

陕西长青自然保护区 3 种小型有蹄类的 时空生态位分化

余丽冰^① 张希明^② 常美悦^① 董伟^② 卜书海^③ 郭明^② 郑雪莉^{①*}

① 西北农林科技大学林学院 杨陵 712100; ② 陕西长青国家级自然保护区管理局 汉中 723000;

③ 西北农林科技大学生命科学学院 杨陵 712100

摘要: 生态位的分化是同域物种长期稳定共存的基础, 对生态位的研究有助于理解物种行为, 对多物种的保护管理具有重要意义。本研究借助红外相机技术, 于 2022 年 10 月至 2023 年 9 月对分布于陕西长青国家级自然保护区内体型和食性相似的 3 种小型有蹄类动物林麝 (*Moschus berezovskii*)、毛冠鹿 (*Elaphodus cephalophus*) 和小鹿 (*Muntiacus reevesi*) 进行不同季节的时空分布格局和重叠关系研究。在陕西长青国家级自然保护区内布设 160 台红外相机, 累计有效工作日为 58 400 d, 获得独立有效照片林麝 426 张、毛冠鹿 1 274 张及小鹿 4 099 张。采用核密度估计法分析 3 个物种的日活动节律及其重叠性, 采用 Pianka 指数计算空间重叠度; 结合物种探测历史矩阵和 13 个环境因子, 利用单物种占域模型进一步分析三者的空间利用特征。结果表明, 林麝、毛冠鹿和小鹿不同季节的日活动节律均高度重叠, 重叠系数 (Δ) 均大于 0.80, 空间生态位重叠度均较低, Pianka 指数 (O_{ik}) 均小于 0.30。三物种的全年日活动节律均为双峰型, 但活动高峰的出现时间和强度不一致。影响 3 种小型有蹄类空间利用的共同主要环境因子有海拔、距河流距离、坡度、捕食者相对多度和植被类型, 其中, 对植被类型不同的选择是这 3 种有蹄类空间分离的主要原因。3 种有蹄类通过空间上较高的生态位分化和活动节律的错峰, 降低了时间维度上高度重叠的竞争压力, 从而实现同域共存。

关键词: 有蹄类; 林麝; 毛冠鹿; 小鹿; 同域分布; 时空生态位; 长青国家级自然保护区

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2025) 05-651-12

Spatio-Temporal Niche Differentiation of Three Ungulates in Changqing Nature Reserve, Shaanxi Province

YU Li-Bing^① ZHANG Xi-Ming^② CHANG Mei-Yue^① DONG Wei^② BU Shu-Hai^③
GUO Ming^② ZHENG Xue-Li^{①*}

① College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling 712100; ② Management Bureau of Shaanxi Changqing National Nature Reserve, Hanzhong 723000; ③ College of Life Science, Northwest A&F University, Yangling 712100, China

Abstract: [Objectives] Niche differentiation is the foundation for the long-term steady coexistence of

基金项目 陕西长青国家级自然保护区 2024 年中央财政林业草原生态保护恢复国家级自然保护区项目 (No. XNW 2024049);

* 通讯作者, E-mail: Zhengxueli2008@126.com;

第一作者介绍 余丽冰, 女, 硕士研究生; 研究方向: 森林保护; E-mail: 861383952@qq.com。

收稿日期: 2024-12-06, 修回日期: 2025-05-16 DOI: 10.13859/j.cjz.202524275 CSTR: 32109.14.cjz.24275

sympatric species. This study investigated the spatiotemporal distribution patterns and niche differentiation of *Moschus berezovskii*, *Elaphodus cephalophus*, and *Muntiacus reevesi* with similar body sizes and dietary habits in the same area, aiming to improve the understanding about the animal behavior and facilitate multi-species integrated conservation. **[Methods]** From October 2022 to September 2023, 160 infrared cameras were set up in Changqing National Nature Reserve, Shaanxi Province (Fig. 1). We employed kernel density estimation to analyze the monitoring data and thus reveal the temporal relationship of *Mo. berezovskii*, *E. cephalophus*, and *Mu. reevesi*. The daily activity rhythm curves were plotted. “CompareCKern” in “activity” package was used to compare their activity patterns. Then, the degree of the spatial overlap was calculated by the Pianka index, based on the relative abundance index of species at each site. Single-species occupancy models were adopted to analyze their spatial utilization characteristics, based on the detection history of the species at each site and 13 environmental factors potentially affecting their spatial distribution. All the analyses were conducted in R v.4.3.3. **[Results]** In 58 400 accumulated camera-days, we obtained 17 432 independent valid photos of wild animals, which included 426 photos of *Mo. berezovskii*, 1 274 photos of *E. cephalophus*, and 4 099 photos of *Mu. reevesi*. The overlap degree of the daily activity rhythms among species in different seasons was relatively high, with the overlap coefficients (Δ) between species consistently exceeding 0.82, while the spatial niche overlap was relatively low, with Pianka index (O_{ik}) all less than 0.30 (Fig. 3). The curves of *Mo. berezovskii*, *E. cephalophus*, and *Mu. reevesi* showed an obvious bimodal pattern, with the first peak appearing in 5:30 - 7:30, 6:00 - 8:00, and 8:00 - 10:00, respectively, and the second peak all appearing in 17:30 - 19:30 (Fig. 4). For seasonal daily activity, *Mo. berezovskii* exhibited a typical bimodal pattern in spring and autumn, a unimodal pattern in summer, and three activity peaks in winter, while the activity curves of *E. cephalophus* and *Mu. reevesi* had two peaks with different timing and intensity patterns across the four seasons (Fig. 5). The common environmental factors influencing the spatial utilization of the three ungulates included elevation, distance to rivers, slope, relative abundance of predators, and vegetation type. Variations in preferences for vegetation types served as the principal driver of spatial segregation among the ungulates (Fig. 6). **[Conclusion]** These three sympatric species maintained stable coexistence through a high degree of spatial niche differentiation and temporal activity segregation, which effectively mitigated the competitive pressure despite high diel overlap.

Key words: Ungulates; *Moschus berezovskii*; *Elaphodus cephalophus*; *Muntiacus reevesi*; Sympatric distribution; Spatiotemporal niche; Changqing National Nature Reserve

基于生态位分化的物种共存理论是维持群落生物多样性的一个重要机制之一，已成为群落生态学的研究热点。根据竞争排斥原理假说，生态需求相似的物种在同一空间且有限的资源条件下会产生竞争排斥，完全的竞争不能共存(孙儒泳 2001)，需在一个或多个维度上的生态位产生分化，从而降低对食物、水、空间和营养元素等的竞争(储诚进等 2017)。物种生态位的分化主要包括栖息地利用的分化、食性的分

化、行为节律分化等(李雷等 2020, 房新民等 2024, 刘钊等 2024)。不同体型的物种在资源需求及觅食策略等方面存在较大差异(Cromsigt et al. 2006, Rueda et al. 2008)，竞争者之间的体型差异程度与竞争强度呈负相关(Leyequién et al. 2007)，即体型相近的物种之间存在较大的竞争(Smith et al. 1986)。同域分布物种之间的激烈竞争甚至会导致物种种群衰退(Zhang et al. 2017)。

有蹄类作为森林生态系统中的常见动物，通过取食、践踏等形式直接影响植物群落的生长与更新 (Bernes et al. 2018)，在维持生态系统及对植物群落和养分循环的影响方面发挥着关键作用 (Afonso et al. 2023)。相较于大型有蹄类，小型有蹄类面临更严峻的局部灭绝风险 (Owen-Smith et al. 2017)。因此，对小型濒危有蹄类种群生态位分化和共存的研究具有重要意义。林麝 (*Moschus berezovskii*) 为国家一级重点保护野生动物，毛冠鹿 (*Elaphodus cephalophus*) 为国家二级重点保护野生动物，小鹿 (*Muntiacus reevesi*) 为我国特有种，三者是秦岭常见且食性相似的小型有蹄类。此前研究发现，四川小寨子沟的林麝和毛冠鹿活动节律高度重叠，二者通过空间生态位的分化来减少竞争 (陈章敏等 2024)；浙江清凉峰的小鹿和黑鹿 (*Mu. crinifrons*) 共存的主要方式是通过生境选择分离 (胡娟等 2022)，以上研究均表明，同域分布的小型有蹄类通过空间和时间两个维度的分化实现共存，且空间维度上的分化优先于时间生态位分化。本研究基于长青保护区 2022 和 2023 年红外相机数据，采用核密度估计和 Pianka 指数分析同域分布的林麝、毛冠鹿和小鹿在不同季节的时、空生态位特征及其重叠性关系，进一步利用占域模型分析三者的空间利用情况，揭示三者在长青保护区内的共存现状，为该区域精细化的多物种保护策略提供参考。

1 研究方法

1.1 研究区域概况

本研究在陕西长青国家级自然保护区 (33°19'~33°44' N, 107°17'~107°55' E) 进行。该保护区地处秦岭腹地，位于中段南坡的洋县境内，总面积 29 906 hm²；属北亚热带季风气候，年均降雨量约 814 mm，年均气温 9.6℃；根据保护区气候特征划分四季，3~5 月为春季，6~8 月为夏季，9~11 月为秋季，12 月至次年 2 月为冬季。保护区海拔范围 800~3 071 m，

跨度 2 271 m，植被随海拔的上升表现出明显的垂直分带，从沟谷至山脊依次为落叶阔叶林、针阔混交林、针叶林、高山灌丛和高山草甸 (李战刚等 2006)。

1.2 红外相机布设

综合海拔、植被类型和道路等因素，于 2022 年 10 月至 2023 年 9 月在陕西长青国家级自然保护区的水源地、兽径、采食痕迹点等动物经常利用的位置布设 160 台红外相机 (易安卫士 L710 和猎科 L6210) (图 1)，将相机固定在距地面 60 cm 高的树干上，相邻两台相机至少间隔 100 m。红外相机灵敏度设置为高，拍摄模式设置为每次触发后连续拍摄 3 张照片和 1 段视频。每 3 或 4 个月回收一次红外相机数据，单台红外相机在野外工作 24 h 算 1 个有效工作日，同一相机位点在 30 min 内拍到同一物种的连续照片或视频视为 1 次独立有效照片 (O'Brien et al. 2003)。详细记录相机安装位点的信息，包括经纬度、地形及植被类型等。

1.3 活动节律及时间重叠

采用核密度估计 (kernel density estimation) 分析有蹄类的活动节律，计算重叠系数 (Δ)。重叠系数是通过至少 2 个周期长度的密度函数在各时间点上进行两两比较得出。重叠系数从 0 到 1 表示完全不重叠到完全一致， $\Delta \leq 0.5$ 为低重叠， $0.5 < \Delta \leq 0.75$ 为中等重叠， $\Delta > 0.75$ 为高重叠 (Tian et al. 2020)。本研究使用 R 4.3.3 软件的 `overlap` 和 `activity` 包的 `CompareCkern` 函数计算重叠系数和检验活动节律的差异性，显著水平设置为 $P = 0.05$ 。计算过程中用于对比的两样本量均大于 75 条记录时，使用 Δ_4 ，有一个样本小于 75 时，使用 Δ_1 (Rowcliffe 2023, Meredith et al. 2024)。

1.4 空间重叠度分析

基于 3 物种每个相机位点的相对多度指数 (relative abundance index, I_{RA})，采用 Pianka 指数 (O_{ik}) 评估物种之间的空间重叠， O_{ik} 取值范围为 0 (无重叠) 到 1 (完全重叠) (Pianka et al. 1974)，具体公式如下：

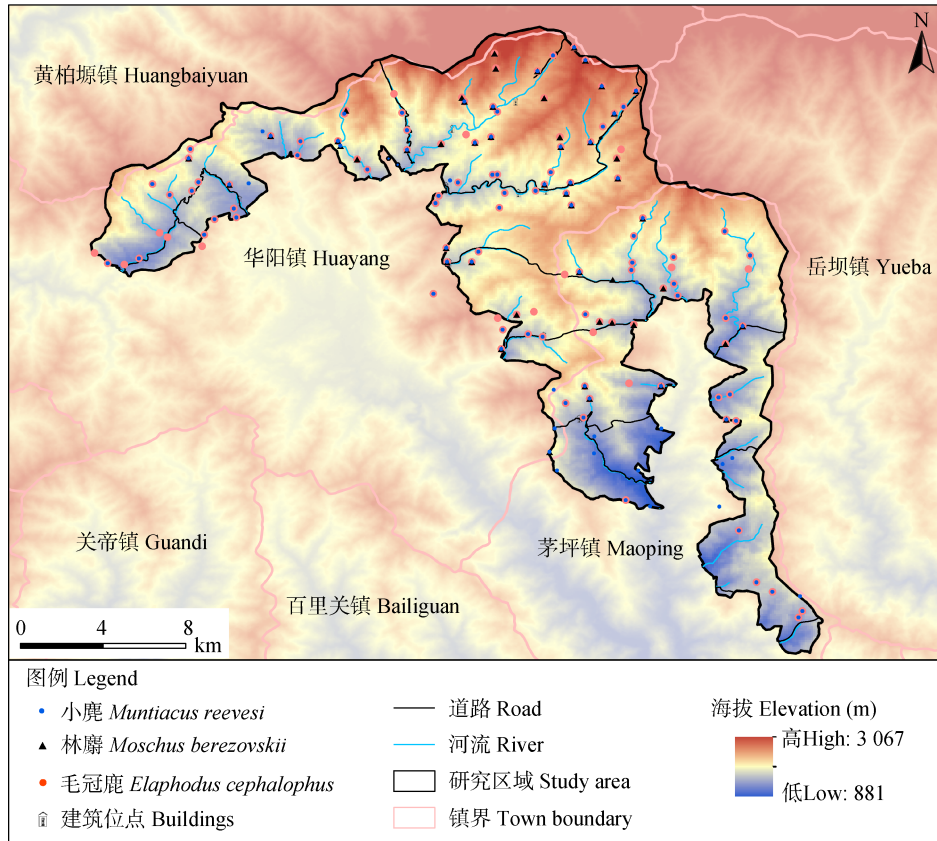


图 1 长青国家级自然保护区位置和 3 种小型有蹄类分布

Fig. 1 Location of Changqing National Nature Reserve and distribution of the three small ungulates

$$I_{RA} = \frac{\sum_{i=1}^r N_i}{\sum_{i=1}^r T_i} \times 1000$$

$$O_{ik} = \frac{\sum_{j=1}^r P_{ij} P_{kj}}{\sqrt{(\sum_{j=1}^r P_{ij})^2 (\sum_{j=1}^r P_{kj})^2}}$$

式中, N_i 为在相机位点 i 某一物种的独立有效照片数, T_i 为相机位点 i 的总相机有效工作日, P_{ij} 和 P_{kj} 分别为物种 i 和 k 在 j 位点的相对多度, r 为总相机数。以上操作均在 R 4.3.3 中完成。

1.5 空间利用

占域模型 (occupancy model) 通过对每个样点重复调查多次, 记录目标物种出现与否 (出现记为 1, 未出现记为 0), 建立物种探测历史矩阵, 这样考虑了物种探测不全的情况, 以更准确地分析物种分布、物种-栖息地关系以及种间关系等问题 (MacKenzie et al. 2002)。本研究

基于回收的相机数据, 以 10 d 为一个采样周期, 建立各相机位点上 3 种有蹄类动物不同季节的探测历史矩阵, 选取可能对目标物种空间利用产生影响的潜在变量 (韩一敏等 2024)。在每个相机位点设置 20 m × 20 m 的样方, 获取样方的海拔、坡度、郁闭度、灌木盖度和植被类型等栖息地特征。利用 ArcGIS 10.8 的邻近分析计算相机位点距道路、河流及建筑物的最近距离。考虑到捕食、竞争等种间关系会对物种的栖息地利用产生影响 (孙儒泳 2001), 本研究将食肉目动物黄喉貂 (*Martes flavigula*)、豹 (*Panthera pardus*) 和豹猫 (*Prionailurus bengalensis*) 的相对多度指数作为捕食者相关指标, 将保护区内种群数量大且体型最大的有蹄类中华扭角羚 (*Budorcas tibetana*) 的相对多度指数作为竞争者相关指标 (表 1)。在构建占

表 1 占域模型样点协变量

Table 1 Site-specific covariates in occupancy model

类型 Type	协变量 Covariate	描述 Description	变量类型 Covariate type
地形因子 Topographical factors	海拔 Elevation (ele)	相机位点的海拔 Elevation of the camera site	连续变量 Continuous
	坡度 Slope (slo)	相机位点的坡度 Slope of the camera site	分类变量 Categorical
隐蔽因子 Concealment factors	郁闭度 Canopy (cc)	相机位点的乔木的盖度 Coverage of tree layer in the camera site	连续变量 Continuous
	灌木盖度 Shrub Cover (sc)	相机位点的灌木的盖度 Coverage of shrub layer in the camera site	连续变量 Continuous
种间干扰 Interspecific disturbance	大型竞争者相对多度 The relative abundance index of large competitor (CT)	中华扭角羚的相对多度 Relative abundance index of Chinese Takin	连续变量 Continuous
	捕食者相对多度 The relative abundance of predators (predator)	包括黄喉貂、豹、豹猫等食肉目的相对多度 Relative abundance index of Yellow-throated Marten, Leopard, and Leopard Cat, among other carnivorous species	连续变量 Continuous
水源 Water	距河流距离 Distance to river (river)	距河流的最近距离 Distance to the nearest rivers	连续变量 Continuous
人为干扰 Human disturbance	距道路距离 Distance to road (road)	距道路的最近距离 Distance to the nearest roads	连续变量 Continuous
	距建筑物距离 Distance to buildings (buildings)	距建筑设施最近的距离 Distance to the nearest buildings	连续变量 Continuous
植被类型 Vegetation type	针叶林 Coniferous forests (conif)	植被类型是否为针叶林, 是记为 1, 否记为 0 Whether the vegetation type is coniferous forests, record as '1' for yes and '0' for no	分类变量 Categorical
	阔叶林 Broad-leaved forests (bl)	植被类型是否为阔叶林 Whether the vegetation type is broad-leaved forests	分类变量 Categorical
	针阔混交林 Coniferous and broad-leaved mixed forests (bl_c)	植被类型是否为针阔混交林 Whether the vegetation type is coniferous and broad-leaved mixed forests	分类变量 Categorical
	竹林 Bamboo (bam)	植被类是否型为竹林 Whether the vegetation type is bamboo forests	分类变量 Categorical

域模型前对环境协变量进行 Spearman 相关性分析, 仅保留相关系数 (correlation coefficients) 小于 0.6 的变量 (图 2)。通过赤池信息量准则 (Akaike information criterion, AIC) 对候选模型进行排序, ΔAIC 为两个模型 AIC 值之间的差值, 可用于模型的参数估算, ΔAIC 值越小, 说明此模型越接近最优模型 (Wang et al. 2015), 研究证明 ΔAIC 不超过 2 的模型都是等效模型。

2 结果

本次调查的有效相机工作日为 58 400 d, 共拍摄到有蹄类动物 7 种, 分别为林麝、毛冠鹿、小鹿、中华鬣羚 (*Capricornis milneedwardsii*)、中华斑羚 (*Naemorhedus griseus*)、野猪 (*Sus*

scrofa) 和中华扭角羚。有蹄类动物的独立有效照片共计 14 669 张, 其中, 林麝 426 张 (占照片总数的 2.9%)、毛冠鹿 1 274 张 (8.7%) 以及小鹿 4 699 张 (32.0%)。相对多度指数 (I_{RA}) 从高到低依次为小鹿 (120.31)、野猪 (70.03)、中华扭角羚 (68.72)、毛冠鹿 (29.33)、林麝 (23.34)、中华斑羚 (17.00) 和中华鬣羚 (7.76)。

2.1 有蹄类时空生态位重叠性关系

时间维度的重叠性分析结果表明, 不同季节不同物种间的活动节律重叠系数 (Δ) 均大于 0.80 (图 3), 表明 3 种有蹄类间的时间生态位均具有高度重叠。其中, 林麝与毛冠鹿在春季和秋季的活动节律重叠度更高, 不存在显著差异 (春季: $\Delta = 0.87, P = 0.516$; 秋季: $\Delta = 0.87,$

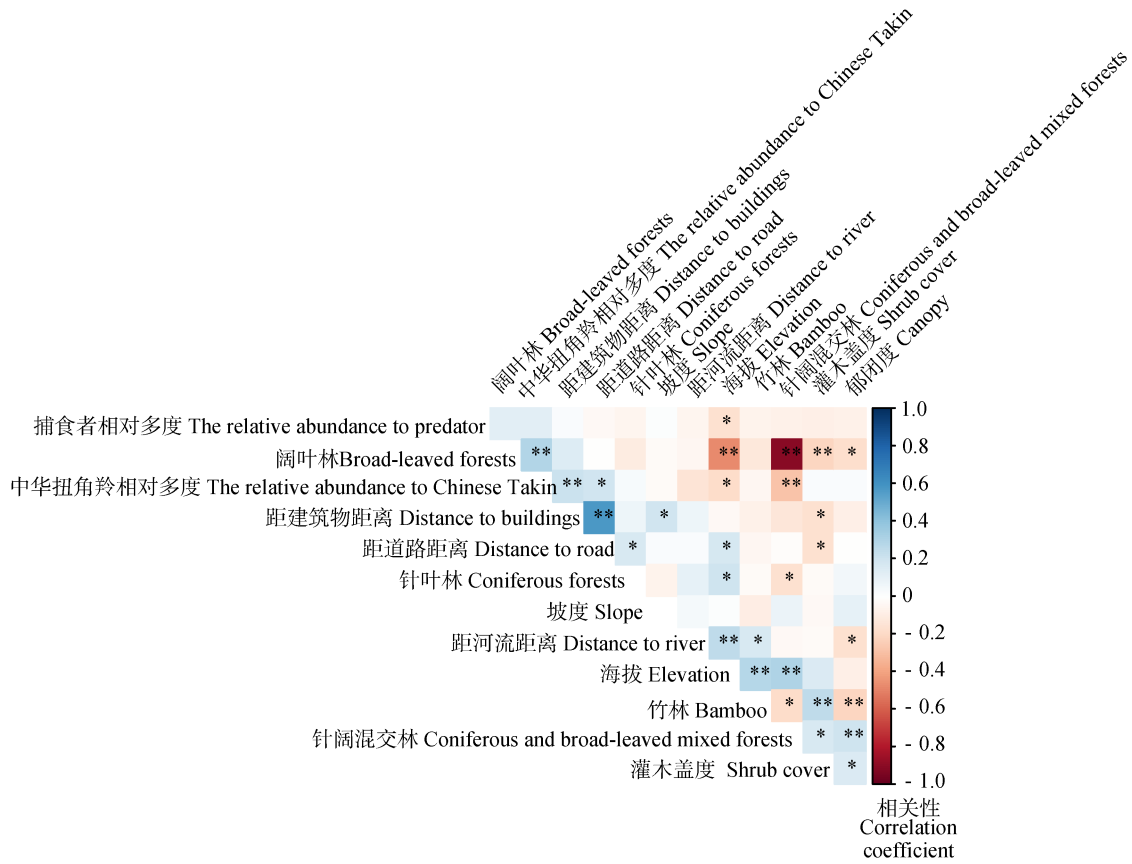


图 2 占域协变量之间的相关性热图

Fig. 2 Heatmap of correlations between covariates of occupancy model

** 相关性在 0.01 水平显著 (双尾检验); * 相关性在 0.05 水平处显著 (双尾检验)

** Correlation is significant at the 0.01 level (2-tailed); * Correlation is significant at the 0.05 level (2-tailed)

$P = 0.267$), 在夏季和冬季的重叠度相对低, 存在显著差异 (夏季: $\Delta = 0.82$, $P = 0.044$; 冬季: $\Delta = 0.86$, $P < 0.001$)。林麝与小鹿也是在春季 ($\Delta = 0.90$) 和秋季 ($\Delta = 0.89$) 的重叠度更高, 夏和冬的重叠系数则分别为 0.84 和 0.87, 二者间四季活动节律均存在显著差异, P 值均小于 0.05。毛冠鹿与小鹿则是在春季 ($\Delta = 0.91$) 和冬季 ($\Delta = 0.94$) 重叠度更高, 夏季 ($\Delta = 0.88$) 和秋季 ($\Delta = 0.84$) 相对低, 四季均存在显著差异 ($P < 0.05$)。

空间生态位重叠性分析结果表明, 不同季节 3 种有蹄类间的空间重叠度 (O_{ik}) 均不超过 0.30 (图 3), 表明三者间空间生态位重叠度低。

林麝与小鹿 ($O_{ik} = 0.30$) 及毛冠鹿与小鹿 ($O_{ik} = 0.29$) 在夏季的空间重叠系数最高, 两物种间的空间重叠度最低分别出现在秋季 ($O_{ik} = 0.11$) 和冬季 ($O_{ik} = 0.09$)。林麝与小鹿空间重叠系数则在秋季 ($O_{ik} = 0.10$) 最高, 冬季 ($O_{ik} = 0.02$) 最低, 且林麝与小鹿四季的空间重叠度均低于另外两个物种对。

2.2 有蹄类活动节律

2.2.1 全年日活动节律及其差异性

根据全年日活动节律曲线, 3 种有蹄类日活动模式相似, 均为典型的“双峰型” (图 4)。但三者的活动高峰不完全重叠, 上午活动高峰出现最早的是小鹿 (5:30 ~ 7:30 时), 其次为毛冠鹿 (6:00 ~













春Spring			夏Summer		
 林麝 <i>Moschus berezovskii</i> <i>n</i> = 82	$\Delta = 0.87$ (0.79 - 0.96) <i>P</i> = 0.516	$\Delta = 0.90$ (0.81 - 0.96) <i>P</i> = 0.012	 林麝 <i>Moschus berezovskii</i> <i>n</i> = 23	$\Delta = 0.82$ (0.69 - 0.90) <i>P</i> = 0.044	$\Delta = 0.84$ (0.70 - 0.91) <i>P</i> = 0.010
<i>O_{ik}</i> = 0.22	 毛冠鹿 <i>Elaphodus cephalophus</i> <i>n</i> = 282	$\Delta = 0.91$ (0.87 - 0.96) <i>P</i> < 0.010	<i>O_{ik}</i> = 0.30	 毛冠鹿 <i>E. cephalophus</i> <i>n</i> = 575	$\Delta = 0.88$ (0.84 - 0.91) <i>P</i> < 0.010
<i>O_{ik}</i> = 0.07	<i>O_{ik}</i> = 0.26	 小鹿 <i>Muntiacus reevesi</i> <i>n</i> = 1 004	<i>O_{ik}</i> = 0.08	<i>O_{ik}</i> = 0.29	 小鹿 <i>Mu. reevesi</i> <i>n</i> = 1 737
秋Autumn			冬Winter		
 林麝 <i>Moschus berezovskii</i> <i>n</i> = 130	$\Delta = 0.87$ (0.70 - 0.93) <i>P</i> = 0.267	$\Delta = 0.89$ (0.83 - 0.95) <i>P</i> = 0.032	 林麝 <i>Moschus berezovskii</i> <i>n</i> = 191	$\Delta = 0.86$ (0.79 - 0.93) <i>P</i> < 0.01	$\Delta = 0.87$ (0.81 - 0.92) <i>P</i> = 0.002
<i>O_{ik}</i> = 0.11	 毛冠鹿 <i>E. cephalophus</i> <i>n</i> = 191	$\Delta = 0.84$ (0.79 - 0.90) <i>P</i> = 0.012	<i>O_{ik}</i> = 0.14	 毛冠鹿 <i>E. cephalophus</i> <i>n</i> = 226	$\Delta = 0.94$ (0.89 - 0.98) <i>P</i> < 0.010
<i>O_{ik}</i> = 0.10	<i>O_{ik}</i> = 0.23	 小鹿 <i>Mu. reevesi</i> <i>n</i> = 938	<i>O_{ik}</i> = 0.02	<i>O_{ik}</i> = 0.09	 小鹿 <i>Mu. reevesi</i> <i>n</i> = 1 020

图 3 林麝、毛冠鹿和小鹿的时间生态位重叠系数 (Δ) 和空间生态位重叠系数 (O_{ik})

Fig. 3 Spatial overlap index (O_{ik}) and diel activity pattern overlap (Δ) between *Moschus berezovskii*, *Elaphodus cephalophus*, and *Muntiacus reevesi*

n 表示独立有效照片数, Δ 下方括号内数据表示 95% 置信区间, *P* 值为差异显著性, 显著性水平设置为 *P* = 0.05。

n represents the number of independent and valid photos. The value in the parentheses below Δ represents the 95% confidence interval; *P*-values indicates the significance of differences, with the significance level set at *P* = 0.05.

8:00 时), 最晚的是林麝 (8:00 ~ 10:00 时), 下午的活动高峰均出现在 17:30 ~ 19:30 时; 峰值大小也不一致, 上午峰值最大的是小鹿, 下午是林麝。林麝与毛冠鹿 ($\Delta = 0.87$)、林麝与小鹿 ($\Delta = 0.89$) 以及毛冠鹿与小鹿 ($\Delta = 0.84$) 间活动节律均具有高度重叠, 但存在显著差异, *P* 值均小于 0.05。

2.2.2 季节日活动节律 春季, 林麝、毛冠鹿和小鹿的日活动节律均为双峰型, 三者上午的活动高峰分别出现在 7:00 ~ 9:00 时、6:00 ~ 8:00 时和 6:00 ~ 8:00 时, 下午活跃时段分别为 17:00 ~ 19:00 时、17:00 ~ 19:00 时和 18:00 ~ 20:00 时

(图 5a)。

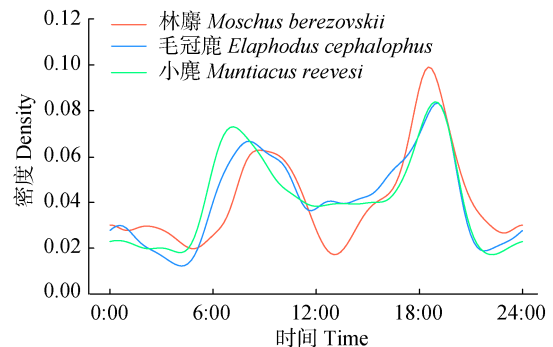


图 4 同域分布 3 种有蹄类日活动节律曲线

Fig. 4 Daily activity rhythms of three sympatric ungulates

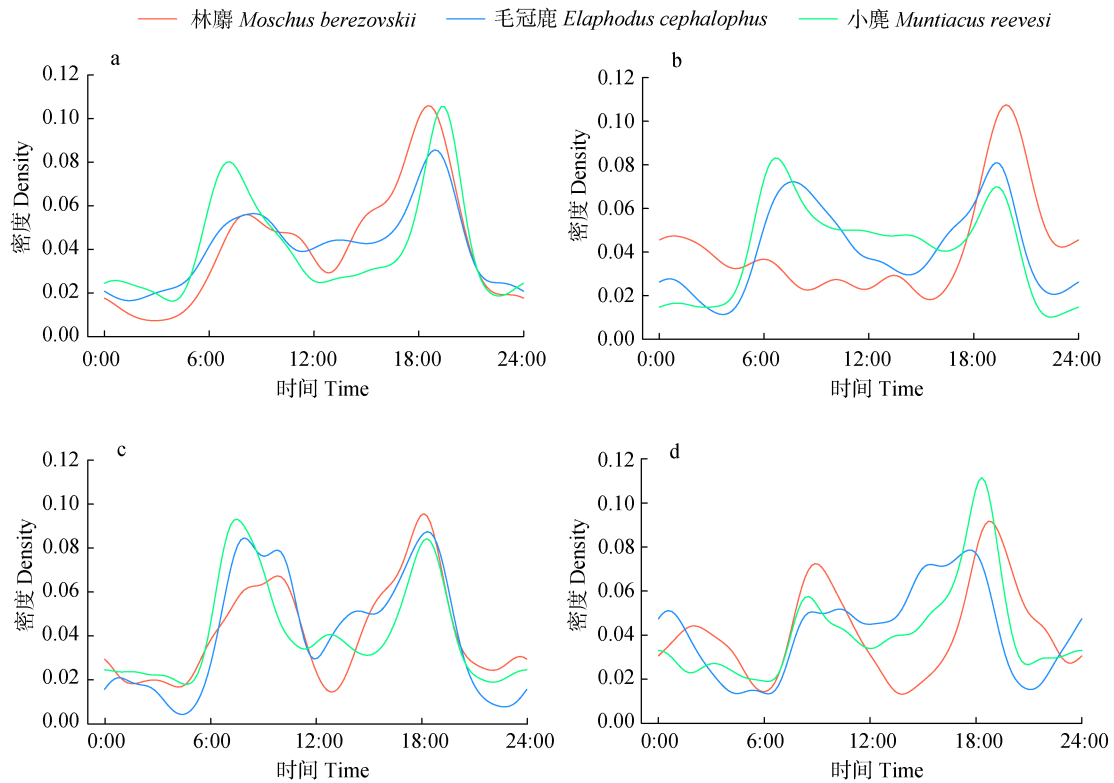


图 5 不同季节同域分布 3 种有蹄类的活动节律重叠曲线

Fig. 5 Daily activity rhythms and temporal overlap of the three sympatric ungulates in different seasons

a. 春; b. 夏; c. 秋; d. 冬。a. Spring; b. Summer; c. Autumn; d. Winter.

夏季，林麝只有一个活动高峰（18:00 ~ 20:00 时），毛冠鹿和小鹿则有两个活动高峰，均为 6:00 ~ 8:00 时和 17:00 ~ 19:00 时（图 5b）。秋季，三者均出现两个活动高峰，毛冠鹿和小鹿上午在同一时间段活跃（6:00 ~ 8:00 时），林麝在 7:00 ~ 9:00 时活跃，下午则同时在 17:00 ~ 19:00 时活动频繁（图 5c）。冬季，3 种有蹄类除了在白昼有两个活动高峰外，林麝、毛冠鹿和小鹿分别在凌晨 1:00 ~ 3:00 时、23:00 时至次日凌晨 1:00 时和 0:00 ~ 1:00 时也有一定的活跃度（图 5d）。

2.3 有蹄类的空间利用

根据占域模型构建的最优模型选择，影响林麝、毛冠鹿和小鹿空间利用的共同主要环境因子分别为：海拔、距河流距离、捕食者相对多度、坡度和植被类型（表 2）。林麝主要栖

息于海拔 1 500 m 以上的地区，夏季向更高海拔迁移，毛冠鹿和小鹿分布的海拔范围较宽，1 000 ~ 3 000 m 均有较高的占域（图 6I）。距河流距离和捕食者相对多度对这 3 种小型有蹄类动物的空间利用模式具有相似影响。三物种主要集中分布于河流附近区域（图 6II）。林麝在冬季、毛冠鹿在春季倾向于选择捕食者相对多度较低的区域，其他情况下，3 种动物的占域率均与捕食者相对多度呈正比（图 6III）。坡度利用方面，林麝在春、夏两季主要分布于陡坡地区，秋、冬两季分布于缓坡地区；毛冠鹿对坡度的适应性较强，在各个坡度等级范围内均有较高的占域率；小鹿在四个季节的占域率均随坡度升高而下降，即倾向在缓坡地区活动（图 6IV）。除上述环境因子，植被类型也对三者的空间利用有一定影响，对植被类型的偏好

表 2 同域分布 3 种有蹄类不同季节的占域最优模型

Table 2 Optimal occupancy model of three sympatric ungulates in different seasons

季节 Season	物种 Species	模型 Model	赤池信息准则 Akaike information criterion, AIC	赤池信息准则差值 Δ Akaike information criterion, Δ AIC	赤池信息准则 权重 AIC weight
春季 Spring	林麝 <i>Moschus berezovskii</i>	psi(ele + river + slo + predator + resp + bamboo), p(.)	348.50	0.00	0.11
	毛冠鹿 <i>Elaphodus cephalophus</i>	psi(ele + river), p(.)	994.80	0.00	0.07
	小鹿 <i>Muntiacus reevesi</i>	psi(ele + river + slo + predator + resp + bt), p(.)	1 216.92	0.00	0.20
夏季 Summer	林麝 <i>Mo. berezovskii</i>	psi(ele + river + slo), p(.)	196.39	0.00	0.04
	毛冠鹿 <i>E. cephalophus</i>	psi(ele + river + predator + br.co), p(.)	1 478.79	0.00	0.13
	小鹿 <i>Mu. reevesi</i>	psi(ele + predator + slo + bt), p(.)	1 362.33	0.00	0.13
秋季 Autumn	林麝 <i>Mo. berezovskii</i>	psi(ele + river + slo + predator + bamboo + resp), p(.)	330.91	0.00	0.07
	毛冠鹿 <i>E. cephalophus</i>	psi(ele + river + slo + predator + resp + bt), p(.)	701.27	0.00	0.32
	小鹿 <i>Mu. reevesi</i>	psi(ele + predator + slo + bt), p(.)	1 071.42	0.00	0.42
冬季 Winter	林麝 <i>Mo. berezovskii</i>	psi(ele + river + slo), p(.)	504.52	0.00	0.12
	毛冠鹿 <i>E. cephalophus</i>	psi(ele + river + road), p(.)	796.11	0.00	0.12
	小鹿 <i>Mu. reevesi</i>	psi(ele + river + slo + predator + resp + bt0), p(.)	1 112.03	0.00	0.37

不同是有蹄类空间分离的原因。林麝主要分布在针叶林生境中；毛冠鹿在春、夏和秋季在三种植被类型中均有一定占域率，冬季只出现在针阔混交林和竹林中；小鹿在春、夏和秋季在竹林中的占域率最高，冬季则在针阔混交林中的占域率最高（图 6V）。

3 讨论

3.1 有蹄类活动节律和时间生态位分化

动物日活动节律是物种自身内源性生物钟及遗传和季节性变化等因素共同影响的结果，深入研究动物的日活动节律有助于了解动物的生态行为策略以及不同物种之间的关系（Linkie et al. 2011）。本研究显示，林麝、毛冠鹿和小鹿全年日活动节律呈双峰型，与陕西观音山自然保护区对这 3 种有蹄类活动节律的研究结果相似（贾晓东等 2014），但与四川小寨子沟保护区的研究结果不一致，该地区林麝、毛冠鹿全年日活动节律为单峰型，小鹿虽为双峰型，但早活动高峰出现在 10:00 时之后（陈章敏 2024），这说明同一物种在不同地区的活

动节律具有一定差异性。这可能与各区域环境条件的差异有关，本研究区域与陕西观音山保护区的海拔范围相近且处于同一纬度，而四川小寨子沟保护区的海拔范围相对大、纬度更低，直接影响野生动物的生活习性和行为模式。除此，不同地区群落组成和结构的不同导致种间相互作用（捕食或竞争等）的方向和强度不一致，从而也会影响有蹄类的活动规律（Mason et al. 2014, Vallejo-Vargas et al. 2022）。

季节性变化下的气温差异会影响物种的活动节律，夏季随着温度升高有蹄类的活动时间减少（Aublet et al. 2009），正如本研究中林麝在夏季的活动节律表现为单峰型。毛冠鹿和小鹿的活动节律在不同季节间变化较小，受季节变化的影响较小，这与梵净山地区毛冠鹿的活动节律在冷暖季显示出最小变异性的结果一致（Xiang et al. 2024）。本研究 3 种有蹄类季节日活动节律的变化引起季节重叠系数的变化，三者春、冬季的活动节律重叠度更高，夏、秋季更低，这与之前的研究结果不一致（孔凡前等 2024），可能是因为在本研究不同季节有

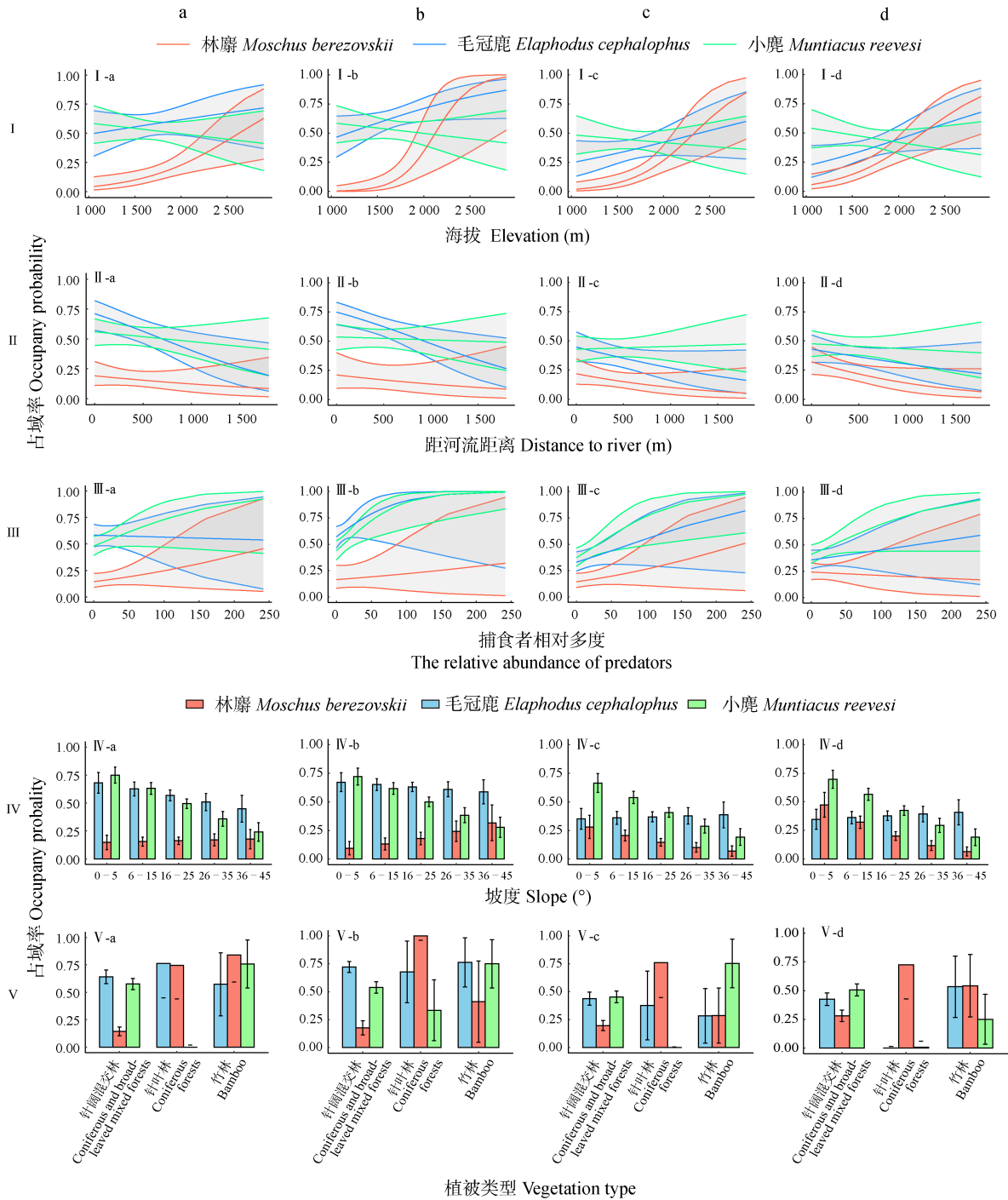


图 6 不同季节环境变量对 3 种同域有蹄类占域率的影响

Fig. 6 Effects of occupancy covariates on three sympatric ungulates in different seasons

a. 春; b. 夏; c. 秋; d. 冬; I. 海拔; II. 距河流距离; III. 捕食者相对多度; IV. 坡度; V. 植被类型。

a. Spring; b. Summer; c. Autumn; d. Winter; I. Elevation; II. Distance to river; III. The relative abundance of predators; IV. Slope; V. Vegetation type.

蹄类活动节律的重叠度均很高——时间维度的分化不是驱动物种共存的主要因素。

3.2 有蹄类空间利用及空间生态位分化

空间异质性较高的生境类型不仅可以满足不同野生有蹄类对生境选择的偏好，同时也增加了潜在的隐蔽空间从而降低了种间竞争及行为干扰等负面影响 (Srivastava et al. 2018)。野生动植物分布会受海拔变化的影响，沿海拔梯度形成不同植被类型，导致野生动物的食物资源及其可利用的栖息地类型的多样化 (王丞等 2020)。在长青国家级自然保护区，3 种有蹄类呈现海拔分布差异以及对不同植被类型的适应性，这也是其空间维度分化的主要原因。捕食者相对多度和水源距离也影响它们的空间利用，但并非其空间分离的主要因子。3 种有蹄类皆倾向于选择近水源区域，可能与近水源区域食物更丰富有关 (胡娟等 2022)；其占域率均与捕食者相对多度呈正相关关系，可能反映了食肉动物通过增加与猎物时空生态位重叠以提升捕食成功率的策略 (Schoener 1974)。另外，有研究表明，直接的人类活动对于有蹄类动物的行为及生境选择等具有强烈的影响 (李梓琛等 2024)，本研究未考虑该因子，可能会对结果有一定影响。但保护区自禁伐以来，区内人类经济活动明显下降，且在调查过程中发现，人类主要在东南部低海拔地区活动，该区域的红外相机布设较少，对分析结果影响较小。

不同季节的气候变化会引起区域内的温度和降水分布格局及食物资源分布的变化，影响物种的资源利用方式。有蹄类动物在冬季极端天气影响下因食物资源匮乏，食性有较高重叠，种间竞争的加剧会干扰物种对其他资源的利用 (吕忠海等 2020)。根据最优取食理论，动物在食物资源丰富时选择最优食物，蔷薇科和百合科植物在 3 种有蹄动物的食谱中均占据较高的比例，林麝、小鹿的食谱中占比更高的是蔷薇科植物，毛冠鹿的食谱中则百合科植物占比更高 (盛和林等 1976, 欧善华等 1981, 张履冰等 2008)，这就促使三者在空间资源利用上形

成不同的重叠关系：在食物资源相对丰富的季节，有蹄类之间的空间回避作用要比食物匮乏的冬季弱，即冬季它们之间的空间重叠度更低，这可能也是对其冬季时间重叠度高的一种补偿机制；另外，食物资源竞争比较大的林麝和小鹿的空间回避作用也比较强。

本研究结果表明，冬季时，林麝在 1 500 m 以下低海拔区域的占域率明显升高。结合红外相机监测数据可知，林麝分布的低海拔区域主要是在长青国家级自然保护区茅坪镇辖域的乾河坝河以南地区的林场内，该区域也是毛冠鹿的适宜栖息地，因此建议在保护和管理工作中加强对此区域的关注。从植被利用上看，林麝对针叶林有明显的偏好，因此，我们建议加强对针叶林等高大林木的保护，为林麝提供充足的生存资源；3 种有蹄类皆倾向于选择近水源地区域，建议重视对现有水源的保护。

参 考 文 献

- Afonso B C, Rosalino L M, Henriques J, et al. 2023. The effects of wild ungulates on small mammals: a systematic review and meta-analysis. *Mammal Review*, 54(2): 121–132.
- Aublet J F, Festa-Bianchet M, Bergero D, et al. 2009. Temperature constraints on foraging behaviour of male Alpine ibex (*Capra ibex*) in summer. *Oecologia*, 159(1): 237–247.
- Bernes C, Macura B, Jonsson B G, et al. 2018. Manipulating ungulate herbivory in temperate and boreal forests: Effects on vegetation and invertebrates. A systematic review. *Environmental Evidence*, 7(1): 13.
- Cromsigt J P G M, Olff H. 2006. Resource partitioning among savanna grazers mediated by local heterogeneity: an experimental approach. *Ecology*, 87(6): 1532–1541.
- Leyequién E, de Boer W F, Cleef A. 2007. Influence of body size on coexistence of bird species. *Ecological Research*, 22(5): 735–741.
- Linkie M, Ridout M S. 2011. Assessing tiger-prey interactions in Sumatran rainforests. *Journal of Zoology*, 284(3): 224–229.
- MacKenzie D I, Nichols J D, Lachman G B, et al. 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology*, 83(8), 2248–2255.
- Mason T H E, Stephens P A, Apollonio M, et al. 2014. Predicting

- potential responses to future climate in an alpine ungulate: interspecific interactions exceed climate effects. *Global Change Biology*, 20(12): 3872–3882.
- Meredith M, Ridout M, Campbell L A D. 2024. Estimates of coefficient of overlapping for animal activity patterns. [EB/OL]. (2024-01-19) [2024-12-02]. <https://cran.r-project.org/web/packages/overlap/overlap.pdf>.
- 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.
- Owen-Smith N, Crooms J P G M, Le Roux E. 2017. Smaller ungulates are first to incur imminent extirpation from an African protected area. *Biological Conservation*, 216: 108–114.
- Pianka E R. 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 71(5): 2141–2145.
- Rowcliffe M. 2023. Activity: animal activity statistics. [EB/OL]. (2023-09-27) [2024-09-27]. <https://cran.r-project.org/web/packages/overlap/overlap.pdf>.
- Rueda M, Rebollo S, Gálvez-Bravo L, et al. 2008. Habitat use by large and small herbivores in a fluctuating Mediterranean ecosystem: Implications of seasonal changes. *Journal of Arid Environments*, 72(9): 1698–1708.
- Schoener T W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185(4145): 27–39.
- Smith J M, Brown R L W. 1986. Competition and body size. *Theoretical Population Biology*, 30(2): 166–179.
- Srivastava T, Kumar A. 2018. Seasonal habitat use in three species of wild ungulates in Sikkim Himalaya. *Mammalian Biology*, 88: 100–106.
- Tian C, Zhang Y Y, Liu Z X, et al. 2020. Temporal niche patterns of large mammals in Wanglang National Nature Reserve, China. *Global Ecology and Conservation*, 22: e01015.
- Vallejo-Vargas A F, Sheil D, Semper-Pascual A, et al. 2022. Consistent diel activity patterns of forest mammals among tropical regions. *Nature Communications*, 13: 7102.
- Wang F, McShea W J, Wang D J, et al. 2015. Shared resources between giant panda and sympatric wild and domestic mammals. *Biological Conservation*, 186(3): 319–325.
- Xiang D, Meng B S, Xie B, et al. 2024. Daily activity rhythm of sympatric ungulate species in Fanjingshan Reserve, China. *Global Ecology and Conservation*, 56: e03271.
- 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: 119–129.
- 陈章敏, 彭波, 贺飞, 等. 2024. 四川小寨子沟国家级自然保护区有蹄类的时空格局研究. *四川动物*, 43(4): 373–384.
- 储诚进, 王酉石, 刘宇, 等. 2017. 物种共存理论研究进展. *生物多样性*, 25(4): 345–354.
- 房新民, 李建, 张德怀, 等. 2024. 北京市雾灵山自然保护区豹猫、亚洲狗獾和猪獾的活动节律分析. *动物学杂志*, 59(4): 505–513.
- 韩一敏, 肖梅, 何梦楠, 等. 2024. 唐家河国家级自然保护区同域分布六种偶蹄类动物的活动节律与空间利用. *兽类学报*, 44(5): 598–610.
- 胡娟, 谢培根, 李婷婷, 等. 2022. 同域分布的黑鹿和小鹿的时空生态位分化. *兽类学报*, 42(6): 641–651.
- 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.
- 孔凡前, 沈博文, 李笑颖, 等. 2024. 江西桃红岭保护区同域分布有蹄类动物活动节律差异. *野生动物学报*, 45(2): 242–250.
- 李雷, 金星, 马波, 等. 2020. 西藏朗措秋季裸鲤属营养生态位及种间食物关系. *应用生态学报*, 31(12): 4284–4290.
- 李战刚, 任毅, 王学杰. 2006. 陕西长青国家级自然保护区综合科学考察报告. 西安: 陕西科学技术出版社.
- 李梓琛, 周雨瞳, 曹冉星, 等. 2024. 东北虎豹国家公园虎豹及其有蹄类猎物对人类干扰的时空响应. *兽类学报*, 44(6): 665–680.
- 刘钊, 杨爱芳, 李刚, 等. 2024. 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. *动物学杂志*, 59(5): 694–706.
- 吕忠海, 冯源, 于沿泽, 等. 2020. 高食性重叠度对同域物种生境分离的影响——以马鹿和狍为例. *东北林业大学学报*, 48(2): 72–75.
- 欧善华, 盛和林, 陆厚基. 1981. 黑鹿和毛冠鹿的食性. *上海师范学院学报: 自然科学版*, 10(1): 111–115.
- 盛和林, 王培潮. 1976. 小鹿的生态和利用. *动物学杂志*, 11(1): 39–40.
- 孙儒泳. 2001. *动物生态学原理* (3版). 北京: 北京师范大学出版社, 322–323.
- 王丞, 冉伟, 杨朝辉, 等. 2020. 梵净山保护区主要雉类的繁殖期栖息地选择与空间分布. *林业科学*, 56(11): 134–142.
- 张履冰, 徐宏发, 薛文杰, 等. 2008. 陕西凤县林麝的冬、春季食性的初步研究. *四川动物*, 27(1): 110–114, 162.