

# 海南麂活动节律和时间分配的可塑性

兰天<sup>①</sup> 颜文博<sup>①</sup> 曾治高<sup>②\*</sup> 黄祝礼<sup>③</sup> 薛少亮<sup>③</sup> 张明军<sup>④⑤</sup>  
梁路<sup>③</sup> 覃莉卿<sup>③</sup> 羊子科<sup>③</sup> 莫世亮<sup>③</sup> 莫世琴<sup>③</sup> 陈珉<sup>④⑤</sup>

① 陕西理工大学, 陕西省资源生物重点实验室 汉中 723000; ② 中国科学院动物研究所动物生态与保护生物学院重点实验室 北京 100101; ③ 海南热带雨林国家公园管理局尖峰岭分局 乐东 572542; ④ 华东师范大学海南研究院 三亚 572025; ⑤ 华东师范大学生态与环境科学学院, 崇明生态研究院 上海 200241

**摘要:** 可塑性作为动物的一种基本自然属性, 能使动物调节自身活动和时间分配, 从而适应环境的周期性变化。了解生态位时间维度的可塑性, 对揭示物种活动模式的多样性及其驱动因素至关重要。本文基于海南尖峰岭林区 2020 年 11 月至 2022 年 10 月海南麂 (*Muntiacus nigripes*) 的红外相机数据, 采用核密度估计方法分析其日活动节律的年度变化、季节变化和性别差异, 用行为时间分配频次比例阐明其每日时间分配特征。日活动节律结果表明, 在缺失大型食肉动物的区域, 海南麂倾向于昼行性活动。海南麂的日活动节律随年度和季节而变化, 不同年间海南麂日活动重叠系数存在差异; 不同个体的活动节律季节变化中, 仅 2021 年雄性个体的日活动重叠系数呈季节性显著差异; 海南麂在生态位时间维度上的社会隔离现象存在明显的年度差异, 在 2021 年表现出时间生态位上的显著分化, 两性活动高峰彼此错开, 而在 2022 年则没有类似现象。行为时间分配结果表明, 海南麂的主要行为是运动和摄食, 其中雌鹿运动和摄食分别占总行为比例的 36.2% 和 48.1%, 雄鹿占 44.6% 和 39.7%; 性别因素对海南麂摄食行为、梳理行为和育幼行为的日行为时间分配具有显著影响; 季节因素对海南麂摄食行为的影响显著。本研究从不同时间尺度的差异分析雌雄海南麂活动节律和时间分配生态位分化的潜在原因, 可能包括捕食风险低、种间竞争压力缺失及资源环境的季节性变化。研究结果可进一步了解野外海南麂种群的生态习性, 为后续行为学研究提供重要的科学资料。

**关键词:** 海南麂; 红外相机; 活动节律; 时间分配; 行为

**中图分类号:** Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2025) 04-503-11

## Plasticity of Activity Rhythm and Time Budget in *Muntiacus nigripes*

LAN Tian<sup>①</sup> YAN Wen-Bo<sup>①</sup> ZENG Zhi-Gao<sup>②\*</sup> HUANG Zhu-Li<sup>③</sup> XUE Shao-Liang<sup>③</sup>  
ZHANG Ming-Jun<sup>④⑤</sup> LIANG Lu<sup>③</sup> QIN Li-Qing<sup>③</sup> YANG Zi-Ke<sup>③</sup> MO Shi-Liang<sup>③</sup>  
MO Shi-Qin<sup>③</sup> CHEN Min<sup>④⑤</sup>

① Shaanxi University of Technology, Shaanxi Key Laboratory of Bio-Resources, Hanzhong 723000; ② Key Laboratory of Animal

**基金项目** 海南国家公园研究院科研项目 (No. KY-24ZK01, KY-21ZK01), 2019 年中央财政林业改革发展资金尖峰岭珍稀濒危野生动植物保护项目[动合(科)2020-0312];

\* 通讯作者, E-mail: zengzhg@ioz.ac.cn;

**第一作者介绍** 兰天, 男, 硕士研究生; 研究方向: 生态学; E-mail: 1521803047@qq.com.

收稿日期: 2024-10-16, 修回日期: 2025-02-14 DOI: 10.13859/j.cjz.202524234 CSTR: 32109.14.cjz.24234

*Ecology and Conservation Biology, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101; ③ Jianfengling Branch Bureau of National Park of Hainan Tropical Rain Forest, Ledong 572542; ④ Hainan Institute of East China Normal University, Sanya 572025; ⑤ School of Ecological and Environmental Sciences, Institute of Eco-Chongming, East China Normal University, Shanghai 200241, China*

**Abstract: [Objectives]** Activity rhythms and time budgets are not fixed throughout the life cycle of animals. Instead, animals exhibit adaptability across various dimensions. This adaptability, particularly with respect to the temporal aspects of ecological niches, serves as a viable mechanism for animals to respond to cyclical environmental changes. However, the effects of annual and seasonal cycles on animal activity in the tropics remain unclear, and it is uncertain whether animal activity is plastic. *Muntiacus nigripes*, a diminutive deer species, inhabits tropical forest ecosystems, yet its natural ecology remains largely unexplored. Therefore, this study examined variations in the activity rhythm and time budget of *M. nigripes* across different temporal scales. **[Methods]** From November 2020 to October 2022, 160 infrared-triggered camera traps were deployed in the Jianfengling forest area of National Park of Hainan Tropical Rain Forest, Hainan Province, China to monitor *M. nigripes* and other wildlife. Based on the recorded infrared camera data, the kernel density estimation method built into the “overlap” package was employed to draw the daily activity rhythm curves of *M. nigripes* in different years, seasons, and sexes. In addition, we used the “overlapEst” function to calculate the overlap coefficient, and applied the Wald test in the “activity” package to assess the statistical significance of difference of the daily activity rhythm in *M. nigripes*. We recorded the behaviors of *M. nigripes* through photos and videos. The time budget of daily activity was expressed as the ratio of the number of samples with different behaviors to the total number of samples. The frequency ratio of daily behavioral time allocation was expressed as the ratio of the number of samples of a behavior in a time period to the total number of samples of all behaviors in that time period. Furthermore, we performed the Mann-Whitney *U* test to examine differences in time budgets for different daily behaviors between different sexes and between different seasons. All analyses were performed by R 4.2.3. **[Results]** A total of 2 739 independently valid photos were captured by 160 cameras over 45 719 working days. The results showed that *M. nigripes* was a diurnal species, mainly active at dawn and dusk. Its daily activity rhythm varied between years and seasons, and the overlap coefficient of daily activity was different between 2021 and 2022 ( $P < 0.05$ ). Among the seasonal changes of different individuals, only the overlap coefficient of daily activity of male individuals in 2021 showed a seasonal difference ( $P < 0.05$ ), while the rest showed no significant difference (Fig. 3). The temporal dimension of the ecological niche of *M. nigripes* showed obvious inter-annual variation in social isolation, with 2021 standing out as a significant period of differentiation. Specifically, during the dry season of 2021, a significant divergence was observed in the overlap coefficient of daily activities between males and females ( $P < 0.05$ ). Similarly, during the rainy season of 2021, a significant difference was observed in the overlap coefficient of daily activities between sexes ( $P < 0.05$ ). Conversely, no significant difference was noted in the overlap coefficient of daily activities between males and females in 2022 (Fig. 4). The primary behaviors of *M. nigripes* were locomotion and feeding, which respectively accounted for 36.2% and 48.1% of the total behaviors of females and 44.6% and 39.7% of the total behaviors of males (Fig. 5). In addition, sexes influenced the diurnal time budget for feeding, grooming, and parental care behaviors ( $P < 0.05$ ), and seasons influenced feeding behaviors ( $P < 0.05$ ). **[Conclusion]** In the natural ecological setting devoid of large

carnivores, *M. nigripes* exhibits signals of releasing activity times throughout the day, demonstrating plasticity in activity rhythm and time budget across sexes and seasons.

**Key words:** *Muntiacus nigripes*; Infrared camera; Activity rhythm; Time budget; Behavior

活动节律是动物长期适应自然环境变化过程中形成的较为规律的活动模式，是动物行为生态的重要内容(尚玉昌 2014, 黄杨等 2021)。活动节律受生物自身年龄、性别和生理状态等内源性因素控制，也可因自然环境(光照、温度、降雨和食物资源)、种内和种间关系等外源性因素的周期性变化而做出适应性调整(Flannigan et al. 2002, 肖义军等 2018)。近年来随着气候的剧变，动物的生理状态和活动模式也因年间、季节间环境的复杂变化而发生改变(Brivio et al. 2016, Liu et al. 2021); 其中，社会隔离是动物面对环境因素变化的一种普遍且重要的行为适应，反映了不同性别的动物在时间维度上的生态选择及时间资源利用规律(尚玉昌 2014, Relvas 2020)。有蹄类动物的昼夜活动通常呈现晨昏习性，且行为在每天 24 h 内并不平均分配，因此可能存在一定的季节可塑性(刘振生等 2005, 贾晓东等 2014, 邓雪琴等 2022)。研究动物在不同时间段的活动节律，不仅能了解动物在生态系统中的适应能力，同时还有助于结合其行为特征解释两性如何适应环境变化并采取合适的生存策略。

海南麂(*Muntiacus nigripes*)隶属哺乳纲(Mammalia)偶蹄目(Artiodactyla)鹿科(Cervidae)鹿属，在 2021 年新版《国家重点保护野生动物名录》中被确立为海南特有种并被新增为国家二级重点保护野生动物(<https://www.forestry.gov.cn/main/5461/20210205/122418860831352.html>)。在海南分布的该物种一度被当作赤鹿(*M. vaginalis*)或赤鹿海南亚种(*M. muntjak nigripes*)看待(滕丽微等 2005, 莫锦华等 2021)。海南麂仅分布于我国热带地区的海南岛(盛和林 1992)。作为热带森林生态系统中重要的组成部分，海南麂是维持生态平衡的协调者，也是植物种子传播的重

要媒介(Pratiwi et al. 2023)。由于海南麂生性机警而难以进行常规监测，使得对其活动节律和时间分配的相关研究很少，目前仅有在海南大田坡鹿国家级自然保护区的热带稀树草原利用无线电追踪技术研究了半散放条件下海南麂的行为和活动规律(刘振生 2003, 林贤梅 2013)。红外相机因其装置隐蔽和能 24 h 全天监测的特点十分适合用于探测活动隐秘、数量稀少的动物(Ridout et al. 2009, 李晟等 2014)，近些年来红外相机作为陆地兽类生态研究中最重要工具，逐渐在活动节律和行为研究等方面被广泛应用(肖治术等 2014)。

与温带相比，热带的季节性光周期变化不再强烈，更多是气候变化引发的季节性降雨(Kelly et al. 2014)。作为最容易受到热带气旋变化影响的地区之一，海南岛旱季少雨、雨季多雨的特点尤为明显；2021 年经历四个热带气旋登陆，而 2022 年则无一登陆。海南麂主要栖息在岛内中部的热带森林，同样会经历不同年间剧烈的环境季节变化，而人们对其在此变化下的活动模式仍缺乏了解。本文依据海南尖峰岭林区 2020 年 11 月至 2022 年 10 月期间红外相机拍摄到的海南麂影像数据，探究海南麂活动节律和行为时间分配在年间、季节间及性别上的可塑性变化。通过此研究可了解海南麂自身与环境适应的相互作用，分析其行为发生的潜在原因，为该物种的保护管理提供可靠的科学支持。

## 1 研究方法

### 1.1 研究区域概况

尖峰岭林区(18°38'~18°52'N, 108°45'~109°03'E)位于海南热带雨林国家公园尖峰岭分局辖区，是我国现存面积较大、保存完整的热带原始森林之一，总面积 678 km<sup>2</sup>(图 1)。

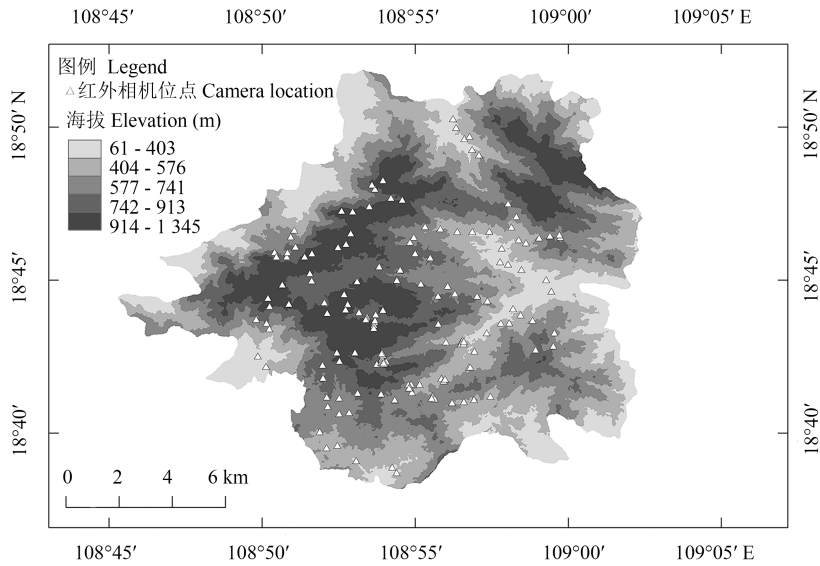


图 1 研究区域 2020 年 11 月至 2022 年 10 月布设的红外相机位点

Fig. 1 Infrared camera locations in the study area from November 2020 to October 2022

该地区属低纬热带季风气候类型，年平均气温为 24.5 °C，年均降雨量介于 1 300 ~ 3 700 mm 之间，季节上可以划分为雨季（5 至 10 月）和旱季（11 至次年 4 月）。林区内分布有热带半落叶季雨林、热带常绿季雨林、热带山地雨林及山顶苔鲜矮林等自然森林植被类型（黄全等 1986）。以热带山地雨林为主的热带原始森林生态系统共计有 8 目 23 科 68 种哺乳动物，其中重点保护动物主要有中华穿山甲（*Manis pentadactyla*）、猕猴（*Macaca mulatta*）、椰子狸（*Paradoxurus hermaphroditus*）、豹猫（*Prionailurus bengalensis*）和巨松鼠（*Ratufa bicolor*）等（莫锦华等 2021，颜文博等 2022，杨海婷等 2024）。

## 1.2 红外相机数据收集和整理

2020 年 11 月至 2022 年 10 月期间在研究区域布设的 160 台红外相机采用全天工作模式，累计相机工作日 45 719 d。在主要考虑年度气候变化及其他可能存在的年际生态差异后，把所收集的数据按 2021 年旱季（2020 年 11 月至 2021 年 4 月）和雨季（2021 年 5 月至 2021 年 10 月），及 2022 年旱季（2021 年 11

月至 2022 年 4 月）和雨季（2022 年 5 月至 2022 年 10 月）划分处理。对收集的照片和视频进行鉴别，筛选出每台相机的海南鹿独立有效照片。将独立有效照片定义为，（1）同一或不同物种的不同个体的连续照片，（2）同一物种个体的连续照片间隔超过 30 min，（3）同一物种个体的非连续照片（O'Brien et al. 2003）。本研究共获得海南鹿的独立有效照片 2 739 张，绝大部分个体单独活动。

根据海南鹿体型、毛色和头角等特征鉴定雌性和雄性、成体和幼体（刘振生 2003，滕丽微等 2005）。划分标准如下：（1）成年雄性头顶角长 20 ~ 30 cm，眶下腺至角基左右各一条明显黑色额腺，向前交叉成“V”形，多数雄性的角在 5 ~ 7 月期间脱落；（2）成年雌性无角，但额项与雄性角基相对应部分略微突起，且生长有一簇黑色毛丛。海南鹿成体两性在体型上无较大差别，成体体毛棕黄至红褐色，四肢细长且毛色深；幼体无角，体型较小且体覆白色斑点。

借鉴马飞雁（2009）对有蹄类行为的研究方法，将观察到的行为记录下来，并将这些行为记录分配到七个不同类别的活动中：运动行

为、摄食行为、梳理行为、社会行为、育幼行为、环境探究和其他行为（表 1）。

### 1.3 数据分析

采用核密度估计方法分析海南麂的日活动节律特征。利用 R 软件的 `overlap` 包 (Meredith et al. 2014) 分析绘制海南麂日活动节律的核密度曲线图, 用 `overlap-Est()` 包的 `compareCkern()` 分别比较活动节律的季节变化和性别差异 (Rowcliffe et al. 2014, 陈立军等 2019)。

计算日活动时间分配, 以不同行为发生的样本数占总样本数的比值表示此种行为所占的时间比例 (邱宝鸿等 2022); 选择日行为时间分配频次比例分析海南麂 24 h 内各行为的强度 ( $P_h$ ) (苏英钰等 2021):  $P_h = 100\% (M_k/M)$ , 式中,  $k$  表示海南麂的某种行为,  $M_k$  为某种行为在时间段中出现的样本数,  $M$  为所有行为在该时间段内出现的总样本数, 以 2 h 为单位统计和合并。

用 Shapiro-Wilk 检验对数据进行正态性检验, 利用 Mann-Whitney  $U$  检验日行为分配时间的性别差异和季节差异。采用 R 4.2.3 软件进

行统计分析。

## 2 结果

本研究获得海南麂单独活动个体的独立有效照片 2 739 张。其中, 2021 年旱季 977 张 (雌性 611 张, 雄性 366 张), 雨季 550 张 (雌性 322 张, 雄性 228 张); 2022 年旱季 903 张 (雌性 591 张, 雄性 312 张), 雨季 309 张 (雌性 226 张, 雄性 83 张)。

### 2.1 海南麂日活动节律的年间变化

基于两年数据的分年度分析均显示, 海南麂白昼的活动强度明显高于夜晚, 表明其每日活动具有明显的昼行性 (图 2)。2021 年和 2022 年海南麂日活动重叠系数存在显著差异 ( $\Delta = 0.85, P < 0.05$ ), 日活动节律 2021 年呈双峰型, 在早晨 5:00 时活动强度开始增大, 在早晨 8:00 ~ 9:00 时出现活动高峰, 到傍晚 18:00~ 19:00 时又出现一个活动高峰; 2022 年海南麂在日间 8:30 ~ 18:00 时出现均衡的高密度活动平台, 期间活动强度高于 2021 年, 在傍晚的活动峰值比 2021 年提前 0.5 h 出现。

表 1 海南麂的行为描述

Table 1 Descriptions of the behaviors of *Muntiacus nigripes*

行为类别 Behavior	定义 Definition
运动行为 Locomotion	个体发生明显位移, 如走动、跑动、跳跃、往返走、渡河等 Individuals exhibit significant displacement, such as walking, running, jumping, moving back and forth, and crossing rivers
摄食行为 Feeding	个体在进食生长的各类草本植物、果实和灌木叶芽等或搜索食物的过程 The process of individuals consuming various herbaceous plants, fruits, and the leaves and buds of shrubs, or foraging for food
梳理行为 Grooming	包括口部梳理、蹄搔抓和其他自我指向, 用舌头舔理, 蹄的摆动 Includes oral grooming, hoof scraping, and other self-directed activities such as tongue licking and hooves swaying
社会行为 Social behavior	通常在很近的距离内涉及一个或多个其他个体的无攻击或通讯行为 Typically involves non-aggressive or communicative behaviors with one or more other individuals at close proximity
育幼行为 Parental care behavior	指亲代母体产仔后一段时间内哺育幼体的行为 The nurturing behavior exhibited by the maternal parent toward its offspring during the postpartum period
环境探究 Environmental exploration	个体静止或走动并伴随用鼻吻部感知环境信息 Individuals remain stationary or moving while using their snouts to sense environmental information
其他行为 Others	包括站立、反刍、排遗、休息、杂类等行为 Include behaviors such as standing, ruminating, defecating, resting, and miscellaneous activities

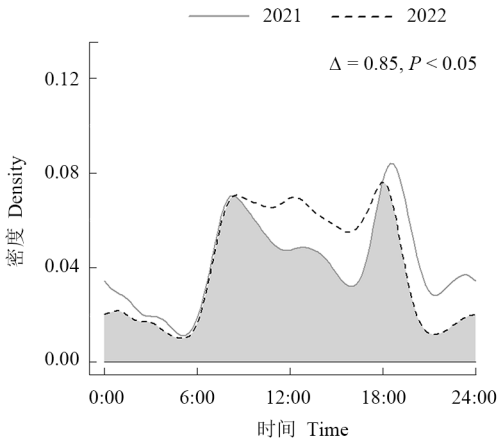


图2 尖峰岭林区海南鹿不同年份的日活动节律比较  
 Fig. 2 Comparison of the daily activity rhythms of *Muntiacus nigripes* between different years in Jianfengling forest region

### 2.2 海南鹿日活动节律的季节变化

雌性海南鹿在旱、雨季之间的日活动重叠系数在 2021 年 ( $\Delta = 0.91, P > 0.05$ ) 和 2022 年 ( $\Delta = 0.92, P > 0.05$ ) 均没有显著差异 (图 3a, b)。雄性的这种季节之间日活动重叠系数显著差异出现在 2021 年 ( $\Delta = 0.84, P < 0.05$ )，旱季有 3 个活动高峰，雨季仅有 2 个活动高峰，且雨季的早晨活动高峰幅度明显大于旱季 (图 3c)；虽然雄性的季节间日活动重叠系数在 2022 年没有显著差异 ( $\Delta = 0.85, P > 0.05$ )，但是其旱季傍晚的活动强度明显大于雨季的活动强度，且雨季午间至傍晚的活动逐渐降低 (图 3d)。

### 2.3 海南鹿日活动节律的性别差异

雌性和雄性的日活动重叠系数在 2021 年

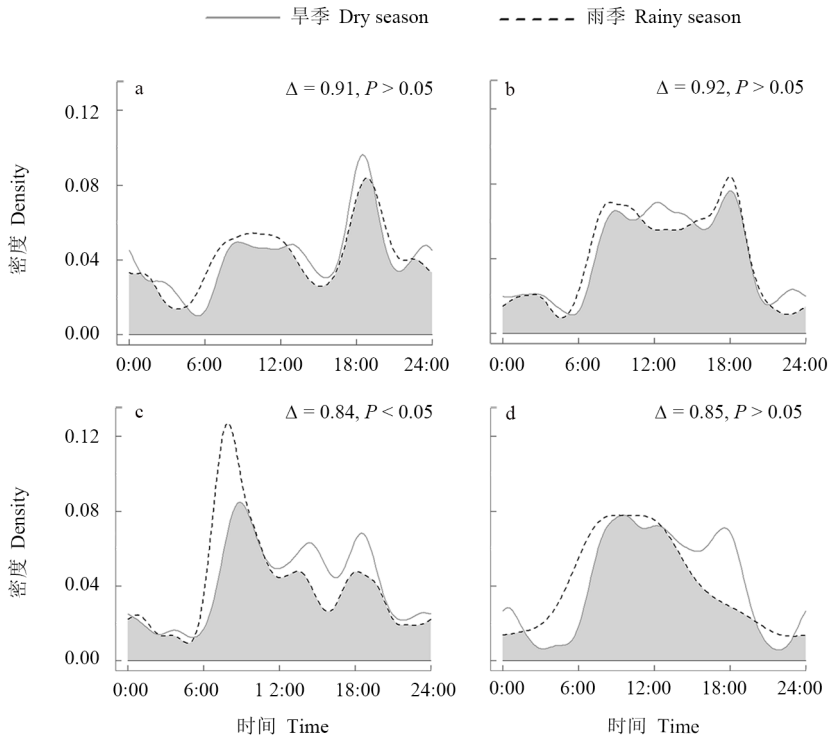


图3 尖峰岭林区海南鹿不同季节的日活动节律比较

Fig. 3 Comparison of the daily activity rhythms of *Muntiacus nigripes* between different seasons in Jianfengling forest region

a. 2021 年雌性个体; b. 2022 年雌性个体; c. 2021 年雄性个体; d. 2022 年雄性个体。  
 a. Females in 2021; b. Females in 2022; c. Males in 2021; d. Males in 2022.

旱季 ( $\Delta = 0.82, P < 0.05$ ) 和雨季 ( $\Delta = 0.77, P < 0.05$ ) 均有显著差异。在 2021 年旱季, 雌性在 18:00 时左右有一个明显的活动高峰; 而雄性在 08:00 时左右和 18:00 时左右有活动高峰, 在午间的 14:00 时左右也有一个活动小高峰; 雌性傍晚的活动高峰明显大于雄性, 整个夜晚的活动强度也高于雄性 (图 4a)。在 2021 年雨季, 尽管雌性和雄性的活动高峰均是在早晨的 8:00 时左右和傍晚的 18:30 时左右, 但是雌性的傍晚活动高峰更明显, 而且幅度大于雄性; 而雄性的早晨活动高峰更明显, 而且幅度大于雌性 (图 4b)。

雌性和雄性的日活动重叠系数在 2022 年旱季 ( $\Delta = 0.91, P > 0.05$ ) 和雨季 ( $\Delta = 0.82, P > 0.05$ ) 均没有显著差异。在 2022 年旱季, 两性在白昼均保持了较高的活动强度, 没有出

现明显的活动高峰 (图 4c); 在 2022 年雨季, 雌性在 18:00 时左右有一个明显的活动高峰, 而雄性则在 8:00 ~ 12:00 时左右有一个明显的高密度活动平台 (图 4d)。总体看, 海南鹿在生态位时间维度上的社会隔离现象存在明显的年际差异 (图 4)。

#### 2.4 海南鹿行为时间分配的性别和季节性差异

本研究共获得海南鹿单独活动的 2 739 条行为样本。对雌性个体, 记录到运动、摄食、梳理、社会、环境探究、育幼和其他共 7 种类型行为, 各行行为占总行为数量的比例分别为 36.2%、48.1%、6.4%、2.4%、2.5%、3.6%和 0.8%; 对雄性个体, 记录到运动、摄食、梳理、社会、环境探究和其他共 6 种类型行为, 各行行为占总行为数量的比例分别为 44.6%、39.7%、5.2%、6.1%、3.4%和 1.0%。雌、雄性个体的

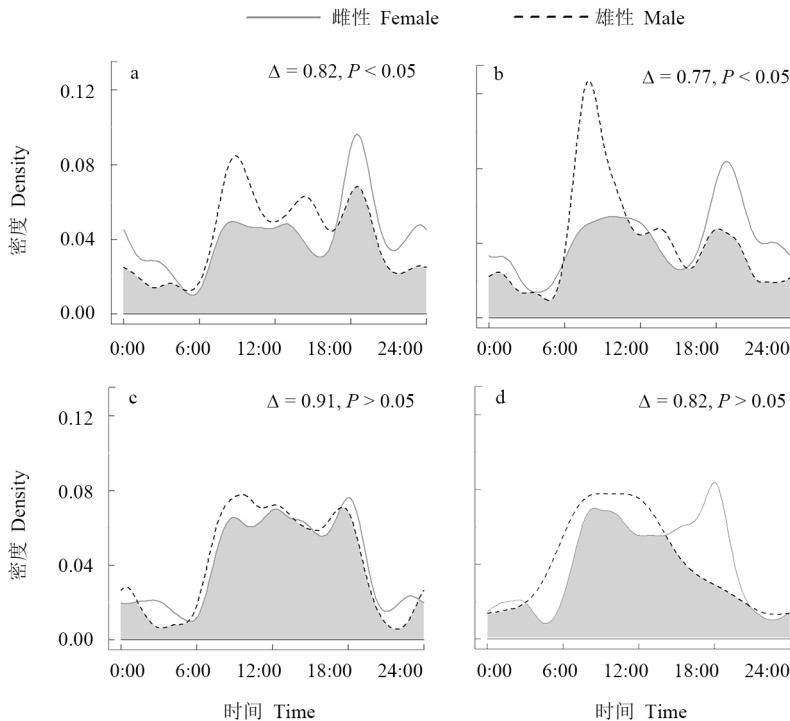


图 4 尖峰岭林区海南鹿不同性别的日活动节律比较

Fig. 4 Comparison of the daily activity rhythms of *Muntiacus nigripes* between different sexes in Jianfengling forest region

a. 2021 年旱季; b. 2021 年雨季; c. 2022 年旱季; d. 2022 年雨季。

a. During the dry season in 2021, b. During the rainy season in 2021, c. During the dry season in 2022; d. During the rainy season in 2022.

运动和摄食成为主要行为，两行为之和所占总行为比例均为 84.3%。

不论在旱季（图 5a, b）还是雨季（图 5c, d），海南鹿的摄食行为（旱季  $Z = -2.17, P < 0.05$ ；雨季  $Z = -1.07, P < 0.05$ ）、梳理行为（旱季  $Z = -2.11, P < 0.05$ ；雨季  $Z = -1.73, P < 0.05$ ）和育幼行为（旱季  $Z = -0.69, P < 0.05$ ；雨季  $Z = -1.39, P < 0.05$ ）在时间分配上均有显著的性别差异，而其运动行为（旱季  $Z = -2.80, P > 0.05$ ；雨季  $Z = -3.44, P > 0.05$ ）、社会行为（旱季  $Z = -4.56, P > 0.05$ ；雨季  $Z = -5.05, P > 0.05$ ）、环境探究（旱季  $Z = -3.46, P > 0.05$ ；雨季  $Z = -4.21, P > 0.05$ ）和其他行为（旱季  $Z = -3.20, P > 0.05$ ；雨季  $Z = -5.23, P > 0.05$ ）的时间分配均没有明显的性别差异。

雌性的运动行为（ $Z = -1.44, P < 0.05$ ）、摄食行为（ $Z = -1.76, P < 0.05$ ）和社会行为（ $Z = -1.90, P < 0.05$ ）在时间分配上存在显著的季节差异，而梳理行为（ $Z = -2.83, P > 0.05$ ）、

育幼行为（ $Z = -3.58, P > 0.05$ ）、环境探究（ $Z = -3.18, P > 0.05$ ）和其他行为（ $Z = -3.35, P > 0.05$ ）没有明显的季节差异（图 5a, c）。雄性的摄食行为（ $Z = -1.93, P < 0.05$ ）和梳理行为（ $Z = -2.40, P < 0.05$ ）在时间分配上存在显著的季节差异，而运动行为（ $Z = -2.60, P > 0.05$ ）、社会行为（ $Z = -2.97, P > 0.05$ ）、环境探究（ $Z = -4.04, P > 0.05$ ）和其他行为（ $Z = -5.37, P > 0.05$ ）没有明显的季节差异（图 5b, d）。

### 3 讨论

海南尖峰岭林区海南鹿的日活动节律呈现晨昏活动高峰，分别是 9:00 时和 18:00 时，昼行性活动模式明显。总结各地区关于鹿属动物活动节律的研究发现，鹿属动物的活动节律基本呈现晨昏活动模式（邹启先等 2021，郑伟成等 2023）。但在有大型食肉动物分布的区域，鹿属动物的活动节律大相径庭（Hussain et al. 2022）。热带森林的经典研究表明，捕食者与猎

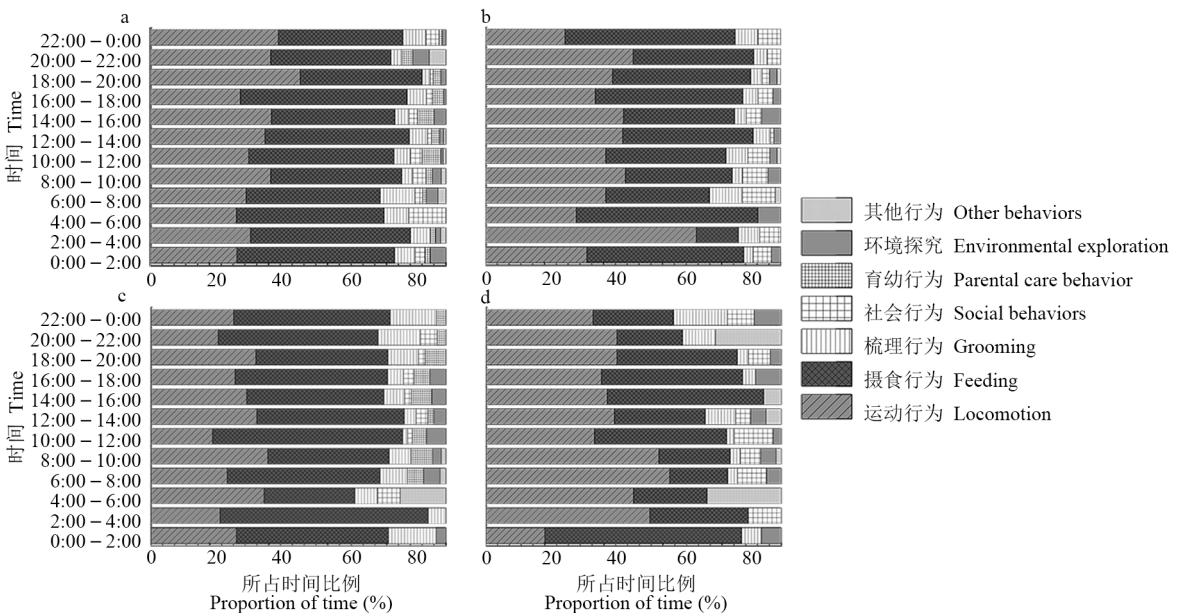


图 5 尖峰岭林区海南鹿的日行为时间分配

Fig. 5 Daily behavior time budget of *Muntiacus nigripes* in Jianfengling forest region

a. 雌性旱季; b. 雄性旱季; c. 雌性雨季; d. 雄性雨季。

a. Females during dry season; b. Males during dry season; c. Females during rainy season; d. Males during rainy season.

物的活动模式存在一定程度的相关性，猎物可能会避开捕食者活动频繁的时间活动（Bhatt et al. 2021, Liu et al. 2021）。如印度地区赤鹿选择在光线强烈的午间降低活动，以降低被孟加拉虎（*Panthera tigris tigris*）捕猎的风险（Hussain et al. 2022）；中国云南地区赤鹿受金钱豹（*P. pardus*）威胁后，其甚至在午夜表现出活动高峰状态（陈彦一等 2022）。相反，在缺失大型食肉动物的福建武夷山地区，鹿属动物更多呈现以晨昏活动为主的昼行性活动模式（王海婴 2017, 张明军等 2024）；近几十年来海南尖峰岭林区内没有记录到顶级捕食者云豹（*Neofelis nebulosa*）的实体、痕迹和影像数据，天敌的缺失可能是导致海南鹿的活动时间更多向白天释放的主要原因。此外，生态位理论认为，同域分布的近缘物种通过调整两者间的适应性以避免或减少种间资源竞争，其中生态位时间维度上的分化是减少资源竞争的可行机制（Chesson 1994, 2000）。在海南大田坡鹿自然保护区，坡鹿（*Cervus eldii hainanus*）较海南鹿体型更大，种群数量更多，具有更大的种间竞争优势，因此更多地呈现出昼行性活动模式（Pan et al. 2011），同域分布的海南鹿在坡鹿的种间竞争压力下，可能更多地选择夜晚活动（刘振生 2003）。在尖峰岭林区原来种群数量大、分布广的水鹿（*Rusa unicolor*）近些年来很少见到，本研究布设的红外相机也没有拍摄到水鹿，表明海南鹿可能成为了尖峰岭林区唯一的鹿科动物，因此种间竞争压力的缺失也可能是尖峰岭海南鹿呈现昼间活动模式的原因，这与一般生态理论的预测相符。

海南尖峰岭林区海南鹿的日活动节律呈现一定的可塑性，既有年间和季节性方面的可塑性变化，也能表现出一定程度的社会隔离。从本研究的结果来看，海南鹿在 2021 年和 2022 年的日活动节律曲线存在显著差异，这可能与年际间的气候等外源性因素的变化有关；2021 年台风肆虐，使环境（温度、水资源、食物资源等）急剧变化，从而对海南鹿的活动造成影

响。本研究中，两年内海南鹿在不同季节活动时间的高峰、低谷和活动强度差异均不大（2021 年雄性除外），整体表现为海南鹿在雨季的活动相比旱季较为提前。尖峰岭林区雨季日照时长（12 h 48 min）相较于旱季（11 h 30 min）更长，海南鹿在雨季清晨的活动有所提前，而旱季日照时间短，海南鹿则在清晨的活动推迟。这说明海南鹿的活动模式会随着季节变化发生一定的变动。虽然动物的日活动节律受自身内源性节律控制，表现出相对稳定性（尚玉昌 2014, 李安梅等 2022）。但是有研究表明，一个物种所有个体的时间生态位既不是恒定的，也不是相同的，个体能够随着时间和空间的推移改变其昼夜节律以优化自己的生存适合度，这种生态位时间维度可塑性是动物应对外界周围环境条件变化的一种生存策略（Scheibler et al. 2013, Davimes et al. 2017, Lendrum et al. 2017）。海南鹿的日活动节律在 2022 年没有表现出性别差异，但在 2021 年的旱季和雨季均显示出显著的性别差异。根据捕食风险假说（predation risk hypotheses, PRH），动物的两性隔离不仅是在空间生态位上，在时间资源的划分上也可能分离，捕食风险也可能增加雌性和雄性的日活动节律差异（Crawford et al. 2019）。但是，在捕食风险低的区域，鹿科动物可以接受两性活动节律高程度的重叠（Crawford et al. 2021）。对于海南鹿有时能在日活动节律方面的生态位时间维度上表现出明显的社会隔离，可能还需要考虑不同性别动物在食物资源选择与利用方面的差异、各类活动的动机以及它们对当地环境的适应能力等其他相关因素。如两性对领域保护和育幼日活动投入的时间不同（Lodberg-Holm et al. 2021），雄鹿选择在清晨增加对领地的巡视，雌鹿更多选择傍晚活动，可能是由于照顾幼鹿的需求，傍晚光线较暗的时间段也有助于雌鹿更好地规避潜在威胁（王海婴 2017）。

本研究表明，摄食和运动行为是海南鹿的主要行为。动物往往会把大部分的活动时间分

配于摄食和运动行为, 这两类行为是控制其时间分配的首要因素, 其时间分配的变化反映了食物资源质量和数量的变化, 对后代的生存起着重要作用 (Buech 1995)。雌性和雄性在摄食行为的时间分配上存在明显的差异, 雌性个体的摄食时间更多。雄性个体的运动行为时间更多, 雄性会对领地进行巡视和维护, 以显示领地主张。因此, 雄性注重运动, 这种行为是为了确保资源的保护利用和后代的繁衍。雌性更注重食物的获取和育幼 (育幼行为发生的同时经常伴随着摄食), 以确保幼崽获得足够的营养。另外, 不同性别的个体对食物的利用率不同, 雌性消化率相比雄性低, 为了满足能量需求而提高摄食率 (Soect 1994); 雄性瘤胃更大, 更容易消化低质量食物, 因此不需要太多的时间摄食 (Ruckstuhl et al. 2002), 从而可将更多的时间分配在运动上。

## 参 考 文 献

- Bhatt U, Singh Adhikari B, Habib B, et al. 2021. Temporal interactions and moon illumination effect on mammals in a tropical semievergreen forest of Manas National Park, Assam, India. *Biotropica*, 53(3): 831–845.
- Brivio F, Bertolucci C, Tettamanti F, et al. 2016. The weather dictates the rhythms: Alpine chamois activity is well adapted to ecological conditions. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70(8): 1291–1304.
- Buech R R. 1995. Sex differences in behavior of beavers living in near-boreal lake habitat. *Canadian Journal of Zoology*, 73(11): 2133–2143.
- Chesson P. 1994. Multispecies competition in variable environments. *Theoretical Population Biology*, 45(3): 227–276.
- Chesson P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31: 343–366.
- Crawford D A, Cherry M J, Kelly B D, et al. 2019. Chronology of reproductive investment determines predation risk aversion in a felid-ungulate system. *Ecology and Evolution*, 9(6): 3264–3275.
- Crawford D A, Conner L M, Morris G, et al. 2021. Predation risk increases intraspecific heterogeneity in white-tailed deer diel activity patterns. *Behavioral Ecology*, 32(1): 41–48.
- Davimes J G, Alagaili A N, Bertelsen M F, et al. 2017. Temporal niche switching in Arabian Oryx (*Oryx leucoryx*): seasonal plasticity of 24h activity patterns in a large desert mammal. *Physiology & Behavior*, 177: 148–154.
- Flannigan G, Stookey J M. 2002. Day-time time budgets of pregnant mares housed in tie stalls: a comparison of draft versus light mares. *Applied Animal Behaviour Science*, 78(2/4): 125–143.
- Hussain A, Nangari A, Sirola G, et al. 2022. Spatio-Temporal Activity of Mammals in Nandhaur Wildlife Sanctuary (NWS), Uttarakhand, India // Iyer S, Rami A, Darji Y, et al. *Futuristic Trends for Sustainable Ecosystem*, Ahmedabad, India.
- Kelly C L, Schwarzkopf L, Gordon I J, et al. 2022. Dancing to a different tune: changing reproductive seasonality in an introduced chital deer population. *Oecologia*, 200(3/4): 285–294.
- Lendrum P E, Crooks K R, Wittemyer G. 2017. Changes in circadian activity patterns of a wildlife community post high-intensity energy development. *Journal of Mammalogy*, 98(5): 1265–1271.
- Liu S, Qi J, Gu J, et al. 2021. What factors relate with the activity synchronization intensity among big cats and their ungulate prey in Northeast China? *Global Ecology and Conservation*, 32(6): e01899.
- Lodberg-Holm H K, Steyaert S M J G, Reinhardt S, et al. 2021. Size is not everything: differing activity and foraging patterns between the sexes in a monomorphic mammal. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 75(4): 76.
- Meredith M, Ridout M. 2014. Overlap: Estimates of coefficient of overlapping for animal activity patterns. R package version 0.2.4. [CP/OL]. [2024-10-09]. <https://CRAN.R-project.org/packages=overlap>.
- O'Brien T G, Kinnaird M F, Wibisono H T. 2003. Crouching tigers, hidden prey: Sumatran tiger and prey populations in a tropical forest landscape. *Animal Conservation*, 6(2): 131–139.
- Pan D, Teng L W, Cui F J, et al. 2011. Eld's deer translocated to human-inhabited areas become nocturnal. *Ambio*, 40(1): 60–67.
- Pratiwi Z, Sandrian D N, Octavia A, et al. 2023. Inventory of large mammals in Ujung Kulon National Park, Banten Province. *Jurnal Natur Indonesia*, 21(2): 134–143.
- Relvas M S. 2020. Testing the activity budget hypothesis to explain

- sexual segregation in red deer. Lisbon: Master's thesis in ecology, Universidade de Coimbra, 2–37.
- Ridout M S, Linkie M. 2009. Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, 14(3): 322–337.
- Rowcliffe J M, Kays R, Kranstauber B, et al. 2014. Quantifying levels of animal activity using camera trap data. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(11): 1170–1179.
- Ruckstuhl K E, Neuhaus P. 2002. Sexual segregation in ungulates: a comparative test of three hypotheses. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 77(1): 77–96.
- Scheibler E, Wollnik F, Brodbeck D, et al. 2013. Species composition and interspecific behavior affects activity pattern of free-living desert hamsters in the Alashan Desert. *Journal of Mammalogy*, 94(2): 448–458.
- 陈立军, 束祖飞, 肖治术. 2019. 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*, 27(3): 266–272.
- 陈彦一, 肖剑平, 王志胜, 等. 2022. 基于红外相机技术的南滚河国家级自然保护区鸟兽多样性初步监测. *野生动物学报*, 43(4): 1009–1018.
- 邓雪琴, 刘统, 刘天时, 等. 2022. 河南内乡宝天曼国家级自然保护区豹猫及其潜在猎物之间日活动节律的季节性. *生物多样性*, 30(9): 114–122.
- 黄全, 李意德, 郑德璋, 等. 1986. 海南岛尖峰岭地区热带植被生态系列的研究. *植物生态学与地植物学丛刊*, (2): 90–105.
- 黄杨, 林建忠, 汪国海, 等. 2021. 喀斯特生境中野猪活动模式和时间分配. *野生动物学报*, 42(2): 348–354.
- 贾晓东, 刘雪华, 杨兴中, 等. 2014. 利用红外相机技术分析秦岭有蹄类动物活动节律的季节性差异. *生物多样性*, 22(6): 737–745.
- 李安梅, 李言阔, 邵瑞清, 等. 2022. 基于红外相机技术分析融猴的活动节律. *动物学杂志*, 57(2): 225–235.
- 李晟, 王大军, 肖治术, 等. 2014. 红外相机技术在我国野生动物研究与保护中的应用与前景. *生物多样性*, 22(6): 685–695.
- 林贤梅. 2013. 海南赤鹿雨季的昼间行为及活动规律. *经济动物学报*, 17(2): 96–101.
- 刘振生. 2003. 海南大田国家级自然保护区赤鹿 (*Muntiacus muntjak*) 生态学研究. 哈尔滨: 东北林业大学博士学位论文, 32–43.
- 刘振生, 王小明, 李志刚, 等. 2005. 贺兰山岩羊不同年龄和性别昼间时间分配的季节差异. *动物学研究*, 26(4): 350–357.
- 马飞雁. 2009. 上海浦东新区獐重引入试点獐 (*Hydropotes inermis*) 的种群特征与行为学研究. 上海: 华东师范大学硕士学位论文, 30–41.
- 莫锦华, 姬云瑞, 许涵, 等. 2021. 海南尖峰岭国家级自然保护区森林动态监测样地鸟类和兽类多样性. *生物多样性*, 29(6): 819–824.
- 邱宝鸿, 孟庆礼, 金哲军, 等. 2022. 长白山自然保护区三种有蹄类动物冬季日活动节律研究. *野生动物学报*, 43(2): 331–336.
- 尚玉昌. 2014. *动物行为学*. 2 版. 北京: 北京大学出版社, 274–284.
- 盛和林. 1992. 中国鹿科动物. *生物学通报*, (5): 4–7.
- 苏英钰, 黎敏灵, 程彬彬, 等. 2021. 江西官山国家级自然保护区白鹇活动节律及时间分配研究. *四川动物*, 40(5): 517–524.
- 滕丽微, 刘振生, 宋延龄, 等. 2005. 海南大田保护区内赤鹿的种群数量和特征. *兽类学报*, 25(2): 138–142.
- 王海婴. 2017. 福建武夷山赤鹿 (*Muntiacus vaginalis*) 活动节律和行为时间分配的研究——基于红外相机陷阱技术. 厦门: 厦门大学硕士学位论文, 19–28.
- 肖义军, 钟磊发. 2018. 哺乳动物昼夜节律的调控及其分子机制. *生物学通报*, 53(5): 2–4.
- 肖治术, 李欣海, 姜广顺. 2014. 红外相机技术在我国野生动物监测研究中的应用. *生物多样性*, 22(6): 683–684.
- 颜文博, 莫燕妮, 曾治高, 等. 2022. 海南尖峰岭中华穿山甲的分布与保护现状. *生物多样性*, 30(6): 22106.
- 杨海婷, 颜文博, 曾治高, 等. 2024. 海南尖峰岭椰子狸的活动规律. *动物学杂志*, 59(6): 887–896.
- 张明军, 颜文博, 曾治高, 等. 2024. 基于红外相机监测的福建武夷山国家公园哺乳动物物种多样性初步研究. *四川动物*, 43(2): 230–240.
- 郑伟成, 郑子洪, 刘菊莲, 等. 2023. 浙江九龙山国家级自然保护区黑鹿日活动节律和垂直迁移的季节变化. *野生动物学报*, 44(2): 290–296.
- 邹启先, 彭彩淳, 杨雄威, 等. 2021. 两种同域分布鹿科动物的共存时空格局. *野生动物学报*, 42(1): 5–13.