

# 血雉与其捕食者黄喉貂的时空关系初探

王芃<sup>①</sup> 李晟<sup>②</sup> 陈红<sup>①</sup> 黄豪<sup>③</sup> 李艳红<sup>①</sup> 胡杰<sup>①\*</sup>

① 西华师范大学生命科学学院, 西南野生动植物资源保护教育部重点实验室 南充 637009;

② 北京大学生命科学学院 北京 100871; ③ 四川栗子坪国家级自然保护区管理局 石棉 625400

**摘要:** 猎物与其捕食者间的种间关系对于维持动物群落的结构与功能至关重要。为了解西南地区中高海拔森林生态系统中较常见的血雉 (*Ithaginis cruentus*) 及其捕食者黄喉貂 (*Martes flavigula*) 之间的相互作用关系, 本研究利用 2018 至 2020 年在四川栗子坪国家级自然保护区 61 个红外相机位点的调查数据 (累计相机工作日为 13 790 d), 量化分析了两者之间的时空关系。在时间维度上, 采用核密度函数绘制了血雉 (独立有效照片数  $n = 156$ ) 与黄喉貂 ( $n = 98$ ) 的日活动节律曲线, 分析结果表明, 血雉和黄喉貂在日活动高峰上存在明显的回避现象。在空间维度上, 单物种占域模型分析结果显示, 影响血雉对位点使用的重要因子是海拔和距水源最近距离, 影响黄喉貂占域的生境因子主要是坡度; 单季节双物种占域模型的结果显示, (1) 在物种作用和环境变量的影响下, 黄喉貂存在时血雉对位点的占域率显著低于黄喉貂不存在时; (2) 随着海拔的升高, 黄喉貂与血雉的空间关系呈现出由分离 (物种间的互作因子 SIF 值小于 1) 转为重合 (物种间的互作因子 SIF 值大于 1) 的趋势。本文使用日活动模式和占域模型分析二者在时间生态位和空间生态位上的关系, 初步揭示了血雉与其捕食者黄喉貂在时空上呈现不完全分化的特点, 为深入理解该地区山地森林生态系统中猎物与其捕食者时空分布关系的研究提供了范例与基础信息。

**关键词:** 红外相机; 占域模型; 时空关系; 种间关系; 山地森林生态系统

**中图分类号:** Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2022) 06-855-11

## A Preliminary Study on Spatial-Temporal Relationship between Blood Pheasant and Its Predator Yellow-throated Marten

WANG Peng<sup>①</sup> LI Sheng<sup>②</sup> CHEN Hong<sup>①</sup> HUANG Hao<sup>③</sup> LI Yan-Hong<sup>①</sup> HU Jie<sup>①\*</sup>

① *China West Normal University, Key Laboratory of Southwest China Wildlife Resources Conservation (Ministry of Education),*

*College of Life Sciences, Nanchong 637009;* ② *Peking University, School of Life Sciences, Beijing 100781;*

③ *Sichuan Liziping National Nature Reserve Administration, Shimian 625400, China*

**Abstract: [Objectives]** The varying degrees of interactions between species are central to community structure and dynamics. As a significant interspecific relationship, predation and environmental factors are

**基金项目** 生物多样性调查评估项目 (No. 2019HJ209600106);

\* 通讯作者, E-mail: hu\_jiebox@163.com;

**第一作者介绍** 王芃, 女, 硕士研究生; 研究方向: 动物生态学; E-mail: anelpeng@163.com。

收稿日期: 2022-03-23, 修回日期: 2022-07-16 DOI: 10.13859/j.cjz.202206006

important elements determining the spatial distribution of predators and prey. It is important to clarify the spatial-temporal relationship between predator and prey for the maintenance of biodiversity as the two most critical dimensions of the niche axis. Galliformes are one of the food components of Yellow-throated Marten (*Martes flavigula*). Blood Pheasant (*Ithaginis cruentus*) and Yellow-throated Marten are common sympatric species in southwest montane forest ecosystem, and they overlap in spatial distribution. However, the spatial and temporal coexistence mechanism between them are nevertheless unclear. **[Methods]** From August 2018 to October 2020, we set up 61 infrared cameras located in Liziping National Nature Reserve, Sichuan Province (Fig. 1), and undertook a study on two relatively common species in southwest China—Blood Pheasant and its predator Yellow-throated Marten through infrared camera photographs. The lowest elevation of the site was 1 850 m and the highest was 4 199 m. The latitude and longitude, altitude, habitat types, distance to the nearest river and other information of each site were recorded. We recovered camera data every three months, then sorted out the data, identified species, and recorded the time information of photos. Based on the Kernel density estimation, we analyzed the temporal relationship of Blood Pheasant and Yellow-throated Marten, and plotted the daily activity rhythm curves. All the analyses were conducted in R, v.4.1.2 (package overlap). Select the infrared camera data from May to August in 2019 and 2020, and repeat the survey every 15 days to establish the detection history matrix of Blood Pheasant and Yellow-throated Marten at each survey site. Four environmental factors were selected as the sample covariates (Table 1). Then, we analyzed the spatial relationship between them by using the occupancy model (program PRESENCE, v.2.13.17). Wilcoxon rank sum test was used to compare the occupancy of Blood Pheasant in the presence and absence of Yellow-throated Marten. **[Results]** With 13 790 accumulated camera-days, we obtained 2 373 independent valid photos of wild animals, which included 98 Yellow-throated Marten and 156 Blood Pheasant. Daily activity rhythm curves were plotted for Blood Pheasant ( $n = 156$ ) and Yellow-throated Marten ( $n = 98$ ). The curves of Blood Pheasant showed an obvious bimodal pattern with two activity peaks in one day: 9:00 and 18:00, while the activity peak of Yellow-throated Marten was at 15:00 (Fig. 2). In addition, the Yellow-throated Marten has a small amount of activity records at night. The curves also showed an overlap in daily activities between the two species ( $\Delta 4 = 0.78$ ) (Fig. 2). The result of simple single-season model analysis revealed that the spatial distribution of the two species was affected by environmental factors: altitude and distance to the nearest river were the most important factors to probability of use sites of Blood Pheasant, and the area occupied by Yellow-throated Marten was mainly affected by slope (Table 3). The two-species single season model was used to evaluate the spatial distribution of the two species and the results showed that: (1) Under the mediation of altitude factor, the probability of using site of Blood Pheasant while Yellow-throated Marten presence was significantly lower than that in the absence of Yellow-throated Marten (Wilcoxon rank sum test,  $P < 0.01$ ), (2) With the increase of altitude, the spatial relationship between Blood Pheasant and Yellow-throated Martens showed a trend from separation (species interaction factor value is less than 1) to coincidence (species interaction factor value is greater than 1) (Fig. 3). **[Conclusion]** In Liziping National Nature Reserve, the spatial predation relationship of Blood Pheasant and Yellow-throated Marten was different due to the influence of altitude factors, and there were some differentiations in time utilization, which increased the chance of co-existence between predator and prey. Meanwhile, it also showed overlap in the temporal and spatial niches. Our results confirm that Galliformes account for only a small part of the total

intake of Yellow-throated Marten. This paper reveals the characteristics of incomplete differentiation in the temporal and spatial niches, providing an example and fundamental information for further understanding the spatial and temporal relationship between predator-prey in montane forest ecosystem.

**Key words:** Camera traps; Occupancy model; Spatial-temporal relationship; Interspecific relationship; Montane forest ecosystem

物种间相互作用的模式与机制是群落生态学的重要研究内容 (Connell 1983), 通常被认为是了解群落结构和动态的关键 (王铎等 2019)。大多数研究者认为捕食关系、竞争关系及环境变量是解释群落共存的必要因子, 其中捕食关系和环境因子是决定捕食者与猎物空间分布的重要因素 (Case et al. 1991, Steinmetz et al. 2013)。捕食关系作为一种显著的种间相互作用, 长期以来被众多生态学家探讨研究 (Case et al. 1991, Creel et al. 2017), 且有研究指出, 猎物的相对丰度可以很好地预测捕食者栖息地的利用模式 (Rabelo et al. 2019)。生态位是一个种群在群落中的地位或作用, 包括所处空间位置、占用资源情况以及与其他物种的关系 (Grinnell 1924)。在动物群落中, 同域共存的物种间的生态位分化主要体现在空间生态位 (对群落内所处的空间位置的利用)、时间生态位 (对资源利用在时间上的分化)、营养生态位 (对食物资源的占据利用) 3 个维度上。在生态位轴中, 物种对时间和空间的利用是十分重要的生态维度, 也是研究物种间相互作用最为关键的两个维度 (Rovero et al. 2016)。

捕食者与猎物的空间关系通常被认为是一种行为反应竞赛 (Smith et al. 2019), 因其在生态系统中的普遍存在性和重要性, 不少学者对捕食者-猎物空间格局的形成 (董红娟等 2017)、栖息地选择与利用 (Marcos et al. 2012)、捕食者对猎物密度和种群动态的影响 (Karanth et al. 2004) 等进行了研究。猎物的种群数量是一个评估维持大型捕食者种群的重要指标, Jornburn 等 (2020) 利用占域模型分析了与虎 (*Panthera tigris*) 同域分布的 3 种有蹄类动物的生境选择因子, 结果提示, 恢复大型猎物种

群数量是增加该地区虎分布的前提。沿生态位轴分化是物种实现稳定共存的基本要求, 因时间本身具有刚性不易改变, 捕食者与猎物的时间关系往往被认为是活动空间受限制或被干扰情况下避免被捕食的最后一种机制 (Harrington et al. 2009)。有研究表明, 刺豚鼠 (*Dasyprocta punctata*) 通过降低在虎猫 (*Leopardus pardalis*) 活动频繁时期的活跃度而降低被捕食的风险 (Suselbeek et al. 2014)。

血雉 (*Ithaginis cruentus*) 是分布于青藏高原东部及南部边缘区域海拔 2 100 ~ 4 600 m 的鸡形目 (Galliformes) 雉科 (Phasianidae) 鸟类 (郑光美 2015), 是该区域内中、高海拔山地森林雉类的典型代表。关于血雉的已有研究主要集中于血雉的社群和繁殖行为 (贾陈喜等 1999, 段利娟等 2014)、栖息地选择 (崔鹏等 2008, Li et al. 2010, Fan et al. 2020)、活动节律 (Fan et al. 2020, 赵联军等 2020)。黄喉貂 (*Martes flavigula*) 是一种广布于多种森林, 以大型地栖鸟类、小型兽类、昆虫等为食的广食性鼬科 (Mustelidae) 动物 (李艳红等 2007, Zhou et al. 2011), 现已知分布的最高海拔达 4 510 m (Basnet et al. 2020)。目前关于黄喉貂的研究主要涉及栖息地利用与活动模式 (Grassman et al. 2005)、竞争分化 (胡强等 2020)、捕食关系 (王铎等 2019)、日活动节律与食性 (朱博伟等 2019) 等方面。尽管目前没有黄喉貂食谱中血雉所占的比例的报道, 但对黄喉貂粪便残余物分析表明, 鸡形目鸟类约占黄喉貂总摄入生物量的 15.77% (Zhou et al. 2011), 因此, 血雉是黄喉貂的潜在猎物。位于横断山区东缘的四川栗子坪国家级自然保护区 (以下称栗子坪保护区) 广泛分布着血雉和黄

喉貂，作为黄喉貂的猎物之一，血雉和黄喉貂在空间上存在着部分重叠，但该地区黄喉貂与血雉的时空共存机制尚未清楚。种间相互作用作为群落的一个基本特征，是决定群落结构和功能的关键，也是决定物种多样性和生态系统功能关系的关键（董红娟等 2017）。为此，本研究选择西南地区常见的黄喉貂和血雉为研究对象，使用红外相机技术对栗子坪保护区内的血雉和黄喉貂进行监测，采用日活动模式和占域模型分析二者在时间生态位和空间生态位上的关系，以期为该地区捕食者-猎物的时空分布关系研究提供范例，为保护区针对猎物种群以及捕食者种群的精细化管理与保护提供支持。

## 1 研究方法

### 1.1 研究区域概况

四川栗子坪国家级自然保护区位于四川省雅安市石棉县境内（ $102^{\circ}10' \sim 102^{\circ}29' E$ ， $28^{\circ}51' \sim 29^{\circ}08' N$ ），地处全球 36 个生物多样性热点区之一的中国西南山地（Mittermeier et al. 2005），总面积 479.4 km<sup>2</sup>。区内主要为中高山，部分低山与河谷，整个地势西南高，东北低，呈倾斜状。地形垂直高差较大，山体海拔最高 4 551 m，最低 1 330 m。保护区属于典型亚热带季风性气候，年平均温度 11.7~14.4 °C，年平均降水量 800~1 250 mm。植被垂直带谱明显，海拔从低到高依次为：常绿阔叶林（海拔 1 330~2 400 m）、常绿落叶阔叶混交林（海拔 2 400~2 500 m）、针叶阔叶混交林（海拔 2 500~2 700 m）、常绿针叶林（海拔 2 700~3 700 m）、亚高山灌丛（海拔 2 800~3 700 m）、高山灌丛（海拔 3 700~4 000 m）、亚高山草甸（海拔 2 500~3 700 m）、高山草甸（海拔 3 800~4 400 m）、海拔 4 400 m 以上为高山流石滩植被（张勘等 2018）。

区内野生动物资源十分丰富，其中包括 52 种中国特有种，是我国动物区系特有种分布较多的地区，包括大熊猫（*Ailuropoda melanoleuca*）、红喉雉鹑（*Tetraophasis*

*obscurus*）、绿尾虹雉（*Lophophorus lhuysii*）、橙翅噪鹛（*Trochalopteron elliotii*）等（李艳红等 2007，张勘等 2018）。

### 1.2 相机布设

2018 年 8 月至 2020 年 10 月在栗子坪自然保护区布设 61 台相机（图 1），根据保护区范围，采用 ArcGIS10.4（美国环境系统研究所，Environment System Research Institute, ESRI）将保护区划分为若干个千米网格调查单元。随机选取野生动物活动痕迹较多的单元网格设置 1 个调查位点，单个位点上布设 1 台红外相机（Ltl ACORN 6511，珠海市猎科电子有限公司），红外相机固定在距地面约 50~100 cm 高处，结合监测位点实地条件进行方位或角度调整，两台相机位点间直线距离不小于 500 m。红外相机设置参数如下，灵敏度中；时间设置为 24 h 制；工作模式：拍照加录像，拍摄时连拍 3 张照片后拍摄一段 10 s 的视频，拍摄时间间隔 1 s；每 3 或 4 个月定期巡检检查设备，并更换电池和内存卡（16 或 32 G），若相机丢失或损坏则及时在该位点补装相机。记录每个调查位点的经纬度、海拔、生境类型、最近水源距离等信息，其中相机位点最低海拔 1 850 m，最高海拔 4 199 m。

### 1.3 数据处理与分析

相机数据每 3 个月回收一次，并对回收数据进行整理，兽类物种鉴定依据《中国兽类野外手册》（史密斯等 2009）；鸟类物种鉴定依据《中国鸟类野外手册》（约翰·马敬能等 2000）。为了保证所记录物种具有异质性，将每台相机所拍摄时间间隔小于 30 min 的同一物种的所有照片或视频记为一张独立有效照片，并记录物种独立有效照片的时间信息。

**1.3.1 时间** 了解物种的日活动节律是研究其环境适应策略、评估时间生态位维度的重要基础（赵联军等 2020）。物种日活动节律的分析常使用核密度估计方法（kernel density estimation），该方法假设在特定时间段内物种被红外相机拍摄的概率与其活动强度成正比，

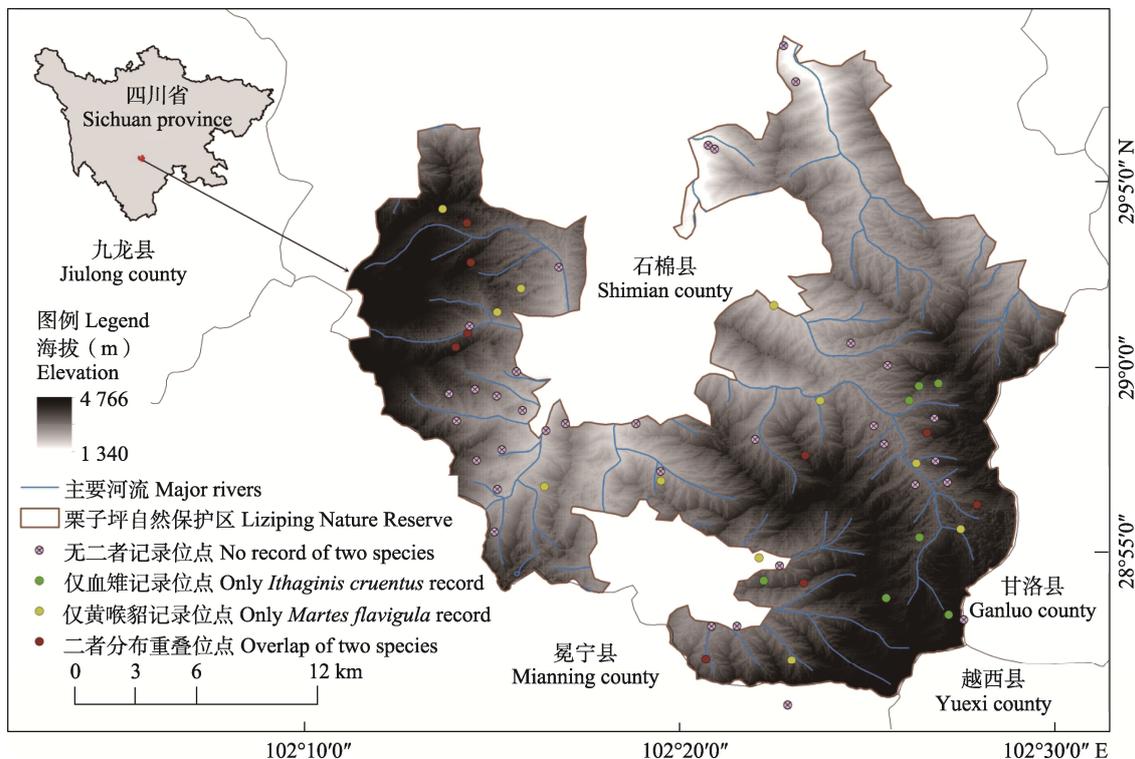


图 1 研究区地理位置及红外相机布设位点

Fig. 1 The geographical location of the study area and the sites of the infrared triggered camera

可用以探究动物在不同时间段的活动频率, 通过量化活动模式的重叠程度比较不同季节同一物种或同一季节不同物种间的活动模式特点 (Ridout et al. 2009)。基于此算法, 使用 R4.1.2 的“overlap”程序包绘制血雉与黄喉貂的日活动节律图, 并计算重叠指数以判断重叠程度。重叠指数计算公式如下:  $\Delta(f, g) = \int \min\{f(x), g(x)\} dx$ , 式中,  $\Delta(f, g)$  为重叠指数,  $f(x)$  与  $g(x)$  为两个物种的密度曲线, 其中, 当样本量小于 50 时采用  $\Delta 1$  的预测值, 当样本量大于 75 时采用  $\Delta 4$  的预测值 (Ridout et al. 2009)。

**1.3.2 空间** 使用占域模型 (occupancy model) 对血雉和黄喉貂的栖息地占域率 (occupancy rate) 进行估算。占域率是指一个样点或斑块被目标物种占据的概率, 探测率 (detection probability) 是物种存在和被检测到的概率。在传统单季节模型中, 当物种的活动

范围远远大于相机间距时, 可将占域解释为动物对栖息地的利用率 (MacKenzie et al. 2002; 肖文宏等 2019)。占域作为代替多度的一个表征指标, 采样方法更加灵活, 也更容易在空间尺度上扩展放大, 是研究低密度、缺乏天然标记动物的良好工具 (肖文宏等 2019)。

选取 2019 和 2020 年两年 5 ~ 8 月的红外相机数据, 在此时间跨度上以每 15 d 为一次重复调查, 分别建立各调查位点上血雉与黄喉貂的探测历史矩阵: 如果在某时间段拍摄到该物种, 则记为 1; 如果未拍摄到, 则记为 0。坡度和水源是影响血雉觅食生境选择的关键因子 (崔鹏等 2008, 楼瑛强等 2014), 选择海拔 (elevation)、最近水源距离 (distance to nearest water resource)、增强型植被指数 (enhanced vegetation index)、坡度 (slope) 作为影响占域率的样点协变量 (表 1)。因坡度、海拔与最近

表 1 占域模型样点协变量

Table 1 Sample covariate of occupancy model

样点协变量 Sample covariate	描述 Description	来源 Source
海拔 Elevation (elevation)	红外相机位点海拔 The elevation of the camera sites	USGS's Hydro-1K 数据库 USGS's Hydro-1K dataset
距最近水源距离 Distance to the nearest water resource (distance)	基于 Arcgis10.8 提取相机位点距最近水源的距离 Extract the distance to the nearest water source based on ArcGIS 10.8	中国科学院资源环境科学与数据中心 Resource and Environment Science and Data Center
增强型植被指数 Enhanced vegetation index (EVI)	根据 NASA 提供的 MODIS 植被指数产品数据 MOD13Q1 提取的 2019 年均值 (时间分辨率为 16 d, 空间分辨率为 250 m × 250 m) The mean value of MOD13Q1 on 2019 extracted from MODIS vegetation index product data which provided by NASA (The temporal resolution is 16 d and the spatial resolution is 250 m × 250 m)	LAADS DAAC 网站 LAADS (Level-1 and Atmosphere Archive & Distribution System) DAAC (Distributed Active Archive Center)
坡度 Slope (slope)	基于 Arcgis10.8 提取的相机位点坡度值 Extract the slope of the camera sites based on ArcGIS 10.8	USGS's Hydro-1K 数据库 USGS's Hydro-1K dataset

水源距离数值较大,使用 SPSS23.0 对其进行标准化处理,处理后的数据矩阵导入 PRESENCE (v.2.13.17) 软件 (Hines 2006)。

首先对目标物种使用单季节单物种占域模型,通过赤池信息量准则——AIC 值 (Akaike information criterion, AIC) 对候选模型进行排序,筛选最佳占域和探测 ( $\Delta_{AIC} \leq 2$ ) 协变量组合。单季节双物种占域模型 (two-species single season model) 包含 8 个参数 (表 2),依据双物种占域模型的基本假设,将捕食者黄喉貂作为主要竞争者 (物种 A),血雉定义为次要竞争者 (物种 B) (Richmond et al. 2010),使用目标物种最优占域协变量组合建立单季节双物种模型 (Jornburom et al. 2020)。基于本次研究目的,不考虑探测率对物种的影响,即探测率恒定。

占域模型中单季节双物种模型可以运算出两个物种的占域率,且通过该模型可以计算物种间的互作因子 (species interaction factor, SIF): SIF 值大于 1,表明两物种相较于独立假设下更可能共同出现,即空间正关系; SIF 值小于 1,表明两个物种相较于独立假设下更不可能共同出现,即二者为空间负关系; SIF 值等于 1,表明两个物种为独立空间关系 (Richmond et al. 2010, MacKenzie et al. 2021)。

## 2 结果

本次研究监测收回 61 台相机,累计相机总工作日 13 790 d,共获得野生动物独立有效照片 2 373 张。其中,黄喉貂独立有效照片 98 张,血雉独立有效照片 156 张。此次研究区域还监测到了其他 11 种食肉目哺乳动物,豹猫 (*Prionailurus bengalensis*)、金猫 (*Catopuma temminckii*)、花面狸 (*Paguma larvata*)、赤狐 (*Vulpes vulpes*)、大熊猫 (*Ailuropoda melanoleuca*)、黑熊 (*Ursus thibetanus*)、中华小熊猫 (*Ailurus styani*)、香鼬 (*Mustela altaica*)、黄鼬 (*M. sibirica*)、亚洲狗獾 (*Meles leucurus*) 和猪獾 (*Arctonyx collaris*)。

### 2.1 日活动节律

血雉与黄喉貂的日活动节律曲线 (图 2) 显示,二者均为日行型,绝大多数记录均出现在 6:00 ~ 19:00 时之间;但二者的日活动高峰呈现不同的模式,血雉的日活动模式呈现明显的双峰型,一天内存在两个活动高峰,分别在 9:00 时和 18:00 时,在午后的 14:00 时前后存在一个明显的活动低谷;而黄喉貂的日活动模式为单峰型,在 9:00 ~ 18:00 时期间都维持较高的活动强度,仅在下午 15:00 ~ 17:00 时出现一个不太明显的活动高峰,此外在夜晚也有少量活动记录。

表 2 双物种占域模型参数描述

Table 2 The description of parameters in two-species occupancy model

参数 Parameters	描述 Description
psiA	物种 A 对位点的使用概率 Probability that the site is occupied by species A
psiBA	物种 A 存在时, 物种 B 对位点的使用概率 Probability that the site is occupied by species A, given species A is present
psiBa	物种 A 不存在时, 物种 B 对位点的使用概率 Probability that the site is occupied by species B, given species A is not present
pA	物种 B 不存在时, 物种 A 的探测概率 Probability of detecting species A, given species B is not present
pB	物种 A 不存在时, 物种 B 的探测概率 Probability of detecting species B, given species A is not present
rA	两个物种都存在时, 物种 A 的探测概率 Probability of detecting species A, given both species are present
rBA	两个物种都存在且物种 A 被探测到时, 物种 B 的探测概率 Probability of detecting species B, given both species are present, and species A is detected
rBa	两个物种都存在且物种 A 未被探测到时, 物种 B 的探测概率 Probability of detecting species B, given both species are present, and species A is not detected

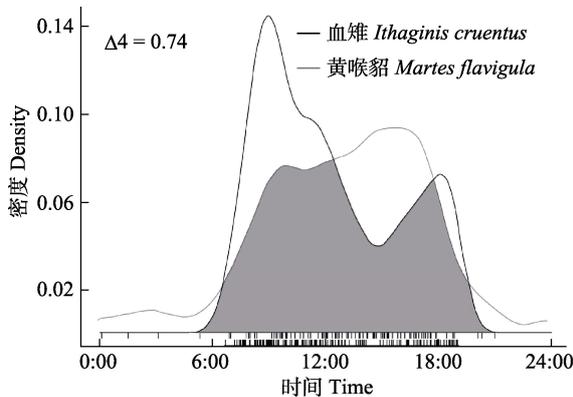


图 2 血雉与黄喉貂的日活动节律

Fig. 2 Daily activity patterns of *Ithaginis cruentus* and *Martes flavigula*

图中灰色区域是两个物种日活动节律重叠部分,  $\Delta 4$  为两个物种的重叠指数, 横轴细线代表相应时段的数据密度。

The gray area in Fig. 2 is the overlap of the two species in daily activity rhythms,  $\Delta 4$  is the coefficient of overlapping, and the lines on the x-axis represent the data density in corresponding periods.

## 2.2 占域分析

基于 AIC 值对模型结果进行排序, 选取单物种占域模型中赤池信息量准则差值 ( $\Delta AIC$ ) 不超过 2 的模型作为最优模型 (表 3)。最优模型结果显示, 目标物种都受环境变量的影响, 调查期间内, 探测率恒定的情况下血雉的占域率随海拔的高低和水源距离而出现差异。黄喉貂最优模型中占域协变量为海拔和坡度, 表明

海拔和坡度是影响其占域的重要因子。

黄喉貂-血雉单季节双物种占域最优模型结果为 psiA, psiBA(elevation), psiBa(elevation), pA, pB, rA, rBA, rBa, 即海拔是影响血雉在黄喉貂存在时对位点使用概率的重要因子, 在海拔因子的介导下, 血雉在黄喉貂存在时对位点的使用概率显著低于黄喉貂不存在时 (psiBA 值为  $0.25 \pm 0.23$ , psiBa 值为  $0.34 \pm 0.31$ ,  $P < 0.01$ )。研究区域内, 黄喉貂与血雉为空间负关系, 即二者空间分布趋于分离 (物种间的互作因子 SIF 值为  $0.38 \pm 0.54$ , 小于 1), 随着海拔的升高, 黄喉貂与血雉的空间关系呈现出由分离转为重合的趋势 (图 3)。

## 3 讨论

日活动节律分析表明, 栗子坪自然保护区内血雉以晨昏活动为主, 黄喉貂则偏好在中午和下午时间段活动, 且这种偏好与朱博伟 (2019) 等对黄喉貂日活动节律的研究结果相似。一天中, 血雉有两个明显的活动峰值, 且与黄喉貂的活动高峰出现明显回避, 黄喉貂一天中的活动峰值是血雉一天中的活动谷值。这是因为在捕食者活动增加的时期减少活动, 可大大减小被捕食的风险 (Susellbeek et al. 2014), 如欧洲狍 (*Capreolus capreolus*) 通过错开与欧亚猞猁 (*Lynx lynx*) 的活动高峰, 减

表 3 单物种占域模型的选择结果 ( $\Delta AIC \leq 2$ )

Table 3 Summary of model selection results from single season occupancy model ( $\Delta AIC \leq 2$ )

模型 Model	赤池信息量 准则 Akaike information criterion	AIC 差值 $\Delta A_{kaike}$ information criterion	AIC 权重 AIC weight	模型似然 Model likelihood	参数数量 Number of parameters	实际占域率 Naive occupancy	探测率 Probability of detection
血雉 <i>Ithaginis cruentus</i>							
psi(elevation, distance)p(.)	163.51	0.00	0.29	1.00	4		
psi(elevation)p(.)	164.59	1.08	0.17	0.58	3		
psi(elevation, distance, EVI)p(.)	164.77	1.26	0.16	0.53	5	0.20	0.25
psi(elevation, distance, slope)p(.)	165.49	1.98	0.11	0.37	5		
黄喉貂 <i>Martes flavigula</i>							
psi(elevation, slope)p(.)	124.98	0	0.29	1.00	4		
psi(distance, EVI, slope)p(.)	125.17	0.19	0.26	0.91	5	0.15	0.05
psi(EVI, slope)p(.)	125.85	0.87	0.19	0.65	4		

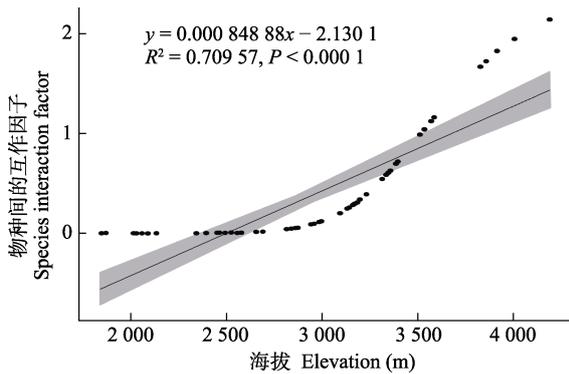


图 3 基于最优模型预测的协变量对黄喉貂-血雉在位点水平上的物种相互作用因子的影响

Fig. 3 The effect of covariates predicted by the optimal model on the species interaction factor (SIF) of *Martes flavigula* - *Ithaginis cruentus*

图中  $R^2$  代表回归直线对观测值的拟合程度 (拟合优度), 黑点为物种间相互作用因子 SIF 值, 黑色直线为线性回归拟合结果, 灰色区域为 95% 置信区间。

The  $R^2$  in Fig. 3 represent the level of regression line fits the observed value (goodness of fit), the black dots are SIF values and the black line is the result of linear regression, gray area indicates 95% confidence intervals.

少与捕食者在时间上的重叠, 从而增加生态位隔离, 减少被捕食的风险 (Rovero et al. 2016)。

单物种占域模型结果显示, 影响血雉对位

点使用的重要因子是海拔和距水源最近距离, 这与 Li 等 (2010) 对血雉生境选择的研究结果相似。有研究表明, 血雉偏好距水源较近的生境 (Wang et al. 2021, 邹博研等 2021), 因为水是动物生存的必需资源之一, 也是其最重要的生存条件之一, 且水源附近草本和无脊椎动物较丰富, 能为血雉提供食物资源 (孙儒泳 2001, 楼瑛强等 2014)。海拔对雉类分布具有显著影响 (郑光美 2015), 血雉主要栖息于海拔 2 100 ~ 4 600 m 的针阔混交林、针叶林和高山灌丛 (Li et al. 2010)。在山地景观中, 海拔变化对动植物分布有着重大影响 (Matsuura et al. 2013), 常沿海拔梯度形成多种植被类型, 导致野生动物的食物资源和可利用生境类型多样化, 直接影响到鸟类的生境选择 (王丞等 2020)。研究中影响黄喉貂占域的生境因子主要是坡度, 这可能是与该生境中分布的食物资源有关, 对于大多数食肉动物来说, 猎物种群的分布和密度是决定捕食者空间动态的关键因素 (Messier 1985, Kruuk 1966)。

根据单季节双物种占域模型结果, 黄喉貂-血雉的空间分布关系受到海拔变量的影响。随着海拔升高, 二者的空间分布重合度越高, 在海拔 3 500 m 以上, 血雉与黄喉貂的空间分布

趋于重合(物种间的互作因子大于1),意味着发生捕食行为的概率越大。这可能是因为海拔3 500 m以上,同域分布的其他地栖鸟类密度降低,黄喉貂猎物种类减少,作为最高可分布至海拔4 600 m的血雉更容易受到捕食。海拔3 500 m以下,血雉与黄喉貂的空间关系趋于分离(物种间的互作因子小于1),这可能是因为随海拔降低,黄喉貂猎物种类增多,降低了捕食血雉的概率。有研究表明,捕食者对猎物的选择会随环境变化而发生明显改变(Tablado et al. 2014),这也与王铎等(2019)的研究结果相似,即赤狐在寒冷季节与东北兔(*Lepus mandshuricus*)及北松鼠(*Sciurus vulgaris*)在空间关系上趋于重合,在暖季则趋于分离。

本研究发现,栗子坪自然保护区内的血雉与黄喉貂的捕食空间关系受海拔因子的影响而出现不同,在时间利用上也存在着一定的分化,这种时空分化加大了同域分布血雉与其捕食者共存的机会;但二者在时空生态位上又表现出一定程度的重叠,该结果侧面反映了鸡形目鸟类只占黄喉貂总摄入量1/6的原因。这种重叠可能是因为两者都不是对方唯一的或者主导性的捕食者/猎物,对该地区的研究发现,血雉的潜在天敌还有豹猫、金猫、赤狐、黄鼬等食肉动物。在这个系统中还存在更为复杂的网状的捕食者-猎物关系,如黄喉貂-鼠兔(*Ochotona* spp.)以及豹猫-血雉等。此外,猛禽是雉类的主要捕食者之一(郑光美 2015),血雉多生活于森林或灌木林下,可能偶尔也会被猛禽所捕食,但更多地会受到鼬科、犬科(*Canidae*)、猫科(*Felidae*)等兽类的捕食(郑光美 2015)。这些基础简单的捕食关系耦合形成多物种共存的复杂捕食关系,进而影响着群落结构和动态。受各种因素制约,本文存在着以下局限:(1)未能探讨血雉不同生活史阶段与黄喉貂的时空关系;(2)未探讨比较区内其他食肉动物与大型地栖鸟类的关系。要深入研究物种间的相互作用关系,必须依赖数据量大且系统的时空分

布数据,希望在后续的工作中能获取更多的数据来分析研究雉科鸟类与其捕食者的时空关系,丰富西南山地森林生态系统捕食关系的研究。

捕食关系是限制物种分布的重要因素,本研究初步了解了栗子坪保护区内血雉与黄喉貂之间的时空关系,研究结果为日后探索该区域捕食者与猎物的关系提供了参考资料。

**致谢** 本研究得到四川栗子坪国家级自然保护区管理局、栗子坪大熊猫生态与保护四川省野外科学观测研究站的大力支持和协助。

## 参 考 文 献

- Basnet H, Rai A. 2020. An update on the distribution of Yellow-throated Martens *Martes flavigula* in Nepal. *Nepalese Journal of Zoology*, 4(2): 147–151.
- Case T J, Bolger D T. 1991. The role of introduced species in shaping the distribution and abundance of island reptiles. *Evolutionary Ecology*, 5(3): 272–290.
- Connell J H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *The American Naturalist*, 122(5): 661–696.
- Creel S, Dröge E, M'soka J, et al. 2017. The relationship between direct predation and antipredator responses: a test with multiple predators and multiple prey. *Ecology*, 98(8): 2081–2092.
- Fan F, Bu H, McShea W J, et al. 2020. Seasonal habitat use and activity patterns of Blood Pheasant *Ithaginis cruentus* in the presence of free-ranging livestock. *Global Ecology & Conservation*, 23(11): e01155.
- Grassman L I, Tewes M E, Silvy N J. 2005. Ranging, habitat use and activity patterns of Binturong *Arctictis binturong* and Yellow-throated Martens *Martes flavigula* in north-central Thailand. *Wildlife Biology*, 11(1): 49–57.
- Grinnell J. 1924. Geography and evolution. *Ecology*, 5(3): 225–229.
- Harrington L A, Harrington A L, Yamaguchi N, et al. 2009. The impact of native competitors on an alien invasive: temporal niche shifts to avoid interspecific aggression? *Ecology*, 90(5): 1207–1216.
- Hines J E. 2006. Software to estimate patch occupancy and related

- parameters. Version 11. USGS-PWRC. [DB/OL]. [2021-12-25]. <http://www.mbr-pwrc.usgs.gov/software/presence.html>.
- Jornburom P, Duangchantrasiri S, Jinamoy S, et al. 2020. Habitat use by tiger prey in Thailand's western forest complex: what will it take to fill a half-full tiger landscape? *Journal for Nature Conservation*, 58(1): 125896.
- Karanth K U, Nichols J D, Kumar N S, et al. 2004. Tigers and their prey: predicting carnivore densities from prey abundance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(14): 4854–4858.
- Kruuk H. 1966. Clan-system and feeding habits of Spotted Hyenas (*Crocuta crocuta* Erxleben). *Nature*, 209(5029): 1257–1258.
- Li S, McShea W J, Wang D, et al. 2010. The use of infrared-triggered cameras for surveying phasianids in Sichuan Province, China. *Ibis*, 152(2): 299–309.
- MacKenzie D I, Lombardi J V, Tewes M E. 2021. A note on investigating co-occurrence patterns and dynamics for many species, with imperfect detection and a log-linear modeling parameterization. *Ecology and Evolution*, 11(13): 8507–8515.
- 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.
- Marcos M, Sánchez-Zapata J A, Gil-Sánchez J M, et al. 2012. Predator-prey relationships in a Mediterranean vertebrate system: Bonelli's eagles, Rabbits and Partridges. *Oecologia*, 168(3): 679–689.
- Matsuura T, Suzuki W. 2013. Analysis of topography and vegetation distribution using a digital elevation model: case study of a snowy mountain basin in northeastern Japan. *Landscape and Ecological Engineering*, 9(1): 143–155.
- Messier F. 1985. Social organization, spatial distribution, and population density of wolves in relation to moose density. *Canadian Journal of Zoology*, 63(5): 1068–1077.
- Mittermeier R A, Gil P R, Hoffman M, et al. 2005. Hotspots Revisited: Earth's Biologically Richest And Most Endangered Terrestrial Ecoregions. 2nd ed. Arlington, Virginia: Conservation International.
- Rabelo R M, Aragón S, Bicca-Marques J C. 2019. Prey abundance drives habitat occupancy by jaguars in Amazonian floodplain river islands. *Acta Oecologica*, 97(1): 28–33.
- Richmond O M W, Hines J E, Beissinger S R. 2010. Two-species occupancy models: A new parameterization applied to co-occurrence of secretive rails. *Ecological Applications*, 20(7): 2036–2046.
- 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.
- Rovero F, Zimmermann F. 2016. Camera Trapping for Wildlife Research. UK: Pelagic Publishing, 238–246.
- Smith J A, Donadio E, Pauli J N, et al. 2019. Habitat complexity mediates the predator-prey space race. *Ecology*, 100(7): e02724.
- Steinmetz R, Seuaturien N, Chutipong W. 2013. Tigers, Leopards, and Dholes in a half-empty forest: assessing species interactions in a guild of threatened carnivores. *Biological Conservation*, 163(8): 68–78.
- Suselbeek L, Emsens W J, Hirsch B T, et al. 2014. Food acquisition and predator avoidance in a neotropical rodent. *Animal Behaviour*, 88(1): 41–48.
- Tablado Z, Fauchald P, Mabile G, et al. 2014. Environmental variation as a driver of predator-prey interactions. *Ecosphere*, 5(12): 164.
- Wang B, Xu Y, Price M, et al. 2021. Niche partitioning among three montane ground-dwelling pheasant species along multiple ecological dimensions. *Ibis*, 163(1): 171–182.
- Zhou Y B, Newman C, Buesching C D, et al. 2011. Diet of an opportunistically frugivorous carnivore, *Martes flavigula*, in subtropical forest. *Journal of Mammalogy*, 92(3): 611–619.
- 崔鹏, 康明江, 邓文洪. 2008. 繁殖季节同域分布的红腹角雉和血雉的觅食生境选择. *生物多样性*, 16(2): 143–149.
- 董红娟, 吴新卫, 王洪娇, 等. 2017. 空间结构对捕食关系影响研究进展. *应用生态学报*, 28(2): 712–720.
- 段利娟, 张玉波, 康东伟, 等. 2014. 血雉繁殖初期和育雏期的日活动模式及集群行为研究. *生物学杂志*, 31(6): 42–45.
- 胡强, 林红强, 戴强, 等. 2020. 卧龙保护区三种中型食肉动物的生态位差异. *动物学杂志*, 55(6): 685–691.
- 贾陈喜, 郑光美, 周小平, 等. 1999. 卧龙自然保护区血雉的社群组织. *动物学报*, 45(2): 135–142.
- 李艳红, 吴攀文, 胡杰. 2007. 四川栗子坪自然保护区的兽类区系

- 与资源. 四川动物, 26(4): 841–845.
- 楼瑛强, 洪阳, 田俊, 等. 2014. 甘肃莲花山血雉春夏季栖息地选择. 四川动物, 33(2): 229–233.
- 史密斯, 解焱. 2009. 中国兽类野外手册. 长沙: 湖南教育出版社.
- 孙儒泳. 2001. 动物生态学原理. 3 版. 北京: 北京师范大学出版社, 71.
- 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.
- 王铎, 郎建民, 潘海峰, 等. 2019. 吉林珲春保护区哺乳动物种间冷暖季空间共存关系的研究. 野生动物学报, 40(3): 529–536.
- 肖文宏, 束祖飞, 陈立军, 等. 2019. 占域模型的原理及在野生动物红外相机研究中的应用案例. 生物多样性, 27(3): 249–256.
- 约翰·马敬能, 卡伦·菲利普斯, 何芬奇. 2000. 中国鸟类野外手册. 长沙: 湖南教育出版社.
- 张勤, 徐雨, 李晓清, 等. 2018. 四川栗子坪国家级自然保护区鸟类资源与多样性分析. 四川动物, 37(2): 224–233.
- 赵联军, 刘鸣章, 罗春平, 等. 2020. 四川王朗国家级自然保护区血雉的日活动节律. 四川动物, 39(2): 121–128.
- 郑光美. 2015. 中国雉类. 北京: 高等教育出版社, 232–235.
- 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.
- 邹博研, 罗概, 朱博伟, 等. 2021. 川西高原三种雉类与其捕食者赤狐的空间关系. 生物多样性, 29(7): 918–926.