

平顶闭壳龟和黄额闭壳龟日活动节律与时间分配

龙再忠 汪继超* 肖繁荣 史海涛

(海南师范大学生命科学院,海口 571158)

摘要 2015年6—10月,采用瞬时扫描取样法,在海南省吊罗山国家级自然保护区对同域分布的平顶闭壳龟(*Cuora mouhotii*)与黄额闭壳龟(*C. galbinifrons*)日活动节律和时间分配进行研究,比较两种闭壳龟日活动节律差异,探究两种闭壳龟资源利用分化模式,揭示两种闭壳龟的野外共存机制。结果显示,平顶闭壳龟和黄额闭壳龟均为昼行性节律,日活动以静息行为为主。平顶闭壳龟的运动行为和摄食行为分别在(06:00—07:00)和(10:00—11:00)有一个高峰期,黄额闭壳龟的摄食行为(13:00—14:00)有一个高峰期,而运动行为有两个高峰期(09:00—10:00和17:00—18:00)。在活动时间分配上,黄额闭壳龟分配在静息行为上的时间多于平顶闭壳龟,而分配在运动行为和摄食行为上的时间少于平顶闭壳龟。比较两种闭壳龟的活动节律,运动行为节律重叠指数较高($Q_{ik}=0.78$),摄食行为重叠指数较低($Q_{ik}=0.38$)。研究表明,两物种在利用食物资源上存在时间异质性和分配差异性,达到食物资源的最优利用,实现两者的稳定共存。

关键词 平顶闭壳龟; 黄额闭壳龟; 日活动节律; 时间分配; 种间竞争

Diurnal activity rhythms and time budgets of *Cuora mouhotii* and *C. galbinifrons*. LONG Zai-zhong, WANG Ji-chao*, XIAO Fan-rong, SHI Hai-tao (School of Life Sciences, Hainan Normal University, Haikou 571158, China).

Abstract: The present study investigated daily activity and time budgets of two Chinese turtles, *Cuora mouhotii* and *C. galbinifrons*, to test how the diurnal cycles of closely related species sharing the same environment were affected by interspecific competition. Instantaneous scan sampling was conducted at Diaoluoshan village, Diaoluo Nature Reserve, Hainan Island, China, from June to October 2015. The results showed that both species were diurnal, spent most of their time resting, and had limited movement and feeding time. For *C. mouhotii*, only one peak activity period was observed for both movement (06:00–07:00 AM) and feeding (10:00–11:00 AM). In contrast, *C. galbinifrons* exhibited one feeding peak (01:00–02:00 PM), but two peak periods for movement (09:00–10:00 AM and 05:00–06:00 PM). Moreover, *C. galbinifrons* spent considerably more time resting than *C. mouhotii* and less time moving and feeding. The coefficient of overlap was 0.78 for moving and 0.38 for feeding. These results indicate that although these two species live in the same distribution area, they can adopt suitable strategies for foraging and feeding in order to exploit food resources with minimal temporal overlap, which is advantageous to both species.

Key words: *Cuora mouhotii*; *Cuora galbinifrons*; daily activity rhythm; time budget; inter-specific competition.

行为是动物长期进化中形成对环境变化适应的直接表现形式(Beltran *et al.*, 1994)。动物行为特征

除了受到遗传因素影响外,还受外界环境变化和自身生理状况的影响(Flannigan *et al.*, 2002; 孙儒泳, 2006),自然选择保留了一些特定条件下的行为和 时间分配模式,使动物在各种环境下具有最大生存利益的综合性适应(Hastings, 1960; Cloudsley-

国家自然科学基金项目(31260518, 31372228)和海南省教育厅项目(hnjgzd2014-08)资助。

收稿日期: 2015-12-07 接受日期: 2016-05-30

* 通讯作者 E-mail: jichao-wang@263.net

Thompson, 1961; Aschoff, 1963; Nielsen, 1984)。日活动节律就是动物受光周期影响和生理调节而形成的 24 h 行为节律 (Halle *et al.*, 2000; 孙儒泳, 2006)。动物的日活动节律和时间分配与动物本身所需的能量和代谢有紧密的联系 (王力军等, 2005), 研究动物的日活动节律可以反映动物的能量需求和分配, 有助于了解动物个体的生理状况、生态位和动物在不同环境中采取的行为对策, 对于濒危动物的保护具有极其重要的意义 (Hudson *et al.*, 1985; Long *et al.*, 2009)。

龟鳖类野外活动节律研究主要集中了解其活动时间分配、季节动态、不同年龄间的活动特征, 分析活动强度与环境因子之间的关系, 通过这些信息理解龟类的生活史及其对环境的适应, 为有效保护龟鳖类物种提供科学依据 (Davies, 2005; 王雷, 2008)。研究发现, 龟类有以白天活动为主的昼行性节律 (史海涛等, 1995)、夜间活动为主的夜行性活动节律 (Miya *et al.*, 1993) 和昼夜都活动的昼夜性活动节律 (Ernst, 1982)。每一种活动节律下, 活动行为的时间分配不同, 主要有一个活动高峰期的单峰模式 (Victor, 2002), 有两个高峰期的双峰模式 (Bruce, 1988) 和多个高峰期的多峰模式 (Davies, 2005)。Liu 等 (2009) 将人工饲养下的四眼斑水龟 *Sacalia quadriocellata* 的活动行为分为运动行为、摄食行为和其他行为等, 研究发现不同行为之间的时间分配存在一定的差异, 且不同性别的行为时间分配也存在差异。

平顶闭壳龟 (*Cuora mouhotii*) 和黄额闭壳龟 (*C. galbinifrons*) 隶属于闭壳龟属 (*Cuora*)。《中国物种红色名录》将这两种闭壳龟列为濒危等级 (汪松等, 2004), 世界自然保护联盟 (IUCN) 将平顶闭壳龟列为濒危物种, 黄额闭壳龟列为极危物种 (IUCN, 2013)。野外调查发现两种闭壳龟在野外有同域分布的现象, 且野生环境中出现杂交个体 (Shi *et al.*, 2005)。王雷 (2008) 对黄额闭壳龟活动节律的研究发现, 黄额闭壳龟的活动节律在 5—9 月为两个高峰模式, 其他月份为单峰模式。然而, 平顶闭壳龟的活动节律研究尚未见报道。本文旨在通过对同域分布的两种闭壳龟的日活动节律观察, 比较两种龟日活动节律差异, 探究两种闭壳龟资源利用分化模式, 揭示两种闭壳龟的共存机制, 为进一步解释两种闭壳龟野外种群杂交现象和两濒危物种的保护提供基础资料。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区域位于海南省陵水县吊罗山国家级自然保护区 (18°43′ N, 18°58′ N, 109°43′ E, 110°03′ E)。在野外选择一块两种闭壳龟生活的自然环境, 进行人工圈围, 圈围地面积为 1370 m² (图 1)。圈围地为一个半岛, 三面环水, 植被类型有乔木、竹丛、灌丛等, 具备两种闭壳龟生存所必需的水、食物和隐蔽场所。

1.2 研究方法

2015 年 6—10 月, 将 6 只成体平顶闭壳龟和 5 只成体黄额闭壳龟放入圈围地中, 用油漆进行编号标志。经过一周适应以后, 开始进行行为及活动规律观察。采用瞬时扫描取样法连续观察两种闭壳龟个体的行为活动, 白天 (06:00—19:00) 为直接观察, 夜间 (19:00—06:00) 则利用红外相机 (LiCAM 5210A, 呼和浩特市申禄仪器有限公司) 辅助观察。

取样观察时, 从圈围外周向里逐渐搜寻龟, 当发现龟时, 记录当时龟的活动情况, 直至所有的龟都观察到。为了减少人为干扰因素, 每隔 1 h, 取样观察 1 次。白天观察结束后, 将相机安放至离龟大约 3~5 m 处, 固定于距地面 30~70 cm 的树干或竹子上, 并调整镜头使其与地面平行并对准龟。红外相机设置为连续自动拍摄, 每次拍摄时长为 3 min, 相机工作时间为 11 h。第二天早晨 06:00 将相机收回, 导出所拍摄的视频, 储存于电脑中。

参照 Liu 等 (2009) 行为的分类, 将两种龟的行为分为以下 4 种: 1) 静息行为: 指个体未发生位置

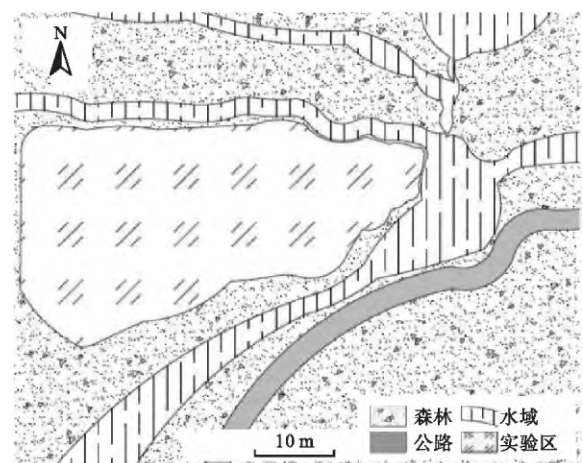


图 1 研究区域示意图

Fig.1 Ichnography of the study area

的改变,即在我们的观察时间内,龟的位置未发生改变。2) 运动行为:指任何引起位置改变的行为,如行走、攀爬。3) 摄食行为:指摄入或咀嚼食物,饮水等。4) 其他行为:一些偶发性的行为,如求偶、打斗、排泄等行为。

1.3 数据处理

计算活动时间分配时,参照 Di Fiore 等(2001)所采用的方法,将每次扫描取样视为一个独立样本,以每天观察的具体时间段内龟发生行为的个体数及出现的频率(发生行为的个体数占所有个体数量的百分比)来表示此种行为类型在这一取样本中所占的时间比例。日活动节律则用主要活动类型(静息行为、运动行为和摄食行为)在各个时间段(1 h)百分比的平均值来表示。

利用 Schoener 百分比重叠指数比较平顶闭壳龟和黄额闭壳龟行为节律的相似性(Schoener, 1970)。

$$Q_{ik} = \left[\sum_{j=1}^n \min(p_{ij}, p_{kj}) \right] \times 100\%$$

其中 Q_{ik} 代表物种 i 和物种 k 在行为时间上的重叠系数, p_{ij} 是物种 i 在第 j 个时间段出现行为活动的个体数占总个体数的比例, p_{kj} 是物种 k 在第 j 个时间段出现行为活动的个体数占总个体数的比例, n 代表时间段总数。 Q_{ik} 的值在 0~1, 0 代表两个物种在时间利用上完全没有重叠, 1 则代表两个物种的活动节律时间分配完全一样。

采用 Mann-Whitney U 检验来比较两种龟之间日活动节律的差异,显著性水平设置为 $\alpha=0.05$ 。所有的数据均在 Microsoft Excel 2003 和 SPSS 19.0 软件上完成。文中数值均为平均值±标准差。

2 结果与分析

观察期间,共收集了 88 d, 1044 h 的有效数据。数据统计结果发现,平顶闭壳龟和黄额闭壳龟白天主要有静息行为、运动行为和摄食行为,偶有排泄行为、求偶和斗殴等行为。夜间两种闭壳龟均处于静息状态。平顶闭壳龟和黄额闭壳龟均以静息行为为主,分别占: $75.92\% \pm 27.67\%$ 和 $83.3\% \pm 22.73\%$, 其次是运动行为,分别占: $21.09\% \pm 24.83\%$ 和 $15.35\% \pm 21.41\%$ 。有少量的摄食行为发生,分别占: $2.89\% \pm 9.79\%$ 和 $1.34\% \pm 7.35\%$ 。其他行为只占 0.1% 和 0.01%, 属于偶发性行为。通过 Mann-Whitney U 检验,发现两种闭壳龟各行为的时间分配存在极显著

差异 ($P < 0.01$)。黄额闭壳龟分配在静息行为上的时间要多于平顶闭壳龟,而分配在运动行为和摄食行为上的时间少于平顶闭壳龟(图 2)。

2.1 平顶闭壳龟的日活动节律及时间分配

根据红外相机拍摄的结果,平顶闭壳龟夜间没有活动。清晨开始活动,运动行为最高峰出现在 06:00—07:00 时间段。摄食行为只有一个高峰期,出现在 10:00—11:00 时间段(图 3)。

2.2 黄额闭壳龟的日活动节律及时间分配

根据红外相机拍摄的结果,黄额闭壳龟夜间没有活动。白天的活动中,运动行为有两个高峰期分别出现在 09:00—10:00 和 17:00—18:00 时间段, 19:00 后全部进入休息状态。摄食行为有一个高峰期出现在 13:00—14:00 之间(图 4)。

2.3 两种闭壳龟日活动节律的比较

比较平顶闭壳龟和黄额闭壳龟的日活动节律,两种闭壳龟均为白天活动,且两者的重叠指数较高 ($Q_{ik}=0.78$) (图 5), 而摄食行为节律的重叠较低

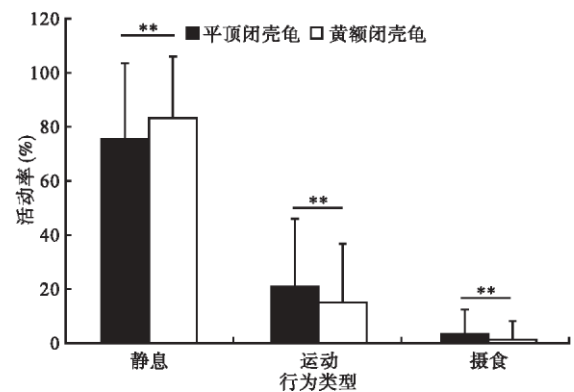


图 2 平顶闭壳龟和黄额闭壳龟日行为活动时间分配
Fig. 2 Daily activity rhythm and time budget of *Cuora mouhotii* and *C. galbinifrons*

* * $P < 0.01$.

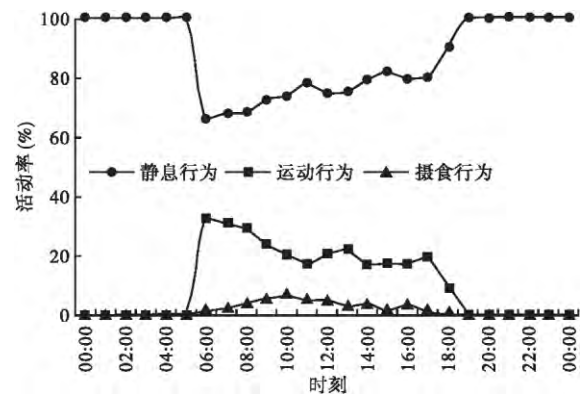


图 3 平顶闭壳龟的日活动节律

Fig. 3 Diurnal activity pattern of *Cuora mouhotii*

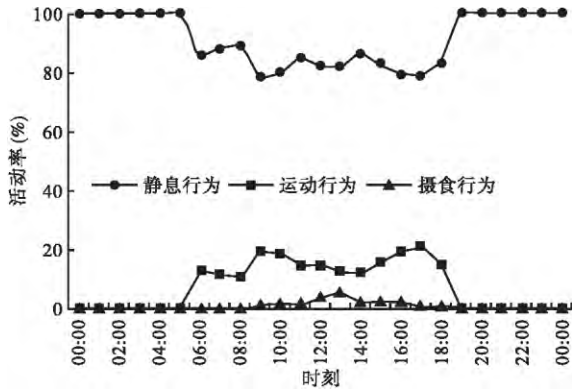


图4 黄额闭壳龟的日活动节律
Fig.4 Diurnal activity pattern of *Cuora galbinifrons*

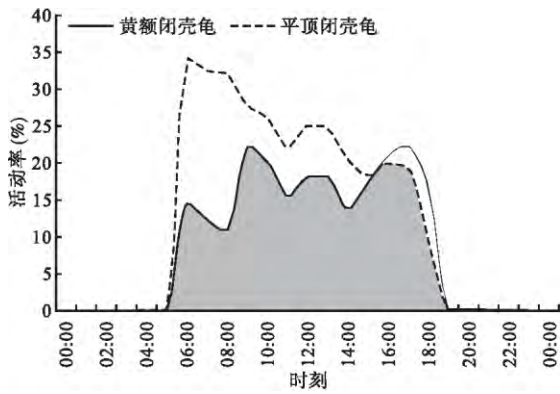


图5 平顶闭壳龟和黄额闭壳龟运动行为节律重叠示意图
Fig.5 Moving activities overlap of *Cuora mouhotii* and *C. galbinifrons*
图中阴影部分表示平顶闭壳龟和黄额闭壳龟的活动节律重叠

($Q_{ik} = 0.38$) 两种闭壳龟的摄食行为高峰期错开, 黄额闭壳龟的摄食高峰期晚于平顶闭壳龟 2~3 h (图6)。

Mann-Whitney U 检验结果显示, 06:00—09:00

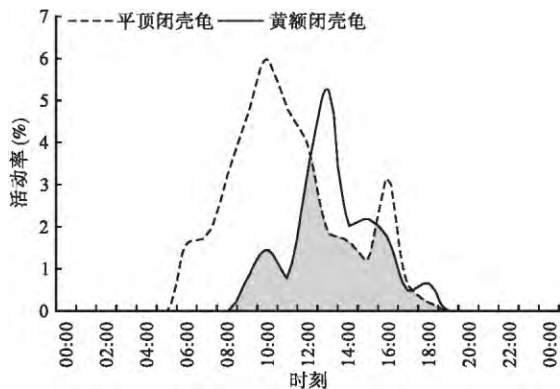


图6 平顶闭壳龟和黄额闭壳龟摄食节律重叠示意图
Fig.6 Feeding activities overlap of *Cuora mouhotii* and *C. galbinifrons*
图中阴影部分表示平顶闭壳龟和黄额闭壳龟的活动节律重叠。

表1 平顶闭壳龟和黄额闭壳龟运动行为节律的比较
Table 1 Mann-Whitney U test with moving activities of *Cuora mouhotii* and *C. galbinifrons*

时段	活动率(%)		Mann-Whitney U 检验
	平顶闭壳龟	黄额闭壳龟	
06:00—07:00	33.94±30.62	14.24±20.47	**
07:00—08:00	32.34±27.81	11.96±18.33	**
08:00—09:00	31.91±29.2	10.81±18.7	**
09:00—10:00	27.64±24.51	21.87±23.9	*
10:00—11:00	25.93±22.27	20±23.07	*
11:00—12:00	22.08±21.94	15.33±19.03	*
12:00—13:00	25±22.89	17.92±22.21	*
13:00—14:00	24.57±25.07	17.97±18.87	*
14:00—15:00	20.51±22.15	13.77±18.38	*
15:00—16:00	18.12±23.79	17.22±23.31	*
16:00—17:00	20±20.28	20.59±23.94	*
17:00—18:00	19.58±22.3	21.95±24.59	*
18:00—19:00	9.74±17.61	16.24±19.68	*

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$ 。

表2 平顶闭壳龟和黄额闭壳龟摄食行为节律的比较
Table 2 Mann-Whitney U test with feeding activities of *Cuora mouhotii* and *C. galbinifrons*

时段	活动率(%)		Mann-Whitney U 检验
	平顶闭壳龟	黄额闭壳龟	
06:00—07:00	1.61±6.69	0	*
07:00—08:00	1.78±5.59	0	**
08:00—09:00	3.25±8.74	0	**
09:00—10:00	4.67±11.73	0.81±7.36	**
10:00—11:00	5.97±14.94	1.48±6.67	**
11:00—12:00	4.79±12.77	0.83±5.24	**
12:00—13:00	4±11.67	3.29±10.99	*
13:00—14:00	1.9±9.2	5.25±13.07	*
14:00—15:00	1.67±13.4	2.08±8.06	*
15:00—16:00	1.24±6.37	2.2±9.47	*
16:00—17:00	3.12±8.57	1.77±7.02	*
17:00—18:00	0.62±5.59	0.5±4.47	*
18:00—19:00	0.22±1.9	0.67±7.6	*

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$ 。

时间段, 两者的活动强度存在极显著差异 ($P < 0.01$)。平顶闭壳龟的活动频率大于黄额闭壳龟。09:00以后两者的活动强度没有显著差异 ($P > 0.05$) (表1)。07:00—12:00 时间段两种闭壳龟的摄食行为节律存在极显著差异 ($P < 0.01$)。平顶闭壳龟的摄食行为强度大于黄额闭壳龟, 且黄额闭壳龟在 06:00—09:00 时间段没有摄食行为发生。12:00 以后两者之间没有显著差异 ($P > 0.05$) (表2)。

3 讨论

动物根据自身的新陈代谢情况, 权衡能量的摄入与支出平衡, 将时间分配到各种活动中, 形成有利于自身的活动时间分配模式(王力军等, 2005)。龟

类动物由于基础新陈代谢率低,因此活动时间分配绝大多数倾向于以静息行为为主,这样的时间分配,能使龟类动物的能量收益最大化(周婷等,2001;Liu *et al.* 2009)。对平顶闭壳龟和黄额闭壳龟的野外观察发现,两种闭壳龟大多数时间都是静止不动的,这与实验室条件下东部箱龟 *Terrapene carolina carolina*(休息时间占91%)(Casea *et al.* 2005)以及饲养条件四眼斑水龟(休息时间占96.9%)(Liu *et al.* 2009)的时间分配类似。比较两种闭壳龟的时间分配发现,黄额闭壳龟($83.3\% \pm 22.73\%$)分配在静息行为上的时间要高于平顶闭壳龟($75.92\% \pm 27.67\%$),而分配在运动行为($15.35\% \pm 21.41\%$)和摄食行为($1.34\% \pm 7.35\%$)的时间则低于平顶闭壳龟(运动行为: $21.09\% \pm 24.83\%$;摄食行为: $2.89\% \pm 9.79\%$)。这可能是由于平顶闭壳龟为了获取更多的食物来满足生存的需要,将较多的时间用于寻找食物的缘故(Klein *et al.* 1986; Dumont *et al.* 2000)。

动物自身的生物学特征(如生理变化、年龄、性别)、周围的环境(如光照、温度、湿度)和竞争关系(种内竞争和种间竞争)共同决定了动物的行为节律(Flannigan *et al.* 2002)。由于体内固有的内源性节律和生活习性,平顶闭壳龟和黄额闭壳龟都属于昼行性动物,随着夜幕降临,活动逐渐减弱,进入到静息状态。这与四爪陆龟和红耳龟野外活动节律类似(史海涛等,1995;马凯,2013)。平顶闭壳龟的运动行为(06:00—07:00)和摄食行为(09:00—10:00)只有一个高峰期,且都是在上午。黄额闭壳龟的摄食行为也只有一个高峰期(13:00—14:00),但其运动行为有两个高峰期,分别在09:00—10:00和17:00—18:00,这与王雷(2008)的研究结果相似。黄额闭壳龟在5—9月份,会避开中午高温时间段,而形成双峰模式的日活动节律。

近年来,由于环境的变化,尤其是生境破碎化日益严重,在动物繁殖季节,两性之间由于地理隔绝而无法相遇,动物会与其同域分布的亲缘关系相近的物种进行“偷配”,产生杂交后代(Nolte *et al.* 2010)。且这种“错误的性取向”的杂交现象在自然界越来越普遍(Mallet,2007)。平顶闭壳龟和黄额闭壳龟同分布于吊罗山自然保护区,其巢址选择非常相似,生态位的重叠为两种闭壳龟形成杂交种提供了可能(Shi *et al.* 2005)。结合本研究结果,平顶闭壳龟和黄额闭壳龟运动行为节律存在高度重叠(重叠指数: $Q_{ik} = 0.78$),两个物种的活动强度除了

06:00—09:00时间段外,其他时间段均是相当的。运动行为的高度重叠增加了这两物种的相遇几率,从而为两物种形成杂交种提供了更大可能性。然而,由于平顶闭壳龟的活动强度大于黄额闭壳龟,且两物种摄食行为的重叠度不高(重叠指数 $Q_{ik} = 0.38$),黄额闭壳龟摄食行为的高峰期晚于平顶闭壳龟2~3 h,导致两物种间在利用食物资源上产生时间异质性(Chesson,1981)和资源分配的差异性(MacArthur *et al.* 1967),从而达到食物资源利用的最优化,实现两物种在同域环境中稳定共存。

致谢 工作过程中得到王同亮老师、朱弼成、赵龙辉同学的帮助,论文英文摘要得到美国马里兰大学心理与行为学系 Steven E. Brauth 教授的审校,吊罗山国家级自然保护区以及吊罗山度假村的领导和员工对工作给予大力支持,在此一并表示衷心的感谢!

参考文献

- 马凯. 2013. 海南万泉河外来物种红耳龟的活动节律与活动区(硕士学位论文). 海口: 海南师范大学.
- 史海涛,许设科,刘志霄,等. 1995. 四爪陆龟的活动节律. 动物学杂志, **30**(4): 40-45.
- 孙儒泳. 2006. 动物生态学原理. 北京: 北京师范大学出版社.
- 汪松,解焱. 2004. 中国物种红色名录(China Species Red List). 北京: 高等教育出版社.
- 王雷. 2008. 黄额闭壳龟(*Cuora galbinifrons*)的活动节律和微生境利用(硕士学位论文). 海口: 海南师范大学.
- 王力军,于丰军,洪美玲,等. 2005. 人工饲养条件下蜡皮蜥昼间行为时间分配及活动节律. 四川动物, **24**(1): 357-360.
- 周婷,滕久光,王一军. 2001. 龟鳖养殖与疾病防治. 北京: 农业出版社.
- Aschoff J. 1963. Comparative physiology: Diurnal rhythms. *Annual Review of Physiology*, **25**: 581-600.
- Beltran J, Delibes M. 1994. Environmental determinants of circadian activity of free-ranging, Iberian lynxes. *Journal of Mammalogy*, **75**: 382-393.
- Bruce CC. 1988. Seasonal and Diel Activity of Freshwater Turtle in the Murray Valley, Victoria and New South Wales. *Australian Wildlife Research*, **15**: 267-276.
- Casea BC, Lewbarta GA, Doerr PD. 2005. The physiological and behavioural impacts of and preference for an enriched environment in the eastern box turtle (*Terrapene carolina carolina*). *Applied Animal Behaviour Science*, **92**: 353-365.
- Chesson PLW. 1981. Environmental Variability Promotes Coexistence in Lottery Competitive Systems. *American Naturalist*, **117**: 923-943.
- Cloudsley-Thompson JL. 1961. Rhythmic Activity in Animal

- Physiology and Behaviour. New York: Academic Press.
- Davies CL. 2005. Thermoregulation, activity and energetics of the pig-nosed turtle (*Carettochelys insculpta*) in the Daly River, Northern Territory. Applied Ecology Research Group University of Canberra P. O. Box1 Belconnen ACT 2611, 1-117.
- Di Fiore A, Rodman S, 2001. Time allocation patterns of low land woolly monkeys *Lagothrix lagotricha poeppigii* in a neotropical terra firma forest. *International Journal of Primatology*, **22**: 449-480.
- Dumont B, Boissy A. 2000. Grazing behaviour of sheep in a situation of conflict between feeding and social motivations. *Behavioural Processes*, **49**: 131-138.
- Ernst CH. 1982. Environmental temperatures and activities in wild Spotted Turtles, *Clemmys guttata*. *Journal of Herpetology*, **16**: 112-120.
- Flannigan G, Stookey JM. 2002. Day-time time budgets of pregnant mares housed in tiestalls: A comparison of draft *Versus* lightmares. *Applied Animal Behaviour Science*, **78**: 125-143.
- Halle S, Stenseth NC. 2000. Activity Pattern in Small Mammals: An Ecological Approach. Berlin: Springer-Verlag, 3-17.
- Hastings JW. 1960. Biochemical aspects of rhythms: Phase shifting by chemicals. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol*, **25**: 131-144.
- Hudson RJ, White RG. 1985. Bioenergetics of Wild Herbivores. Boca Raton: CRC Press.
- IUCN. 2013. 2013 IUCN Red List of Threatened Species. [2013-7-1]. <http://www.Iucnredlist.Org>.
- Klein DR, Fairall N. 1986. Comparative foraging behaviour and associated energetics of impala and blesbok. *Journal of Applied Ecology*, **23**: 489-502.
- Liu Y, Shi H, Wang J. 2009. Activity rhythms and time budget of *Sacalia quadriocellata* in captivity. *Herpetological Journal*, **19**: 163-172.
- Long S, Zhou C, Wang W, et al. 2009. Diurnal behavioral rhythm, time budgets and group behavior of Dwarf Blue Sheep in summer. *Zoological Research*, **30**: 687-693.
- MacArthur R, Levins R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, **101**: 377-385.
- Mallet J. 2007. Hybrid speciation. *Nature*, **446**: 279-284.
- Miya RK, Balazs GH. 1993. Ecology and conservation of green turtles in the near shore waters of Waikiki Beach. *Elepaio*, **53**: 9-13.
- Nielsen ET. 1984. Relation of behavioural activity rhythms to the changes of day and night: A revision of views. *Behaviour*, **89**: 147-173.
- Nolte AW, Tautz D. 2010. Understanding the onset of hybrid speciation. *Trends in Genetics*, **26**: 54-48.
- Schoener TW. 1970. Non-synchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology*, **51**: 408-418.
- Shi HT, Parham JF, Simison WB, et al. 2005. A report on the hybridization between two species of threatened Asian box turtles (Testudines: *Cuora*) in the wild on Hainan Island (China) with comments on the origin of 'serrata'-like turtles. *Amphibia Reptilia*, **26**: 377-381.
- Victor JTL. 2002. Population characteristics and activity patterns of the namaqualand speckled padloper (*Homopus signatus signatus*) in the early spring. *Journal of Herpetology*, **36**: 378-389.
-
- 作者简介 龙再忠 男,1988年生,硕士研究生,研究方向为两栖爬行动物生态学。E-mail: 631438917@qq.com
责任编辑 张 敏
-