

DOI: 10.20103/j.stxb.202303180510

顾佳音, 王巍, 郭晓艺, 姜广顺. 小兴安岭南麓野猪春冬季行为状态的生境选择. 生态学报, 2024, 44(3): 1067-1078.

Gu J Y, Wang W, Guo X Y, Jiang G S. Habitat selection of wild boars' three behavioral states in spring and winter at the southern Lesser Khingan Mountains. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(3): 1067-1078.

小兴安岭南麓野猪春冬季行为状态的生境选择

顾佳音^{1,2}, 王巍^{1,2}, 郭晓艺^{1,2}, 姜广顺^{1,2,*}

1 东北林业大学野生动物与自然保护地学院, 哈尔滨 150040

2 国家林业和草原局猫科动物研究中心, 哈尔滨 150040

摘要: 野猪 (*Sus scrofa*) 造成的人兽冲突是我国目前野生动物管理中急需解决的问题之一, 但往往管理成本高, 却效果甚微。了解野猪觅食、卧息等重要行为状态的生境选择规律, 对科学管理策略的制定及避免人兽冲突极为重要。以小兴安岭南坡农林混交区域的野猪 (5 只雌性, 8 只雄性) 为研究对象, 基于其 2019—2022 年春冬季卫星定位项圈追踪数据, 运用隐马尔科夫模型 (HMM) 识别野猪觅食、卧息和移动的三种行为状态, 然后用步选择函数 (SSF) 研究这三种行为状态的生境选择。结果表明: 野猪觅食、卧息和移动的生境需求不同, 但均回避落叶针叶林, 且性别差异明显, 雌性野猪回避农田; 地形是影响雌性野猪春季和雌雄野猪冬季三种行为状态生境选择的主要因子, 地形和植被类型是影响雄性野猪春季三种行为状态生境选择的主要因子; 雌性野猪, 在春季, 选择海拔高、坡度小的生境卧息、觅食及移动, 且卧息和觅食均偏爱阴坡, 冬季则选择海拔高、坡度大的阳坡卧息及觅食, 偏爱在混交林和阳坡移动; 雄性野猪, 在春季, 选择在混交林和坡度大的阴坡卧息, 在混交林、落叶阔叶林和海拔低的区域觅食, 在落叶阔叶林、常绿阔叶林内、海拔低、坡度小和距河流近的区域移动, 在冬季, 选择坡度大、海拔高、接近河流的阳坡卧息, 在距河流近、坡度小的区域觅食, 在常绿阔叶林、坡度小和距河流近的阳坡移动。本研究结果可为该区域的野猪毁田的预测和预警, 捕获地点的选择等管控措施的制定提供依据和新思路。

关键词: 野猪; 卫星定位跟踪; 生境选择; 步选择函数; 行为状态识别

Habitat selection of wild boars' three behavioral states in spring and winter at the southern Lesser Khingan Mountains

GU Jiayin^{1,2}, WANG Wei^{1,2}, GUO Xiaoyi^{1,2}, JIANG Guangshun^{1,2,*}

1 College of Wildlife and Protected Area, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

2 Feline Research Center of National Forestry and Grassland Administration, Harbin 150040, China

Abstract: Human-animal conflict caused by wild boar (*Sus scrofa*) is one of the urgent problems in wildlife management in China at present, but usually the cost is high and the effect is little. Understanding the habitat selection pattern of important behavior states such as foraging, resting, and moving of wild boars is extremely important for the development of scientific management strategies and avoidance of human-animal conflicts. In this study, wild boars (5 females, 8 males) in the mixed agroforestry area on the southern slope of the Lesser Khingan Mountains were studied. Based on their satellite location tracking movement data from 2019 to 2022, the Hidden Markov Model (HMM) was applied to identify three behavioral states of foraging, resting and moving of wild boars. Then the step selection function (SSF) was used to study the habitat selection of the three behavioral states. The results showed that the wild boars had different habitat requirements for foraging, resting, and moving, but they all avoided deciduous needle-leaved forests, and there were obviously sex-based differences, with females avoiding agricultural fields. Topography is the main factor affecting habitat selection for three

基金项目: 黑龙江省野猪取食行为模式及取食空间记忆的研究 (LBH-Z21090)

收稿日期: 2023-03-18; 网络出版日期: 2023-11-08

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

behavioral states of female wild boar in spring and male and female wild boars in winter, while topography and vegetation type are the main factors affecting habitat selection for three behavioral states of male wild boars in spring. Female wild boars, in spring, chose habitats with high elevation and small slope to rest, forage and move, and preferred shady slopes for resting and foraging, while in winter they chose sunny slopes with high elevation and large slope to rest and forage, and preferred to move in mixed forests and sunny slopes. Male wild boars in spring chose to rest in mixed forests and shady slopes with high slope, forage in mixed forests, deciduous broad-leaved forests and areas with low elevation, and move in deciduous broad-leaved forests, within evergreen broad-leaved forests, areas with low elevation, low slope and close to rivers. In winter, male wild boars chose the sunny slopes with high slope, high elevation and close to rivers, to rest and forage in areas close to rivers with small slope, and move in evergreen broad-leaved forests, sunny slopes with small slope and close to rivers. The results can provide a basis and new ideas for the prediction and early warning of wild boar destruction in the region, the selection of capture sites and the development of control measures.

Key Words: wild boar; satellite location tracking; habitat selection; step selection function; behavior state recognition

野猪(*Sus scrofa*)属于偶蹄目(Artiodactyla)猪科(Suidae)猪属(*Sus*),杂食,繁殖力高,适应性强^[1],在我国造成的人兽冲突日益加重。2021年12月10日我国将野猪从《有重要生态、科学、社会价值的陆生野生动物名录(征求意见稿)》中删除,并在山西、四川、福建等14个省启动防控野猪危害综合试点^[2]。由于野猪捕捉难度大,缺乏种群的动态监测,导致以控制种群数量为目的的管控措施推进缓慢。利用动物生境选择规律解决人兽冲突问题,也是当前生态学和保护生物学的热点问题之一^[3]。掌握野猪的生境选择规律,尤其是野猪重要行为如觅食、卧息等行为的生境选择规律,可以帮助更精准地预测野猪出现的重要位置和时间,可指导其管控措施的制定。已有研究表明考虑到野猪的生境选择规律的有毒诱饵诱捕野猪的有效性和效率更高^[4],所以更细节的野猪行为状态的生境选择规律可能帮助突破现有管控手段。

已有许多研究通过野猪卧迹、粪便等痕迹,红外相机拍摄的实体行为,结合周围的环境数据进行野猪行为的生境选择研究,发现了不同区域野猪觅食和卧息偏爱或回避的林型、地形、郁闭度、人为干扰^[5-11],以及排便、筑巢等行为的生境选择^[12]。但上述研究受相机位点的选择和监测区域有限,调查人员能力等的局限,获得的野生动物行为数据较少,并且较少研究能同时对野猪多个行为生境选择进行研究,这可能导致行为样本数量不充分,以及忽视重要行为之间的关系。

随着野生动物定位跟踪设备和动物移动轨迹数据分析工具的发展^[13],现已可对动物的移动轨迹进行行为状态的分类和识别^[14],比如对动物觅食、卧息、移动等行为状态进行推断^[15-16]。目前较主流的方法是隐马尔科夫模型(Hidden Markov Model, HMM),HMM模型是马尔科夫链的一种,其状态无法直接观察,但可以通过已知参数的概率密度分布表现出各种状态,且各种状态之间存在一定的转换概率,在动物行为识别中通过将运动特征步长和转弯角作为已知参数,根据其概率密度分布划分为不同的阈值,从而将动物运动过程分解为不同的运动模式,并根据动物特性将其定义为可能的行为状态^[17]。如动物移动速度较慢且伴随着前进方向的不断转变,用数据量化反映在运动模式上则表现为转弯角大,步长短或者中等,则推测这只动物可能处于觅食状态。同时,研究人员基于动物移动轨迹的数据特征,开发了步选择函数(Step Selection Function, SSF)进行生境选择的研究,与资源选择函数相比,在备用位置的选择时SSF函数会考虑动物下一刻能否到达该位置,随后与动物实际选择的位置进行生境特征的配对比较,从而定义动物偏爱的生境^[18]。将两种方法结合,即可对野猪重要行为状态进行生境选择的研究。已有研究通过对动物移动轨迹进行行为状态识别后,使用步选择函数分析了斑马(*Equus simplicidens*)、野牛(*Bos gaurus*)不同行为状态的生境选择^[19-20],并发现它们不同行为状态的生境需求存在差异。

本研究选择了小兴安岭南麓农林混交区域的野猪为研究对象,在为其佩戴项圈获得移动轨迹后,应用隐马尔科夫模型以及步选择函数,探索野猪在春冬两季卧息、觅食和移动行为状态下的生境选择,以期为该区域

的野猪管理提供更精细的生境选择规律参考,启发更有效的管控策略和手段。

1 研究地概况

研究地点位于黑龙江省通河龙口省级自然保护区及其周围区域(图1)。通河龙口省级自然保护区地处小兴安岭南坡,松花江中游(128°48′06″—128°58′01″E;46°08′14″—46°12′38″N),总面积达 6210 hm²,地势平缓,坡度多为 15°—20°,平均海拔为 200—500 m。龙口自然保护区属温带混交林气候。年均温度 14℃,年积温 2200—2400℃,无霜期 100—120 d,降水季节多集中在 6—8 月,蒸发量小。根据该区域物候特点,本研究将季节划分为:4—5 月为春季,6—8 月为夏季,9—10 月为秋季,11—3 月为冬季。研究区域为西南部农田包围北部森林的农林交接区域,农田作物主要为玉米、大豆,都为野猪喜爱的食物。作物的存在使野猪种群不会远距离迁移,种群较稳定。该区域作物在春季发芽后,野猪毁坏幼苗,作物成熟后,野猪啃食作物果实,当地居民采用电网和人为驱赶等手段防控野猪,但效果不佳。

研究区域内主要森林类型为温带针阔混交林,其主要植物包括红松(*Pinus koraiensis*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、黄菠萝(*Phellodendron amurense*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、色木槭(*Acer mono*)、核桃楸(*Juglans mandshurica*)、刺五加(*Acanthopanax senticosus*)、苔草(*Carex spp.*)、木贼(*Equisetum hyemale*)等。国家级保护兽类有紫貂(*Martes zibellina*)、原麝(*Moschus moschiferus*)、棕熊(*Ursus arctos*)、黑熊(*Ursus thibetanus*)、青鼬(*Martes flavigula*)、猞猁(*Lynx lynx*)、马鹿(*Cervus elaphus*)等。

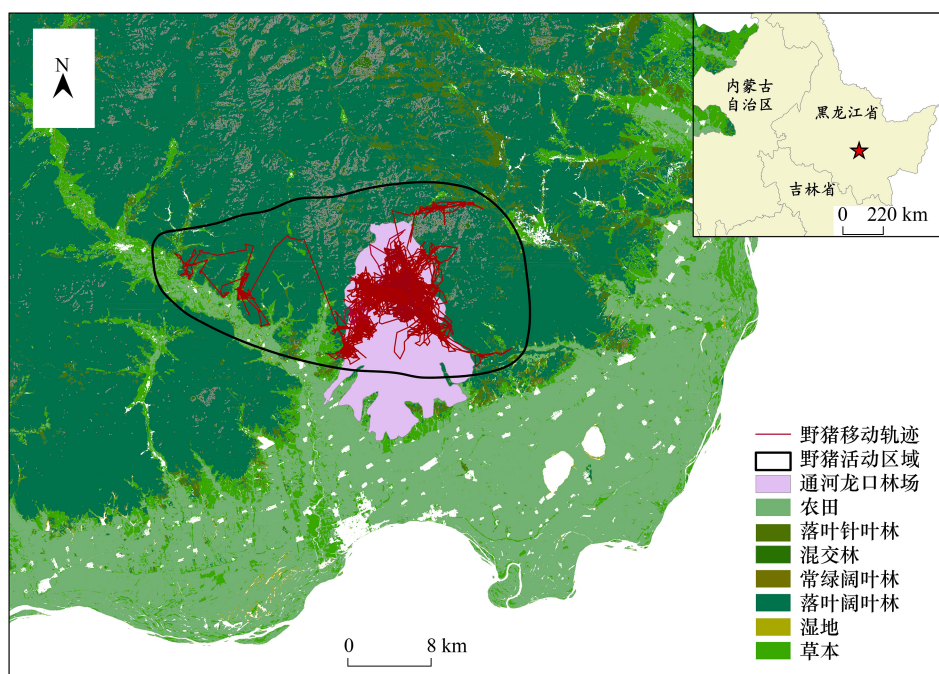


图1 野猪活动区域图

Fig.1 Map of wild boar's activity area

2 研究方法

2.1 数据收集

2.1.1 野猪移动数据的收集

在 2019 年到 2022 年在通河龙口省级自然保护区捕捉野猪,使用 1.5 m×1.8 m×0.9 m 的捕兽笼,在食物匮乏的冬季,使用大豆或玉米诱捕野猪,麻醉佩戴 GPS 项圈后原地放归。从 2019 年初到 2022 年末共捕捉 13 只野猪(5 只雌性,8 只雄性)(表 1)。本研究使用的项圈是湖南环球信士科技公司野生动物卫星追踪器,所有

数据通过 GSM 网络发送至服务器,并储存到追踪器内部。追踪器传回的坐标点信息可下载为 CSV 或 TXT 等格式的文件,以便后续分析。本研究中野猪定位坐标采集时间间隔为 1 h。为排除麻醉药以及人为捕捉对野猪的干扰,在数据分析时去掉放归后第一周的数据。随后对数据进行预处理,因为卫星跟踪器定位有一定的误差,所以排除精度为 D、E 的坐标点,留下精度为 A、B、C 的坐标点。

表 1 野猪捕捉情况

Table 1 Table of wild boar catch

野猪编号 Wild boar ID	项圈编号 Collar ID	性别 Sex	年龄 Age	捕捉时间 Capture time	数据有效性 Data Availability
1	NEUJ003	雌性	亚成体	2019-01-06	2019-01—2019-05
3	NEUJ004	雌性	亚成体	2019-01-22	2019-01—2019-04
4	NEUJ005	雌性	亚成体	2019-01-25	2019-01—2019-05
18	NFUJ015	雌性	成体	2021-12-24	2022-01—2022-04
19	NFUJ054	雌性	成体	2022-01-15	2022-01—2022-02
5	NEUJ001	雄性	亚成体	2019-02-24	2019-02—2019-06
6	NEUW005	雄性	亚成体	2019-02-25	2019-02—2019-05
7	NEUJ006	雄性	亚成体	2019-02-25	2019-02—2019-06
13	NFUJ013	雄性	成体	2020-04-23	2020-04—2020-08
21	NFUJ052	雄性	成体	2022-02-03	2022-02—2022-08
22	NFUJ059	雄性	成体	2022-02-05	2022-02—2022-05
23	NFUJ053	雄性	成体	2022-02-05	2022-02—2022-08
25	NFUJ057	雄性	成体	2022-02-10	2022-02—2022-10

2.1.2 环境数据收集

从地理空间数据云(<http://www.gscloud.cn/>)下载 30 m 分辨率的数字高程数据,从地球大数据科学工程数据共享服务系统(<https://data.casearth.cn/>)下载 30 m 分辨率的地表覆盖分布数据,基于以上数据结合林相图,提取地形因子、自然景观因子以及人为景观因子(表 2)。

表 2 影响野猪生境选择的因子

Table 2 Data used to analyze factors affecting habitat selection of wild boar

变量类型 Variable type	变量 Variable	描述 Description	来源 Source
地形因子 Topographic factors	坡度	坐标点坡度	地理空间数据云
	坡向	坐标点坡向	地理空间数据云
	海拔	坐标点海拔	地理空间数据云
自然景观因子 Natural environmental factors	到常绿阔叶林的距离	坐标点距常绿阔叶林距离	地表覆盖分布数据
	到落叶阔叶林的距离	坐标点到落叶阔叶林距离	地表覆盖分布数据
	到混交林的距离	坐标点到混交林距离	地表覆盖分布数据
	到落叶针叶林的距离	坐标点到落叶针叶林距离	地表覆盖分布数据
	到草本的距离	坐标点到草本距离	地表覆盖分布数据
	到湿地的距离	坐标点到湿地距离	地表覆盖分布数据
	到河流的距离	坐标点到河流距离	林相图
人为景观因子 Human landscape factors	到农田的距离	坐标点到农田距离	地表覆盖分布数据
	到一级道路的距离	坐标点到一级道路距离	林相图
	到二级道路的距离	坐标点到二级道路距离	林相图
	到三级道路的距离	坐标点到三级道路距离	林相图
	到居民点的距离	坐标点到居民点距离	林相图

2.2 数据分析

2.2.1 行为状态识别

首先使用 R 中的“trip”程序包清理掉野猪移动轨迹中不符合动物运动特征以及不合理的点位。随后使用 R 中的“moveHMM”程序包进行行为状态识别^[17],将步长(GPS 项圈数据两位点之间的距离)和转弯角(GPS 项圈数据三个位点形成的运动轨迹的夹角)两个运动参数作为观测值,通过步长的伽马分布及转弯角的冯·米塞斯分布来确定各个行为状态的最佳分割阈值。根据野猪的生态学特征并保证模型的稳定性,将野猪的运动模式分为三类并定义其为不同的行为状态:短步长,方向改变较大,转弯角接近 180°的运动模式定义为卧息(包括短暂趴卧、长时间休息);短到中长步长,方向改变较大,转弯角接近 180°的运动模式定义为觅食(包括寻找食物的过程及取食);长步长,偏线性运动,转弯角接近 0°的运动模式定义为移动(在斑块间有方向的较快运动)。使用“moveHMM”包中的“fitHMM”函数拟合模型,最后使用“viterbi”函数进行行为状态序列解码。

2.2.2 生境选择

由于野猪的生境选择存在性别和季节性差异^[21],所以为雌雄野猪、春冬两季、3 种行为状态共建立 12 个 SSF 模型。SSF 模型的基本表达式为:

$$w(x) = \exp(\beta_1 X_1 + \beta_2 X_2 + \beta_3 X_3 + \beta_4 X_4 + \cdots + \beta_n X_n)$$

X_n :变量, β_n :变量的相对选择系数, $w(x)$: $w(x)$ 越高,生境被个体选择的可能性越高。

首先使用 R 包“amt”中“random_steps”函数为每一个观察到的位置生成五个备选位置,这是通过从之前的观察位置($t-1$ 时刻)生成随机运动位置(连续两个观察位置形成的直线)来确定的。并将观察到的位置设置为 1,备选位置设置为 0。根据观察位置与备选位置的坐标点,提取该位置的地形因子、自然景观因子及人为景观因子。使用 Spearman 相关系数来对预测变量进行相关性检验,去掉相关性过高($|r| \geq 0.5$)的预测变量。为使生境选择回归参数的估计更加稳健,同时将步长(速度)与转弯角(方向持久性)作为变量放入模型,此处放入模型的步长取值为步长的对数,转弯角的取值为转弯角的余弦值^[22-23]。从提取环境变量、排除相关关系过高的因子后的数据中,分别提取不同行为状态的数据,将提取后不同行为状态下野猪的出现点、可利用点信息及剔除相关性后的变量放入条件逻辑回归模型中进行拟合,为每种行为状态建立模型。根据模型的 AIC 值来进行模型筛选,并通过 AIC 权重对候选模型进行向后逐步回归来得到最佳模型,此步操作在 R 中使用“survival”程序包完成。本研究根据条件逻辑回归模型的结果判断野猪卧息、觅食和移动行为状态下生境选择的影响因素及程度。

3 结果

3.1 行为状态识别结果

不同性别野猪在冬春季觅食、卧息和移动的步长和转弯角的分布结果如图 2,3:春季的雌性和雄性野猪,觅食行为状态下的步长分布与卧息状态下的步长分布高度重叠(图 2),对于冬季的雌性,觅食状态下的转弯角的分布与卧息状态下的转弯角的分布高度重叠(图 3)。雌性和雄性野猪的平均步长和转弯角度不同,且不同季节也不同,雄性野猪春季最大步长大于雌性野猪春季最大步长(图 2,表 3)。

3.2 行为状态生境选择结果

3.2.1 备选点提取和自变量筛选结果

两个季节三种行为状态每一个识别到的位置生成五个备选位置,进行生境选择分析的三种行为状态的数量和相应的备选点数量如表 4。

经 Spearman 相关性检验后保留海拔、坡度、坡向、到三级道路、落叶针叶林、落叶阔叶林、常绿阔叶林、混交林、河流、居民点和农田的距离、步长、转弯角作为自变量放入条件逻辑回归模型进行拟合(图 4)。

3.2.2 雌性野猪三种行为状态生境选择

雌性野猪步选择函数最优模型结果显示(表 5),在春季,海拔高、坡度小、阴坡区域野猪卧息行为的发生

概率显著增加;在海拔高、坡度小、阴坡的地方野猪觅食行为的发生概率显著增加;在海拔高,坡度小的地方野猪移动行为的发生概率显著增加,回避农田。

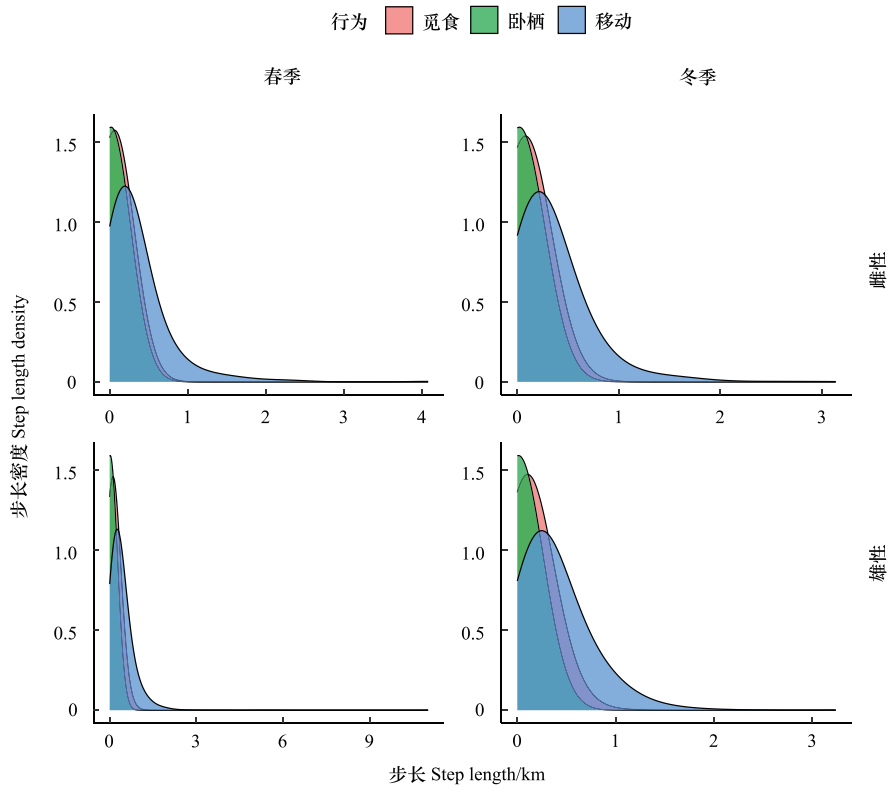


图 2 野猪行为状态步长密度分布
Fig.2 Step-length density of wild boar behavioral states

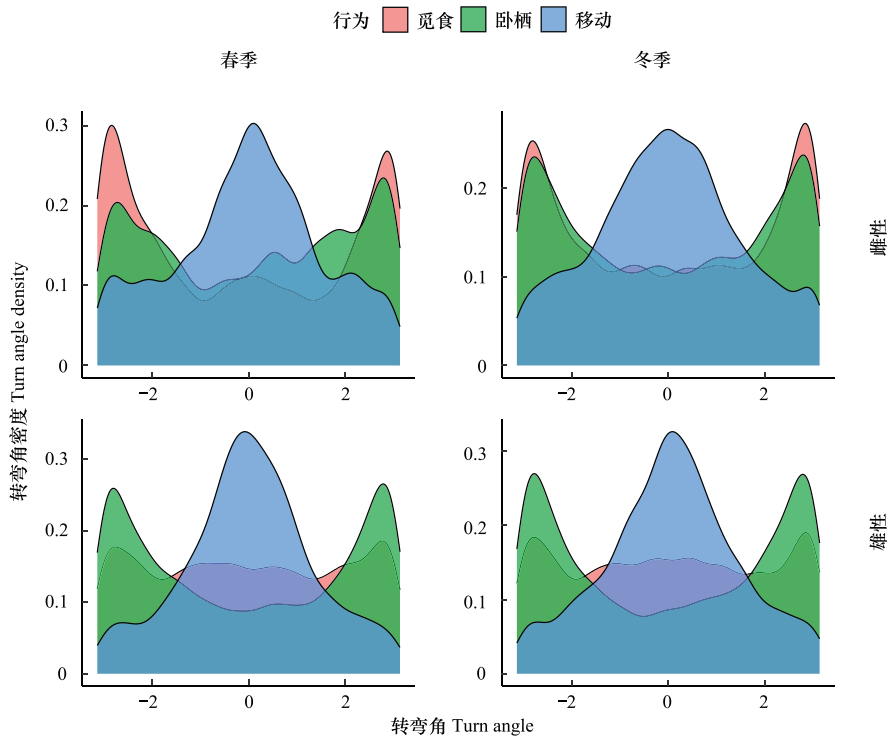


图 3 野猪行为状态转弯角密度分布
Fig.3 Turn angle density of wild boar behavioral states

表 3 野猪不同行为状态的平均步长、转弯角

Table 3 Average step-length and turn angle of different behavior states of wild boars

	春季 Spring			冬季 Winter		
	卧息 Resting	觅食 Foraging	移动 Moving	卧息 Resting	觅食 Foraging	移动 Moving
雌性-平均步长±SE/m Females-Average step-length±SE	19.9±0.4	64.3±1.6	320.2±16.2	21.7±0.3	87.2±1.6	327.6±8.0
雌性-平均转弯角(弧度) Females-Average turn angle(radian)	1.82	2.02	1.23	1.90	1.95	1.23
雄性-平均步长±SE/m Males-Average step-length±SE	18.0±0.2	132.1±1.9	394.4±7.5	13.0±0.2	122±2.6	371±8.6
雄性-平均转弯角(弧度) Males-Average turn angle(radian)	1.99	1.68	1.05	2.01	1.68	1.11

表 4 野猪观察位置及备选位置

Table 4 Observation position and alternative position of wild boars

行为状态 States	观察位置(N) Observation	备选位置(N) Alternative	行为状态 States	观察位置(N) Observation	备选位置(N) Alternative
雌性春季 Female spring			雌性冬季 Female winter		
卧息 Resting	969	4845	卧息 Resting	3234	16170
觅食 Foraging	765	3825	觅食 Foraging	2248	11240
移动 Moving	555	2775	移动 Moving	1683	8415
雄性春季 Male spring			雄性冬季 Male winter		
卧息 Resting	3580	17900	卧息 Resting	3949	19745
觅食 Foraging	2745	13725	觅食 Foraging	1684	8420
移动 Moving	3003	15015	移动 Moving	1447	7235

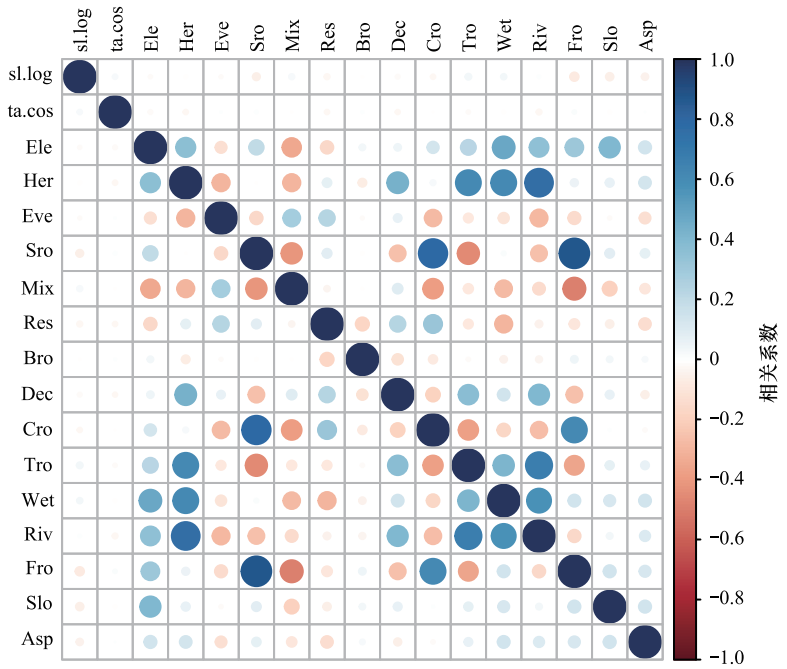


图 4 相关性分析图

Fig.4 Correlation analysis

sl.log:步长的对数;ta.cos:转弯角的余弦值;Ele:海拔;Her:到草本的距离;Eve:到常绿阔叶林的距离;Sro:到二级道路的距离;Mix:到混交林的距离;Res:到居民点的距离;Bro:到落叶阔叶林的距离;Dec:到落叶针叶林的距离;Cro:到农田的距离;Tro:到三级道路的距离;Wet:到湿地的距离;Riv:到河流的距离;Fro:到一级道路的距离;Slo:坡度;Asp:坡向

在冬季,在海拔高、坡度大的阳坡区域野猪卧息行为的发生概率显著增加,回避农田,在落叶针叶林内卧息行为发生的概率不大;在海拔高、坡度大的阳坡区域野猪觅食行为的发生概率显著增加,回避农田和居民点;在混交林内阳坡区域野猪移动行为发生的概率显著增加,回避居民点。

表 5 雌性野猪步选择函数模型结果

Table 5 Result of SSF models of female wild boars

行为状态 States	变量 Variable	Coef	Exp (coef)	Lower.95 Exp(coef)	Upper.95 Exp(coef)	Z	Pr(> z)	显著性 Significance
春季								
卧息 Resting	海拔	0.01	1.01	1.01	1.02	4.39	1.13×10^{-5}	***
	坡度	-0.22	0.80	0.71	0.91	-3.51	4.52×10^{-4}	***
	坡向	-73	3.38×10^{-32}	4.98×10^{-52}	2.29×10^{-12}	-3.11	1.87×10^{-3}	**
	步长	-0.66	0.52	0.47	0.57	-12.84	$<2\times 10^{-16}$	***
	转弯角	-0.73	0.48	0.44	0.54	-13.60	$<2\times 10^{-16}$	***
觅食 Foraging	海拔	8.24×10^{-3}	1.01	1.00	1.01	3.73	1.95×10^{-4}	***
	坡度	-0.03	0.97	0.95	0.99	-2.30	0.02	*
	坡向	-0.64	0.53	0.37	0.76	-3.50	4.71×10^{-4}	***
	步长	0.38	1.46	1.24	1.72	4.60	4.27×10^{-6}	***
	转弯角	-1.01	0.36	0.32	0.41	-16.15	$<2\times 10^{-16}$	***
移动 Moving	海拔	7.70×10^{-3}	1.01	1.00	1.01	3.76	1.65×10^{-4}	***
	农田	4.04×10^{-4}	1.00	1.00	1.00	2.54	0.01	*
	坡度	-0.06	0.94	0.91	0.97	-4.44	8.84×10^{-6}	***
	步长	2.01	7.50	5.87	9.57	16.17	$<2\times 10^{-16}$	***
冬季								
卧息 Resting	海拔	6.20×10^{-3}	1.01	1.00	1.01	6.39	1.68×10^{-10}	***
	落叶针叶林	5.10×10^{-4}	1.00	1.00	1.00	2.54	0.01	*
	农田	3.01×10^{-4}	1.00	1.00	1.00	2.91	3.57×10^{-3}	**
	坡度	0.03	1.03	1.02	1.04	5.16	2.54×10^{-7}	***
	坡向	0.45	1.57	1.43	1.73	9.14	$<2\times 10^{-16}$	***
	步长	-0.44	0.65	0.61	0.68	-16.37	$<2\times 10^{-16}$	***
	转弯角	-0.71	0.49	0.47	0.52	-24.37	$<2\times 10^{-16}$	***
觅食 Foraging	海拔	2.46×10^{-3}	1.00	1.00	1.00	2.60	0.01	**
	居民点	2.20×10^{-4}	1.00	1.00	1.00	2.54	0.01	*
	农田	2.87×10^{-4}	1.00	1.00	1.00	2.36	0.02	*
	坡度	0.03	1.03	1.02	1.04	5.26	1.44×10^{-7}	***
	坡向	0.23	1.26	1.04	1.53	2.38	0.02	*
	步长	0.35	1.43	1.32	1.54	9.15	$<2\times 10^{-16}$	***
	转弯角	-0.69	0.50	0.47	0.54	-20.28	$<2\times 10^{-16}$	***
移动 Moving	混交林	-6.43×10^{-4}	1.00	1.00	1.00	-2.26	0.02	*
	居民点	2.58×10^{-4}	1.00	1.00	1.00	4.69	2.72×10^{-6}	***
	坡向	0.72	2.04	1.67	2.50	6.99	2.76×10^{-12}	***
	步长	1.17	3.23	2.91	3.60	21.58	$<2\times 10^{-16}$	***

Coef: 回归系数; Exp(coef): 相对选择强度; Lower.95Exp(coef)、Upper.95Exp(coef): 相对选择强度的 95% 的置信区间; Z: Z 值; Pr: P 值, $P<0.001$ 为 ***, $P<0.01$ 为 **, $P<0.05$ 为 * (仅显示有显著差异的变量)

地形因子海拔、坡度和坡向是影响雌性野猪春季和冬季觅食、卧息及移动行为状态生境选择的主要因子,在春季雌性野猪偏爱海拔高、坡度小、阴坡作为卧息和觅食行为状态的生境,在冬季雌性野猪偏爱海拔高、坡度大的阳坡作为卧息和觅食行为状态的生境,移动行为状态下,在春天偏爱海拔高、坡度小的生境,而冬天则偏爱混交林内阳坡区域。雌性野猪春季和冬季卧息、觅食和移动行为对于植被因子没有较强的选择性,仅在冬季移动状态下偏爱混交林,春季节觅食行为状态下回避落叶针叶林。雌性野猪春季移动行为状态下及冬季觅食和移动行为状态下均回避农田和居民点这类人为景观。

3.2.3 雄性野猪三种行为状态生境选择

雄性野猪步选择函数最优模型结果显示(表 6),在春季,混交林内坡度大的阴坡区域野猪卧息行为的发

生概率显著增加,落叶针叶林内发生卧息行为的概率不大;混交林或落叶阔叶林内海拔低的区域觅食行为的发生概率显著增加,落叶针叶林内发生觅食行为的概率不大;海拔低,距河流近的落叶阔叶林、常绿阔叶林内坡度小的区域移动行为的发生概率显著增加,回避居民点,且在落叶针叶林内移动行为发生的概率不大。

表 6 雄性野猪步选择函数模型结果
Table 6 Result of SSF models of male wild boars

行为状态 States	变量 Variable	Coef	Exp(coef)	Lower.95 Exp(coef)	Upper.95 Exp(coef)	Z	Pr(> z)	显著性 Significance
春季								
卧息 Resting	混交林	-6.40×10^{-4}	1.00	1.00	1.00	-2.36	0.02	*
	落叶针叶林	1.32×10^{-3}	1.00	1.00	1.00	4.75	2.00×10^{-6}	***
	坡度	0.01	1.01	1.00	1.03	2.47	0.01	*
	坡向	-0.51	0.60	0.50	0.71	-5.79	7.24×10^{-9}	***
	步长	-0.89	0.41	0.39	0.43	-35.79	$< 2 \times 10^{-16}$	***
觅食 Foraging	转弯角	-0.82	0.44	0.42	0.47	-27.86	$< 2 \times 10^{-16}$	***
	海拔	-2.93×10^{-3}	1.00	1.00	1.00	-3.47	5.17×10^{-4}	***
	混交林	-5.00×10^{-4}	1.00	1.00	1.00	-2.69	7.09×10^{-3}	**
	落叶针叶林	7.45×10^{-4}	1.00	1.00	1.00	3.81	1.41×10^{-4}	***
	落叶阔叶林	-0.01	0.99	0.97	1.00	-2.41	0.02	*
移动 Moving	步长	0.21	1.23	1.16	1.31	6.92	4.64×10^{-12}	***
	转弯角	-0.38	0.69	0.64	0.72	-12.84	$< 2 \times 10^{-16}$	***
	海拔	-2.71×10^{-3}	1.00	1.00	1.00	-3.86	1.13×10^{-4}	***
	常绿阔叶林	-2.40×10^{-4}	1.00	1.00	1.00	-2.20	0.03	*
	居民点	2.37×10^{-4}	1.00	1.00	1.00	2.68	7.37×10^{-3}	**
	落叶针叶林	8.99×10^{-4}	1.00	1.00	1.00	5.19	2.12×10^{-7}	***
	落叶阔叶林	-0.02	0.98	0.97	0.99	-5.06	4.27×10^{-7}	***
	河流	-2.83×10^{-4}	1.00	1.00	1.00	-2.22	0.03	*
	坡度	-0.03	0.97	0.96	0.98	-5.78	7.36×10^{-9}	***
	步长	2.04	7.69	6.91	8.57	37.19	$< 2 \times 10^{-16}$	***
	转弯角	0.77	2.15	2.01	2.30	21.70	$< 2 \times 10^{-16}$	***
冬季								
卧息 Resting	海拔	0.01	1.01	1.00	1.01	4.95	7.62×10^{-7}	***
	混交林	9.56×10^{-4}	1.00	1.00	1.00	2.96	3.04×10^{-3}	**
	落叶针叶林	1.56×10^{-3}	1.00	1.00	1.00	5.11	3.27×10^{-7}	***
	落叶阔叶林	0.02	1.02	1.00	1.03	2.64	0.01	*
	河流	-5.70×10^{-4}	1.00	1.00	1.00	-2.29	0.02	*
	坡度	0.03	1.03	1.02	1.04	5.02	5.21×10^{-7}	***
	坡向	0.46	1.59	1.33	1.89	5.07	4.08×10^{-7}	***
	步长	-0.41	0.66	0.64	0.69	-22.05	$< 2 \times 10^{-16}$	***
	转弯角	-1.05	0.35	0.33	0.37	-37.72	$< 2 \times 10^{-16}$	***
	落叶针叶林	1.61×10^{-3}	1.00	1.00	1.00	5.14	2.74×10^{-7}	***
觅食 Foraging	河流	-1.16×10^{-3}	1.00	1.00	1.00	-4.49	$\times 10^{-6}$	***
	坡度	-0.01	0.99	0.97	1.00	-2.18	0.03	*
	步长	0.66	1.93	1.77	2.10	15.13	$< 2 \times 10^{-16}$	***
	转弯角	-0.57	0.56	0.52	0.61	-14.66	$< 2 \times 10^{-16}$	***
	常绿阔叶林	-5.30×10^{-4}	1.00	1.00	1.00	-2.31	0.02	*
移动 Moving	混交林	6.42×10^{-4}	1.00	1.00	1.00	2.32	0.02	*
	居民点	4.23×10^{-4}	1.00	1.00	1.00	2.33	0.02	*
	落叶针叶林	1.17×10^{-3}	1.00	1.00	1.00	3.99	6.66×10^{-5}	***
	河流	-8.20×10^{-4}	1.00	1.00	1.00	-3.46	5.41×10^{-4}	***
	坡度	-0.02	0.98	0.97	1.00	-2.09	0.04	*
	坡向	0.27	1.31	1.00	1.70	2.01	0.05	*
	步长	2.54	12.74	10.76	15.10	29.42	$< 2 \times 10^{-16}$	***
	转弯角	0.49	1.63	1.47	1.81	9.20	$< 2 \times 10^{-16}$	***

*** $P < 0.001$, ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$, (仅显示有显著差异的变量)

在冬季,在接近河流坡度大、海拔高、阳坡区域野猪卧息行为发生的概率显著增加,在混交林、落叶针叶林或落叶阔叶林中卧息行为发生的概率不大;在距河流近的坡度小的地方野猪觅食行为发生的概率显著增加,在落叶针叶林内觅食行为发生的概率不大;在常绿阔叶林内、坡度小、阳坡、距河流近的地方野猪移动行为发生的概率显著增加,回避居民点,混交林或落叶针叶林中移动行为发生的概率不大。

地形因子海拔、坡度坡向以及植被类型混交林、落叶阔叶林及常绿阔叶林是影响野猪春季卧息、觅食和移动行为状态生境选择的主要因子;地形因子海拔、坡度和坡向是影响野猪冬季卧息、觅食的移动行为状态生境选择的主要因子。雄性野猪在春季和冬季卧息、觅食和移动时均回避落叶针叶林。

4 讨论

本研究发现野猪偏向选择落叶林和混交林作为活动区域,回避落叶针叶林,在春季和冬季,地形都是影响野猪生境选择的主要因子,与同区域如张静^[24]、王静轩^[25]的研究结果一致。一些研究表明野猪多选择避开人为干扰近的区域^[11,26],但本研究发现,雄性野猪的活动并不回避人为干扰。同时,本研究进一步发现了野猪不同行为状态的生境需求不同,且存在性别差异。地形是影响雌性野猪春季和雌雄野猪冬季三种行为状态生境选择的主要因子,地形和植被类型是影响雄性野猪春季三种行为状态生境选择的主要因子。雌性野猪不同行为状态下生境选择基本一致,而雄性野猪不同行为状态的生境选择差异明显。

4.1 野猪春季三种行为状态的生境选择

在春季,雌性野猪的活动主要受地形的影响,雄性野猪的活动主要受地形和植被类型的影响。与雄性野猪相比,雌性野猪卧息、觅食及移动行为状态的生境选择基本一致。

雌性野猪在海拔高、平坦的阴坡卧息、觅食,在海拔高、平坦的区域移动。成年雌性野猪一般在春季和冬季达到分娩高峰期^[27-28],研究地雌性野猪的分娩高峰期为春季。分娩期的雌性野猪卧息、觅食及移动时选择同样的生境,一方面减小活动范围从而降低遇到危险的概率,另一方面避免在各生境斑块间的移动,减少能量消耗,在较短的时间内,获得更多的能量和营养的补充。阴坡区域内喜阴植物粗茎鳞毛蕨(*Dryopteris crassirhizoma*)、猴腿蹄盖蕨(*Athyrium brevifrons*)、大叶芹(*Pimpinella brachycarpa*)等植物丰富,喜好潮湿环境的蜗牛(*Fruticolidae*)、蚯蚓(*Earthworm*)等无脊椎动物较多^[29-30],为雌性野猪提供卧息时的隐蔽及重要的营养和能量^[31]。而春季,当地居民对低海拔区域野菜采摘强度大于高海拔区域,为了躲避人类,雌性野猪则选择在海拔高的区域活动。

雄性野猪卧息、觅食及移动行为的生境选择存在一定差异,对植被类型的需求较雌性强,不回避人为干扰。对于卧息地的选择,混交林内的红松能为野猪提供很好的卧息场所。而野猪表现出显著的性二型,雄性野猪的体重始终增长较快,而雌性由于对繁殖的投入增重较慢^[32],成年雄性个体比雌性大很多^[33],成年雄性对食物的需求量也远大于雌性。混交林、阔叶林林下有山桃(*Amygdalus davidiana*)、山葡萄(*Vitis amurensis*)、软枣猕猴桃(*Actinidia arguta*)和狗枣猕猴桃(*Actinidia kolomikta*)等野猪喜爱的浆果类植物和一些藤本植物丰富,这些植物的嫩叶嫩枝能为雄性野猪提供充足的食物。距离河流近的地方地势相对平缓,减少野猪在斑块间移动时的能量消耗,同时阔叶林下较丰富的植物也可以为在斑块间移动的野猪补充能量和食物。成年雄性野猪可比雌性容忍更高的捕食风险和干扰,扩大范围寻找食物^[34-35],而研究结果也表明,雄性野猪春季活动时并未避开更容易遇见人类的低海拔地区。

4.2 野猪冬季三种行为状态的生境选择

冬季林内食物匮乏、隐蔽级降低,野猪的活动更具随机性,主要受地形的影响。与春季一样,雌性野猪卧息、觅食及移动行为状态的生境选择也基本一致,而雄性的则存在一定差异。

雌性野猪选择海拔高、坡度大的阳坡卧息和觅食。冬季阳光照射充足的地方往往位于山顶的阳坡区域,雌性野猪选择在这里卧息便于其调节体温抵抗寒冷。早期研究也发现冬季野猪会避开雪被厚的地方^[36],喜欢在阳坡活动,并将其作为卧息地^[10-11, 37-39]。同时,阳坡的选择可能与雪被较浅,食物的可利用率增加有

关^[35],野猪拱食土壤底下的根茎和雪下的苔草较容易,减少能量消耗。且 Lee 等的研究表明,雌性野猪冬季比雄性更偏好根状植物^[40]。雄性野猪对卧息的生境需求与雌性野猪基本一致,但觅食和移动行为状态偏爱距河流近、坡度小的地方,河流分布的位置一般都比较平缓,虽然冬季河流结冰,但木贼多生长于水源边,加上部分雪下的根茎也能在食物匮乏的季节为雄性野猪提供食物,同时实地调查发现核桃楸在水源边平坦区域分布较多,许多秋季未被取食而埋在雪下的核桃,为野猪提供能量和营养。

4.3 管控措施建议

研究野猪卧息、觅食和移动行为状态下的生境选择可以为处理野猪问题的管理者提供更精准的信息。本研究结果也提示了管理者制定管控措施时,需要考虑野猪空间行为的季节差异和性别差异。以研究区域为例,根据本文结果,为该区域野猪的管理实践提出以下几点建议:(1)在春季,雌性野猪分娩前将海拔较高、平坦、阴坡的卧息及觅食均偏爱的生境作为雌性野猪搜索及陷阱、机关或诱捕器放置的位置。(2)在冬季,通过猎狗在河流附近、坡度大、海拔高、阳坡这类雄性野猪的卧息生境猎捕雄性野猪,提高猎捕成功率。(3)在野猪种群数量不明,活动规律不清楚的区域,在制定管控措施前,可在“肇事”区域附近尝试捕捉一些野猪佩戴定位跟踪项圈,重点监测野猪卧息、觅食行为状态下生境选择特征,和其在斑块间移动的时空规律,来预测可能发生作物损失的区域和时间。

参考文献(References):

- [1] Ran N, Getz Wayne M, Eloy R, Marcel H, Ronen K, David S, Smouse Peter E. A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105(49): 19052-9.
- [2] 国家林业和草原局政府网. 20211210. <http://www.forestry.gov.cn/>.
- [3] Hosaka T, Sugimoto K, Numata S. Effects of childhood experience with nature on tolerance of urban residents toward hornets and wild boars in Japan. *PLoS One*, 2017, 12(4): e0175243.
- [4] Pepin K M, Snow N P, VerCauteren K C. Optimal bait density for delivery of acute toxicants to vertebrate pests. *Journal of Pest Science*, 2020, 93(2): 723-735.
- [5] Fonseca C. Winter habitat selection by wild boar *Sus scrofa* in southeastern Poland. *European Journal of Wildlife Research*, 2008, 54(2): 361-366.
- [6] Erdtmann D, Keuling O. Behavioural patterns of free roaming wild boar in a spatiotemporal context. *PeerJ*, 2020, 8: e10409.
- [7] 杨光美,郭群毅,杨雄威,彭彩淳,张明明,胡灿实,栗海军. 基于红外相机数据的贵州高原山地环境野猪生境选择研究. *生态学报*, 2023, 43(4): 1449-1460.
- [8] 李乐,刘鹤,万冬梅,马强,张树清,刘志利. 辽宁老秃顶子保护区野猪冬季觅食地生境选择. *生态学杂志*, 2010, 29(12): 2408-2413.
- [9] 谢春珍. 闽北地区野猪夏季卧息地选择的初步研究. *安徽农业科学*, 2014, 42(20): 6621-6622.
- [10] 高中信,张明海,胡瑞滨. 小兴安岭地区野猪冬季卧息地选择的初步研究. *兽类学报*, 1995, 15(1): 25-30.
- [11] 王小明,应韶荃,陈春泉. 江西井冈山野猪冬季卧息地选择的初步研究. *生态学杂志*, 1999, 18(4): 73-75.
- [12] 周学义,尹杭,孟凡露,刘洋,孟秀祥. 美姑大风顶自然保护区野猪冬季功能性生境特征. *西北农林科技大学学报: 自然科学版*, 2014, 42(7): 21-28.
- [13] Cooke S J, Hinch S G, Wikelski M, Andrews R D, Kuchel L J, Wolcott T G, Butler P J. Biotelemetry: a mechanistic approach to ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 2004, 19(6): 334-343.
- [14] Teimouri M, Indahl U, Sickel H, Tveite H. Deriving animal movement behaviors using movement parameters extracted from location data. *ISPRS International Journal of Geo-Information*, 2018, 7(2): 78.
- [15] Morales J M, Haydon D T, Frair J, Holsinger K E, Fryxell J M. Extracting more out of relocation data: building movement models as mixtures of random walks. *Ecology*, 2004, 85(9): 2436-2445.
- [16] Dray S, Royer-Carenzi M, Calenge C. The exploratory analysis of autocorrelation in animal-movement studies. *Ecological Research*, 2010, 25(3): 673-681.
- [17] Michelot T, Langrock R, Patterson T A. moveHMM: an R package for the statistical modelling of animal movement data using hidden Markov models. *Methods in Ecology and Evolution*, 2016, 7(11): 1308-1315.
- [18] Thurfjell H, Ciuti S, Boyce M S. Applications of step-selection functions in ecology and conservation. *Movement Ecology*, 2014, 2(1): 1-12.
- [19] Nicosia A, Duchesne T, Rivest L P, Fortin D. A multi-state conditional logistic regression model for the analysis of animal movement. *The Annals*

- of Applied Statistics, 2017, 11(3): 1537-1560.
- [20] Dougherty E R, Seidel D P, Blackburn J K, Turner W C, Getz W M. A framework for integrating inferred movement behavior into disease risk models. *Movement Ecology*, 2022, 10(1): 1-15.
- [21] Boitani L, Mattei L, Nonis D, Corsi F. Spatial and activity patterns of wild boars in Tuscany, Italy. *Journal of Mammalogy*, 1994, 75(3): 600-612.
- [22] Avgar T, Potts J, Lewis M, Boyce M. Integrated step selection analysis: bridging the gap between resource selection and animal movement. *Methods in Ecology and Evolution*, 2016, 7(5): 619-630.
- [23] Duchesne T, Fortin D, Rivest L P. Equivalence between step selection functions and biased correlated random walks for statistical inference on animal movement. *PLoS One*, 2015, 10(4): e0122947.
- [24] 张静. 小兴安岭南坡野猪栖息地选择及对农田危害的研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2008.
- [25] 王静轩. 基于 GPS 追踪技术的小兴安岭南坡野猪季节性家域及栖息地选择研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2020.
- [26] 石墨. 野猪的群集行为及其迁移习性. *兽类学报*, 1985, 5(2): 102-103.
- [27] Sweeney J M, Sweeney J R, Provost E E. Reproductive biology of a feral hog population. *The Journal of Wildlife Management*, 1979, 43(2): 555.
- [28] Mayer J, Brisbin I L. Wild pigs: biology, damage, control techniques and management. United States: N. p., 2009.
- [29] 严岳鸿, 何祖霞, 苑虎, 邢福武. 坡向差异对广东古兜山自然保护区蕨类植物多样性的生态影响. *生物多样性*, 2011, 19(1): 41-47, 137.
- [30] 刘继亮, 李锋瑞. 坡向和微地形对大型土壤动物空间分布格局的影响. *中国沙漠*, 2008, 28(6): 1104-1112.
- [31] 宋军, 李伟, 张海军, 姜盈利. 白石砬子地区野猪生态习性观察与食性分析. *辽宁林业科技*, 2005(2): 25-26.
- [32] Pépin D, Spitz F, Janeau G, Valet G. Dynamics of reproduction and development of weight in the Wild boar (*Sus scrofa*) in South-west France. *Developmental & Comparative Immunology*, 1986, 21(2): 849-862.
- [33] Focardi S, Gaillard J M, Ronchi F, Rossi S. Survival of wild boars in a variable environment: unexpected life-history variation in an unusual ungulate. *Journal of Mammalogy*, 2008, 89(5): 1113-1123.
- [34] Thurfjell H, Ball J P, Åhlén P A, Kornacher P, Dettki H, Sjöberg K. Habitat use and spatial patterns of wild boar *Sus scrofa* (L.): agricultural fields and edges. *European Journal of Wildlife Research*, 2009, 55(5): 517-523.
- [35] Singer F J, Otto D K, Tipton A R, Hable C P. Home ranges, movements, and habitat use of European wild boar in Tennessee. *The Journal of Wildlife Management*, 1981, 45(2): 343.
- [36] Worrell R, Nixon C J. Factors affecting the natural regeneration of oak in upland Britain. A Literature Review: Forestry Commission Occasional, Forestry Commission, 1991.
- [37] 张振祥. 吉林省东部山区野猪冬季栖息地适宜性及移动行为研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2016.
- [38] 滕丽微, 刘振生, 宋延龄, 曾治高. 海南大田自然保护区野猪的生境选择. *动物学杂志*, 2007, 42(1): 1-7.
- [39] 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.
- [40] Lee S M, Lee E. Diet of the wild boar (*Sus scrofa*): implications for management in forest-agricultural and urban environments in South Korea. *PeerJ*, 2019, 11(7): e7835.