

四川羚牛春季地形选择特征的初步研究

官天培^{①②} 谌利民^③ 郑维超^③ 陈万里^③ 宋延龄^④

① 绵阳师范学院 生态安全与保护四川省重点实验室 绵阳 621000; ② 北京师范大学生命科学学院 生物多样性与生态工程教育重点实验室 北京 100875; ③ 唐家河国家级自然保护区 青川 628109; ④ 中国科学院动物研究所 动物生态学与保护生物学重点实验室 北京 100101

摘要: 地形是动物栖息地中非常稳定的环境因素。了解有蹄类特殊时期对地形的偏好, 既有助于揭示动物行为策略形成的机制, 又有助于我们实施保护和管理。本文对羚牛 (*Budorcas taxicolor tibetana*) 春季地形选择特征进行了初步探讨, 数据来自于 4 只佩戴 GPS 无线电颈圈的羚牛 3 月中旬至 4 月中旬的定位数据。通过对羚牛活动位点与可选择地形的 7 个地形因素 (坡度、坡向、坡位、海拔、地形起伏度、距峭壁距离、距山脊距离) 的比较分析, 发现羚牛在春季对地形存在选择。通过因子分析发现, 影响羚牛春季地形选择的因素可以分为地形复杂度因子 (坡度、地形起伏度), 反捕食因子 (海拔、距峭壁距离) 和坡位因子 (坡位) 三类因素。与可供选择地形相比, 羚牛利用的地形更偏离峭壁或陡坡、坡度更缓、海拔更低、明显偏离山脊、地形起伏程度较低。羚牛显著倾向于选择平坡和中位坡, 且主要选择阴坡和阳坡。雌雄个体在 7 个地形因素的偏好上存在显著的差异, 但雌性在距离峭壁和距离山脊的距离以及坡位的选择上与可供选择地形均无显著的差异。

关键词: 栖息地选择; GPS 无线电颈圈; 唐家河; 关键地形指标

中图分类号: Q958.11 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263 (2015) 03-329-08

Preliminary Study on Sichuan Takin (*Budorcas taxicolor tibetana*) Terrain Characters Preference in Spring

GUAN Tian-Pei^{①②} CHEN Li-Min^③ ZHENG Wei-Chao^③
CHEN Wan-Li^③ SONG Yan-Ling^④

① *Ecological Security and Protection Key Laboratory of Sichuan Province, Mianyang Normal University, Mianyang 621000;*
② *Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Sciences and Ecological Engineering, College of Life Science, Beijing Normal University, Beijing 100875;* ③ *Tangjiahe National Nature Reserve, Qingchuan 628109;* ④ *Key Laboratory of Animal Ecology and Conservation Biology, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China*

Abstract: Terrain characters are considerable stable components, forming the base of wildlife habitat. To understand terrain preference of ungulates will largely assist management and conservation. Takin (*Budorcas taxicolor tibetana*) is a large ungulate that inhabit mountains with a rough terrain surface and low elevation

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31300319), 绵阳师范学院项目 (No. QD2012A12);

第一作者介绍 官天培, 男, 博士; 研究方向: 动物生态学; E-mail: tp-guan@hotmail.com。

收稿日期: 2014-12-06, 修回日期: 2015-04-14 DOI: 10.13859/j.cjz.201503002

area during spring in Tangjiahe nature reserve. We primarily explored the terrain preference of takin during spring using data from 4 GPS-collared adult takin in period of March to April in 2008 and based on seven topographic factors (i.e. slope, aspect, slope position, elevation, topography ruggedness, distance to cliff, and distance to ridge). We found three groups of terrain factors (topography ruggedness, anti-predation and slope position) influenced takin terrain selection using factor analysis (Table 1). By testing the terrain difference between the sites used and randomly generated points within takin home range during spring, we found takin preferred to the habitat with specified terrain attributes. Takin were found to prefer the habitat with gentle slope, lower elevation, lower terrain ruggedness apart from ridge and cliff. We also found takin to utilize habitat with flat and mid-slope position on sunny slope or shady slope (Fig. 2). Although female were significant different from male on the 7 terrain characteristics, showing a preference to more complex terrain characters, female shown no preference to cliff or slope position selection by comparing with available habitat within its home range. In this study, the significant divergence between sexes on terrain preference may be an indicator of habitat segregation existing within takin population. These results should be incorporated into takin population and habitat management although the sample size was limited due to human disturbance occurred within low elevation area during the study period.

Key words: Habitat selection; GPS-radio collar; Tangjiahe; Key terrain characteristics

栖息地是野生动物生存的基础, 因此保护栖息地成为动物保护的首要任务。调查濒危野生动物现存栖息地结构和特征将为物种的栖息地保护和恢复提供基础数据, 相关的研究涉及了多种濒危、珍稀物种, 如大熊猫 (*Ailuropoda melanoleuca*) (Ouyang et al. 2000)、亚洲象 (*Elephas maximus*) (Feng et al. 2005)、黄腹角雉 (*Tragopan caboti*) (Deng et al. 2004)。在栖息地中各种资源的空间分布是离散的, 各种栖息地因子在山地环境的离散程度更为明显, 其原因在于地形的复杂程度与食物资源的多度高度相关 (Hutchins et al. 1987, Nellemann et al. 1994)。沈泽昊等 (2000) 发现山地的地形特征 (海拔、坡度、坡向) 对森林植被格局存在显著影响。

地形是野生动物栖息地的基本要素。在山地环境中地形是稳定的生态因素, 通过影响温湿度、光照等微气候因素, 与植被共同决定了山地生态系统结构和特征, 进而塑造了动物的生活史。因此地形被广泛应用于栖息地质量和适宜性的评价 (Jenness 2004)。动物选择复杂的地形能降低被捕食的风险, 例如陡峭的岩石

可以使很多捕食者难以接近, 还可以提供较好的视野使之能及时发现捕食者并逃避被捕食 (Altmann 1974)。已有的研究发现, 山地有蹄类会通过季节性垂直迁移, 选择不同地形要素组合而达到获得气温适宜、食物资源可利用性较高、天敌密度较低的生境 (Igota et al. 2004, White et al. 2007, Voeten et al. 2010)。大角羊 (*Ovis dalli stonei*, Walker et al. 2007) 和黑尾鹿 (*Odocoileus hemionus*, Bowyer et al. 1998, Pierce et al. 2004) 通过选择隐蔽条件 (地形和植被) 好、形成规模不等的群体或选择天敌密度低但食物资源丰富度不高的环境等方式降低被捕食的风险 (Abramsky et al. 1996, Mysterud et al. 1999, Creel et al. 2005)。因此, 研究有蹄类栖息地地形特征, 既是研究山地有蹄类生活史对策形成的基础, 也是准确预测物种空间分布的依据 (Nellemann et al. 1997)。

四川羚牛 (*Budorcas taxicolor tibetana*) 是我国特产的山地有蹄类, 它们每年进行两轮周期性的垂直迁移 (Zeng et al. 2008, Guan et al. 2013), 第一轮开始于春末的由低海拔向高海拔的移动, 结束于秋初从高海拔向低海拔的移动;

第二轮开始于秋末从低海拔向中高海拔迁移，结束于冬末从中高海拔向低山河谷区域的移动。在秦岭、岷山和西藏等分布区，研究者对羚牛的栖息地选择特征都进行了相关报道（黄华梨等 1996，麻应太等 2004，吴鹏举等 2006）。然而，以往对羚牛的栖息地分析研究很少考虑到地形要素。本文将以羚牛春季栖息地选择中的地形要素为目标，分析羚牛的栖息地地形特征，探讨地形对其生存对策的影响。

1 研究地点与方法

1.1 研究地概况

本研究在四川省青川县唐家河国家级自然保护区（以下简称唐家河）进行，地理坐标为北纬 32°32′~32°41′，东经 104°36′~104°56′。唐家河地处岷山山系摩天岭南麓，面积 400 km²，最低海拔 1 100 m，最高海拔 3 864 m，

属于低山丘陵向高山峡谷过渡的地带，复杂崎岖是唐家河地形的重要特征（图 1）。该保护区成立于 1978 年，是以保护大熊猫、金丝猴（*Rhinopithecus roxellana*）、羚牛等珍稀野生动物及其栖息地为主要保护对象的自然保护区。保护区内的所有居民于 1990 年前已全部迁至区外，人为干扰强度比较低。研究区域的植被类型随海拔梯度升高依次为河谷灌丛及灌木林、落叶阔叶林、针阔混交林、针叶林以及高山草甸。区内主要分布有三种箭竹，分别是缺苞箭竹（*Fargesia denudata*）、糙花箭竹（*F. scabrada*）和青川箭竹（*F. rufa*），主要集中在海拔 1 800~2 600 m 的林下生境。区内属于温带气候，根据保护区内气象记录（海拔 1 700 m），最低温发生在 1 月份（-11℃），最高温发生在 7 月（30℃）。每年的 6 月至 9 月为雨季，年降水量达 1 100 mm。

1.2 研究方法

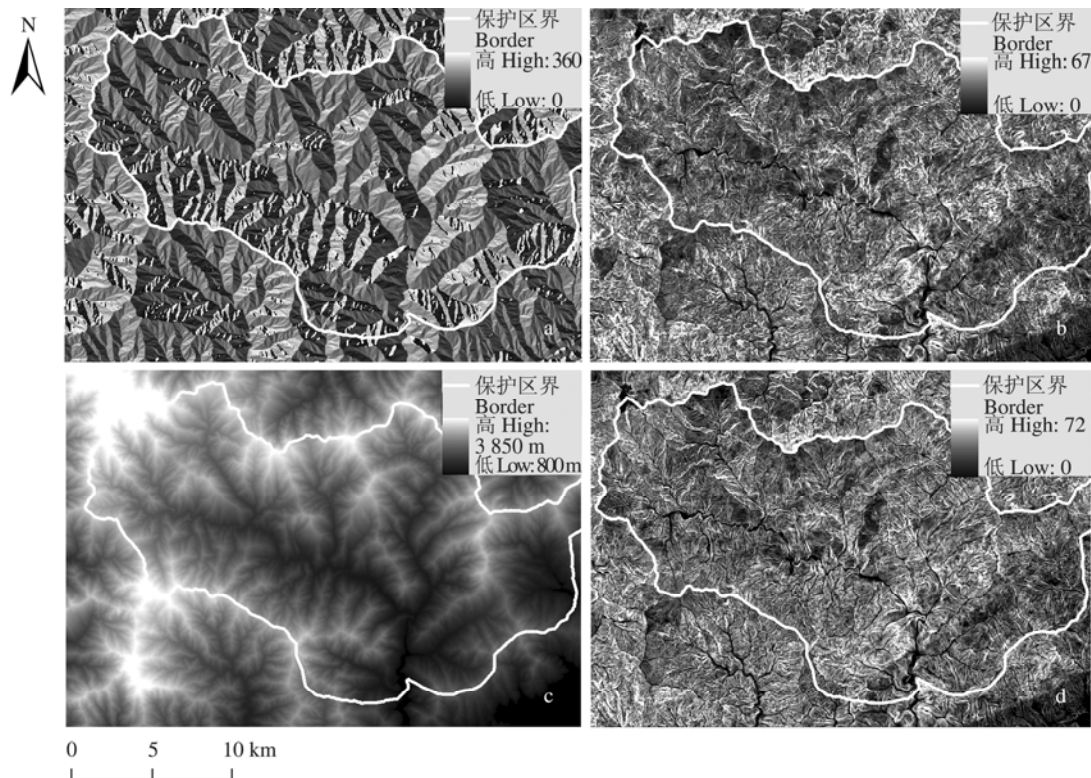


图 1 唐家河地形

Fig. 1 Terrain of Tangjiahe Nature Reserve

a. 坡向; b. 地形起伏度; c. 海拔; d. 坡度。a. Aspect; b. Terrain ruggedness index; c. Elevation; d. Slope.

1.2.1 羚牛的捕捉及数据下载方法 从 2007 年 10 月至 2008 年 10 月,我们分别为 4 只成年羚牛 (2♀, 2♂) 佩戴了带有 GPS 模块的无线电项圈 (Lotek GPS 4400 M, 频率范围为 154~160 MHz), 项圈重量小于羚牛体重的 1%。每个项圈每天按预先设定的程序定时开启定位 4~6 个位点 (定位间隔时间为 4~7 h), 每次定位不超过 15 min。从佩戴项圈之日起, 每 3 个月, 我们使用无线下载终端传输所有的详细定位信息, 包括时间、日期、经纬度、海拔、卫星状态及位置精度衰减值 (position dilution of precision, PDOP) 等。捕捉麻醉时, 4 只羚牛体况良好, 分别属于个体数量为 22、15、12、7 的不同群体。

1.2.2 定位数据的选择 本研究只选择具有较高精确度和可靠性的 3D 定位且位置精度衰减值 (PDOP) 小于 10 的 GPS 位点 (D'eon et al. 2005)。因羚牛存在显著的季节性垂直海拔迁移 (Guan et al. 2013), 为避免因迁移期造成的个体差异, 我们只使用春季羚牛活动海拔相对稳定时 (3 月 15 日~4 月 15 日) 的位点数据分析其栖息地特征。佩戴 GPS 项圈的 4 只羚牛活动区域距离较近, 且家域有部分重叠。

1.2.3 地形数据的获取及定义 本研究共分析了 7 个地形因子, 分别为海拔、坡度、坡向、坡位、地形起伏度、距山脊距离和距峭壁距离。所有地形数据均以 10 m × 10 m 的高精度数字高程模型 (digital elevation model, DEM) 为基础。数据的提取均在 ArcGIS 9.2 中完成, 每种类型的数据都最终转换为具有专有属性的栅格图层, 例如, 海拔的栅格图, 栅格值就是海拔值。最后利用工具箱中的数据提取功能, 获取相应位点的地形因子属性值, 具体数据类型简介如下。

(1) 海拔 (elevation, ELE), 提取各位点对应于 DEM 上的高程值;

(2) 坡度 (slope, SLP), 利用 DEM 图层获取坡度的栅格图层, 再提取各点的坡度;

(3) 坡向 (aspect, ASP), 利用 DEM 图

层获取坡向的栅格图层, 再提取各点坡向值;

(4) 坡位 (slope position, SPI), 利用 DEM 使用 topography tools for ArcGIS 9.3, 获得坡位分类栅格图层, 提取各点所在栅格的坡位分类值;

(5) 地形起伏度 (terrain roughness index, TRI), 反映地形的复杂和起伏程度, 利用 DEM 获取各栅格的地形起伏度值, 提取各点所在栅格的 TRI;

(6) 距峭壁距离 (distance to cliff, DTC), 提取坡度大于 55 度的栅格, 定义为峭壁, 再使用欧式距离功能获得研究区域内每个栅格相对最近峭壁的距离;

(7) 距山脊距离 (distance to ridge, DTR), 将坡位 (SPI) 分类结果中属于山脊的栅格提取出来, 使用欧氏距离功能获得区域内每个栅格相对于最近山脊的距离。

1.3 数据分析及统计

按照各点坡向角度值进行坡向分类, 分为阴坡 (0~22.5°, 337.5°~360°)、阳坡 (157.5°~202.5°)、半阴坡 (22.5°~90°, 270°~337.5°) 和半阳坡 (90°~157.5°, 202.5°~270°), 各坡向以 1、2、3、4 加以区分。依照坡位指数 (SPI) 定义, 将坡位分为河谷和下坡位、平地、中坡位、上坡位和山脊 4 个类别。以春季分布海拔稳定期 (3 月 15 日至 4 月 15 日) 所有位点构成的最小凸多边形 (minimum convex polygon, MCP) 作为羚牛可选择地形的范围。按数字高程模型的分辨率 (10 m × 10 m), 随机选出总栅格数量 20% 的位点 ($n = 6\ 221$) 作为代表整个可供选择区域的总体地形。在分析羚牛对可选地形的利用差异时, 分别使用单因素方差分析 (One way ANOVA) 和卡方检验法分析数值型数据 (海拔、坡度、地形起伏度、距峭壁距离、距山脊距离) 和分类数据 (坡向、坡位), 并采用主成分分析法, 确定影响羚牛对栖息地进行选择的主要地形因子。同样, 我们在利用有限的尝试探讨性别对地形选择的影响时, 分别使用单因素方差分析和卡方检验对数

值型和分类数据进行分析。本文所涉及统计分析均在 IBM SPSS 19.0 中完成，均值以 Mean \pm SE 表示。本研究佩戴项圈的 4 只羚牛来自于不同群体，可以代表各群的地形选择特征。

2 结果

2.1 地形选择

本研究中共获得羚牛产仔期的位点 527 个，4 只羚牛样本量分别为 2♀122、143，2♂127、135。单因素方差分析与卡方检验的结果显示，羚牛对 7 种地形因子均体现出极显著的选择性。与羚牛春季家域范围内的可选择地形（背景地形）比较（表 1），羚牛偏好那些远离峭壁或陡坡（ df

= 1, $F = 10.992$, $P < 0.0001$ ）、坡度更平缓（ $df = 1$, $F = 183.38$, $P < 0.0001$ ）、海拔较低（ $df = 1$, $F = 406.96$, $P < 0.0001$ ）、地形起伏小（ $F = 181.76$, $P < 0.0001$ ）的生境；选择远离山脊（ $df = 1$, $F = 62.193$, $P < 0.0001$ ）的平坡和中坡位（ $\chi^2 = 37.66$, $df = 3$, $P < 0.0001$ ）生境，且偏好阴坡和阳坡（ $\chi^2 = 145.29$, $df = 3$, $P < 0.0001$ ）。主成分分析显示，影响羚牛地形选择的因子有 3 个，分别定义为地形复杂度因子、反捕食因子和坡位因子，累计贡献率达 78.7%。地形复杂度因子包括坡度和地形起伏度，反捕食因子包括海拔和距峭壁距离，坡位因子仅包含坡位信息（表 1、2）。

表 1 不同性别羚牛春季地形选择偏好

Table 1 Terrain preference during spring between males and females

地形因子 Terrain factor	雌性 Female	雄性 Male	所有个体 All individuals	可选择性 Availability
距峭壁距离 Distance to cliff, DTC (m)	263.37 \pm 9.55	307.32 \pm 8.44	287.39 \pm 6.25	261.26 \pm 3.46
坡度 Slope, SLP (°)	33.68 \pm 0.65	24.75 \pm 0.84	28.71 \pm 0.51	35.84 \pm 0.22
海拔 Elevation, ELE (m)	1 666.89 \pm 11.19	1 512.67 \pm 14.25	1 580.00 \pm 1.60	1 838.27 \pm 5.62
距山脊距离 Distance to ridge, DTR (m)	38.90 \pm 2.07	63.17 \pm 2.05	52.40 \pm 1.54	40.32 \pm 0.64
地形起伏度 Terrain ruggedness index, TRI	4.08 \pm 0.11	2.75 \pm 0.10	3.34 \pm 0.08	4.54 \pm 0.04
阴坡 Shady slope (%)	14.70	29.90	23.15	10.00
阳坡 Sunny slope (%)	25.80	26.90	26.41	17.80
半阴坡 Semi-shady slope (%)	21.40	28.80	25.52	29.70
半阳坡 Semi-sunny slope (%)	38.10	14.40	24.93	42.60
下坡位 Toe slope (%)	12.40	16.80	14.84	17.50
平坡 Flat slope (%)	5.40	12.27	9.20	4.77
中坡位 Mid slope (%)	64.50	62.13	63.20	58.23
上坡位 Upper slope (%)	17.70	8.80	12.76	19.50

表 2 旋转转置成分矩阵

Table 2 Rotated component matrix

	成分 Components		
	地形复杂度 Topography ruggedness	反捕食 Anti-predation	坡位 Slope position
距峭壁距离 Distance to cliff, DTC	- 0.145	0.844	- 0.053
坡度 Slope, SLP	0.963	- 0.001	0.106
坡向 Aspect, ASP	0.426	- 0.002	0.194
海拔 Elevation, ELE	0.099	0.843	0.122
距山脊距离 Distance to ridge, DTR	- 0.290	- 0.026	- 0.745
地形起伏度 Terrain ruggedness index, TRI	0.958	- 0.059	0.091
坡位 Slope position index, SPI	0.056	0.043	0.834

粗体显示的是得分高的因子。We marked the factors of higher score with bold font.

2.2 不同性别间地形选择偏好差异的初步分析

本研究中的雌性个体和雄性个体在春季对地形选择偏好的差异极显著(表1)。然而,与可选择地形相比,雌性活动位点的坡度、距山脊距离和距陡坡距离并未体现显著差异。单因素方差结果显示,雄性比雌性更显著地选择距山脊更远($df=1, F=67.73, P<0.0001$)、远离峭壁($df=1, F=12.99, P<0.0001$)、坡度更缓($df=1, F=86.30, P<0.0001$)、海拔较低($df=2, F=65.30, P<0.0001$)、地形起伏度较小($df=1, F=81.38, P<0.0001$)的区域。卡方检验显示,在对坡向的选择上,雌性较多选择半阳坡($\chi^2=57.73, df=3, P<0.0001$,图2a);在坡位选择上雄性较雌性更多地在下坡位和平坡区域中活动(图2b),而雌性则更多地选择中坡位和上坡位的区域($\chi^2=21.39, df=3, P<0.0001$)。与雄性个体比较,雌性的活动区域在距离峭壁($df=1, F=0.10, P=0.922$)、距山脊距离($df=1, F=0.451, P=0.502$)、坡位($\chi^2=6.67, df=3, P=0.083$)这三个因子方面与可选择区域的总体地形均没有显著差异。

3 讨论

地形是构成野生动物栖息地的重要非生物因子,其自身属性不随时间而变化或波动。与众多可能影响物种分布的其他因素,如与气候、食物资源、天敌、人为干扰等相比,地形因子无疑是最稳定的,对野生动物和植被分布具有重要影响(Beasom et al. 1983)。

春季,羚牛对地形的偏好主要体现在地形复杂程度、被捕食风险及坡位。在这3个因子中,地形的复杂程度和坡位与羚牛的食物资源之间有较为密切的关系。经过漫长的冬季,羚牛身体虚弱、抵御捕食能力差,因此它们偏爱海拔较低、坡度较缓、地形起伏度较低、位于平坡和中下坡的区域。这些区域在唐家河具有气温高、开阔、光线充足、有利于植物生长的特点,可以为羚牛提供多样的食物资源,也降低了移动过程中的能量消耗。

羚牛春季迁移到低海拔区域的主要动力是食物,因为在唐家河低海拔河谷区域的次生林及林下植被最先萌发,可以提供高质量的食物,补充冬季消耗的能量。在这样的栖息地中,羚牛在积雪最先融化的阳坡,可以采食最早萌发的灌木嫩叶和草本植物。Nellemann等(1994)

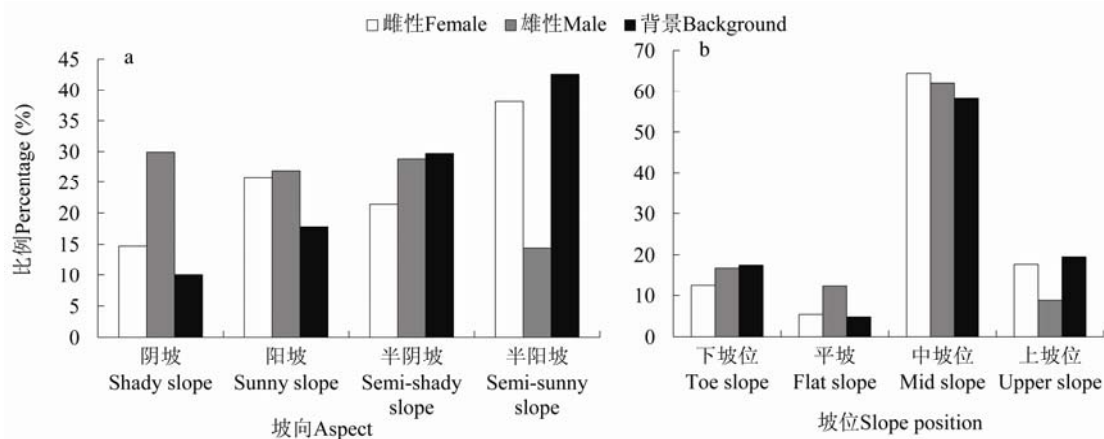


图2 四川羚牛春季对坡向和坡位的选择

Fig. 2 Preference on aspect and slope position of Sichuan takin during spring

a. 羚牛雌雄个体坡向选择特点; b. 羚牛雌雄个体坡位选择特点。

a. Aspect preference between males and females of takin in spring; b. Slope position preference between sexes of takin in spring.

对驯鹿 (*Rangifer tarandus granti*) 的研究, 也证实了春季融雪期地形因素对草本植物的萌发及食物的可利用性影响显著。麝牛 (*Ovibos moschatus*) 与羚牛属于趋同适应, 两者在习性 & 外表上都有共同点 (Groves et al. 1997)。Nellemann等 (1997) 对麝牛冬季的地形偏好进行研究, 也得出地形起伏度与麝牛的分布密度密切相关, 与食物资源的可利用度正相关的结论。

应对生存环境中的被捕食风险, 有蹄类通常的策略是提高警戒行为的频次、选择较好的隐蔽环境, 或者同时采用上述两种策略 (Dasmann 1971)。特殊的地形与乔木层及灌木层一样, 都可以成为动物的隐蔽场所 (Myserud et al. 1999)。因此, 地形可能影响动物被捕食的风险。动物在背靠悬崖峭壁、视野开阔的地形中活动可以减少其警戒行为的频次, 增加用于觅食和进行其他活动的时间。豺 (*Cuon alpinus*) 和豹 (*Panthera pardus*) 是研究区域中羚牛的主要天敌, 它们攻击的主要对象是老年和幼年个体 (吴家炎 1990)。尽管近年来的野外调查显示, 豺在唐家河保护区几近绝迹, 豹的密度也很低, 但是动物抵御捕食的行为策略是对生存环境长时间适应而形成的 (Lima et al. 1999, Lima 2002), 不会因短期内生存环境中天敌缺失而改变。王学志等 (2005) 对秦岭羚牛的产仔地特征进行研究, 发现, 羚牛产仔地的地形具有难以接近且视野开阔的特点。本研究中羚牛偏好地形的地形起伏程度和坡度均低于可利用地形, 可能是羚牛在捕食风险和补充能量间权衡的结果。但是, 与雄性羚牛相比, 雌性个体依然选择更接近悬崖峭壁的中坡位和上坡位。羚牛是在冬季或早春产仔, 冬季出生的幼牛已经可以跟随母亲行动, 但行走的速度较慢。雌性更关注栖息地的安全性, 更注重利用地形的隐蔽作用, 选择陡峭和复杂的地形来降低被捕食风险。本研究揭示了雌雄两性个体在地形选择上的差异。

唐家河保护区是为了保护大熊猫等珍稀野

生动物及其栖息地而建立的, 在保护区功能区划上设置了核心区、缓冲区和实验区 (翟惟东等 1999)。唐家河实验区多沿河谷两侧分布, 这些地方正是羚牛春季较多利用的区域。保护区的实验区多是人为干扰较多的区域, 而早春雌性羚牛或者待产、或者携带新出生的幼牛, 需要安全的环境。我们建议保护区应该采取措施, 控制春天到保护区旅游观光的客流量, 减少对低海拔区域的干扰。

致谢 本研究获得了香港海洋公园 (OPCF) 和美国史密森学会的资助。同时也得到了WCS和The Wilds野生动物园的大力支持。我们还要特别感谢唐家河国家级自然保护区工作人员的鼎力协助, 为本研究的顺利开展做出的努力。

参 考 文 献

- Altmann J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49(3): 227-266.
- Abramsky Z, Strauss E, Subach A, et al. 1996. The effect of barn owls (*Tyto alba*) on the activity and microhabitat selection of *Gerbillus allenbyi* and *G. pyramidum*. *Oecologia*, 105(3): 313-319.
- Beasom S L, Wiggers E P, Giardino J R. 1983. A technique for assessing land surface ruggedness. *The Journal of Wildlife Management*, 47(4): 1163-1166.
- Bowyer R T, Kie J G, van Ballenberghe V. 1998. Habitat selection by neonatal black-tailed deer: climate, forage, or risk of predation? *Journal of Mammalogy*, 79(2): 415-425.
- Creel S, Winnie J A Jr. 2005. Responses of elk herd size to fine-scale spatial and temporal variation in the risk of predation by wolves. *Animal Behaviour*, 69(5): 1181-1189.
- Dasmann W. 1971. *If Deer Are to Survive: A Wildlife Management Institute Book*. Harrisburg: Stackpole Books.
- Deng W H, Zheng G M. 2004. Landscape and habitat factors affecting cabot's tragopan *Tragopan caboti* occurrence in habitat fragments. *Biological Conservation*, 117(1): 25-32.
- D'eon R G, Delparte D. 2005. Effects of radio-collar position and orientation on GPS radio-collar performance, and the implications of PDOP in data screening. *Journal of Applied*

- Ecology, 42(2): 383–388.
- Feng L M, Zhang L. 2005. Habitat selection by asian elephant (*Elephas maximus*) in Xishuangbanna, Yunnan, China. *Acta Theriologica Sinica*, 25(3): 229–236.
- Groves P, Shields G F. 1997. Cytochrome *b* sequences suggest convergent evolution of the Asian takin and arctic muskox. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 8(3): 363–374.
- Guan T P, Ge B M, McShea W J, et al. 2013. Seasonal migration by a large forest ungulate: a study on takin (*Budorcas taxicolor*) in Sichuan Province, China. *European Journal of Wildlife Research*, 59(1): 81–91.
- Jenness J S. 2004. Calculating landscape surface area from digital elevation models. *Wildlife Society Bulletin*, 32(3): 829–839.
- Hutchins M, Geist V. 1987. Behavioural considerations in the management of mountain-dwelling ungulates. *Mountain Research and Development*, 7(2): 135–144.
- Igota H, Sakuragi M, Uno H, et al. 2004. Seasonal migration patterns of female sika deer in eastern Hokkaido, Japan. *Ecological Research*, 19(2): 169–178.
- Lima S L. 2002. Putting predators back into behavioral predator-prey interactions. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(2): 70–75.
- Lima S L, Bednekoff P A. 1999. Temporal variation in danger drives antipredator behavior: the predation risk allocation hypothesis. *The American Naturalist*, 153(6): 649–659.
- Mysterud A, Østbye E. 1999. Cover as a habitat element for temperate ungulates: effects on habitat selection and demography. *Wildlife Society Bulletin*, 27(2): 385–394.
- Nellemann C, Reynolds P E. 1997. Predicting late winter distribution of muskoxen using an index of terrain ruggedness. *Arctic and Alpine Research*, 29(3): 334–338.
- Nellemann C, Thomsen M G. 1994. Terrain ruggedness and caribou forage availability during snowmelt on the Arctic Coastal Plain, Alaska. *Arctic*, 47(4): 361–367.
- Ouyang Z Y, Liu J G, Xiao H, et al. 2000. An assessment of giant panda habitat in Wolong Nature Reserve. *Acta Ecologica Sinica*, 21(11): 1869–1874.
- Pierce B M, Bowyer R T, Bleich V C. 2004. Habitat selection by mule deer: forage benefits or risk of predation? *Journal of Wildlife Management*, 68(3): 533–541.
- Voeten M M, van De Vijver C A D M, Olff H, et al. 2010. Possible causes of decreasing migratory ungulate populations in an East African savannah after restrictions in their seasonal movements. *African Journal of Ecology*, 48(1): 169–179.
- Walker A B D, Parker K L, Gillingham M P, et al. 2007. Habitat selection by female Stone's sheep in relation to vegetation, topography, and risk of predation. *Ecoscience*, 14(1): 55–70.
- White P J, Davis T L, Barnowe-Meyer K K, et al. 2007. Partial migration and philopatry of Yellowstone pronghorn. *Biological Conservation*, 135(4): 502–510.
- Zeng Z G, Skidmore A K, Song Y L, et al. 2008. Seasonal altitudinal movements of golden takin in the Qinling Mountains of China. *Journal of Wildlife Management*, 72(3): 611–617.
- 黄华梨, 张涛, 杨文赟. 1996. 白水江自然保护区羚牛的分布与栖息地特征. *兽类学报*, 16(3): 230–230, 181.
- 麻应太, 李振斌, 吴逊涛, 等. 2004. 秦岭东部羚牛越冬栖息地及其特征. *兽类学报*, 24(2): 93–97.
- 沈泽昊, 张新时, 金义兴. 2000. 地形对亚热带山地景观尺度植被格局影响的梯度分析. *植物生态学报*, 24(4): 430–435.
- 王学志, 宋延龄, 曾治高, 等. 2005. 羚牛秦岭亚种的产仔地特征及早期母幼关系. *动物学报*, 51(4): 748–752.
- 吴家炎. 1990. 中国羚牛. 北京: 中国林业出版社.
- 吴鹏举, 张恩迪. 2006. 西藏慈巴沟自然保护区羚牛栖息地选择. *兽类学报*, 26(2): 152–158.
- 翟惟东, 马乃喜. 1999. 生物多样性自然保护区功能区划方法. *西北大学学报: 自然科学版*, 29(5): 429–432.