北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

荒漠生态区典型哺乳动物占域与活动节律对放牧的响应

杨文迪 陈川 杨文超 栾晓峰

Responses of the occupancy and activity rhythms of typical desert mammals to grazing in arid ecoregion

Yang Wendi, Chen Chuan, Yang Wenchao, Luan Xiaofeng

引用本文:
杨文迪, 陈川, 杨文超, 栾晓峰. 荒漠生态区典型哺乳动物占域与活动节律对放牧的响应[J]. 北京林业大学学报, 2026, 48(5):146–156. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250418
Yang Wendi, Chen Chuan, Yang Wenchao, Luan Xiaofeng. Responses of the occupancy and activity rhythms of typical desert mammals to grazing in arid ecoregion[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(5):146–156. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250418

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250418

您可能感兴趣的其他文章
Articles you may be interested in

阔叶红松林功能多样性与森林碳汇功能关系
Relationship between functional diversity of broadleaved Korean pine forest and forest carbon sink function
北京林业大学学报, 2022, 44(10): 68–76. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220237

塔里木盆地典型荒漠灌木枝叶异速生长关系
Allometry relationship of branches and leaves of typical desert shrubs in the Tarim Basin, Xinjiang of northwestern China
北京林业大学学报, 2025, 47(8): 77–87. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250036

黑龙江丰林国家级自然保护区生态系统服务价值评估与分析
Evaluation and analysis on ecosystem service value of Fenglin National Nature Reserve in Heilongjiang Province of northeastern China
北京林业大学学报, 2021, 43(7): 100–110. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210041

北京居住区鸟类群落特征及其影响因素
Characteristics and influencing factors of bird communities in residential areas of Beijing
北京林业大学学报, 2025, 47(6): 80–89. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20240062

用修正的遗传绝对距离公式测度物种均匀性
Measuring species evenness with modified formula of genetic absolute distance
北京林业大学学报, 2022, 44(2): 30–36. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210019

不同放牧方式对草地群落植物功能群组成和结构的影响
Effects of different grazing methods on the composition and structure of plant functional groups in grassland community
北京林业大学学报, 2022, 44(1): 77–86. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210281

DOI:10.12171/j.1000−1522.20250418

荒漠生态区典型哺乳动物占域与活动节律对放牧的响应

杨文迪　陈　川　杨文超　栾晓峰
（北京林业大学生态与自然保护学院，北京 100083）

摘要:【目的】通过量化荒漠典型哺乳动物的占域与活动节律变化，分析人为放牧干扰下的行为适应，揭示放牧干扰下物种共存的生态位机制，从而为新疆干旱区生物多样性保护提供科学依据。**【方法】**于 2024−05−22 至 2024−10−24，以新疆甘家湖梭梭林国家级自然保护区精河与乌苏管理片区为研究区域，按照 1 km × 1 km 网格布设 91 台红外相机，通过单物种占域模型和核密度估计法，从时间和空间两个维度研究草兔、鹅喉羚、马鹿、赤狐、狗獾和野猪等典型哺乳动物对放牧干扰的响应。**【结果】**(1)研究期间累计完成 10 073 个有效相机日监测，共记录到野生哺乳动物有效照片 2017 张，家畜活动照片 2 552 张，以及人为活动照片 230 张，共记录野生哺乳动物 15 种，包括狼、猞猁、马鹿等 6 种国家二级保护动物。物种相对多度指数呈明显差异，优势种为草兔、沙鼠和赤狐，偶见种为狼与北美水貂。(2)在空间维度上，物种呈现“特化−泛化”的分化策略：马鹿和野猪属于特化型，其占域率受距水源距离、海拔、家畜活动遇见率等关键因子主导，体现了对核心资源的高度依赖；而鹅喉羚、草兔、赤狐和狗獾属于泛化型，其占域率受多因子弱效应驱动。(3)在时间维度上，物种通过生态位分异实现共存：日行性的鹅喉羚与家畜活动时间高度重叠；而赤狐、狗獾、马鹿、野猪及草兔则采取夜行或晨昏活动模式，实现了时间上的有效回避。鹅喉羚的活动高峰随放牧强度增加显著提前，草兔和马鹿的活动高峰随放牧强度增加出现延迟，赤狐、狗獾和野猪的节律则保持稳定。**【结论】**本研究揭示了荒漠哺乳动物对放牧干扰的多维响应。在空间上，物种呈现‘特化−泛化’的生态位分化格局；在时间上，则通过节律调节实现生态位分离。这些发现揭示了人为干扰下物种共存的行为可塑性，未来可根据物种特异性制定管理策略，实现干旱区生物多样性保护的精准施策。

关键词：新疆；荒漠典型哺乳动物；放牧；人为干扰；占域模型；活动节律；生物多样性
中图分类号：S863；Q958.1　**文献标志码：**A　**文章编号：**1000−1522(2026)05−0146−11
引文格式：杨文迪，陈川，杨文超，等. 荒漠生态区典型哺乳动物占域与活动节律对放牧的响应［J］. 北京林业大学学报，2026，48(5)：146−156. Yang Wendi, Chen Chuan, Yang Wenchao, et al. Responses of the occupancy and activity rhythms of typical desert mammals to grazing in arid ecoregion［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(5): 146−156.

Responses of the occupancy and activity rhythms of typical desert mammals to grazing in arid ecoregion

Yang Wendi　Chen Chuan　Yang Wenchao　Luan Xiaofeng
(College of Ecology and Nature Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract:［**Objective**］This study aims to quantify the variations in occupancy and activity rhythms of typical desert mammals, analyze their behavioral adaptations under anthropogenic grazing disturbance, and uncover the niche mechanisms underlying species coexistence in such contexts. Ultimately, it seeks to provide a scientific foundation for biodiversity conservation in the arid regions of Xinjiang.［**Method**］From May 22 to October 24, 2024, fieldwork was conducted in the Jinghe and Wusu management area of the

收稿日期: 2025−10−28　**修回日期:** 2026−02−09
基金项目: 国家科技部重点专项(2021xjkk1203)，国家科技部重点研发项目计划(2022YFF1301405)。
第一作者: 杨文迪。主要研究方向：自然保护地和生物多样性保护。Email：2173614419@qq.com　地址：100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学生态与自然保护学院。
责任作者: 栾晓峰，教授。主要研究方向：自然保护地和生物多样性保护。Email：55532833@qq.com　地址：同上。
本刊网址: https://j.bjfu.edu.cn；https://journal.bjfu.edu.cn

Xinjiang GanJiahu Haloxylon Forest National Nature Reserve. A total of 91 infrared cameras were deployed following a 1 km × 1 km grid design. Single-species occupancy models and kernel density estimation were employed to investigate the responses of representative mammals (including the cape hare, goitered gazelle, red deer, red fox, Asian badger, and wild boar) to grazing disturbance across both temporal and spatial dimensions. [**Result**] (1) During the study period, 10 073 effective camera-days of monitoring were accumulated, yielding 2 017 valid images of wild mammals, 2 552 images of livestock activities, and 230 images of human activities. A total of 15 wild mammal species were recorded, including 6 national second-class protected species such as the wolf and Asian lynx. The relative abundances index of species show significant differences. The dominant species were the cape hare, gerbil, and red fox, while the wolf and American mink were rare species. (2) In terms of spatial dimension, species exhibit a differentiation strategy of "specialization-generalization": red deer and wild boar are specialized types, with their territory occupancy rates being dominated by key factors such as distance from water sources, altitude, and encounter rates with domestic animals, reflecting a high dependence on core resources; while goitered gazelle, cape hare, red foxes, and Asian badger are generalized types, with their territory occupancy rates being driven by weak effects of multiple factors. (3) In terms of temporal dimension, species achieve coexistence through niche differentiation: the diurnal goitered gazelle has a highly overlapping activity time with domestic animals; while red foxes, Asian badger, red deer, wild boar, and cape hare adopt nocturnal or crepuscular activity patterns, effectively avoiding each other in time. The activity peak of goitered gazelle significantly advances with the increase in grazing intensity, while the activity peaks of cape hare and red deer are delayed with the increase in grazing intensity. The rhythms of red foxes, Asian badger, and wild boar remain stable. [**Conclusion**] This study reveals the multi-dimensional responses of desert mammals to grazing disturbance. Spatially, species exhibit a niche differentiation pattern of "specialization-generalization"; temporally, they achieve niche segregation through rhythmic regulation. These findings highlight the behavioral plasticity underlying species coexistence under anthropogenic disturbance, emphasizing the need for species-specific management strategies in the future to enable targeted biodiversity conservation in arid regions.

Key words: Xinjiang; typical desert mammals; grazing; anthropogenic disturbance; occupancy modeling; diel activity patterns; biodiversity

荒漠生态系统作为全球最脆弱的生态系统类型之一，其生境的不稳定性，导致野生动物的生存与繁衍高度依赖于栖息地质量的波动[1−2]。这种固有的脆弱性使得即使是轻微的人为干扰，也可能引发严重的生态后果，因此，放牧等人为活动对野生动物的影响备受关注。家畜与野生动物在食物、水源等有限资源上的竞争，会导致野生动物家域收缩或行为模式的改变[3]。更为复杂的是，不同物种对同种干扰的响应策略存在显著的物种特异性，使其在栖息地选择和行为节律上呈现出复杂的差异化模式[4]。此外，放牧活动中伴随的人类存在（如牧民和牧犬）会引发野生动物的“恐惧效应”，这进一步推动其在空间分布与时间节律上作出适应性调整[5−6]。

关于放牧干扰的驱动机制，学界主要存在两种竞争性假说：人类竞争假说（human competition hypothesis，HCH）认为，人类及其家畜作为竞争者，通过资源挤压和干扰压力迫使野生有蹄类在时间和空间上进行主动回避，这一过程符合竞争排斥原理[7]；而人类盾牌假说（human shield hypothesis，HSH）则指出，人类活动可能驱离捕食者，从而为部分猎物提供“庇护效应”，产生积极正向的生态作用[8]。然而，在生境脆弱、资源高度受限的荒漠生态系统中，人为放牧干扰究竟通过何种路径主导野生动物的行为，目前仍缺乏系统的实证检验。为了厘清这一机制，本研究提出核心科学假设：在荒漠放牧干扰下，野生动物的行为响应是“竞争回避”与“风险权衡”共同作用的结果。

为了探究放牧干扰对荒漠典型哺乳动物的影响，方法学的突破至关重要。红外相机技术因其非侵入性和连续监测的优势，已广泛应用于大熊猫（*Ailuropoda melanoleuca*）[9]、雪豹（*Panthera uncia*）[10]等珍稀物种的研究，并在传统调查难以实施的荒漠区发挥了关键作用。针对空间格局的分析，占域模型的应用使得研究者能够在探测率不足的条件下，

有效区分栖息地选择与探测过程，从而无偏估计物种的真实分布[11]。针对时间节律的量化需求，核密度估计法则成为解析物种日活动节律及其对干扰时间响应的标准工具[12]。这些技术手段的结合，为荒漠系统中探究人类活动对野生动物的多维影响奠定了坚实基础。

新疆甘家湖梭梭林国家级自然保护区作为典型的温带荒漠生态系统，以荒漠植被梭梭林为核心保护对象，目前正面临放牧干扰与保护之间的突出矛盾。持续的放牧活动不仅加剧了家畜与野生草食动物对有限草料和水源的直接竞争，还通过人为介入压缩了赤狐(*Vulpes vulpes*)、狗獾(*Meles leucurus*)等物种的栖息空间，给本已脆弱的荒漠生态系统带来了显著的保护压力。然而，该区域迄今缺乏针对大中型哺乳动物栖息地利用及活动节律的系统研究。为此，本研究以新疆甘家湖梭梭林国家级自然保护区为研究区域，选取草兔(*Lepus capensis*)、鹅喉羚(*Gazella subgutturosa*)、马鹿(*Cervus elaphus*)、赤狐、狗獾和野猪(*Sus scrofa*)6 种典型哺乳动物为研究对象，结合红外相机监测数据、单物种占域模型与核密度估计法，系统评估人为放牧活动对哺乳动物占域格局及活动节律的多维影响，以期为缓解区域人兽冲突以及制定精准的生物多样性保护策略提供科学依据。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

新疆甘家湖梭梭林国家级自然保护区(44°50′～45°15′N，83°00′～83°45′E)地处准噶尔盆地西南缘，是中亚荒漠带东端的典型区域，总面积 546 km^2。海拔 186～414 m。气候极端干旱，年温差大，年降水量不足 140 mm，蒸发量超 2 000 mm，地下水埋深 5～15 m。植被以梭梭(*Haloxylon ammodendron*)、柽柳(*Tamarix* spp.)和沙拐枣(*Calligonum* spp.)为主，主要野生动物包括赤狐、鹅喉羚、马鹿、草兔等。

1.2 研究方法

1.2.1 红外相机布设

以新疆甘家湖梭梭林国家级自然保护区精河与乌苏管理片区为研究区域，为系统评估该区域内物种分布，通过 ArcGIS 将研究区域划分为 1 km × 1 km 的网格作为基本调查单元。基于调查样线长度为 2～3 km，且横跨 2～3 个相邻网格原则，选择 86 个 1 km × 1 km 网格内 33 条样线的沿途、兽径、小道等动物常出没的生境布设红外相机(E3H 智能探测相机)91 台，其中精河管理片区布设 36 台相机，乌苏管理片区布设 55 台相机(图 1)。相机安装于距地面 0.4～0.6 m 的高度，朝向开阔区域，且前方不放置任何诱饵。为保障监测独立性，相邻相机间距不小于 500 m。部分网格因动物活动痕迹较多而布设多台相机，以提高物种探测效率。相机设定为“拍照 + 视频”模式，每次触发连续拍摄 3 张照片和 1 段 10 s 视频，感应间隔为 30 s。在野生动物监测调查期间，由于持续高强度放牧与频繁人为干扰，以及设备安装条件受限、部分相机发生故障等原因，每 2～3 个月进行一次数据回收，并同步更换存储卡与电池、检修故障设备。

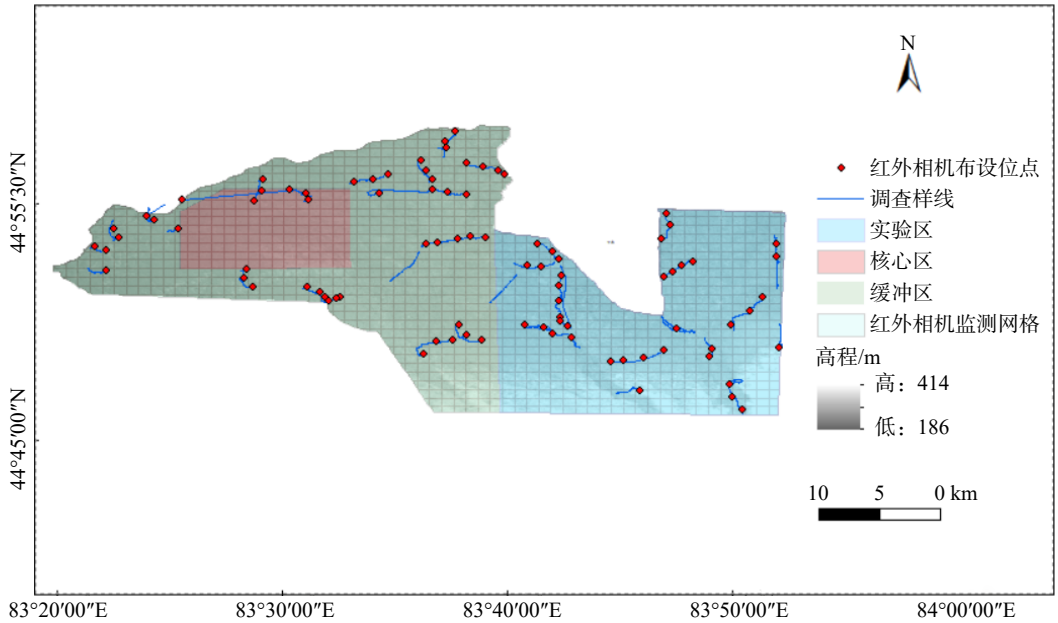


图 1 新疆甘家湖梭梭林国家级自然保护区样线分布及红外相机位点分布

Fig. 1 Distribution of sample transects and infrared camera sites in the Xinjiang GanJiahu Haloxylon Forest National Nature Reserve

1.2.2　物种多样性分析

本研究中，同一相机位点内红外相机持续工作 24 h 记为 1 个有效相机工作日，基于同一相机位点相隔小于 30 min 内所拍到的同一物种的多张照片或视频，记为 1 张独立有效照片。所有红外相机记录到的哺乳动物影像数据，均依据《中国哺乳动物多样性（第二版）》[13]进行物种鉴定与记录。

采用物种的相对多度指数[14]（relative abundance index，RAI）衡量物种在保护区的多样性。

$$\mathrm{RAI}=\frac{\sum_{i=1}N_i}{\sum_{i=1}T_i}\times 100\% \tag{1}$$

式中：N_i 表示目标物种在第 i 个位点的独立有效照片数，T_i 表示第 i 个位点的有效相机日。

1.2.3　空间占域分析

为探究放牧干扰对目标物种占域分布格局的影响机制及其关键驱动因子，构建单物种占域模型，以同步估计并区分影响物种占域率的因素，从而明确人为因子与自然因子在决定物种空间分布中的作用及其显著性。

占域模型是一种能校正探测误差的统计框架，通过同步估计占域率（ψ，物种真实存在的概率）与探测率（p，给定存在条件下的探测概率），实现物种空间分布的无偏推断。该方法基于探测历史数据，在满足“研究期间占域状态闭合”“各次探测事件互相独立”“没有非建模异质性”及“物种识别无误”4 个基本假设的前提下，模型基于每个采样单元的探测历史构建似然函数，该函数同时考虑两种可能性，该单元被占据但未被完全探测，或该单元实际未被占据。通过最大化整个研究区域的似然函数，可同步估计 ψ 和 p 的值[15]。进一步地，通过引入环境协变量，定量解析环境因子对物种占域与探测过程的影响。

本研究选择了一系列可能对哺乳动物的占域分布格局有影响的自然和人为协变量进行验证（表 1）。基于前人研究[16]，本次检验的自然协变量包括归一化植被指数（NDVI）、海拔（ALT）、坡度（Slope）和距水源距离（Water）；人为协变量包括家畜活动遇见率（Grazing）、人为活动遇见率（Human）。本研究从中国科学院计算机网络信息中心地理空间数据云（http://www.gscloud.cn/sources）下载了 30 m 分辨率的 ASTER GDEMV2 数字高程数据（DEM）。在 ArcGIS 中，首先对下载的多幅栅格图进行合并，再以研究区域为掩膜，通过“按掩膜提取”工具得到研究区的数字高程数据。随后，利用表面分析模块从数字高程数据中提取海拔和坡度栅格图层，获得各相机位点的海拔和坡度。为评估植被状况，提取了每个相机位点的归一化植被指数。同时，基于调查期间所记录的新疆甘家湖梭梭林国家级自然保护区的河流分布轨迹，运用 ArcGIS 中的欧氏距离工具计算各相机位点到水源的距离。家畜活动遇见率以红外相机拍摄到的所有自由放牧家畜（包括家牛、家羊和家马）的相对多度指数之和表示；人为活动遇见率则以除保护区工作人员外的人类相对多度指数之和来表示。随后，对所有连续型协变量进行了标准化处理，将距水源距离这一协变量对数转换以校正偏态，再与其余协变量一同进行 Z-score 标准化。在构建占域模型前，对所有环境协变量进行了方差膨胀因子（VIF）诊断与相关性分析，剔除 VIF > 3 和高度相关（|相关系数| > 0.7）的变量，以规避多重共线性对参数估计的影响。

为提高模型可靠性，分析剔除了记录稀少的物种（如狼、猞猁）及因监测与鉴定偏差而不适用的沙鼠（*Muroidea* spp.）等小型啮齿类。最终选取相对多度指数高于 0.5 的 6 种典型哺乳动物作为分析对象，包括草兔、鹅喉羚、马鹿、赤狐、狗獾和野猪。

基于红外相机探测历史数据，在 R 4.3.0 环境中，使用 unmarked 包为每个物种构建单物种占域模型。首先构建包含全部 6 个协变量的全局模型。随后，通过构建包含不同协变量组合的候选模型集，采用 AICc 准则进行模型筛选。将 ΔAICc < 2 的模型视为具有相近解释力的“等效模型”，为综合评估各环境因子的影响，仅对等效模型中的 ψ 侧协变量进行模

表 1　单物种占域模型的协变量

Tab. 1　Covariates in the species occupancy model

类别	协变量	描述	范围	平均值 ± 标准差
自然因子	归一化植被指数	各相机的归一化植被指数均值	0.09 ~ 0.24	0.13 ± 0.03
	海拔/m	30 m DEM 提取各相机的海拔均值	155.15 ~ 300.19	207.51 ± 35.82
	坡度/(°)	30 m DEM 提取各网格的坡度均值	0.33 ~ 18.19	4.59 ± 3.24
	距水源距离/m	各相机内位点到水源的最小距离	7.73 ~ 12 795.94	3 165.58 ± 3 019.67
人为因子	家畜活动遇见率	各相机的家畜相对多度指数之和	0.00 ~ 2.08	0.28 ± 0.49
	人为活动遇见率	各相机的人为相对多度指数之和（工作人员除外）	0.00 ~ 1.00	0.03 ± 0.16

型平均，以获得各协变量对 ψ 的标准化回归系数（β）及其 95% 置信区间（CI）。模型平均后，若协变量 β 值的 95% 置信区间不为 0，则视为其对该物种的占域有显著影响（$p < 0.05$）；β 值为正，为正向影响，β 值为负，则为负向影响。为进一步直观呈现和比较各物种对不同环境因子的响应模式，本研究基于模型平均结果，制作哺乳动物占域影响因子图，以揭示不同物种间的特异性响应。

1.2.4 时间节律分析

为系统评估放牧干扰对野生动物时间行为的多维影响，本研究首先构建了放牧干扰强度分级体系，为后续比较提供量化框架。基于 91 个相机位点的家畜独立有效照片数，以第 33 和第 66 百分位数为阈值，将位点划分为低（0 ~ 5 次，n = 34）、中（6 ~ 25 次，n = 28）、高（≥26 次，n = 29）3 个放牧强度等级，确保各等级样本量均衡。

在此基础上，研究从 3 个维度展开系统分析。首先，通过种间重叠分析与日活动节律拟合，揭示物种与家畜的时间关系。采用重叠系数（范围 0 ~ 1），定量评估野生动物与家畜在日活动时间上的重叠程度，重叠系数越大，表明二者间时间生态位的重叠程度越高。同时，将 24 h 以 1 h 间隔划分时段，统计各时段内目标物种的独立有效照片数。运用核密度估计法拟合连续的日活动节律曲线，估计物种在一天中任一时刻被探测到的概率密度，并制成活动模式曲线图，直观展示家畜与野生动物的活动高峰时段与模式特征。

其次，进行观测频次统计与同域分布分析，统计了每个物种在低、中、高 3 个放牧干扰等级下的独立有效照片数，对比分析各物种观测频次随放牧强度梯度的变化规律。同时，统计每种野生动物在“有家畜记录的相机位点”的数量，以及在这些同域位点上的家畜与野生动物观测总数。

最后，针对种内响应差异，开展活动节律的跨强度比较，采用 Watson-Wheeler 非参数检验[17]来探究同一物种在不同放牧干扰强度下的日活动节律是否存在显著变化，对低−中、中−高、低−高 3 个干扰强度组进行两两比较（显著性水平 $p < 0.05$），并制成统计显著性和活动节律曲线对比图。本研究中时间节律分析通过 R 4.3.0 软件中的 overlap 和 activity 包完成。

2 结果与分析

2.1 哺乳动物多样性

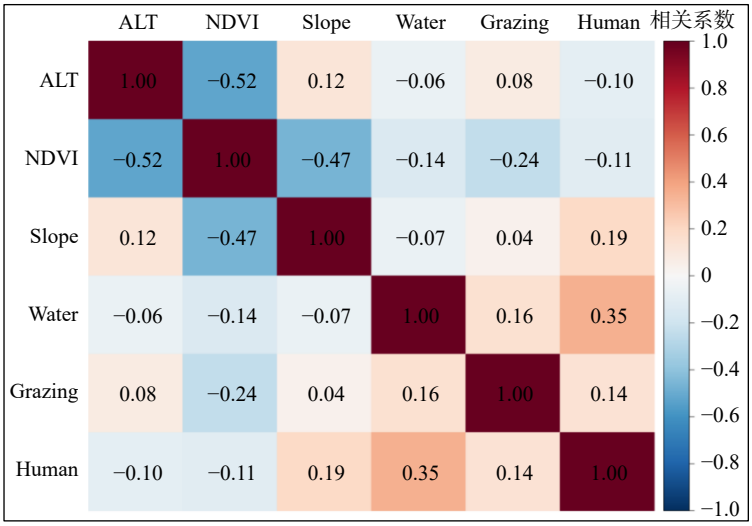
2024−05−22 到 2024−10−24，33 条样线内 91 个有效相机位点共计 10 073 个有效相机日，获得野生哺乳动物独立有效照片 2 017 张，以及人为活动（工作人员除外）独立有效照片 230 张，家牛、家羊、骆驼等家畜活动独立有效照片 2 552 张。共发现 15 种野生哺乳动物，隶属于 6 目 10 科，分别为食肉目的狼（*Canis lupus*）、赤狐、草原斑猫（*Felis silvestris*）、猞猁（*Lynx lynx*）、狗獾、虎鼬（*Vormela peregusna*）和外来物种北美水貂（*Neovison vison*），猬形目的大耳猬（*Hemiechinus auritus*），兔形目的草兔，翼手目的东方蝙蝠（*Vespertilio sinensis*），啮齿目的沙鼠，以及偶蹄目的鹅喉羚、马鹿、狍（*Capreolus capreolus*）和野猪。其中国家二级重点保护动物包括狼、赤狐、草原斑猫、猞猁、马鹿和鹅喉羚；新疆维吾尔自治区一级重点保护动物包括虎鼬和狍。

物种相对多度指数呈明显差异。草兔（RAI = 5.51）、沙鼠（RAI = 4.55）和赤狐（RAI = 4.34）相对多度指数较高，为优势物种；狼（RAI = 0.03）和北美水貂（RAI = 0.01）相对多度指数比较低，为偶见物种。在受保护物种中，赤狐、马鹿（RAI = 1.98）、鹅喉羚（RAI = 1.66）、狍（RAI = 0.30）、狗獾（RAI = 0.70）和草原斑猫（RAI = 0.13）的分布较为稳定，表明该区域具备一定的保护物种承载能力；而猞猁（RAI = 0.06）和虎鼬（RAI = 0.06）的相对多度指数处于较低水平。其他常见物种包括大耳猬（RAI = 0.10）、野猪（RAI = 0.50）和东方蝙蝠（RAI = 0.06）的相对多度指数处于偶见物种与优势物种之间。

2.2 空间占域分析

在构建占域模型前，对所有环境协变量进行了 VIF 诊断与相关性分析。结果（图 2）表明，各变量 VIF 值均远低于 3，变量间不存在多重共线性问题。进一步结合相关性热力图发现，变量间虽存在一定程度的负向关联，但相关系数的绝对值均未超过 0.7。综上，变量间独立性良好，均可保留用于后续占域模型分析。

基于满足建模前提的哺乳动物占域模型结果（表 2），6 种荒漠哺乳动物对环境因子的响应模式存在显著差异，反映出不同的占域策略。马鹿和野猪的占域率高度依赖于特定几个环境因子：马鹿的所有等效模型均包含海拔与家畜活动遇见率；野猪的占域率主要由距水源距离和家畜活动遇见率驱动。而鹅喉羚、草兔、赤狐与狗獾的占域率则受到多个环境因子的共同影响。鹅喉羚与草兔的占域模型权重分散且等效模型较多（各有 8 个）；赤狐的等效模型显示其占域率受多因子共同调节；而狗獾的占域模型结构最为复杂，其部分等效模型涵盖了海拔、NDVI、坡度、距水源距离以及家畜活动遇见率全部 5 个因子。依据等效模型中驱动因子数量的差异，本



ALT. 海拔；NDVI. 归一化植被指数；Slope. 坡度；Water. 距水源距离；Grazing. 家畜活动遇见率；Human. 人为活动遇见率。下同。

图 2　占域模型中所有协变量的 Pearson 相关性分析

Fig. 2　Pearson correlation analysis of all covariates in the occupancy model

文将物种占域策略划分为 2 类: 一类为特化型, 表现为由少数关键因子主导, 包括马鹿与野猪; 另一类为泛化型, 表现为受多个环境因子共同驱动, 包括鹅喉羚、草兔、赤狐与狗獾。

基于模型平均得到的各物种对环境因子的标准化回归系数及其 95% 置信区间结果(图 3), 进一步印证了上述占域策略的分化。在人为干扰方面, 6 种荒漠哺乳动物的占域率均与家畜活动遇见率呈正相关, 其中马鹿、野猪达显著水平($p < 0.05$), 提示适度放牧可能与野生动物在空间上共存; 但与人为活动遇见率的相关性均不显著($p > 0.05$), 表明在当前研究环境下, 人类直接活动尚未成为这些动物空间分布的关键限制因子, 其对人为活动未表现出明确的回避或趋近行为。在自然环境因子方面, 马鹿的占域率与海拔呈显著负相关($p < 0.05$), 表明其回避高海拔区域; 野猪的占域率与距水源距离呈显著负相关($p < 0.05$), 暗示其依赖水源; 而狗獾、草兔、赤狐和鹅喉羚对各自然因子均无显著响应($p > 0.05$), 体现出这 4 种动物对资源利用策略的泛化特征。总体而言, 家畜活动遇见率对多种物种占域率具有显著影响, 这凸显了放牧干扰在荒漠哺乳动物占域分布格局中的重要驱动作用。

2.3　时间节律分析

2.3.1　野生动物与家畜的节律重叠

本研究区内家畜放牧活动集中于 9: 00—18: 00 的昼间时段, 呈现双峰活动模式(图 4)。在这一固定放牧时间框架下, 6 种野生动物因其固有活动节律的差异, 与家畜形成了不同程度的节律重叠。

日行性的鹅喉羚活动高峰集中于午间, 与家畜的昼间放牧时段高度吻合, 其与家畜的时间重叠系数最高(0.87), 表现出对放牧干扰的行为耐受。晨昏性的野猪、草兔和马鹿与家畜的时间重叠系数分别为 0.56、0.51 和 0.53, 其主要活动集中于黎明与黄昏的放牧间歇期, 与家畜的昼间活动形成部分错开, 处于中等重叠水平。夜行性的赤狐和狗獾与家畜的时间重叠系数较低, 分别为 0.42 和 0.45, 其活动高峰完全位于夜间, 与放牧时段明显错开, 通过时间规避有效减少了与家畜的直接接触。上述结果表明, 在固定的放牧时间窗口下, 不同物种因其固有活动节律与放牧时间的匹配程度不同, 形成了重叠共存、晨昏间歇与夜行规避 3 种差异化的时间生态位, 这是不同物种与家畜活动实现时间维度共存的关键机制。

2.3.2　放牧强度对活动节律的影响

对不同放牧强度梯度的分析, 进一步揭示了物种在时间维度上的生态分化。从空间分布来看, 不同物种在不同放牧强度区域的观测频次存在显著差异: 草兔、赤狐、马鹿、狗獾和野猪在高强度放牧区的观测频次均高于低、中放牧强度, 受放牧影响比较小; 与之相反, 鹅喉羚在低强度放牧区观测频次最高, 且频次随放牧强度增加而明显降低, 受放牧影响比较大(表 3)。

更重要的是, 物种的活动节律对放牧强度的响应模式呈现明显分化(图 5)。草兔与马鹿的活动节律在中–高放牧强度间发生显著延迟($p < 0.05$)。草兔在高强度区的活动高峰维持在 6: 00, 相较于中强度区有所后移; 马鹿也表现出类似的延迟趋势, 这表明其通过推迟日活动高峰来应对放牧强度带来的干扰。鹅喉羚的活动节律对放牧干扰最为敏感, 其活动节律在不同放牧强度间存在显著差异($p < 0.05$)。其日活动高峰从低强度区的 12: 00 显著提前至中、

表 2 哺乳动物占域模型

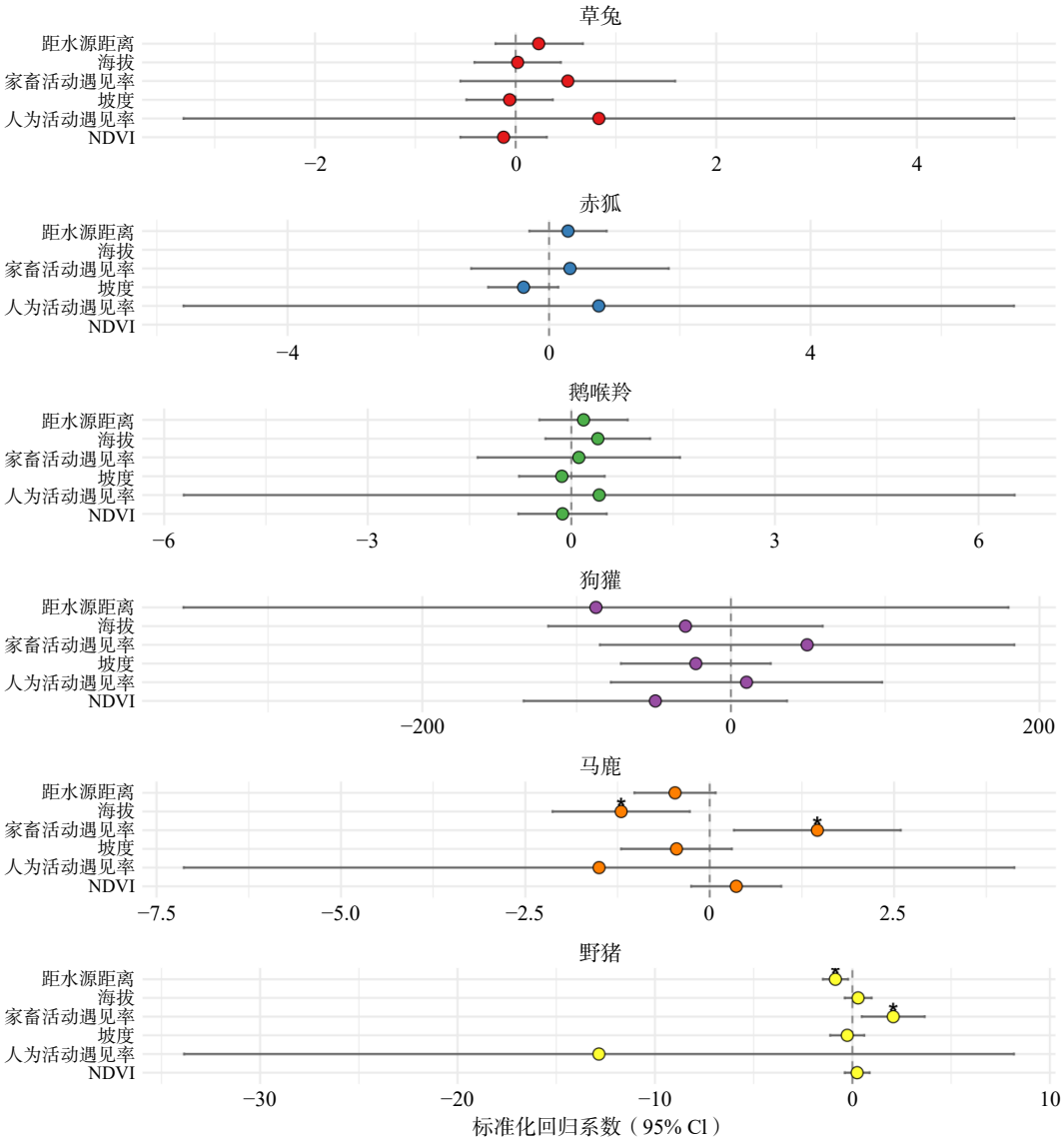
Tab. 2 Occupancy models for mammal species

动物名称	等效模型	ΔAICc	AICc权重
赤狐 *Vulpes vulpes*	psi(Slope),p(.)	0	0.11
	psi(Water),p(.)	1.07	0.06
	psi(Grazing),p(.)	1.86	0.04
	psi(Human),p(.)	1.99	0.04
	psi(Slope,Water),p(.)	1.43	0.05
狗獾 *Meles leucurus*	psi(ALT,Water,Grazing),p(.)	1.25	0.10
	psi(ALT,Slope,Water,Human),p(.)	1.60	0.08
	psi(ALT,Water,Grazing,Human),p(.)	1.66	0.08
	psi(ALT,NDVI,Slope,Water,Grazing),p(.)	0	0.18
	psi(ALT,NDVI,Slope,Water,Grazing,Human),p(.)	1.95	0.07
草兔 *Lepus capensis*	psi(Water),p(.)	0	0.08
	psi(Grazing),p(.)	0.17	0.07
	psi(NDVI),p(.)	0.73	0.06
	psi(Human),p(.)	0.95	0.05
	psi(Slope),p(.)	1.04	0.05
	psi(ALT),p(.)	1.11	0.05
	psi(Water,Grazing),p(.)	1.12	0.05
	psi(NDVI,Water),p(.)	1.98	0.03
鹅喉羚 *Gazella subgutturosa*	psi(ALT),p(.)	0	0.10
	psi(Water),p(.)	0.88	0.06
	psi(NDVI),p(.)	1.00	0.06
	psi(Slope),p(.)	1.02	0.06
	psi(Grazing),p(.)	1.12	0.06
	psi(Human),p(.)	1.13	0.06
	psi(ALT,Slope),p(.)	1.86	0.04
	psi(ALT,Water),p(.)	1.87	0.04
马鹿 *Cervus elaphus*	psi(ALT,Grazing),p(.)	0.83	0.10
	psi(ALT,Water,Grazing),p(.)	0	0.14
	psi(ALT,Slope,Grazing),p(.)	1.49	0.07
	psi(ALT,NDVI,Grazing),p(.)	1.08	0.08
	psi(ALT,NDVI,Water,Grazing),p(.)	1.24	0.08
	psi(ALT,Water,Grazing,Human),p(.)	1.93	0.06
	psi(ALT,Slope,Water,Grazing),p(.)	0.73	0.10
野猪 *Sus scrofa*	psi(Water,Grazing),p(.)	0.42	0.13
	psi(Water,Grazing,Human),p(.)	0	0.16
	psi(ALT,Water,Grazing),p(.)	1.92	0.06
	psi(NDVI,Water,Grazing),p(.)	1.99	0.06
	psi(ALT,Water,Grazing,Human),p(.)	1.61	0.07
	psi(NDVI,Water,Grazing,Human),p(.)	1.80	0.07
	psi(Slope,Water,Grazing,Human),p(.)	1.90	0.06

高强度区的 10:00，这种“主动前移”策略旨在规避日间干扰高峰，是适应策略最为积极的体现。赤狐、狗獾与野猪的活动节律在不同放牧强度下均保持稳定，不随干扰强度变化而发生显著改变。赤狐与狗獾在所有放牧强度下均严格保持其夜行性活动高峰，而野猪则稳定地维持其晨昏性活动模式。统计分析表明，三者的活动节律在不同放牧强度区间两两比较均无显著差异($p > 0.05$)，显示出较强的时间生态位稳定性。综上，放牧强度梯度驱动了物种时间生态位的进一步分化，表现为延迟、提前与稳定 3 种差异化响应模式。

3 讨 论

荒漠草原作为典型的脆弱生态系统，过度放牧对野生动物的影响机制尚不明确。尽管“人类竞争假说”(HCH)与“人类盾牌假说”(HSH)分别提出了竞争排斥与间接庇护的路径，但在资源高度受限的荒漠生境中，人为干扰究竟通过何种机制驱动野生动物行为，仍缺乏相关研究。基于此，本研究选取新疆甘家湖自然保护区 6 种典型哺乳动物，从空间占



*表示在 0.05 水平上相关性显著。

图 3　哺乳动物占域影响因子

Fig. 3　Factors influencing the occupancy of mammals

域与时间节律两个维度，厘清物种对放牧干扰的特异性响应策略。这不仅揭示了多维干扰下物种的生态位分化机制，也为缓解区域人兽冲突及制定精准的差异化保护策略提供了关键依据。

3.1　放牧干扰下的空间响应策略

放牧干扰作为一种重要的生境干扰因子，深刻影响着哺乳动物的空间分布格局。本研究区物种对放牧干扰的空间响应呈现出明显的策略分化，反映出其在生态位宽度上的差异化适应方式。马鹿和野猪表现出“特化型”空间响应策略：在放牧背景下，二者均高度依赖少数关键生境因子，马鹿显著偏好低海拔区域，野猪则强烈依赖水源；同时，两者对家畜活动均呈显著正响应，表明适度放牧可能通过促进嫩枝叶生长提高其生境适宜性，但这种对特定干扰机制的依赖，也使得其种群动态更易随放牧强度与环境波动而变化。

与之相对，鹅喉羚、草兔、赤狐与狗獾表现出“泛化型”空间响应策略，更能适应放牧干扰带来的生境异质性。其占域率受多个环境因子共同影响，但单一因子效应较弱，缺乏明显的主导变量，这种“多重低强度依赖”模式增强了物种对放牧干扰及伴随环境变化的缓冲能力，使其能够在受干扰景观中维持相对稳定的空间分布。其中，狗獾的生境需求最为复杂，体现出泛化型物种在放牧干扰背景下兼具灵活性与特定生态位偏好的特征。在放牧干扰主导的研究区域内，人为活动因子对多数物种的占域率影响较弱。这一结果与人类盾牌假说（HSH）的预测不完全一致，而与放牧临界点理论[18]相呼应：当放牧强度低于共存阈值时，物种可能通过空间或时间策略维持稳定共存；一旦超过临界点，回避行为或种群衰

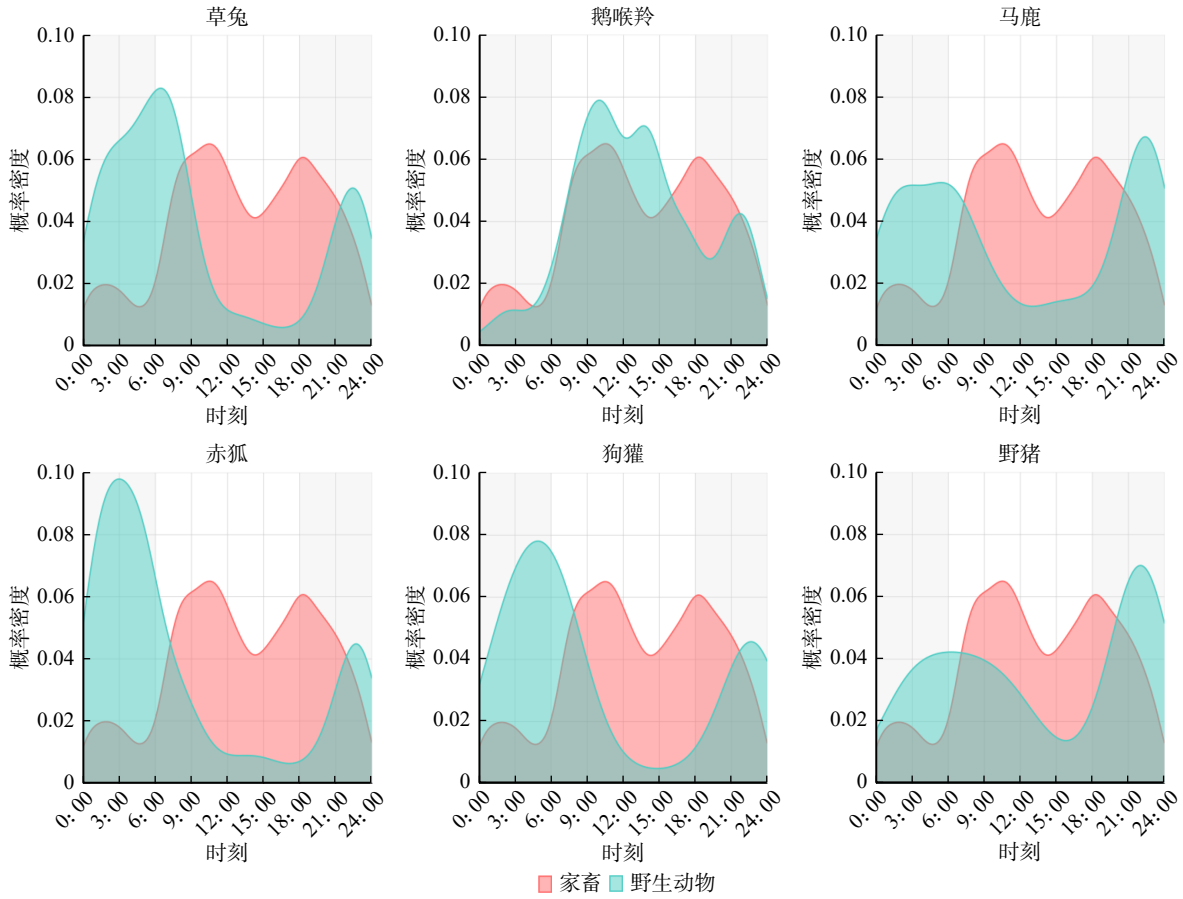


图 4 哺乳动物与家畜活动节律重叠分析

Fig. 4 Activity rhythm overlap analysis of mammals and domestic animals

表 3 不同放牧强度下野生动物观测频次

Tab. 3 Observation frequency of wildlife under different grazing intensities

物种名称	低强度(0～5次)	中强度(6～25次)	高强度(26次及以上)
草兔	162	149	244
鹅喉羚	64	57	47
马鹿	13	64	122
赤狐	109	151	177
狗獾	4	20	46
野猪	3	4	44

退可能集中爆发。就本研究而言，当前放牧强度下，物种更倾向于通过时间生态位分化等非空间策略实现共存。

此外，在保护区内发现了入侵物种北美水貂。尽管目前尚未确认其是否已成功建立稳定种群，但这一发现表明该入侵物种已适应当地野外环境，提示我们在关注传统放牧干扰的同时，外来物种入侵已成为威胁本土水生及半水生食肉动物的潜在风险因素，值得在未来监测中予以重点关注。

3.2 放牧干扰下的时间适应策略

基于生态位分化理论，本研究证实了时间维度的生态位分离是野生动物应对放牧干扰、实现与家畜共存的关键机制。本研究共发现 3 种典型的时间响应模式。

第 1 种是“重叠共存型”，以鹅喉羚为代表。其时空重叠系数极高且日活动节律与家畜相似，这种高度的生态位重叠既可能意味着对相同资源存在激烈的种间竞争，也显示出鹅喉羚对放牧环境具有较强耐受力，能够在与家畜共享的空间中维持其生态功能。这种耐受力并非被动接受，而是通过主动的行为调整实现的。已有研究[19]发现，人类扰动会迫使鹅喉羚增加警戒行为投入,改变集群规模，表明该物种对人为干扰具有较强的行为响应与适应能力。

第 2 种是“晨昏间歇型”，包括草兔、马鹿、野猪。它们主要活动于晨昏时段，与家畜的昼行核心活动期部分错开。其中，草兔和马鹿还能随放牧强度升高而显著延迟其活动高峰($p < 0.05$)，展现出一定的行为可塑性。这种通过时间调整回避家畜的策略在其他生态系统中也得到印证。例如，同域分布的有蹄类物种通常通过时间生态位分化实现共存，其日活动节律受季节、繁殖周期和环境因素的综合影响[20]。相比之下，本研究中野猪的活动节律并没有随着放牧强度变化而改变，但这也可能与样本量偏小有关。

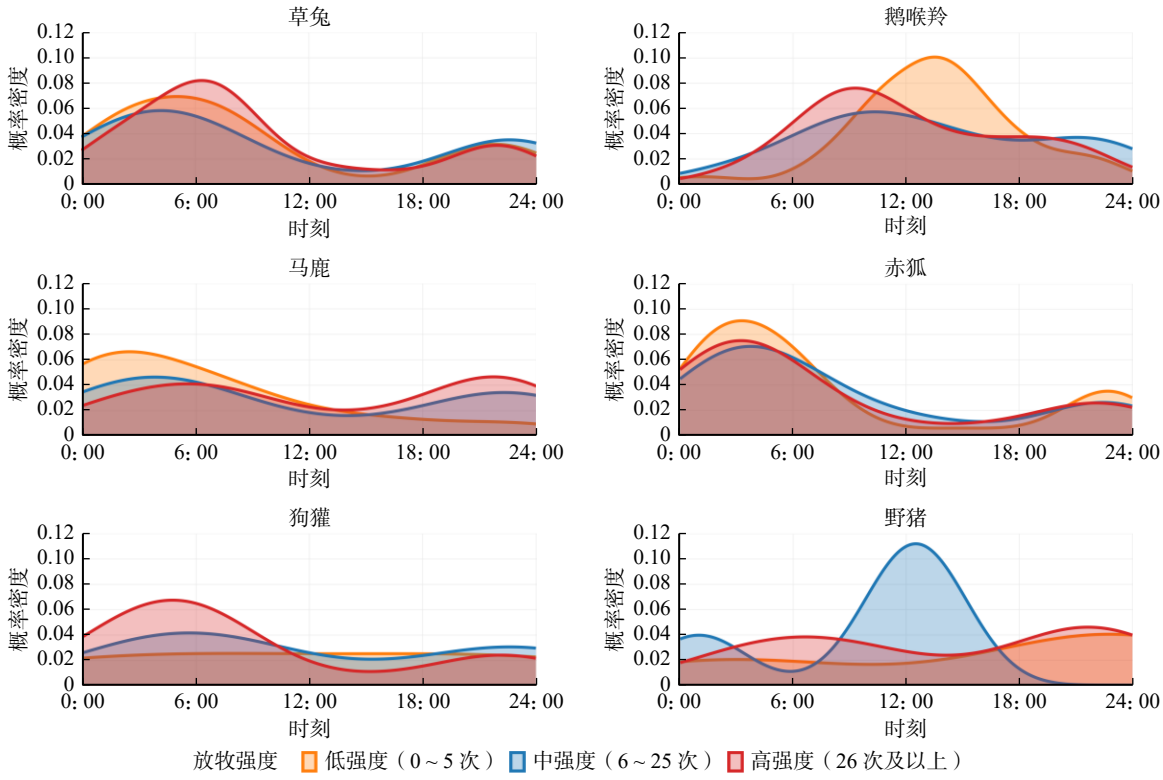


图 5　不同放牧强度下各动物的活动节律

Fig. 5　Activity rhythms of various species under different grazing intensities

在比利牛斯山脉，野猪在与家养有蹄类共享栖息地时表现出明显的时间回避行为，表明野猪具备通过时间调整规避干扰的潜力[21]。

第 3 种是“夜行规避型”，包括赤狐和狗獾。两者表现为典型的夜间活动模式，与昼行性家畜在时间上几乎完全分离。这种行为模式的转变是其在人为干扰环境下实现共存的重要机制，通过将活动时间完全转移至夜间，有效减少了干扰和资源竞争压力。这一发现与已有研究[22]高度吻合，赤狐和亚洲狗獾等小型食肉动物在人为干扰景观中，正是通过昼夜尺度的时间生态位分化和异相位活动模式，来应对人类干扰和捕食者胁迫。

上述 3 种策略反映了各物种在时间生态位分化的不同定位。鹅喉羚表现出最高的行为可塑性，能根据放牧强度主动调整活动时间；草兔和马鹿具备中等程度的可塑性，主要通过延迟活动高峰来应对干扰；而赤狐和狗獾则依赖其固有的夜行性模式，野猪则稳定维持其晨昏性活动策略，与昼行放牧活动实现了时间错位，展现出较强的行为稳定性。这些发现共同揭示了时间生态位分化是荒漠生态系统中有蹄类与食肉动物应对放牧干扰、实现种间共存的关键机制。

3.3　建议与展望

本研究通过多维度解析荒漠哺乳动物对放牧干扰的行为适应策略，深化了对人为干扰下野生动物共存机制的理论认知，同时为新疆甘家湖梭梭林国家级自然保护区管理提供了科学依据。对于鹅喉羚等对放牧干扰比较敏感的物种，应划定低干扰的核心保护区；而对于马鹿、野猪等适应性强的物种，适度轮牧或可成为促进其种群发展的管理手段。然而，本研究缺乏跨年度及多季节的连续观测，未能量化种群对放牧干扰的长期适应轨迹。未来研究可结合长期监测序列与 GPS 项圈追踪，深入探究人为放牧干扰对野生动物的长期影响，为干旱区保护提供更科学的依据。

4　结　　论

针对荒漠生态系统放牧干扰下野生动物时空响应机制不明、保护策略缺乏针对性的现状，利用红外相机监测结合占域模型与活动节律分析的方法，对典型荒漠哺乳动物的生态响应进行了定量研究。主要研究结论如下。

（1）物种占域格局呈现显著的“特化–泛化”特异性响应策略。马鹿与野猪的生境占域率主要受距水源距离和家畜活动遇见率的主导，呈现特化的分化策略；而鹅喉羚、草兔、赤狐和狗獾的占域率则受植被、海拔等多种环境因子的弱效应联合驱动，呈现泛化的分化策略。

（2）物种与家畜的活动节律重叠度存在明显分化。鹅喉羚与家畜的活动时间高度重叠，面临较强

的竞争或干扰压力；而马鹿、野猪、草兔及狗獾则与家畜在活动时间上表现出明显的分离，体现了回避干扰的节律调节。

（3）不同物种对放牧强度的节律调节呈现差异化模式。鹅喉羚对放牧干扰的响应最强，其活动高峰时间从低强度区的 12：00 显著提前到中、高强度区的 10：00；马鹿和草兔的活动节律随放牧强度升高而显著延迟活动高峰；野猪以及赤狐、狗獾则在不同放牧强度下均保持稳定的活动节律。

本研究结果将为干旱区荒漠野生动物栖息地保护提供重要的数据支撑与决策依据。未来可进一步结合食性分析与种群动态监测，深入探究资源竞争与行为适应的内在机制，并探索构建基于物种特异性需求的差异化保护管理。

参 考 文 献

[1] Carpenter S R, Mooney H A, Agard J, et al. Science for managing ecosystem services: beyond the millennium ecosystem assessment [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2009, 106(5): 1305−1312.

[2] 兰慧. 内蒙古乌拉特荒漠鹅喉羚生境适宜性评价 [D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2015.
Lan H. The habitat suitability assessment of goitered gazelle (*Gazella subgutturosa*) in Wulate Desert of Inner Mongolia[D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2015.

[3] Di Bitetti M S, Iezzi M E, Cruz P, et al. Effects of cattle on habitat use and diel activity of large native herbivores in a South American rangeland [J]. Journal for Nature Conservation, 2020, 58: 125900.

[4] Sharma R K, Bhatnagar Y V, Mishra C. Does livestock benefit or harm snow leopards? [J]. Biological Conservation, 2015, 190: 8−13.

[5] Salvatori M, Tenan S, Oberosler V, et al. Co-occurrence of snow leopard, wolf and Siberian ibex under livestock encroachment into protected areas across the Mongolian Altai [J]. Biological Conservation, 2021, 261: 109294.

[6] Salvatori M, Oberosler V, Augugliaro C, et al. Effects of free-ranging livestock on occurrence and interspecific interactions of a mammalian community [J]. Ecological Applications, 2022, 32(7): e2644.

[7] Hardin G. The competitive exclusion principle [J]. Science, 1960, 131: 1292−1297.

[8] Soofi M, Ghoddousi A, Zeppenfeld T, et al. Livestock grazing in protected areas and its effects on large mammals in the Hyrcanian forest, Iran [J]. Biological Conservation, 2018, 217: 377−382.

[9] Lu X, Jiang Z, Tang J, et al. Auto-trigger camera traps for studying giant panda and its sympatric wildlife species [J]. Acta Zoologica Sinica, 2005, 51(3): 495−500.

[10] 初漠嫣, 梁书洁, 李沛芸, 等. 三江源国家级自然保护区内云塔村雪豹种群动态 [J]. 生物多样性, 2022, 30: 22157.
Chu M Y, Liang S J, Li P Y, et al. Population dynamic of snow leopard (*Panthera uncia*) in Yunta Village, Sanjiangyuan National Nature Reserve, China [J]. Biodiversity Science, 2022, 30: 22157.

[11] MacKenzie D I, Nichols J D, Royle J A, et al. Occupancy estimation and modeling: inferring patterns and dynamics of species occurrence[M]. Amsterdam: Elsevier, 2006.

[12] 乔江, 龚小丽, 贾伟, 等. 四川贡嘎山狼的分布、群体大小和活动节律 [J]. 兽类学报, 2023, 43(3): 248−257.
Qiao J, Gong X L, Jia W, et al. Distribution, group size and activity rhythm of wolves (*Canis lupus*) in the Gongga Mountains, Sichuan Province [J]. Acta Theriologica Sinica, 2023, 43(3): 248−257.

[13] 蒋志刚, 刘少英, 吴毅, 等. 中国哺乳动物多样性 (第二版)[M]. 北京: 科学出版社, 2017.
Jiang Z G, Liu S Y, Wu Y, et al. China's Mammal Diversity (2nd edition)[M]. Beijing: Science Press, 2017.

[14] 黄子峻, 肖以华, 佟富春, 等. 基于红外相机技术的广东大瑶山省级自然保护区鸟兽多样性及时空分布研究 [J]. 陆地生态系统与保护学报, 2023, 3(2): 78−88.
Huang Z J, Xiao Y H, Tong F C, et al. The diversity, spatial-temporal distribution of birds and mammals in Guangdong Dayao Mountain Provincial Nature Reserve base on infrared cameras [J]. Journal of Terrestrial Ecosystem and Conservation, 2023, 3(2): 78−88.

[15] MacKenzie D I, Nichols J D, Lachman G B, et al. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one [J]. Ecology, 2002, 83(8): 2248−2255.

[16] 许兴如, 郭艳, 陈黎, 等. 四川蜂桶寨国家级自然保护区红腹角雉占域模式及其季节性变化 [J]. 四川动物, 2024, 43(4): 385−395.
Xu X R, Guo Y, Chen L, et al. Seasonal changes in occupancy pattern of *Tragopan temminckii* in the Fengtongzhai National Nature Reserve, Sichuan [J]. Sichuan Journal of Zoology, 2024, 43(4): 385−395.

[17] Batschelet E. Circular statistics in biology[M]. New York: Academic Press, 1981.

[18] Wang D W, Wang T M, Accatino F. Regime shift in the interaction between domestic livestock and the deer-tiger food chain [J]. Ecological Indicators, 2024, 160: 111870.

[19] 汪沐阳, 吉晟男, 陈晨, 等. 道路交通对鹅喉羚昼间集群特征和警戒行为的影响 [J]. 生态学杂志, 2020, 39(3): 937−943.
Wang M Y, Ji S N, Chen C, et al. Effects of road on diurnal group pattern and vigilance behavior in goitered gazelle [J]. Chinese Journal of Ecology, 2020, 39(3): 937−943.

[20] Xiang D, Meng B S, Xie B, et al. Daily activity rhythm of sympatric ungulate species in Fanjingshan Reserve, China [J]. Global Ecology and Conservation, 2024, 56: e03271.

[21] Marco F, Marcello F, Bernat C L, et al. Spatio-temporal interactions between wild and free-ranging domestic ungulates in the Central Pyrenees [J]. Canadian Journal of Zoology, 2025, 103: 1−17.

[22] Li Z L, Wang H F, Ge J P, et al. Spatiotemporal patterns of small carnivores in a human-dominated forest landscape shared with apex predators [J]. Landscape Ecology, 2024, 39: 214.

（责任编辑 赵田芸
责任编委 崔国发）