

动物栖息地选择评估的常用统计方法

赵青山^{①②} 楼瑛强^{①②} 孙悦华^{①*}

① 中国科学院动物研究所 北京 100101; ② 中国科学院大学 北京 100049

摘要: 利用合适的统计学方法能够更准确地理解动物的栖息地选择。本文通过对 2003 ~ 2012 年期间, 10 个国际期刊所发表的 177 篇关于鸟类和兽类栖息地选择论文的 30 种统计学方法进行分析, 简要概述了目前流行的栖息地选择统计学分析方法及特点, 同时对同时期的中文文献也进行了简要分析。目前关于动物栖息地选择较为流行的分析方法主要有逻辑斯蒂回归、资源选择函数、成分分析、广义线性模型、多元方差分析、基于欧几里德距离的方法、广义线性混合模型、生态位因子分析、基于个体模型、典型相关分析、物种分布模型等。广义线性模型、逻辑斯蒂回归、多元方差分析和基于欧几里德距离这些方法可以很灵活地用来分析数据, 但是缺乏一个有生态学意义的理论框架。资源选择函数和生态位因子分析各自为栖息地选择研究提供了一个统一的理论框架。基于个体的模型是一个自下而上的过程, 很难在系统水平形成理论。232 篇国内文章中使用较多的方法是主成分分析、Mann-Whitney *U* 检验、*t* 检验、卡方检验、判别分析、方差分析、Vanderloeg 选择系数和 Scavia 选择指数、逻辑斯蒂回归、Kruskal-Wallis *H* 检验和多元回归分析等。在实际研究中, 应根据所要解决的研究问题, 选择切实可行的分析方法。

关键词: 鸟类; 兽类; 栖息地选择; 统计方法

中图分类号: Q958 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263(2013)05-732-10

A Review of Statistical Methods for Evaluating Animal Habitat Selection

ZHAO Qing-Shan^{①②} LOU Ying-Qiang^{①②} SUN Yue-Hua^{①*}

① *Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101;*

② *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China*

Abstract: The use of suitable statistical models can help us to improve the understanding of species-habitat relationships. To identify the current most popular statistical methods, we surveyed the papers published in 10 SCI (Science Citation Index) journals aimed at habitat selection and journals of mainland China over the last 10 years (2003 – 2012). Of 30 methods used in 177 papers published in SCI journals, Logistic regression, Resource selection function, Compositional analysis, Generalized linear model, Multivariate analysis of variance, Euclidean distance-based approach, Generalized linear mixed model, Ecological-niche factor analysis, Individual-based modeling and Canonical correspondence analysis were most widely used ones. The Generalized linear model, Logistic regression, Multivariate analysis of variance and Euclidean distance-based approach were four methods very flexible when dealing with ecology data, however, the results might be lack of ecologically meanings. Resource selection function and Ecological-niche factor analysis provide us the concept which can lead to unified theory for the analysis and interpretation of habitat selection data. The Individual-

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31270468);

* 通讯作者, E-mail: sunyh@ioz.ac.cn;

第一作者介绍 赵青山, 男, 博士研究生; 研究方向: 鸟类生态学、保护生物学; E-mail: zhaoqingshan@yeah.net.

收稿日期: 2013-06-25, 修回日期: 2013-08-15

based approach is a bottom-up approach which will never lead to theories at the system level. We surveyed 232 papers from mainland China, and found 19 methods were used, and the Principal component analysis, Mann-Whitney U test, Student's t test, Chi-square test, Discriminant analysis, Analysis of Variance, Vanderploeg and Scavia's first selection index, Vanderploeg and Scavia's second selection index, Logistic regression, Kruskal-Wallis H test and multiple regression analysis were most widely used.

Key words: Avian; Mammal; Habitat selection; Statistical method

动物的栖息地选择研究一直以来是动物生态学的研究热点,亦是开展珍稀濒危物种研究及生物多样性保护的基础 (Johnson 1980)。栖息地选择 (habitat selection) 和栖息地利用 (habitat use) 是两个不同的概念,栖息地选择暗含一个分层的行为决策过程,而栖息地利用或栖息地偏好 (habitat preference) 模式是栖息地选择的结果 (Jones 2001)。

随着统计学和各种计算机软件的发展,关于动物栖息地利用及选择的分析方法层出不穷。本文对目前国际上常用的栖息地选择统计学方法进行了简要概述,并简要探讨了各种方法的特点。

1 研究方法

为了能反映目前流行的栖息地选择相关的统计学方法,在 Web of Science 数据库中以题目或者关键词包含“habitat selection”、“habitat use”和“habitat associations”进行检索,对结果进行初步分析后发现,收录有关栖息地选择文献最多的前十个杂志为《PLoS One》、《Biological Conservation》、《Journal of Wildlife Management》、《Forest Ecology and Management》、《Biodiversity and Conservation》、《Journal of Applied Ecology》、《Ecology》、《Oecologia》、《Ecological Applications》、《Ecological Modelling》。下载这些杂志从 2003 年 1 月到 2012 年 8 月发表的全部关于栖息地选择的文章。中文文献搜集使用相应的中文关键词在维普中文科技期刊数据库、中国 CNKI 学术总库和万方数据库搜索,下载相同时间段的中文文献。分析时着重关注鸟类和兽类栖息地选择论文中所使用的统计学方法。

2 结果

分析上述 10 个国际刊物中下载到的 177 篇相关文献,共涉及 30 种栖息地分析的相关方法,其中使用最频繁的方法有逻辑斯蒂回归、资源选择函数、成分分析、广义线性模型、多元方差分析、基于欧几里德距离的方法、广义线性混合模型、生态位因子分析、基于个体模型、典型相关分析等 (图 1)。232 篇国内文章中使用较多的方法是主成分分析、Mann-Whitney *U* 检验、*t* 检验、卡方检验、判别分析、方差分析、Vanderploeg 选择系数和 Scavia 选择指数、逻辑斯蒂回归、Kruskal-Wallis *H* 检验和多元回归分析等 (图 2)。

参照 Garshelis (2000) 的思路,将栖息地选择的分析方法分为三大类:1. 利用-可利用分析,即通过比较动物利用的各种栖息地资源比例和可利用资源比例的不同,评估动物是否对各种资源进行了选择;2. 特征分析,即其统计思路在于找出环境中哪些栖息地特征 (包括其数值大小) 影响了动物的栖息地利用;3. 种群反应分析,即一般认为动物对栖息地的选择偏好是因为高质量的栖息地会给动物带来更高的适合度,因此可以通过建立动物种群特征 (或个体生活史特征等) 和栖息地特征关系的模型来评估其栖息地选择。下面从这三方面分别介绍目前常用的栖息地分析统计方法。

2.1 利用-可利用性分析

2.1.1 资源选择函数 (resource selection function) 资源选择函数是指建立一个关于资源单位 (resource unit) 被利用可能性的相对比值的数学模型 (Boyce et al. 2002)。在栖息地选择研究中,可将各种栖息地类型看作资源单

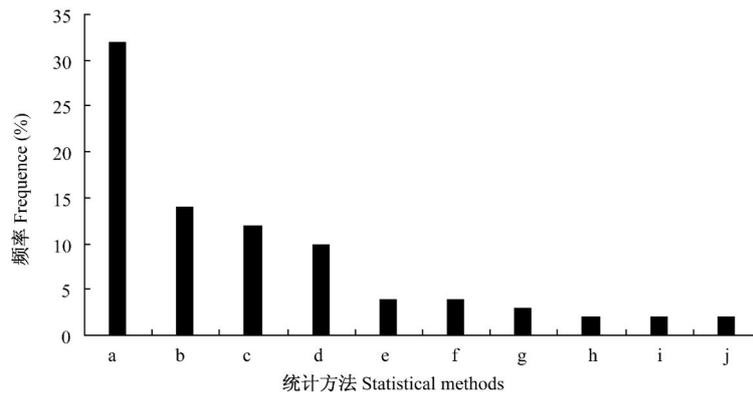


图 1 2002 ~ 2012 年 10 种 SCI 文献中使用频率最多的 10 种动物栖息地选择分析方法 (限鸟类和兽类研究)

Fig. 1 The top 10 popular statistical methods for habitat selection of bird and mammals according to references of SCI from 2002 to 2012 and their frequency of utilization

a. 逻辑斯蒂回归; b. 资源选择函数; c. 成分分析; d. 广义线性模型; e. 多元方差分析; f. 基于欧几里德距离的方法; g. 广义线性混合模型; h. 生态位因子分析; i. 基于个体模型; j. 典型相关分析。

a. Logistic regression; b. Resource selection function; c. Compositional analysis; d. Generalized linear model; e. Multivariate analysis of variance; f. Euclidean distance-based approach; g. Generalized linear mixed mode; h. Ecological-niche factor analysis; i. Individual-based modeling; j. Canonical correspondence analysis.

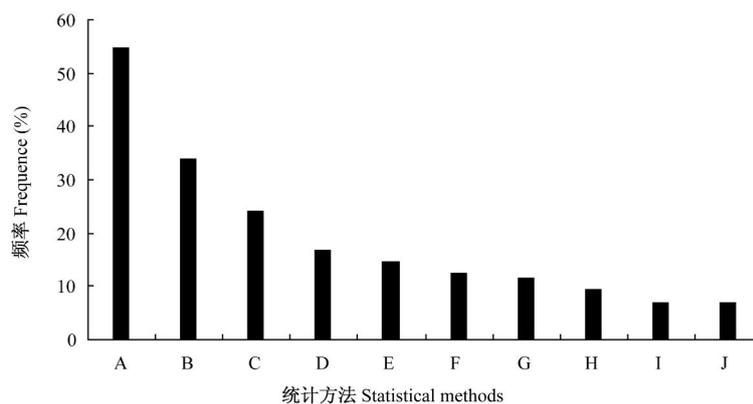


图 2 2002 ~ 2012 年 10 种中文文献中使用频率最多的 10 种动物栖息地选择分析方法 (限鸟类和兽类研究)

Fig. 2 The top 10 popular statistical methods for habitat selection of bird and mammals according to references from 2002 to 2012 of China and their frequency of utilization

A. 主成分分析; B. Mann-Whitney U 检验; C. t 检验; D. 卡方检验; E. 判别分析; F. 方差分析; G. Vanderploeg 选择系数和 Scavia 选择指数; H. 逻辑斯蒂回归; I. Kruskal-Wallis H 检验; J. 多元回归分析。

A. Principal component analysis; B. Mann-Whitney U test; C. Student's t test; D. Chi-square test; E. Discriminant analysis; F. Analysis of Variance; G. Vanderploeg and Scavia's first selection index, Vanderploeg and Scavia's second selection index; H. Logistic regression; I. Kruskal-Wallis H Test; J. Multiple regression analysis.

位, 而每个资源单位的选择比例 (selection ratios) 即资源选择函数 (Manly et al. 2002)。在研究实践中, 应根据所得数据的不同, 选择不同的数学模型来估计资源选择函数 (Thomas et al. 1990, Alldredge et al. 2006), 其中 Log-

linear modeling 用以分析计数数据 (即泊松分布的数据, 如动物个体数或者选择的次数) 和资源单位特征的关系, 例如 Cahill 等 (2007) 就通过这种方法发现巨锥嘴雀 (*Oreomanes fraseri*) 和茶色针尾雀 (*Leptasthenura yanacensis*) 都明显

地规避林缘,并提出保护建议。而 Discrete choice models 适用于资源可利用性在时间尺度或者动物个体水平有变化的情况 (McDonald et al. 2006, Irwin et al. 2012), 例如斑林鸮 (*Strix occidentalis*) 在研究区域内的生境会因为伐木和野火发生变化,利用 Discrete choice models 就比较适合 (Irwin et al. 2012)。

近来的研究中,资源选择函数大多是由 Logistic 回归 (64%, 16/25) 构建的 (例如 Singleton et al. 2010, DeCesare et al. 2012, Milakovic et al. 2012, Pinard et al. 2012)。通过对利用-未利用或者利用-可利用栖息地单位 (这里的栖息地单位是一个样地或者栅格) 特征 (可以同时包括连续变量和分类变量) 的 Logistic 回归直接估计这个栖息地单位的资源选择函数,这个资源选择函数也可作为一种形式的栖息地适合指数 (habitat suitability index), 与地理信息系统 (geographic information system, GIS) 结合就可以成为自然资源管理、土地管理计划和种群生存力分析的强力工具 (Boyce et al. 2002)。资源选择函数还可以灵活运用于空间尺度甚至时间尺度的抽样设计 (Boyce 2006)。

2.1.2 成分分析 (compositional analysis) 无线电遥测技术,一直是研究动物栖息地选择的重要手段。过去常把一个遥测点看作一个取样单位,并把不同动物个体的数据合并在一起,而这样容易出现假重复和自相关,同时无法区分种群内部不同年龄、性别和个体之间的差异 (Aebischer et al. 1993, Gosselink et al. 2003)。成分分析适用于把研究区域划分为几个栖息地类型的实验设计,每个动物看作一个样本,动物的移动看作空间和时间上的轨迹,动物的栖息地利用即在不同栖息地类型内轨迹的比例,而遥测数据则是轨迹的离散间隔 (Aebischer et al. 1993)。

成分分析通过多元方差分析 (multivariate analysis of variance, MANOVA) 进行统计分析,利用 R 软件 adehabitat 包中的 “compana” 函数 (Calenge 2006)、Program Resource Selection for

Windows (Leban 1999) 或者 Excel 的宏 (Smith 2004) 都可以轻松实现。成分分析的使用比较灵活,利用流行的最小凸多边形法 (minimum convex polygon) 估计出动物的活动区 (home range) 后 (Harris et al. 1990), 分析活动区内和整个研究区域各类栖息地的比例得到第二阶栖息地选择 (second order selection) (Johnson 1980) 的结果,在活动区内的栖息地利用和整个活动区之间比较则是第三阶选择 (third order selection) (例如 Barbaro et al. 2008, Mackie et al. 2007, Lesmeister et al. 2009)。不同的年龄、性别、季节间也可以利用成分分析进行比较,落基山马鹿 (*Cervus elaphus nelsoni*) 雌雄个体在植被类型和地形参数的选择上具有显著差异,而成体和亚成体对生境的利用却没有差别 (McCorquodale 2003)。

成分分析的前提假设是不同动物个体数据的独立性和正态性,如果有的栖息地类型利用率是 0,则必须给定一个人工的常数值 (这个值通常是 0.01) (Aebischer et al. 1993), 这个方法也因此受到批评 (Manly et al. 2002)。

2.1.3 基于欧几里德距离的方法 (euclidean distance-based approach) Conner 等 (2001) 提出一种基于距离的分析方法,这个距离可以是到栖息地类型的距离,也可以是到一些线性空间特征 (如道路、河流) 的距离 (Obbard et al. 2010), 下面以第三阶选择为例简要说明。在包含动物活动区的矩形内模拟出 1 000 个随机分布点,落在活动区内的点用于后续分析;对于每个动物个体,计算随机点到每种栖息地类型的最近距离,对于动物 i 得到其活动区内随机点到每个栖息地类型的平均距离矢量 (r_i), 这个平均距离就代表了零假设 (无选择) 的期望值;然后利用动物实际分布点计算出到每个栖息地的平均距离矢量 (u_i), u_i 除以 r_i 得到一个比例矢量 d_i , d_i 中每个元素的零假设的期望值都是 1。计算出 d_i 的平均值 p , 然后利用多元方差分析检验动物对各种栖息地类型是否有选择 (Conner et al. 2003)。结合 GIS, 基于欧几里德距离的方法在栖息地选择研究中应用方便 (例

如 Perkins et al. 2004, Benson et al. 2007, Perry et al. 2007, Obbard et al. 2010)。MANOVA 也经常直接单独用来检验动物在不同年份,或者不同年龄或者性别动物的栖息地利用模式是否相同(Hartke et al. 2004, Conway et al. 2005, Brunjes et al. 2006)。还有一种基于马氏距离(Mahalanobis distance statistic)的方法,其原理和基于欧几里德距离的方法类似(Clark et al. 1993, Buehler et al. 2006, Hellgren et al. 2007)。

2.2 特征分析

2.2.1 逻辑斯蒂回归(Logistic regression) 根据需要,可以对同一个统计学工具有不同的理解和使用,由于很多的有关栖息地选择的实验设计都是通过利用-未利用(或者利用-可利用)栖息地单位之间的对比来评估动物的栖息地选择。而一般的线性模型中,反应变量 y 的值是有实际意义的,而且符合正态分布,当对利用-未利用(或者利用-可利用)的栖息地单位分别赋值为 1、0 时, y 的取值为 0 或者 1 是名义上的,对于这样的二项式分布的反应变量,多元回归中最合适的手段就是 Logistic 回归,它可以反映变量取某值的概率,并解释变量之间的关系。

在利用 Logistic 回归为工具研究动物栖息地选择时,应考虑资源选择函数的思想,关注各种资源单位被选择的概率。而目前多数(72%, 42/58)利用 Logistic 回归的研究中并没有把它作为实现资源选择函数的工具,仅单纯利用 Logistic 回归,关注的问题也仅是哪些栖息地特征影响了动物的选择(例如 Anteau et al. 2012, Loeb et al. 2012, Zheng et al. 2012),其中 Zheng 等(2012)利用 Logistic 回归比较了汶川大地震前后大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)栖息地利用情况,并没有发现明显差异。Logistic 回归的解释变量可以同时包括连续变量(如距水源地的距离)和分类变量(如性别),使用起来较为灵活(Alldredge et al. 2006)。利用 Logistic 回归,通过回归参数可以了解动物在进行栖息地选择时,哪个环境特征对其影响大,哪些影响小,哪些是正面影响,哪些是负面影

响,从而为我们制定相关的保护规划提供依据(贾非 2003)。

2.2.2 生态位因子分析(ecological-niche factor analysis, ENFA) 生态位因子分析建立在 Hutchinson 生态位概念的基础上,假设物种在多种环境条件下不是随机分布的,在环境因子分析处理数据的过程中利用主成分分析的方法提取出一套新的因子,这些新的因子有两层生态学含义,一个是边缘性(marginality),指的是物种利用的环境因子的均值和整个区域环境因子均值的差异;第二个含义是特化性(specialization),指的是在整个研究区域的背景下,这个物种的生态位特化的程度(Hirzel et al. 2002)。通过边缘性(M)总和与特化性(S)总和来推断物种的生态位。一般来说,M 的范围从 0 到 1, M 值越接近 1, 则说明相对整个研究区域物种选择了一个特别的区域;而 S 的取值范围从 0 到无穷大, S 值越大说明物种的生态位宽度越小(Sakamaki et al. 2012)。例如 Sakamaki 等(2012)利用生态位因子分析了 12 个环境因子,发现日本猕猴(*Macaca fuscata*)倾向于避开成熟的针叶林,而选择较为年轻的针叶林。

另外,还有两种基于生态位思想研究物种栖息地选择的方法,分别应用于群落和个体的分析(Dolédec et al. 2000, Calenge et al. 2005)。生态位因子可以用来分析只有动物出现点(presence-only)的数据集(Brotons et al. 2004, Podchong et al. 2009), Pearce 等(2006)对利用只有出现点的数据集预测物种分布的方法做了一个全面总结。生态位因子分析的环境因子数据可包括海拔、坡度等地形特征,农田和森林等在样地内的比例,距公路和河流的距离,竞争者和捕食者的密度等(Hirzel et al. 2002, Podchong et al. 2009, Sakamaki et al. 2012)。Basille 等(2008)对生态位因子分析做了一些改良,利用双标图分析确定出最主要的变量,便于为保护管理者提供参考。

2.3 种群反应分析

2.3.1 广义线性模型(generalized linear

model, GLM) 广义线性模型的概念在 20 世纪 70 年代提出,所谓“广义”是对于一般线性模型来说, GLM 的反应变量为非正态分布的。GLM 自发展之初就被引入到生态学的研究中,因为生态学数据的分布族多种多样 (Guisan et al. 2002)。GLM 建立在这样一个假设的基础上:反应变量的均值和解释变量的线性组合之间存在着一个连接函数(link function),它根据反应变量的分布族来确定(例如反应变量的分布族是二项分布,连接函数就是 logit;而反应变量的分布族是泊松分布,连接函数就是 log),这使得 GLM 在处理生态学数据时非常灵活 (Gosselink et al. 2003)。Logistic 回归实际上是 GLM 的一种形式,由于其使用频率较高且用法特殊,已对其在前文进行单独讨论。GLM 可以包含固定效应(fixed effect)和随机效应(random effect),一个包含了固定效应和随机效应的 GLM 称为广义线性混合模型 (generalized linear mixed model, GLMM)。

一般利用泊松分布和负二项分布的 GLM 构建种群数量和生境参数之间关系的模型。例如在连续多年大鸨 (*Otis tarda*) 种群的观测研究中,可以计算出当地种群数量的平均数,这个平均数为连续变量,利用伽马分布的 GLM 进行分析 (Martín et al. 2012)。两个物种在样地内的数量和一般样地群落的丰富度指标也是符合泊松分布的数据 (Cahill et al. 2007, Robertson et al. 2011)。在做种群数量调查时经常会遇到类似小棕蝠 (*Myotis lucifugus*) 这样在很多样方内没有发现动物个体的现象,以白靴兔 (*Lepus americanus*) 粪球数来作为种群数量的指标时也会出现上述情况,数据集中会有大量的零,出现偏大离散 (overdispersion) 的现象,这时用一般采用负二项分布的 GLM (Randall et al. 2011, Thornton et al. 2012)。

动物个体的表型特征量度、窝雏数等数据和生境特征之间的关系,包括不同年份的变化等,都需要应用 GLMM 来构建模型 (Palmer et al. 2003, Ackerman et al. 2006)。红背伯劳 (*Lanius collurio*) 的优势个体占领的生境并没有

给它们带来更高的适合度,有可能是生境选择的过程中利用了和生境质量不相符的生境线索指标 (Hollander et al. 2011)。

2.4 信息论 (information theoretic) 赤池信息量准则 (Akaike information criterion, AIC) 是基于极大似然法来估计模型参数的方法, AIC 值最低的模型是相对“最优”的模型 (Akaike 1974)。由 Burnham 等 (2002) 发展起来的信息论方法学可以用来比较模型的拟合优度。针对一组模型中的模型 i 会计算出一个似然权重 w_i (likelihood weight), w_i 可以简单理解为这个模型是“最优”模型的可能性,一组模型 w_i 的总和是 1, 如果对于一组数据有一个“最优”模型,这个“最优”模型的 w_i 就会很高,其他模型的值就很低,如果所有的模型都不能很好地拟合一组数据,就需要通过“平均”模型的方法来估计参数 (根据 w_i 来确定每个模型对参数的贡献比例) (Whittingham et al. 2006)。信息论的方法已经广泛应用于模型选择,接近 1/3 (49/177) 的论文都采用了这种方法。

2.5 基于个体模型 (individual-based modeling)

生态学中利用以动物个体为基本单元的建模方法始于 20 世纪 80 年代 (Grimm 1999), 基于个体模型的方法模拟每个个体的行为,并整合了生活史信息和生境选择的行为规则 (López-Alfaro et al. 2012)。例如通过模拟南方红背 (*Myodes gapperi*) 活动区的数量和位置来估计其丰富度 (Vanderwel et al. 2012), 再如白额燕鸥 (*Sterna albifrons*) 的巢址选择 (Jeong et al. 2011) 等。Grimm 等 (2006) 来自生态学各个领域的学者拟定了一个描述基于个体生态模型的标准规程,这将有助于对此类模型的理解、学习和发展。

2.6 其他方法 群落中多个物种和生境关系的研究中常用典型相关分析 (Canonical correspondence analysis) (Shochat et al. 2004, Reif et al. 2008)。物种分布模型 (Species distribution modelling) 是利用空间环境数据来预测物种分布区的流行方法,常用于动物在地理尺度上的分布预测 (Kearney et al. 2009)。

近来也利用在小尺度的研究中,例如利用物种分布模型研究长耳蝠 (*Plecotus austriacus*) (Razgour et al. 2011)、黄鹂鹀 (*Eopsaltria australis*) (Maron et al. 2012) 和红顶啄木鸟 (*Picoides borealis*) (Smart et al. 2012) 等物种在小尺度的分布。

3 讨论

随着统计学及计算机软件的发展,能够进行多元分析,并且从容应对大量数据的栖息地选择分析方法不断涌现。目前看来,包含逻辑斯蒂回归在内的广义线性模型是最为流行有效的研究方法,而且在使用上比较灵活。国内使用较多的统计方法是主成分分析和假设检验,说明国内工作中对此类方法已经熟练应用。单变量分析的假设检验方法只能分析单一因素对动物的影响,而实际中动物栖息地选择可能是很多因素共同作用的结果,应更多地考虑使用多元统计的方法,并且应该加强结合 GIS 等技术。

Bolker 等 (2009) 曾对如何在生态学研究正确使用 GLMM 做了一个全面的总结,并指出,随着统计工具的快速发展,GLMM 方法可以应对现有的各种挑战,而惟一剩下的挑战就是生物学家们提出一个合适的研究问题,并且收集足够的去回答它。利用 GLM 或者 GLMM 探讨栖息地和繁殖成效的关系,即把个体的适合度和栖息地相结合,在以往研究中较为欠缺 (Jones 2001, 蒋爱伍等 2012)。

在研究实践中,过分的数据挖掘会导致模型的过度拟合 (overfit),从而缺乏生物学意义,而利用逐步回归方法选择模型时也容易产生错误 (如参数的选择出现偏差) (Calenge et al. 2005, Whittingham et al. 2006)。为了避免逐步回归的错误,在进行多元回归时可采用两类方法,即包含全部变量的全局变量模型 (global model) 和基于 AIC 的信息论等其他技术,从而提取出一个合适模型的集合 (Whittingham et al. 2006)。同时,一些学者仍倾向于使用基于主成分分析手段发展出来的一些方法 (Calenge

et al. 2005)。

资源选择函数和生态位因子分析各自为栖息地选择研究提供了一个统一的理论基础。基于个体的栖息地选择模型总是有一个基于具体应用的假设,而实际上模型距离实际应用还比较远,另外基于个体模型关注的是系统中的一个个体,这种自下而上的过程很难对整个系统提出一个理论 (Grimm 1999)。成分分析也面临同样的问题,倾向于关注个体。有些学者直接利用逻辑斯蒂回归和基于欧几里德距离的方法探讨栖息地选择时并没有给出一个生态学意义上的理论背景。

动物栖息地选择研究的相关理论和统计学方法多种多样,在具体工作中需要根据所要解决的问题,选择适合的方法。目前,绝大多数栖息地选择研究中只使用了一种方法,尚缺少综合利用多种方法的比较研究,不利于比较各种方法的有效性。另外,在选择统计方法时,还应注意其所应用软件的可获得性、易操作性和可扩展性。

致谢 感谢本文写作过程中吕楠、胡运彪和朱磊等所给予的重要建议和帮助!

参 考 文 献

- Ackerman J T, Takekawa J Y, Orthmeyer D L, et al. 2006. Spatial use by wintering Greater White-Fronted Geese relative to a decade of habitat change in California's Central Valley. *Journal of Wildlife Management*, 70(4): 965–976.
- Aebischer N J, Robertson P A, Kenward R E. 1993. Compositional analysis of habitat use from animal radio-tracking data. *Ecology*, 74(5): 1313–1325.
- Akaike H. 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 19(6): 716–723.
- Allredge J R, Griswold J. 2006. Design and analysis of resource selection studies for categorical resource variables. *Journal of Wildlife Management*, 70(2): 337–346.
- Anteau M J, Mark H S, Mark T W. 2012. Selection indicates preference in diverse habitats: a ground-nesting bird (*Charadrius melodus*) using reservoir shoreline. *PLoS ONE*, 7(1): e30347.
- Barbaro L, Couzi L, Bretagnolle V, et al. 2008. Multi-scale habitat selection and foraging ecology of the Eurasian Hoopoe

- (*Upupa epops*) in Pine Plantations. *Biodiversity and Conservation*, 17(5): 1073–1087.
- Basille M, Calenge C, Marboutin É, et al. 2008. Assessing habitat selection using multivariate statistics: Some refinements of the ecological-niche factor analysis. *Ecological Modelling*, 211(1/2): 233–240.
- Benson J F, Chamberlain M J. 2007. Space use and habitat selection by female Louisiana Black Bears in the Tensas River Basin of Louisiana. *Journal of Wildlife Management*, 71(1): 117–126.
- Bolker B M, Brooks M E, Clark C J, et al. 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 24(3): 127–135.
- Boyce M S. 2006. Scale for resource selection functions. *Diversity and Distributions*, 12(3): 269–276.
- Boyce M S, Vernier P R, Nielsen S E, et al. 2002. Evaluating resource selection functions. *Ecological Modelling*, 157(2/3): 281–300.
- Brotons L, Thuiller W, Araújo M B, et al. 2004. Presence-absence versus presence-only modelling methods for predicting bird habitat suitability. *Ecography*, 27(4): 437–448.
- Brunjes K J, Ballard W B, Humphrey M H, et al. 2006. Habitat use by sympatric mule and white-tailed deer in Texas. *Journal of Wildlife Management*, 70(5): 1351–1359.
- Buehler D A, Welton M J, Beachy T A. 2006. Predicting cerulean warbler habitat use in the Cumberland Mountains of Tennessee. *Journal of Wildlife Management*, 70(6): 1763–1769.
- Burnham K P, Anderson D R. 2002. *Model Selection and Multi-Model Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. New York: Springer, 75–84.
- Cahill J R A, Matthysen E. 2007. Habitat use by two specialist birds in high-Andean *Polylepis* forests. *Biological Conservation*, 140(1/2): 62–69.
- Calenge C. 2006. The package “adehabitat” for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling*, 197(3/4): 516–519.
- Calenge C, Dufour A B, Maillard D. 2005. K-select analysis: a new method to analyse habitat selection in radio-tracking studies. *Ecological Modelling*, 186(2): 143–153.
- Clark J D, Dunn J E, Smith K G. 1993. A multivariate model of female Black Bear habitat use for a Geographic Information System. *The Journal of Wildlife Management*, 57(3): 519–526.
- Conner L M, Plowman B W. 2001. Using Euclidean Distances to assess nonrandom habitat use//Millsbaugh J J, Marzluff J M. *Radio Tracking and Animal Populations*. San Diego: Academic Press, 275–290.
- Conner L M, Smith M D, Burger L W. 2003. A comparison of distance-based and classification-based analyses of habitat use. *Ecology*, 84(2): 526–531.
- Conway W C, Smith L M, Ray J D, et al. 2005. Shorebird habitat use and nest-site selection in the Playa Lakes region. *Journal of Wildlife Management*, 69(1): 174–184.
- DeCesare N J, Hebblewhite M, Schmiegelow F, et al. 2012. Transcending scale dependence in identifying habitat with Resource Selection Functions. *Ecological Applications*, 22(4): 1068–1083.
- Dolédec S, Chessel D, Gimaret-Carpentier C. 2000. Niche separation in community analysis: A new method. *Ecology*, 81(10): 2914–2927.
- Garshelis D L. 2000. Delusions in habitat evaluation: measuring use, selection, and importance // Boitani L, Fuller T K. *Research Techniques in Animal Ecology: Controversies and Consequences*. New York: Columbia University Press, 111–164.
- Gosselink T E, Deelen T R V, Warner R E, et al. 2003. Temporal habitat partitioning and spatial use of Coyotes and Red Foxes in East-Central Illinois. *The Journal of Wildlife Management*, 67(1): 90–103.
- Grimm V. 1999. Ten years of individual-based modelling in ecology: what have we learned and what could we learn in the future? *Ecological Modelling*, 115(2/3): 129–148.
- Grimm V, Berger U, Bastiansen F, et al. 2006. A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecological Modelling*, 198(1/2): 115–126.
- Guisan A, Edwards T C Jr, Hastie T. 2002. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modelling*, 157(2/3): 89–100.
- Harris S, Cresswell W J, Forde P G, et al. 1990. Home-range analysis using radio-tracking data — a review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. *Mammal Review*, 20(2/3): 97–123.
- Hartke K M, Hepp G R. 2004. Habitat use and preferences of breeding female Wood Ducks. *Journal of Wildlife Management*, 68(1): 84–93.
- Hellgren E C, Bales S L, Gregory M S, et al. 2007. Testing a mahalanobis distance model of black bear habitat use in the Ouachita Mountains of Oklahoma. *Journal of Wildlife Management*, 71(3): 924–928.
- Hirzel A H, Hausser J, Chessel D, et al. 2002. Ecological-niche factor analysis: How to compute habitat-suitability maps

- without absence data? *Ecology*, 83(7): 2027–2036.
- Hollander F A, Van Dyck H, San Martin G, et al. 2011. Maladaptive habitat selection of a migratory passerine bird in a human-modified landscape. *PLoS ONE*, 6(9): e25703.
- Irwin L L, Rock D F, Rock S C. 2012. Habitat selection by northern spotted owls in mixed-coniferous forests. *The Journal of Wildlife Management*, 76(1): 200–213.
- Jeong K S, Jang J D, Kim D K, et al. 2011. Waterfowls habitat modeling: Simulation of nest site selection for the migratory Little Tern (*Sterna albifrons*) in the Nakdong estuary. *Ecological Modelling*, 222(17): 3149–3156.
- Johnson D H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*, 61(1): 65–71.
- Jones J. 2001. Habitat selection studies in avian ecology: A critical review. *The Auk*, 118(2): 557–562.
- Kearney M, Porter W. 2009. Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters*, 12(4): 334–350.
- Leban F. 1999. *Resource Selection for Windows*. Moscow: University of Idaho.
- Lesmeister D B, Matthew E G, Joshua J M. 2009. Habitat selection and home range dynamics of Eastern Spotted Skunks in the Ouachita Mountains, Arkansas, USA. *Journal of Wildlife Management*, 73(1): 18–25.
- Loeb S C, Reid S L, Lipscomb D J. 2012. Habitat and landscape correlates of southern flying squirrel use of red-cockaded woodpecker clusters. *The Journal of Wildlife Management*, 76(7): 1509–1518.
- López-Alfaro C, Estades C F, Aldridge D K, et al. 2012. Individual-based modeling as a decision tool for the conservation of the endangered Huemul Deer (*Hippocamelus bisulcus*) in Southern Chile. *Ecological Modelling*, 244: 104–116.
- Mackie I J, Paul A R. 2007. Habitat use varies with reproductive state in Noctule Bats (*Nyctalus noctula*): implications for conservation. *Biological Conservation*, 140(1/2): 70–77.
- Manly B F J, McDonald L L, Thomas D, et al. 2002. *Resource Selection by Animals: Statistical Design and Analysis for Field Studies*. New York: Springer, 1–2.
- Maron M, Goulding W, Ellis R D, et al. 2012. Distribution and individual condition reveal a hierarchy of habitat suitability for an area-sensitive passerine. *Biodiversity and Conservation*, 21(10): 2509–2523.
- Martín B, Alonso J C, Martín C A, et al. 2012. Influence of spatial heterogeneity and temporal variability in habitat selection: A case study on a great bustard metapopulation. *Ecological Modelling*, 228: 39–48.
- McCorquodale S M. 2003. Sex-specific movements and habitat use by elk in the cascade range of Washington. *The Journal of Wildlife Management*, 67(4): 729–741.
- McDonald T L, Manly B F J, Nielson R M, et al. 2006. Discrete-choice modeling in wildlife studies exemplified by Northern Spotted Owl nighttime habitat selection. *Journal of Wildlife Management*, 70(2): 375–383.
- Milakovic B, Parker K L, Gustine D D, et al. 2012. Seasonal habitat use and selection by grizzly bears in Northern British Columbia. *The Journal of Wildlife Management*, 76(1): 170–180.
- Obbard M E, Coady M B, Pond B A, et al. 2010. A distance-based analysis of habitat selection by American Black Bears (*Ursus americanus*) on the Bruce Peninsula, Ontario, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, 88(11): 1063–1076.
- Palmer S C F, Truscott A M. 2003. Seasonal habitat use and browsing by deer in Caledonian pinewoods. *Forest Ecology and Management*, 174(1/3): 149–166.
- Pearce J L, Boyce M S. 2006. Modelling distribution and abundance with presence-only data. *Journal of Applied Ecology*, 43(3): 405–412.
- Perkins M W, Conner L M. 2004. Habitat use of fox squirrels in southwestern Georgia. *Journal of Wildlife Management*, 68(3): 509–513.
- Perry R W, Thill R E, Leslie D M Jr. 2007. Selection of roosting habitat by forest bats in a diverse forested landscape. *Forest Ecology and Management*, 238(1/3): 156–166.
- Pinard V, Dussault C, Ouellet J P, et al. 2012. Calving rate, calf survival rate, and habitat selection of Forest-dwelling Caribou in a highly managed landscape. *The Journal of Wildlife Management*, 76(1): 189–199.
- Podchong S, Schmidt-Vogt D, Honda K. 2009. An improved approach for identifying suitable habitat of Sambar Deer (*Cervus unicolor* Kerr) using ecological niche analysis and environmental categorization: Case study at Phu-Khiew Wildlife Sanctuary, Thailand. *Ecological Modelling*, 220(17): 2103–2114.
- Randall L A, Barclay R M R, Reid M L, et al. 2011. Recent infestation of forest stands by spruce beetles does not predict habitat use by little brown bats (*Myotis lucifugus*) in southwestern Yukon, Canada. *Forest Ecology and Management*, 261(11): 1950–1956.
- Razgour O, Hanmer J, Jones G. 2011. Using multi-scale modelling to predict habitat suitability for species of conservation concern: The Grey Long-Eared Bat as a case

- study. *Biological Conservation*, 144(12): 2922–2930.
- Reif J, Storch D, Voříšek P, et al. 2008. Bird-habitat associations predict population trends in central European forest and farmland birds. *Biodiversity and Conservation*, 17(13): 3307–3319.
- Robertson B A, Doran P J, Loomis E R, et al. 2011. Avian use of perennial biomass feedstocks as post-breeding and migratory stopover habitat. *PLoS ONE*, 6(3): e16941.
- Sakamaki H, Enari H. 2012. Activity-specific evaluation of winter habitat use by Japanese macaques in snow areas, northern Japan: Implications for conifer plantation management. *Forest Ecology and Management*, 270: 19–24.
- Shochat E, Tsurim I. 2004. Winter bird communities in the northern Negev: species dispersal patterns, habitat use and implications for habitat conservation. *Biodiversity and Conservation*, 13(8): 1571–1590.
- Singleton P H, John F L, William L G, et al. 2010. Barred owl space use and habitat selection in the eastern Cascades, Washington. *Journal of Wildlife Management*, 74(2): 285–294.
- Smart L S, Swenson J J, Christensen N L, et al. 2012. Three-dimensional characterization of pine forest type and Red-Cockaded Woodpecker habitat by small-footprint, discrete-return lidar. *Forest Ecology and Management*, 281: 100–110.
- Smith P G. 2004. Automated log-ratio analysis of compositional data: software suited to analysis of habitat preference from radio tracking data. *Bat Research News*, 45(1): 16.
- Thomas D L, Taylor E J. 1990. Study designs and tests for comparing resource use and availability. *The Journal of Wildlife Management*, 54(2): 322–330.
- Thornton D H, Wirsing A J, Roth J D, et al. 2012. Complex effects of site preparation and harvest on snowshoe hare abundance across a patchy forest landscape. *Forest Ecology and Management*, 280: 132–139.
- Vanderwel M C, Malcolm J R, Caspersen J P. 2012. Using a data-constrained model of home range establishment to predict abundance in spatially heterogeneous habitats. *PLoS ONE*, 7(7): e40599.
- Whittingham M J, Stephens P A, Bradbury R B, et al. 2006. Why do we still use stepwise modelling in ecology and behaviour? *Journal of Animal Ecology*, 75(5): 1182–1189.
- Zheng W, Yu X, Li L H, et al. 2012. Effect of the Wenchuan Earthquake on habitat use patterns of the Giant Panda in the Minshan Mountains, Southwestern China. *Biological Conservation*, 145(1): 241–245.
- 贾非. 2003. 鸟类栖息地选择研究中的一种数学模型. *生物学通报*, 38(11): 46–47.
- 蒋爱伍, 周放, 覃玥, 等. 2012. 中国大陆鸟类栖息地选择研究十年. *生态学报*, 32(18): 5918–5923.