

吉林省舒兰市青松林区三种鼬科动物生态位的差异

苗润泽^① 刘庚^{②*} 毕靖吉^③ 张宏静^④ 陈旭升^① 朱洪强^⑤

① 吉林农业大学研究生学院 长春 130118; ② 吉林省林业科学研究院, 长白山动物资源与生物多样性吉林省重点实验室 长春 130033;

③ 吉林省舒兰市林业局 舒兰 132600; ④ 重庆三峡医药高等专科学校 重庆 404120;

⑤ 吉林农业大学动物科学技术学院 长春 130118

摘要: 研究物种间生态位的差异以及其如何实现共存的机制在生态研究和制定物种科学保护决策方面具有重要意义。作为中小型食肉动物的紫貂 (*Martes zibellina*)、黄喉貂 (*M. flavigula*) 和黄鼬 (*Mustela sibirica*), 在东北地区常同域分布。为探明三者共存机制, 本研究于 2019 年 11 月至 2021 年 11 月, 在吉林省舒兰市青松林区布设 41 台红外相机, 对这三种动物开展活动节律和空间分布的监测, 并设置 10 条样线对三者的分布进行辅助调查。研究期内, 红外相机共监测 29 971 个相机日, 共获得紫貂 99 次独立有效记录, 黄喉貂 81 次独立有效记录, 黄鼬 163 次独立有效记录; 样线调查共收集到 7 个紫貂活动位点, 17 个黄喉貂活动位点, 29 个黄鼬活动位点。结果显示, 紫貂偏向于夜行性, 夜间活动指数 D_{RAI} 为 70.7%。紫貂与黄鼬的日活动节律相似, 二者的日活动节律重叠指数 Δ 为 0.864, 而与黄喉貂的活动时间错开, 二者的日活动节律重叠指数 Δ 为 0.330。紫貂主要栖息于靠近水源的高海拔地区的针叶林下, 与黄喉貂的栖息地有部分重叠, 二者的地理分布重叠度 Schoener's $D(D)$ 和 Hellinger's-based $I(I)$ 值分别为 0.531 和 0.809, 而紫貂与黄鼬相互回避, 二者的地理分布重叠度 Schoener's $D(D)$ 和 Hellinger's-based $I(I)$ 值分别为 0.307 和 0.590。黄喉貂偏向白天活动, 昼间活动指数 D_{RAI} 为 90.1%, 与黄鼬的日活动节律重叠最低, 二者的日活动节律重叠指数 Δ 为 0.282。黄喉貂在中高海拔的针叶林下分布较为广泛, 与黄鼬在靠近人为干扰的区域存在较少的栖息地重叠, 二者的地理分布重叠度 Schoener's $D(D)$ 和 Hellinger's-based $I(I)$ 值分别为 0.456 和 0.752。黄鼬表现为夜行性, 夜间活动指数 D_{RAI} 为 72.4%, 主要分布在靠近居民区和耕地且坡度平缓的区域, 偏向于落叶阔叶林中栖息, 回避常绿针叶林。研究表明, 紫貂、黄喉貂和黄鼬通过选择不同的日活动节律及不同的栖息地产生了时空生态位的分化, 从而实现在舒兰青松林区同域内的共存。

关键词: 生态位分化; 日活动节律; 栖息地; 最大熵模型

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2023) 01-030-13

基金项目 珍稀濒危物种调查监管与行业规范—原麝种群监测及栖息地评估研究;

* 通讯作者, E-mail: 273336039@qq.com;

第一作者简介 苗润泽, 男, 硕士研究生; 研究方向: 野生动物保护与利用; E-mail: 982669228@qq.com。

收稿日期: 2022-06-08, 修回日期: 2022-10-16 DOI: 10.13859/j.cjz.202301002

Niche Differentiation among of Three Species of Mustelidae in Qingsong Forest Area of Shulan City, Jilin Province

MIAO Run-Ze^① LIU Geng^{②*} BI Jing-Ji^③ ZhANG Hong-Jing^④
CHEN Xu-Sheng^① ZHU Hong-Qiang^⑤

① Graduate College of Jilin Agricultural University, Changchun 130118; ② Jilin Provincial Key Laboratory of Changbai Mountain Animal Resources and Biodiversity, Jilin Academy of Forestry Science, Changchun 130033;
③ Forestry Bureau of Shulan City, Jilin Province, Shulan 132600; ④ Chongqing Three Groges Medical College, Chongqing 404120; ⑤ College of Animal Science and Technology, Jilin Agricultural University, Changchun 130118, China

Abstract: [Objectives] It is of great significance to study the differences of niches among species and the mechanism of how to achieve coexistence in ecological research and the formulation of scientific conservation decisions. Sable (*Martes zibellina*), Yellow-throated Marten (*M. flavigula*) and Siberian Weasel (*Mustela sibirica*) are three small and medium-sized weasel species in the same area of the Qingsong forest. The purpose of this study is to better protect the three species of animals by ascertaining their spatio-temporal niche differences. **[Methods]** From November 2019 to November 2021, 41 infrared cameras were deployed to monitor the activity rhythm and spatial distribution of three species of animals in Qingsong forest area of Shulan City, Jilin Province, and 10 transects were set to assist the investigation of their distribution. Fig. 1 shows the geographic location and elevation range of the study area. Fig. 2a shows the locations of the infrared camera in the study area, and Fig. 2b shows the locations of the line transect and the sites of the three animals obtained from the line transect survey. Based on the data obtained from the survey, we calculated the circadian and daily activity rhythms of the three species, and predicted the habitats of the three species. The MaxEnt was used to model the habitats of the three species. We randomly set 25% of active sites as test data, 75% of active sites for model construction, check Linear features and Hinge features for feature crosses, set the regularization multiplier to 2.6, repeat the cross validate procedures for 10 times, and finally select the average of 10 runs as the modeling result of MaxEnt. The geographical distribution overlap of these three species was calculated by using ENMTools 1.3. The kernel density method was used to model the daily activity rhythm. The above analysis was performed in MaxEnt 3.4.1, ENMTools 1.3 and R 3.6.3. **[Results]** There were a total of 29 971 camera working days captured 99 independent valid records of Sable, 81 independent valid records of Yellow-throated Marten, and 163 independent effective records of Siberian Weasel; the line transect survey collected 7 active sites of Sable, 17 active sites of Yellow-throated Marten, and 29 active sites of Siberian Weasel. The results show that Sable is nocturnal (daytime-and-night relative abundance index, $D_{RAI} = 70.7\%$). Yellow-throated Marten is diurnal ($D_{RAI} = 90.1\%$). Siberian Weasel is nocturnal ($D_{RAI} = 72.4\%$) (Fig. 3). The activity time of Sable and Siberian Weasel is similar, but the activity peaks are staggered (Sable's activity peaks at 21:00 daily and Siberian Weasel's activity peaks at 19:00 and 2:00, their activity rhythm coefficient of overlap $\Delta = 0.864$) (Fig. 4). Yellow-throated Marten's activity peaks at 8:00 and 16:00, which are staggered with the activity time of the Sable (daily activity rhythm coefficient of overlap $\Delta = 0.330$) (Fig. 5). Yellow-throated Marten and Siberian Weasel are staggered in time (daily activity

rhythm coefficient of overlap $A = 0.282$) (Fig. 6). According to the results of MaxEnt modeling, the habitat area of Sable, Yellow-throated Marten and Siberian Weasel avoided each other in habitat distribution (Fig. 7). The habitats of Sable and Yellow-throated Marten are partly overlapped (Niche overlap Hellinger's-based $I = 0.809$, Schoener's $D = 0.531$), but they avoid Siberian Weasel (Niche overlay Hellinger's-based $I = 0.590$, Schoener's $D = 0.307$). The habitats of Yellow-throated Marten and Siberian Weasel have less overlap in areas close to human disturbance (Niche overlap Hellinger's-based $I = 0.752$, Schoener's $D = 0.456$) (Table 1). According to Jackknife test, we can know the importance of environmental variables. Altitude (52.2%) was the main environmental variable affecting the distribution of Sable's habitat. Followed by distance to rivers (17.9%), distance to evergreen coniferous forest (12.0%) and distance to residents (5.8%). The main environmental variables affecting the distribution of Yellow-throated Marten habitats are distance to residents (60.3%), followed by distance to deciduous broad-leaved forest (16.5%), distance to deciduous coniferous forest (6.5%) and distance to rivers (12.8%), and the main environmental variable affecting the distribution of Siberian Weasel's habitat was slope (34.3%). Followed by distance to residents (28.3%), distance to evergreen coniferous forest (13.1%) and distance to deciduous broad (8.0%) (Table 2). Because Sable mainly inhabits coniferous forests in high altitude areas of steep and dangerously steep grade far away from residential areas and near water sources; Yellow-throated Marten is widely distributed in coniferous forests at middle and high altitudes far from residential areas and close to water sources; Siberian Weasel is mainly distributed in areas close to residential areas and cultivated lands with gentle slopes, preferring to live in deciduous broad-leaved forests and avoiding evergreen coniferous forests (Table 3). **[Conclusion]** Sable, Yellow-throated Marten and Siberian Weasel had differentiated their spatio-temporal niches by choosing different daily activity rhythms and different habitats, thus achieving coexistence in the same area of Shulan Qingsong forest.

Key words: Niche differentiation; Daily activity rhythm; Habitat; Maximum entropy model

限制相似性理论指出, 同域分布的物种为了减少竞争, 实现共存, 必然会产生一个或多个生态位的分化, 即时间生态位、空间生态位和营养生态位等的分化 (Carvalho et al. 2020)。研究动物生态位分化, 不仅有助于了解物种的生物学特性、种间关系和共存机制等生态学信息 (Norris et al. 2010, Linkie et al. 2011, Croose et al. 2019), 还为物种的保护和相应管理措施的制定提供了重要参考依据, 这对生态系统中群落的保护具有重要意义 (Farris et al. 2020)。

紫貂 (*Martes zibellina*) 和黄喉貂 (*M. flavigula*) 分别为国家一级和二级重点保护野生动物, 它们与黄鼬 (*Mustela sibirica*) 皆属于鼬科 (Mustelidae) 动物, 在食物链中处于中等营养级捕食者的地位 (Roemer et al. 2009), 是当地森林生态系统健康的指示种和啮齿类动物的主要天敌, 在反映当地森林生态系统保护

成效和调控中小型哺乳动物种群数量方面起到重要作用 (李彤 1984, Lee et al. 2017)。因此保护紫貂、黄喉貂和黄鼬这三种中等营养级的捕食者对维护当地森林生态系统的平衡与稳定具有重要意义 (刘小斌等 2022)。已有学者针对同域内鼬科动物种间共存机制展开了研究。美国东部的美洲貂 (*Martes americana*) 主要在白天活动, 避免与夜行性的渔貂 (*M. pennanti*) 同时使用栖息地重叠的部分 (Pauli et al. 2022); 日本地区的日本鼬 (*Mustela itatsi*) 在与黄鼬的竞争中占据优势, 迫使黄鼬选择不同的栖息地而实现共存 (Sasaki et al. 2014)。

相关研究表明, 随着食物链中顶级捕食者的灭绝, 处于中等营养级的捕食者们在食物链中发挥着越来越重要的作用, 同时也会加剧这些捕食者捕食和竞争的压力 (Oliveira et al. 2014, Lesmeister et al. 2015, Satgé et al. 2017)。

目前已有学者对分布在不同区域的紫貂、黄喉貂和黄鼬展开了研究 (Sasaki et al. 2014, 朱博伟等 2019, 朱洪强等 2019, 盛琪等 2020, Li et al. 2022, Vernes et al. 2022), 但是在无顶级捕食者的区域下对三者共存机制的研究较为匮乏, 因此, 我们在缺乏虎 (*Panthera tigris*)、豹 (*P. pardus*) 等顶级捕食者的吉林舒兰青松林区开展紫貂、黄喉貂和黄鼬的生态位分化研究。

同域分布的食肉动物为最大限度地减少竞争压力, 实现共存, 通常选择时间或空间上的回避 (Marinho et al. 2020, Li et al. 2022)。目前红外相机技术被广泛应用于野生动物监测和研究方面, 在研究物种日活动节律方面起到重要作用 (William 等 2020); 最大熵模型 (MaxEnt) 常用于物种潜在栖息地的研究, 可以模拟出区域内该物种的实际分布范围和预测出潜在分布范围, 同其他生态位模型相比具有

精确度较高的优点 (Phillips et al. 2006)。故本研究利用红外相机对同域分布在舒兰青松林区的紫貂、黄喉貂和黄鼬的活动节律进行调查, 将拍摄到三者的红外相机位点结合样线调查收集到的活动位点, 使用最大熵模型对三者的栖息地进行研究。以期掌握三者在时间和空间上的生态位分化, 进而实现共存的机制, 为生态学研究的深入提供基础数据, 也为三者的保护管理和制定生境修复计划提供科学依据。

1 研究区域概况

吉林舒兰市青松林区位于吉林省东北部, 地处长白山余脉张广财岭支脉向丘陵、平原过渡地带。总面积为 100.56 km², 海拔 331 ~ 1 109 m, 其中部的舒兰青松省级森林公园 (127°27'21" ~ 127°37'04" E, 44°13'19" ~ 44°20'54" N) 面积 67.21 km², 占研究区域总面积的 66.8% (图 1)。气候属大陆性季风气候,

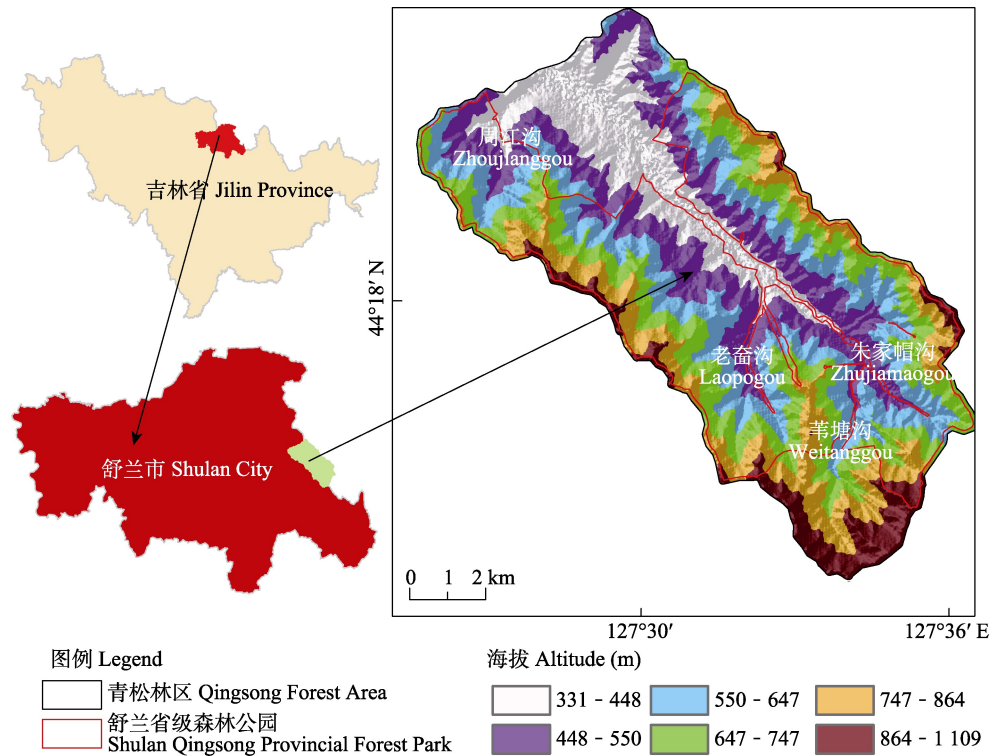


图 1 研究区域位置图

Fig. 1 Location map of the study area

年均气温达 3.5 °C，年平均降水量 700 mm 左右。林区内自然资源丰富，有国家一级重点保护野生动物紫貂和国家二级重点保护野生动物黑熊 (*Ursus thibetanus ussuricus*)、黄喉貂、马鹿 (*Cervus canadensis*)；森林覆盖率达 93.0%，以红松 (*Pinus koraiensis*)、云杉 (*Picea asperata*)、蒙古栎 (*Quercus mongolica*) 和白桦 (*Betula platyphylla*) 等优势树种组成。

2 研究方法

2.1 数据来源

2.1.1 活动节律数据收集 2019 年 11 月至 2021 年 11 月，在吉林省舒兰市青松林区对紫貂、黄喉貂和黄鼬的日活动节律进行监测。使用 ArcGIS 10.7 矢量化研究区域，将其划分为

129 个 1 km × 1 km 网格，通过查阅相关文献资料和实地走访调查选取 41 个千米网格，每个千米网格布设 1 台红外相机，共布设 41 台红外相机 (猎科 LTL6210MC) (图 2a)。实际布设时，在千米网格内选择靠近水源、兽道和存在鼬科动物活动痕迹的区域。红外相机参数设置为拍照 (连拍 4 张)，间隔 0 s，照片尺寸设置为像素 4 000 × 3 000，灵敏度中等。红外相机固定在距离地面 0.4 ~ 0.8 m 的树干上，根据冬天雪势大小等实际情况进行调整，在顺光放置的前提下 (防止镜头出现反光，导致无效拍摄) 朝向开阔地，保证镜头视野内无杂物遮挡，并尽可能与地面平行。放置结束后记录相机的经纬度并对相机进行编号，每 3 个月更换相机储存卡并检查电池电量。

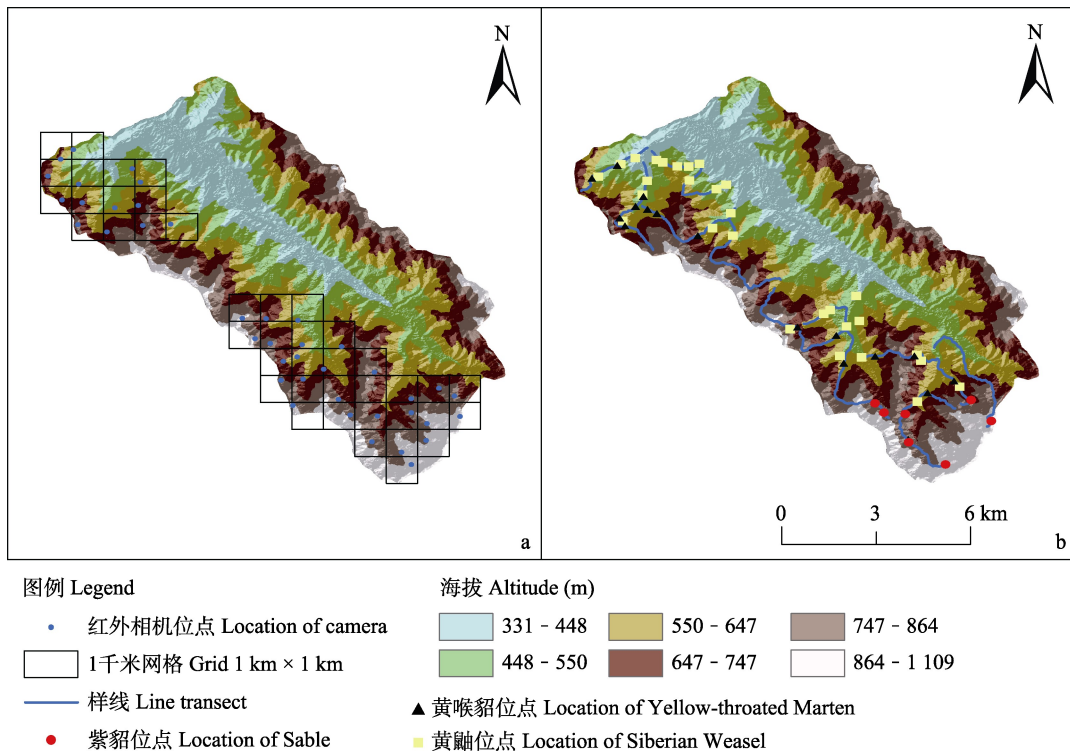


图 2 红外相机布设图 (a) 与样线布设图 (b)

Fig. 2 Layout of infrared camera locations (a) and line transect (b)

图 b 中的动物位点是由样线调查收集到的原始位点。

The animal loci in Fig. 2b are the original loci collected by the line transect survey.

2.1.2 三种动物活动位点收集 2019 至 2021 年间在研究区域内布设 10 条样线(图 2b), 样线长 4~5 km, 设置 2 人为一组进行调查, 分别在 2019 年 12 月、2020 年 12 月和 2021 年 11 月共调查 3 次。在调查过程中, 若发现动物痕迹(足迹、卧迹、粪便及实体), 根据痕迹的大小及特征, 结合雪地的深浅程度及痕迹上雪壳的软硬程度判断是否为所研究的鼬科动物在 24 h 内留下的痕迹(皮库诺夫等 2008), 若为紫貂、黄喉貂或黄鼬的新鲜痕迹则进行追踪, 每隔 200 m 使用 GPS 记录 1 个活动位点的坐标及所属物种。调查结束后使用 Excel 对记录的位点进行分类处理, 并储存为 csv 格式进行保存。

2.1.3 环境数据收集 使用 ENVI 5.3 软件对覆盖研究区域的 2019 年遥感影像进行解译(影像来源于中国科学院遥感与数字地球研究所的遥感共享平台 Sentinel-2 卫星的全波段影像 <http://ids.code.ac.cn/query.html>), 划分出落叶阔叶林、落叶针叶林、常绿针叶林、针阔混交林、道路、耕地和居民区, 共计 7 种土地利用类型, 以此作为植被数据。地形数据则是在地理空间数据云平台 (<http://www.gscloud.cn>) 下载获取 12.5 m 分辨率的数字高程模型, 使用 ArcGIS 10.7 的 Extract by Mask 提取出研究区域, 并且构建出坡度、坡向和水系, 其中, 坡度以小于 15°为平缓(gentle), 15°~35°为斜陡(steep), 大于 35°为危险(dangerously steep grade)。最终在 ArcGIS 10.7 中将上述植被和地形的栅格数据转化为 ASC 格式数据, 作为最大熵模型分析的环境数据。

2.2 数据的分析与处理

2.2.1 日活动节律 将红外相机收集到的照片进行处理, 筛选并记录紫貂、黄喉貂和黄鼬影像的拍摄时间、相机编号、个体数目和行为活动。由于无法通过影像进行个体识别, 因此将同一台相机 30 min 内连续拍摄到的同种生物的首张照片时间记作一次独立探测时间。将 7:00 时至 19:00 时定义为昼间, 19:00 时至次日

7:00 时定义为夜间, 分别计算三种动物昼夜两个时段的相对多度指数(daytime-and-night relative abundance index, D_{RAI}) (刘小斌等 2022), $D_{RAI} = (D_{ij}/N_i) 100$, D_{ij} 为物种 i 在 j 时段内出现的独立有效记录, N_i 为物种 i 独立有效记录的总和。使用核密度估计法(kernel density estimation)计算不同季节三种鼬科动物的日活动节律。将全天 24 h 划分为 24 个时段, 以 24 个时段作为横轴, 以该时段内探测到物种的活动概率为纵轴, 绘制一条目标物种在 24 h 内探测到的核密度曲线图, 曲线下与横轴及纵轴形成的总面积为 1 (Linkie et al. 2011)。运用重叠指数(coefficient of overlap, Δ)判断三者日活动节律的核密度曲线相似程度, Δ 的取值范围由 0(完全分离)到 1(完全重叠)之间(Azevedo et al. 2018)。上述分析、作图均通过 R 3.6.3 的“overlap”包完成。

2.2.2 栖息地的预测与重叠分析 研究表明, 基于默认参数下的最大熵模型预测结果不够准确和难以解释, 故本次研究利用 R 3.6.3 的“kuenm”包对最大熵模型(MaxEnt 3.4.1)的调控倍频(regularization multiplier)和特征组合参数(feature crosses)进行调整, 筛选出复杂度最低的模型参数作为最优模型进行建模(Cobos et al. 2019)。

将收集到的物种活动位点与环境变量数据分别导入最大熵模型中, 随机设置 25%的活动位点作为测试数据, 75%的活动位点用于模型构建, 交叉校验(cross-validate procedures)重复运行 10 次, 特征组合勾选 Linear features 和 Hinge features, 调控倍频设置为 2.6。通过生成受试者工作特征曲线(receiver operating characteristic, ROC)下面的面积(area under curve, AUC)来检验模型模拟的精度, 该值越大则表示模型的预测结果越好。若 AUC 值在 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(Swets 1988, Araújo et al. 2005)。最终结果选择 10 次运行的平均值, 得到最大测试敏感性和

特异性逻辑阈值 (maximum training sensitivity plus specificity logistic threshold), 将其视为栖息地适宜度指数 (habitat suitability index, HSI), 将结果图层中大于栖息地适宜度指数的区域作为该物种的栖息地 (Liu et al. 2013)。

将最大熵模型预测结果导入 ENMTools 1.3 中分组计算紫貂、黄喉貂和黄鼬的地理分布重叠度 (niche overlap)。计算得到 Schoener's D (D) 和 Hellinger's-based I (I) 用于表示地理分布重叠度, D 值和 I 值取值范围在 0 至 1 之间, 数值愈接近于 1, 物种间地理分布的重叠程度愈高 (Warren et al. 2010)。

3 结果

3.1 红外相机监测及样线调查结果

研究期内, 41 台红外相机共监测 29 971 个相机日, 有 18 台相机探测到 396 张紫貂照片, 为 99 次独立有效记录; 15 台相机探测到 324 张黄喉貂照片, 为 81 次独立有效记录; 10 台相机探测到 652 张黄鼬照片, 为 163 次独立有效记录。样线调查共收集到 7 个紫貂活动位点, 17 个黄喉貂活动位点, 29 个黄鼬活动位点 (图 2b), 结合红外相机位点并剔除掉距离小于 200 m 的活动位点后, 共获得 25 个紫貂活动位点, 31 个黄喉貂活动位点, 34 个黄鼬活动位点。

3.2 日活动节律

通过对三者昼夜两个时段的相对多度分析, 紫貂和黄鼬为夜行性动物, 夜间相对多度指数 D_{RAI} 分别为 70.7% 和 72.4%, 是昼间相对多度指数的 2 倍多; 黄喉貂为昼行性动物, 昼间相对多度指数 D_{RAI} 为 90.1%, 远大于夜间相对多度指数 (图 3)。

通过对三者日活动节律的比较发现, 紫貂主要在夜间活动, 在 19:00 时达到活动高峰, 在白天的活动频率下降, 这与黄鼬的活动时间相似, 二者日活动节律重叠指数 Δ 为 0.864, 95% 置信区间为 0.755 ~ 0.918 (图 4), 而与黄喉貂的活动时间错开, 二者日活动节律重叠指数 Δ 为 0.330, 95% 的置信区间为 0.278 ~ 0.480

(图 5); 黄喉貂在 8:00 时和 16:00 时达到活动高峰; 黄鼬主要在夜间活动, 存在 19:00 时和 2:00 时两个活动高峰, 与黄喉貂的活动节律重叠较少, 二者日活动节律重叠指数 Δ 为 0.282, 95% 的置信区间为 0.245 ~ 0.424, 仅在 6:00 时和 18:00 时有少量重叠 (图 6)。

3.3 栖息地

3.3.1 栖息地的预测 根据三种动物的受试者工作特征曲线 (ROC), 紫貂 ROC 曲线下与坐标轴围成的面积 (AUC) 值为 0.931, 黄喉貂的 AUC 值为 0.928, 黄鼬的 AUC 值为 0.917, 均超过 0.9, 表明最大熵模型预测结果可靠。根据栖息地划分的原则, 将紫貂预测结果图层中大于紫貂栖息地适宜度指数 HIS (0.426 4) 的区域视为紫貂的栖息地, 面积为 6.75 km², 占研究区域总面积的 6.7% (图 7a); 将黄喉貂预测结果图层中大于黄喉貂栖息地适宜度指数 HIS (0.325 0) 的区域视为黄喉貂的栖息地, 面积为 13.77 km², 占研究区域总面积的 13.7% (图 7b); 将黄鼬预测结果图层中大于黄鼬栖息地适宜度指数 HIS (0.525 8) 的区域视为黄鼬的栖息地, 面积为 9.66 km², 占研究区域总面积的 9.6% (图 7c)。

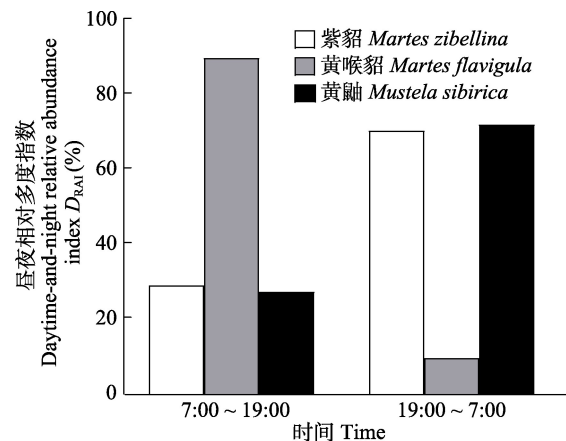


图 3 三种动物的昼夜活动节律

Fig. 3 The daytime-and-night activity rhythms of three species

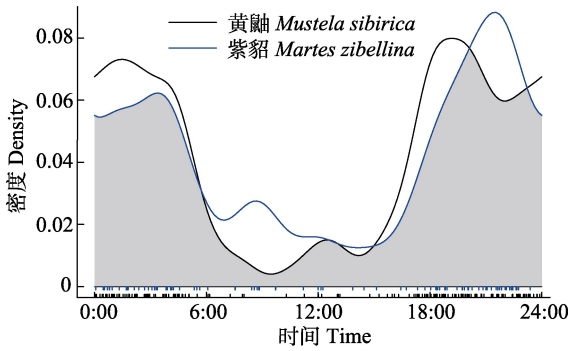


图 4 青松林区黄鼬和紫貂日活动节律

Fig. 4 The daily activity rhythms of Siberian Weasel and Sable in Qingsong Forest Region

图中灰色重叠部分为两个物种日活动节律重叠部分。横轴内蓝色细线表示该时段内紫貂数据密度，黑色细线表示该时段内黄鼬数据密度。

The grey overlapping part in the figure is the overlapping part of the daily activity rhythm of two species. The blue line in the horizontal axis represents the data density of Sable in this period, and the black line represents the data density of Siberian Weasel in this period.

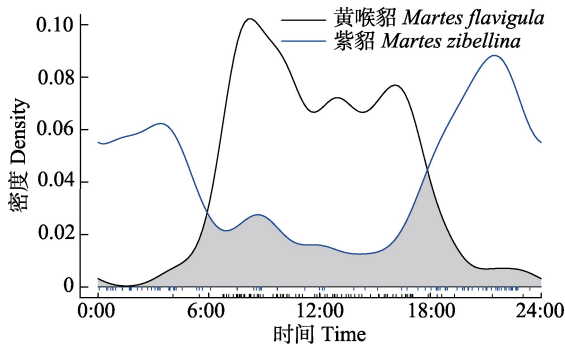


图 5 青松林区黄喉貂和紫貂日活动节律

Fig. 5 The daily activity rhythms of Yellow-throated Marten and Sable in Qingsong Forest Region

图中灰色重叠部分为两个物种日活动节律重叠部分。横轴内蓝色细线表示该时段内紫貂数据密度，黑色细线表示该时段内黄喉貂数据密度。

The grey overlapping part in the figure is the overlapping part of the daily activity rhythm of two species. The blue line in the horizontal axis represents the data density of Sable in this period, and the black line represents the data density of Yellow-throated Marten in this period.

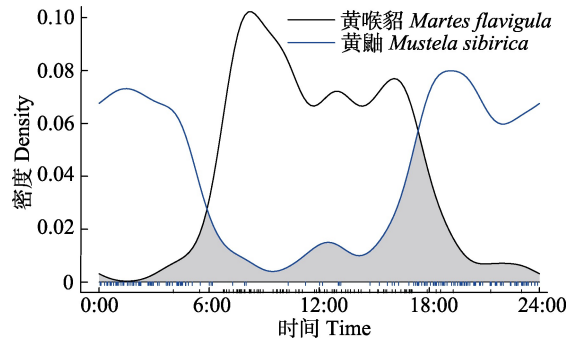


图 6 青松林区黄喉貂和黄鼬日活动节律

Fig. 6 The daily activity rhythms of Yellow-throated Marten and Siberian Weasel in Qingsong Forest Region

图中灰色重叠部分为两个物种日活动节律重叠部分。横轴内蓝色细线表示该时段内黄鼬数据密度，黑色细线表示该时段内黄喉貂数据密度。

The grey overlapping part in the figure is the overlapping part of the daily activity rhythm of two species. The blue line in the horizontal axis represents the data density of Siberian Weasel in this period, and the black line represents the data density of Yellow-throated Marten in this period.

3.3.2 栖息地的重叠 紫貂和黄喉貂的地理分布重叠度 Schoener's D (D) 值和 Hellinger's-based I (I) 值分别为 0.531 和 0.809, 说明它们的地理分布重叠较高, 栖息地重叠面积达 3.17 km², 分别占紫貂和黄喉貂栖息地面积的 47.0% 和 23.0%; 紫貂和黄鼬的地理分布重叠度 Schoener's D (D) 值和 Hellinger's-based I (I) 值分别为 0.307 和 0.590, 地理分布重叠较低, 栖息地重叠面积达 0.02 km², 分别占紫貂和黄鼬栖息地面积的 0.3% 和 0.2%; 黄鼬和黄喉貂的地理分布重叠度 Schoener's D (D) 值和 Hellinger's-based I (I) 值分别为 0.456 和 0.752, 栖息地重叠面积达 2.57 km², 分别占黄鼬和黄喉貂栖息地面积的 26.6% 和 18.7% (表 1)。

三者在舒兰青松地区栖息地的分布格局不同, 紫貂主要集中分布于苇塘沟, 且大部分区域都在青松森林公园外, 与黄喉貂在老畜沟、苇塘沟和朱家帽沟存在栖息地重叠 (图 7a);

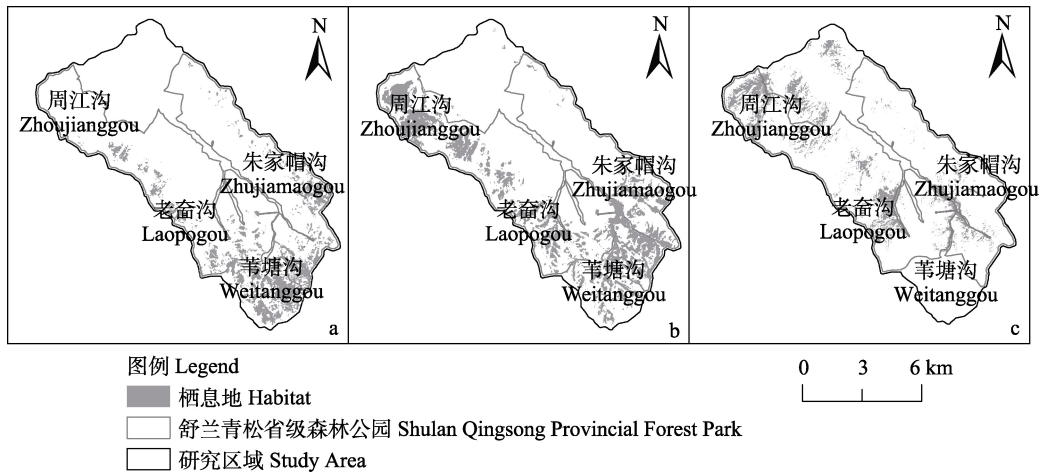


图 7 紫貂 (a)、黄喉貂 (b) 和黄鼬 (c) 栖息地分布

Fig. 7 Habitat distributions of Sable (a), Yellow-throated Marten (b) and Siberian Weasel (c)

表 1 三种动物的地理分布重叠度

Table 1 Niche overlap of three species

	紫貂 <i>Martes zibellina</i>	黄喉貂 <i>M. flavigula</i>	黄鼬 <i>Mustela sibirica</i>
紫貂 <i>Martes zibellina</i>	1	0.531	0.307
黄喉貂 <i>M. flavigula</i>	0.809	1	0.456
黄鼬 <i>Mustela sibirica</i>	0.590	0.752	1

地理分布重叠度 Hellinger's-based $I (D)$ 值 (对角线下) 和 Schoener's $D (D)$ 值 (对角线上)。

Niche overlap Hellinger's-based $I (I)$, above the diagonal) and Schoener's $D (D)$, below the diagonal).

黄喉貂在全区皆有分布, 与黄鼬主要在周江沟和朱家帽沟存在栖息地重叠 (图 7b); 黄鼬分布在周江沟、老畜沟、苇塘沟和朱家帽沟, 且都靠近村舍和耕地 (图 7c)。三者 in 森林公园内的栖息地面积分别为紫貂 3.62 km², 黄喉貂 11.63 km², 黄鼬 6.89 km², 分别占研究区域内栖息地面积的 53.6%、84.5%和 71.3%。

3.3.3 栖息地与环境变量的关系 根据 Jackknife 检验结果可知环境变量的重要性, 进而得出影响三个物种栖息地分布的主要环境变量。影响紫貂栖息地分布的主要环境变量是海拔 (52.2%)、水源 (17.9%)、常绿针叶林 (12.0%)

和居民区 (5.8%); 影响黄喉貂栖息地分布的主要环境变量是居民区 (60.3%)、落叶阔叶林 (16.5%)、落叶针叶林 (6.5%) 和水源 (12.8%); 影响黄鼬栖息地分布的主要环境变量是坡度 (34.3%)、居民区 (28.3%)、常绿针叶林 (13.1%) 和落叶阔叶林 (8.0%) (表 2)。其中, 紫貂在距居民区距离和海拔的范围值高于黄喉貂和黄鼬, 在距离水源的范围值低于黄喉貂和黄鼬, 表明紫貂比黄喉貂和黄鼬对人类活动更加敏感, 且更偏爱在水源附近生存; 黄鼬在距居民区距离、坡度和海拔范围值低于紫貂和黄喉貂, 表明黄鼬更偏向在靠近居民区、低海拔平缓的区域活动; 紫貂和黄喉貂主要在常绿针叶林、落叶针叶林中分布, 其次是针阔混交林, 回避落叶阔叶林; 黄鼬主要在落叶阔叶林和针阔混交林中分布, 其次是落叶针叶林, 回避常绿针叶林 (表 3)。

4 讨论

当互为竞争关系的物种同域分布时, 竞争中处于弱势的一方通常会调整自身的活动节律来避免同优势种共享栖息地 (Marinho et al. 2020), 或避开最适宜优势种生存的栖息地 (Marneweck et al. 2019)。本研究发现, 紫貂

表 2 环境变量对三种动物栖息地的重要性

Table 2 The importance of environmental variables to three species' habitats

环境因子 Variables	紫貂 <i>Martes zibellina</i>	黄喉貂 <i>M. flavigula</i>	黄鼬 <i>Mustela sibirica</i>
距居民区距离 Distance to residents	5.8	60.3	28.3
距耕地距离 Distance from cultivated land	0.0	0.1	3.5
距水源距离 Distance to rivers	17.9	12.8	1.3
距道路距离 Distance from the road	0.9	0.1	0.0
距落叶阔叶林距离 Distance to deciduous broad-leaved forest	1.6	16.5	8.0
距落叶针叶林距离 Distance to deciduous coniferous forest	3.0	6.5	0.0
距常绿针叶林距离 Distance to evergreen coniferous forest	12.0	2.2	13.1
距针阔混交林距离 Distance to coniferous and broad-leaved mixed forest	0.0	0.0	2.8
海拔 Altitude	52.2	0.1	0.3
坡度 Slope	5.4	0.1	34.3
坡向 Aspect	0.0	0.0	7.8

加粗的环境变量数值为物种栖息地预测模型中环境变量重要值排名前 4 位。

The bolded environmental variable values are the top four in the ranking of environmental variable importance values in the species habitat prediction model.

表 3 三种动物栖息地对应的主导环境变量适宜范围

Table 3 The suitable ranges of dominant environmental variables corresponding to the habitats of three species

环境因子 Variables	适宜范围 Suitable ranges		
	紫貂 <i>Martes zibellina</i>	黄喉貂 <i>M. flavigula</i>	黄鼬 <i>Mustela sibirica</i>
距居民区距离 Distance to residents (km)	> 4	> 2	< 1
距水源距离 Distance to rivers (km)	< 0.45	< 1.00	< 1.00
海拔 Altitude (m)	532 ~ 1 070	401 ~ 1 045	342 ~ 910
坡度 Slope	斜陡、危险 Steep and dangerously steep grade	平缓、斜陡、危险 Gentle, steep and dangerously steep grade	平缓 Gentle
植被类型 Vegetation types	紫貂偏向于常绿针叶林栖息, 其次是落叶针叶林和针阔混交林, 回避落叶阔叶林 Sable prefers to live in evergreen coniferous forests, followed by deciduous coniferous forests and mixed coniferous and broad-leaved forests, and avoid deciduous broad-leaved forests	黄喉貂偏向于落叶针叶林和常绿针叶林栖息, 其次是针阔混交林, 回避落叶阔叶林 Yellow-throated Marten prefers deciduous coniferous forests and evergreen coniferous forests, followed by coniferous and broad-leaved mixed forests, avoiding deciduous broad-leaved forests	黄鼬偏向于落叶阔叶林和针阔混交林栖息, 其次是落叶针叶林, 回避常绿针叶林 Siberian Weasel prefers deciduous broad-leaved forest and coniferous and broad-leaved mixed forest, followed by deciduous coniferous forest, avoiding evergreen coniferous forest

环境变量适宜分布范围由最大熵模型绘制的物种分布概率与环境变量响应曲线得到, 仅列出对栖息地模型重要值排名前 4 的主导环境变量的适宜分布范围。

The suitable ranges of dominant environmental variables are derived from the response curves based on MaxEnt. Response curves showed the ranges in environmental conditions that are more favourable for the distribution of species. We only showed the top four relevant variables for each species.

同黄鼬的日活动节律相似, 皆表现出夜行性, 但紫貂更偏向于高海拔地区的针叶林下栖息,

黄鼬倾向于靠近居民区和耕地生存, 两者在空间生态位产生了差异。黄喉貂具有明显的昼行

性,在中高海拔的针叶林和针阔混交林下栖息,回避居民区,与紫貂和黄鼬在空间分布有部分重叠,但在活动节律方面产生较大差异。这与前人在不同研究区域下的研究结果相符(Sasaki et al. 2014, 朱博伟等 2019, 朱洪强等 2019, 胡强等 2020, 盛琪等 2020, Li et al. 2022, Vernes et al. 2022)。

调查结果显示,分布在舒兰青松林区的兽类捕食者以紫貂、黄喉貂和黄鼬为主,并未发现虎、豹、豹猫(*Prionailurus bengalensis*)、赤狐(*Vulpes vulpes*)等大中型捕食者,因此紫貂、黄喉貂和黄鼬的日活动节律与栖息地分布不受其他兽类捕食者的影响。黄喉貂可以群体协作捕食中小型有蹄类动物(Twining et al. 2021),在食性方面与捕食啮齿类动物的紫貂和黄鼬产生了分化,但作为紫貂和黄鼬的天敌(高耀亭 1987),黄喉貂的存在对紫貂与黄鼬有较大影响。紫貂主要分布在苇塘沟高海拔区域的针叶林下,黄鼬则主要分布于周江沟、老畜沟、苇塘沟和朱家帽沟靠近居民区的区域,这与主要分布于周江沟远离居民区的黄喉貂在空间角度表现出一定的回避。在活动节律方面,紫貂和黄鼬在时间角度同黄喉貂产生差异,这是因为紫貂和黄鼬为躲避昼行性的猛禽和黄喉貂等天敌,降低自身被捕食的风险,选择在夜间活动,同时作为紫貂和黄鼬主食的啮齿目动物主要在夜间活动(Buskirk et al. 1996, Roll et al. 2006),这对紫貂和黄鼬的活动节律也造成了影响。但本次研究在白天也拍摄到紫貂和黄鼬,这可能与不同季节植被提供的隐蔽程度不同有关,有待进一步对紫貂与黄鼬在不同季节日活动节律的差异展开研究。对紫貂栖息地分布影响最大的4个环境变量中,海拔的影响最大,距居民区的距离影响最小,这与紫貂远离居民区的结果存在一定矛盾。这是由于青松林区的居民区及耕地主要分布在低海拔地区坡度较缓的区域,人为干扰的影响会随着海拔的升高而降低。并且根据结果可知,黄喉貂主要分布在中高海拔区域,故紫貂选择在高海拔地区生存

既可以减少人为干扰又可以降低被黄喉貂捕食的概率,因此在重要性方面海拔的影响大于距居民区距离的影响。同时,针叶林可以为紫貂提供食物与庇护所,所以紫貂主要选择在苇塘沟高海拔地区的针叶林下栖息。由于食性相似且地理分布具有重叠,黄鼬与紫貂具有竞争关系。研究表明,体型更大的物种在竞争关系中更占优势(Manlick et al. 2017, Jensen et al. 2019),因此体型略小于紫貂的黄鼬选择靠近人为干扰的区域生存,回避紫貂和黄喉貂偏好的常绿针叶林,减轻黄鼬同紫貂的种间竞争压力和被黄喉貂捕食的压力。

本研究发现,国家一级重点保护野生动物紫貂的栖息地主要集中在青松省级森林公园外,在区内的南部及东部仅有零星分布,且碎片化严重;国家二级重点保护动物黄喉貂的栖息地集中分布在森林公园西北部的周江沟,在其他区域成碎片化分布。栖息地的大小关系着动物未来种群数量的恢复(Martínez et al. 2021)。根据结果可知,在林型方面紫貂和黄喉貂偏好于针叶林,但由于受到人为干扰的原因,森林公园中部的针叶林下并未有紫貂和黄喉貂的分布。因此应加强对森林公园中部人为干扰活动的管控,加大对青松林区针叶林和针阔混交林的恢复力度,同时对森林公园的北部林区生境进行修复,增加适宜紫貂和黄喉貂生存的面积,在北部与南部间构建生态廊道,为紫貂和黄喉貂由南向北扩散创造条件。并在北部林区设置红外相机组进行长期监控,为后续在北部林区开展紫貂和黄喉貂的保护与研究打下基础。本研究不仅为紫貂、黄喉貂和黄鼬的保护与生态学研究提供技术支持和数据基础,还为缺乏顶级捕食者区域下的野生动物保护工作提供参考,在维护青松林区的生物多样性及生态系统平衡等方面具有重要意义。

参 考 文 献

- Araújo M B, Pearson R G, Thuiller W, et al. 2005. Validation of species-climate impact models under climate change. *Global*

- Change Biology, 11(9): 1504–1513.
- Azevedo F C, Lemos F G, Freitas-Junior M C, et al. 2018. Puma activity patterns and temporal overlap with prey in a human-modified landscape at Southeastern Brazil. *Journal of Zoology*, 305(4): 246–255.
- Buskirk S, Ma Y, Xu L, et al. 1996. Diets of, and prey selection by, Sables (*Martes zibellina*) in Northern China. *Journal of Mammalogy*, 77(3): 725–730.
- Carvalho J C, Cardoso P. 2020. Decomposing the causes for niche differentiation between species using hypervolumes. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8: 243.
- Cobos M E, Peterson A T, Barve N, et al. 2019. kuenm: an R package for detailed development of ecological niche models using Maxent. *PeerJ*, 7: e6281.
- Croose E, Bled F, Fowler N L, et al. 2019. American Marten and Fisher do not segregate in space and time during winter in a mixed-forest system. *Ecology and Evolution*, 9(8): 4906–4916.
- Farris Z J, Gerber B D, Karpanty S, et al. 2020. Exploring and interpreting spatiotemporal interactions between native and invasive carnivores across a gradient of rainforest degradation. *Biological Invasions*, 22(6): 2033–2047.
- Jensen P G, Humphries M M. 2019. Abiotic conditions mediate intraguild interactions between mammalian carnivores. *The Journal of Animal Ecology*, 88(9): 1305–1318.
- Lee S, Lee S, Song W, et al. 2017. Habitat potential mapping of Marten (*Martes flavigula*) and Leopard Cat (*Prionailurus bengalensis*) in South Korea using artificial neural network machine learning. *Applied Sciences*, 7(9): 912.
- Lesmeister D B, Nielsen C K, Schauber E M, et al. 2015. Spatial and temporal structure of a mesocarnivore guild in midwestern North America. *Wildlife Monographs*, 191(1): 1–61.
- Li J, Li D, Hacker C, et al. 2022. Spatial co-occurrence and temporal activity patterns of sympatric mesocarnivores guild in Qinling Mountains. *Global Ecology and Conservation*, 36: e02129.
- Linkie M, Ridout M S. 2011. Assessing tiger-prey interactions in Sumatran rainforests. *Journal of Zoology*, 284(3): 224–229.
- Liu C, White M, Newell G, et al. 2013. Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data. *Journal of Biogeography*, 40(4): 778–789.
- Manlick P J, Woodford J E, Zuckerberg B, et al. 2017. Niche compression intensifies competition between reintroduced American Martens (*Martes americana*) and Fishers (*Pekania pennanti*). *Journal of Mammalogy*, 98(3): 690–702.
- Marinho P H, Fonseca C R, Sarmiento P, et al. 2020. Temporal niche overlap among mesocarnivores in a Caatinga dry forest. *European Journal of Wildlife Research*, 66(2): 1–13.
- Marneweck C, Marneweck D, van Schalkwyk O L, et al. 2019. Spatial partitioning by a subordinate carnivore is mediated by conspecific overlap. *Oecologia*, 191(3): 531–540.
- Martínez M E, González B A, Velasco J A, et al. 2021. Rangewide habitat suitability analysis for the Mexican Wolf (*Canis lupus baileyi*) to identify recovery areas in its historical distribution. *Diversity and Distributions*, 27(4): 642–654.
- Norris D, Michalski F, Peres C A. 2010. Habitat patch size modulates terrestrial mammal activity patterns in Amazonian forest fragments. *Journal of Mammalogy*, 91(3): 551–560.
- Oliveira Tadeu G, Pereira Javier A. 2014. Intraguild predation and interspecific killing as structuring forces of carnivorous communities in South America. *Journal of Mammalian Evolution*, 21(4): 427–436.
- Pauli J N, Manlick P J, Tucker J M, et al. 2022. Competitive overlap between Martens *Martes americana* and *Martes caurina* and Fishers *Pekania pennanti*: a rangewide perspective and synthesis. *Mammal Review*, 52: 392–409.
- Phillips S J, Anderson R P, Schapire R E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3): 231–259.
- Roemer G W, Gompper M E, van Valkenburgh B. 2009. The ecological role of the mammalian mesocarnivore. *BioScience*, 59(2): 165–173.
- Roll U, Dayan T, Kronfeld-Schor N. 2006. On the role of phylogeny in determining activity patterns of rodents. *Evolutionary Ecology*, 20(5): 479–490.
- Sasaki H, Ohta K, Aoi T, et al. 2014. Factors affecting the distribution of the Japanese Weasel *Mustela itatsi* and the Siberian Weasel *M. sibirica* in Japan. *Mammal Study*, 39(3): 133–139.
- Satgé J, Teichman K, Cristescu B. 2017. Competition and coexistence in a small carnivore guild. *Oecologia*, 184(4): 873–884.
- Swets J A. 1988. Measuring the accuracy of diagnostic systems. *Science*, 240(4857): 1285–1293.

- Twining J P, Mills C. 2021. Cooperative hunting in the Yellow-throated Marten (*Martes flavigula*): Evidence for the not-so-solitary marten? *Ecosphere*, 12(3): e03398.
- Vernes K, Dorji S, Rajaratnam R. 2022. Patterns of species co-occurrence in a diverse Eastern Himalayan montane carnivore community. *Mammal Research*, 67(2): 139–149.
- Warren D L, Glor R E, Turelli Michael. 2010. ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography*, 33(3): 607–611.
- 高耀亨. 1987. 中国动物志: 兽纲 第八卷 食肉目. 北京: 科学出版社, 137.
- 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.
- 李彤. 1984. 吉林省啮齿动物及其天敌. *野生动物*, (5): 13–16.
- 刘小斌, 赵凯辉, 王勐. 2022. 利用红外相机监测数据分析佛坪国家级自然保护区豹猫和黄喉貂活动节律及空间分布. *动物学杂志*, 57(1): 9–18.
- 皮库诺夫, 米切尔, 杜尼申科, 等. 2008. 远东地区野生动物足迹指南. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 42–55.
- 盛琪, 董灵波, 刘兆刚, 等. 2020. 应用 GIS 对野生动物生境适宜性的评价——以大兴安岭盘古林场紫貂为例. *东北林业大学学报*, 48(6): 157–162.
- William J M, 申小莉, 刘芳, 等. 2020. 中国的野生动物红外相机监测需要统一的标准. *生物多样性*, 28(9): 1125–1131.
- 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.
- 朱洪强, 朴敏娟, 兰佳宇, 等. 2019. 黄泥河保护区三种鼬科动物冬季生境选择研究. *野生动物学报*, 40(1): 75–82.