

DOI: 10.5846/stxb202007131827

刘艳华, 牛莹莹, 周绍春, 张子栋, 梁卓, 杨娇, 鞠丹. 老爷岭南部狍冬季移动、卧息生境选择及其适宜性评价. 生态学报, 2021, 41(17): 6913-6923.
Liu Y H, Niu Y Y, Zhou S C, Zhang Z D, Liang Z, Yang J, Ju D. Winter moving, bedding habitat selection and evaluation of roe deer in southern Laoyeling, Heilongjiang Province. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(17): 6913-6923.

老爷岭南部狍冬季移动、卧息生境选择及其适宜性评价

刘艳华¹, 牛莹莹¹, 周绍春^{2,*}, 张子栋², 梁卓³, 杨娇², 鞠丹²

1 东北林业大学野生动物与自然保护地学院, 哈尔滨 150040

2 黑龙江省野生动物研究所, 哈尔滨 150081

3 黑龙江老爷岭东北虎国家级自然保护区, 绥阳 157212

摘要:在动物生境研究中,移动生境和卧息生境是生境研究的焦点。开展移动生境和卧息生境选择,并在此基础上进行生境评价,有利于深入了解动物对移动和卧息生境条件的需求,制定科学合理的栖息地保护计划。以东北虎(*Panthera tigris altaica*)的主要猎物物种之一——狍(*Capreolus pygargus*)为研究对象,于2017—2019年冬季积雪覆盖期在老爷岭南部通过随机布设28个大样方和84条用于足迹跟踪的样线收集狍的移动点和卧息点信息,再结合近年来收集的东北虎出现点,利用广义可加模型(GAM)和最大熵模型(MaxEnt)进行狍移动、卧息生境选择及评价研究。移动生境选择研究表明,狍在移动的过程中偏好选择坡度小、距农田距离>500 m、远离道路、居民点和低海拔或较高海拔的区域;移动生境评价分析表明,移动适宜和次适宜生境面积之和为1318.16 km²,占研究区域面积的51.28%,当加入虎活动点影响因子后,狍移动适宜和次适宜生境面积之和为901.52 km²,适宜和次适宜生境面积之和减少了31.61%。狍卧息生境选择研究表明,水源、农田、道路和雪深是影响狍卧息的关键因素,其中雪深对狍卧息生境选择的贡献率达到70.13%;卧息生境评价表明,卧息适宜和次适宜生境面积之和为1243.77 km²,占研究区域面积的48.39%,当加入虎出现点因子后,适宜生境和次适宜生境面积之和减少了61.00%,仅为485.02 km²。研究认为,虎的出现对狍移动和卧息生境选择均产生影响,虎的活动及捕食行为可能会减少狍的活动范围和频次,狍远离虎活动区域卧息休息,压缩了狍适宜卧息的空间。

关键词:狍(*Capreolus pygargus*);东北虎(*Panthera tigris altaica*);广义可加模型;最大熵模型;生境选择;生境评价

Winter moving, bedding habitat selection and evaluation of roe deer in southern Laoyeling, Heilongjiang Province

LIU Yanhua¹, NIU Yingying¹, ZHOU Shaochun^{2,*}, ZHANG Zidong², LIANG Zhuo³, YANG Jiao², JU Dan²

1 College of Wildlife and Nature Reserves, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

2 Wildlife Research Institute of Heilongjiang Province, Harbin 150081, China

3 Heilongjiang Laoyeling Amur Tiger National Nature Reserve, Suixiang 157212, China

Abstract: The conservation of wide-ranging species presents challenges in a world of increasingly human-dominated landscapes, which forces animals to occupy human-modified landscapes. Although analyzing habitat selection and identifying suitable habitats are important in supporting natural recolonization, these actions are rarely validated owing to difficulties in monitoring animal colonization events. Habitat studies are, however, fundamentally important for species conservation policies and management decisions. Analyses of habitat selection and evaluation for animal conservation, especially moving

基金项目:黑龙江省省属科研院所科研业务费项目;黑龙江省保护兽类物种濒危机制及保护格局研究

收稿日期:2020-07-13; **网络出版日期:**2021-06-11

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: Zhoushaochun2003@126.com

and bedding behaviors, are often in short supply. We conducted a study on habitat selection and evaluation in roe deer (*Capreolus pygargus*), which is one of the main prey species of the Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) in southern Laoyeling, Heilongjiang Province. A large part of southern Laoyeling is inhabited by the Amur tiger and the Leopard National Park and is a key habitat for tigers and ungulates. It is one of the main distribution regions of the Amur tiger and its prey. Systematic studies are required to thoroughly investigate the effects of landscape factors and tiger occurrences on the selection of suitable habitats by roe deer, which are necessary for wildlife conservation. Such data were collected by conducting 28 plot surveys and 84 lines for footprint chain tracking during the winters from 2017 to 2019 in southern Laoyeling of Heilongjiang Province. Furthermore, data of tiger occurrences were recently collected and integrated with roe deer data into a habitat analysis. Generalized additive model (GAM) and Maximum Entropy (MaxEnt), based on ecological niche theory, were used to assess the response of roe deer to different landscape factors and to evaluate the suitability of habitats for roe deer during the snow season. From our investigation of roe deer movement between habitats, we found that roe deer preferred habitats including flat with small slopes, less than 500 m from farmland, at low or high-elevation areas, and in areas without roads and settlements. The results of our habitat evaluation for movement without tiger occurrence data showed that the combined area of suitable large and medium-sized habitats was 1318.16 km² (51.28% of the study area), but was only 901.52 km² (a decline of 31.61%) if tiger occurrence data were used as a factor in the habitat selection model for roe deer. For bedding habitats, our results demonstrate that factors including river, farmland, road and snow depth affect the habitat selection of roe deer. Among them, snow depth contributed 70.13% to the bedding habitat selection of roe deer. The results of bedding habitat evaluation, without tiger occurrence data, showed that the combined area of suitable large and medium-sized habitats was 1243.77 km² (48.39% of the study area), but was only 485.02 km² (decline of 61.00%) if tiger occurrence data were included as a factor in the roe deer habitat selection model. Our results suggest that predator-prey interactions may result in strong spatial patterns of avoidance. We suggest that the occurrence of tigers has an ecological effect on the habitat selection of roe deer and makes habitats less suitable for roe deer. Roe deer may, in fact, be more likely to avoid specific habitats or landscape features that increase their vulnerability to predation.

Key Words: roe deer (*Capreolus pygargus*); amur tiger (*Panthera tigris altaica*); generalized additive model; maximum entropy; habitat selection; habitat evaluation

生境为野生动物提供了生存与繁衍所需的资源^[1]。生境选择是动物对环境适应行为的表现,也是动物生态学的研究热点之一。动物的生境选择行为受到其栖息环境中海拔、水源、种间竞争、人为干扰以及不同时期自身的生理状况等因素的影响^[2]。基于动物生境选择分析进行的生境适宜性评价是开展濒危物种生境保护的首要工作^[3]。在生境选择研究中,根据动物的生境选择行为将动物的生境选择划分为移动生境和卧息生境进行研究,有利于深入了解动物对移动和卧息生境条件的需求,识别影响动物个体适合度以及种群生存的环境资源,然后开展相应的生境评价研究工作,这对野生动物保护与管理具有重要意义。

狍(*Capreolus pygargus*)隶属偶蹄目鹿科,又称矮鹿,是欧亚大陆常见的一种中、小型反刍动物。狍有3个亚种,在中国黑龙江省大兴安岭、小兴安岭、完达山和老爷岭等地区分布的为东北亚种^[4]。狍常栖息于森林、灌丛、疏林山地和平原等生境^[5],是野生东北虎(*Panthera tigris altaica*)的主要猎物资源。近年来,国内外关于狍的研究主要集中在种群动态^[6-7]、生境选择^[8-10]、食性^[11-12]、遗传多样性^[13-15]等方面。但在狍生境选择与评价方面,以往研究多集中在没有涉及到大型食肉动物分布的区域,或有捕食者的分布,但数量较少且活动出现频次低的林区。为了探究环境因子(包括捕食者东北虎)对狍移动生境和卧息生境选择的影响,明确东北虎主要分布区狍的移动生境和卧息生境适宜性情况,本研究选择在黑龙江省老爷岭南端东北虎主要分布区开展。该研究地区自2002年以来,东北虎种群数量不断增加,东北虎活动频繁,这为研究狍在具有捕食压力情况下的移动生境和卧息生境选择行为提供了有利条件。

本研究应用广义可加模型 (Generalized Additive Models, GAM)、最大熵模型 (Maximum Entropy, MaxEnt) 与 3S 技术相结合的方法,探究在黑龙江省老爷岭南部区域各因子对狍生境选择的影响及适宜生境空间分布格局。研究获得的结果,将为今后制定狍乃至东北虎其它猎物资源的保护与恢复计划提供科学依据。

1 研究区域自然概况

研究地区位于黑龙江省老爷岭南部 ($43^{\circ}26'—44^{\circ}03'N$; $130^{\circ}19'—131^{\circ}17'E$), 海拔范围在 500—1100 m 之间, 属温带大陆性季风气候。年平均温度为 $-2—2.9^{\circ}C$, 年平均日照时数为 2429.5 h, 年平均无霜期在 110 d 左右。年平均降雨量为 513.2 mm, 年降水量在四季中的分布差异大, 雨量多集中在 6—8 月, 夏季占全年总降雨量的 45%。年最高降水量为 732.3 mm, 7 月份降水量最高, 1 月份降水量最低, 夏季雨量充沛, 利于植物生长。该地区以阔叶林为主, 针叶林和针阔混交林分布极少, 林缘和河流沟谷分布有少量灌丛和草甸。分布的树种有紫椴 (*Tilia Amurensis*)、胡桃楸 (*Juglans mandshurica*)、水曲柳 (*Fraxinus mandshurica*) 和红松 (*Pinus koraiensis*) 等。丰富的森林资源为动物的生存繁衍提供了必要条件, 使该地区分布的动物物种多样性极其丰富。这里栖息的动物主要有东北虎、狍、野猪 (*Sus scrofa*)、黑熊 (*Ursus thibetanus*)、棕熊 (*Ursus arctos*)、原麝 (*Moschus moschiferus*) 和斑羚 (*Naemorhedus goral*) 等。

2 研究方法

2.1 数据来源

2.1.1 数据收集

狍野外数据收集工作在 2017—2019 年冬季积雪覆盖期进行。在野外调查前, 将野外收集的狍活动点数据划分为移动点数据 (除卧息点外的数据) 和卧息点数据 2 类。本次研究共调查了 28 个大样方 (每个大样方由 5 条长 5 km, 宽 2 km 的样线组成, 图 1) 并在大样方外布设了用于足迹跟踪的 84 条样线 (每条样线预设 3 km 长, 当在样线上发现狍足迹时就跟踪足迹链收集狍移动点和卧迹信息, 图 1)。调查主要在老爷岭南部 (三岔河林场、暖泉河林场、三节砬子林场、中股流林场、园山林场、柳桥沟林场、青山林场、太平川林场、万宝湾林场、寒葱河林场) 划定面积为 2570.54 km² 的区域开展。所布设样方抽样面积达 280 km², 保证抽样面积占调查总面积的 10% 以上^[16]。在样方中布设样线时, 为了尽可能获得更加符合实际情况的样本数据, 本调查在每条样线上每隔 500 m 设定 1 个坐标点供调查队员导航, 保证调查队员行进的路线为近似直线。为了有效探究环境因子对狍生境选择的影响, 在大样方的 5 条样线上每隔 500 m 设置 1 个 10 m×10 m 的样方, 记录该样方的植被类型、海拔、雪深以及动物出现点等信息。

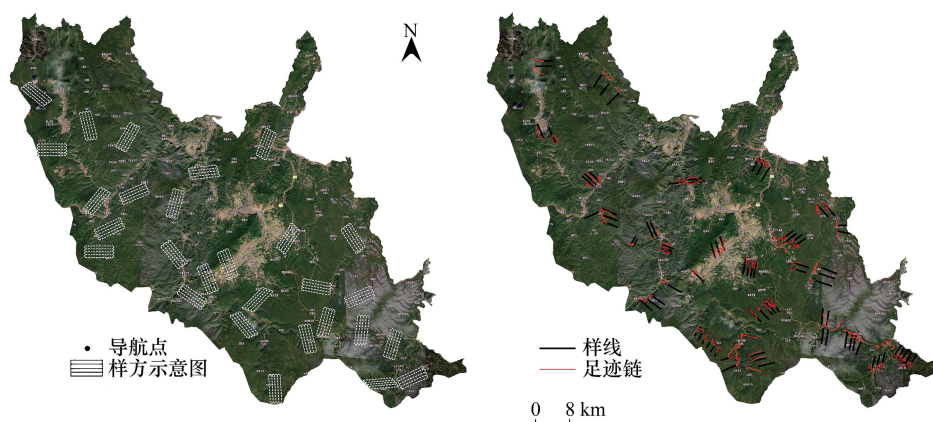


图 1 老爷岭南部狍野外调查样方、样线布设

Fig.1 Sampling plots and line for roe deer in Southern Laoyeling, Heilongjiang Province

本次调查由 20 人组成的野外调查队开展野外数据收集工作,其中 10 人负责样方调查(2 人 1 组),10 人负责足迹追踪(2 人 1 组)。参加的调查人员均多年从事东北虎及猎物资源调查研究工作,具有识别有蹄类动物足迹的专业技能。调查期间每天 07:00 点出发,15:00 结束。在调查过程中,调查人员记录遇见的豹在雪地上留下的足迹、卧迹、粪便、尿迹、食痕,同时记录植被类型和活动点的地理坐标等信息;为了分析的准确性和排除点与点之间的空间自相关,野外只记录 24 h 内的新鲜足迹,每个记录点距离下一个记录点要超过 200 m。

虎活动点数据主要由 3 种方法收集:①样方调查收集虎活动点;②2017—2019 年 400 台相机位点监测拍到的虎位置;③网络监测。

2.1.2 环境变量数据收集

(1) 植被类型:用研究地区 1:50000 林相图进行扫描和矢量化处理,并将研究地区植被景观类型划分为森林、农田、草地和灌丛 4 种类型。

(2) 地形因子:①海拔、坡度和坡向以 30 m 间隔的等高线为基础,利用 ArcGIS 10.2 空间分析功能提取;②雪被:首先将野外收集的豹出现点和未出现点的雪厚度与海拔、坡度和坡向进行相关分析,选择相关性显著的坡度、坡向建立与雪被厚度之间的函数关系,即 $y_{\text{snow}} = 12.505 - 0.043 x_{\text{slope}} - 0.002 x_{\text{aspect}}$,然后利用 ArcGIS 10.2 生成雪被图;③风向:风对动物的影响可能包括风力和风向,本研究参考张明海等人对马鹿(*Cervus elaphus*)的研究结果^[17],保留风向作为豹移动和卧息生境选择的因子之一,并将风向划分为迎风坡和背风坡。

(3) 道路、河流和居民点根据林相地形图矢量化获得:豹活动点到各变量(植被类型、道路、河流、居民点等)的距离由 ArcGIS 10.2 中的近邻分析工具计算获得。在用 MaxEnt 模型进行生境质量评价时栅格大小设为 100 m×100 m。

2.2 统计分析

2.2.1 生境选择模型构建

因为在豹同一出现点,不同时间的风向都在变化,无法将风向因子纳入生境评价研究,因此在进行生境选择分析时,只对豹出现点与未出现点的风向进行差异性 t 检验,判断其是否差异显著。然后,将剩余的 13 个因子用于生境选择建模研究,建立豹的活动点与环境因子之间关系的 GAM 预测模型,在 GAM 模型的构建过程中逐步加入各个影响因子,根据 AIC (Akaike Information Criterion) 准则和广义交叉验证 (Generalized cross validation, GCV) 值选择最优模型,值越小,模型的拟合效果越好^[18],所有的统计分析均在 R 软件的 MGCV 包完成。豹的活动点与各影响因子的表达式为:

$$y(A) \sim x_1(T) + x_2(Ro) + x_3(Ri) + x_4(E) + x_5(Sl) + x_6(As) + x_7(Sn) + x_8(Ws) + x_9(Fo) + x_{10}(Fa) + x_{11}(G) + x_{12}(Sh) + x_{13}(Re)$$

式中, A 为豹的活动点; T 为虎的出现点; Ro 为距公路的距离; Ri 为距河流的距离; E 为海拔高度; Sl 为坡度; As 为坡向; Sn 为雪深; Ws 为距水源地的距离; Fo 为距森林的距离; Fa 为距农田的距离; G 为距草地的距离; Sh 为距灌丛的距离; Re 为距居民点的距离。

2.2.2 生境评价方法

将豹的活动点和各变量数据导入 MaxEnt 3.3 中,随机选取 80% 的豹活动点用于建模,其余 20% 的豹活动点用于模型验证。模型的验证是采用受试者工作特征曲线 (receiver operating characteristic, ROC 曲线) 分析方法^[19],其评价标准为:受试者工作特征曲线下面积 (AUC 值) 0.5—0.6, 不及格; 0.6—0.7, 较差; 0.7—0.8, 一般; 0.8—0.9, 良好; 0.9—1.0, 优秀^[20]。将模型输出结果导入 ArcGIS 10.2 中并将豹移动、卧息生境适宜性划分为四个级别: 0—0.25 为不适宜生境, 0.25—0.5 为一般适宜生境, 0.5—0.75 为次适宜生境, 0.75—1 为适宜生境。

3 结果与分析

3.1 豹移动生境 GAM 模型

风向因子对豹移动生境分析表明,风向对豹移动影响不显著 ($P=0.45$)。此外,利用其余 13 个因子对豹

移动生境选择的影响分析表明,农田、道路、海拔、居民点、坡度和虎出现点 6 个因子进入狍移动生境 GAM 模型,这 6 个因子对狍出现频次总偏差解释率为 78.09%(表 1)。

表 1 GAM 模型统计结果
Table 1 Predictor variables in the best-supported generalized additive model for roe deer

因子 Factor	广义交叉验证 Generalized cross validation	累计解释偏差 Sum of deviance	赤池信息量准则 Akaike information criterion
距农田距离 Distance to farmland/m	0.231	20.37%	795.97
距道路距离 Distance to road/m	0.219	36.79%	766.03
海拔 Elevation/m	0.223	51.71%	775.37
距居民点距离 Distance to residential area/m	0.277	64.92%	785.41
坡度 Slope/(°)	0.230	71.27%	794.49
距虎出现点距离 Distance to tiger appearance point/m	0.229	78.09%	794.03

在这 6 个影响因子中,农田对狍生境选择影响最大,其次为道路和海拔,影响程度最低的为坡度。各因子对狍移动生境选择影响的变化趋势如图 2。

3.2 狍移动生境适宜性评价

本研究共收集到 718 个狍移动点,其中 439 个来自大样方内的样线调查,279 个来自足迹链跟踪。在没有加入虎活动点因子时,运用生境选择中确定的 5 个因子对狍进行移动生境适宜性评价研究,分析结果表明,ROC 曲线检验结果为:训练数据集与测试数据集的 AUC 值分别为 0.824 和 0.778(图 3),表明模型的预测结果较好,说明 MaxEnt 模型预测的移动生境适宜性能够反映研究地区实际情况。

通过图层运算获得狍的移动适宜生境主要分布在中部和南部(图 4)。狍移动生境适宜性评价图划分不同等级的生境面积分别为:1)适宜生境面积 258.45 km²,约占生境总面积的 10.05%;2)次适宜生境面积 1059.71 km²,约占生境总面积的 41.23%;3)一般适宜生境面积 572.59 km²,约占生境总面积的 22.27%;4)不适宜生境面积 679.79 km²,约占生境总面积的 26.45%。

当加入东北虎出现点因子进行移动生境适宜性评价时,狍的移动生境评价图划分不同等级的生境面积为:1)适宜生境面积 275.98 km²,约占生境总面积的 10.74%;2)次适宜生境面积 625.54km²,约占生境总面积的 24.33%;3)一般适宜生境面积 706.07 km²,约占生境总面积的 27.47%;4)不适宜生境面积 962.95 km²,约占生境总面积的 37.46%(图 4)。

3.3 狍卧息生境 GAM 模型

风向因子对狍卧息生境影响分析表明,狍主要选择背风坡卧息($P=0.016$)。剔除风向因子外,利用其余因子进行的卧息生境选择结果表明,雪深、道路、农田、水源地和虎出现点 5 个因子进入狍卧息生境 GAM 模型,该模型对狍出现频率的总偏差解释率为 88.97%,详见表 2。

表 2 GAM 模型统计结果
Table 2 Predictor variables in the best-supported generalized additive model for roe deer

因子 Factor	广义交叉验证 Generalized cross validation	累计解释偏差 Sum of deviance	赤池信息量准则 Akaike information criterion
雪深 Snow depth/m	0.017	70.13%	101.87
距道路距离 Distance to road/m	0.193	78.58%	270.18
距农田距离 Distance to farmland/m	0.207	80.58%	286.08
距水源地距离 Distance to water source/m	0.186	87.72%	261.87
距虎出现点距离 Distance to tiger appearance point/m	0.208	88.97%	286.76

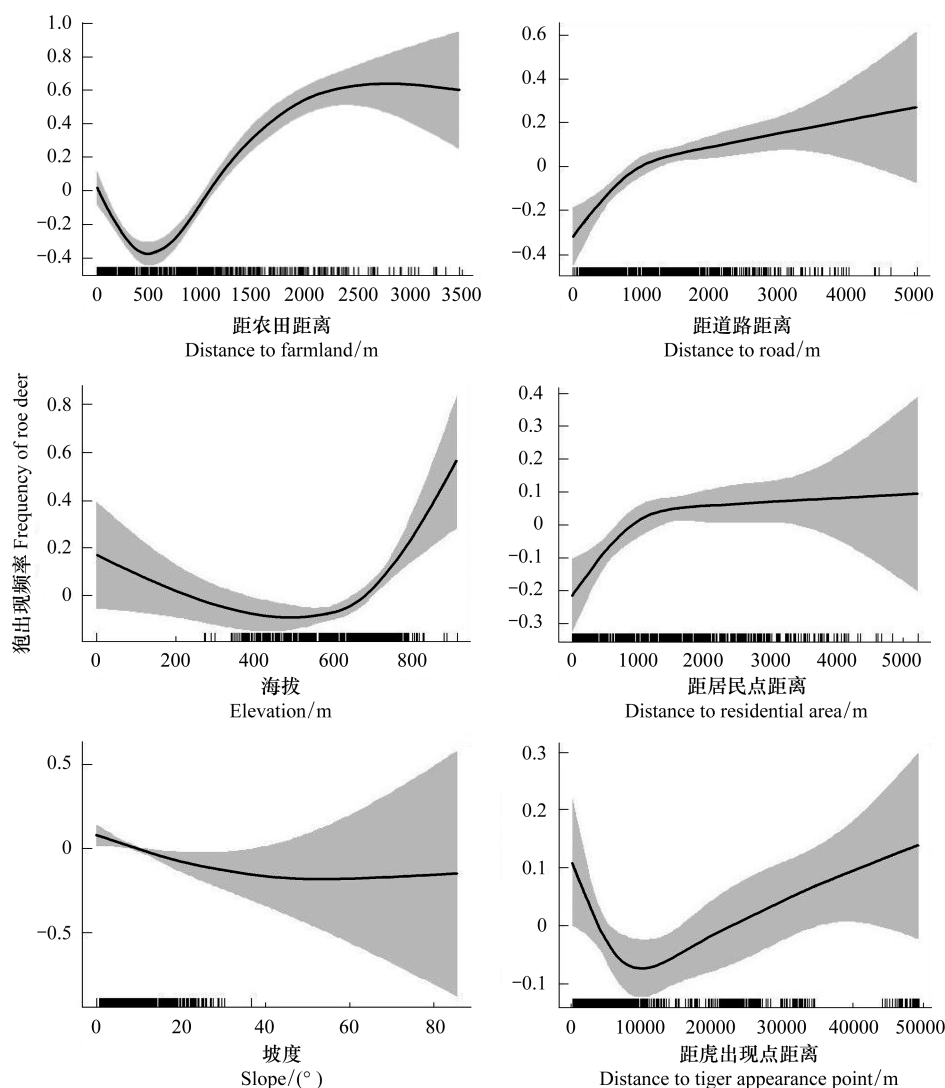


图2 狗出现频率与各变量之间关系变化趋势图

Fig.2 Generalized additive model response curves (solid lines) with 95% confidence intervals (dashed parts) presented for each of the covariates in the linear predictor from the best-fit models between the frequency of roe deer and various variables

在卧息生境选择中,冬季雪深对狗影响极其明显,公路对狗的影响次之,其偏差解释占 8.45%,总体而言,随距公路距离的增加,狗卧息出现频次越高。此外,农田和虎出现点也对狗卧息生境选择产生一定影响(图 5)。

3.4 狗卧息生境适宜性评价

卧息生境 ROC 曲线的训练数据集与测试数据集的 AUC 值分别为 0.879 和 0.886(图 6),接近优秀水平。

研究发现狗的卧息适宜生境主要分布在研究地区的西南部(图 7)。其中最适宜生境面积为 265.81 km²,次适宜生境面积 977.96 km²,一般适宜生境面积 774.07 km²,适宜和次适宜卧息生境面积占总面积的 48.39%,不适宜生境面积 552.70 km²,约占生境总面积的 21.50%。当加入虎出现点因子进行卧息生境评价时,狗的卧息适宜生境面积为 124.27 km²,次适宜生境面积 360.75 km²,一般适宜生境面积 717.70 km²,适宜和次适宜卧息生境面积占总面积的 18.87%,不适宜生境面积 1367.82 km²,约占生境总面积的 53.21%(图 7)。

4 结论与讨论

在人类活动干扰逐渐增加的环境中,选择恰当的环境因子,采用科学合理的方法分析环境因子对动物生

境选择行为的影响,这有利于科学地开展生境评价和做出保护计划^[21-22]。本研究选择风向,雪深等 14 个变量进行狍移动和卧息生境选择评价研究,采用差异显著性检验、GAM 模型,MaxEnt 模型相结合的方法在东北地区首次分析了风向和东北虎出现对狍生境选择的影响,首次生成雪被图层和将东北虎出现点用于狍的生境评价,这将弥补以往东北地区鹿科动物生境选择与评价研究选用的因子不全面,不能全面反映环境中各因子对鹿科动物生境选择行为的缺陷。

4.1 狍移动生境选择特征

移动生境选择研究发现,当距农田的距离<500 m 时,距农田越近,狍出现的概率越高。这可能是因为研究地区冬季寒冷,食物资源匮乏,农田内有未采收完留下的玉米、大豆等食物资源吸引狍到农田区域觅食。但当距农田距离>500 m 后,由于人为干扰强度减弱,距农

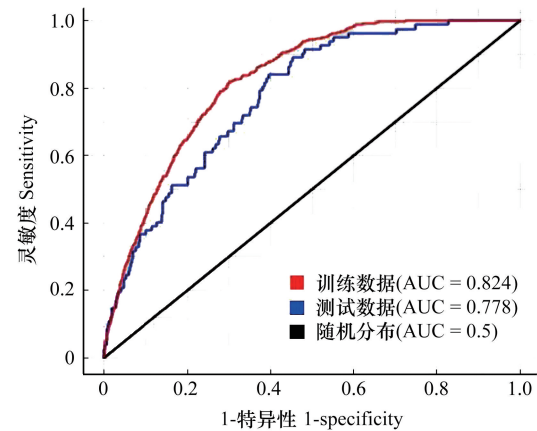


图3 老爷岭南部狍移动生境评价结果的 ROC 曲线验证
Fig.3 ROC curve verification of roe deer in Southern Laoyeling, Heilongjiang Province

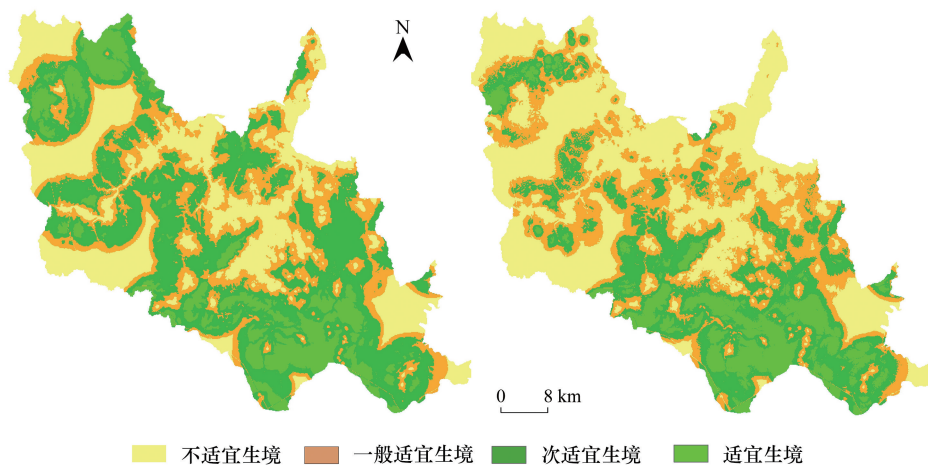


图4 老爷岭南部狍移动生境适宜性分布等级图

Fig.4 The class distribution of moving habitat stability of roe deer in Southern Laoyeling, Heilongjiang Province

田越远,狍出现次数也越增加(图2)。海拔对狍生境选择的影响主要表现为当海拔范围在 0—500 m 时,海拔越低,狍出现的频率越高,海拔与狍的出现呈负相关,这与朱洪强等人对黄泥河自然保护区狍冬季卧息地选择的研究结果一致^[6];当海拔>500 m 时,随着海拔的不断升高,狍出现次数也在不断地增加(图2),这可能与在较高海拔区域生长的植物通常能接收更多阳光,植被更加茂盛有关。狍喜欢选择远离人为干扰的生境,当距道路和居民点的距离在 1500 m 以内时,狍的出现概率随距离的增加而增大,而在距离>1500 m 时,道路和居民点对狍出现频次的影响逐渐减弱并趋于平缓(图2),说明狍几乎不再受居民点和道路的影响。狍偏好选择坡度较低的生境,地势平缓利于狍的活动(图2)。由于研究地区保护较好,森林面积大,且主要为阔叶林,灌丛分布少,森林和灌丛对狍分布的影响较小(其对模型的贡献率总和为 1.64%)。此外,我们的野外研究和数据分析均发现,在非暴雪积雪期狍的移动几乎不受风向和雪深的影响。

4.2 狍卧息生境选择特征

在卧息生境选择研究中,风向对狍卧息生境选择的影响与张明海对马鹿卧息生境选择影响的研究结果相似^[17],狍偏向于选择背风坡。雪深对狍卧息生境选择研究表明,从雪被较薄生境到雪被厚度逐渐增加到约

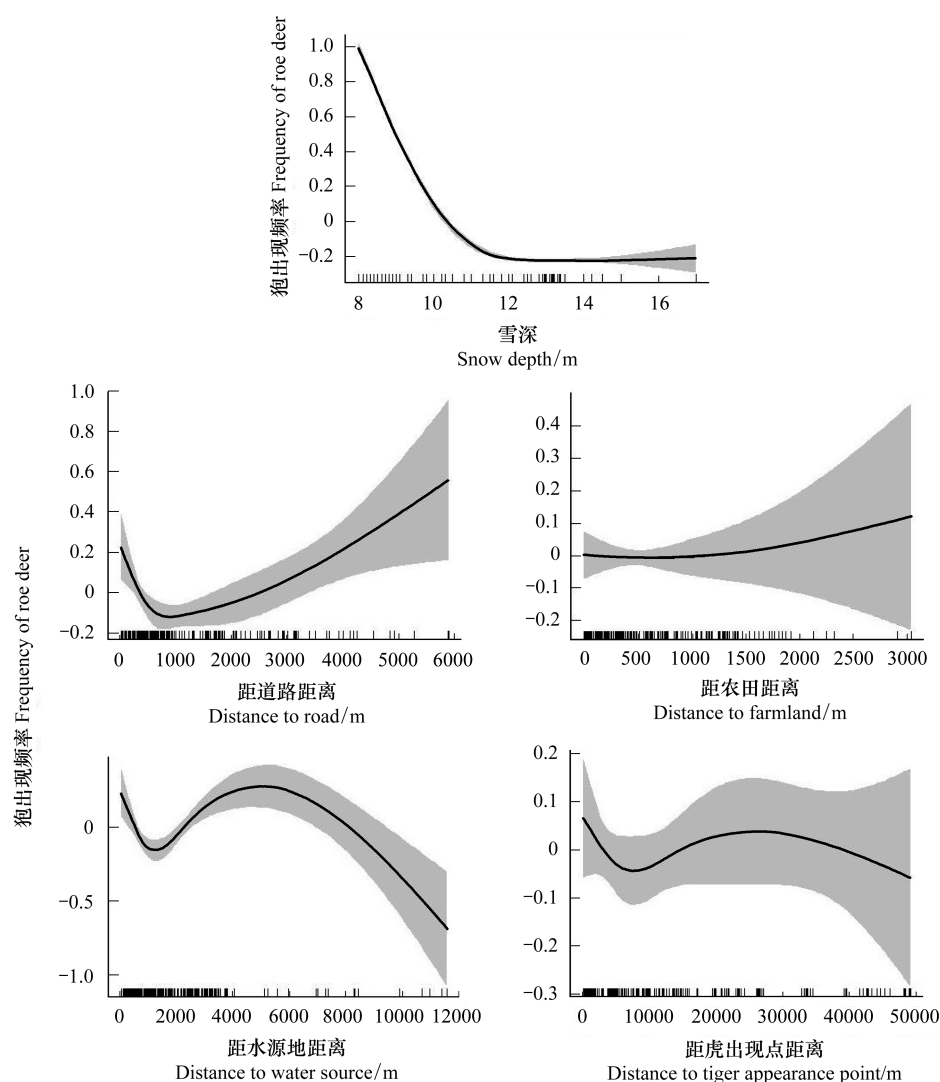


图5 狍出现频率与各变量之间关系变化趋势图

Fig.5 Generalized additive model response curves (solid lines) with 95% confidence intervals (dashed parts) presented for each of the covariates in the linear predictor from the best-fit models between the frequency of roe deer and various variables

11.8 cm 的生境时,随着环境中雪深的增加,狍卧息频次急速减少,这可能与狍卧息偏向于选择在阳光充足的山体阳面过夜,该生境区域雪被浅有关,该结果与滕丽微等人对小兴安岭南部长春冬季卧息选择的研究结果相似^[23]。但本研究采用 GAM 模型,能更直观地反映出雪深因子对狍卧息生境选择影响的变化过程(图 5)。当距道路的距离<700 m 时,狍的出现频率与距道路的距离呈负相关,在距离>700 m 时,距道路越远,狍的出现频率越高。距农田距离与狍的出现频率呈正相关。此外,狍卧息生境偏好在距水源地较近的区域出现,这是由于北方冬季寒冷,河流结冰,冰面便于狍行走,且河流两岸多分布灌丛,能为狍在严寒冬季提供部分食物资源。

4.3 虎对狍移动、卧息生境选择及适宜性的影响

本研究发现,东北虎分布是影响狍生境选择及评价的一个重要因素。移动生境选择结果显示在距虎出现点 9000 m 以内时,虎出现与狍出现呈负相关,而在距虎出现点距离>9000 m 时,随着距虎距离的增加,狍的出现频率也在增加(图 2)。卧息生境选择结果显示,在距东北虎出现距离为 6000 m 以内时,随着距离的增加,狍的出现次数逐渐减少,当距虎出现范围在 6000—22000 m 时,狍的出现频率与距虎出现点距离呈正相关(图

5)。该研究结果验证了东北虎在一定的距离范围内具有跟踪猎物的行为^[24],但当距离猎物较远时,由于跟踪猎物需要消耗过多的体能,虎可能放弃跟踪猎物,狍的出现与虎的出现关系减弱。

通过对狍栖息环境的移动生境分析认为,在没有纳入虎因子时狍栖息的移动生境适宜和次适宜面积为 1318.16 km²,当加入虎影响因子后,其面积为 901.52 km²,该研究成果说明了 2 个方面的原因:1) 研究地区在 2014 年建立子黑龙江老爷岭东北虎国家级自然保护区,2016 年 7 月大部分区域被纳入东北虎豹国家公园后,生境质量逐渐恢复,栖息地质量较好;2) 在捕食者—猎物共存的生态系统中,捕食者的出现将对猎物个体产生心理压力,从而导致猎物回避捕食者,压缩其适宜的栖息生境面积,如本研究中利用虎出现点和不利用虎出现点进行生境评价,其移动适宜和次适宜生境面积

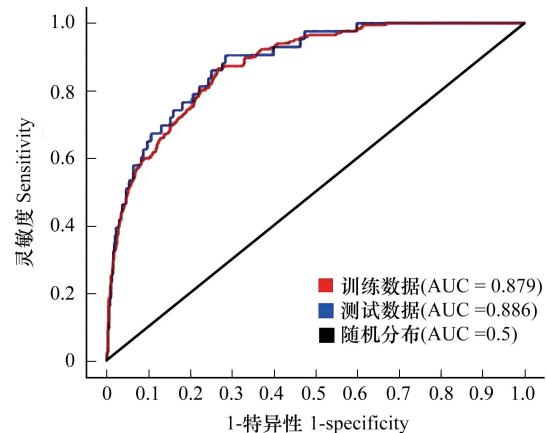


图 6 老爷岭南部狍卧息生境评价结果的 ROC 曲线验证

Fig.6 ROC curve verification of roe deer in Southern Laoyeling, Heilongjiang Province

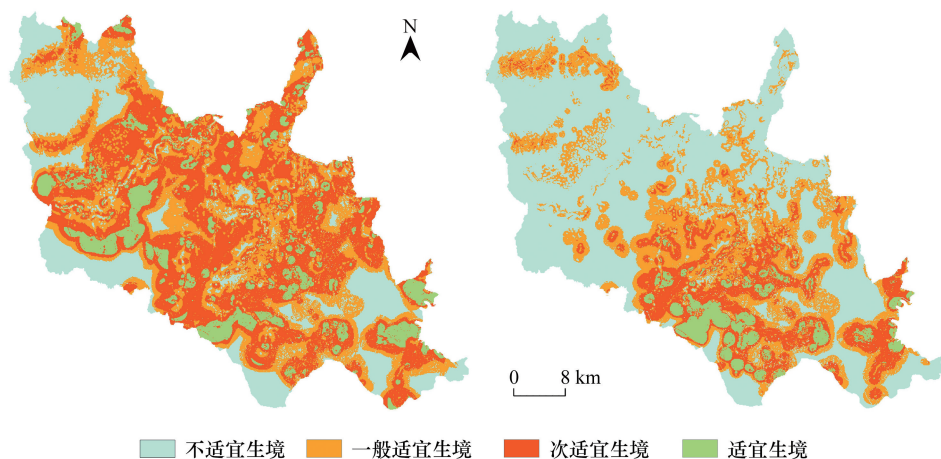


图 7 老爷岭南部狍卧息生境适宜性分布等级图

Fig.7 The class distribution of bedding habitat stability of roe deer in Southern Laoyeling, Heilongjiang Province

减少了 31.61%。但是,在加入虎因子和不加入虎因子获得的结果表明,加入虎因子后适宜生境面积略有增加,次适宜生境面积减少较多,这可能与适宜生境区域狍的种群分布有关。没有虎出现的情况下,在狍移动生境适宜区域狍种群密度较高,当虎在觅食猎物的过程中,虎具有跟踪猎物的习性。图 2 表明,在约 1000m 的范围内狍的出现频率与虎出现的距离呈负相关,当虎接近高密度区域的狍种群后,狍可能通过反捕食策略—逃跑的方式远离虎,这样将造成在小范围区域狍扩散分布,从虎未出现前的移动生境适宜区扩散至次适宜区,从而导致移动生境适宜性增加,次适宜生境面积减少。Valeix 等研究表明当非洲狮 (*Panthera leo*) 作为捕食者在附近时,所有的草食性动物都偏爱利用原有较适宜区域附近开阔的栖息地^[25],这表明在不同的捕食者和猎物之间均表现出类似的行为反应。此外,捕食者的排泄物释放出的化学信号也会减少猎物的活动、改变猎物活动区域^[26-27]。虎活动范围广,虎及排泄物的出现均可迫使狍产生回避行为^[28],这就可能导致狍在移动生境选择过程中偏向选择更加适宜自身生存的生境,从而压缩一般适宜生境面积。本研究结果与 Cusack 开展狼 (*Canis lupus*) 对马鹿生境选择产生压力,导致适宜栖息生境面积减小相同^[29]。此外,虎的出现同样对狍卧息生境选择行为产生影响,并且导致卧息生境面积减少了 61.00%。

至今,国内外对有蹄类动物生境选择和适宜性评价的研究较多^[30-33],而他们均未将雪被作为一个图层纳入生境适宜性评价。本研究发现,雪被和东北虎分布是影响狍生境选择和适宜生境面积的重要因素。雪被厚度影响狍卧息,虎的出现对狍活动有一定的制约性,狍对虎的出现产生回避行为。因此,在未来东北虎及猎物保护中,需要充分考虑捕食者-猎物关系并制定合理保护计划。

研究地区是我国东北虎分布和保护的重点区域^[34]。近年的研究表明该区域东北虎种群数量实现了恢复性增长,虽然现有的猎物资源比较充足,但很难满足将来该区域东北虎种群的持续增加^[35-36]。狍作为东北虎的主要猎物资源,在东北虎食物资源中所占比例较高^[24],在该区域开展狍生境选择和生境适宜性评价研究,对科学保护狍和东北虎等野生动物,维护该地区生态系统平衡具有重要的生态意义。

致谢:感谢绥阳林业局员工的支持,在软件的学习中得到东北林业大学钟林强博士的帮助,特此致谢。

参考文献 (References):

- [1] 王金亮, 陈姚. 3S 技术在野生动物生境研究中的应用. 地理与地理信息科学, 2004, 20(6): 44-47.
- [2] 高中信. 动物生态学实验与实习方法. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 1992.
- [3] 李美玲, 陈强强, 韩雷, 王鹏, 杨建伟, 汪沐阳, 杨维康. 新疆塔什库尔干野生动物自然保护区马可波罗盘羊生境适宜性评价. 生态学报, 2020, 40(11): 3549-3559.
- [4] 马逸清. 黑龙江省兽类志. 哈尔滨: 黑龙江科学技术出版社, 1986: 40-49.
- [5] 周绍春, 张明海, 尹远新, 任梦非. 黑龙江完达山地区孢子冬季生境选择. 北京林业大学学报, 2010, 32(3): 122-127.
- [6] 朱洪强, 毛之夏, 左璐雅, 陈迪, 葛志勇, 李成, 贾宝林, 秦伟平. 吉林省狍的种群数量及动态研究. 经济动物学报, 2010, 14(1): 5-8.
- [7] Biosa D, Grignolio S, Sica N, Pagon N, Scandura M, Apollonio M. Do relatives like to stay closer? Spatial organization and genetic relatedness in a mountain roe deer population. Journal of Zoology, 2015, 296(1): 30-37.
- [8] 王岩, 龙章巍, 徐才溢, 兰家宇, 朴敏娟, 朱洪强. 狍 (*Capreolus capreolus*) 生境选择影响因子的研究概况. 经济动物学报, 2017, 21(2): 119-121.
- [9] 陈龙, 李月辉, 胡远满, 熊在平, 吴文, 李悦, 问青春. 小兴安岭铁力林业局冬季西伯利亚狍 (*Capreolus pygargus*) 的生境选择. 生物多样性, 2017, 25(4): 401-408.
- [10] Padié S, Morellet N, Hewison A J M, Martin J L, Bonnot N, Cargnelutti B, Chamaillé-Jammes S. Roe deer at risk: teasing apart habitat selection and landscape constraints in risk exposure at multiple scales. Oikos, 2015, 124(11): 1536-1546.
- [11] 陈耕, 李艳香, 滕丽微, 刘振生, 孙慧, 滕云飞. 黑龙江凉水国家级自然保护区西伯利亚狍的冬季食性. 经济动物学报, 2014, 18(2): 91-95.
- [12] Mussa P P, Aceto P, Abba C, Sterpone L, Meineri G. Preliminary study on the feeding habits of roe deer (*Capreolus capreolus*) in the western Alps. Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition, 2003, 87(3/4): 105-108.
- [13] 盛清宇, 孙铁铎, 张崇颖, 罗理杨, 姜广顺. 长白山北部区域西伯利亚狍局域种群遗传特征的分析. 野生动物学报, 2018, 39(3): 480-486.
- [14] 张明海, 刘艳华, 贾竞波. 东北地区狍种群的遗传多样性研究. 兽类学报, 2010, 30(1): 58-64.
- [15] Lee Y S, Markov N, Argunov A, Voloshina I, Bayarkhagva D, Kim B J, Min M S, Lee H, Kim K S. Genetic diversity and phylogeography of Siberian roe deer, *Capreolus pygargus*, in central and peripheral populations. Ecology and Evolution, 2016, 6(20): 7286-7297.
- [16] 周绍春, 张明海, 孙海义, 尹远新, 黄海娇, 于洪伟, 卢向东, 葛东宁, 田家龙. 完达山东部林区野猪种群数量和栖息地特征的初步分析. 兽类学报, 2010, 30(1): 28-34.
- [17] 张明海, 萧前柱. 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.
- [18] 欧阳芳, 戈峰. 基于广义可加模型的昆虫种群动态非线性分析及 R 语言实现. 应用昆虫学报, 2013, 50(4): 1170-1177.
- [19] Leshowitz B. Comparison of ROC curves from one- and two-interval rating-scale procedures. The Journal of the Acoustical Society of America, 1969, 46(2B): 399-402.
- [20] Swets J A. Measuring the accuracy of diagnostic systems. Science, 1988, 240(4857): 1285-1293.
- [21] Roerick T M, Cain III J W, Gedir J V. Forest restoration, wildfire, and habitat selection by female mule deer. Forest Ecology and Management, 2019, 447: 169-179.
- [22] Wang P C, Teng M J, He W, Tang C, Yang J Y, Yan Z G. Using habitat selection index for reserve planning and management for snub-nosed golden monkeys at landscape scale. Ecological Indicators, 2018, 93: 838-846.

- [23] 滕丽微, 刘振生, 张恩迪, 马建章. 小兴安岭南部低山丘陵地区狍冬季卧息地选择. 生态学杂志, 2007, 26(2): 213-218.
- [24] Kelley L L, Mukhacheva A S, Matyukhina D S, Salmanova E, Salkina G P, Miquelle D G. A comparison of food habits and prey preference of Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) at three sites in the Russian Far East. Integrative Zoology, 2015, 10(4): 354-364.
- [25] Valeix M, Loveridge A J, Chamaillé-Jammes S, Davidson Z, Murindagomo F, Fritz H, Macdonald D W. Behavioral adjustments of African herbivores to predation risk by lions: spatiotemporal variations influence habitat use. Ecology, 2009, 90(1): 23-30.
- [26] Melchior M A, Leslie C A. Effectiveness of predator fecal odors as black-tailed deer repellents. The Journal of Wildlife Management, 1985, 49(2): 358-362.
- [27] Pfister J A, Müller-Schwarze D, Balph D F. Effects of predator fecal odors on feed selection by sheep and cattle. Journal of Chemical Ecology, 1990, 16(2): 573-583.
- [28] Randon M, Bonenfant C, Michallet J, Chevrier T, Toïgo C, Gaillard J M, Valeix M. Population responses of roe deer to the recolonization of the French Vercors by wolves. Population Ecology, 2020, 62(2): 244-257.
- [29] Cusack J J, Kohl M T, Metz M C, Coulson T, Stahler D R, Smith D W, MacNulty D R. Weak spatiotemporal response of prey to predation risk in a freely interacting system. Journal of Animal Ecology, 2020, 89(1): 120-131.
- [30] 赵成, 李艳红, 石琴, 王彬, 徐康宁, 赵思勤, 胡杰, 熊远清. 四川铁布梅花鹿自然保护区梅花鹿夏季栖息地选择. 四川动物, 2020, 39(1): 56-62.
- [31] 余建平, 陈小南, 余顺海, 乐志芳, 申小莉, 曹铭昌. 基于 MAXENT 模型的古田山保护区黑麂生境适宜性评价. 兽类学报, 2020, 40(2): 143-151.
- [32] Roberts C P, Cain III J W, Cox R D. Identifying ecologically relevant scales of habitat selection: diel habitat selection in elk. Ecosphere, 2017, 8(11): e02013.
- [33] Morgia L V, Bona F, Badino G. Bayesian modelling procedures for the evaluation of changes in wildlife habitat suitability: a case study of roe deer in the Italian Alps. Journal of Applied Ecology, 2008, 45(3): 863-872.
- [34] 穆文靖, 周绍春, 梁卓, 张明海. 老爷岭东北虎国家级自然保护区兽类多样性研究. 野生动物学报, 2017, 38(4): 545-549.
- [35] 周绍春, 张明海, 孙海义, 尹远新. 黑龙江省完达山东部林区东北虎猎物生物量. 生态学报, 2011, 31(1): 145-153.
- [36] Qi J Z, Shi Q H, Wang G M, Li Z L, Sun Q, Hua Y, Jiang G S. Spatial distribution drivers of Amur leopard density in northeast China. Biological Conservation, 2015, 191: 258-265.