

# 资源选择函数拟合藏狐洞穴生境利用特征的有效性分析

王正寰<sup>1</sup> 王小明<sup>1,2\*</sup>

1 (华东师范大学生命科学学院, 上海 200062)

2 (上海市城市化生态过程与生态恢复重点实验室, 上海 200062)

**摘要:** 资源选择函数(resource selection functions, RSFs)在分析野生动物栖息地特征以及预测有效生境等方面得到了广泛的运用,但是由于RSFs的理论基础的局限,使得该模型一直以来在研究低密度野生动物种群时的有效性存在很大的争议。藏狐(*Vulpes ferrilata*)是一种低密度物种,我们通过对2001–2003年获得的133个藏狐洞穴样方和随机选取的133个环境样方拟合资源选择函数模型,并将模型结果和主成分分析(PCA)结果进行对比。结果显示RSFs在水源距离、鼠兔洞穴数量、坡向、坡度、坡位和植被类型等6个生境变量中,只对坡向、坡位和植被类型3个变量敏感且总预测率为75.2%,复相关系数为0.485(Nagelkerke  $R=0.235$ ),同时3个变量的偏相关系数水平也很低。偏差分析(Akaike's information criterion, AIC)值为309.172,说明模型的预测偏差较大,判别效果不佳,不能有效提炼藏狐洞穴生境的特征因素。而PCA结果显示诸变量的重要性由高到低依次为:鼠兔洞穴数量、水源距离、坡度、坡位、植被类型和坡向,坡向的重要性最弱。我们还着重讨论了RSFs的理论基础和该模型在藏狐洞穴生境中失拟的原因,同时强调为了能对野生动物的生境特征进行比较全面的分析,应该综合多种方法。

**关键词:** *Vulpes ferrilata*, 资源选择函数, 主成分分析, 洞穴

## The validity of using a resource selection functions model to predict den habitat of the Tibetan fox (*Vulpes ferrilata*)

Zhenghuan Wang<sup>1</sup>, Xiaoming Wang<sup>1,2\*</sup>

1 School of Life Sciences, East China Normal University, Shanghai 200062

2 Shanghai Key Laboratory of Urbanization and Ecological Restoration, Shanghai 200062

**Abstract:** Resource selection functions (RSFs) are widely used approach of mathematical modelling for the analysis of presence-absence data to deduce wildlife-habitat relationships. However, the generation of RSFs may be hampered by a wild animal's population size and density. Consequently, the prediction accuracy of RSFs for low density species is disputed. We examined the validity of RSFs in a study of the Tibetan fox (*Vulpes ferrilata*), a low density species, in Shiqu County, Western Sichuan Province, China. Our RSFs model was constructed based on *V. ferrilata* habitat data collected from 2001 to 2003. Six environmental variables were considered with reference to *V. ferrilata* den habitat: water distance, vegetation type, pika (*Ochotona* sp.) den quantity, den location on slope, gradient, and aspect. In order to examine the validity of our RSFs model, we used a principal components analysis (PCA) to re-analyze our data. The total accuracy of our RSFs was determined to be 75.2%. The AIC value was 309.172. A ROC curve revealed, when the sensitivity was 0.857, the specificity of our RSF model was 0.353. The Nagelkerke  $R^2$  was 0.485. Only three variables were judged as important by our RSFs: aspect, position on the slope and vegetation type, of which aspect was the most informative variable of the three. However, partial correlation coefficients of the three variables were very low. These results revealed that the RSFs model to predict den habitat for *V. ferrilata* did

收稿日期: 2006-01-04; 接受日期: 2006-05-10

基金项目: 教育部跨世纪优秀人才培养计划、美国国立卫生院(NIH)中国包虫病传播途径研究子项目“藏狐的生态学研究”和“十五”“211”重点学科建设生态学科项目

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: xmwang@ecnu.edu.cn

not fit well. Considering the result of PCA, the importance ranks were (in order of decreasing importance): pika den quantity, water distance, gradient, position on the slope, vegetation type, and aspect. We offer explanations as to why, for this species, a RSFs model may not be generated accurately and why the results of the two analyses were so different. We suggest other analytic methods that may be combined to yield a more comprehensive result for wild animal species with low population sizes and densities.

**Key words:** Tibetan fox (*Vulpes ferrilata*), resource selection functions (RSFs), principal components analysis (PCA), den habitat

理解动物的生境利用特征是进行资源管理、生物多样性保护的基础之一,因此生境研究在野生动物生态学研究占有非常重要的地位(Boitani & Fuller, 2000)。目前,在生境研究方法中,模型手段是非常受重视的,它能够帮助研究人员预测环境的变化和制定有效的保护措施(Gu & Swihart, 2004)。多元统计模型由于能够从多个变量入手,考虑各生境变量的综合影响,因此在野生动物栖息地分析中得到了深入研究和应用(Manly *et al.*, 2002)。其中,资源选择函数(resource selection functions, RSFs)因为能够比较系统地分析野生动物对栖息地各生境变量的选择性,同时又能兼顾这些变量的综合效应,而得到广泛应用(Boyce *et al.*, 1994; Boyce & McDonald, 1999; Boyce & Waller, 2000; 李欣海等, 2001; Boyce *et al.*, 2002)。

藏狐(*Vulpes ferrilata*)是青藏高原及其周边高海拔地区的特有物种(冯祚建等, 1986),被我国《濒危物种红皮书》列入濒危级(汪松和解焱, 2004)。由于长期以来对藏狐生态研究的匮乏,迄今没有对其采取任何有效的保护措施(Sillero-Zubiri *et al.*, 2004)。基于此,我们认为开展系统的栖息地选择的模型研究是对该物种提出有效保护措施的前提。

藏狐栖息地环境比较单一,这使得我们可以通过相对较少的变量来归纳环境特征(王正寰等, 2003)。这对于建立藏狐洞穴生境的资源选择函数模型是有利的,因为较少的变量通常可以提高模型的有效性(U.S. Fish and Wildlife Service, 1981)。但是,藏狐是低密度物种(朴仁珠, 1989; Schaller, 1998; 王正寰等, 2004),而资源选择函数模型对低密度种群生境利用特征分析的有效性一直存在争议(Boyce *et al.*, 1999; Mysterud & Ims, 1999; Lennon, 1999; Railsback *et al.*, 2003)。因此,本文将通过藏狐洞穴生境特征数据拟合资源选择函数模型来判断该模型的有效性,着重回答“资源选择函数能否适用于

低密度种群的生境利用特征研究”?此外,基于已有的藏狐洞穴生境数量化分析的成功经验(王正寰等, 2003; 王正寰, 2005),本文还将使用主成分分析的结果与资源选择函数分析结果对比,探讨这两种方法分析结果的异同,并从模型的理论基础出发,分析资源选择函数模型和主成分分析结果可能出现差异的原因。

## 1 研究地区概况

研究地区位于四川省甘孜藏族自治州石渠县西北部,以色须乡(33°08'N, 97°55'E)为中心的面积约230 km<sup>2</sup>的地区,海拔4,140 m至4,400 m。该地区为丘状高原和高平原区,地表起伏平缓。山丘相对高差小于200 m,并且连绵向四周延伸,其间形成大量平缓的山谷,随着高程的逐步降低汇合成广袤的高原平地(草坝)。全年干旱少雨而多风,气温低,无绝对无霜期,日照长,昼夜温差大;冬季长,夏季不明显(石渠县志编纂委员会, 2000)。年平均降雨量在600 mm左右(石渠县志编纂委员会, 2000)。平均日最高气温(为一段时间内每日最高气温的平均值),最热月(7月)为17℃,最冷月(1月)为4℃;平均日最低气温(为一段时间内每日最低气温的平均值),7月为2.6℃,1月为-24.7℃(自石渠县气象站2001-2004年资料)。

该地区植被类型单一,主要为高山草甸和高山灌丛,但物种组成多样(四川植被协作组, 1980)。高山草甸以莎草科的高山嵩草(*Kobresia pygmaea*)和四川嵩草(*K. setchwanensis*)为优势物种,此外还包括禾本科、菊科、毛茛科、豆科、蓼科的草本植物。高山灌丛以杜鹃花亚科的植物为主,此外还有高山柳(*Salix cupularis*)、金露梅(*Potentilla fruticosa*)和高山绣线菊(*Spiraea alpina*)等。

黑唇鼠兔(*Ochotona curzoniae*)、青海田鼠(*Microtus fuscus*)、松田鼠(*Pitymys irene*)、长尾仓鼠

(*Cricetulus longicaudatus*)、灰尾兔(*Lepus oiostolus*)以及喜马拉雅旱獭(*Marmota himalayana*)是当地常见的啮齿类动物,此外藏原羚(*Procapra picticaudata*)在研究地区也有一定的种群数量(鲁庆彬等, 2005)。

## 2 方法

### 2.1 取样方法和数据收集

以不定宽样线法进行系统取样(Robinowitz, 1995; 徐宏发和张恩迪, 1998)。根据当地的实际条件(自然湿地、河流的阻隔),我们将研究地区划分成4个单元,在每个单元中按照如下方法设置样线:首先徒步爬上山脊,沿山脊设置一条样线以保证能够将该单元内的全部山脊巡查一遍。在巡查过程中如遇到山脊两旁有山谷,则在山谷的中心设一组十字形样线。其中一条结束于山谷两边的山脊上,另一条则从山脊开始沿着山谷延展的方向,一直延伸到远处草坝上距离公路或河流500 m处止(图1)。调查人员在对该山谷调查完毕后,回到山脊上继续沿着山脊延伸的方向巡查。按照此法,共调查山谷9个,样线总长度大于40 km。

2001和2002年7–8月间对研究地区进行全面调查。记录研究区域内发现的藏狐洞穴的GPS坐标。2003年7–8月间重新访问这些位点,选取仍在使用的洞穴。以每个这样的洞穴为中心设置一个5 m × 5 m的藏狐洞穴样方(徐宏发和张恩迪, 1998)。同时,在前述的样线上每隔150 m也同样设置一个5 m × 5 m的环境样方。记录所有样方中6个生境变量的

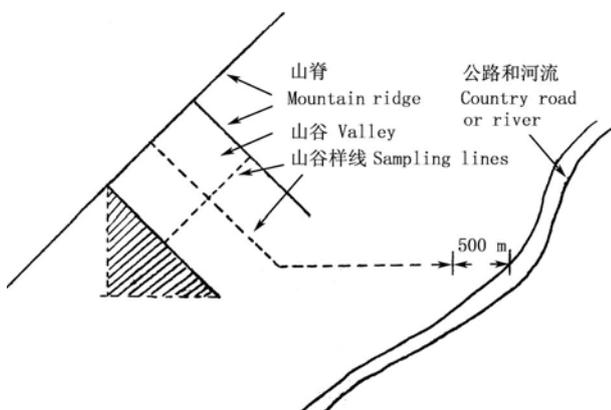


图1 研究地区藏狐洞穴生境样线布设示意图

Fig. 1 Illustration of the design of transects for habitat sampling in Shiqu County

数据,具体如下:

水源距离:将所有样方的GPS位点输入数字地图,通过ArcView3.2a软件计算藏狐洞穴到最近河流、湿地的距离。为方便量化分析,我们以500 m为间隔,将水源距离分为0–500 m、500–1,000 m、1,000–1,500 m和1,500 m以上等4个组分。

鼠兔洞穴数量:黑唇鼠兔是藏狐的主要猎物,在研究地区种群数量很大(Schaller, 1998; 石渠县志编纂委员会, 2000)。由于黑唇鼠兔洞穴的密度可以间接反映鼠兔的种群密度(王涪等, 2004),所以将藏狐洞穴样方内鼠兔洞穴数量作为可能影响藏狐洞穴选择的因素之一考虑。我们把样方中计数到的鼠兔洞穴数量分为“0–10”、“11–20”、“21–30”、“31–40”以及“40以上”5个等级。

坡向:根据洞穴所在的坡面朝向,按照张洪海等(1999)的标准划分为3类:阳坡、半阴半阳坡、阴坡,并依次赋值1、2、3,以便量化分析。

坡度:洞穴所在地的坡面与水平面比较的倾斜情况。

坡位:分为平地、下坡位、中坡位、上坡位、坡顶5级,依次赋值0、1、2、3、4。

植被类型:参考四川植被协作组(1980)的分类标准,并根据植被的高度以及分层盖度(宋永昌, 2001)的情况,将研究地点植被类型分为4类:(1)破坏生境。50%以上的地表面积为裸露的沙土、碎石,赋值1;(2)草甸。植被为草本植物,地上部分高度≤20 cm,盖度≥60%,赋值2;(3)草甸灌丛。地表植被以草本植物为主,有少量金露梅灌丛和其他较高灌木的幼苗,是草甸向灌丛过渡的中间类型,植被地上部分高度≤20 cm,植被总盖度≥60%,赋值3;(4)灌丛。植被茂密且地上部分高度大于30 cm,灌丛下有较丰富的草甸,灌丛层盖度≥40%,草本层盖度≥60%,赋值4。

### 2.2 数据处理方法

使用资源选择函数和主成分分析(PCA)两种方法对藏狐洞穴生境特征进行分析。数据处理采用SPSS11.5软件完成。

资源选择函数是基于逻辑斯蒂回归模型开发的模型(Manly *et al.*, 2002)。为控制各变量之间的自相关性,在拟合逻辑斯蒂方程之前对所有生境变量进行相关分析,当相关系数绝对值≤0.5时,可视为没有自相关现象(Boyce & McDonald, 1999; 李欣海

等, 2001)。然后, 使用ROC曲线(receiver operating characteristic curve)来确定模型的理论阈值(Boyce *et al.*, 2002; Hastie *et al.*, 2002)。当模型根据实际数据得到的计算值达到或超过该理论阈值时, 模型将给出“选择”的结论, 反之, 模型将给出“不选择”的结论。

主成分分析过程中, 主成分的取舍标准为: (1) 考查前面的几个主成分的累积贡献率是否已经超过60%, 如已达到, 则不再选用更多的主成分(Legendre & Legendre, 1998); (2) 这些主成分的特征根是否大于或等于1.0(Liang & Thomson, 1994), 保留特征根不小于1.0的主成分。本研究中, 我们综合了这两个标准来确定主成分的取舍。当主成分分析结果中各生境变量没有在空间上很好展开时, 对数据追加最大方差旋转(Varimax)处理(卢纹岱, 2002)。对主成分分析的结果辅以 $\chi^2$ 适合度检验, 比较数据在各生境变量内部的频次分布, 以具体了解藏狐洞穴生境各变量的分布特征。

最后, 对6个生境变量进行一元方差分析(One-way ANOVA, 变量数据正态分布时)或Mann Whitney *U* 检验(变量数据非正态分布时), 以了解这些变量在藏狐洞穴样方中和在环境样方中分布情况的区别。

### 3 结果

共记录藏狐洞穴156个, 其中133个藏狐洞穴样方数据符合构建资源选择函数和进行主成分分析的要求。完成有效环境样方205个, 使用SPSS软件随机抽取了133个用于资源选择函数模型, 和藏狐洞穴样方进行1:1对照。

#### 3.1 资源选择函数

由于6个变量中只有水源距离1个变量符合正态分布(Kilmogorov-Smirnov  $z=0.787$ ,  $P=0.566$ ,  $n=266$ ), 因此使用Spearman秩相关检验。在15个相关系数中, 仅有坡向和坡度的秩相关值为-0.544, 绝对值略微超过0.5, 其他数值均未达到0.5或者未达到显著性水平( $P<0.05$ ), 可以进入逻辑斯蒂回归分析(表1)。而坡向和坡度二者必须作出取舍, 但是由于它们反映的是藏狐洞穴位置非常重要的两个方面, 所以在此先不对它们作判别, 而是都输入逻辑斯蒂回归模型, 然后根据模型给出的回归系数显著性水平高低来判断此二者的取舍。

回归模型显示仅有坡向、坡位和植被类型3项的回归系数达到显著水平(表2)。用坡向、坡位以及植被类型3变量建立的资源选择函数模型为:

$$P = e^z / (1 + e^z)$$

其中 $z=3.990-0.823 \times \text{坡向}-0.370 \times \text{坡位}-0.775 \times \text{植被类型}$ ,  $e$ 为自然数,  $P$ 表示生境选择概率。此外, 偏相关分析显示模型中3个有效变量均与选择结果呈负相关(表3), 说明藏狐洞穴倾向于分布在坡面向阳、坡位较低以及植被低矮的生境中。

模型的总预测率为75.2%, 复相关系数为0.485(Nagelkerke  $R=0.235$ ), 同时3个变量的偏相关系数绝对值均未达到0.4。偏差分析(Akaike's information criterion, AIC)值为309.172。ROC曲线划分的阻挡值为0.497, 而此时模型预测敏感性为0.857, 误判率达到0.353(图2)。

#### 3.2 生境变量的分布比较

将6个生境变量在藏狐洞穴样方( $n=133$ )和在对照样方( $n=133$ )中的分布情况进行比较后发现: 洞穴样方和对照样方鼠兔洞穴数量存在显著的差异(Mann Whitney *U*,  $Z=-3.437$ ,  $P=0.001$ ); 水源距离分布无显著差异(One-way ANOVA,  $F_{265}=0.131$ ,  $P=0.718$ ); 坡位变量的分布差异显著(Mann Whitney

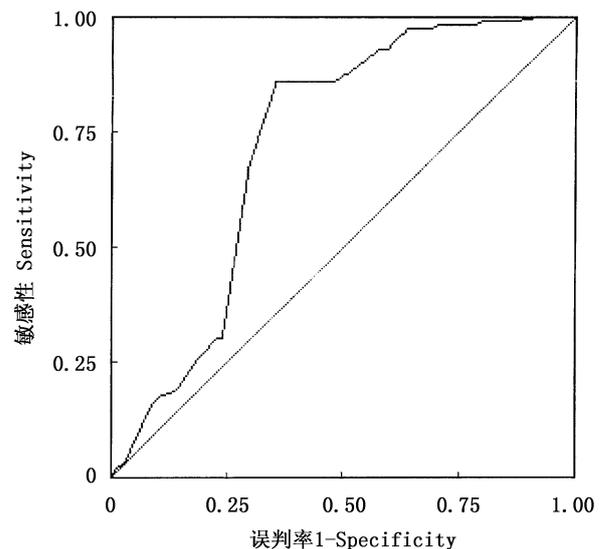


图2 ROC曲线诊断结果

对角线表示模型没有判断能力(50%的面积), 对角线上方的折线代表模型具有判断能力(超过50%的面积)

Fig. 2 ROC curve evaluation. The diagonal represents the model with no diagnostic ability (50% of all the area). The curve above the diagonal represents the diagnostic ability of the model (more than 50% of all the area).

$U$ ,  $Z=-2.531$ ,  $P=0.011$ ); 坡度变量分布差异不显著 (Mann Whitney  $U$ ,  $Z=-1.616$ ,  $P=0.106$ ); 坡向分布差异显著 (Mann Whitney  $U$ ,  $Z=-5.033$ ,  $P=0.001$ ); 植被类型的分布差异极显著 (Mann Whitney  $U$ ,  $Z=-4.976$ ,  $P=0.001$ )。

### 3.3 主成分分析

使用 133 个藏狐洞穴样方得到 6 个主成分, 前 3 个主成分特征根的累积贡献率已经超过 75%, 最大方差因子旋转后这 3 个主成分的特征根都大于 1.0, 不再考虑其余的主成分 (表 4)。各主成分特征向量见表 5。

第一主成分中水源距离和鼠兔洞穴数量的载荷量均超过 0.7, 成为第一主成分的主要得分变量, 定义该主成分为食物水源因子。以此类推, 第二主成分的主要得分变量是坡度和坡位, 该主成分定义为地理因子; 第三主成分中植被类型是主要得分变量, 定义为隐蔽因子。在所有 6 个主成分中坡向载荷量一直没有超过 0.7。主成分分析得到的藏狐洞穴生境诸变量的重要性由高到低依次为: 鼠兔洞穴数

量、水源距离、坡度、坡位、植被类型和坡向。 $\chi^2$  适合度检验显示各个生境变量内部不同组间均存在极显著差异 ( $P < 0.01$ , 表 6)。其中, 在鼠兔洞穴数量一项中, 所有藏狐洞穴样方内均有鼠兔洞穴出现, 但是鼠兔洞穴数量在 [0, 10] 范围内的藏狐洞穴样方数显著地多 (表 6), 这可能和藏狐的捕食和鼠兔的趋避有关。在水源距离中,  $\chi^2$  检验显示 (500, 1,000) m 的距离上分布着最多的藏狐洞穴, 和别的组分之间差异显著。在坡位变量中, 藏狐洞穴多分布在中坡位和下坡位, 而上坡位和坡顶的样方分布较少, 同时在地面上没有发现藏狐的洞穴。坡度变量中, 缓坡组是藏狐洞穴样方分布的主要坡型。在坡向方面, 藏狐洞穴多分布在半阴半阳坡, 阳坡组次之, 阴坡组分布得最少。在植被类型中, 藏狐洞穴主要分布在草甸类型的生境中, 灌丛中未发现藏狐洞穴。

上述结果表明, 典型的藏狐洞穴生境的特点是: 有鼠兔(啮齿类)分布、水源距离适中、缓坡、中低坡位、半阴半阳坡向以及植被低矮开阔的生境。

表 1 6 个生境变量的 Spearman 相关系数矩阵

Table 1 Spearman correlations of 6 habit selection variables

|                          | 水源距离<br>Water distance | 鼠兔洞穴<br>Pika den number | 坡向<br>Aspect | 坡度<br>Gradient | 坡位<br>Position on the slope | 植被类型<br>Vegetation type |
|--------------------------|------------------------|-------------------------|--------------|----------------|-----------------------------|-------------------------|
| 水源距离 Water distance      | -                      |                         |              |                |                             |                         |
| 鼠兔洞穴数量 Pika den number   | 0.482**                | -                       |              |                |                             |                         |
| 坡向 Aspect                | 0.183**                | -0.051                  | -            |                |                             |                         |
| 坡度 Gradient              | -0.213**               | -0.151*                 | -0.544**     | -              |                             |                         |
| 坡位 Position on the slope | 0.042                  | -0.081                  | -0.126*      | 0.387**        | -                           |                         |
| 植被类型 Vegetation type     | -0.013                 | -0.233**                | 0.302**      | -0.117         | 0.160**                     | -                       |

\*  $P < 0.05$ ; \*\*  $P < 0.01$

表 2 各变量逻辑斯蒂回归结果

Table 2 Variables in the logistic regression equation

|                          | 回归系数(B)<br>Regression coefficient (B) | 标准误<br>SE | Wald $\chi^2$ | 显著性水平<br>Significance |
|--------------------------|---------------------------------------|-----------|---------------|-----------------------|
| 水源距离 Water distance      | 0.000                                 | 0.000     | 0.311         | 0.577                 |
| 鼠兔洞穴数量 Pika den number   | 0.023                                 | 0.012     | 3.598         | 0.058                 |
| 坡向 Aspect                | -0.764                                | 0.245     | 9.731         | 0.002                 |
| 坡度 Gradient              | 0.015                                 | 0.013     | 1.344         | 0.246                 |
| 坡位 Position on the slope | -0.464                                | 0.169     | 7.526         | 0.006                 |
| 植被类型 Vegetation type     | -0.696                                | 0.223     | 9.769         | 0.002                 |
| 常数项 Constant             | 3.047                                 | 0.822     | 13.747        | 0.000                 |

表3 坡向、坡位和植被类型3变量逻辑斯蒂回归分析结果

Table 3 Logistic regression based on aspect, position on the slope, and vegetation type

|                          | 回归系数(B)<br>Regression coefficient (B) | 标准误<br>SE | Wald<br>$\chi^2$ | 显著性水平<br>Significance | 偏相关系数<br>Partial correlation coefficient (r) |
|--------------------------|---------------------------------------|-----------|------------------|-----------------------|--|
| 坡向 Aspect                | -0.823                                | 0.214     | 14.804           | 0.001                 | -0.309*                                      |
| 坡位 Position on the slope | -0.370                                | 0.147     | 6.330            | 0.012                 | -0.155*                                      |
| 植被类型 Vegetation type     | -0.775                                | 0.219     | 12.529           | 0.001                 | -0.306*                                      |
| 常数项 Constant             | 3.990                                 | 0.656     | 36.971           | 0.001                 | -  |

\*  $p < 0.05$

表4 藏狐洞穴生境利用特征的主成分分析

Table 4 The result of PCA in the analysis of the habitat utility characteristics of Tibetan fox

| 主成分<br>Factors | 特征根<br>Eigenvalues | 贡献率<br>Component contribution (%) | 累积贡献率<br>Cumulative contribution (%) |
|----------------|--------------------|-----------------------------------|--------------------------------------|
| 1              | 1.775              | 29.588                            | 29.588                               |
| 2              | 1.655              | 27.591                            | 57.179                               |
| 3              | 1.107              | 18.443                            | 75.623                               |
| 4              | 0.781              | 13.015                            | 88.637                               |
| 5              | 0.432              | 7.203                             | 95.840                               |
| 6              | 0.250              | 4.160                             | 100.000                              |

表5 主成分分析前3个主成分的特征向量、特征根及贡献率

Table 5 Eigenvectors, eigenvalues, and component contribution of the first 3 PCA factors

|                               | 主成分1<br>Factor 1 | 主成分2<br>Factor 2 | 主成分3<br>Factor 3 |
|-------------------------------|------------------|------------------|------------------|
| 水源距离 Water distance           | <b>0.857</b>     | -0.289           | -0.103           |
| 鼠兔洞穴数量 Pika den number        | <b>0.901</b>     | 0.000            | 0.020            |
| 坡向 Aspect                     | 0.329            | -0.368           | 0.454            |
| 坡度 Gradient                   | -0.307           | <b>0.793</b>     | -0.249           |
| 坡位 Position on the slope      | 0.004            | <b>0.899</b>     | 0.078            |
| 植被类型 Vegetation type          | -0.160           | 0.018            | <b>0.907</b>     |
| 特征根 Eigenvalues               | 1.775            | 1.655            | 1.107            |
| 贡献率 Component contribution(%) | 29.588           | 27.591           | 18.443           |

黑体数字为绝对值大于0.7的变量 Bolded figures indicate absolute values above 0.7

## 4 讨论

资源选择函数模型具有稳健地判断变量有效性的优点,因而得到了广泛的应用(Manly *et al.*, 2002)。即便如此,作为“点特征”(site attribute design)模型设计的一种,资源选择函数模型的预测可能会增加犯第二种统计错误(拒真)的概率(James & McCulloch, 1990)。因此,必须对资源选择函数的模拟结果进行有效性检验,尤其是要明确资源选择函数的适用范围,而这一点恰恰是争论的焦点(Boyce *et al.*, 2002; Gu & Swihart, 2004)。此外,资源选择函数模型和主成分分析都是生境特征分析中

常用的方法(Garshelis, 2000),但是两种方法所用的计算模型完全不同,因此对相同数据很可能得出不同的结果。这就要求我们要具体分析特定条件下不同方法的有效性差异,整合不同方法得到的结论中的合理部分,更完善地归纳和总结特定物种的生境特征。

### 4.1 资源选择函数模型的失拟分析

资源选择函数模型的分析结果与主成分分析的结果差异很大。资源选择函数模型分析显示,只有坡向、坡位和植被类型等3个变量的回归系数达到了统计学要求。从回归系数(B)判断,坡向因子是资源选择函数模型认为最重要的变量(表3)。然而,

表6 藏狐洞穴样方各生境变量在各分组中的分布情况

Table 6 The distribution of samples in sub-groups of each variable from Tibetan fox den samples

| 生境变量<br>Variables          | 分组<br>Sub-groups            | 出现频次 <sup>1</sup><br>Frequency in each variable <sup>1</sup> | 百分比<br>Percentage (%) | $\chi^2$ 适合度检验<br>$\chi^2$ fitness analysis |          |
|----------------------------|-----------------------------|--|-----------------------|---|----------|
|                            |                             |  |                       | $\chi^2$                                    | <i>P</i> |
| 鼠兔洞穴数量<br>Pika den number  | [0, 10]                     | 55 <sup>a</sup>  | 41.3                  | 55.46                                       | 0.001    |
|                            | [11, 20]                    | 33 <sup>b</sup>  | 24.8                  |   |          |
|                            | [21, 30]                    | 27 <sup>b</sup>  | 20.3                  |   |          |
|                            | [31, 40]                    | 11 <sup>c</sup>  | 8.3                   |   |          |
|                            | [41, +∞)                    | 7 <sup>c</sup>   | 5.3                   |   |          |
| 水源距离<br>Water distance (m) | [0, 500]                    | 31 <sup>ac</sup>   | 23.3                  | 45.74                                       | 0.001    |
|                            | (500, 1000]                 | 61 <sup>b</sup>  | 45.9                  |   |          |
|                            | (1000, 1500]                | 35 <sup>c</sup>  | 26.3                  |   |          |
|                            | [1500, +∞)                  | 6 <sup>d</sup>   | 4.5                   |   |          |
| 坡位<br>Position on slope    | 坡顶 Top                      | 4 <sup>a</sup>   | 3                     | 151.25                                      | 0.001    |
|                            | 上坡位 High                    | 10 <sup>b</sup>  | 4.5                   |   |          |
|                            | 中坡位 Middle                  | 46 <sup>c</sup>  | 34.6                  |   |          |
|                            | 下坡位 Low                     | 73 <sup>d</sup>  | 54.9                  |   |          |
|                            | 平地 Plain                    | 0 <sup>e</sup>   | 0                     |   |          |
| 坡度<br>Gradient (°)         | 缓坡 Gentle [0, 20]           | 93 <sup>a</sup>  | 70                    | 82.35                                       | 0.001    |
|                            | 中坡 Middle(20, 40]           | 27 <sup>b</sup>  | 20                    |   |          |
|                            | 陡坡 Steep (40, 50]           | 13 <sup>c</sup>  | 10                    |   |          |
| 坡向<br>Aspect               | 阳坡 Sunny                    | 34 <sup>a</sup>  | 25.6                  | 63.71                                       | 0.001    |
|                            | 半阴半阳 Half sunny, half shady | 86 <sup>b</sup>  | 64.7                  |   |          |
|                            | 阴坡 Shady                    | 13 <sup>c</sup>  | 9.7                   |   |          |
| 植被类型<br>Vegetation type    | 破坏生境 Disturbed              | 16 <sup>a</sup>  | 12                    | 227.93                                      | 0.001    |
|                            | 草甸 Grassland                | 108 <sup>b</sup>   | 81.2                  |   |          |
|                            | 草甸灌丛 Grassland & shrubs     | 9 <sup>c</sup>   | 6.8                   |   |          |
|                            | 灌丛 Shrubs                   | 0 <sup>d</sup>   | 0                     |   |          |

“出现频次”一栏中标有不同字母的数字表示互相之间有显著差异

Figures with different superscript alphabets indicate significant differences among them

主成分分析显示生境诸变量的重要性排序由高到低依次为: 鼠兔洞穴数量、水源距离、坡度、坡位、植被类型和坡向(表5), 其中对坡向变量未能做出有效判断。水源距离、鼠兔洞穴数量和坡度在资源选择函数分析结果中没有达到显著性水平(表2), 但主成分分析中十分重要(表5)。此外, 对资源选择函数模型的检验显示模型的复相关系数以及偏相关系数都很低(表3), 用偏差分析检验发现模型的偏差很大(AIC=309.172)。而进一步使用ROC曲线诊断发现模型的误判率较高(图2)。这些检验结果说明资源选择函数分析结果的有效性很差, 以至于无法用于实

际情况的判断。

抽样过程中, 我们尽量避免了可能导致取样发生偏差的因素。研究表明, 4种因素可能导致抽样失去代表性, 影响资源选择函数模型的准确性: (1)生境内资源可能发生季节性变化(Boyce & Waller, 2000); (2)野生动物生境的选择可能在年间发生变化(Schooley, 1994); (3)野生动物的生境使用特征很可能随着某种生境的可获得性的变化而变化(Osborne & Suárez-Seoane, 2002); (4)取样不够全面(Garshelis, 2000)。为此, 在取样过程中, 我们使用了系统取样的方法, 以固定的间隔对整个研究地

区进行取样。同时,为了尽量减少不同年份不同季节带来的影响,我们将收集藏狐洞穴样方和环境样方数据的时间控制在同一个时间段内(2003年的7至8月),并且这一时间段是石渠地区天气条件最好、最稳定的时候,可最大程度地降低不良气候可能带来的干扰。

资源选择函数模型是研究“有”或“无”2值响应变量的多元统计方法,注重“研究物种样本”(藏狐洞穴样方数据)和“对照样本”(无藏狐洞穴的环境样方数据)之间的对比,比较各个生境变量在两种样本中的差异(Manly *et al.*, 2002)。当某些变量的取值在研究物种样本中分布很有规律,但是和对照样本差异不显著时,模型就失去了判断的依据。本研究中水源距离和坡度2个变量便存在这种现象。藏狐洞穴样方显著地聚集在水源距离1,500 m以内的地区,其中又以500–1,000 m的范围内选择强度最大(表6)。但是,水源距离在藏狐洞穴样方数据中的分布和在环境样方数据中的分布没有显著的差异,这正是导致资源函数模型对水源距离变量不敏感的原因。对坡度变量的分析也可以得到相似的结论。藏狐洞穴样方数据显示,藏狐洞穴更多地分布在缓坡上,然而坡度变量在藏狐洞穴样方中的分布和在环境样方中的分布没有显著差异。

值得注意的是,虽然Mann Whitney *U*检验显示藏狐洞穴样方中鼠兔洞穴数量和对照样方中该变量有显著差异,但是资源选择函数对此变量仍旧不敏感。我们认为造成这种现象的原因是:本研究中鼠兔洞穴数量变量并非正态分布,因此只能通过非参数的方法来检验,而非参数检验可能会导致检验的精确度降低(Sokal & Rohlf, 1995)。事实上在资源选择函数的预测结果中,鼠兔洞穴数量变量的显著性水平已经非常接近“差异显著”了( $P=0.058$ )。

资源选择函数模型存在两个假设前提:(1)较好的栖息地必然对应较高的研究物种密度或较多的使用痕迹;(2)研究物种必须显著地倾向于使用这些较好的栖息地类型(Railsback *et al.*, 2003)。因此,该模型的前提对研究物种的种群大小和密度有一定要求(Garshelis, 2000; Gu & Swihart, 2004)。当被研究的物种密度过低或者可被发现的活动痕迹过少时,会影响资源选择函数模型的预测能力。狐属物种中普遍存在着频繁更换洞穴的现象,一个个体可以使用多个洞穴(周文杨等, 1995; Uruguchi & Ta-

kahashi, 1998; Koopman *et al.*, 1998; 王正寰和王小明, 2006),因此实际种群数量可能很低。在我们的研究地区,藏狐种群密度较低,仅为0.043只/ $\text{km}^2$ (王正寰等, 2004)。很多理论上判断可以被藏狐选择的栖息地,很可能因为藏狐数量太少而“闲置”着。而这些“闲置”的栖息地在资源选择函数中都被判作无效生境,因此严重地影响了模型的预测能力。从水源距离和坡度变量在藏狐洞穴样方和环境样方中没有显著差异的事实来看,正好说明由于藏狐没有较多地占据有利的水源距离和坡度适宜的生境,从而导致了资源选择函数无法将这2个变量的选择价值从环境背景中筛选出来。因此,我们认为当研究低密度种群时,应该慎重地使用资源选择函数模型。同时,我们认为即便被研究的野生动物密度较大,但是当可被探知的活动痕迹过少时,仍然可以影响资源选择函数模型的预测效果。

#### 4.2 主成分分析与资源选择函数理论模型的区别

与资源选择函数不同的是,主成分分析模型的判断完全建立在研究样本所提供的数据之上。它是在低维空间排列样方而包含了大多数数据信息的多元排序方法(张金屯, 2004)。由于主成分分析完全不考虑环境梯度、端点选择和权重等外部因素(张金屯, 2004),因此只考虑研究样本内部的数据分布情况,而不能比较研究样本和对照样本(环境样本)的区别。所以,主成分分析不会像资源选择函数模型那样受到环境样方中变量分布特征的影响。

仍以本研究中水源距离变量的情况为例,我们可以看到,藏狐洞穴主要集中在水源距离比较适中的范围内(500–1,500 m)(表6)。主成分分析显示藏狐对水源距离变量是有选择性的,且水源距离变量的重要性排到了诸变量的第二位。而资源选择函数分析则显示藏狐对水源距离没有选择性。实际研究中,通过探讨某一变量在选择样方和环境样方之间的差异来分析野生动物生境特征是一类常用的方法,但是这类方法的缺陷在于,当某生境变量在选择样方和环境样方中的分布没有显著差异时,并不能说明野生动物对该生境变量不存在选择性(Garshelis, 2000)。本研究中,藏狐没有显著多地选择水源距离大于1,500 m的事实(表6)本身已经说明藏狐在水源距离变量上是存在选择性的。这种选择性可以被理解为“适应环境中该变量分布规律的选择形式”。

当然,值得注意的是,由于主成分分析方法使

用的是线性模型,有时会对一些结果难于解释(Gauch, 1982)。并且,该方法只能得到各个生境变量的重要性排序,而各个变量内部具体的分布特征需要我们根据研究样本在主成分向量空间上的分布特征进一步总结。这种分布特征的分析本质上就是对各个生境变量分布频次的综合(Legendre & Legendre, 1998)。因此,我们在进行主成分分析时通常直接追加频次检验(如  $\chi^2$  分析,表6)以对主成分分析结果作进一步阐释。本研究中坡向变量数据的分布过于集中,堆积在半阴半阳坡上(表6),这使得主成分分析时未能有效判断该变量(表5)。但是,如果将环境样方中坡向的分布情况和藏狐洞穴样方中的分布进行对比,可以看到两者是有显著差异的。这也正是资源选择函数判断坡向是藏狐洞穴生境利用特征中有效变量的原因(表3)。

因此,虽然本研究中资源选择函数未能全面有效地判断藏狐洞穴生境的特征,但是该方法提供的部分信息仍可以弥补主成分分析的不足。所以,不同的分析方法是各有侧重的,只有综合利用各种方法的优势,才能得到比较理想的结果。

### 参考文献

- Boitani L, Fuller TK (2000) *Research Techniques in Animal Ecology*. Columbia University Press, New York.
- Boyce MS, Meyer JS, Irwin LL (1994) Habitat-based PVA for the northern spotted owl. In: *Statistics in Ecology and Environmental Monitoring, Otago Conference Series No.2* (eds Fletcher DJ, Manly BFJ), pp. 63–85. University of Otago Press, Dunedin.
- Boyce MS, McDonald LL (1999) Relating populations to habitats using resource selection functions. *Trends in Ecology and Evolution*, **14**, 268–272.
- Boyce MS, McDonald LL, Manly BFJ (1999) Reply from M. S. Boyce, L. L. McDonald and B. F. J. Manly. *Trends in Ecology and Evolution*, **14**, 490.
- Boyce MS, Waller J (2000) The application of resource selection functions analysis to estimate the number of grizzly bears that could be supported by habitats in the Bitterroot ecosystem. In: *Grizzly Bear Recovery in the Bitterroot Ecosystem* (ed. Servheen C), pp. 231–241. Fish & Wildlife Service, Missoula.
- Boyce MS, Vernier PR, Nielsen SE, Schmiegelow FKA (2002) Evaluating resource selection functions. *Ecological Modelling*, **157**, 281–300.
- Compilation Group of the Sichuan Vegetation (四川植被协作组) (1980) *Sichuan Vegetation* (四川植被). Sichuan People's Publishing House, Chengdu. (in Chinese)
- Feng ZJ (冯祚建), Cai GQ (蔡桂全), Zheng CL (郑昌琳) (1986) *The Mammals of Xizang* (西藏哺乳类). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Garshelis DL (2000) Delusions in habitat evaluation: measuring use, selection, and importance. In: *Research Techniques in Animal Ecology* (eds Boitani L, Fuller TK), pp. 111–164. Columbia University Press, New York.
- Gauch HG (1982) *Multivariate Analysis in Community Ecology*. Cambridge University Press, London.
- Gu W, Swihart RK (2004) Absent or undetected? Effects of non-detection of species occurrence on wildlife-habitat models. *Biological Conservation*, **116**, 195–203.
- Hastie T, Tibshirani R, Friedman J (2002) *The Elements of Statistical Learning: Data Mining, Inference, and Prediction*. Springer-Verlag, New York.
- James FC, McCulloch CE (1990) Multivariate analysis in ecology and systematics: Panacea or Pandora's box? *Annual Review of Ecology and Systematics*, **21**, 129–166.
- Koopman ME, Scrivner JH, Kato TT (1998) Patterns of den use by San Joaquin kit foxes. *Journal of Wildlife Management*, **62**, 373–379.
- Legendre P, Legendre L (1998) *Numerical Ecology*, 2nd edn. Elsevier Science B.V., Amsterdam.
- Lennon JJ (1999) Resource selection functions: taking space seriously? *Trends in Ecology and Evolution*, **14**, 399–400.
- Li XH (李欣海), Ma ZJ (马志军), Li DM (李典谟), Ding CQ (丁长青), Zhai TQ (翟天庆), Lu BZ (路宝忠) (2001) Using resource selection functions to study nest site selection of crested ibis. *Biodiversity Science* (生物多样性), **9**, 352–358. (in Chinese with English abstract)
- Liang Q, Thomson AJ (1994) Habitat abundance relationships of the earthworm *Eisenia rosea* (Savigny) (Lumbricidae), using principal component regression analysis. *Canadian Journal of Zoology*, **72**, 1354–1361.
- Lu QB (鲁庆彬), Wang XM (王小明), Hu JC (胡锦矗), Wang ZH (王正寰) (2005) Characteristics of summer Tibetan gazelle's distribution and habitat in Shiqu county of Sichuan Province. *Acta Theriologica Sinica* (兽类学报), **25**, 91–96. (in Chinese with English abstract)
- Lu WD (卢纹岱) (2002) *SPSS for Windows Statistical Analysis*, 2nd edn. (SPSS for Windows 统计分析, 第2版). Publishing House of Electronics Industry, Beijing. (in Chinese)
- Manly BFJ, McDonald LL, Thomas DL, McDonald TL, Erickson WP (2002) *Resource Selection by Animals: Statistical Design and Analysis for Field Studies*, 2nd edn. Kluwer Academic Publishers, New York.
- Mysterud A, Ims RA (1999) Relating populations to habitats. *Trends in Ecology and Evolution*, **14**, 489–490.
- Osborne PE, Suárez-Seoane S (2002) Should data be partitioned spatially before building large-scale distribution models? *Ecological Modelling*, **157**, 249–259.
- Piao RZ (朴仁珠) (1989) Surveying the abundance of Tibetan sand fox in Tibet. *Chinese Wildlife* (野生动物), **52**, 22–26. (in Chinese with English abstract)

- Railsback SE, Stauffer HB, Harvey B (2003) What can habitat preference models tell us? Tests using a virtual trout population. *Ecological Applications*, **13**, 1580–1594.
- Robinowitz A (translated by Zhao QK(赵其昆), Zhu JG(朱建国), Long YC(龙勇诚)) (1995) *Wildlife Field Research and Conservation Training Manual* (野生动物研究和保护培训手册). China Science and Technology Press, Beijing. (in Chinese)
- Schooley RL (1994) Annual variation in habitat selection: patterns concealed by pooled data. *Journal of Wildlife Management*, **58**, 367–374.
- Schaller GB (1998) *Wildlife of the Tibetan Steppe*. University of Chicago Press, Chicago.
- Sillero-Zubiri C, Hoffmann M, MacDonald DW (2004) *Canids: Foxes, Wolves, Jackals and Dogs, Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN/SSC Canid Specialist Group, Cambridge.
- Sokal RR, Rohlf FJ (1995) *Biometry: the Principles and Practice of Statics in Biological Research*, 3rd edn. W.H. Freeman and Company, New York.
- Song YC (宋永昌) (2001) *Vegetation Ecology* (植被生态学). East China Normal University Press, Shanghai. (in Chinese)
- The Editorial Board of Annals of Shiqu County (石渠县志编纂委员会) (2000) *Annals of Shiqu County* (石渠县志). Sichuan People's Publishing House, Chengdu. (in Chinese)
- Uraguchi K, Takahashi K (1998) Den site selection and utilization by the red fox in Hokkaido, Japan. *Mammal Study*, **23**, 31–40.
- U.S. Fish and Wildlife Service (1981) *Standards for the Development of Habitat Suitability Index Models. Ecological Services Manual 103*. Fish and Wildlife Service, Division of Ecological Sciences, Washington, DC.
- Wang S (汪松), Xie Y (解焱) (2004) *China Species Red List, Vol. 1* (中国物种红色名录, 第1卷). Higher Education Press, Beijing. (in Chinese)
- Wang Y (王涓), Wang XM (王小明), Wang ZH (王正寰), Giraudoux P, Takahashi K (高桥健一) (2004) Preliminary study on habitat choice of plateau pika (*Ochotona curzoniae*). *Journal of Sichuan University (Natural Science Edition)* (四川大学学报 (自然科学版)), **41**, 1041–1045. (in Chinese with English abstract)
- Wang ZH (王正寰), Wang XM (王小明), Wu W (吴巍), Giraudoux P, Qiu JM (邱加闽), Takahashi K, Craig PS (2003) Characteristics of the summer Tibetan fox (*Vulpes ferrilata*) den habitats in Shiqu County, western Sichuan Province. *Acta Theriologica Sinica* (兽类学报), **23**, 31–38. (in Chinese with English abstract)
- Wang ZH (王正寰), Wang XM (王小明), Lu QB (鲁庆斌) (2004) Observation on the daytime behaviour of Tibetan fox (*Vulpes ferrilata*) in Shiqu county, Sichuan Province, China. *Acta Theriologica Sinica* (兽类学报), **24**, 357–360. (in Chinese with English abstract)
- Wang ZH (王正寰) (2005) *The Ecology of the Tibetan Fox (Vulpes ferrilata) in Shiqu County, Sichuan Province, China* (四川省石渠县藏狐的生态学研究). PhD dissertation, School of Life Sciences, East China Normal University, Shanghai. (in Chinese with English abstract)
- Wang ZH (王正寰), Wang XM (王小明) (2006) Ecological characteristics of Tibetan fox dens in Shiqu county, Sichuan Province, China. *Zoological Research* (动物学研究), **27**, 18–22. (in Chinese with English abstract)
- Xu HF (徐宏发), Zhang ED (张恩迪) (1998) *Wildlife Conservation and Management Principles and Techniques* (野生动物保护原理及管理技术). East China Normal University Press, Shanghai. (in Chinese with English abstract)
- Zhang HH (张洪海), Zhang MH (张明海), Wang XH (王秀辉), Wang W (王文), Zhang L (章黎), Gao ZX (高中信) (1999) Denning selection by red fox during the breeding period in northeastern Inner-Mongolia. *Acta Theriologica Sinica* (兽类学报), **19**, 176–182. (in Chinese with English abstract)
- Zhang JT (张金屯) (2004) *Numerical Ecology* (数量生态学). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Zhou WY (周文杨), Wei WH (魏万红), Biggins DE (1995) Activity rhythms and distribution of natal dens for red foxes. *Acta Theriologica Sinica* (兽类学报), **15**, 267–272. (in Chinese)

(责任编辑: 闫文杰)