

# 岩羊在森林-草甸交错生境活动的季节特征

陈星<sup>①</sup> 赵联军<sup>②</sup> 胡茜茜<sup>①</sup> 刘明星<sup>①</sup> 罗春平<sup>②</sup>  
蒋仕伟<sup>②</sup> 古晓东<sup>③</sup> 官天培<sup>①\*</sup>

① 绵阳师范学院生态安全与保护四川省重点实验室 绵阳 621000;

② 王朗国家级自然保护区 平武 622550; ③ 四川省林业和草原局 成都 610081

**摘要:** 资源的时空分布不均野生动物形成季节性生境利用策略的主要动力。这种策略的形成成为它们对环境波动时创造了生存机会。岩羊 (*Pseudois nayaur*) 主要分布在青藏高原, 以草甸、流石滩生境为主要栖息地类型, 而位于分布边缘的岩羊存在对森林-草甸交错区的利用情况。为了解岩羊边缘种群的空间利用特征和季节变化, 并探究环境结构与物种分布的关系, 本研究于 2018 年 6 月至 2019 年 8 月在四川王朗国家级自然保护区开展红外相机调查, 根据监测结果利用列联表卡方检验、Bonferroni 法和 Post hoc testing 检验综合分析岩羊在森林-草甸交错生境中活动的季节性特征。结果表明: 1) 岩羊在不同生境中的季节性活动强度存在极显著差异 ( $\chi^2 = 503.50$ ,  $df = 6$ ,  $P < 0.05$ )。2) 从不同生境的活动强度季节性变化看, 岩羊在草甸的活动, 以春季最强 (活动频率 44.4%, 标化残差 10.6), 夏季最弱 (5.3%, -17.4); 在林缘的活动, 以夏季最强 (54.0%, 6.6), 秋季最弱 (30.2%, -9.1); 在林内的活动, 以夏秋强 (夏: 40.7%, 8.4; 秋: 45.0%, 8.0), 春季最弱 (3.8%, -11.7)。3) 从不同季节生境的活动强度判断, 岩羊在夏、秋两季的活动多出现在林内 (夏: 45.9%, 8.4; 秋: 26.8%, 8.0), 而冬、春两季的活动更多在草甸 (春: 20.6%, 10.6; 冬: 49.4%, 9.1), 岩羊在夏季也较多出现在林缘 (41.5%, 6.6)。本研究结果显示, 岷山北部的岩羊在夏、秋季对针叶林存在较多的季节性利用, 可能与躲避高温有关。在全球气候变暖的背景下, 高海拔地区气温与降水的显著变化将导致高山林线出现明显的交错和进退, 进而影响着众多依赖森林和草甸生境生存的物种的分布。

**关键词:** 有蹄类; 生存策略; 栖息地; 活动强度; 季节变化; 红外相机; 岷山山系

**中图分类号:** Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2020) 06-692-10

## The Seasonal Activity Patterns of Bharal (*Pseudois nayaur*) in Forest-Meadow Mosaic Habitat

CHEN Xing<sup>①</sup> ZHAO Lian-Jun<sup>②</sup> HU Xi-Xi<sup>①</sup> LIU Ming-Xing<sup>①</sup>  
LUO Chun-Ping<sup>②</sup> JIANG Shi-Wei<sup>②</sup> GU Xiao-Dong<sup>③</sup> GUAN Tian-Pei<sup>①\*</sup>

① Ecological Security and Protection Key Laboratory of Sichuan Province, Mianyang Teachers' College, Mianyang 621000;

② Wanglang National Nature Reserve, Pingwu 622550; ③ Sichuan Forestry and Grassland Bureau, Chengdu 610081, China

**基金项目** 国家自然科学基金项目 (No. 31300319);

\* 通讯作者, E-mail: tp-guan@hotmail.com;

**第一作者介绍** 陈星, 男, 硕士研究生; 研究方向: 生态保护与评价; E-mail: chenxing07mtx@163.com。

收稿日期: 2020-05-26, 修回日期: 2020-08-27 DOI: 10.13859/j.cjz.202006002

**Abstract:** Resources distribution along temporal-spatial gradients shaped wildlife habitat use patterns. The shift of patterns when facing environment fluctuation can increase their survival chance. Bharal (*Pseudois nayaur*) mainly live in alpine meadow and rocky beach in the Qinghai-Tibet Plateau. At the edge of the distribution, however, they have the utilization of forest-meadow mosaic habitats (forest, forest edge and meadow). To understand Bharal's habitat use patterns' variation among seasons, we observed their activity within the forest-meadow mosaic habitats where probably provided different environment conditions and food resources in Wanglang national nature reserve. Based on one year camera-traps data (June 2018 to August 2019), we analyzed seasonal changes of Bharal's activities in forest-meadow mosaic habitats by using crosstab method (Chi-square test), Bonferroni and Post hot testing. We found: 1) Bharal's activity in mosaic habitats were varied significantly in different seasons ( $\chi^2 = 503.50$ ,  $df = 6$ ,  $P < 0.05$ ), and 2) Bharal's activities on meadow were most frequently observed during spring, their activities in the forest edge were most frequently observed in summer, and their activities within forest were frequently observed in both summer and autumn (Fig. 2, Table 3); 3) from the view of seasons, Bharal were prone to chose meadow during winter and spring and prone to chose forest & forest edge in both summer and autumn (Fig. 3, Table 3). We also found coniferous forest was useful and also available for population in these marginal distribution ranges to avoid extreme weather condition during summer or winter. Alpine forest edge may expand or retreat with global warming, which will lead to distribution changes of these animals that depend on alpine habitat.

**Key words:** Ungulate; Survival strategy; Habitat; Activity intensity; Seasonal variation; Camera-trapping; Minshan Mountain

岩羊 (*Pseudois nayaur*), 隶属偶蹄目牛科, 是我国 II 级重点保护野生动物, 被世界自然保护联盟濒危物种红色名录 (IUCN Red List of Threatened Species) 评估为低危物种 (least concern, LC) (IUCN 2014), 是高山生态系统的关键种 (姜莹莹等 2017)。岩羊分布在青藏高原及周边国家, 包括中国、巴基斯坦、印度、尼泊尔、缅甸等 (Liu et al 2008, IUCN 2014), 在中国主要见于西藏、青海、四川、新疆、内蒙古、甘肃、宁夏、云南等八省区。岩羊主要栖息于 2 500 ~ 5 500 m 的高山环境, 偏好裸岩及悬崖附近的生境 (Oli 1996), 常见于陡峭区域的疏林草原、高山草甸及高山裸岩区域 (胡锦涛 2007, 骆颖等 2010), 而少见于针叶林, 是典型的高山动物 (刘振生等 2005)。岩羊主要采食禾本科植物 (昶野等 2010, Aryal et al. 2015), 其天敌也主要由高山环境的食肉动物组成, 包括雪豹 (*Panthera uncia*)、豹 (*P. pardus*)、狼 (*Canis lupus*)、猞猁 (*Lynx lynx*) 等 (阿布里米提·阿布都卡迪尔等 1998, 刘楚光等 2003,

Leki et al. 2018, 邵昕宁等 2019)。

岩羊在我国种群数量较大、分布广泛, 针对岩羊的已有研究涉及了该物种的生境选择与评价 (刘振生等 2013, Aryal et al. 2014)、种间竞争 (Shrestha et al. 2008)、遗传多样性 (李楠楠等 2012)、集群特征 (李新庆等 2007)、种群数量估计 (Liu et al. 2008)、种群动态变化 (Zhang et al. 2012) 和种群行为 (Jiang et al. 2013) 等多个方面, 但研究区域主要集中在贺兰山 (刘振生等 2005, 昶野等 2010)、青藏高原 (Aryal et al. 2015, Leki et al. 2018) 等少数岩羊核心分布区。与贺兰山等区域不同, 侯金等 (2018) 在邛崃山系的调查发现, 岩羊也常出现在海拔 3 500 m 以上针叶林中, 说明针叶林也是岩羊栖息地重要组成部分。与已知岩羊栖息地结构的不一致意味着对岩羊的认识还不充分, 有限的调查区域可能是主要原因。在四川境内, 岩羊主要分布在川西高原及边缘高山峡谷地带, 该区域是其全球分布区的东南边缘, 而邛崃山系位于川西高原边缘, 栖息地结构与

核心分布区可能存在较大的差别。但至今，对岩羊四川种群的生态学研究主要来源于巴塘等典型的高原区域，涉及活动节律（刘国库等 2011）和生境特征（申定健等 2009），其余地区仅见零星物种分布记录（侯金等 2018，胡茜茜等 2018）。因此，有限的研究区域以及研究区域间的差异可能是限制我们全面认识岩羊栖息地的主要因素。

高山生态系统是全球变化中最易受干扰的区域之一（Vanneste et al. 2017），相邻植被带可能会随着气候条件的波动而产生交替（魏彦强等 2019），进而影响该栖息地内物种的生存和分布（Andrews et al. 2000），例如以岩羊为代表的高山食草动物类群。岩羊四川种群的栖息地与岩羊核心分布区相比，存在季节差异大、湿度高、温度高、植被多样、地形复杂等特点（梁存柱等 2004，张荣祖 2011，胡实等 2018），也因此造就了更多样的栖息环境。然而，不论气候变化将引起岩羊适宜栖息地的扩展或缩减，均应首先体现在交错生境内。因此从生境

交错带研究岩羊边缘分布区域的空间利用特征，能够增加对岩羊生存策略的认识，同时也是深入理解岩羊分布格局形成的基础。

鉴于此，于 2018 至 2019 年利用红外相机对位于分布区东缘、岷山北部的王朗国家级自然保护区（以下简称“王朗”）内的岩羊种群进行调查和研究，并分析了王朗岩羊种群在森林-草甸交错生境中活动强度的季节性变化，以期弥补岩羊边缘分布区的相关知识空白，全面认识该物种的生境利用特征，为物种保护提供参考，并为进一步研究食草动物对环境演变的响应提供基础。

## 1 研究区域与方法

### 1.1 研究区域

王朗位于四川省绵阳市平武县北部（103°55′~104°10′ E，32°49′~33°02′ N）（图 1a），属横断山区、岷山山系北部，地势西北高、东南低。区内最低海拔 2 300 m，最高海拔 4 980 m，面积约 323 km<sup>2</sup>，与九寨沟国家级

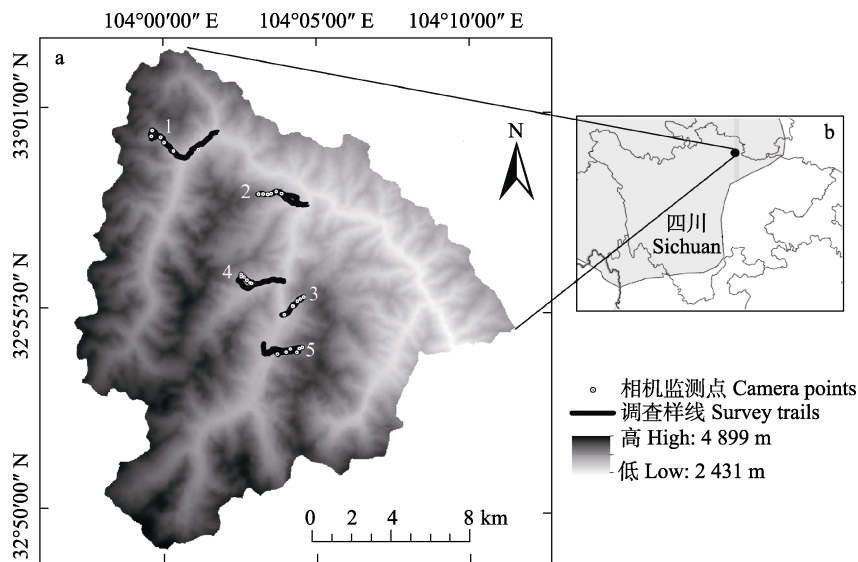


图 1 王朗国家级自然保护区调查样线分布 (a) 及调查区域在岩羊分布范围中 (阴影部分) 的位置 (b)

Fig. 1 The survey trails in Wanglang National Nature Reserve, Sichuan Province (a) and the reserve location in Bharal's distribution (shadow area) (b)

1. 大窝凼右一支沟; 2. 竹根岔右一支沟; 3. 铁板房沟; 4. 竹根岔右二支沟; 5. 大草坪左。

1. Youyizhigou of Dawodang; 2. Youyizhigou of Zhugencha; 3. Tiebanfanggou; 4. Youerzhigou of Zhugencha; 5. The left of Dacaping.

自然保护区、勿角省级保护区和黄龙省级保护区相邻。王朗建立于 1965 年,是我国最早以大熊猫 (*Ailuropoda melanoleuca*) 为主要保护对象的保护区之一 (魏辅文等 2011)。区内无常住居民,设豹子沟和牧羊场 2 个保护站。除大熊猫外,区内还分布有四川羚牛 (*Budorcas tibetanus*)、川金丝猴 (*Rhinopithecus roxellana*) 等濒危野生动物。根据岩羊的全球分布,王朗位于岩羊分布区东部边缘 (图 1b) (IUCN 2014)。

依据植被类型分布数据,王朗的森林面积约为 108.50 km<sup>2</sup>,草甸面积约为 39.46 km<sup>2</sup>,分别占保护区面积的 33.90%和 12.33%。区内主要植被类型为亚高山耐寒性针叶林 (海拔 2 300 ~ 3 600 m),主要树种包括冷杉属 (*Abies*)、落叶松属 (*Larix*)、云杉属 (*Picea*) 和圆柏属 (*Sabina*) 等优势树种 (四川省野生动物资源调查保护管理站 1999)。本研究涉及的竹根岔和大窝凼两个区域分别以紫果云杉 (*P. purpurea*) 和岷江冷杉 (*A. faxoniana*) 为主要优势物种,林下草本层以菊科蒿属 (*Artemisia* spp.)、禾本科 (*Gramineae*) 和莎草科莎草属 (*Cyperus* spp.) 植物为主,草本盖度 5% ~ 50%。高山草甸分布在海拔 3 100 m 以上,为高山嵩草草地,以嵩草属 (*Kobresia* spp.) 为主,总盖度约 80%,且掺杂有数量较多的各种针茅,分布有羊茅属 (*Festuca* spp.)、草地早熟禾 (*Poa pratensis*) (鲜骏仁 2007)。

## 1.2 研究方法

### 1.2.1 红外相机布设

依据王朗巡护人员野外调查经验以及红外相机监测历史数据,调查人员选择了 5 条野生动物经常出现的沟系布设红外相机监测点和样线,每条样线布设 6 台红外相机,共计 29 台 (铁板房沟由于地形限制,调查人员难以进入更高海拔区域,但此处为岩羊频繁出没区域,故布设了 5 台相机),样线长度约为 35 km,相机布设区域的海拔范围为 2 900 ~ 3 700 m。所有红外相机监测均按照沿样线海拔每上升 100 m 安放一台红外相机的原则布设。红外相机主要按照以下标准进行设置:相机固定在离地 0.6 ~ 0.8 m 的树干上;距离拍

摄区域 3 ~ 5 m;镜头朝向与兽径走向呈锐角,尽量朝向北方,避免阳光直射;相机倾角略向下;尽量清除相机前可能产生干扰的植物,减少误拍;相机参数设置为 24 h 制,灵敏度为中,3 连拍加 10 s 视频,拍摄间隔设定为 1 min。红外相机型号包括 Reconyx PC800、Ltl Acorn 6210 和 Loreda L710 三种,其中 Loreda L710 为备用相机 (相机出现损坏时,替换为 Loreda L710)。于 2018 年 6 月至 2019 年 8 月进行调查,每两个月左右进行一次相机维护,更换内存卡和电池以及检查相机是否损坏。

本研究中,沿海拔梯度放置的红外相机 (相机间平均相距 500 m) 所在位置的植被类型主要包括针叶林和草甸。依据相机固定位置以及区域开阔程度,将森林-草甸交错生境分为林内 (位于森林内部,郁闭程度高,拍摄林内动物活动情况)、林缘 (相机位于林地边缘半开阔地带,朝向草甸,拍摄林缘附近动物活动情况) 和草甸 (位于草甸上,视野开阔,拍摄草甸区域动物活动情况) 三个类别,相应类型说明见表 1 (田家龙等 2019)。季节按照春 (3 ~ 5 月)、夏 (6 ~ 8 月)、秋 (9 ~ 11 月)、冬 (12 ~ 翌年 2 月) 设置。文中岩羊相对丰富度指数 (relative abundance index, RAI) 以独立有效照片数为计算依据 (于桂清等 2018),具体计算方法为:  $I_{RA} = (\text{独立有效照片数} / \text{总有效相机工作日}) \cdot 1000$ ,  $I_{RA}$  为相对丰富度指数,定义 30 min 内连续多次拍到的同一物种的所有图像记为 1 张独立有效照片 (independent photo, IP)。同时,本研究以独立有效照片数作为岩羊的相对活动频次 (相对活动强度) 进行统计。

表 1 生境类型所对应的栖息地类型

Table 1 The habitat type corresponding to the environmental type

栖息地地类 Habitat class	栖息地类型 Habitat type	生境类型 Habitat type
草甸 Meadow	高寒草甸 Alpine meadow	草甸 Meadow
森林 Forest	林缘 Forest edge	林缘 Forest edge
	寒温带常绿针叶林 Cold temperate coniferous forest	林内 Forest interior

**1.2.2 数据分析** 根据独立探测次数的多少和集中程度对红外相机数据进行筛选, 岩羊独立有效照片数小于 10 的相机位点不能有效代表其频繁活动区域, 故在数据处理过程中将其剔除。将筛选后的数据依据不同季节不同生境进行统计。采用  $R \times C$  列联表卡方检验对数据进行显著性判断, 采用 Bonferroni 法 (调整  $P$  值) 比较组间分布比例 (频率) 差异 (魏泽辉等 2018), 以字母标记法表示显著性 ( $P < 0.05$ )。同时, 利用 Post hoc testing 检验进一步验证森林-草甸交错生境中岩羊在生境间和季节间的利用差异。一般的, 进行 Post hoc testing 检验时, 利用调整后的标化残差 (adjusted standardized residuals, ASR) 对数据的差异进行检验。标化残差 (ASR) 为标准误确定的单元格残差值, 当其绝对值大于 2 时, 认为实际频数与期望频数的差异具有统计学意义 (Agresti 2002)。由于本文中涉及到多重比较, 故将标化残差 (ASR) 的绝对值大于 3 作为组间存在差异的标准 (Kosovich et al. 2014)。即当标化残差 (ASR) 大于 3 时, 认为岩羊的实际活动强度大于期望活动强度, 反之, 当标化残差 (ASR) 小于 -3 时, 表示岩羊的实际相对活动强度要弱于期望相对活动强度。标化残差 (ASR) 的计算公式 (Agresti

$$2002) \text{ 为: } R_{ij} = \frac{n_{ij} - \hat{\mu}_{ij}}{\left[ \hat{\mu}_{ij} (1 - P_{i+}) (1 - P_{+j}) \right]^{1/2}}, \text{ 其中,}$$

$R_{ij}$  表示列联表中第  $i$  行第  $j$  列的调整后的标化残差值 (ASR),  $n_{ij}$  表示第  $i$  行第  $j$  列实际频数,  $\hat{\mu}_{ij}$  表示第  $i$  行第  $j$  列期望频数,  $P_{i+}$  表示第  $i$  行实际频数之和占总频数的比例,  $P_{+j}$  表示第  $j$  列期望频数之和占总频数的比例。

以上两种组间差异检验的方法均在列联表卡方检验时同时计算。文中所涉及的数据统计在 Excel 和 R 3.5.3 中进行, 分析检验在 SPSS 25.0 和 R 3.5.3 中进行, 图表的制作由 ArcGIS 10.2 和 Excel 完成。

## 2 结果

经统计, 29 台相机的总有效相机工作日为 7 695 d, 平均 265.34 d/台, 共获得 6 324 张独立有效照片。其中, 22 台相机拍摄到岩羊, 共 3 397 张独立有效照片, 占总独立有效照片数的 53.72%, 相对丰富度指数为 441.46。剔除独立有效照片数小于 10 的相机位点后, 得到 14 台红外相机数据 (4 台位于草甸、4 台位于林缘、6 台位于林内), 独立有效照片数共计 3 368 张 (表 2)。根据保护区植被类型分布数据, 利用

表 2 岩羊独立有效照片数大于 10 的相机监测点信息

Table 2 The camera information of Bharal with more than 10 independent photos

相机编号 Camera ID	生境类型 Habitat type	调查区域 Area	海拔 Altitude (m)	独立有效照片数 No. independent photos
04	草甸 Meadow	竹根岔右一支沟 Youyizhigou of Zhugencha	3 417	406
06	草甸 Meadow	竹根岔右一支沟 Youyizhigou of Zhugencha	3 625	38
21	草甸 Meadow	大草坪左 The left of Dacao ping	3 563	86
28	草甸 Meadow	大窝凼右一支沟 Youyizhigou of Dawodang	3 511	209
09	林缘 Forest edge	竹根岔铁板房 Tiebanfang of Zhugencha	3 271	191
11	林缘 Forest edge	竹根岔铁板房 Tiebanfang of Zhugencha	3 509	667
16	林缘 Forest edge	竹根岔右二支沟 Youerzhigou of Zhugencha	3 356	145
17	林缘 Forest edge	竹根岔右二支沟 Youerzhigou of Zhugencha	3 403	560
10	林内 Forest interior	竹根岔铁板房 Tiebanfang of Zhugencha	3 358	469
12	林内 Forest interior	竹根岔右二支沟 Youerzhigou of Zhugencha	3 048	151
13	林内 Forest interior	竹根岔右二支沟 Youerzhigou of Zhugencha	3 108	223
15	林内 Forest interior	竹根岔右二支沟 Youerzhigou of Zhugencha	3 339	199
23	林内 Forest interior	大草坪左 The left of Dacao ping	3 397	11
26	林内 Forest interior	大窝凼右一支沟 Youyizhigou of Dawodang	3 367	13

ArcGIS 10.2 中欧氏距离计算方法得出, 位于林缘的相机距草甸的平均距离为 163.26 m, 最小距离 39.60 m, 位于林内的相机距草甸的平均距离为 357.14 m, 最小距离 203.84 m。

## 2.1 岩羊年度活动情况

按照年度内不同生境不同季节内的独立有效照片数, 对岩羊相对活动频次进行统计。岩羊在草甸的相对活动频次为 739 (春 152, 夏 64, 秋 158, 冬 365), 在林缘的相对活动频次为 1 563 (春 177, 夏 649, 秋 192, 冬 545), 在森林区域的相对活动频次为 1 066 (春 13, 夏 489, 秋 286, 冬 278)。卡方检验表明, 不同生境下, 岩羊的相对活动强度存在极显著的季节性差异 ( $\chi^2 = 503.50$ ,  $df = 6$ ,  $P < 0.05$ )。在生境类型上, 岩羊更多出现在林缘区域; 在季节上, 岩羊夏季最活跃, 冬季次之, 春季最不活跃。

## 2.2 生境与季节对岩羊活动的影响

### 2.2.1 同一生境内岩羊活动的季节间差异

对同一生境内各季节的岩羊活动强度进行了组间差异分析 (Bonferroni 法)。岩羊在草甸时, 各季节间的活动差异均显著, 且在春季 (44.4%) 的活动频率最高, 夏季最低 (5.3%); 在林缘时, 除春季 (51.8%) 与夏季 (54.0%)、春季与冬季 (45.9%) 之间不存在显著差异外, 其

他季节间均存在显著差异; 在林内时, 除夏季 (40.7%) 与秋季 (45.0%) 之间差异不显著外, 其他季节间均存在显著差异 (图 2)。

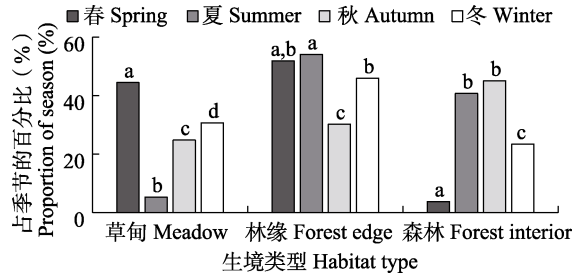


图 2 岩羊在同一生境下的季节间活动情况

Fig. 2 Seasonal activity in the same habitat of Bharal

不同字母表示季节间差异显著 ( $P < 0.05$ )。

Different letters mean significantly between different seasons at  $P < 0.05$ .

Post hoc testing 结果表明, 与期望值相比, 岩羊在草甸时, 春季 (标化残差 10.6) 和冬季 (9.1) 的相对活动强度更高, 在夏季 (-17.4) 更低, 而在秋季差异不显著 (2.0); 在林缘时, 夏季 (6.6) 的相对活动强度更高, 秋季 (-9.1) 更低, 在春季和冬季无则明显差异 (春 2.1, 冬 -0.5); 在林内时, 夏秋两季的相对活动强度更高 (夏 8.4, 秋 8.0), 而在冬春两季更低 (冬 -7.6, 春 -11.7) (表 3)。该结果与 Bonferroni 法的结果相同, 进一步证明了岩羊季节间的活动差异。

表 3 岩羊生境类型和季节的活动特征

Table 3 Bharal's activity characteristics of habitat type and season

生境类型 Habitat type		春季 Spring	夏季 Summer	秋季 Autumn	冬季 Winter	总计 Total
草甸 Meadow	实际独立有效照片数 Actual independent photos	152	64	158	365	739
	期望独立有效照片数 Expected independent photos	75.0	263.7	139.5	260.7	739
	占总计的百分比 Proportion of total (%)	4.5	1.9	4.7	10.2	21.9
	调整后标化残差 Adjusted standardized residuals	10.6	-17.4	2.0	9.1	
林缘 Forest edge	实际独立有效照片数 Actual independent photos	177	649	192	545	1 563
	期望独立有效照片数 Expected independent photos	158.7	557.8	295.2	551.3	1 563
	占总计的百分比 Proportion of total (%)	5.3	19.3	5.7	16.2	46.4
	调整后标化残差 Adjusted standardized residuals	2.1	6.6	-9.1	-0.5	
林内 Forest interior	实际独立有效照片数 Actual independent photos	13	489	286	278	1 066
	期望独立有效照片数 Expected independent photos	108.2	380.4	201.3	376.0	1 066
	占总计的百分比 Proportion of total (%)	0.4	14.5	8.5	8.3	31.7
	调整后标化残差 Adjusted standardized residuals	-11.7	8.4	8.0	-7.6	
总计 Total	实际独立有效照片数 Actual independent photos	342	1 202	636	1 188	3 368
	期望独立有效照片数 Expected independent photos	342	1 202	636	1 188	3 368
	占总计的百分比 Proportion of total (%)	10.2	35.7	18.9	35.3	100.0

**2.2.2 同季节岩羊活动的生境间差异** 组间差异检验 (Bonferroni 法) 表明 (图 3), 岩羊在不同生境中的活动在各个季节均存在差异, 植被对岩羊活动强度的影响显著, 具体而言, 春季在草甸的活动频率最高 (20.6%), 林内最低 (0.4%); 夏季在林内的活动频率最高 (45.9%), 草甸最低 (8.7%); 秋季在林内的活动频率最高 (26.8%), 在林缘最低 (12.3%); 冬季在草甸的活动频率最高 (49.4%), 林内最低 (26.1%)。

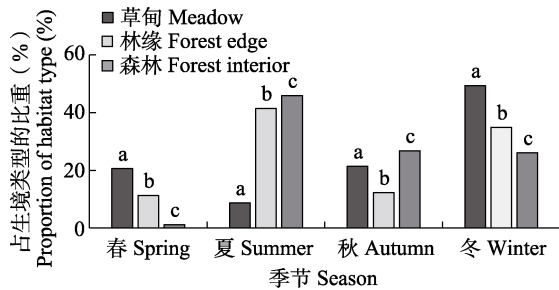


图 3 岩羊在同一季节下的生境活动差异  
Fig. 3 Habitat's activity difference in the same season of Bharal

不同字母表示季节间差异显著 ( $P < 0.05$ )。

Different letters mean significantly between different seasons at  $P < 0.05$ .

检验结果 (Post hoc testing) 表明, 与期望值相比, 春季, 岩羊在草甸 (标化残差 10.6) 的相对活动强度更高, 在林内 (-11.7) 的活动更低, 在林缘 (2.1) 的活动无显著差异; 夏季, 岩羊在林内 (8.4) 和林缘 (6.6) 的相对活动强度更高, 在草甸 (-17.4) 的活动更低; 秋季, 岩羊在林内 (8.0) 的相对活动强度更高, 在草甸 (2) 的活动强度无显著差异, 在林缘 (-9.1) 的活动更低; 冬季, 岩羊在草甸 (9.1) 的相对活动强度更高, 在林缘 (-0.5) 的活动无显著差异, 在林内 (-7.6) 的活动更低 (表 3)。该结果与 Bonferroni 法的结果相同, 进一步证明了岩羊生境间的活动差异。

### 3 讨论

资源的丰富程度决定了野生动物的利用强度, 也决定了个体的生存质量和分布 (Herfindal

et al. 2009, Zweifel-Schielly et al. 2009)。资源的时空异质性高使栖息于山地的野生动物一般都形成了季节性的栖息地利用策略 (Rettie et al. 2000, Zweifel-Schielly et al. 2009), 例如对尼泊尔 (分布区域南缘) 岩羊的研究发现, 秋季因食物的限制它们会移动到高海拔区域, 而春季则因受风雪影响而大幅度降低活动海拔 (Wilson 1981)。植物是食草动物空间利用策略形成的主要动力, 如角马 (*Connochaetes taurinus*) 会在旱季和雨季往返穿梭于广袤的热带稀树草原 (Morrison et al. 2014), 以及四川羚牛会在春秋两季迁移至低海拔的河谷区域补充能量 (Guan et al. 2013)。对其他食草动物 (马鹿, *Cervus elaphus*) 的研究发现, 除了食物丰富度, 被捕食风险对季节性空间利用策略的形成也有贡献 (Amor et al. 2019)。由于地处地形和气候的过渡带, 岷山北部植物的时空变异非常明显, 但食物在王朗岩羊的空间利用策略形成过程中贡献几何, 尚无法判断。本研究中, 岩羊在其分布的森林-草甸交错带内, 对不同生境的利用存在显著的季节变化, 且对针叶林存在较高强度的利用, 但食物因素在促成岩羊对该生境利用的作用可能有限。因为针叶林下草本盖度较草甸低, 觅食效率低于草甸。栖息地利用策略的形成是复杂的, 除食物外, 被捕食压力、种间竞争、温度、光照以及地形特征也是影响食草动物空间利用的重要因素 (陈良等 2010, 石建斌 2013)。岩羊利用针叶林更可能是由于其更优越的环境条件, 如更利于岩羊躲避极端温度和极端天气。因此, 多样的环境条件为野生动物提供了更多的选择机会和生存可能。

岩羊在青藏高原等高寒山地区域以及贺兰山等北方干旱山地区域的栖息地主要由高山裸岩地带、山间草地和高寒草甸构成 (刘振生等 2005, Aryal et al. 2014, 姜莹莹等 2017), 属于岩羊核心分布区的典型生境。王朗位于岩羊分布区边缘, 我们发现该区域的岩羊对针叶林有较高强度的利用。虽然据文献记录, 位于王

朗附近的白水江国家级自然保护区和唐家河国家级自然保护区均在 20 世纪记录到岩羊的分布(刘迺发 1982, 胡锦矗 1999), 但近年的相关调查中极少见到(保护区红外相机调查数据, 未发表), 可能正体现了边缘种群易受干扰的特点。岷山山系以东是高山峡谷演变为低山丘陵的过渡地带(肖静 2011), 与王朗相比, 虽然这些区域依然有森林, 但缺少高山草甸和高海拔气候。因此, 我们推测岩羊对高山草甸以及高山环境的依赖是分布格局形成的限制因素, 也是阻碍岩羊继续往东分布的关键。

与历史研究相比, 王朗岩羊生境利用特征与贺兰山等北部核心分布区是不同的, 其原因可能来源于以下几个方面。首先, 根据分布区的环境基础, 王朗的纬度(32° N)要低于贺兰山(38° ~ 39° N)等北部区域, 意味着更好的水热条件, 生境类型也比北方山地和青藏高原地区丰富, 因此在植被交错区域内岩羊有更多的生境可供选择, 如岩羊对针叶林的利用(侯金等 2018); 其次, 从数据获取方式看, 可能由于观测手段的差异, 相较于传统方法, 红外相机能够全时段观测岩羊在不同生境中的活动, 能直观反映野生动物在特定区域的活动强度变化, 拓展了数据的时间尺度。同时, 考虑到需要覆盖的海拔范围与生境类型、区域可进入难度大以及能够尽可能多的记录目标物种, 本研究选择了利用样线法进行布设, 而非选择类似千米网格的调查方案。贺兰山的研究发现, 岩羊常活动于海拔 2 000 m 以下的疏林草原带(骆颖等 2010), 而在王朗保护区内并无类似的生境, 甚至在海拔 3 500 m 左右也有针叶林分布。虽然, 相较于贺兰山地区, 岩羊分布海拔上限在王朗保护区有极大的提高, 并非意味该区域岩羊更偏好高海拔, 更可能的是这两个区域所提供相似的生存资源和适宜环境位于不同的海拔段。这种假设是绝大多数动物栖息地分布预测的基础, 因为动物的生存策略是在长期的环境波动下逐渐稳定下来的, 是对特定环境和资源偏好的组合。因此, 作为主要分布区,

贺兰山、青藏高原等区域的典型生境属性可能决定了岩羊的分布边缘。而王朗岩羊种群面对更加丰富的生境, 它们对栖息地利用也仅是对典型生境的有限拓展, 即与草甸相连的林下区域。可以推测, 随着气候变暖, 高山草甸面积和相应的低温环境会逐渐减少(Pérez-García et al. 2013, 戎战磊 2019), 类似王朗这样的边缘分布区将面临着适宜栖息地面积退缩的风险。因此, 边缘分布区与核心分布区以及潜在适宜栖息地间的连通性决定了这些边缘种群能否成功退缩或扩散到适宜生境, 值得关注。

最后, 岩羊在生态学上的关注点大多与雪豹相关(Aryal et al. 2014, Leki et al. 2018)。雪豹是山地生物多样性的旗舰物种, 主要生活在高山流石滩、高山草甸等极高海拔区域(刘沿江等 2019)。而本研究发现岩羊在夏、秋两季远离流石滩和草甸区域进入林内活动, 如前述, 笔者认为既可能与躲避夏季高温有关, 也可能与躲避天敌捕食有关。但就目前了解的情况判断, 岷山北部雪豹种群存在的可能性非常低, 而其他大中型食肉动物以及大型猛禽, 如狼、猞猁和金雕(*Aquila chrysaetos*)对岩羊是否形成捕食压力亦未知。食肉动物缺失的生态系统是不完整的, 不受捕食者控制的食草动物种群也是值得担忧的。因此, 脆弱的高山生态系统以及生存在其中的集群、广布的高山食草动物需要持续关注。

**致谢** 本次研究调查得到了王朗国家级自然保护区管理局各位领导以及北京大学李晟研究员在监测设备上给予的支持。特别感谢梁春平、周华强、欧阳杰、赵继旭等保护区巡护员在高强度野外工作中的艰辛付出。

## 参 考 文 献

- Agresti A. 2002. *Categorical Data Analysis*. 2<sup>nd</sup> ed. New York: Wiley, 80-86.
- Amor J M, Newman R, Jensen W F, et al. 2019. Seasonal home ranges and habitat selection of three elk (*Cervus elaphus*) herds in North Dakota. *PLoS One*, 14(2): e0211650.



- Andrews P, O'Brien E M. 2000. Climate, vegetation, and predictable gradients in mammal species richness in Southern Africa. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 251(2): 205–231.
- Aryal A, Brunton D, Ji W, et al. 2014. Blue sheep in the Annapurna Conservation Area, Nepal: Habitat use, population biomass and their contribution to the carrying capacity of snow leopards. *Integrative Zoology*, 9(1): 34–45.
- Aryal A, Coogan S C P, Ji W, et al. 2015. Foods, macronutrients and fibre in the diet of blue sheep (*Pseudois nayaur*) in the Annapurna Conservation Area of Nepal. *Ecology and Evolution*, 5(18): 4006–4017.
- Guan T P, Ge B M, Mecshea W J, et al. 2013. Seasonal migration by a large forest ungulate: A study on takin (*Budorcas taxicolor*) in Sichuan Province, China. *European Journal of Wildlife Research*, 59(1): 81–91.
- Herfindal I, Tremblay J P, Hansen B B, et al. 2009. Scale dependency and functional response in moose habitat selection. *Ecography*, 32(5): 849–859.
- IUCN. 2014. IUCN Red List of Threatened Species. [EB/OL]. [2014-06-26]. <http://www.iucnredlist.org/>.
- Jiang T, Wang X, Ding Y, et al. 2013. Behavioral responses of blue sheep (*Pseudois nayaur*) to nonlethal human recreational disturbance. *Chinese Science Bulletin*, 58(18): 2237–2247.
- Kosovich J J, Hulleman C S, Barron K E, et al. 2014. A practical measure of student motivation. *The Journal of Early Adolescence*, 35(5/6): 790–816.
- Leki, Thinley P, Rajaratnam R, et al. 2018. Establishing baseline estimates of blue sheep (*Pseudois nayaur*) abundance and density to sustain populations of the vulnerable snow leopard (*Panthera uncia*) in Western Bhutan. *Wildlife Research*, 45(1): 38–46.
- Liu Z, Wang X, Teng L, et al. 2008. Estimating seasonal density of blue sheep (*Pseudois nayaur*) in the Helan Mountain region using distance sampling methods. *Ecological Research*, 23(2): 393–400.
- Morrison T A, Bolger D T. 2014. Connectivity and bottlenecks in a migratory wildebeest *Connochaetes taurinus* population. *Oryx*, 48(4): 613–621.
- Oli M K. 1996. Seasonal patterns in habitat use of blue sheep *Pseudois nayaur* (Artiodactyla, Bovidae) in Nepal. *Mammalia*, 60(2): 187–193.
- Pérez-García N, Font X, Ferré A, et al. 2013. Drastic reduction in the potential habitats for alpine and subalpine vegetation in the Pyrenees due to twenty-first-century climate change. *Regional Environmental Change*, 13(6): 1157–1169.
- Rettie W J, Messier F. 2000. Hierarchical habitat selection by woodland caribou: Its relationship to limiting factors. *Ecography*, 23(4): 466–478.
- Shrestha R, Wegge P. 2008. Wild sheep and livestock in Nepal Trans-Himalaya: coexistence or competition? *Environmental Conservation*, 35(2): 125–136.
- Vanneste T, Michelsen O, Graae B J, et al. 2017. Impact of climate change on alpine vegetation of mountain summits in Norway. *Ecological Research*, 32(4): 579–593.
- Wilson P. 1981. Ecology and habitat utilisation of blue sheep *Pseudois nayaur* in Nepal. *Biological Conservation*, 21(1): 55–74.
- Zhang M, Wang X, Ding Y, et al. 2012. Population dynamics of blue sheep *Pseudois nayaur* in Ningxia Helan Mountain National Nature Reserve, China. *Folia Zoologica*, 61(2): 121–128.
- Zweifel-Schielly B, Kreuzer M, Ewald K C, et al. 2009. Habitat selection by an alpine ungulate: The significance of forage characteristics varies with scale and season. *Ecography*, 32(1): 103–113.
- 阿布力米提·阿布都卡迪尔, 胡德夫, 艾来提·买买提, 等. 1998. 欧亚猞猁在新疆的分布、数量及保护措施. *干旱区研究*, 15(3): 38–43.
- 昝野, 张明明, 刘振生, 等. 2010. 贺兰山同域分布岩羊和马鹿的夏季食性. *生态学报*, 30(6): 1486–1493.
- 陈良, 鲍毅新, 张龙龙, 等. 2010. 九龙山保护区黑麂栖息地选择的季节变化. *生态学报*, 30(5): 1277–1237.
- 侯金, 杨建, 李玉杰, 等. 2018. 基于红外相机调查的卧龙自然保护区兽类资源时空分布特征. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 42(3): 187–192.
- 胡锦涛. 1999. 唐家河自然保护区兽类资源初析. *四川师范学院学报: 自然科学版*, 20(1): 10–14.
- 胡锦涛. 2007. 哺乳动物学. 北京: 中国教育出版社.

- 胡茜茜, 郑维超, 李佳琦, 等. 2018. 四姑娘山国家级自然保护区鸟兽多样性初步调查. 生物多样性, 26(12): 1325-1331.
- 胡实, 赵茹欣, 贾仰文, 等. 2018. 中国典型山地植被垂直地带性特征及其影响要素. 自然杂志, 40(1): 12-16.
- 姜莹莹, 马忠其, 滕丽微, 等. 2017. 中国岩羊 (*Pseudois nayaur*) 种群和生态学进展. 经济动物学报, 21(3): 181-183.
- 李楠楠, 刘振生, 王正寰, 等. 2012. 基于细胞色素 b 基因的中国岩羊不同地理种群遗传差异分析. 生态学报, 32(8): 2381-2389.
- 李新庆, 刘振生, 王小明, 等. 2007. 发情交配期贺兰山岩羊的集群特征. 兽类学报, 27(1): 39-44.
- 梁存柱, 朱宗元, 王炜, 等. 2004. 贺兰山植物群落类型多样性及其空间分异. 植物生态学报, 28(3): 361-368.
- 刘楚光, 郑生武, 任军让. 2003. 雪豹的食性与食源调查研究. 陕西师范大学学报: 自然科学版, 31(增刊 2): 154-159.
- 刘国库, 周材权, 杨志松, 等. 2011. 竹巴笼矮岩羊昼间行为节律和时间分配. 生态学报, 31(4): 972-981.
- 刘迺发. 1982. 白水江自然保护区动物资源概况. 野生动物, (2): 3-6, 2.
- 刘沿江, 李雪阳, 梁旭昶, 等. 2019. “在哪里”和“有多少”? 中国雪豹调查与空缺. 生物多样性, 27(9): 919-931.
- 刘振生, 高惠, 滕丽微, 等. 2013. 基于 MAXENT 模型的贺兰山岩羊生境适宜性评价. 生态学报, 33(22): 7243-7249.
- 刘振生, 王小明, 李志刚, 等. 2005. 贺兰山岩羊冬春季取食生境的比较. 动物学研究, 26(6): 580-589.
- 骆颖, 张明明, 刘振生, 等. 2010. 贺兰山同域分布岩羊和马鹿发情季节的生境选择差异. 生态学报, 30(14): 3744-3751.
- 戎战磊. 2019. 气候变化对祁连山优势物种分布和植被格局的影响. 兰州: 兰州大学博士学位论文, 113-116.
- 邵昕宁, 宋大昭, 黄巧雯, 等. 2019. 基于粪便 DNA 及宏条形码技术的食肉动物快速调查及食性分析. 生物多样性, 27(5): 543-556.
- 申定健, 郑合勋, 王涓, 等. 2009. 四川省巴塘县矮岩羊与斑羚冬季生境比较. 生态学报, 29(5): 2320-2330.
- 石建斌. 2013. 捕食风险的种群动态效应及其作用机理研究进展. 动物学杂志, 48(1): 150-159.
- 四川省野生动物资源调查保护管理站. 1999. 四川王朗自然保护区综合科学考察报告. 成都: 四川省林业科学研究院, 35-80.
- 田家龙, 钟立成, 吕忠海. 2019. 陆生野生动物栖息地分类体系研究. 野生动物学报, 40(1): 209-216.
- 魏辅文, 张泽钧, 胡锦矗. 2011. 野生大熊猫生态学研究进展与前瞻. 兽类学报, 31(4): 412-421.
- 魏彦强, 芦海燕, 王金牛, 等. 2019. 近 35 年青藏高原植被带变化对气候变化及人类活动的响应. 草业科学, 36(4): 1163-1176.
- 魏泽辉, 郑惠玲, 贾存灵. 2018. 动物试验中多重比较方法的选择. 中国家禽, 40(24): 1-6.
- 鲜骏仁. 2007. 川西亚高山森林生态系统管理研究. 成都: 四川农业大学博士学位论文, 51-54.
- 肖静. 2011. 岷山地区自然保护区空间优化布局研究. 北京: 北京林业大学博士学位论文, 25-26.
- 于桂清, 康祖杰, 刘美斯, 等. 2018. 利用红外相机对湖南壶瓶山国家级自然保护区兽类和鸟类多样性的初步调查. 兽类学报, 38(1): 104-112.
- 张荣祖. 2011. 中国动物地理. 北京: 科学出版社, 18-20.