to investigate the habitat characteristic of sympatric species including *Tetraogallus himalayensis*, *Pseudois nayaur*, *Marmota bobak*, and *Capra hircus* in Dongdashaan Nature Reserve, Gansu Province. A total of 6 ecological factors were measured to explore the differences in habitat use among the four species. We also adopted the niche breadth and overlapping index of habitats' ecological factors to measure the degree of niche overlap among four species. Some statistical testing methods were used for data analysis: one-sample Kolmogorov-Smirnov *Z* test for normality test of data; one-way analysis of variance (ANOVA) was used when data satisfied normal assumption for comparison among multiple independent samples, and Kruskal-Wallis test was used when data not satisfied normal assumption; independent sample *T*-test was used when data were satisfied normal assumption for comparing with two independent samples, and instead, Mann-Whitney *U* test was used when data were not satisfied normal assumption; principal component analysis (PCA) and kernel density estimation were used for presenting niche differentiation degree among the four species. **[Results]** We found 108, 56, 110 and 42 locations respectively for *T. himalayensis*, *P. nayaur*, *M. bobak* and *C. hircus* in Dongdashaan Nature Reserve (Fig. 1). The results of statistical analysis showed that the ecological factors were significantly different among the four species (Table 1), and the scatter plots of the principal component score of habitat ecological factors for different species indicated there were obvious niche differentiations, but there were still niche overlaps (Fig. 2). The niche breadth and overlapping index of 6 ecological factors among different species showed that *T. himalayensis* held two eurytopic factors that the value of trophic niche breadth bigger than 0.8, while *P. nayaur* held five eurytopic factors, *M. bobak* held three factors and *C. hircus* with two. The overlapping index of altitude, slope, aspect, and distance to the road between *T. himalayensis* and *C. hircus* were higher than the indexes between other animals, which showed that the effect of grazing. The number of eurytopic ecological factors of *P. nayaur* and *M. bobak* was greater than *T. himalayensis*, and frequently appeared in the territory of *T. himalayensis*, which showed that similarity

of habitat selection (Table 2, 3). In particular, the niche breadth and overlapping indexes of ecological factors among four species can be directly reflected by the kernel density functions, and we also found significant overlap between *T. himalayensis* and other animals in some specific intervals of ecological variables (Fig. 3).

[Conclusion] With regard to the particular resources preference and narrow niche selected, as well as the last surviving core distribution area of *T. himalayensis* in Dongdashan Nature Reserve, although other three animals had more or less different habitat preferences, due to their wider niche and probabilistic co-occurrence in same locations, the potential mutually competition among different species was probably remains.

Key words: *Tetraogallus himalayensis*; *Pseudois nayaur*; *Marmota bobak*; *Capra hircus*; Niche analysis

探讨同域分布的物种资源利用特点与生态位分化以及物种的共存机制, 是群落生态学的研究热点之一。通常资源利用相近的物种之间的生态位重叠越大, 生态竞争就越强烈 (MacArthur et al. 1967, 高玮等 1997, Bryce et al. 2002)。同域分布的物种通过某些生态位的分化来减缓竞争, 因此竞争物种生态因子的差异状态大多呈镶嵌分布, 意味着种间生态位呈分化状态, 竞争减弱 (高玮等 1997, 李伟等 2006)。目前, 对珍稀濒危物种的生境需求研究一直是探究物种濒危原因的重要手段之一。与濒危物种同域分布的不同属或者伴生物种由于共同利用同一栖息地, 在某些生态位上会存在重叠并发生竞争 (Creel et al. 1996, Hull et al. 2014, Zhang et al. 2017)。除了同域分布的野生物种之外, 人类活动导致的干扰, 如饲养的家畜也会与濒危物种竞争生存空间 (王盼等 2018, 王晓等 2018)。对濒危物种及其同域分布物种进行生态分析有助于了解这些物种的资源利用特点、生态位分化与共存机制, 对物种的保育及其栖息地物种多样性的保护工作有指导意义 (MacArthur et al. 1967, 李伟等 2006, 闫永峰等 2009, 段利娟 2014)。

同域分布物种生态位的研究一般主要集中在亲缘关系较近、营养关系相似物种的共存机制, 目的通常在于探究亲缘物种的种间生态位分化模式以及由此产生的生态位分化策略 (Pfennig et al. 2003, 李伟等 2006), 但较少涉及同域分布物种以及种间关系是否对濒危物种生境选择和生存适合度造成影响。近期的研

究发现, 濒危物种极小种群在生物和非生物环境的影响下极易走向灭绝, 同域分布物种之间的激烈竞争是濒危物种种群衰退的重要影响因素之一 (Hull et al. 2014, 周世强等 2016, Zhang et al. 2017)。一些研究采用生态位指数, 用以阐明不同物种之间在资源利用上的竞争关系, 如濒危物种与同域分布的家畜或与同域分布的伴生兽类之间的生态位分析 (Creel et al. 1996, 胡锦矗等 2007, 康东伟等 2011, Hull et al. 2014, 段利娟 2014, 周世强等 2016, Zhang et al. 2017)。研究结果表明, 濒危物种非洲野狗 (*Lycaon pictus*) 与大型肉食动物斑鬃狗 (*Crocuta crocuta*) 及非洲狮 (*Panthera leo*) 之间存在着竞争关系 (Creel et al. 1996); 大熊猫 (*Ailuropoda melanoleuca*) 与同域分布的一些兽类在生态位上存在着一定的重叠, 在食物、水源和隐蔽场所等方面均存在着不同程度的资源竞争关系 (胡锦矗等 2007, 段利娟 2014)。也有研究表明, 家畜与濒危物种之间以及濒危物种与濒危物种之间同样存在资源竞争关系。如近期的研究发现, 马 (*Equus caballus*)、牛 (*Bos mutus*)、羊 (*Ovis aries*) 等家畜对大熊猫及其同域的小熊猫 (*Ailurus fulgens*)、川金丝猴 (*Rhinopithecus roxellanae*) 以及水鹿 (*Rusa unicolor*) 的生境利用、空间分布以及活动模式均存在负面影响 (王盼等 2018, 王晓等 2018)。

暗腹雪鸡 (*Tetraogallus himalayensis*) 隶属于鸟纲 (Aves) 鸡形目 (Galliformes) 雉科 (Phasianidae) 雪鸡属, 是世界上分布海拔最高的鸟类之一, 被列为国家二级重点保护野生

动物(郑光美 2023)。在甘肃省东大山自然保护区暗腹雪鸡的栖息生境中,分布有与其生境利用相似的物种,包括国家二级保护动物岩羊(*Pseudois nayaur*)及旱獭(*Marmota himalayana*)种群,区域内存在一些放牧家畜,如山羊(*Capra hircus*)。初步野外观察发现,这些兽类与暗腹雪鸡存在资源利用上的重叠,如家畜常常与暗腹雪鸡出现在同一块区域采食植被,暗腹雪鸡对家畜干扰有躲避反应。暗腹雪鸡是植食性的狭食性鸟类(闫永峰等 2009),可能与东大山同域分布的草食性动物存在资源利用上的相似性或竞争关系。由于河西走廊农业区和城市的阻隔,分布于河西走廊北山山脉东大山的暗腹雪鸡可视为濒危孤立小种群(闫永峰等 2009)。为此,本研究于 2018 年 7 和 8 月在甘肃省东大山自然保护区,从生态位的角度分析暗腹雪鸡孤立小种群与同域分布的三种兽类(岩羊、旱獭和山羊)存在何种生境利用特征,通过讨论不同物种间的生态位重叠以及可能的竞争关系,进一步探寻暗腹雪鸡的濒危机制。

1 研究地点与方法

1.1 研究地点

甘肃省张掖市甘州区平山湖蒙古族乡东大山自然保护区(100°45'~100°51' E, 39°00'~39°04' N)东连龙首山,西望合黎山,北临平山湖草原和阿拉善荒漠,南隔河西走廊(张掖段)与祁连山相望。南北宽约 7 km,东西长约 9 km,总面积约 52 km²。东大山山顶平坦,边缘陡峭,山区各沟道因长期剧烈的切割作用形成高山深谷地形,一般坡度为 30°左右,海拔高度 2 200~3 660 m。气候垂直变化明显,山麓带属于旱荒漠气候,森林带属半湿润的森林草原气候,林线以上属高寒草甸气候。植被类型主要有青海云杉(*Picea crassifolia*)林、怀腺柳(*Salix cupularis*)灌丛、针茅(*Stipa* sp.)草原、苔草亚高山草甸和荒漠灌丛草原等,复杂的地形和多样的植被为多种动物提供了生存

环境,分布有国家一级和二级保护物种十余种,食草兽类主要有岩羊、旱獭和山羊等(李刚 2017)。

1.2 栖息地调查

野外工作时间为 2018 年夏季的 7 月 20 日至 8 月 5 日。通过访问保护区工作人员并结合实地查证,以了解暗腹雪鸡和岩羊、旱獭及山羊 3 种动物的活动范围、时间、地点和痕迹特点(包括个体、粪便、取食痕迹和洞穴等)。研究区主要分布于保护区的闸子沟、马圈沟、老寺顶和俄博顶这四个区域。在研究区内,特别是在暗腹雪鸡的频繁活动区,经常能发现粪便和羽毛,偶尔发现活体。暗腹雪鸡的粪便特征明显,其富含大量植物纤维、长条状、较其他雉类粪便大、长度约为 4~7 cm;老旧的粪便为灰绿色,新鲜的粪便为草绿色,新老粪便均无臭味。在研究区亦能发现岩羊活体和粪便,岩羊和山羊的粪便较好分辨,岩羊的粪便略小于山羊粪便。旱獭的活动点记录主要以洞穴为主。

主要采用样线法调查动物的种群数量和空间分布,在研究区内设置样线,保证样线均匀分布在整个研究区域且穿越 4 种动物栖息的不同生境,共设置了 7 条样线,每条样线长 6~8 km,以计数器 GPS(ICEGPS 660)测定样线长度。设置原则为以管护站为起点,行走样线,行进方向随机但以不走出保护区界为准,海拔梯度由低到高,沿着山间可以人为通过的路线且并不刻意避开崎岖陡峭路段,同时保证样线尽可能穿越本研究 4 种动物的典型生境。于每天 4 种动物的活动高峰期(6:30~12:00 时和 13:00~19:00 时),以 2~3 km/h 的速度行走样线,5 人一组清晨出发黄昏归来,保证一天内除中午用餐时间均用于行走和布设样方并采集数据。用望远镜观察暗腹雪鸡和岩羊、旱獭及山羊的实体及活动行为,搜索活动痕迹(包括新鲜粪便、羽毛和洞穴),并作短距离的循迹搜寻,记录所见实体的数量和所在活动位点的经纬坐标。调查中若发现动

物, 在其活动未受到惊扰的情况下, 先用望远镜 (Nikon 阅野 SX 10 × 50 CF) 观察, 待其离去后, 以直接观察到的动物采食点和粪便痕迹确定活动位点。由于直接发现动物活体的次数较少, 因此多以动物的粪便或其他痕迹来确定其活动位点。

根据野外观察结果, 以活动点为中心, 设置 10 m × 10 m 的大样方, 作为栖息地样方, 在每个大样方内对角线的四等分处设置 1 m × 1 m 的小样方 4 个, 以大样方测量地形因子, 小样方测量草本因子。生态因子的测度方法参考前期的研究 (刘钊等 2008, 闫永峰等 2009), 其中小路距离是指距离可以人为通过的放牧小路的距离, 通常是山羊或其他兽类频繁过往形成的通道。本次调查共确定了 4 种动物共有的 6 个生态因子, 包括海拔、坡度、坡向、草本盖度、距水源距离和距小路距离。

1.3 数据处理

1.3.1 生态因子分析 采用单样本 Kolmogorov Smirnov Z 检验分析生态因子的正态性, 当数据符合正态分布时, 采用单因素方差分析 (one-way ANOVA) 检验多组生态因子数据之间的总体差异性, 若两组数据均呈正态分布则采用独立样本 t 检验比较两组数据之间的差异性; 若数据不呈正态分布, 采用非参数 Kruskal-Wallis H 检验和非参数两个独立样本 Mann-Whitney U 检验分别比较多组数据之间和两组数据之间的差异性。采用主成分分析法对生态因子进行降维和排序, 利用主成分分值绘制统计图, 综合比较不同物种的生态位分化情况。同时, 采用核密度估计法估计不同物种各生态因子的核密度概率密度函数曲线, 以显示不同物种的生态位分化与重叠 (Quinn et al. 2002)。统计分析和制图使用 SPSS 17.0 和 MATLAB R2009b。数据采用平均值 ± 标准误 (Mean ± SE) 表示。

1.3.2 生态位分析 采用香农-威纳 (Shannon-Weiner) 指数计算 4 种动物栖息地生态因子的生态位宽度, 计算公式如下 (MacArthur 1955):

$$B_i = \frac{\lg \sum N_{ij} - (1 / \sum N_{ij}) (\sum N_{ij} \lg N_{ij})}{\lg r}$$

式中, B_i 为 i 种的生态位宽度, N_{ij} 为第 i 种利用第 j 种生态因子等级的数值, r 为生态位的因子等级数值。生态位宽度的变动范围从 0 到 1, 0 表示没有利用, 1 表示对所有等级都同样地利用。

采用的生态位重叠指数计算 4 种动物栖息地因子的生态位重叠值, 其公式如下 (Schoener 1968):

$$C_{ih} = \frac{1}{2} \sum |P_{ij} - P_{hj}|$$

式中, C_{ih} 为 i 种和 h 种之间的生态位重叠指数, P_{ij} 为 i 种利用因子 j 等级的频率, P_{hj} 为 h 种利用因子 j 等级的频率。生态位重叠指数的变化范围从 0 到 1, 0 表示不重叠, 1 表示完全重叠。

2 结果

在研究区内, 分别设置暗腹雪鸡、岩羊、旱獭和山羊栖息地样方 108 个、56 个、110 个和 42 个。最低样方海拔为 2 574 m, 最高样方海拔为 3 605 m。4 种动物的分布位点见图 1。

2.1 生态因子和主成分分值比较

统计分析结果表明, 4 个物种栖息地的生态因子比较, 物种间均存在显著或极显著差异 (表 1)。两两比较结果表明, 岩羊与旱獭利用样方的海拔差异不显著 ($t = 0.983$, $df = 164$, $P > 0.05$), 但均极显著高于暗腹雪鸡 (岩羊 vs. 暗腹雪鸡: $Z = -5.823$, $P < 0.001$; 旱獭 vs. 暗腹雪鸡: $Z = -4.302$, $P < 0.001$) 和山羊 (岩羊 vs. 山羊: $t = 7.700$, $df = 96$, $P < 0.001$; 旱獭 vs. 山羊: $t = 5.794$, $df = 150$, $P < 0.001$); 岩羊与旱獭利用样方的坡向差异不显著 ($Z = -0.950$, $P = 0.342$), 暗腹雪鸡和山羊的坡向差异不显著 ($t = 0.037$, $df = 148$, $P > 0.05$); 与其他物种相比, 暗腹雪鸡利用样方的坡度最大, 均显著大于其他物种 (暗腹雪鸡 vs. 岩羊: $t = 5.783$, $df = 162$, $P < 0.01$; 暗腹雪鸡 vs. 早

獭: $t = 10.987$, $df = 216$, $P < 0.001$; 暗腹雪鸡 vs. 山羊: $Z = -4.889$, $P < 0.001$), 其次是山羊和岩羊, 且二者无显著差异 ($Z = -0.194$, $P > 0.05$), 旱獭的坡度最小; 旱獭利用样方的草本盖度最大, 显著大于其他物种 (旱獭 vs. 岩羊: $Z = -2.662$, $P < 0.01$; 旱獭 vs. 暗腹雪鸡: $Z = -7.210$, $P < 0.001$; 旱獭 vs. 山羊: $Z = -6.375$,

$P < 0.001$), 其次是岩羊、暗腹雪鸡和山羊; 岩羊和旱獭距离水源距离最远且二者差异不显著 ($Z = -0.353$, $P > 0.05$), 其次是暗腹雪鸡, 距离水源最近的是山羊且显著小于岩羊和旱獭 (山羊 vs. 岩羊: $t = 3.488$, $df = 96$, $P < 0.01$; 山羊 vs. 旱獭: $Z = -2.923$, $P < 0.01$); 岩羊和山羊距离小路距离最远且二者无显著差异

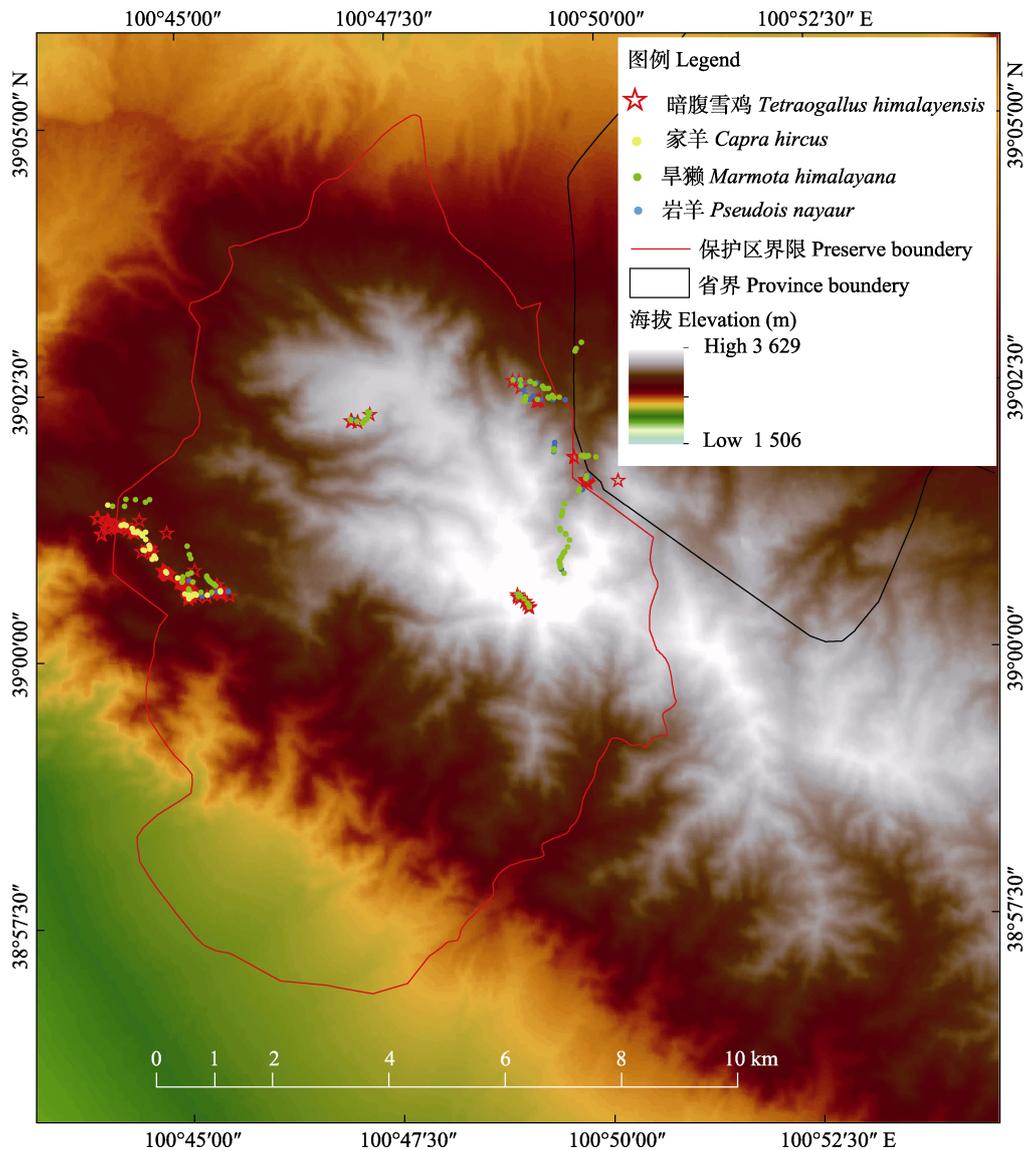


图 1 东大山自然保护区暗腹雪鸡与 3 种兽类分布位点图

Fig. 1 Location map of *Tetraogallus himalayensis* and other three mammal species in Dongdashan Nature Reserve, Gansu Province

($Z = -1.149, P > 0.05$), 其次为暗腹雪鸡但与旱獭无显著差异 ($Z = -0.982, P > 0.05$), 旱獭距离小路的距离最近且显著小于岩羊和山羊 (旱獭 vs. 岩羊: $Z = -3.691, P < 0.001$; 旱獭 vs. 山羊: $Z = -4.560, P < 0.001$) (表 1)。

6 个生态因子共提取了前 3 个主成分, 方差累计贡献率达到 72.35%, 其中第一主成分贡献率为 36.68%, 第二主成分贡献率为 20.76%, 第三主成分贡献率为 14.92%。生态因子数据的主成分分值比较结果表明, 4 个物种的 3 个主成分分值之间均差异显著 (表 1)。不同物种间第一主成分分值两两比较表明, 岩羊与旱獭的主成分分值较大且两物种间无显著差异 ($t = -0.23, df = 164, P > 0.05$); 暗腹雪鸡与山羊的主成分分值较小且两物种间无显著差异 ($Z = -1.71, P > 0.05$) (表 1)。第二主成分比较表明, 山羊的主成分分值较大且与岩羊无显著差异 ($t = -0.291, df = 96, P > 0.05$), 但显著大于其他两物种 (山羊 vs. 暗腹雪鸡: $Z = -0.781,$

$P > 0.05$; 山羊 vs. 旱獭: $t = -6.342, df = 150, P < 0.001$), 暗腹雪鸡和岩羊的主成分分值无显著差异 ($Z = -0.51, P > 0.05$), 旱獭的主成分分值最小且显著小于其他物种 (旱獭 vs. 暗腹雪鸡: $Z = -6.028, P < 0.001$; 旱獭 vs. 岩羊: $t = 6.577, df = 164, P < 0.001$; 旱獭 vs. 山羊: $t = -6.342, df = 150, P < 0.001$)。第三主成分比较表明, 暗腹雪鸡和山羊的主成分分值较大且两物种间无显著差异 ($Z = -0.66, P > 0.05$); 岩羊和旱獭的主成分分值较小且两物种间无显著差异 ($Z = -0.76, P > 0.05$) (表 1)。依据主成分分值散点图, 暗腹雪鸡与其他物种均有部分生态位重叠 (图 2)。

2.2 生态位重叠与生态位宽度分析

4 种动物在分布区不同生态因子等级中所占的频率见表 2。生态位重叠和生态位宽度分析结果表明, 在生态位宽度大于 0.8 的因子中, 暗腹雪鸡有坡向和草本盖度 2 个因子; 岩羊有海拔、坡向、草本盖度、距水源距离和距小路

表 1 东大山自然保护区暗腹雪鸡与 3 种兽类栖息地生态因子比较

Table 1 Comparison of ecological factors in habitats of *Tetraogallus himalayensis* and other three mammals in Dongdashan Nature Reserve, Gansu Province

生态因子和主成分 Ecological factor and factor of principal component	物种 Species				Kruskal-Wallis H 检验卡方值 χ^2 value
	暗腹雪鸡 <i>Tetraogallus himalayensis</i> ($n = 108$)	岩羊 <i>Pseudois nayaur</i> ($n = 56$)	旱獭 <i>Marmota himalayana</i> ($n = 110$)	山羊 <i>Capra hircus</i> ($n = 42$)	
海拔 Altitude (m)	2 889.94 ± 23.53 ^a	3 085.14 ± 31.90 ^b	3 043.06 ± 25.87 ^b	2 799.04 ± 4.76 ^a	52.185 ^{**}
坡向 Aspect (°)	194.57 ± 8.33 ^a	144.66 ± 14.66 ^b	162.34 ± 11.71 ^{bc}	193.95 ± 16.72 ^{ac}	10.031 [*]
坡度 Slope (°)	49.89 ± 1.51 ^a	36.48 ± 1.39 ^c	30.52 ± 0.93 ^b	37.95 ± 2.37 ^{cd}	98.000 ^{**}
草本盖度 Herb coverage (%)	0.40 ± 0.02 ^a	0.55 ± 0.03 ^b	0.66 ± 0.02 ^c	0.38 ± 0.02 ^a	69.293 ^{**}
距水源距离 Distance to water (m)	832.58 ± 76.39 ^a	1 166.52 ± 119.06 ^b	1 062.18 ± 70.83 ^b	648.14 ± 64.82 ^a	13.906 ^{**}
距小路距离 Distance to road (m)	192.76 ± 24.52 ^a	296.00 ± 39.51 ^b	117.06 ± 13.28 ^a	366.51 ± 46.86 ^b	7.540 ^{**}
第一主成分分值 First principal component	- 0.48 ± 0.10 ^a	0.42 ± 0.12 ^b	0.45 ± 0.08 ^b	- 0.50 ± 0.06 ^a	85.920 ^{**}
第二主成分分值 Second principal component	0.21 ± 0.10 ^a	0.33 ± 0.14 ^{ab}	- 0.52 ± 0.06 ^c	0.39 ± 0.17 ^b	50.910 ^{**}
第三主成分分值 Third principal component	0.24 ± 0.08 ^a	- 0.29 ± 0.14 ^b	- 0.15 ± 0.11 ^b	0.14 ± 0.15 ^a	12.040 ^{**}

* 表示显著水平 $P < 0.05$, ** 表示极显著水平 $P < 0.01$ 。同行肩标含有相同小写字母表示差异不显著 ($P > 0.05$)。

* stands for $P < 0.05$; ** stands for $P < 0.01$; same lowercases in the same row indicated no significant differences ($P > 0.05$).

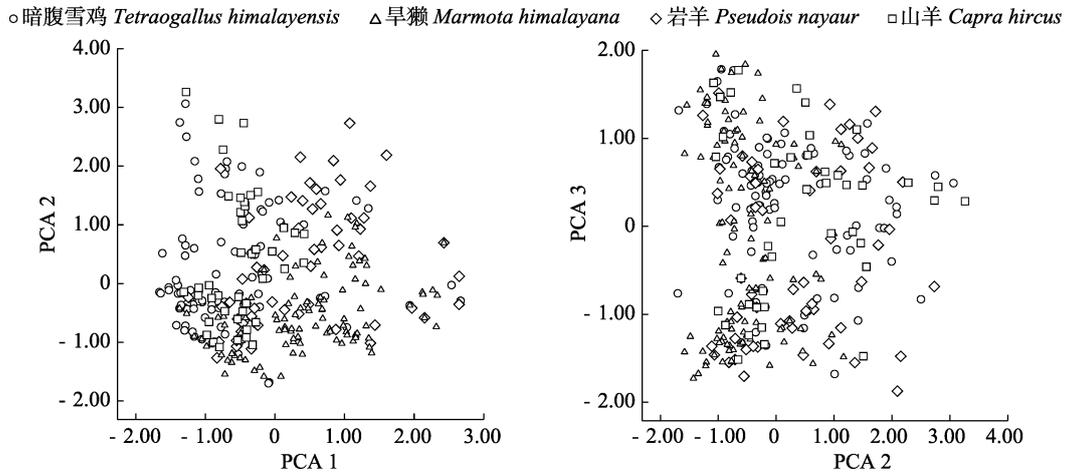


图 2 4 种物种栖息地生态因子主成分分值散点图

Fig. 2 Scatter plots of principal component score of ecological factors in habitats of four species

表 2 4 种动物在不同生态因子等级中出现的频率

Table 2 Occurrence frequency of four species in different ecological factor ranks

因子 Ecological factor	因子等级 Rank	因子范围 Range	出现频率 Occurrence frequency			
			暗腹雪鸡 <i>Tetraogallus himalayensis</i>	岩羊 <i>Pseudois nayaur</i>	旱獭 <i>Marmota himalayana</i>	山羊 <i>Capra hircus</i>
海拔 Altitude (m)	1	2 574 - 2 832	0.69	0.21	0.26	0.86
	2	2 833 - 3 090	0.13	0.30	0.31	0.14
	3	3 091 - 3 347	0.10	0.38	0.36	0.00
	4	3 348 - 3 605	0.07	0.12	0.08	0.00
坡向 Aspect (°)	阴坡 Shady slope	1 - 45, 316 - 360	0.15	0.32	0.43	0.26
	半阴坡 Half-shady slope	46 - 90, 271 - 315	0.19	0.36	0.36	0.26
	半阳坡 Half-sunny slope	91 - 135, 226 - 270	0.29	0.13	0.08	0.33
	阳坡 Sunny sloop	136 - 180, 181 - 225	0.37	0.20	0.14	0.14
坡度 Slope (°)	1	0.0 - 22.8	0.02	0.09	0.21	0.17
	2	22.9 - 45.6	0.44	0.77	0.72	0.64
	3	45.7 - 68.4	0.44	0.14	0.07	0.12
	4	68.5 - 91.2	0.10	0.00	0.00	0.07
草本盖度 Herb coverage (%)	1	0.05 - 0.29	0.43	0.21	0.11	0.26
	2	0.29 - 0.53	0.27	0.21	0.12	0.57
	3	0.53 - 0.76	0.20	0.34	0.40	0.16
	4	0.76 - 1.00	0.10	0.23	0.37	0.00
距水源距离 Distance to water (m)	1	72 - 1 004	0.74	0.50	0.52	0.93
	2	1 005 - 1 936	0.16	0.30	0.35	0.07
	3	1 937 - 2 868	0.06	0.14	0.13	0.00
	4	2 869 - 3 800	0.04	0.06	0.00	0.00
距小路距离 Distance to road (m)	1	0 - 240	0.73	0.55	0.85	0.48
	2	241 - 480	0.07	0.13	0.13	0.10
	3	481 - 720	0.15	0.20	0.03	0.29
	4	721 - 960	0.05	0.13	0.00	0.14

距离 5 个因子；旱獭有海拔、坡向和草本盖度 3 个因子；山羊有坡向和距小路距离 2 个因子。在生态位宽度小于或等于 0.4 的因子中，旱獭有距小路距离 1 个因子（集中在等级 1 中）；山羊有海拔和距水源距离 2 个因子（均集中在等级 1 中）；暗腹雪鸡和岩羊则没有（表 2，3）。

在两种动物的生态位重叠指数大于或等于 0.5，且对应的生态位宽度值小于 0.6 的因子中，暗腹雪鸡分别与岩羊、旱獭和山羊符合该条件的有距水源距离和距小路距离 2 个因子；岩羊分别与旱獭、山羊符合该条件的有坡度 1 个因子；旱獭与山羊有坡度和距小路距离 2 个因子。由此可见，水源点、坡度和距小路距离是这 4 种野生动物种间竞争的关键资源（表 3）。另外，暗腹雪鸡与山羊的海拔和距水源距离的生态位重叠指数均较大，且山羊的海拔与距水源距离的生态位宽度均很窄，因此，这两个因子是暗腹雪鸡与山羊种间竞争的关键因子（表 3）。

2.3 核密度估计比较

用核密度函数估计不同物种的生态位，可以直观反映物种之间的生态位宽度和重叠信息。从核密度函数图像可以看出，不同物种间存在着不同程度的生态位重叠。其中，暗腹雪鸡与山羊的海拔高度、坡向、草本盖度、距水

源距离重叠较大；暗腹雪鸡与旱獭的距小路距离重叠较大。虽然有时各个物种的核密度函数曲线呈现波动或者多峰形态，但是暗腹雪鸡与其他物种之间，以及各个不同物种之间均有较大面积的生态位重叠（图 3）。

3 讨论

3.1 生态位的分化与重叠

同域分布的不同物种存在着生境需求上的差异性。从生态位分析结果来看，暗腹雪鸡与 3 种兽类存在着不同程度的生态位分化，这主要是由于不同物种的种间差异导致在资源利用上存在不相似性；但是，从本文的主成分分析、生态位重叠指数以及核密度估计结果，又能看出 4 种动物在生态位上，尤其是在与空间利用相关的生态因子上，存在不同程度的生态位重叠。同域分布物种利用同一栖息地，必然存在着生态位选择和利用上的相似性进而发生资源的竞争（MacArthur et al. 1967, Bryce et al. 2002, Ricklefs 2007）。如在距水源距离和距小路距离因子上暗腹雪鸡与 3 种兽类均有很大重叠，且暗腹雪鸡这两个生态因子的生态位宽度较小；相较于岩羊和旱獭，暗腹雪鸡与山羊在海拔因子上存在着很大的重叠，且在坡向、草本盖度、距水源距离和距小路距离上重叠指数

表 3 4 种动物栖息地的生态位宽度与重叠值

Table 3 Niche breadth and overlapping index of ecological factors in habitats of four species

生态因子 Ecological factor	暗腹雪鸡 <i>Tetraogallus himalayensis</i>			岩羊 <i>Pseudois nayaur</i>			旱獭 <i>Marmota himalayana</i>		山羊 <i>Capra hircus</i>	
	生态位 宽度 Niche breadth	生态位重叠指数 Niche overlapping index			生态位 宽度 Niche breadth	生态位重叠指数 Niche overlapping index		生态位 宽度 Niche breadth	生态位重叠指数 Niche overlapping index 山羊	生态位 宽度 Niche breadth
		岩羊	旱獭	山羊		旱獭	山羊			
海拔 Altitude (m)	0.68	0.52	0.56	0.82	0.94	0.95	0.36	0.93	0.40	0.30
坡向 Aspect (°)	0.96	0.66	0.56	0.77	0.95	0.89	0.79	0.87	0.74	0.97
坡度 Slope (°)	0.74	0.60	0.53	0.64	0.50	0.88	0.85	0.55	0.88	0.74
草本盖度 Herb coverage (%)	0.92	0.73	0.53	0.70	0.99	0.80	0.60	0.88	0.40	0.70
距水源距离 Distance to water (m)	0.59	0.76	0.74	0.81	0.82	0.94	0.57	0.73	0.59	0.19
距小路距离 Distance to road (m)	0.60	0.82	0.83	0.75	0.84	0.71	0.89	0.36	0.60	0.88

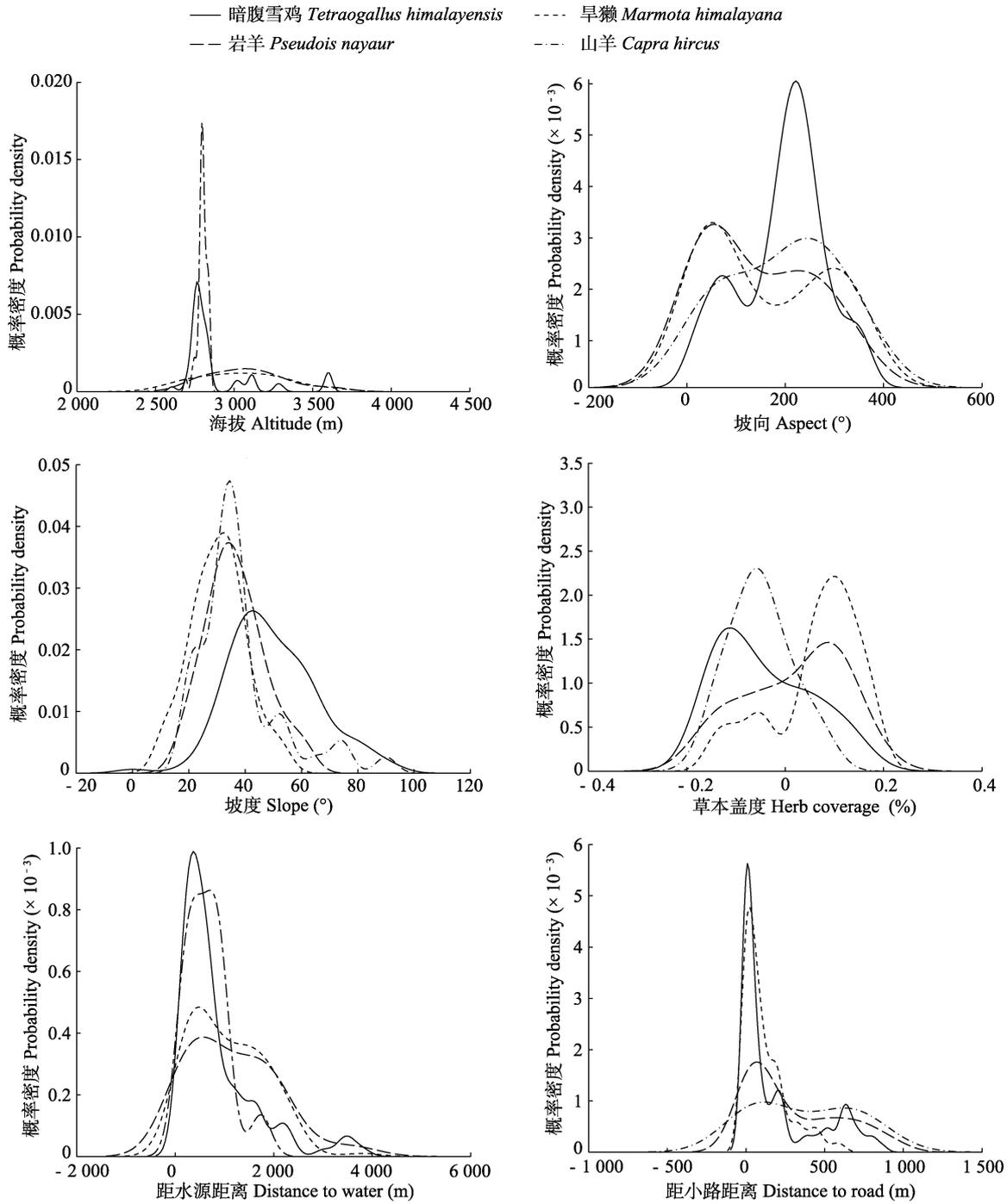


图 3 4 种物种栖息地生态因子核密度函数估计图

Fig. 3 Plots of kernel density functions of ecological factors in habitats of four species

也均大于 0.7, 相对来说重叠指数较大, 同时山羊的海拔和距离水源距离这两个生态因子的生态位宽度较小, 这表明暗腹雪鸡核心生境的放

牧干扰强度较大, 二者存在着较大竞争。野外观察亦表明, 在暗腹雪鸡相对集中分布的马圈沟, 有少数尚未迁出自然保护区的牧民放牧家

畜，放牧干扰对暗腹雪鸡有一定的惊扰，有时暗腹雪鸡会向低海拔处移动躲避干扰。

物种之间存在着资源利用的镶嵌利用方式以产生生态位的分化（高玮等 1997，李伟等 2006），但由于不同物种生态位的宽度大小不同以及资源利用的不均匀性，物种间在生态位的局部区间范围内可能有潜在的竞争作用（MacArthur et al. 1967，Creel et al. 1996，高玮等 1997，Bryce et al. 2002，Hull et al. 2014，Zhang et al. 2017）。岩羊和旱獭虽然在地形因子上与暗腹雪鸡重叠指数不高，但由于这两种兽类在海拔和坡向因子上生态位宽度较大，在生境利用上与暗腹雪鸡存在同域生境利用区。野外调查发现，由于旱獭和岩羊的广适性生态因子较暗腹雪鸡多，在暗腹雪鸡的分布区内几种动物分布位点同时出现的频次较高，表明存在种间资源竞争的可能。旱獭的洞穴数量在 2 500 ~ 3 300 m 这个海拔梯度上分布较为均匀，在暗腹雪鸡的活动位点附近，总能发现旱獭的洞穴；在海拔较高的地区，暗腹雪鸡活动位点附近也能发现岩羊的粪便；观察亦发现家羊和暗腹雪鸡常取食同种草本植物的嫩芽。在暗腹雪鸡的集中分布区马圈沟发现，其与三种兽类在生境利用上明显重叠，由于四者均为草食动物，难免存在空间利用和食性上的相似性，存在潜在的竞争可能。从核密度估计函数图也可以更直观地看出，岩羊和旱獭在海拔和坡向因子上的生态位宽度明显宽于暗腹雪鸡，而在坡度因子上，虽然暗腹雪鸡的生态位宽度较宽，与 3 种兽类的生态位重叠指数不高，但是在局部区间范围内（如坡度 $22.9^{\circ} \sim 45.6^{\circ}$ 区域），4 种动物活动位点共同出现的概率较高，意味着局域生境利用的相似性。野外调查亦发现，无论在山腰处植被稀疏的陡峭悬崖还是山顶处较为平缓的草坡，均能发现暗腹雪鸡与其他兽类的活动位点。

3.2 觅食场所与水源利用相似性

本研究 4 种动物均为植食性，草本因子生态位宽度和重叠指数可以间接反映其间对食物

资源需求的相似程度。前期研究表明，草本植物生长状况是限制暗腹雪鸡种群增长的重要因素（Liu 1994，闫永峰等 2009）。由于暗腹雪鸡与岩羊、旱獭生境的草本盖度因子的生态位宽度均较大，并且暗腹雪鸡与岩羊、旱獭及山羊 3 种兽类重叠指数数值大小适中，反映了暗腹雪鸡在草本盖度因子上的广适性。野外调查中，我们发现无论是植被贫乏的阳坡陡崖裸岩区还是植被丰富的山顶缓坡草甸区，均能发现暗腹雪鸡的活动位点，暗腹雪鸡更偏好在裸露岩石区取食荒漠植物的嫩芽。但在接近山顶处的草坡常发现暗腹雪鸡的活动痕迹，暗示此区域亦是暗腹雪鸡的主要觅食场所，且 4 种动物在接近山顶草坡处的活动痕迹频繁同时出现，可见它们在觅食地利用上的重叠也主要集中于此，山顶草坡是 4 种动物主要的潜在采食竞争场所。

在调查中，暗腹雪鸡的活体或者叫声总是出现在海拔较低、坡度陡峭的阳坡或半阳坡的裸岩区，推测暗腹雪鸡可能频繁往返活动于裸岩区和山顶草坡之间。这样，4 种动物在山顶草坡或者在草坡和裸岩之间的过渡区无疑存在着食物资源利用上的重叠。此次调查发现，暗腹雪鸡个体受惊后，总是向山下的陡坡惊飞，并栖落于更为陡峭的山崖。前期的研究发现，雪鸡有频繁访问较高海拔地区的倾向，因为高海拔地区可提供更多的陡峭斜坡和悬崖，向下滑翔逃亡的可能性较大（闫永峰等 2009）。因此，暗腹雪鸡偏好选择坡度较大的裸岩区有利于其有效躲避敌害，且与坡顶放牧活动、其他野生动物的干扰或天敌捕食较少有关。

暗腹雪鸡与 3 种兽类在距水源距离和距小路距离上存在着较大生态位重叠，反映了水源点对 4 种动物活动范围的制约，如在闸子沟调查中仅发现了一处明显的山泉水源点，同时可供家畜饮水；马圈沟只有两处水源点，均分布在陡坡下的沟谷地带，距离暗腹雪鸡的活动位点有较长的距离。相较于暗腹雪鸡干旱恶劣的生存环境，这些水源点可能是制约其活动的关

键因子,但考虑到水源的可利用性较低,以及动物在能量投入上的权衡,暗腹雪鸡可能更多直接从取食的植物中获取水分。距小路距离反映了 4 种动物对人为干扰的适应性,其中旱獭的该因子生态位宽度最小,反映了旱獭对生境干扰的适应性较强。这与野外调查情况一致,调查中小路附近频繁发现旱獭窝。

3.3 致危因素与保护

相较于其他雉类种群,暗腹雪鸡恶劣的生存环境是制约其种群增长的主要因素之一。此前的研究表明,自从 20 世纪 90 年代东大山自然保护区开始禁牧以来,牲畜的减少使保护区草场质量得到提高,暗腹雪鸡的数量进入增长阶段,之后又经历了规模较大的人工捕捉驯养,加之偷猎和天敌,直接影响了暗腹雪鸡的种群增长(闫永峰等 2008)。本次调查虽然在保护区的匣子沟、马圈沟、老寺顶和俄博顶等地均发现暗腹雪鸡的稀疏活动位点,但仅在马圈沟发现为数不多的活体,再依据与林业职工的访谈信息,判断东大山的暗腹雪鸡种群规模总体较小。干旱恶劣的生存环境、有限的放牧干扰(20 世纪 90 年代禁牧以来有少数牧民尚未迁出)、生境的孤立以及与其他野生植食性兽类的种间资源竞争仍然可视为制约其种群增长和致危的因素。

任何一种资源如果被某种个体或者种群利用,那么这种资源相对于其他个体或种群的可利用性会相应减少(MacArthur et al. 1967, Ricklefs 2007)。与空间利用、食物资源和水源相关的生态因子重叠程度可以直接反映出暗腹雪鸡与 3 种兽类的资源利用状况。山羊放牧的区域较为固定,恰好处于暗腹雪鸡的核心分布区,因此与暗腹雪鸡的生态位重叠较大,放牧干扰必然是影响暗腹雪鸡种群增长的重要因素之一。前期研究表明,家畜的减少使保护区的草场得到恢复,并减少了对雪鸡的干扰(Liu 1994, 闫永峰等 2009)。我们在调查中发现,为了防止牧民的牛羊家畜上山啃食草场,保护区管理人员每天清晨定期驱赶并频繁巡护山

林,但是偷牧现象依然难以杜绝。经过协商这些留在保护区内的少量牧民将在后期迁出,这无疑能使草场得到保护,并减少对雪鸡等濒危野生动物的干扰。由于其他野生兽类的广适性生态因子多于暗腹雪鸡,在生态因子的局部区间内难免与其发生生态位重叠和潜在竞争可能。但是随着人为干扰的减少和生境质量的改善,在食物资源较为丰富的情况下,即使不同物种之间存在着生态位重叠,物种间也可能共存(Abrams 1980)。

致谢 感谢甘肃省东大山自然保护区全体工作人员对本研究的大力支持,感谢河西学院 2018 年参加东大山自然保护区暑期社会实践团队的全体同学。

参 考 文 献

- Abrams P A. 1980. Some comments on measuring niche overlap. *Ecology*, 61(1): 44–49.
- Bryce J, Johnson P J, MacDonald D W. 2002. Can niche use in red and grey squirrels offer clues for their apparent coexistence? *Journal of Applied Ecology*, 39(6): 875–887.
- Creel S, Creel N M. 1996. Limitation of African wild dogs by competition with larger carnivores. *Conservation Biology*, 10(2): 526–538.
- Hull V, Zhang J D, Zhou S Q, et al. 2014. Impact of livestock on giant pandas and their habitat. *Journal for Nature Conservation*, 22(3): 256–264.
- Liu N. 1994. Breeding behaviour of Koslov's snowcock (*Tetraogallus himalayensis Koslowi*) in Northwestern Gansu, China. *Gibier Faune Sauvage Game Wildlife*, 11(2): 167–177.
- MacArthur R. 1955. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, 36(3): 533–536.
- MacArthur R, Levins R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101(921): 377–385.
- Pfennig D W, Murphy P J. 2003. A test of alternative hypotheses for character divergence between coexisting species. *Ecology*, 84(5): 1288–1297.
- Quinn G P, Keough M J. 2002. *Experimental Design and Data*

- Analysis for Biologists. New York: Cambridge University Press.
- Ricklefs R E. 2007. *The Economy of Nature*. 6th ed. New York: W.H. Freeman and Company.
- Schoener T W. 1968. The Anolis lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology*, 49(4): 704–726.
- Zhang J D, Hull V, Ouyang Z Y, et al. 2017. Divergent responses of sympatric species to livestock encroachment at fine spatiotemporal scales. *Biological Conservation*, 209(5): 119–129.
- 段利娟. 2014. 王朗自然保护区大熊猫及其同域物种活动节律及栖息地利用研究. 北京: 北京林业大学硕士学位论文.
- 高玮, 李万超, 吕杰娣. 1997. 三种啄木鸟的生态位和竞争. *东北师大学报: 自然科学版*, 29(1): 78–81.
- 胡锦涛, 吴攀文. 2007. 小相岭山系大熊猫大中型伴生兽类. *四川动物*, 26(1): 88–90.
- 康东伟, 赵联军, 宋国华. 2011. 四川王朗国家级自然保护区大熊猫与家畜竞争关系. *东北林业大学学报*, 39(7): 74–76.
- 李刚. 2017. 祁连山自然保护区东大山生物资源. 北京: 科学出版社, 1–3.
- 李伟, 周伟, 张兴勇, 等. 2006. 哀牢山国家级自然保护区南华片三种雉类春季取食地利用比较. *动物学研究*, 27(5): 495–504.
- 刘钊, 周伟, 张仁功, 等. 2008. 云南元江上游石羊江河谷绿孔雀不同季节觅食地选择. *生物多样性*, 16(6): 539–546.
- 王盼, 白文科, 黄金燕, 等. 2018. 同域分布大熊猫和水鹿生境利用分异特征. *生态学报*, 38(15): 5577–5583.
- 王晓, 侯金, 张晋东, 等. 2018. 同域分布的珍稀野生动物对放牧的行为响应策略. *生态学报*, 38(18): 6484–6492.
- 闫永峰, 刘迺发. 2009. 东大山自然保护区喜马拉雅雪鸡 (*Tetraogallus himalayensis*) 的巢址选择. *生态学报*, 29(8): 4278–4284.
- 闫永峰, 王玉玲, 朱杰, 等. 2008. 甘肃省东大山自然保护区和盐池湾自然保护区高山雪鸡繁殖期种群密度调查. *四川动物*, 27(1): 70–74.
- 郑光美. 2023. *中国鸟类分类与分布名录*. 4版. 北京: 科学出版社, 5.
- 周世强, Vanessa HULL, 张晋东, 等. 2016. 野生大熊猫与放牧家畜的空间利用格局比较. *兽类学报*, 36(2): 138–151.