

蜂桶寨自然保护区小熊猫对生境的选择

韩宗先^{1,2,3} 魏辅文^{1*} 张泽钧^{1,2} 李 明¹ 张保卫¹ 胡锦涛²

(1 中国科学院动物研究所, 北京, 100080)

(2 西华师范大学珍稀动植物研究所, 南充, 637002)

(3 涪陵师范学院生命科学系, 涪陵, 408003)

摘要: 2002 年 4 月至 11 月, 在邛崃山系宝兴蜂桶寨自然保护区设点, 应用资源选择函数和资源选择指数研究了小熊猫对生境的选择和利用。结果表明, 影响小熊猫生境选择的关键因子是水源距离、竹子基径、灌木密度; 次关键因子是坡位、树桩密度、倒木密度; 次要因子是坡向、乔木密度; 而郁闭度、坡度、植被类型、乔木高度、灌木高度、树桩高度、树洞密度、人为干扰的影响不明显。小熊猫喜欢在水源较近 (<250 m)、竹子长势良好 (基径大于 4.0 mm)、灌木和乔木密度大 (大于 1.5 株/20 m²)、树桩和倒木数量多 (>1 根/400 m²)、中上坡位、南坡的针叶林或针阔混交林活动。小熊猫的生境资源选择函数为: $\text{logit}(P) = -13.527 - 3.180 \times \text{水源距离} + 2.702 \times \text{竹子基径} + 2.582 \times \text{灌木密度} + 2.134 \times \text{树桩密度} + 2.104 \times \text{坡位} + 1.622 \times \text{倒木密度} - 1.066 \times \text{坡向} + 0.934 \times \text{乔木密度}$ 小熊猫对生境的选择概率为: $P = e^{\text{logit}(P)} / (1 + e^{\text{logit}(P)})$

关键词: 小熊猫; 生境选择; 资源选择函数; 资源选择指数

中图分类号: Q958.12

文献标识码: A

文章编号 1000-1050(2004)03-0185-08

Habitat Selection by Red Pandas in Fengtongzhai Natural Reserve

HAN Zongxian^{1,2,3} WEI Fuwen^{1*} ZHANG Zejun^{1,2} LI Ming¹ ZHANG Baowei¹ HU Jinchu²

(1 Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100080)

(2 Institute of Rare Animals and Plants, China West Normal University, Nanchong, 637002)

(3 Department of Life Science, Fuling Teachers College, Fuling, 408003)

Abstract: From April to November, 2002, we studied the habitat selection of red pandas by using Resource Selection Functions and Resource Selection Index in Fengtongzhai Natural Reserve, Qionglai Mountains. The results indicated that the key factors notably influenced on habitat selection were the water source, bamboo basal diameter and shrub density. The secondary key factors were the slope position, tree stump density and fallen log density. The secondary factors were the slope aspect and tree density. The random factors were the canopy, slope degree, vegetation type, tree height, shrub height, tree stump height, tree hole density and human disturbance. Red pandas preferred to select the coniferous forest and broadleaved coniferous forest located in the middle or the higher parts of the hillside in our study area with water source close by (<250 m), finer bamboo growth (basal diameter >4.0mm), higher density of tree and shrub (>1.5 culms/20 m²) and abundant tree stumps and fallen logs. The red panda preferred to choose habitats with a southward aspect. Resource selection functions is a log-linear model: $\text{logit}(P) = -13.527 - 3.180 \times \text{water distance} + 2.702 \times \text{bamboo basal diameter} + 2.582 \times \text{shrubs density} + 2.134 \times \text{tree stump density} + 2.104 \times \text{slope position} + 1.622 \times \text{fallen log density} - 1.066 \times \text{slope aspect} + 0.934 \times \text{tree density}$ From this model, we can estimate a habitat selection probability: $P = e^{\text{logit}(P)} / (1 + e^{\text{logit}(P)})$

Key word: Red panda; Habitat selection; Resource selection functions (RSFs); Resource selection index

基金项目: 国家自然科学基金重点资助项目 (30230080); 国家杰出青年基金资助项目 (30125006)

作者简介: 韩宗先 (1968-), 男, 硕士, 讲师, 主要从事动物生态学研究.

收稿日期: 2003-10-14; 修回日期: 2004-04-13

*通讯作者, E-mail: weifw@ioz.ac.cn

生境选择是指动物对生活地点类型的选择或偏爱^[1]。研究动物的生境选择对评估动物所处生态环境的质量,预测栖息地的负载量,以及合理保护和利用动物资源等具有重要意义^[2]。生境选择既是行为生态学研究的重要内容,也是野生动物管理必须研究的重要内容,因为生境保护是野生动物保护的关键,将濒危动物最适宜的生境保护起来,是野生动物管理的主要目标之一^[3]。

小熊猫 (*Ailurus fulgens*) 属喜马拉雅——横断山脉特产珍稀兽类, IUCN 将其列为濒危物种^[4], CITES 将其列入附录 I, 我国将其列为 II 类重点保护动物。作为一种高度特化的素食性食肉目动物,它在分类、系统进化及生态学等领域具有十分重要的研究价值^[5, 6]。目前,有关小熊猫的生境选择虽已有报道^[7~11],但研究地点主要集中在马边大风顶自然保护区、冕宁冶勒自然保护区、高黎贡山自然保护区,且调查的生态因子均相对较少,布设的样方数量有的偏少,采用的分析方法侧重点不同,故很难全面深入反映小熊猫生境选择的实际情况。为了全面揭示影响小熊猫生境选择的主要生态因子,了解小熊猫的最适生境需求,2002 年 4 月至 11 月,笔者在邛崃山系宝兴蜂桶寨自然保护区设点,应用资源选择函数和资源选择指数研究了小熊猫对生境的选择和利用,以期对小熊猫就地保护提供参考。

1 研究区域自然概况

蜂桶寨自然保护区位于四川省雅安市宝兴县境内,地处青藏高原向四川盆地过渡的邛崃山系中段(102°48' ~ 103°00' E, 30°19' ~ 30°47' N),总面积 390.39 km²。保护区地势东南低、西北高,山体剧烈抬升,河流强烈下切,形成山高、坡陡、谷狭的地形。研究区域设在保护区的核心区(102°52' ~ 102°54' 40' E, 30°36' ~ 30°38' N),总面积约 15 km²。该区地处“华西雨屏”地带,雨量充沛,年降雨量多在 1 200 mm 以上;终年潮湿多雾,年平均日照时数仅为 967.1 h。由于受到地貌及其所制约的生物气候垂直差异的影响,在海拔上出现明显的植被垂直带谱。海拔 1 600 m 以下为亚热带常绿阔叶林带,林内多分布川桂 (*Cinnamomum wilsonii*)、油樟 (*Cinnamomum longepaniculatum*)、栲树 (*Castanopsis* sp.) 等;海拔 1 600 ~ 2 300 m 为常绿阔叶与落叶阔叶混交林带,除常绿树种外,落叶树种有枫杨

(*Pterocarya stenoptera*)、桦树 (*Betula* sp.) 等;海拔 2 300 ~ 2 900 m 为针阔混交林带,针叶树种有铁杉 (*Tsuga chinensis*)、华山松 (*Pinus amandii*) 等,落叶阔叶树种有桦树、椴树 (*Tilia* sp.) 等,林下有冷箭竹 (*Bashania faberi*)、短锥玉山竹 (*Yushania brevipaniculata*)、杜鹃 (*Rhododendron* sp.) 等;此带竹类资源丰富,是小熊猫喜爱的生境。海拔 2 900 ~ 3 600 m 为亚高山针叶林,乔木以岷江冷杉 (*Abies faxoniana*) 为主,灌木有杜鹃、花楸 (*Sorbus* sp.)、茶藨 (*Ribes* sp.) 等,竹类以小熊猫喜食的冷箭竹占优势。该植被带是小熊猫的主要活动生境。海拔 3 600 ~ 4 400 m 为高山灌丛草甸,灌丛以杜鹃灌丛和川滇高山栎 (*Qaquiolioides* sp.) 为主,草甸以禾草和蒿草为主,无竹类分布。海拔 4 400 m 以上为流石滩植被,以凤毛菊 (*Saussurca* sp.)、红景天 (*Rhodiola* sp.)、虎耳草 (*Soxifraga* sp.) 等为主。

2 研究方法

应用资源选择指数 (Resource Selection Index) 和资源选择函数 (Resource Selection Functions, 简称 RSFs) 研究小熊猫的生境选择。

2.1 资源选择函数 (RSFs) 的含义

资源选择函数在研究动物的生境偏好方面具有其它方法不可比拟的明显优势,它能更好地描述物种使用栖息地资源的偏好,用已利用资源与可利用资源的比率来计算^[12~14]。具体计算方法如下。

对于生境中的一种资源 i , 物种对它的选择率为: $i = i / i$, 其中 i 是资源 i 中被使用的比例, $i = a_i / a_+$, a_+ 是所有可供使用的资源单位, a_i 是其中资源 i 可以被使用的单位。

由于物种对生境的选择往往受食物、遮蔽物和水热条件等多种因素的制约,所以资源选择函数一般表现为一个包括多个独立生境变量的线性对数模型: $(x) = \exp (0 + 1x_1 + 2x_2 + \dots + kx_k)$ 其中 x 代表了不同的独立生境变量, $$ 表示选择系数。那么,物种对生境的选择概率为: $T(x) = \exp (0 + 1x_1 + 2x_2 + \dots + kx_k) / [1 + \exp (0 + 1x_1 + 2x_2 + \dots + kx_k)]$, 当 $T(x)$ 的取值为 1 或 0 时,即表示选择或不选择时,选择系数 可以由逻辑斯蒂回归系数来估计^[13, 14]。

逻辑斯蒂回归在 1967 年首次用于多变量分析^[15], 现在它是研究二值响应变量 (例如, 有和无) 或有序响应变量与一组自变量之间关系的一种标准统计方法, 目前在大多数统计软件 (如 SPSS, SAS 等) 中都有固定的模块来实现^[16]。

2.2 资源选择指数的计算方法

2.2.1 资源选择率 i

对于资源 i , 物种对它的选择率为: $i = i_i / a_i$, $i_i = a_i / a_+$, 其中 i_i 、 a_i 、 a_+ 的定义同前。

2.2.2 资源选择系数 W_i 和资源选择指数 E_i

$W_i = i_i / i$ i 为资源选择率

$E_i = (W_i - 1/n) / (W_i + 1/n)$ n 为某类资源的等级数

E_i 值介于 -1 和 +1 之间, 若 $E_i > 0.1$ 表示喜爱, $E_i = 1$ 表示特别喜爱, $E_i = 0$ 为随机选择, $-0.1 < E_i < 0.1$ 表示几乎随机选择, $E_i < -0.1$ 表示不喜爱, $E_i = -1$ 为不选择。

2.3 野外样方的设置

2.3.1 已利用生境样方的设置

在不同海拔, 不同生境设置 6 条观察线, 在不同观察线之间设置斜线穿插路线, 每月沿观察线跟踪寻找小熊猫实体或活动痕迹 (粪便、采食场、足迹、卧穴)。一旦发现小熊猫实体或粪便 (8 团以上) 等活动痕迹, 便以此为中心, 设置以下 3 种独立样方^[17], 即 1 个 1 m × 1 m 正方形样方, 1 个 20 m × 20 m 正方形样方, 2 个互相垂直的 2 m × 10 m 长方形样方。再在 20 m × 20 m 正方形样方中, 每 1/4 的小样方 (10 m × 10 m) 中央, 设置 1 m × 1 m 样方。数据采集分 4 个不同的层次, 即乔木层、灌木层、竹林层和地表层。各生境变量的测定方法如下:

郁闭度: 整个 20 m × 20 m 样方的郁闭度, 共分为 4 级, 即 < 30%、30% ~ 50%、50% ~ 80%、> 80%。

坡度: 整个 20 m × 20 m 样方所处地坡度, 共分 4 级, 即 < 10°、10° ~ 20°、20° ~ 30°、> 30°。

坡向: 整个 20 m × 20 m 样方所处地的坡向, 共分 4 级, 即东坡 (45° ~ 135°)、南坡 (135° ~ 225°)、西坡 (225° ~ 315°)、北坡 (315° ~ 45°)。

坡位: 整个 20 m × 20 m 样方所处地的坡位, 分为 3 级, 即坡上位 (山岗或坡上部)、坡中位

(山腰或坡中部)、坡下位 (山谷或坡下部)。

海拔: 20 m × 20 m 样方中心所在处的海拔高度 (m)。

植被类型: 以植被的生长型外貌而定。

人为干扰: 以地质钻探点、开矿点、林间小路、山民采药、放牧等人为活动离调查样方的直线距离为划分标准, 大于 1 000 m 为轻度干扰, 500 ~ 1 000 m 为中度干扰, 小于 500 m 为重度干扰。

水源: 根据泉水、溪流等到调查样方的直线距离划分为 3 级, 小于 250 m 为近水源, 250 ~ 500 m 为中水源, 大于 500 m 为远水源。

竹子高度: 5 个 1 m × 1 m 样方的竹子平均高度 (cm) (每个样方随机测定 5 株)。

竹子基径: 5 个 1 m × 1 m 样方的竹子平均基径 (mm) (每个样方随机测定 5 株)。

乔木密度: 从 2 个 2 m × 10 m 长方形样方中测得的乔木平均数量 (株)。

乔木胸径: 在每个 10 m × 10 m 正方形样方中, 离中心点最近的一棵乔木树的平均胸径 (cm)。

乔木高度: 在每个 10 m × 10 m 正方形样方中, 离中心点最近的一棵乔木树的平均高度 (m)。

乔木距离: 在每个 10 m × 10 m 正方形样方中, 离中心点最近的一棵乔木树的平均距离 (m)。

灌木密度: 从 2 个 2 m × 10 m 长方形样方中测得的灌木 (在本文中“灌木”是指胸径大于 5 cm 的灌木, 以及高度小于 5 m 且胸径大于 5 cm 的乔木幼树) 平均数量 (株)。

灌木高度: 在每个 10 m × 10 m 正方形样方中, 离中心点最近的一棵灌木树的平均高度 (m)。

灌木胸径: 在每个 10 m × 10 m 正方形样方中, 离中心点最近的一棵灌木树的平均胸径 (cm)。

灌木距离: 在每个 10 m × 10 m 正方形样方中, 离中心点最近的一棵灌木树的平均距离 (m)。

倒木密度: 从 4 个 10 m × 10 m 正方形样方测得的倒木的总数量 (根)。

倒木直径: 在每个 10 m × 10 m 正方形样方中, 离中心点最近的一根倒木的平均直径 (cm)。

倒木长度: 在每个 10 m × 10 m 正方形样方中, 离中心点最近的一根倒木的平均长度 (m)。

倒木距离: 在每个 10 m × 10 m 正方形样方中, 离中心点最近的一根倒木的平均距离 (m)。

树桩密度: 从 4 个 10 m × 10 m 正方形样方中

测得的树桩的总数量（根）。

树桩高度：在每个 10 m ×10 m 正方形样方中，离中心点最近的一根树桩的平均高度（m）。

树桩直径：在每个 10 m ×10 m 正方形样方中，离中心点最近的一根树桩的平均直径（cm）。

树桩距离：在每个 10 m ×10 m 正方形样方中，离中心点最近的一根树桩的平均距离（m）。

树洞密度：从 4 个 10 m ×10 m 正方形样方中测得的树洞的总数量（个）。

树洞直径：在每个 10 m ×10 m 正方形样方中，离中心点最近的一个树洞的平均直径（cm）。

树洞深度：在每个 10 m ×10 m 正方形样方中，离中心点最近的一个树洞的平均深度（m）。

树洞距离：在每个 10 m ×10 m 正方形样方中，离中心点最近的一个树洞的平均距离（m）。

2.3.2 对照样方的设置

为保证对照样方的随机性，采用系统样方方格抽样法^[3]，在研究区域内设置了相同数量的对照样方，测定了同样的生境变量。具体作法为：在研究区域内海拔每上升 100 m 设一条样线，在每条样线上每隔 150 m 设置一个样方（内设 3 种独立样方），使对照样方的抽取面积基本覆盖整个研究区域。

3 结果

3.1 小熊猫对生境资源的选择率 i_i 、选择系数 W_i 和选择指数 E_i

小熊猫对各种生境资源的选择率、选择系数和选择指数见表 1。资源选择指数的统计结果表明，对于郁闭度，小熊猫喜爱选择郁闭度大于 80 % 的

生境，对郁闭度为 50 % ~ 80 % 的生境几乎随机选择，不喜欢选择郁闭度小于 50 % 的生境。对于坡向，小熊猫偏爱南坡，对东坡几乎随机选择，不喜欢选择西坡和北坡。对于坡位，小熊猫喜爱选择中、上坡位，不喜爱选择下坡位。对于植被类型，小熊猫喜爱在针叶林和针阔混交林活动，不喜爱在常绿阔混交林活动。就竹子基径而言，小熊猫喜爱选择基径大于 4.0 mm 的冷箭竹，且更偏爱基径大于 4.5 mm 的冷箭竹，不喜爱选择基径小于 4.0 mm 的冷箭竹。就乔木密度而言，小熊猫喜欢乔木密度大于 2.0 株/20 m² 的生境，对乔木密度为 1.5 ~ 2.0 株/20 m² 的生境几乎随机选择，不喜欢乔木密度小于 1.5 株/20 m² 的生境。就灌木密度而言，小熊猫喜欢灌木密度大于 1.5 株/20 m² 的生境，对灌木密度为 1.5 株/20 m² 的生境几乎随机选择，不喜欢灌木密度小于 1.5 株/20 m² 的生境。就倒木密度而言，小熊猫喜欢倒木密度大于 1.0 根/400 m² 的生境，不喜欢倒木密度小于或等于 1.0 根/400 m² 的生境。就树桩密度而言，小熊猫喜欢树桩密度大于或等于 1.0 根/400 m² 的生境，不喜欢树桩密度小于 1.0 根/400 m² 的生境。就水源而言，小熊猫喜爱选择距水源小于 250 m 的生境，对离水源 250 ~ 500 m 的生境几乎随机选择，不喜爱选择离水源大于 500 m 的生境。可见，小熊猫的最适生境为离水源较近（< 250 m）、竹子长势良好（基径大于 4.0 mm）、灌木和乔木密度大（> 1.5 株/20 m²）、树桩和倒木数量多（> 1 根/400 m²）、中上坡位、南坡的针叶林或针阔混交林。

表 1 蜂桶寨自然保护区小熊猫对生境的选择

Table 1 Habitat selection by the Red pandas in Fengtongzhai Natural Reserve

项目 Item	i	O_i	i	i	W_i	E_i	Use
郁闭度（%） Canopy（%）	< 30	0.12500	0.14583	0.85714	0.16605	- 0.20177	NP
	30 ~ 50	0.33333	0.43750	0.76190	0.14760	- 0.25754	NP
	50 ~ 80	0.41667	0.36458	1.14286	0.22140	- 0.06066	AR
	> 80	0.12500	0.05208	2.40000	0.46495	0.30065	P
坡向（°） Slope aspect（°）	45 ~ 135	0.04167	0.03125	1.33333	0.29924	0.08964	AR
	135 ~ 225	0.34375	0.25000	1.37500	0.30859	0.10488	P
	225 ~ 315	0.52083	0.61458	0.84746	0.19019	- 0.13587	NP
	315 ~ 45	0.09375	0.10417	0.90000	0.20198	- 0.10623	NP
坡位 Slope position	上 Upper	0.59375	0.56250	1.05556	0.46244	0.16224	P
	中 Middle	0.39583	0.38542	1.02703	0.44994	0.14887	P
	下 Lower	0.01042	0.05208	0.20000	0.08762	- 0.58371	NP

续表 1 Continued from table 1

植被类型 Vegetation type	针叶林 Coniferous forest	0.22917	0.18750	1.22222	0.50459	0.20446	P
	针阔混交林 Broad-leaved coniferous forest	0.76042	0.76042	1.00000	0.41284	0.10655	P
	常绿阔混交林 Mixed evergreen broad-leaved and deciduous	0.01042	0.05208	0.20000	0.08257	- 0.60294	NP
竹子基径 (mm) Basal diameter (mm)	< 3.60	0.01042	0.18750	0.05556	0.01072	- 0.91777	NP
	3.60 ~ 4.00	0.13542	0.43750	0.30952	0.05971	- 0.61441	NP
	4.01 ~ 4.50	0.35417	0.21875	1.61905	0.31231	0.11081	P
	> 4.50	0.50000	0.15625	3.20000	0.61727	0.42348	P
乔木密度 (株/20m ²) Tree density (culms/20m ²)	0	0.16667	0.17708	0.94118	0.09656	- 0.34879	NP
	0.5	0.10417	0.38542	0.27027	0.02773	- 0.75647	NP
	1	0.25000	0.22917	1.09091	0.11192	- 0.28236	NP
	1.5 ~ 2	0.36458	0.18750	1.94444	0.19950	- 0.00126	AR
	> 2	0.11458	0.02083	5.50000	0.56429	0.47664	P
灌木密度 (株/20m ²) Shrub density (culms/20m ²)	0	0.19792	0.27083	0.73077	0.06280	- 0.52204	NP
	0.5	0.20833	0.31250	0.66667	0.05730	- 0.55463	NP
	1	0.16667	0.29167	0.57143	0.04911	- 0.60571	NP
	1.5	0.18750	0.09375	2.00000	0.17189	- 0.07560	AR
	> 1.5	0.23958	0.03125	7.66667	0.65890	0.53429	P
倒木密度 (根/400m ²) Fallen log density (culms/400m ²)	0	0.36842	0.86316	0.42683	0.02584	- 0.85611	NP
	1	0.35789	0.11579	3.09091	0.18713	- 0.28092	NP
	> 1	0.27368	0.02105	13.00000	0.78703	0.40496	P
树桩密度 (根/400m ²) Tree stump density (culms/400m ²)	0	0.65263	0.94737	0.68889	0.09451	- 0.68205	NP
	1	0.34737	0.05263	6.60000	0.90549	0.28850	P
水源距离 (m) Water distance (m)	< 250	0.76042	0.54167	1.40385	0.59221	0.27970	P
	250 ~ 500	0.22917	0.25000	0.91667	0.38670	0.07412	AR
	> 500	0.01042	0.20833	0.05000	0.02110	- 0.88094	NP

注 Notes: P: 喜爱 Preferred; NP: 不喜爱 Not preferred; AR: 几乎随机选择 Almost random selection

从表 1 可以看出，资源选择指数只能比较小熊猫对同一资源项目中不同资源等级的偏爱程度，不能判断在小熊猫的生境资源选择中，哪些资源项目起主导作用，而资源选择函数正好弥补了这一缺陷。

3.2 小熊猫的资源选择函数

因为应用逻辑斯蒂回归拟合资源选择函数变量的选择系数是以变量相互独立为前提的^[13, 18]，所以我们对 30 个生境因子进行了相关分析。在变量两两比较的 435 个相关系数中，绝对值大于 0.5 且有统计学意义的有 24 个（表 2）。考虑到生境因子的独立性和代表性，我们从 30 个因子中筛选出了 16 个进行逻辑斯蒂回归，即：郁闭度、坡度、坡向、坡位、植被类型、竹子基径、乔木密度、灌木密度、乔木高度、灌木高度、树桩密度、树桩高

度、倒木密度、树洞密度、水源距离、人为干扰。

我们把所有参数标准化后，采用 Forward/Conditional（以假定参数为基础作似然比概率检验，向前逐步选择自变量）法进行逻辑斯蒂回归分析，最终进入函数方程的有明显统计学意义的变量为：竹子基径、水源距离、灌木密度、倒木密度、坡位、树桩密度、坡向、乔木密度（表 3）。故小熊猫的生境资源选择函数为： $\text{logit} (P) = -13.527 - 3.180 \times \text{水源距离} + 2.702 \times \text{竹子基径} + 2.582 \times \text{灌木密度} + 2.134 \times \text{树桩密度} + 2.104 \times \text{坡位} + 1.622 \times \text{倒木密度} - 1.066 \times \text{坡向} + 0.934 \times \text{乔木密度} \dots$ 。根据拟合出的资源选择函数，小熊猫对生境的选择概率为： $P = e^{\text{logit} (P)} / (1 + e^{\text{logit} (P)})$ ，模型的正确预测率可达 89.5 %。

表 2 相关性较强的生境变量

Table 2 Habitat variables with significant correlation coefficient between each other

生境变量 Habitat variables	相关系数 Correlation coefficient
海拔与坡位 Altitude and slope position	0.856
海拔与植被类型 Altitude and vegetation type	0.535
竹子高度与竹子基径 Bamboo height and bamboo basal diameter	0.692
乔木密度与乔木距离 Tree density and tree dispersion	- 0.513
乔木高度与乔木胸径 Tree height and tree breast diameter	0.773
灌木高度与灌木胸径 Shrub height and shrub breast diameter	0.744
灌木距离与灌木胸径 Shrub dispersion and shrub breast diameter	- 0.614
灌木距离与灌木高度 Shrub dispersion and shrub height	- 0.747
树桩密度与树桩直径 Tree stump density and tree stump diameter	0.584
树桩密度与树桩距离 Tree stump density and tree stump dispersion	- 0.666
树桩直径与树桩高度 Tree stump diameter and tree stump height	0.665
树桩直径与树桩距离 Tree stump diameter and tree stump dispersion	- 0.817
树桩高度与树桩距离 Tree stump height and tree stump dispersion	- 0.648
倒木密度与树桩密度 Fallen log density and tree stump density	0.510
倒木密度与倒木距离 Fallen log density and fallen log dispersion	- 0.508
倒木距离与倒木直径 Fallen log dispersion and fallen log diameter	- 0.741
倒木距离与倒木长度 Fallen log dispersion and fallen log length	- 0.722
倒木长度与倒木直径 Fallen log length and fallen log diameter	0.753
树洞密度与树洞直径 Tree hole density and tree hole diameter	0.953
树洞密度与树洞距离 Tree hole density and tree hole dispersion	- 0.979
树洞密度与树洞深度 Tree hole density and tree hole depth	0.891
树洞直径与树洞距离 Tree hole diameter and tree hole dispersion	- 0.964
树洞深度与树洞直径 Tree hole depth and tree hole diameter	0.809
树洞深度与树洞距离 Tree hole depth and tree hole dispersion	- 0.818

表 3 进入函数方程的变量

Table 3 The variables in the equation

变量及常数 Variable and constant	进入方程的顺序 Variables entered on step	选择系数 Selection coefficients	标准误 Standard error	Wald 卡方检验值 Wald Chi-square	概率 P
竹子基径 Bamboo basal diameter	1	2.702	0.653	17.093	0.000
水源距离 Water distance	2	- 3.180	0.653	23.717	0.000
灌木密度 Shrub density	3	2.582	0.613	17.758	0.000
倒木密度 Fallen log density	4	1.622	0.511	10.057	0.002
坡位 Slope position	5	2.104	0.617	11.637	0.001
树桩密度 Tree stump density	6	2.134	0.682	9.787	0.002
坡向 Slope aspect	7	- 1.066	0.419	6.467	0.011
乔木密度 Tree density	8	0.934	0.407	5.272	0.022
常数 Constant		- 13.527	3.546	14.551	0.000

从以上分析可以看出，在小熊猫的生境选择中，起明显作用的因子有 8 个（水源距离、竹子基径、灌木密度、树桩密度、倒木密度、坡位、坡向、乔木密度），而郁闭度、坡度、植被类型、乔木高度、灌木高度、树桩高度、树洞密度、人为干扰的影响不明显。根据选择系数的绝对值大小及采用 Enter 法拟合的结果，起明显作用的 8 个因子依其重要性可排序为：水源距离、竹子基径、灌木密度、树桩密度、坡位、倒木密度、坡向、乔木密

度。水源距离、竹子基径、灌木密度的影响作用最大，为关键因子；坡位、树桩密度、倒木密度的影响较大，为次关键因子；坡向、乔木的密度影响作用较小，属次要因子。

4 讨论

作为物种日常生活的空间，生境为物种提供了食物、水源、隐蔽条件和繁殖场所等资源条件，对物种持续生存繁衍有着深刻影响，是推动物种发展

进化的重要的生态因素。由于不同生态因子对特定物种生存意义的差异在空间分布上的普遍异质性，动物倾向于选择具有最佳生态因子的组合，以保证最大的适合度。在具体的表现上，不同生态因子对物种生境选择有不同的影响。在蜂桶寨自然保护区，水源距离、竹子基径、灌木密度、树桩密度、坡位、倒木密度、坡向、乔木密度对小熊猫的生境选择有重要影响。

水是动物生活所必需的物质资源，也是动物最重要的生存条件之一^[19]。据在卧龙的研究表明^[20, 21]，在非采食竹笋的季节，小熊猫粪便含水量远高于食物的含水量，因此它们每天要通过饮水来调节体内的水分代谢。与以往研究结果一致，小熊猫喜选择距水源较近的生境，水源是影响小熊猫生境选择的主要生态因子之一。

小熊猫主要以竹为生。蜂桶寨分布有冷箭竹和短锥玉山竹，冷箭竹营养质量较好而为小熊猫所喜好（冷箭竹叶营养质量比为 0.426，而短锥玉山竹为 0.334）（待发表）。竹子基径在一定程度上较好地反映了竹子长势良好与否，因此小熊猫喜好选择基径较粗的冷箭竹林。

竹子是一种营养质量较差的食物，相对于其它许多食肉类动物而言，节省能量消耗在小熊猫的日常活动中可能具有更重要的意义。研究表明，小熊猫喜好在灌木密度较大的生境中活动。林中灌木的横向斜伸树枝为小熊猫横向穿行提供了方便^[10, 17]。小熊猫体型较小，借助于杜鹃等灌木树枝、树叉作为支撑物可抬高身体的位置以获取分布较高的竹叶^[10, 17]。在春夏季，花楸、樱桃等灌木的果实还为小熊猫提供了食物^[22~25]。此外，杜鹃等灌木还为小熊猫提供了良好的休息和隐蔽场所。

地形因子影响着小熊猫对生境的选择。在对坡位的选择上，中、上坡位海拔较高，分布着针阔混交林或针叶林，林下分布的冷箭竹长势良好而为小熊猫喜好。下坡位为常绿阔叶混交林或常绿阔叶林，林下竹子主要为短锥玉山竹，加之海拔较低，外来干扰较大而不为小熊猫喜好。由于是喜暖动物，小熊猫更喜欢在向阳的南坡活动。但坡度对小熊猫生境选择的影响作用不明显，这与胡刚等^[7]和王维等^[9]的研究结果是一致的。外来干扰可作用于动物生境、行为等而对种群未来产生深远影响。由于研究区域设在保护区的核心区，外来人为干扰非

常小，最近的干扰距离也在 1 000 m 以上。因此，干扰并不是研究区域内影响小熊猫生境选择的重要生态因子。这与王维等^[9]在马边和张家胜等^[8]在高黎贡山的研究结果不一致。

迄今为止，已有一些学者采用不同的分析方法，对不同山系小熊猫的生境选择进行了探讨。魏辅文等^[10]采用 Vanderloeg 和 Scavia 选择指数法，对相岭山系大、小熊猫的生境选择进行了对比研究，结果表明，虽然大、小熊猫在生境利用上有部分重叠，但是其微生境利用方式明显不同。对于坡向，小熊猫偏爱南坡，对东坡和西坡几乎随机选择，不选择北坡；对于郁闭度，小熊猫喜爱郁闭度大于 50 % 的生境，特别喜爱郁闭度大于 80 % 的生境，不喜欢郁闭度小于 50 % 的生境。从这一研究可以看出，Vanderloeg 和 Scavia 选择指数法虽能分析小熊猫对同一生态因子不同等级的偏好，但由于将所有的生态因子同等看待，因而未能反映哪些生态因子在影响小熊猫的生境选择中起主要作用。王维等^[9]采用数量化理论，对凉山山系马边小熊猫的生境选择进行了初步分析，分析表明，影响马边小熊猫生境选择的主要生态因子是植被类型、水源和人为干扰，而坡位和坡向影响不明显；马边小熊猫的最适生境为离水源较近、人为干扰较远、郁闭度及竹子密度适中的常绿落叶阔叶混交林。此研究虽分析了影响小熊猫生境选择的主要生态因子，但数量化理论无法详细分析小熊猫对同一生态因子不同等级的偏好，且调查的生态因子相对较少（仅调查了 8 个生态因子）。张泽钧等^[11]采用主成分分析（PCA）和分布频次法，对邛崃山系大、小熊猫的生境选择进行了比较研究，结果表明，在 13 个生境因子中，植被、食物、水源、人为干扰、地形等概括了两种熊猫生境的主要特征；两种熊猫都常在离水源较近、竹子长势良好、人为干扰小、中上坡位的针阔混交林或针叶林活动；小熊猫更常在倒木和树桩较多、郁闭度相对较小、南坡的竹林中活动。主成分分析法和分布频次法都是对小熊猫已利用生境的分析，其结果更主要提供的是小熊猫已利用生境的环境信息，而并不侧重物种的生境喜好。该研究通过生态因子的综合提取主成分，仅找出了能够概括两种熊猫生境特征的主要因子，未能找出影响小熊猫生境选择的主要生态因子。分布频次法虽能反映小熊猫在生境中的分布状况，但没有将已

利用生境与可利用生境进行比较,故难以真实反映小熊猫的生境偏好。事实上,由于种间竞争、捕食、寄生、种内竞争等因素的影响,有时动物的实际分布与它们所偏爱的生境并不完全相吻合^[1]。

小熊猫对生境的选择是由其自身的遗传性和当地特有的生态环境决定的。不同山系的小熊猫,由于所处的生态环境不同,它们对生境的选择存在着共性和特有的个性。从已有的研究来看,各山系的小熊猫都喜欢选择离水源较近、竹子长势良好、人为干扰小、灌木密度大、树桩和倒木数量多、中上坡位的南坡竹林。在相岭山系,小熊猫喜欢选择峨热竹 (*Bashania spanostachya*) 密度较大 (大于 20 株/m²)、竹子较矮 (小于 260 cm) 且较细 (基径小于 12 mm)、郁闭度大于 50 % 的针叶林。在凉山山系,植被类型、水源距离、人为干扰是影响小熊猫生境选择的主要生态因子;小熊猫喜爱选择郁闭度和大叶箬竹密度适中的常绿阔混交林。在邛崃山系,水源距离、竹子基径、灌木密度是影响小熊猫生境选择的关键因子,坡位、树桩密度、倒木密度是影响小熊猫生境选择的次关键因子;小熊猫喜爱选择冷箭竹基径较大 (大于 4.0 mm)、郁闭度大于 80 % 的针叶林或针阔混交林。

致谢:在野外工作期间得到四川蜂桶寨国家级自然保护区的大力协助,在数据处理过程中得到西华师范大学数学系张炎教授的指导,在此一并致谢。

参考文献:

- [1] 尚玉昌. 行为生态学 [M]. 北京: 北京大学出版社, 1998. 240.
- [2] 姜兆文, 徐利, 马逸清, 王永庆, 李永琪. 大兴安岭地区紫貂冬季生境选择的研究 [J]. 兽类学报, 1998, 18 (2): 112 - 119.
- [3] 张洪海, 马建章. 紫貂冬季生境的偏好 [J]. 动物学研究, 1999, 20 (5): 355 - 359.
- [4] Hilton-Taylor C. (compiler). IUCN Red List of Threatened Species [M]. IUCN, Gand, Switzerland and Cambridge, UK, 2000.
- [5] 魏辅文, 饶刚, 李明, 冯祚建. 邛崃和相岭山系小熊猫种群的遗传结构 [J]. 兽类学报, 2002, 22 (4): 241 - 247.
- [6] 李明, 饶刚, 魏辅文, 方盛国, 汤纯香, 玉手英利. 小熊猫种群遗传结构和地理分化 [J]. 动物学报, 2002, 48 (4): 480 - 486.
- [7] 胡刚. 高黎贡山小熊猫生态对策的初步研究 [J]. 动物学研究, 1998, 19: 358、366.
- [8] 张家胜, 施晓春. 高黎贡山小熊猫对生境的利用 [J]. 野生动物, 1999, 20 (3): 34 - 34.
- [9] 王维, 魏辅文, 胡锦矗, 冯祚建, 杨光. 马边小熊猫对生境选择的初步研究 [J]. 兽类学报, 1998, 18 (1): 15 - 20.
- [10] 魏辅文, 冯祚建, 王祖望. 相岭山系大熊猫和小熊猫对生境的选择 [J]. 动物学报, 1999, 45 (1): 57 - 63.
- [11] 张泽钧, 胡锦矗. 邛崃山系大熊猫和小熊猫生境选择的比较 [J]. 兽类学报, 2002, 22 (3): 161 - 168.
- [12] Manly B F J, McDonald L L, Thomas D L. Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies [M]. London: Chapman & Hall, 1993.
- [13] Boyce M S, McDonald L L. Relation populations to habitats using resource selection functions [J]. Trends in Ecology and Evolution, 1999, 14: 268 - 272.
- [14] 李欣海, 马志军, 李典谟, 丁长青, 翟天庆, 路宝忠. 应用资源选择函数研究朱鹮的巢址选择 [J]. 生物多样性, 2001, 9 (4): 352 - 358.
- [15] Hosmer Jr D W, Lemeshow S. Applied logistic regression [M]. New York: John Wiley & Sons, 1989.
- [16] 张文彤. SPSS11 统计分析教程 (高级篇) [M]. 北京: 希望电子出版社, 2002. 91 - 109.
- [17] Wei F W, Feng Z J, Wang Z W, Hu J C. Habitat use and separation between the giant panda and the red panda [J]. Journal of Mammalogy, 2000, 81 (2): 448 - 455.
- [18] Lennon J J. Resource selection functions: taking space seriously [J]. Trends in Ecology and Evolution, 1999, 14: 399 - 400.
- [19] 孙儒泳. 动物生态学原理 [M]. 北京: 北京师范大学出版社, 2001. 70、259.
- [20] 胡锦矗, Johnson K G, Schaller G B. 卧龙自然保护区小熊猫的行为生态 [J]. 西北大学学报. 1987. 17 (增刊): 80 - 86.
- [21] 胡锦矗, 吕向东, 宋云芳, 魏辅文. 美丽的小熊猫 [M]. 成都: 电子科技大学出版社, 1992. 16 - 28.
- [22] 魏辅文, 王维, 周昂, 胡锦矗, 韦毅. 小熊猫对食物的选择和觅食对策的初步研究 [J]. 兽类学报, 1995, 15 (4): 259 - 266.
- [23] Yonzon P B, Hunter J M L. Conservation of the red panda (*Ailurus fulgens*) [J]. Biologica Conservation, 1991, 57: 1 - 11.
- [24] Wei F W, Feng Z J, Wang Z W, Li M. Feeding strategy and resource partitioning between giant and red pandas [J]. Mammalia, 1999, 63 (4): 417 - 430.
- [25] Reid D G, Hu J, Huang Y. Ecology of the red panda in the Wolong Reserve. China [J]. J Zool, 1991, 225: 347 - 364.