

# 卧龙保护区三种中型食肉动物的生态位差异

胡强<sup>③</sup> 林红强<sup>③</sup> 戴强<sup>①</sup> 杨志松<sup>②</sup> 何流洋<sup>④</sup> 张文<sup>⑤</sup> 施小刚<sup>③\*</sup>

① 中国科学院成都生物研究所 成都 610041; ② 四川省大熊猫科学研究院 成都 610000;

③ 四川卧龙国家级自然保护区管理局 汶川 623006; ④ 四川贡嘎山国家级自然保护区石棉管理处 石棉 625400;

⑤ 四川省林业勘查设计研究院 成都 610081

**摘要:** 2014至2019年,利用红外相机对卧龙保护区的赤狐(*Vulpes vulpes*)、黄喉貂(*Martes flavigula*)和豹猫(*Prionailurus bengalensis*)进行了监测,并分析比较了二者的栖息地分布和日活动节律。结果显示,赤狐栖息地主要分布于保护区西部高海拔地区,与黄喉貂和豹猫栖息地重叠较少;豹猫和黄喉貂的栖息地均集中分布于皮条河以南,且相互重叠部分达56.7%;在日活动节律方面,赤狐和豹猫表现出夜行性,黄喉貂表现出昼行性。研究表明,三种食肉动物均通过栖息地或日活动节律的差异产生了生态位分离,从而实现了在卧龙保护区内的相互共存。

**关键词:** 栖息地; 日节律; 生态位; 红外相机

**中图分类号:** Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2020) 06-685-07

## Niche Differentiation among Three Middle-sized Carnivores in Wolong Nature Reserve

HU Qiang<sup>③</sup> LIN Hong-Qiang<sup>③</sup> DAI Qiang<sup>①</sup> YANG Zhi-Song<sup>②</sup>  
HE Liu-Yang<sup>④</sup> ZHANG Wen<sup>⑤</sup> SHI Xiao-Gang<sup>③\*</sup>

① Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041; ② Sichuan Academy of Giant Panda, Chengdu 610000;

③ Administration Bureau of Wolong National Nature Reserve, Wenchuan 623006; ④ Shimian Administration Bureau of Gonggashang National Nature Reserve, Shimian 625400; ⑤ Shchuan Academy of Forest Investigation and Designing, Chengdu 610081, China

**Abstract:** In order to study the temporal and spatial niche differentiation among middle-sized carnivores and explain their coexistence strategies in Wolong National Nature Reserve, Red Fox (*Vulpes vulpes*), Yellow-throated Marten (*Martes flavigula*) and Leopard Cat (*Prionailurus bengalensis*) were monitored from 2014 to 2019 using infrared triggered camera (Fig. 1). We modeled the habitat distribution of three species with MaxEnt and calculated the habitat overlap rate among species to indicate spatial niche differentiation. The results showed that the habitat area of Red Fox, Yellow-throated Marten and Leopard Cat was 137, 191,

**基金项目** 国家自然科学基金项目 (No. 32070520), 卧龙国家级自然保护区大熊猫同域犬科动物调查和保护管理规划研究项目, 四川省野生动植物资源调查保护站豺野化放归及重引入项目;

\* 通讯作者, E-mail: 593839590@qq.com;

**第一作者介绍** 胡强, 男, 林业工程师; 研究方向: 生态学; E-mail: 331060808@qq.com。

收稿日期: 2020-04-20, 修回日期: 2020-09-04 DOI: 10.13859/j.cjz.202006001

and 186 km<sup>2</sup> respectively. The Red Fox inhabited in the western area of the reserve with high elevation, while the Yellow-throated Marten and Leopard Cat prefer to the south-eastern area with lower elevation (Fig. 2). The habitat overlap rate between Yellow-throated Marten and Leopard Cat was 56.7%, followed by that between Red Fox and Leopard Cat (16.5%). The biggest spatial niche differentiation was between Red Fox and Yellow-throated Marten with habitat overlap rate of 7.7%. The daily rhythm of three species was used to indicate their temporal niche. We divided the day into 24 periods and period  $n$  was defined as the time interval between  $n$  and  $n + 1$  o'clock. We calculated the time-period relative abundance index ( $I_{TRA}$ ) of each period of each species to indicate the daily rhythm of three species. The result showed that the Red Fox and Leopard Cat showed similar daily rhythm, which were characterized by more active at night. The activity peaks of Red Fox occurred at 4:00 - 6:00, 20:00 - 21:00 and 23:00 - 24:00, while that of Leopard Cat occurred at 2:00 - 4:00, 6:00 - 7:00, 20:00 - 21:00 and 22:00 - 1:00 of the next day. On the contrary, Yellow-throated Marten tend to be active during the daytime and the activity peaks occurred at 9:00 - 10:00, 11:00 - 15:00 and 16:00 - 19:00 (Fig. 3). The results indicate that Red Fox, Yellow-throated Marten and Leopard Cat have adapted to different temporal or spatial niche from each other, and this makes it possible for them to coexist in the Wolong National Nature Reserve.

**Key words:** Habitat; Daily rhythm; Niche; Infrared triggered camera

生态位指物种对各种环境变量的选择范围 (Hutchinson 1957)。栖息地和日活动节律是生态位研究的重要内容 (Grinnell 1917)。竞争排斥原理认为,物种之间要实现共存,必然会通过利用不同的栖息地或者形成各自的活动节律等方式形成生态位分化 (Abrams 1983)。栖息地是野生动物赖以生存的场所,是环境中生物因子和非生物因子的总和 (戈峰 2008)。日活动节律指动物在一天内活动强度随时间的周期性变化 (Reppert et al. 2002)。栖息地和日活动节律是物种对环境长期适应的结果,主要受物种本身食物需求和生物钟等特性的影响,同时随气候、捕食与竞争等外部环境的改变而波动 (张洪茂等 2002, 尚玉昌 2006)。探究物种栖息地和日活动节律,不仅可以了解物种本身的生物学特性,还有助于分析其与其他物种之间的相互关系。这对物种以及生态系统的保护有重要意义。

赤狐 (*Vulpes vulpes*)、黄喉貂 (*Martes flavigula*) 和豹猫 (*Prionailurus bengalensis*) 是较为常见的中型食肉动物,分别隶属于犬科、

鼬科和猫科。三种动物在地理分布上存在较大的重叠 (蒋志刚 2015)。作为肉食性动物,它们主要以小型动物为食 (Dellarte et al. 2007, 王庭林等 2014, Chua et al. 2016),对维持物种之间的平衡有重要作用。由于地理分布上的重叠和食物组成的相似,三种食肉动物之间存在明显的竞争关系。

已有学者围绕栖息地和日活动节律,对赤狐、豹猫和黄喉貂进行了研究报导 (周文扬等 1995, Grassman et al. 2005, 刘宇等 2019)。但不同区域的研究不能有效反映其生态位差异,进而揭示其共存策略。本研究利用红外相机技术,在卧龙保护区对以上三种动物进行了长期监测。并分析比较了该区域赤狐、黄喉貂和豹猫的栖息地分布及日活动节律的差异。以期从空间和时间维度,认识该区域内三种动物的生态位分化及共存策略。

## 1 研究方法

### 1.1 研究区域概况

卧龙保护区成立于 1963 年,位于四川省

汶川县北纬  $30^{\circ}45'$  ~  $31^{\circ}25'$ 、东经  $102^{\circ}51'$  ~  $103^{\circ}24'$  之间。因处于青藏高原向四川盆地的过渡地带，保护区地形复杂，海拔跨度大（1 150 ~ 6 250 m），最高峰为西北部的四姑娘山。区内植物资源丰富，有种子植物 2 000 余种。植被分带明显，从低到高分别为常绿阔叶林、常绿落叶阔叶混交林、针阔混交林、寒温性针叶林、灌丛、高山草甸和高山流石滩。丰富的植物和生境多样性孕育了丰富的动物群落。保护区有脊椎动物 504 种，其中国家 I 级重点保护野生动物 14 种，II 级重点保护野生动物 51 种。根据近年的监测结果，区内有大、中型肉食性兽类 7 种，分别是雪豹 (*Panthera uncia*)、豹 (*P. pardus*)、豹猫、

狼 (*Canis lupus*)、豺 (*Cuon alpinus*)、赤狐和黄喉貂。其中以赤狐、豹猫和黄喉貂的种群数量最大。

## 1.2 数据来源与整理

红外相机已被广泛地应用于野生动物监测研究 (李晟等 2014)。由于可实现监测的持续性，红外相机技术在研究物种时间分配上有着巨大的优势。在 2014 至 2019 年，利用红外相机对保护区动物进行监测。红外相机被布设于 447 个监测点 (图 1)，监测点有效监测时长为 32 ~ 838 d，平均  $(278 \pm 238)$  d。相机储存卡取回后，进行人工识别并录入表格。在表格中录入相机编号、相机经纬度、物种名、拍摄日期和时间。

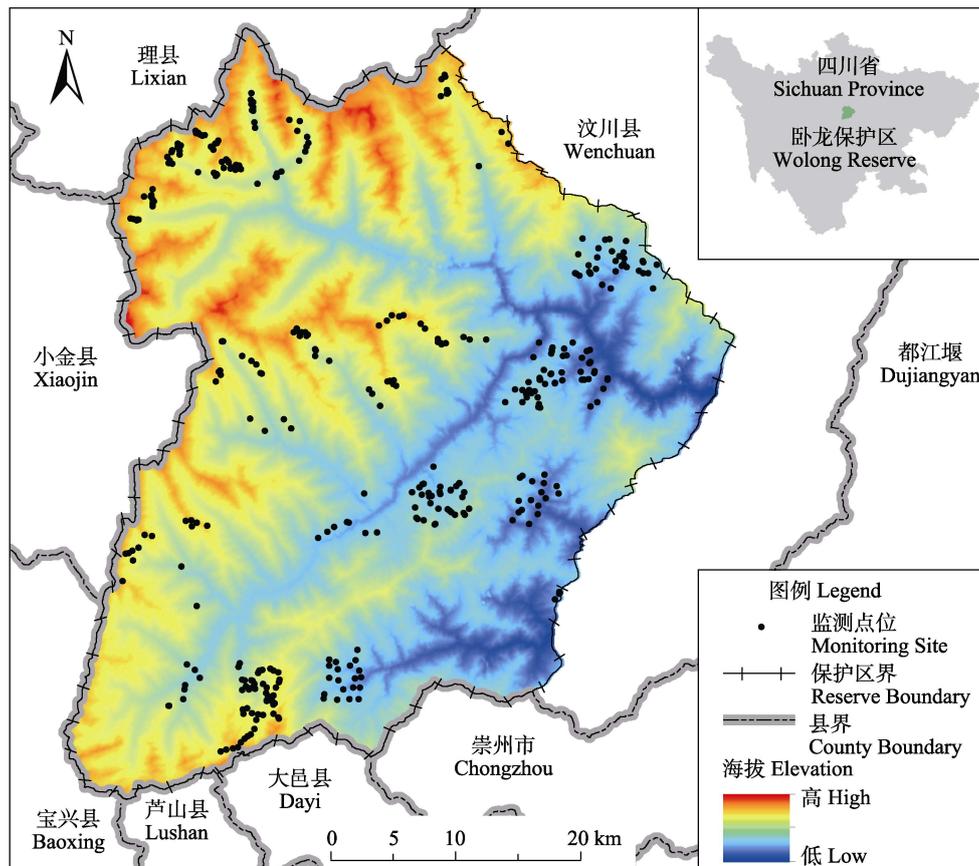


图 1 研究区域地理位置及监测点位分布示意图

Fig. 1 Sketch map of the study area and distribution of the monitoring sites

### 1.3 数据分析

**1.3.1 栖息地** 利用最大熵模型 (MaxEnt 模型) 模拟三种动物的栖息地分布。MaxEnt 模型已经被广泛地应用于物种分布及栖息地评估等方面的研究 (周海涛等 2016)。构建 MaxEnt 模型需要物种出现点位数据和研究区域环境数据。在本研究中, 物种出现点位为拍摄到赤狐、豹猫和黄喉貂的监测点位。环境数据表包括地形数据和植被数据。地形数据来源于中国科学院资源环境科学数据中心 (<http://www.resdc.cn/>) 30 m 分辨率的数字高程模型 (digital elevation model, DEM), 并在此基础上, 在 ArcGIS 中构建坡向、坡度、坡位、坡形和太阳辐射 5 个图层。植被数据来源于全国森林二类调查成果 (<http://www.forestdata.cn/>), 并在 ArcGIS 中构建各群系组距离图层。

将物种出现点位和环境数据一同导入 MaxEnt 3.3, 模拟出每个物种的栖息地适宜度指数 (habitat suitability index, HSI)。然后将 HSI 值大于最大测试敏感性和特异性逻辑阈值 (maximum test sensitivity plus specificity logistic threshold) 的区域作为该物种的栖息地。在构建模型时, 随机选取 75% 的出现点位用于构建模型, 25% 的出现点位用于模型验证。所有模型均重复运行 10 次, 最终结果取平均值。模拟结果优劣用受试者工作特征曲线 (curve characteristic operator receiver, ROC 曲线) 下的面积 (area under curve, AUC) 来评估: 0.5~0.6 为不合格, 0.6~0.7 为较差, 0.7~0.8 为一般, 0.8~0.9 为良好, 0.9~1.0 为优秀。

利用物种间栖息地重叠率来表示物种栖息地的重叠情况,  $O_{ab} = \sqrt{\frac{H_{ab}^2}{H_a H_b}} 100\%$ , 其中,  $O_{ab}$  为物种 a 和 b 的栖息地重叠率,  $H_{ab}$  为物种 a 和 b 栖息地重叠部分的面积,  $H_a$  和  $H_b$  分别为物种 a 和 b 的栖息地面积。

**1.3.2 日活动节律** 把同一监测点位上, 在 30 min 以内拍摄到的同一物种照片合并为一次独立探测 (黄峰等 2017)。将每天分为 24 个时

间段, 第  $n$  时间段定义为  $n$  时和  $(n+1)$  时之间。利用时间相对丰富度指数 (time-period relative abundance index,  $I_{TRA}$ ) 表示各物种的日活动节律 (Liu et al. 2013):  $I_{TRA} = \frac{T_a}{N_a} 100\%$ ,

其中,  $I_{TRA}$  表示在  $n$  时间段的时间相对丰富度指数,  $T_a$  为第  $a$  类动物在  $n$  时间段的独立探测次数,  $N_a$  为第  $a$  类动物的所有独立探测次数。对于三种动物, 分别以时间相对丰富度指数  $I_{TRA}$  值为因变量, 时间段为自变量, 通过 ANOVA 分析各时间段内  $I_{TRA}$  值是否存在显著差异。若  $I_{TRA}$  值在各时间段存在显著差异, 则进一步进行 LSD 分析。将  $I_{TRA}$  值最大的时间段以及  $I_{TRA}$  值与  $I_{TRA}$  最大值不存在显著差异的时间段一同视为该物种的活动高峰期。类似地将  $I_{TRA}$  值最小的时间段以及  $I_{TRA}$  值与  $I_{TRA}$  最小值不存在显著差异的时间段一同视为该物种的活动低谷期。最后将时间上相邻的活动高峰/低谷期进行合并。

## 2 结果

### 2.1 监测结果

447 个监测点位共拍摄到赤狐、黄喉貂、豹猫照片 2 682、1 313、901 张, 经合并, 分别得到独立探测 758、378、275 次。赤狐、黄喉貂、豹猫分别出现于 131、80、94 个监测点。记录到赤狐的监测点位中有 28 个记录到豹猫, 14 个记录到黄喉貂。记录到黄喉貂的监测点位中有 38 个记录到豹猫。总共有 6 个监测点位记录到以上 3 种动物。豹猫和黄喉貂出现于同一监测点位的概率最高。

### 2.2 栖息地分布

三个物种 MaxEnt 模型 ROC 曲线的 AUC 值均达到 0.9, 赤狐 0.975、黄喉貂 0.948、豹猫 0.900, 说明模型预测效果优秀。基于最大测试敏感性与特异性逻辑阈值, 区分出赤狐、黄喉貂和豹猫的栖息地分别为 137、191 和 186 km<sup>2</sup>, 分别占保护区面积的 6.9%、9.6% 和 9.3% (图 2)。

保护区内赤狐栖息地主要分布于西部高海拔地区，平均海拔为 4 193 m。黄喉貂和豹猫的栖息地分布类似，主要分布于皮条河以南，平均海拔分别为 2 831 m 和 2 970 m。黄喉貂和豹猫栖息地重叠率最高，为 56.7%，赤狐与豹猫栖息地重叠率 16.5%，赤狐与黄喉貂的栖息地重叠率最低，仅为 7.7%。

### 2.3 日活动节律

ANOVA 分析表明，赤狐、豹猫和黄喉貂

的时间相对丰富度指数  $I_{TRAN}$  值在不同的时间段存在极显著差异( $F$  检验, 赤狐:  $F_{3143} = 8.283$ ,  $P < 0.01$ ; 豹猫:  $F_{2255} = 5.699$ ,  $P < 0.01$ ; 黄喉貂:  $F_{1919} = 4.698$ ,  $P < 0.01$ )。时间丰富度指数分析表明, 3 个物种表现出不同的日活动节律, 赤狐和猫豹主要在夜间活动, 而黄喉貂主要在白天活动 (图 3)。

**2.3.1 赤狐** 赤狐在各个时间段均有活动记录, 但在 19:00 时到第二天 7:00 时期间比较活

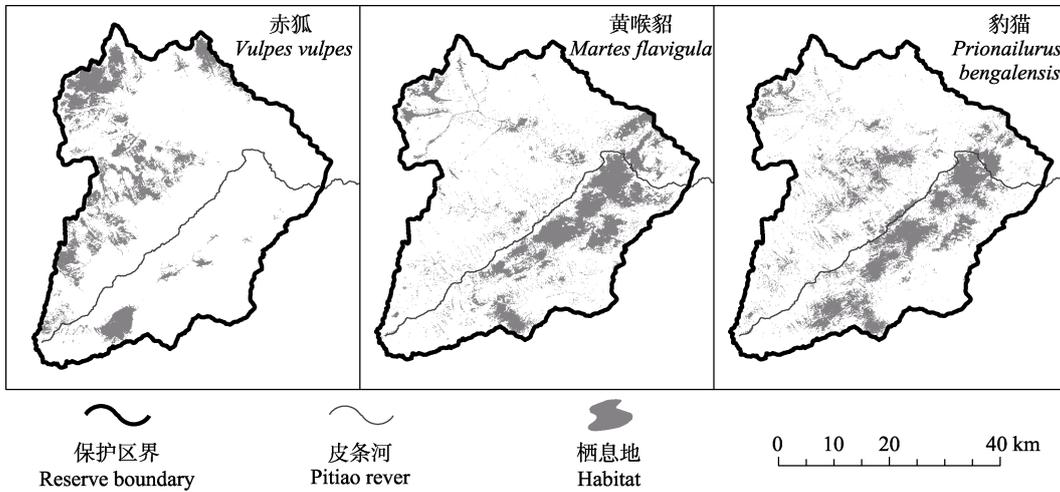


图 2 三种动物栖息地分布

Fig. 2 Habitat distribution of three species

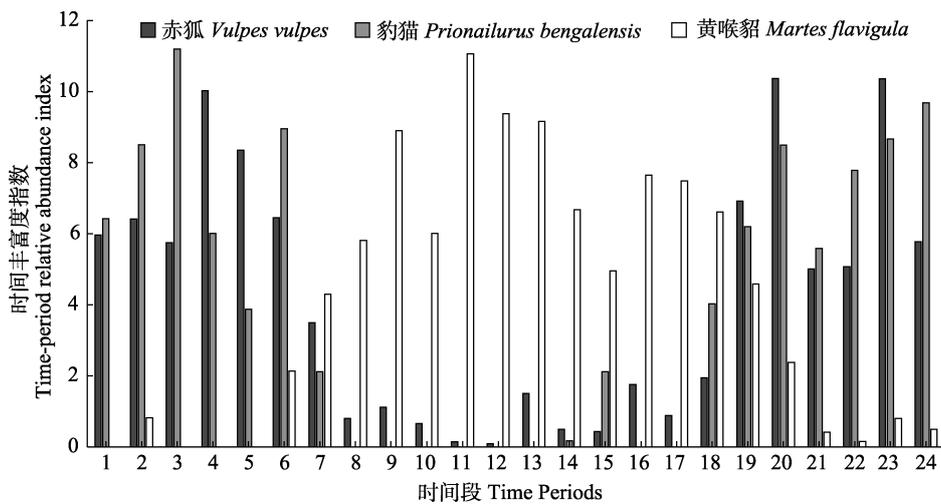


图 3 三种动物日活动时间相对丰富度指数

Fig. 3 Time-period relative abundance index of three species

跃。20:00 ~ 21:00 时期间  $I_{\text{TRA}}$  值最高, 并与 4:00 ~ 6:00 时、23:00 ~ 24:00 时无显著差异 (LSD 检验,  $P > 0.05$ ), 说明赤狐在一天内存在 3 个活动高峰。在 8:00 ~ 19:00 时期间赤狐  $I_{\text{TRA}}$  值较低, 且各时间段无显著差异 (LSD 检验,  $P > 0.05$ )。

**2.3.2 豹猫** 在 8:00 ~ 14:00 时以及 16:00 ~ 18:00 时未监测到豹猫活动, 并且该时间段内  $I_{\text{TRA}}$  值与 5:00 ~ 6:00 时、7:00 ~ 8:00 时、2:00 ~ 16:00 时和 18:00 ~ 19:00 时时间段无显著差异 (LSD 检验,  $P > 0.05$ )。故 5:00 ~ 6:00 时以及 7:00 ~ 19:00 时为豹猫活动低谷。豹猫每天存在 4 个活动高峰期, 分别为 2:00 ~ 4:00 时、6:00 ~ 7:00 时、20:00 ~ 21:00 时以及 22:00 时至第二天 1:00 时。各活动高峰期  $I_{\text{TRA}}$  值无显著差异 (LSD 检验,  $P > 0.05$ )。

**2.3.3 黄喉貂** 在 1:00 ~ 2:00 时以及 3:00 ~ 6:00 时未监测到黄喉貂活动, 并且上述时间段内  $I_{\text{TRA}}$  值和 2:00 ~ 3:00 时、6:00 ~ 8:00 时、19:00 ~ 24:00 时时间段内无显著差异 (LSD 检验,  $P > 0.05$ )。即 19:00 时到第二天 8:00 时为黄喉貂活动低谷。黄喉貂每天存在 3 个活动高峰期, 分别为 9:00 ~ 10:00 时、11:00 ~ 15:00 时以及 16:00 ~ 19:00 时。各活动高峰期  $I_{\text{TRA}}$  值无显著差异 (LSD 检验,  $P > 0.05$ )。

### 3 讨论

本研究结果表明, 在卧龙保护区内, 赤狐、黄喉貂和豹猫在空间或者时间上存在明显的生态位分离。这可以减少它们相互之间直接相遇的可能性, 缓和了种间竞争压力, 从而实现了在该区域的种间共存。在群落中存在竞争关系的物种往往通过预测性或反应性两种策略来避免相互遭遇 (Berger et al. 2007, Broekhuis et al. 2013)。预测性策略指动物基于对竞争对手空间分布的认识, 从而避免其高密度区; 而反应性策略指分布重叠的竞争者通过调整行为模式 (如改变活动节律等), 从而降低相互之间遭遇的机率。本研究表明, 赤狐同黄喉貂和豹猫之

间采用了预测性策略以实现共存。而栖息地重叠率较高的黄喉貂与豹猫之间倾向于通过反应性策略共存。

在空间上, 赤狐倾向选择海拔较高的栖息地。这除了缓和同其他两种动物的竞争外, 还可能与赤狐的繁殖需求相关。研究表明, 赤狐通常会利用喜马拉雅旱獭 (*Marmota himalayana*) 的洞穴进行繁殖活动 (周文扬等 1995), 我们的监测发现赤狐的栖息地范围恰好与喜马拉雅旱獭分布相吻合。在日活动节律上, 赤狐表现出夜行性, 与已有的研究的结果相符 (周文扬等 1995)。在人类干扰较轻的情况下, 赤狐也可在白天活动 (Diazruiz et al. 2016)。虽然本研究中赤狐的活动高峰集中在夜间, 但白天的各个时间段均能够监测到赤狐活动, 这在一定程度上反映了卧龙保护区对高海拔区域的人为干扰管控较为理想。

豹猫和黄喉貂通过利用海拔相对较低的栖息地, 从而有效避开了赤狐的主要分布区, 缓解了同赤狐之间的竞争压力。但是豹猫和黄喉貂之间的栖息地重叠率较高, 超过 50%。在空间分布高度重叠的情况下, 两者基于时间分配上的分化来实现种间共存。本研究中豹猫集中在夜间活动, 而黄喉貂集中在白天活动。这与前人的研究相符 (Grassman et al. 2005, 张源笙等 2017, 刘宇等 2019, 朱博伟等 2019)。首先, 活动时间的分离不但可以减少豹猫和黄喉貂之间直接相遇的概率。其次, 不同的猎物之间的活动节律也存在差异, 活动时间出现分离的豹猫和黄喉貂的食物组成也必然不同, 进而减少了两者在食物上的竞争。栖息地的分离虽然可以最大限度地避免种间竞争, 但形成栖息地分离的动物必然会放弃部分质量较好的栖息地, 所以动物会在利用较好的栖息地和缓和种间竞争压力之间做出权衡 (Broekhuis et al. 2013)。在日活动高峰不重叠的情况下, 黄喉貂和豹猫并未进一步采用栖息地分化来减轻种间竞争。这可能是因为除开赤狐分布区外, 可供黄喉貂和豹猫选择的范围有限, 相互之间形成

空间分离会大幅度降低其栖息地质量。

## 参 考 文 献

- Abrams P A. 1983. The Theory of Limiting Similarity. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 14(1): 359–376.
- Berger K M, Gese E M. 2007. Does interference competition with wolves limit the distribution and abundance of coyotes. Journal of Animal Ecology, 76(6): 1075–1085.
- Broekhuis F, Cozzi G, Valeix M, et al. 2013. Risk avoidance in sympatric large carnivores: reactive or predictive? Journal of Animal Ecology, 82(5): 1098–1105.
- Chua M A H, Sivasothi N, Meier R. 2016. Population density, spatiotemporal use and diet of the leopard cat (*Prionailurus bengalensis*) in a human-modified succession forest landscape of Singapore. Mammal Research, 61(2): 99–108.
- Dellarte G L, Laaksonen T, Norrdahl K, et al. 2007. Variation in the diet composition of a generalist predator, the red fox, in relation to season and density of main prey. Acta Oecologica-international Journal of Ecology, 31(3): 276–281.
- Diazruiz F, Caro J, Delibesmateos M, et al. 2016. Drivers of red fox (*Vulpes vulpes*) daily activity: prey availability, human disturbance or habitat structure? Journal of Zoology, 298(2): 128–138.
- Grassman L I, Tewes M E, Silvy N J. 2005. Ranging, habitat use and activity patterns of binturong *Arctictis binturong* and yellow-throated marten *Martes flavigula* in north-central Thailand. Wildlife Biology, 11(1): 49–57.
- Grinnell J. 1917. The Niche-Relationships of the California Thrasher. The Auk, 34(4): 427–433.
- Hutchinson G E. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 22(3), 415–427.
- Liu X, Wu P, Songer M, et al. 2013. Monitoring wildlife abundance and diversity with infra-red camera traps in Guanyinshan Nature Reserve of Shaanxi Province, China. Ecological Indicators, 33(33): 121–128.
- Reppert S M, Weaver D R. 2002. Coordination of circadian timing in mammals. Nature, 418(6901): 935–941.
- 戈峰. 2008. 现代生态学. 2 版. 北京: 科学出版社, 36–37.
- 黄蜂, 何流洋, 何可, 等. 2017. 拖乌山大熊猫廊道人类干扰的空间与时间分布格局——红外相机阵列调查. 动物学杂志, 52(3): 403–410.
- 蒋志刚. 2015. 中国哺乳动物多样性及地理分布. 北京: 科学出版社, 155–181.
- 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前景. 生物多样性, 22(6): 865–895.
- 刘宇, 缪华, 蒋桂莲, 等. 2019. 云南古林箐省级自然保护区四种哺乳动物日活动节律及活动模式分析. 野生动物学报, 40(4): 832–839.
- 尚玉昌. 2006. 动物的行为节律. 生物学通报, 41(10): 8–10.
- 王庭林, 邹波, 刘青, 等. 2014. 山西省隰县鼬类食性的分析研究. 山西科技, 29(5): 47–49.
- 张洪茂, 胡锦矗. 2002. 川西北高原藏原羚夏季生境选择. 四川动物, 21(1): 12–15.
- 张源笙, 蒋健, 蒋万杰, 等. 2017. 北京松山国家级自然保护区兽类活动节律初步研究. 四川动物, 36(4): 460–467.
- 周海涛, 那晓东, 臧淑英, 等. 2016. 最大熵 (Maxent) 模型在物种栖息地研究中的应用. 环境科学与管理, 41(3): 149–151.
- 周文扬, 魏万红. 1995. 赤狐的活动节律与产仔洞穴的选择. 兽类学报, 15(4): 267–272.
- 朱博伟, 王彬, 冉江洪, 等. 2019. 黄喉貂日活动节律及食性的季节变化. 兽类学报, 39(1): 52–61.