

基于生境可获得性的完达山地区马鹿 (*Cervus elaphus xanthopygus*) 冬季生境选择

李言阔^{1,2}, 张明海^{1,*}, 蒋志刚³

(1. 东北林业大学野生动物资源学院, 哈尔滨 150040; 2. 江西师范大学生命科学学院, 南昌 330022;
3. 中国科学院动物研究所, 北京 100101)

摘要: 于 2004 ~ 2005 年冬季研究了完达山地区马鹿的生境利用和选择。在野外调查的基础上, 获取了研究地区马鹿种群水平上的生境利用数据; 利用地理信息系统和遥感技术, 从区域尺度上测度了各类生境因子的可获得性。通过比较被利用生境与可获得生境, 测度了马鹿冬季对各类生境或生态因子的选择。结果表明, 马鹿对植被类型、海拔、坡向、NDVI 等级、到公路距离表现出非比例利用, 对坡度的利用与其可获得性则没有显著性差异。马鹿选择采伐迹地, 低郁闭度生境 (第 2、3 NDVI 等级), 200 ~ 300m 海拔区间, 南坡, 距离公路 600 ~ 700 m 的区间。马鹿采食生境和卧息生境对各类因子具有不同的选择性, 表现出不同功能生境分离的特征。对于采食生境, 马鹿选择采伐迹地、阔叶疏林, 低郁闭度 (第 2、3 NDVI 等级), 南坡; 对于卧息生境, 马鹿仅选择采伐迹地, 低郁闭度 (第 2、3、4 NDVI 等级)。根据马鹿活动样点的出现与否, 建立了马鹿冬季生境选择的逻辑斯蒂回归模型。模型回判结果表明, 该模型对马鹿活动样方与对照样方的总体正确预测率为 74.4%, 对马鹿活动样方的正确预测率为 84.2%, 对对照样方的正确预测率为 62.4%, 能够较好的预测生境利用概率。

关键词: 马鹿; 生境利用; 可获得性; 生境选择

文章编号: 1000-0933(2008)10-4619-10 中图分类号: Q142, Q145, Q958 文献标识码: A

Habitat selection by wapiti (*Cervus elaphus xanthopygus*) in the Wandashan Mountains based on habitat availability

LI Yan-Kuo^{1,2}, ZHANG Ming-Hai^{1,*}, JIANG Zhi-Gang³

1 College of Wildlife Resource, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

2 College of Life Sciences, Jiangxi Normal University, Nanchang 330022, China

3 Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(10): 4619 ~ 4628.

Abstract: In 2004 and 2005, we studied winter habitat use and selection of wapiti in the Wandashan Mountains, Heilongjiang Province, China. Using Geographic Information System (GIS) and Remote Sensing (RS), we measured habitat availability in terms of the area of each habitat category in the study area. We compared winter habitats used by

基金项目: 黑龙江省自然基金重点资助项目 (ZJN-0501); 美国内政部鱼和野生动物管理局老虎与犀牛保护基金资助项目 (98210-G-191); 国家林业局资助项目

收稿日期: 2007-01-31; **修订日期:** 2008-04-28

作者简介: 李言阔 (1979 ~), 男, 山东临沂人, 博士, 主要从事动物生态学和保护生物学研究. E-mail: liyankuo@126.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhangminghai2004@126.com

致谢: 感谢迎春林业局董红雨同志在本研究野外工作中给予的大力帮助; 感谢东北林业大学龚文峰博士在地理信息系统使用和遥感数据分析中给予了大力帮助。

Foundation item: The project was financially supported by Natural Science Foundation of Heilongjiang Province (No. ZJN-0501), The U. S. Fish and Wildlife Service's Rhinoceros and Tiger Conservation Fond (No. 98210-G-191)

Received date: 2007-01-31; **Accepted date:** 2008-04-28

Biography: LI Yan-Kuo, Ph. D., mainly engaged in zoological ecology and conservation biology. E-mail: liyankuo@126.com

wapiti and their availability. The results showed that the habits used by wapiti were disproportional to their availability. Wapiti preferred clear-cuttings, low vegetation coverage (No. 2, 3 NDVI classes), 200–300 m elevation range, south aspect, and 600–700 m distance range away from roads. They also showed different preference for feeding and resting. The feeding sites tended to be located at broadleaf stands and clear-cuttings, No. 2, 3 NDVI classes, south slope whereas the bedding sites tended to be clear-cuttings, No. 2, 3, 4 NDVI classes. Using logistic regression model to predict the probability of habitat use by wapiti in winter, we found that the overall prediction accuracy was 74.4% for total habitat plots, with 84.2% for the habitat plots used by wapiti and 62.4% for the control samples correctly predicted by this model.

Key Words: wapiti (*Cervus elaphus xanthopygus*); habitat use; habitat availability; habitat selection

某一特定的动物物种总是出现在特定的生境中。生境作为动物生存的空间,决定着可获得或可利用资源的数量和质量,也决定着种内和种间竞争的强度。一个进化上精明的动物个体必然会尽可能地选择使其适合度最大化的生境,表现出对某种生境的选择和偏好^[1]。动物的生境选择一直是生态学研究的一个重要课题,已有很久的研究历史^[2]。

常见的生境选择分析方法在精度和应用范围上存在着很大的差异,但一般可以分为两类:比较被利用的生境与未被利用的生境(used versus unused)、比较被利用的生境与可利用(可获得)的生境(used versus available)^[3,4]。被利用的生境是指被动物所占据或使用的生境;未被利用的生境是指没有被动物所占据或使用的生境;可利用生境指能够为动物所到达并予以利用的生境,包括被利用的生境。基于可获得性的生境选择研究近年来在国外生境选择研究中比较常见^[5,6]。Jason^[7]搜集了 1986 到 1999 年有关鸟类生境选择的学术论文,结果发现,虽然“被利用生境-未利用生境比较法”仍然广泛地应用于野生动物研究中,但是在 144 篇论文中,76% 的文章使用了“被利用生境-可获得生境比较法”进行生境选择研究。国内关于生境选择的研究,更多的使用了“被利用生境和未被利用生境比较法”。

关于资源选择研究,Thomas 和 Taylor^[8]认为概括起来主要有 3 种设计方案:(1)未鉴定到个体水平,收集的资源利用信息是种群水平上的资源利用信息。同时,在整个区域水平上测度被利用的、未被利用的或可利用的资源现状;(2)鉴定到生物有机体个体,收集的资源利用信息是若干个体的资源利用信息,但资源的可获得性在区域水平上测度;(3)鉴定到动物个体,收集若干个体的资源利用信息(这与方案 2 相同),资源的可获得性也在个体水平上测度,如在个体的家域或活动点上测度资源可获得性。本研究采用了方案 I,野外调查收集的是种群水平上的资源利用信息,资源的可获得性在整个研究地区水平上测度。

马鹿(*Cervus elaphus*)为国家Ⅱ级重点保护动物,分布于黑龙江省境内的马鹿为东北亚种(*Cervus elaphus xanthopygus*)。常弘等^[9]研究了东北马鹿冬季生境选择,应用数量化理论,筛选出影响马鹿生境选择的主要生态因子。张明海等^[10]研究了冬季不同时期马鹿的生境选择,揭示了马鹿冬季生境选择的特点;确定了影响马鹿采食与卧息生境选择的主、次因子;证明了主要影响因子在时间上的变化性。这些生境选择方面的研究主要使用了“被利用生境-未利用生境比较法”,未能从区域尺度上测度各类生境及生境因子的可获得性。本研究利用地理信息系统(GIS)和遥感技术(RS)在区域尺度上度量生境可获得性,运用“被利用生境-可获得生境比较法”进行生境选择分析,揭示马鹿冬季生境利用与选择的特点,为马鹿栖息地的管理提供科学依据。

1 研究地区

研究地点位于黑龙江省虎林市东部迎春林业局经营区内,研究范围包括五泡林场和清河林场。该区属完达山腹部西麓,地理位置为东经 132°54′58″~133°19′59″,北纬 46°22′48″~46°40′48″。全区总面积 23 545 hm²。研究地区马鹿密度达 0.30 头/km²,是黑龙江省马鹿密度最高的地区之一。海拔高度为 100~500 m,平均海拔 300 m。坡度平缓,平均坡度 10~15°,局部陡坡可达 45°。总体地形属丘陵低山。

该地区属寒温带,受季风影响强烈,冬季漫长,无霜期仅 120d 左右。气温较低,年均温 1.4~2.20℃,夏

季最高气温可达 34.6℃,冬季最低气温 -34.8℃。降水受季风影响,除春季降水较少外,夏、秋季雨量及冬季降雪比较丰富,使该地区气候保持湿润。冬季降雪可覆盖全区,一般积雪 30~50 cm,最大降雪可达 80 cm。年降水量 500~800 mm,平均降水量 566 mm。

研究地区植被以森林植被为主,植被覆盖度较好。主要植被类型包括灌丛、阔叶林、针叶林、针阔混交林。组成本区植被的主要乔木树种有杨(*Populus* spp.)、落叶松(*Larix olgensis*)、红松(*Pinus koraiensis*)、白桦(*Betula platyphylla*)、紫椴(*Tilia amurensis*)等,其中以杨、桦、落叶松、椴(*Tilia nurensis*)为主要树种。其他树种包括核桃楸(*Juglans mandshurica*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、黄檗(*Phellodendron amurense*)、榆(*Ulmus* spp.)、山桃(*Padus maackii*(*daurica*))、暴马丁香(*Syringa amurensis*)、蒙古柞(*Quercus mongolica*)、毛赤杨(*Saurauia tristyla*)、柳(*Salix* spp.)。

2 研究方法

2.1 野外数据获取

2004 年和 2005 年冬季,采用样线法,以林班为分层单位,对研究地区 66 个林班进行了随机抽样,垂直于等高线共设置样线 35 条,样线长 ≥ 1.5 km,记录每条样线上观察到的马鹿足迹、卧迹、食痕,共记录马鹿活动点 244 个,其中包括马鹿卧迹点 47 个、马鹿采食点 69 个。在马鹿足迹、卧迹、采食点上分别建立 10 m $\times$ 10 m 样方,同时,在每条样线上每隔 100 m 建立一个对照样方,共计建立 10 m $\times$ 10 m 对照样方 254 个。分别记录马鹿活动点样方与对照样方的经纬度坐标与样方内各生态因子观测值。将生态因子分为 3 类:地形因子、植被因子及人为干扰因子。地形因子包括海拔、坡度、坡向;植被因子包括植被类型、郁闭度等级;人为因子为样方到公路的距离。

2.2 地理数据采集与处理

本次研究购买了研究地区比例尺为 1:25 000 的数字化林相图以及 1:50 000 的数字化地形图。利用地理信息系统软件 ArcView3.2,从数字化地形图中提取出研究地区海拔、坡度、坡向分布栅格图,确定每个栅格图层的分析栅格大小为 5 m $\times$ 5 m,共计 5066 $\times$ 4839 个栅格。

(1)海拔 将整个研究地区海拔分为 0~100 m,100~200 m,200~300 m,300~400 m,>400 m 共 5 个区间,统计各海拔区间在整个研究地区所占的面积百分比,测度各海拔区间的可获得性。

(2)坡向 被定义为坡面法线在水平面上的投影与正北方向的夹角。坡向值遵循如下规定:正北方向为 0,正东方向为 90,以此类推,将坡向因子分为东、西、南、北、东南、东北、西南、西北、平地共 9 个类别,统计各方向在整个研究地区所占的面积及其百分比。

(3)坡度 利用 ArcView3.2,从研究地区 DEM 提取整个地区坡度分布,将整个研究地区坡度值分为 0~10°,10~20°,20~30°,>30°共 4 个区间。统计各坡度区间在研究地区所占面积百分比,测度各坡度区间的可获得性。

(4)距离求算 将整个研究地区分成 0.1~2.1 共 21 个区间,0.1 表示距离公路 1~100 m,0.2 表示距离公路 100~200 m,依次类推,2.1 表示到公路距离大于 2 km,统计各距离区间的面积。

2.3 植被信息提取

本研究购买了 2003 年 6 月 19 日的 Landsat-5 陆地资源卫星 TM 数据。该图像覆盖了研究地区五泡和清河 2 个林场的 31 km $\times$ 32 km 的矩形区域,地理位置为东经 132°54'58"~133°19'59",北纬 46°22'48"~46°40'48"。并购买了研究地区(迎春林业局)2004 年最新森林调查矢量化数据。采用无监督分类和野外调查相结合的方法,参考最新森林调查数据,将研究地区植被进行判读,并根据研究地区的植被特征,将研究地区植被类型划分为 8 类:农田、河谷、杨树林、阔叶疏林、针阔混交林、灌丛、采伐迹地、落叶松林。

由于植被指数与植被的盖度、生物量有较好的相关性,植被指数成为从遥感影像获取植被覆盖度常用的办法^[11-13]。本研究采用归一化植被指数(normalized difference vegetation index)NDVI=(TM4-TM3)/(TM4+TM3)作为测度研究地区植被覆盖情况的指数,提取研究地区 NDVI 指数分布图,将研究地区 NDVI 值等分

成 10 个等级(1~10,植被覆盖度依次增加)。

2.4 生境选择分析

在本研究中,生境的可获得性被定义为各类生境在研究区域内的面积百分比。Neu 分析法^[14]被用来比较马鹿生境利用与生境可获得性之间的差异。在资源选择研究中,Neu 分析法是一种常用的假设检验方法,被用来测度资源是否被动物有选择的利用,并比较动物对各类资源的选择强度。本研究采用 Neu 分析法分析马鹿对生境的利用与选择。首先利用拟合优度卡方检验分析动物对生境的利用是否与生境的可获得性成正比。无效假设:马鹿对生境的利用频次与生境可获得性成正比,即马鹿成比例利用各类生境。

如果卡方检验拒绝无效假设,则表明马鹿对生境的利用与生境的可获得性不存在正比例关系,即马鹿对生境的利用存在显著差异,对生境具有选择性。进一步使用 Bonferroni Z-statistic 分析,通过计算调整后的 Bonferroni 置信区间,确定马鹿对具体哪一类别生境表现出选择性。利用第 i 类生境利用频次的置信区间 p_i 计算公式为:

$$p_i^0 - z_{\alpha/2k} \sqrt{p_i^0(1-p_i^0)/n^0} \leq p_i \leq p_i^0 + z_{\alpha/2k} \sqrt{p_i^0(1-p_i^0)/n^0}$$

式中, p_i^0 为马鹿对第 i 类生境或生境类别利用频次占总体利用频次的百分比。

通过比较 p_i^a (第 i 类生境或生境类别的可获得性,本研究中定义为该类生境或生境类别在研究地区的面积百分比)与 p_i 的大小确定马鹿对第 i 类生境(因子)的选择情况。如果 p_i^a 的值在 p_i 值范围之内,表示马鹿对 i 类生境没有选择性,随机利用;如果 $p_i^a < p_i$,表示马鹿对 i 类生境表现出选择性;如果 $p_i^a > p_i$,则表示马鹿回避 i 类生境。

2.5 Logistic 回归模型的建立

使用多元线性回归来分析多个自变量与一个因变量的关系,要求因变量是服从正态分布的连续随机变量,但是对于本研究,马鹿出现与否(presence/absence)是具有两分特点的因变量,所以本研究采用 Binary Logistic 回归模型,量化马鹿利用与否与各生境因子之间的相关性,并以非线性概率模型代替线性概率模型。将调查数据中马鹿出现与否的观测值定义为二分变量,马鹿活动点取值为 2,非马鹿活动点取值为 1。生境变量 X 包括 n 个因子 $X_1, X_2, \dots, X_n$,模型公式如下:

$$\text{prob}(\text{event}) = \frac{1}{1 + e^{-(b_0 + b_1 X_1 + b_2 X_2 + \dots + b_n X_n)}}$$

该模型的预测值取值范围为 0~1,某生境的模型预测值越大,表示该生境被马鹿选择的概率越大,预测值越小,表示该生境被马鹿选择的概率越小。

3 结果

3.1 植被类型对马鹿生境选择的影响

冬季,马鹿对皆伐迹地的利用频率最大,阔叶疏林次之,然后,依次是杨树林、针阔混交林、河谷、灌丛、落叶松林(表 1)。马鹿对各植被类型的利用与其可获得性存在显著差异($\chi^2 = 54.33$, $df = 7$, $P < 0.01$)。马鹿回避农田生境,选择采伐迹地。虽然马鹿对杨树林、阔叶疏林、针阔混交林利用频次较高(>10%),但是相对于其较高的可获得性,马鹿对这 3 类生境表现出随机利用的趋势,利用率与其可获得性无显著差异。马鹿对河谷、落叶松林也表现出随机利用的趋势。对于采食生境与卧息生境,马鹿对各植被类型的利用与其可获得性存在显著差异($\chi^2 = 159.29$, $df = 7$, $P < 0.01$; $\chi^2 = 66.39$, $df = 7$, $P < 0.01$)。对于卧息生境,马鹿选择采伐迹地,回避农田;对于采食生境,马鹿选择采伐迹地与阔叶疏林,回避农田。

马鹿对各 NDVI 等级的利用与其可获得性存在显著差异($\chi^2 = 107.76$, $df = 9$, $P < 0.01$)。在 10 个 NDVI 等级中,84.68% 的马鹿活动点分布在 2~6 NDVI 等级中。马鹿回避植被覆盖度最低的生境(1),以及植被覆盖度最高的生境(7、8、9、10)。马鹿对低植被覆盖度生境(2、3)表现出显著的选择性。虽然马鹿对中等植被覆盖度生境(4、5、6)具有较高的利用频次(均高于 15%),但马鹿对该类生境表现出随机利用的趋势。马鹿采食生境与卧息生境在各郁闭度等级中的分布与各郁闭度等级的可获得性存在显著差异($\chi^2 = 132.42$, $df = 9$,

表 1 完达山地区冬季马鹿对植被因子的利用与选择

Table 1 Use and selection of vegetation factors by wapiti in winter in Wandashan area													
生态因子 Factor	类别 Item	可获得性 p_i^a availability	实际利用率 p_i^0				Bonferroni 置信区间 p_i				选择性 Selection		
			use		Bonferroni confidence interval		总体 活动点 T	采食 活动点 Feeding sites	卧息 活动点 Bedding- sites	总体 活动点 T	采食 活动点 Feeding sites	卧息 活动点 Bedding- sites	
植被类型 Vegetation types			总体 活动点 T	采食 活动点 Feeding sites	卧息 活动点 Bedding- sites								总体 活动点 T
归一化植被 指数等级 NDVI class	农田 Farmland	0.06	0.00	0.00	0.00	[0.00, 0.00]	[0.00, 0.00]	[0.00, 0.00]	[0.00, 0.00]	A	A	A	A
	河谷 River valley	0.10	0.08	0.16	0.11	[0.02, 0.15]	[0.01, 0.30]	[0.01, 0.21]	[0.01, 0.21]	R	R	R	R
	杨树林 Poplar stands	0.14	0.13	0.26	0.17	[0.05, 0.21]	[0.08, 0.43]	[0.05, 0.30]	[0.05, 0.30]	R	R	R	R
	阔叶疏林 Broadleaf stands	0.19	0.22	0.43	0.29	[0.12, 0.32]	[0.23, 0.62]	[0.14, 0.44]	[0.14, 0.44]	R	S	R	R
	针阔林 Mixed conifer and broadleaf stands	0.20	0.13	0.24	0.16	[0.05, 0.21]	[0.07, 0.41]	[0.04, 0.29]	[0.04, 0.29]	R	R	R	R
	灌丛 Shrub	0.08	0.08	0.16	0.11	[0.02, 0.15]	[0.01, 0.30]	[0.01, 0.21]	[0.01, 0.21]	R	R	R	R
	采伐迹地 Clearcut	0.17	0.32	0.61	0.42	[0.20, 0.43]	[0.42, 0.81]	[0.25, 0.58]	[0.25, 0.58]	S	S	S	S
	落叶松 Conifer forest	0.07	0.04	0.09	0.06	[-0.010, 0.09]	[-0.03, 0.20]	[-0.02, 0.13]	[-0.02, 0.13]	R	R	R	R
	1	0.01	0.00	0.00	0.00	[0.00, 0.00]	[0.00, 0.00]	[0.00, 0.00]	[0.00, 0.00]	A	A	A	A
	2	0.02	0.10	0.13	0.11	[0.03, 0.18]	[0.05, 0.22]	[0.03, 0.19]	[0.03, 0.19]	S	S	S	S
NDVI class	3	0.07	0.21	0.21	0.18	[0.12, 0.32]	[0.11, 0.31]	[0.08, 0.27]	[0.08, 0.27]	S	S	S	S
	4	0.13	0.19	0.21	0.29	[0.09, 0.28]	[0.11, 0.31]	[0.18, 0.40]	[0.18, 0.40]	R	R	S	S
	5	0.15	0.19	0.16	0.13	[0.09, 0.28]	[0.07, 0.25]	[0.05, 0.22]	[0.05, 0.22]	R	R	R	R
	6	0.14	0.15	0.15	0.18	[0.06, 0.24]	[0.06, 0.24]	[0.08, 0.27]	[0.08, 0.27]	R	R	R	R
	7	0.14	0.07	0.07	0.07	[0.01, 0.14]	[0.01, 0.14]	[0.00, 0.13]	[0.00, 0.13]	A	A	A	A
	8	0.14	0.06	0.07	0.04	[0.00, 0.13]	[0.01, 0.14]	[-0.01, 0.10]	[-0.01, 0.10]	A	R	A	A
	9	0.13	0.02	0.00	0.00	[-0.02, 0.05]	[0.00, 0.00]	[0.00, 0.00]	[0.00, 0.00]	A	A	A	A
	10	0.06	0.00	0.00	0.00	[0.00, 0.00]	[0.00, 0.00]	[0.00, 0.00]	[0.00, 0.00]	A	A	A	A

T: 总体活动点, 包括足迹链、卧迹、采食点 T: Total activity points, including tracks, bedding-sites and feeding sites; 下同 the same below

S: 选择, 表示马鹿对该生境类别的利用显著高于该生境的可获得性; R: 随机利用, 表示马鹿对该生境类别的利用与其可获得性成正比; A: 回避, 表示马鹿对该生境类别的利用显著低于其可获得性

S presents selection, indicating wapiti use this habitat item disproportional to its availability; R presents random, indicating wapiti use this habitat item proportional to its availability. A present avoid, indicating wapiti use this habitat item less than its availability

$P < 0.01$; $\chi^2 = 123.23$, $df = 9$, $P < 0.01$)。对于卧息生境,马鹿选择 2、3、4NDVI 等级;对于采食生境,马鹿选择 2、3NDVI 等级。

3.2 地形特征对马鹿生境选择的影响

93.33% 的马鹿活动点集中在 100 ~ 400m 海拔范围。马鹿对各海拔区间表现出非比例利用,实际利用率与可获得性存在显著差异($\chi^2 = 14.71$, $df = 4$, $P < 0.05$)。马鹿回避 0 ~ 100m 及 > 400 m 海拔区间;选择 200 ~ 300 m 海拔区间(表 2)。对于采食生境与卧息生境,马鹿对各海拔区间的利用与其可获得性不存在显著差异($\chi^2 = 10.99$, $df = 4$, $P > 0.05$; $\chi^2 = 2.50$, $df = 4$, $P > 0.05$)。

马鹿活动点在各个坡向上均有相当比例的分布(均大于 6%)。其中,马鹿对南坡的利用频次最高(21.26%),北坡次之(17.32%)。马鹿对各坡向的利用频次与各坡向的可获得性之间存在显著性差异($\chi^2 = 25.30$, $df = 8$, $P < 0.01$),表现出非比例利用的特点。虽然在各个坡向上均有相当比例的马鹿活动点分布,但是在所有坡向中马鹿仅对南坡表现出选择,回避西北坡向,随机利用其它坡向(表 2)。对于取食生境,马鹿对各坡向的利用与其可获得性存在显著差异($\chi^2 = 21.07$, $df = 8$, $P < 0.01$),对南坡表现出显著性选择,随机利用其它坡向。对于卧息生境,马鹿对各坡向的利用与其可获得性没有显著差异($\chi^2 = 13.14$, $df = 8$, $P > 0.05$),回避西北坡向,随机利用其它坡向。

马鹿对各坡度区间的利用频次与各坡度区间的可获得性没有显著性差异($\chi^2 = 1.85$, $df = 3$, $P > 0.05$)。马鹿活动点集中分布在 0 ~ 10°区间(61.42%)和 10 ~ 20°区间(32.28%)(表 2);马鹿回避大于 20°坡度的生境,随机利用其它坡度区间。采食与卧息生境也表现出同样的利用趋势。

3.3 道路对马鹿生境选择的影响

79.80% 的马鹿活动点分布在距离公路 200 ~ 1000 m 的距离区间,尤其在 600 ~ 900 m 距离区间内,马鹿利用频次最高(表 2)。马鹿对各距离区间表现出非比例性利用($\chi^2 = 89.84$, $df = 20$, $P < 0.01$)。马鹿选择 600 ~ 700 m 距离区间。在距离公路 100 m 范围内有 1.44% 的马鹿活动点,但马鹿表现出回避该区间的趋势;马鹿回避距离公路超过 1900 m 的地带,随机利用其它距离区间。对于取食生境,马鹿对各距离区间的利用与其可获得性存在显著差异($\chi^2 = 116.45$, $df = 20$, $P < 0.01$),选择 600 ~ 700m 距离区间,回避 0 ~ 100m 及 > 1900m 距离区间。对于卧息生境,马鹿对各距离区间的利用与其可获得性存在显著差异($\chi^2 = 60.51$, $df = 20$, $P < 0.01$),选择 600 ~ 700m 距离区间,回避 0 ~ 100m、200 ~ 300m、1400 ~ 1500m、1600 ~ 1700m 及 > 1900m 距离区间。

3.4 马鹿冬季生境选择模型的建立

以马鹿利用与否(1/2)作为因变量,以植被类型、郁闭度等级(NDVI 等级)、距公路的距离、坡度、坡向、海拔为自变量,在 SPSS 软件中进行逻辑斯谛回归分析,进入函数方程的因子包括 NDVI 等级(X_1)、植被类型(X_2)、到公路的距离(X_3)、海拔(X_4)。马鹿冬季生境选择函数:

$$Prob(event) = \frac{1}{1 + e^{-(-1.768 - 0.694X_1 + 0.195X_2 - 0.045X_3 + 1.315X_4)}}$$

建立逻辑斯谛回归模型后,保存该模型对原始样方数据的预测概率。选择切断点为 0.5,即预测概率 $P > 0.5$ 则将其对应生境回判为 2(马鹿活动点),若预测概率 $P < 0.5$ 则其生境回判为 1(非马鹿活动点),从而将模型预测概率转化为二分变量(1/2)。根据预测结果,该模型对马鹿活动点的正确预测率为 84.2%,对非马鹿活动点的正确预测率为 62.4%,总体正确预测率为 74.4%,基本能够反映马鹿对生境的利用。

4 讨论

动物生境选择是动物响应异质环境的重要形式之一。一般表现为对某一或某些斑块的偏好(真正的生境选择)或因某些外部动因的影响而被迫在不同斑块之间作出选择(生境相互关系)^[15]。生境选择是一个非常复杂的过程,包括多层次的判别和一系列的等级序位,可以发生在多个水平或尺度上,受时空尺度的严格限定^[16]。具有较大家域和较强运动能力的大型兽类在生境利用与选择上可能是基于较大尺度上的生境条件做

表 2 完达山地区冬季马鹿对地形因子的利用与选择

Table 2 Use and selection of topography factors by wapiti in winter in Wandashan area											
地形因子 Topography factor	项目 Item	可获得性 p_i^0 Availability	利用频次 p_i^0			Bonferroni 置信区间 p_i			选择性 Selection		
			Use			Bonferroni confidence interval					
			总体 活动点 T	采食 活动点 Feeding sites	卧息 活动点 Bedding- sites	总体 活动点 T	采食 活动点 Feeding sites	卧息 活动点 Bedding- sites	总体 活动点 T	采食 活动点 Feeding sites	卧息 活动点 Bedding- sites
海拔 Elevation(m)	0 ~ 100	0.01	0.00	0.00	0.00	[0.00,0.00]	[0.00, 0.00]	[0.00,0.00]	A	A	A
	100 ~ 200	0.26	0.22	0.29	0.23	[0.13,0.32]	[0.15, 0.43]	[0.07,0.39]	R	R	R
	200 ~ 300	0.39	0.53	0.54	0.46	[0.41,0.64]	[0.38, 0.69]	[0.27,0.65]	S	R	R
	300 ~ 400	0.28	0.24	0.16	0.29	[0.15,0.34]	[0.05, 0.27]	[0.12,0.46]	R	A	R
	>400	0.07	0.01	0.01	0.02	[-0.01,0.03]	[-0.02,0.05]	[-0.03,0.07]	A	R	R
坡向 Aspect	平地 Flat	0.09	0.07	0.09	0.04	[0.01,0.13]	[-0.01,0.18]	[-0.04,0.12]	R	R	R
	北 North	0.14	0.17	0.09	0.13	[0.08,0.27]	[-0.01,0.18]	[-0.01,0.26]	R	R	R
	东北 Northeast	0.12	0.13	0.13	0.04	[0.04,0.21]	[0.02,0.24]	[-0.04,0.12]	R	R	R
	东 East	0.07	0.06	0.07	0.07	[0.00,0.12]	[-0.01,0.16]	[-0.03,0.18]	R	R	R
	东南 Southeast	0.07	0.09	0.07	0.07	[0.02,0.16]	[-0.01,0.16]	[-0.03,0.18]	R	R	R
	南 South	0.10	0.21	0.26	0.16	[0.11,0.31]	[0.11,0.40]	[0.01,0.30]	S	S	R
	西南 Southwest	0.13	0.09	0.11	0.09	[0.02,0.17]	[0.01,0.22]	[-0.03,0.20]	R	R	R
	西 West	0.15	0.11	0.11	0.04	[0.03,0.19]	[0.01,0.22]	[-0.04,0.12]	R	R	R
	西北 Northwest	0.13	0.06	0.07	0.03	[0.00,0.12]	[-0.01,0.16]	[-0.04,0.10]	A	R	A
	0 ~ 10	0.57	0.61	0.62	0.51	[0.51,0.72]	[0.48,0.77]	[0.36,0.66]	R	R	R
坡度 Slope(°)	10 ~ 20	0.36	0.32	0.29	0.40	[0.22,0.43]	[0.15,0.43]	[0.26,0.55]	R	R	R
	20 ~ 30	0.06	0.06	0.09	0.09	[0.01,0.12]	[0.00,0.17]	[0.00,0.17]	R	R	R
	>30	0.01	0.00	0.00	0.00	[0.00,0.00]	[0.00,0.00]	[0.00,0.00]	A	A	A

表 3 各距离区间及其面积分布

距离区间 Distance band	可获得性 p_i^a Availability	利用频次 p_i^0 Use				Bonferroni 置信区间 p_i Bonferroni confidence interval				选择 Selection			
		总体活动点 T	采食 活动点 Feeding sites	卧息 活动点 Bedding- sites	总体活动点 T	采食 活动点 Feeding sites	卧息 活动点 Bedding- sites	总体活动点 T	采食 活动点 Feeding sites	卧息 活动点 Bedding- sites	总体活动点 T	采食 活动点 Feeding sites	卧息 活动点 Bedding- sites
0.1	0.08	0.01	0.02	0.00	[-0.02,0.05]	[-0.03,0.07]	[0.00,0.00]	A	A	A	A	A	A
0.2	0.08	0.05	0.07	0.04	[-0.01,0.11]	[-0.02,0.17]	[-0.03,0.12]	R	R	R	R	R	R
0.3	0.07	0.04	0.05	0.00	[-0.01,0.09]	[-0.03,0.13]	[0.00,0.00]	R	R	R	R	R	A
0.4	0.07	0.06	0.09	0.00	[0.00,0.13]	[-0.02,0.19]	[0.00,0.00]	R	R	R	R	R	A
0.5	0.06	0.05	0.08	0.06	[-0.01,0.12]	[-0.02,0.18]	[-0.03,0.15]	R	R	R	R	R	R
0.6	0.06	0.11	0.16	0.15	[0.02,0.19]	[0.02,0.29]	[0.02,0.28]	R	R	R	R	R	R
0.7	0.05	0.16	0.24	0.21	[0.06,0.26]	[0.08,0.39]	[0.06,0.36]	S	S	S	S	S	S
0.8	0.05	0.13	0.19	0.17	[0.04,0.23]	[0.05,0.34]	[0.03,0.31]	R	R	R	R	R	R
0.9	0.05	0.12	0.17	0.06	[0.03,0.21]	[0.03,0.31]	[-0.03,0.15]	R	R	R	R	R	R
1.0	0.05	0.07	0.10	0.06	[0.00,0.14]	[-0.01,0.22]	[-0.03,0.15]	R	R	R	R	R	R
1.1	0.05	0.02	0.03	0.04	[-0.02,0.06]	[-0.03,0.10]	[-0.03,0.12]	R	R	R	R	R	R
1.2	0.04	0.04	0.06	0.04	[-0.01,0.09]	[-0.03,0.14]	[-0.03,0.12]	R	R	R	R	R	R
1.3	0.04	0.03	0.05	0.02	[-0.02,0.08]	[-0.03,0.12]	[-0.03,0.07]	R	R	R	R	R	R
1.4	0.04	0.01	0.02	0.02	[-0.02,0.04]	[-0.03,0.06]	[-0.03,0.07]	R	R	R	R	R	R
1.5	0.03	0.01	0.01	0.00	[-0.02,0.03]	[-0.03,0.05]	[0.00,0.00]	R	R	R	R	R	A
1.6	0.03	0.04	0.05	0.06	[-0.01,0.09]	[-0.03,0.13]	[-0.03,0.15]	R	R	R	R	R	R
1.7	0.03	0.01	0.02	0.00	[-0.02,0.05]	[-0.03,0.07]	[0.00,0.00]	R	R	R	R	R	A
1.8	0.02	0.02	0.03	0.02	[-0.02,0.05]	[-0.03,0.08]	[-0.03,0.07]	R	R	R	R	R	R
1.9	0.02	0.01	0.01	0.02	[-0.02,0.03]	[-0.03,0.05]	[-0.03,0.07]	R	R	R	R	R	R
2.0	0.02	0.00	0.00	0.00	[0.00,0.00]	[0.00,0.00]	[0.00,0.00]	A	A	A	A	A	A
2.1	0.06	0.00	0.00	0.00	[0.00,0.00]	[0.00,0.00]	[0.00,0.00]	A	A	A	A	A	A

出决策的。因此,从区域尺度上分析动物生境利用与选择的特点,尤其是大型鹿类的生境选择,是非常有必要的。

地理信息系统和遥感技术的应用为实现区域尺度上分析生境利用与选择提供了可行性。使用“利用生境-可利用生境比较法”,本研究从研究区域这个尺度分析了完达山地区马鹿冬季生境利用与选择。“被利用的生境与未被利用的生境分析法(used versus unused)”是目前国内生境选择研究中最常见的分析

方法。使用“被利用的生境与未被利用的生境分析法”比较被利用与未被利用的生境时,只有未利用的生境为目标动物的可利用生境时,两者的比较才有意义。而且,在某一生境中的不出现并不能说明该类型生境是目标物种躲避的生境,种群密度可能在很大程度上影响到动物对某一生境的利用与否^[17]。同时,动物对某一生境的利用不可避免地影响着对其他生境的利用,可能导致数据缺乏独立性,降低一些数学分析方法的有效性^[18]。“利用生境—可利用生境比较法”不存在上述问题。但是,使用该方法的难点在于生境可获得性的度量。生境的可获得性既包括可达到又含有可利用的内涵,而不仅仅指生境的丰富度。根据面积定义的可获得性是基于这一前提之下——各种生境类型对目标物种具有同样的可获得性。在动物个体家域内测度资源的可获得性,可能更准确的测度各类资源的可获得性,进而更为客观地揭示动物生境利用与选择的特征与规律。生境可获得性的测度有待于进一步的研究和探讨。

本文运用“被利用生境—可获得生境比较法”对马鹿冬季生境选择进行了初步研究,研究表明,阔叶疏林与采伐迹地是马鹿利用强度最大的植被类型,并且马鹿对采伐迹地表现出显著的选择性。马鹿对针阔林和杨树林虽然有一定强度的利用,但是相对于其较高的可获得性,马鹿对该类生境表现为随机利用。农田则是冬季马鹿回避的生境。马鹿对采伐迹地表现出正选择,这与 Newton 等^[19]、Hughes and Fahey^[20]的结果相似。大多数研究表明采伐后的最初几年,采伐迹地鹿类食物的丰富度和可获得性增加到最高水平^[21]。同时伴随的对鹿类有利的变化包括食物营养成分的短期增加、大枝条发生以及在一些生境类型中某些灌木果实产量增加^[19]。

低郁闭度生境是马鹿选择的生境。阔叶疏林和采伐迹地丰富的食物资源和开阔的视野使其成为马鹿的喜好生境。除了相对较好的食物资源,这类生境可能有利于马鹿迅速躲避不利因素,如狩猎者的活动。

在对生境因子或类别的利用与选择上,马鹿对某些因子或类别虽然有较高强度的利用,但是考虑到该类生境在区域尺度上的可获得性,马鹿对该类生境的利用没有选择性,仅表现出随机利用的趋势。所以动物利用频次较高的生境未必是动物喜好的生境。马鹿对各个坡向均有相当程度的利用,但是仅对南坡表现出正选择,并对西北坡向表现出显著的回避。这可能与研究地区冬季的风向有很大相关性。

对于动物来说,一个理想的适宜生境需要包含各种功能斑块,能够满足其生存和繁殖所需要的一系列条件。许多动物面临的难题在于:许多生境并不是各种必需资源斑块的完整集合体;好的采食生境可能是恶劣的逃避地和卧息地,反之亦然。不同资源在空间上的不均匀分布,使得个体生境选择策略的制定至少是部分独立的^[22]。本研究结果表明马鹿采食生境和卧息生境具有不同的偏好。对于采食生境,马鹿选择第2、3郁闭度等级的生境,采伐迹地与阔叶疏林,南坡;对于卧息生境,马鹿则选择第2、3、4郁闭度等级的生境,采伐迹地,对阔叶疏林和南坡没有选择。马鹿采食生境和卧息生境对各类因子的不同选择性,表现出不同功能生境分离的特征。进一步开展马鹿对不同功能生境的利用与选择,以及马鹿在不同功能生境之间潜在的权衡关系,可能更有利于揭示不同生境组分的价值及其对马鹿生境选择行为的影响。

References:

- [1] Badyaev A V, Martin T E, Etges W J. Habitat sampling and habitat selection by female wild turkeys: ecological correlates and reproductive

表 4 进入 logistic 回归方程的变量

Table 4 variables was included in the logistic regression model

变量 variable	回归系数 <i>b</i>	Wald	<i>P</i>
常数项 Constant	-1.768	10.34	0.001
NDVI 等级 NDVI class	-0.394	48.87	0.000
植被类型 Vegetation type	0.195	11.35	0.001
距公路的距离 Distance to road	-0.045	5.02	0.025
海拔 Elevation	1.315	52.65	0.000

consequences. *Auk*, 1996, 13 (3): 636 — 646.

- [2] Lack D. Habitat selection in birds. *The Journal of Animal Ecology*, 1933, 2(2): 239 — 262.
- [3] Jones J. Habitat selection studies in avian ecology: A Critical Review. *Auk*, 2001, 118(2): 557 — 562.
- [4] Bryan F J M, McDonald L, Thomas D L. *Resource Selection by Animals Statistical Design and Analysis for Field Studies*. London: Chapman and Hall, 1993.
- [5] Arthur S M. Assessing habitat selection when availability changes. *Ecology*, 1996, 77(1): 215 — 227.
- [6] Myrnerud A, Larsen P K, Ims R A, *et al.* Habitat selection by roe deer and sheep: does habitat ranking reflect resource availability? *Canadian Journal of Zoology*, 1999, 77: 776 — 783.
- [7] Jason Jones. Habitat selection studies in avian ecology: a critical review. *Auk*, 2001, 118 (2): 557 — 562.
- [8] Thomas D L, Taylor E J. Study designs and tests for comparing resource use and availability. *Journal of Wildlife Management*, 1990, 54 (2): 322 — 330.
- [9] Chang H, Xiao Q Z. Selection of winter habitat of red deer in Dailin region. *Acta Therio Sinica*, 1988, 8(2): 81 — 88.
- [10] Zhang M H, Xiao Q Z. Study on feeding and bedding habitat selection by red deer in winter. *Acta Theriol Sinica*, 1990, 10(3): 175 — 183.
- [11] Morawitz D F, Blewett T M, Cohen A, *et al.* Using NDVI to assess vegetative land cover change in Central PUGET SOUND. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2006, 114: 85 — 106.
- [12] Idris M H, Kuraji K, Suzuki M. Evaluating vegetation recovery following large-scale forest fires in Borneo and northeastern China using multi-temporal NOAA/AVHRR images. *Journal of Forest Research*, 2005, 10: 101 — 111.
- [13] Yang J P, Ding Y J, Chen R S. Spatial and temporal of variations of alpine vegetation cover in the source regions of the Yangtze and Yellow Rivers of the Tibetan Plateau from 1982 to 2001. *Environmental Geology*, 2006, 50 (3): 313 — 322.
- [14] Neu C W, Byers C R, James M P. A technique for analysis of utilization availability data. *Journal of Wildlife Management*, 1974, 38(3): 541 — 545.
- [15] Zhang X A, Li M C, Yi X F, *et al.* Response of animal to the environmental heterogeneity. *Chinese Journal of Ecology*, 2003, 22(6): 102 — 108.
- [16] Zhang M H, Li Y K. The temporal and spatial scales in animal habitat selection research, *Acta Theriol Sinica*, 2005, 25(4): 395 — 401.
- [17] Haila Y, Nicholls A O, Hanski I K, *et al.* Stochasticity in bird habitat selection: year-to-year changes in territory in a boreal forest birds assemblage. *Oikos*, 1996, 76: 536 — 552.
- [18] Aebischer N J, Robertson P A, Kenward R E. Composition analysis of habitat use from animal radio-tracking data. *Ecology*, 1993, 74: 1313 — 1325.
- [19] Newton M, Cole E C, Lautenschlager R A, *et al.* Browse availability after conifer release in Maine's spruce-fir forest. *Journal of Wildlife Management*, 1989, 53: 643 — 649.
- [20] Hughes J W, Fahey T J. Availability, quality, and selection of browse by white-tailed deer. *Forest Science*, 1991, 37: 261 — 270.
- [21] Blair R M, Brunett L E. Seasonal browse selection by deer in a southern pine-hardwood habitat. *Journal of Wildlife Management*, 1980, 44: 79 — 88.
- [22] Schoner T W. Generality of the size distance relation in models of optimal feeding. *American Naturalist*, 1979, 114: 902 — 914.

参考文献:

- [9] 常弘, 肖前柱. 带岭地区马鹿冬季对生境的选择性. *兽类学报*, 1988, 8(2): 81 ~ 88.
- [10] 张明海, 肖前柱. 冬季马鹿采食生境和卧息生境选择的研究. *兽类学报*, 1990, 10(3): 175 ~ 183.
- [15] 张晓爱, 李明财, 易现峰, 等. 动物对环境异质性的响应. *生态学杂志*, 2003, 22 (6): 102 ~ 108.
- [16] 张明海, 李言阔. 动物生境选择研究中的时空尺度. *兽类学报*, 2005, 25(4): 395 ~ 401.