

DOI: 10.3969/j.issn.1000-7083.2012.04.003

# 基于贝叶斯二项式模型分析棕头鸥种群多度与环境因子间的关系

纪托<sup>1,2</sup>, 杨敏<sup>1,2</sup>, 杨乐<sup>3</sup>, 操胜<sup>1</sup>, 李来兴<sup>1\*</sup>

(1. 中国科学院西北高原生物研究所, 中国科学院高原生物适应与进化重点实验室, 西宁 810001;

2. 中国科学院研究生院, 北京 100049; 3. 西藏自治区高原生物研究所, 拉萨 850000)

**摘要:** 传统的种群多度调查方法由于默认观察率  $p$  等于 1, 因此极有可能低估种群大小, 进而误判种群多度与环境因子间的关系。为了解禽流感爆发后青海湖棕头鸥种群与环境因子间的关系, 为棕头鸥管理提供有效依据, 于 2010 年和 2011 年的 4~6 月调查了青海湖保护区 23 个观测点的棕头鸥种群数量及环境因子。通过包含观察率的贝叶斯二项式混合模型分析棕头鸥种群多度与环境因子间的关系, 采用 DIC 准则进行因子筛选。结果表明: 种群数量亚模型包含取样面积、放牧强度、距公路距离和植被盖度 4 个参数, 种群数量随取样面积、距公路距离和植被盖度的增加而增加, 随放牧强度的增加而减少; 观察率亚模型包含观察经验和棕头鸥的行为月节律 2 个参数, 观察率随观察月的递增而降低, 随观察经验的增加而升高。高经验观察者平均每千米观察到 18.1 只棕头鸥, 低经验观察者可以平均观察到 13.7 只。天气状况不影响观察率, 这可能与棕头鸥的觅食栖息地距岸边较近, 不影响观察者的观察有关。

**关键词:** 青海湖; 观察率; 贝叶斯统计; 二项式混合模型; DIC; 棕头鸥

中图分类号: Q959.7; Q958.1 文献标识码: A 文章编号: 1000-7083(2012)04-0524-09

## Bayesian Binomial Mixture Model to Study of *Larus brunicephalus* Population Sizes in Relation to Local Environmental Characteristics

Ji Tuo<sup>1,2</sup>, YANG Min<sup>1,2</sup>, YANG Le<sup>3</sup>, CAO Sheng<sup>1</sup>, LI Lai-xing<sup>1\*</sup>

(1. Key Laboratory of Adaptive and Evolution of Plateau Biology, Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy

of Science, Xining 810001, China; 2. Graduate School of the Chinese Academy of Science, Beijing 100049, China;

3. Tibet Plateau Institute of Biology, Lhasa 850000, China)

**Abstract:** Count-based indices are widely used to study the relationship of bird population and environmental characteristic. But indices are often confounded by variation in detection probability. To characterize environmental conditions that affect breeding distributions, we analyzed count data on brown-headed gulls (*Larus brunicephalus*) that were collected around Qinghai Lake in 2010 and 2011. We modeled count data for brown-headed gulls using Bayesian hierarchical model including five local-scale habitat covariates (area of lake, distance to the nearest road, distance to Qinghai Lake, level of grazing, vegetation cover) and four variables for detection probability (wind, rain, month, experience). We used DIC to choose the best model. Our state model for abundance contained four independent log-linear Poisson regressions on area of lake, distance to the nearest road, level of grazing and vegetation cover. The observation model for detection of an individual brown-headed gull contained factors of month and observer experience. Result showed that brown-headed gulls populations increased with area of lake, distance to the nearest road, vegetation cover and decreased with level of grazing. Detectability increased with observer experience and decreased with month. The weather conditions didn't significantly effect on the detection probability for brown-headed gulls, suggesting that the habitat condition has affect on detectability.

**Key words:** Qinghai Lake; detection probability; Bayesian statistic; binomial mixture model; DIC; *Larus brunicephalus*

环境因子显著影响水鸟的种群数量 (Ma *et al.*, 2010)。了解环境因子与种群大小之间的关系是对野生动物实施有效管理的基础 (Zipkin *et al.*, 2010)。但是如何准确度量野生动物种群大小一直

收稿日期: 2011-12-05 接受日期: 2012-02-11

基金项目: “973”国家重点基础研究发展计划 (2010CB5303301); 国家自然科学基金 (31071936)

作者简介: 纪托 (1985~) 男, 硕士研究生, 从事鸟类种群生态学研究, E-mail: jituo012@126.com

\* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: llee58@msn.com

是种群生态学中的难点和热点(Thomas & Martin, 1996; Bart & Earnst, 2002; Taylor & Pollard, 2008)。目前测算野生动物种群大小的主要方法有样线法、样点法等,这些方法在过去常常默认观察率  $p$  为 1,可是由于野生动物活动隐秘,运动范围较大,导致观察率  $p$  不可能恒等于 1 或为一常数,所以推测的种群大小备受质疑(Sauer *et al.*, 1994)。例如, Bächler 和 Liechti(2007)借助无线电标记确定 9 只红海林莺 *Sylvia hortensis* 在 50 m 范围内被发现的概率,结果表明其平均观察率为 0.58。Kéry 等(2010)利用贝叶斯模型推测蓝晏蜓 *Odonata Aeshnidae* 的平均观察率  $p$  也仅有 0.1。

观察率  $p$  是指观察个体在观察者取样时存在并被观察者有效记录的概率(Williams *et al.*, 2002),理论上观察数  $c = Np$ ,  $N$  表示真实的种群大小,  $p$  为观察率(Kéry & Royle, 2010)。如果不考虑观察率  $p$ ,只用观察数  $c$  作为种群数量,则种群真实大小  $N$  极有可能被低估,进而误判种群与环境因子间的关系。

现有对观察率  $p$  进行校正的方法主要有标志重捕法、去除取样法等(Buckland *et al.*, 2001; Willimas *et al.*, 2002),这些方法都需要对个体进行识别标记,但是鸟类由于具有活动范围大、运动灵活、个体不易捕捉等特点,使得这些方法在鸟类学研究中并不具有可行性。二项式混合模型(Binomial mixture models)是一类可以利用观察数据估计种群大小和观察率  $p$  的模型(Dodd & Dorzio, 2004; Royle, 2004),它以校正观察率  $p$  的方式对种群大小进行无偏估计而不需要识别种群中的个体,具有节省人力物力的特点,可以很好地解决鸟类种群估计难题。模型构建的关键点是要对取样点进行重复观察。其假设在取样期间种群大小变化不显著,取样点  $i$  的重复观察数  $c_i$  可以视为是对二项式随机变量  $N_i$ (取样点  $i$  的种群真实数量)和观察率  $p_i$ (取样点  $i$  的观察率)的实现。

2005~2010 年青海湖保护区每年都有因感染禽流感病毒而死亡的棕头鸥个体(Liu *et al.*, 2005; Hu *et al.*, 2011; Li *et al.*, 2011),因此亟须对棕头鸥实施有效管理,但是研究棕头鸥种群大小与环境因子关系的文章却很少见,仅有张国钢等(2008a)利用直接计数法研究了禽流感后青海湖水鸟的种群状况。为了更精确地了解棕头鸥种群与环境因子间的关系,我们于 2010 年和 2011 年在青海湖周边选择 23 个观测点,调查繁殖期的棕头鸥种群数量及环境

因子。利用贝叶斯二项式混合模型推测了棕头鸥种群数量与环境影响因子间的关系;采用 DIC 准则进行模型筛选,确定影响棕头鸥分布的环境因子,为棕头鸥的禽流感防控提供理论依据。

## 1 调查方法

### 1.1 调查区域

青海湖保护区位于青海省东北部的大通山、日月山和青海南山之间,是我国最大的内陆咸水湖,是中亚-印度候鸟迁徙路线上众多水鸟的重要繁殖地和中途停歇地。水面面积约 4392 km<sup>2</sup>,平均海拔 3260 m。湖区有布哈河、黑马河等大小河流 30 余条及不计其数的卫星湖。湖区全年日照时数 3000 h 以上,年日照百分率达 68%~69%,年均温 1.1℃;青海湖因含有大量无机盐类,湖水结冻温度比 0℃ 稍低。每年从 11 月湖面开始结冰至翌年 3 月,冰封期年均均为 108~116 d(张国钢等, 2008a)。

### 1.2 调查方法

**1.2.1 样点选择** 青海湖周边的卫星湖和支流星罗棋布,数量众多。为此我们对 15 个较大的卫星湖和不哈河、沙柳河、倒淌河等主要支流做了 2 次预调查,其中的 12 个发现了棕头鸥,因此卫星湖样线设置在这 12 个湖泊河流周围;青海湖主湖的水鸟种类集聚现象明显,棕头鸥主要聚集的水域主要有 30 余个。利用 R 软件的 sample() 命令,随机抽取 11 个作为观察点。总计有 23 个取样点(图 1)。

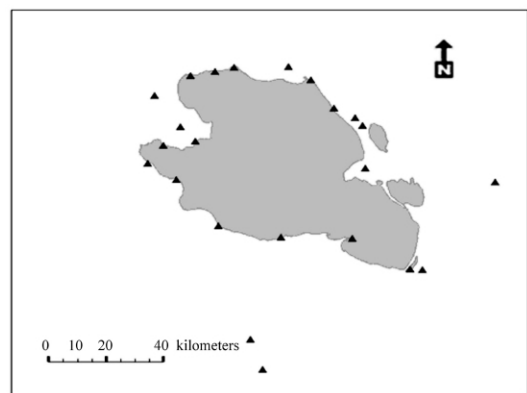


图 1 环青海湖的 23 个取样点(▲)的具体位置  
Fig. 1 Locations of the twenty three sample(▲) sites around Qinghai Lake

**1.2.2 种群数量调查方法** 根据取样点的实际情况,采用样线法调查青海湖主湖的水鸟数量,采用定点观察法(round count)调查卫星湖的水鸟数量(Koskimies & Hannu, 1989)。样线法:2 名调查员同时沿样线以 1~2 km/h 的速度行进,记录样线两侧各 50 m 内的鸟类。定点观察法:根据卫星湖的地形情

况,每个卫星湖选取 3~8 个观察点,利用单筒望远镜进行湖面整体扫描,记录湖面和湖泊周围的水鸟。每次调查至少有两名取样者参与,其中一名观察者统计棕头鸥数量,另一名负责记录数量、取样时间和天气状况等 2 年的取样过程中先后共有 6 名调查者参与其中。样线法中的样线和定点观察法中的观察点确定后便不再改变。

2010~2011 年的 4~6 月,对 23 个取样区域进行了 276 次观察,每个样点每年观察 6 次。

**1.2.3 环境因子调查方法** 模型因子包括观察率因子和种群数量因子,模型假设观察率因子和种群数量因子相互独立。观察率因子只影响观察率不影响种群数量;种群数量因子只导致取样点间种群数量的不同,不阻碍观察。

**观察率因子** 研究表明观察者的观察经验(Kéry *et al.*, 2009)、天气状况(Bas *et al.*, 2008)、物种行为的月节律(Zipkin *et al.*, 2010)会影响观察率。因此调查记录以下 4 种因子。

**雨量:** 不同等级的降水可能影响观察者的视线,从而影响观察率,为此将降雨分为 3 个等级:无雨、微雨、小雨。中雨及其以上的恶劣天气不取样。

**风力:** 风力可能引起波浪进而导致观察的不确定性,从而可能影响观察率,为此将风力分为 3 个等级:无风、微风、中风。强风的恶劣天气不取样。

**月份:** 研究发现棕头鸥的活动范围在不同的繁殖期不同,进而可能导致不同时期的观察率也不同,为此记录调查时所处的月份。

**观察经验:** 不同观察经验的观察员可能观察到不同数量的棕头鸥,为此根据观察者在青海湖的观鸟历史,分为两个等级:0 表示具有 1 年观鸟历史,1 表示具有 2~3 年观鸟经验。

**种群数量因子** 种间干扰(Zipkin *et al.*, 2010)、人为干扰(Kociolek *et al.*, 2011)和斑块状况(Prugh *et al.*, 2008)可能对物种种群数量分布有影响,为此调查每个取样点的 5 种生态因子。

**放牧强度:** 预调查发现棕头鸥偏好岸边明水面及岸边草甸湿地。家畜可能对棕头鸥的栖息地造成干扰。因此调查距水边 500 m 内活动的牛羊数量。

**距最近公路距离:** 棕头鸥偏好岸边湿地说明人为干扰极有可能影响棕头鸥的分布,为此根据野外观察利用 GPS(GARMIN eTrex Venture)测定湖泊与公路的最近距离。

根据集合种群理论斑块大小和隔绝程度将会影

响种群数量变化(Hanski, 1999),为此测量湖泊面积和取样点距青海湖主湖的距离。

**湖泊面积:** 用 GPS 的航迹功能获得湖泊轮廓,之后将 GPS 数据导入 GIS 并算出湖泊面积。

**距青海湖主湖距离:** 通过 GPS 确定调查水域以及该湖区距青海湖的最近位点的坐标,利用 GIS 计算出两点距离。棕头鸥的活动半径小于 3 km(张国钢等, 2008b),因此将距青海湖主湖距离低于 3 km 的湖泊记成低隔绝斑块,用 1 表示;将大于 3 km 的湖泊记成高隔绝斑块,用 0 表示。

**植被盖度:** 预调查发现棕头鸥偏好岸边明水面及岸边草甸湿地。说明植被盖度可能为其休憩、觅食及筑巢提供隐蔽条件。为此从样线的起点开始每隔 100 m 设 1 m×1 m 的样方 1 个,每个取样点各设 12 个样方。用肉眼估算样方中植被的垂直投影面积占样方面积的比例,取平均值。

### 1.3 模型构造

**1.3.1 二项式混合模型建立** Mackenzie 和 Royle(2005)、Dorazio(2007, 2009)、Nichols 等(2008)、Kéry(2008, 2011)、Ponciano 等(2009)、Kéry 和 Royle(2010)已对此模型有完整的介绍。以下简要地介绍模型的构造过程。

$N_i$  表示  $i$  取样点的棕头鸥真实数量; $p_{ij}$  表示  $i$  取样点在  $j$  次取样时的观察概率; $c_{ij}$  表示  $i$  取样点第  $j$  次取样时的观察数,假设这些棕头鸥的观察数  $c_{ij}$  没有观察误差(没有漏辨和误辨),则可构建出观察数  $c_{ij}$  与棕头鸥真实数量  $N_i$  的二项式方程:

$$c_{ij} | N_i, p_{ij} \sim \text{bin}(N_i, p_{ij}) \quad (2.1)$$

通常情况下,动物在不同的区域其种群规模也不尽相同,模拟动物种群不均匀分布的主要有泊松分布(Seber, 1982)、负二项式分布(White & Bennetts, 1996)、综合均衡泊松分布(uniform-integrated Poisson)(Bhattacharya & Holla, 1965)和海曼多项式分布(Puig, 2003),应用最广泛的当属泊松分布和负二项式分布,当种群数量较低,包含较多 0 数据,数据间过度离散时,用负二项式分布模拟种群分布无疑是最佳选择。Kéry 等(2005)研究发现负二项式分布适于模拟低密度分布的、包含大量 0 数据的松鸦 *Garrulus glandarius*,泊松分布适于模拟高密度分布的、领域面积较大的普通鵟 *Buteo buteo*。本次调查的 23 个区域都存在棕头鸥,不存在 0 数据,同时棕头鸥种群数量也较高,因此本研究中也假设棕头鸥数量在 23 个取样点间服从泊松分布:

$$N_i | \lambda_i \sim \text{Poisson}(\lambda_i) |$$

$$\log(\lambda_i) = \mu_i \quad (2.2)$$

$\mu_i$  表示协变量 通常为线性模型  $\mu_i = X_i' \beta$

$X_i$  表示由协变量组成的向量, 本文包括 1. 2. 3 种群数量因子中所列出的因子。而  $\beta$  表示协变量对应的系数。而方程式 (2. 2) 中的  $\lambda_i$  则表示为取样点  $i$  期望种群数量。

对于观察概率, 也可以通过其与协变量的联系而建立线性逻辑斯蒂模型:

$$\text{logit}(p_{ij}) = v_{ij} \quad (2.3)$$

方程式 (2. 3) 中的  $v_{ij}$  表示协变量在取样点、观察阶段的变异。比如, 如果在所有的取样点协变量的值都是确定的并建立了此线性模型  $v_{ij} = Z_{ij}' \beta$ ,  $Z_{ij}$  表示  $i$  取样点的由协变量组成的向量, 在本文包括 1. 2. 3 观察率因子中所列出的因子, 其中月份考虑一次方和二次方两种情况, 这是因为张国钢等 (2008b) 研究发现棕头鸥的活动范围的变化呈抛物线状。 $\beta$  表示为参数向量。

**1. 3. 2 模型选择** 模型比较优劣的方法有很多, 比如 AIC 准则、BIC 准则、DIC 准则等, 本文运用 DIC 准则 (the deviance information criterion) 对本文的模型进行比较分析:

$$DIC = \bar{D} + P_D$$

$$\bar{D} = E_{\theta/Y} [-2 \ln L(y | \theta)]$$

$$P_D = E_{\theta/Y} [-\ln L(y | \theta)]$$

DIC 准则同时考虑了模型对数据的拟合和模拟的复杂程度。其中  $\bar{D}$  表示了模型拟合数据的优势,  $P_D$  则衡量了模型的复杂度。相对于 AIC、BIC 准则, DIC 准则可以很好地比较复杂模型, DIC 最小的模型为最佳模型 (Spiegelhalter *et al.*, 2002)。为了避免 DIC 程序的保守性和统计模型在生态学上无法解释的缺陷, 本文采用了核心模型 + 边缘模型的方法 (陈浩, 陈利军, 2007)。根据棕头鸥种群分布活动的先验知识和熟悉青海湖的鸟类学家的建议选择了几个重要的生态学变量组成“核心变量”, 有这些核心变量组成的模型称为“核心模型”, 然后将剩余的变量 (边缘变量) 加入到核心模型中组成更为复杂的候选模型, 最后根据 DIC 选择最佳模型。这种方法的优点是同时考虑了模型参数的生态学 and 统计学意义。

**1. 3. 3 种群变化趋势** 参照 Holmes 和 Sherry (2001) 的方法建立种群数量随时间 (本文为 2010 年和 2011 年) 的回归模型:

$$\log_e(N + 0.5) = \text{year}_i (\log_e[B] + \log_e(A))$$

$N$  表示棕头鸥数量 / km<sup>2</sup>, 0.5 为任意添加常数, 目的是防备当  $N = 0$  时模型的不可被解释。 $\text{year}_i$  为调查棕头鸥种群数量的年份,  $\log_e[B]$  为斜率,  $\log_e(A)$  为截距。因此根据此方程 种群变化趋势为:

$$r = e^{(\log_e[B] - 0.5[\text{variance}])} \times 100\%$$

$r$  表示种群变化趋势,  $\text{variance}$  表示回归方程年份系数的标准误 (SE) 的平方。根据  $F$  检验, 当回归系数差异显著 ( $P < 0.05$ ) 时, 可以认为种群变化趋势差异显著。

本文利用无信息先验分布的贝叶斯统计推测模型参数 (各参数服从均数为 0, 方差是 1000 的无先验信息的正态分布), 利用 R 软件的 R2WinBUGS 软件包 (Sturtz *et al.*, 2005) 和 WinBUGS 软件 (Spiegelhalter *et al.*, 2002) 经由马尔科夫链蒙特卡洛 (MCMC) 在后验信息中随机游走, 经过 50 000 次迭代, 弃掉前 5000 次, 获得收敛的马尔科夫链的极限即为后验分布 (Gelman & Hill, 2007) 模型代码见附件。

## 2 结果

2010、2011 年共 276 次调查中每次能观察到 0 ~ 200 只棕头鸥个体 (均数 27.6), 每个样点的平均观察数为 1.7 ~ 82.1 只, 每个样点的最大观察值为 5 ~ 200 只 (均数 69.7), 其中 2010 年每个样点最大观察数为 3 ~ 198 只 (均数 59.6), 2011 年每个样点的最大观察数 5 ~ 200 只 (均数 65)。两年共观察到 7623 只次棕头鸥, 其中位于距岸边 10 m 以内的棕头鸥 5211 只, 占总数的 68.36%; 位于湖边沼泽湿地的棕头鸥 1338 只, 占总数的 17.55%, 两者合计占总观察数的 85.91% 表明棕头鸥偏好近岸边活动。

本研究共建立 48 个模型来预测棕头鸥绝对数量与环境因子的关系 (表 1)。最佳模型表明棕头鸥种群数量随取样面积、距公路距离和植被盖度的增加而增加, 随放牧强度的增加而减少; 观察率随观察月的递增而降低 (图 2), 随观察经验的增加而升高。

人为干扰不仅影响棕头鸥在斑块间的分布, 而且影响其在斑块内的分布。在高干扰湖泊共观察到棕头鸥 2141 只次, 其中靠近公路一侧 526 只次, 占 24.57%, 远公路一侧 1615 只次, 占 75.43%; 在低干扰湖泊, 共观察到棕头鸥 5482 只次, 其中靠近公路一侧 2577 只次, 占 47.01%, 远公路一侧 2905 只次, 占 52.99% 经卡方检验 棕头鸥在不同干扰湖泊内部的分布也有明显差异 ( $\chi^2 = 321.23$   $df = 1$   $P < 0.001$ )。

棕头鸥观察数会随观察者观察经验的不同而不同。具有 1 年经验的观察者每平方千米可以观察到 13.7 只,而具有 2 年经验的可以观察到 18.1 只。2010 年每平方千米平均可以观察到 10.5 只棕头鸥,2011 年每平方千米能观察到 16.5 只,观察数呈上升趋势( $F = 6.943, P = 0.012$ );利用贝叶斯二项式混合模型推测 2010 年每平方千米有 84.2 只棕头鸥,2011 年每平方千米有 59.6 只,种群数量呈下降趋势( $F = 4.581, P = 0.038$ ) (图 3 a、b)。

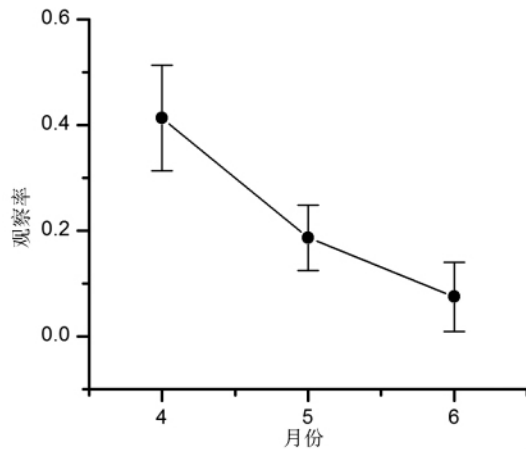


图 2 观察率与月份的关系

Fig. 2 Relationship of detection probability and month

斑块大小影响着棕头鸥种群的年际变化趋势 2010 年大斑块的棕头鸥种群平均数量为 61.1 只/km<sup>2</sup>,2011 年为 44.6 只/km<sup>2</sup>,年间无显著性变化( $F = 2.542, P = 0.133$ );2010 年小斑块的棕头鸥种群数量为 93.9 只/km<sup>2</sup>,2011 年为 62.6 只/km<sup>2</sup>,棕头鸥种群下

降显著( $F = 6.085, P = 0.020$ )。

### 3 讨论

棕头鸥由于其是高致病性禽流感病毒携带种、致死种(Liu *et al.*, 2005),近年来获得了极大的关注(张国钢等, 2008c; Hu *et al.*, 2011; Li *et al.*, 2011)。同时伴随着鸟类多样性在全球尺度上的下降,因此生态学者尝试运用多种多样的模型来描述鸟类的时空分布特点和种群变化趋势,但是这些模型较少考虑观察率因素(Sæther *et al.*, 2002; Julliard *et al.*, 2006)。本研究首次利用包含观察率的贝叶斯层次模型推测棕头鸥的种群丰度与环境因子间的关系,结果发现:距公路距离、放牧强度、植被盖度、湖泊面积影响青海湖棕头鸥种群数量;观察者的观察经验和棕头鸥的行为月节律影响观察率。

#### 3.1 影响棕头鸥种群数量的因子

**3.1.1 放牧强度对棕头鸥的影响** Tewksbury 等(2002)研究发现不同等级的放牧强度对河滩鸟类多样性影响巨大,同时也有研究显示放牧对不同栖息类型的鸟类有着不同的影响:放牧不影响树林顶层筑巢和觅食的鸟类(Martin & Possingham, 2005),但是对森林底层坐巢和觅食的鸟类影响明显,这可能与种间干扰有关(Martin & McIntyre, 2007)。本研究发现,棕头鸥偏好距岸边 10 m 以内的明水面及岸边沼泽草甸,这与家畜的活动区有一定的重叠,可能导致棕头鸥的数量在高放牧强度下较少,这与上述研究具有一致性。

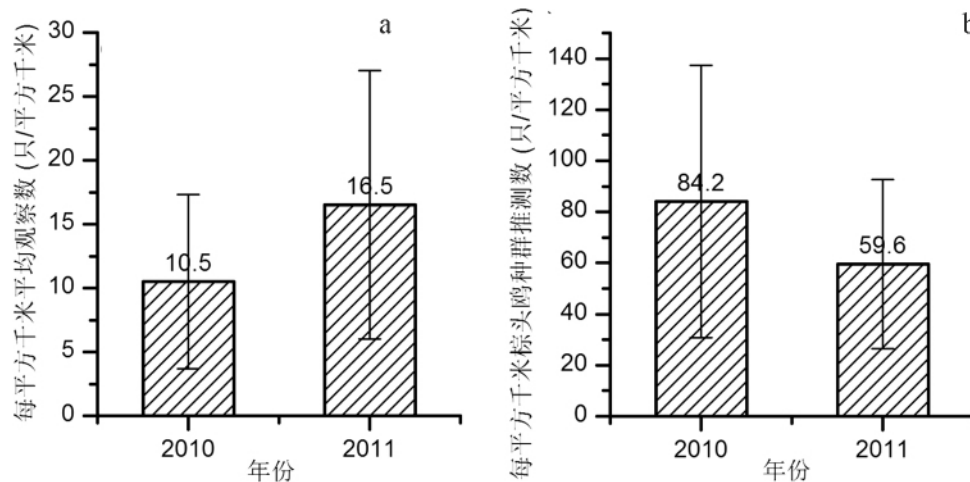


图 3 a. 每平方千米棕头鸥观察数的年际变化 b. 每平方千米棕头鸥推测数的年际变化

Fig. 3 a. Trends of observations of brown-headed gulls ( the number of populations per square kilometers) ,b. Trends of estimation of brown-headed gulls ( the number of populations per square kilometers)

表 1 棕头鸥种群的最佳候选二项式混合模型的信息理论统计结果  
Table 1 Result of the binomial mixture models

模型描述	2010			2011		
	DIC	$\bar{D}$	$P_D$	DIC	$\bar{D}$	$P_D$
distance2road + area; month + observer(核心模型)	1820.2	1556.1	264.1	1407.0	1191.4	215.6
distance2road + area; month + month <sup>2</sup> + observer	1822.1	1660.2	161.9	1466.9	1191.2	275.7
distance2road + area + cover; month + observer	1703.1	1500.4	202.7	1308.2	1147.7	160.5
distance2road + area + cover; month + month <sup>2</sup> + observer	1700.5	1489.6	210.9	1345.9	1147.5	198.4
<b>distance2road + area + cover + graze; month + observer</b>	<b>1472.1</b>	<b>1295.2</b>	<b>176.9</b>	<b>1295.7</b>	<b>1143.5</b>	<b>152.2</b>
distance2road + area + cover + graze; month + month <sup>2</sup> + observer	1708.1	1503.2	204.9	1437.4	1250.0	187.4
distance2road + area + cover + graze + distance2lake; month + observer	1663.8	1479.4	184.4	1490.9	1312.0	178.9
distance2road + area + cover + graze + distance2lake; month + month <sup>2</sup> + observer	1683.7	1485.8	197.9	1361.8	1141.6	220.2
distance2road + area; month + observer + wind	1795.5	1547.9	247.6	1597.9	1340.0	257.9
distance2road + area; month + month <sup>2</sup> + observer + wind	1802.9	1550.1	252.8	1445.6	1164.6	281.0
distance2road + area + cover; month + observer + wind	1694.0	1494.9	199.1	1483.6	1293.3	190.3
distance2road + area + cover; month + month <sup>2</sup> + observer + wind	1706.7	1496.8	209.9	1321.1	1131.3	189.8
distance2road + area + cover + graze; month + observer + wind	1581.8	1390.8	191.0	1369.4	1190.1	179.3
distance2road + area + cover + graze; month + month <sup>2</sup> + observer + wind	1674.9	1479.1	195.8	1326.1	1137.4	188.7
distance2road + area + cover + graze + distance2lake; month + observer + wind	1662.0	1476.1	185.9	1469.0	1288.2	180.8
distance2road + area + cover + graze + distance2lake; month + month <sup>2</sup> + observer + wind	1663.4	1476.5	186.9	1333.2	1142.7	190.5
distance2road + area; month + observer + wind + rain	1809.1	1549.8	259.3	1554.1	1305.4	248.7
distance2road + area; month + month <sup>2</sup> + observer + wind + rain	1823.3	1556.9	266.4	1372.8	1133.0	239.8
distance2road + area + cover; month + observer + wind + rain	1697.5	1495.6	201.9	1442.5	1272.0	170.5
distance2road + area + cover; month + month <sup>2</sup> + observer + wind + rain	1696.2	1496.0	200.2	1305.6	1123.0	182.6
distance2road + area + cover + graze; month + observer + wind + rain	1577.6	1389.3	188.3	1332.1	1169.9	162.2
distance2road + area + cover + graze; month + month <sup>2</sup> + observer + wind + rain	1683.8	1480.3	203.5	1303.5	1092.1	211.4
distance2road + area + cover + graze + distance2lake; month + observer + wind + rain	1655.1	1473.7	181.4	1432.3	1257.0	175.3
distance2road + area + cover + graze + distance2lake; month + month <sup>2</sup> + observer + wind + rain	1687.1	1480.6	206.5	1314.0	1128.1	185.9

黑体字表示的是最佳模型 ,distance2road 代表距公路距离 ,area 表示湖泊面积 ,cover 为植被盖度 ,graze 表示放牧强度 ,distance2lake 表示距青海湖距离; month 代表月份 ,observer 表示观察经验 ,wind 为风力 ,rain 代表雨量

表 2 2010 年和 2011 年棕头鸥种群数量贝叶斯最佳模型通过 MCMC 链获得的模型参数的后验分布  
Table 2 Parameter estimates based on summaries of the marginal posterior distributions under the Bayesian hierarchical model

2010				2011			
模型参数	后验均值	后验标准差	95% 置信区间	模型参数	后验均值	后验标准差	95% 置信区间
a0	3.3	0.1	3 ~ 3.5	a0	3.0	0.1	2.8 ~ 3.2
a1	2.6	0.2	2.1 ~ 3.0	a1	2.8	0.2	2.5 ~ 3.3
a2	1.1	0.3	0.4 ~ -1.4	a2	1.0	0.2	0.6 ~ -1.6
a3	1.4	0.3	0.6 ~ 1.8	a3	1.3	0.3	0.8 ~ 1.9
a4	-1.8	0.5	-2.5 ~ -0.6	a4	-1.7	0.4	-2.7 ~ -1.0
b0	4.0	0.3	3.5 ~ 4.5	b0	5.0	0.2	4.6 ~ 5.3
b3	-1.2	0	-1.3 ~ -1.1	b3	-1.3	0.0	-1.3 ~ -1.2
b5	0.8	0.1	0.7 ~ 0.9	b5	0.5	0.0	0.4 ~ 0.6

a0 表示多度模型的截距 ,a1 表示植被盖度的系数 ,a2 表示距公路距离的系数 ,a3 表示斑块大小的系数 ,  
a4 表示放牧强度的系数; b0 表示观察率模型的截距 ,b3 表示月份的系数 ,b5 表示观察经验的系数

3.1.2 人为干扰对棕头鸥的影响 人为干扰(公路、车流量、噪声等)将会增加动物的心理压力(Reimers *et al.*, 2007)。干扰风险假说(The risk-disturb-

ance hypothesis)认为动物会在感知风险与进食之间进行权衡,对较高的人为干扰将会采取躲避行为,比如逃离危险区等(Frid & Dill, 2002),动物之所以采

取这种行为可能把干扰视为潜在的捕食威胁( Gavin & Komers, 2006)。棕头鸥在河流湖泊中活动主要是为了觅食和休憩。本研究表明人为干扰不仅影响棕头鸥在不同干扰强度的湖泊间的分布,而且也影响湖泊内的分布。在高干扰湖泊棕头鸥偏好远离公路一侧,可能表示棕头鸥在高干扰区把公路视为一种潜在的捕食威胁,这符合干扰风险假说。相似的研究也存在于藏羚羊 *Pantholops hodgsoni*,其在高干扰区将会增加警戒时间(Lian *et al.*, 2011);白尾鹿 *Odocoileus virginianus* 会因为频繁的人为活动和繁忙的交通而转换生境(Pelletier, 2006)。棕头鸥在低干扰区的种群分布无显著差异表明在繁殖期控制人为活动将会减少棕头鸥在感知风险与能量摄取之间的权衡,这将可能有助于增加其生存和繁殖的成功率。

**3.1.3 斑块大小对棕头鸥种群年变化的影响** 集合种群理论(Hanski, 1999)和岛屿生物地理学(MacArthur & Wilson, 1967)认为降低斑块大小和增加斑块隔绝程度将会导致物种局域绝灭几率上升。本研究发现不同大小斑块的棕头鸥种群数量年变化不同,而斑块的隔绝程度并未影响种群变化,这部分符合以上的学说。Prugh 等(2008)在通过对陆栖的 1015 种不同门的物种建模后发现斑块大小和隔绝程度并不是很好的预测物种种群变化的指标,而斑块间景观格局对种群变化影响巨大;Ferraz 等(2007)在研究斑块大小和隔绝程度对亚马逊丛林鸟类的影响发现,斑块大小强烈影响鸟类的种群变化,隔绝程度对不同的鸟种的影响也不同,这可能与鸟种的扩散能力强弱有关。

**3.1.4 植被盖度对棕头鸥种群大小的影响** 本研究表明青海湖的棕头鸥种群大小随植被盖度的增加而增加。这与北欧草原(Pärt & Söderström, 1999)和东欧高地草原的研究一致(Nikolov, 2010)。此外,也有研究发现随着植被盖度的降低,依赖植被的专性鸟的数量也会降低,但是对非专性鸟的影响却不显著(Preiss *et al.*, 1997; Brotons *et al.*, 2005)。本研究发现棕头鸥主要活动在岸边草甸,因此青海湖的棕头鸥有可能是依赖植被的专性鸟,这与上述研究一致。放牧(Van Auken, 2000)、失火(Bond *et al.*, 2003)、全球气候变化(Bowman *et al.*, 2001)、退耕垦耕(Pärt & Söderström, 1999)及这些因子的交互作用(Bucini & Hanan, 2007)都可能引起植被盖度的不同,因此要探讨哪种因素导致青海湖流域植被的不同还需要进一步的研究。

### 3.2 影响观察率的因子

种群观察数据会含有大量的“0”数据,这些 0 的来源可能有所不同:一种是“真 0”,即取样点的确没有该物种;另一种是“假 0”,即取样点有该物种活动,但是没有被观察者观察到。如果不区分这些 0 的来源,不对观察率进行解释分析,后续的分析也可能错上加错(Rosenstock *et al.*, 2002)。

**3.2.1 棕头鸥行为月节律对观察率的影响** DIC 值最小的模型(表 2)显示棕头鸥的观察率与月份存在负相关,可能是因为棕头鸥在繁殖期的不同时段的行为节律不同。张国钢等(2008b)在青海湖对棕头鸥活动半径的研究表明,棕头鸥在繁殖初期(3 月至 5 月初)和繁殖后期(6 月下旬至 7 月中旬)的活动区域较大,繁殖中期(5 月中旬至 6 月中旬)较小。本次调查处于其定义的繁殖初期和繁殖中期,繁殖中期由于棕头鸥进入孵化期,其活动半径明显减少,再加上所调查的湖泊无棕头鸥繁殖所需要的湖心岛(何芬奇,张荫荪,1998),导致观察率降低。

**3.2.2 观察经验对观察率的影响** Kéry 等(2009)发现由于观察经验的不同,在瑞士 2 km 的样线内观察经验较少的可以平均观察到 4 只,高经验者可以观察到 7.1 只捷蜥蜴 *Lacerta agilis*;与此相似, Kéry 发现不同经验的记录员的观察率变化巨大,从低经验者的 0.37 变化到高经验者的 0.83 (Kéry & Plattner, 2007)。本文研究发现 2011 年的观察率要较 2010 年的高,2010 年可以平均观察到 10.5 只棕头鸥个体,2011 年可以观察到 16.5 只个体。这可能与调查员经过 1 年的调查,辨鸟能力上升以及熟悉了棕头鸥的主要活动区有关。

**3.2.3 天气状况不影响观察率** 动物本底调查时,都尽量避免风雨天气,其主要目的就是避免风雨天气对观察的影响,但这也无形中增加了时间成本。有趣的是本研究发现风雨天气并不影响棕头鸥的观察率,这与之前的研究不同(Bas *et al.*, 2008),可能与棕头鸥主要栖息于岸边有关,风雨引起的波浪并不会影响调查员的观察。因此我们猜想,风雨是否影响水鸟观测这可能取决于水鸟的栖息位置,随着水鸟离岸边距离的增加,风雨逐渐成为影响观察率的主要因素,因此风雨对水域中央活动的水鸟可能影响巨大。下一步的工作是验证这个假说是否正确。

## 4 参考文献

陈浩,陈利军. 2007. 以豚草为例利用 GIS 和信息理论的方法预测外来入

- 入侵物种在中国的潜在分布[J]. 科学通报, 52(5): 555~561.
- 何芬奇, 张荫荪. 1998. 有关棕头鸥和遗鸥两近似种的分类与分布问题研究[J]. 动物分类学报, 23(1): 105~111.
- 张国钢, 刘冬平, 江红星, 等. 2008a. 禽流感发生后青海湖水鸟的种群现状[J]. 动物学杂志, 43(2): 51~56.
- 张国钢, 刘冬平, 江红星, 等. 2008b. 青海湖棕头鸥(*Larus brunnicephalus*) 夏秋季活动区研究[J]. 生态学报, 28(6): 2629~2634.
- 张国钢, 刘冬平, 江红星, 等. 2008c. 青海湖四种繁殖水鸟活动区域的研究[J]. 生物多样性, 16(3): 279~287.
- Bächler E, Liechti F. 2007. On the importance of  $g(0)$  for estimating bird population densities with standard distance-sampling: implications from a telemetry study and a literature review[J]. Ibis, 149(4): 693~700.
- Bart J, Earnst S. 2002. Double sampling to estimate density and population trends in birds[J]. Auk, 119(1): 36~45.
- Bas Y, Devictor V, Moussus JP, et al. 2008. Accounting for weather and time-of-day parameters when analyzing count data from monitoring programs[J]. Biodiversity and Conservation, 17(14): 3403~3416.
- Bhattacharya SK, Holla MS. 1965. On a discrete distribution with special reference to the theory of accident proneness[J]. Journal of the American Statistical Association, 60(312): 1060~1066.
- Bond WJ, Midgley GF, Woodward FI. 2003. The importance of low atmospheric CO<sub>2</sub> and fire in promoting the spread of grasslands and savannas[J]. Global Change Biology, 9(7): 973~982.
- Bowman D, Walsh A, Milne DJ. 2001. Forest expansion and grassland contraction within a *Eucalyptus savanna* matrix between 1941 and 1994 at Litchfield National Park in the Australian monsoon tropics[J]. Global Ecology and Biogeography, 10(5): 535~548.
- Brotans L, Wolff A, Paulus G, et al. 2005. Effect of adjacent agricultural habitat on the distribution of passerines in natural grasslands[J]. Biological Conservation, 124(3): 407~414.
- Bucini G, Hanan NP. 2007. A continental-scale analysis of tree cover in African savannas[J]. Global Ecology and Biogeography, 16(5): 593~605.
- Buckland ST, Burnham KP, Augustin NH. 1997. Model selection: an integral part of inference[J]. Biometric, 53(2): 603~618.
- Dodd CK, Dorazio RM. 2004. Using counts to simultaneously estimate abundance and detection probabilities in a salamander community[J]. Herpetologica, 60(4): 468~478.
- Dorazio RM. 2007. On the choice of statistical models for estimating occurrence and extinction from animal surveys[J]. Ecology, 88(11): 2773~2782.
- Dorazio RM. 2009. On selecting a prior for the precision parameter of Dirichlet process mixture models[J]. Journal of Statistical Planning and Inference, 139(9): 3384~3390.
- Ferraz G, Nichols JD, Hines JE, et al. 2007. A large-scale deforestation experiment: effects of patch area and isolation on Amazon birds[J]. Science, 315(5809): 238.
- Frid A, Dill LM. 2002. Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk[J]. Conservation Ecology, 6(1): 11.
- Gavin SDGSD, Komers KEKPE. 2006. Do pronghorn (*Antilocapra americana*) perceive roads as a predation risk? [J]. Canadian journal of zoology, 84(12): 1775~1780.
- Gelman A, Hill J. 2007. Data analysis using regression and multilevel/hierarchical models[M]. USA: Cambridge University Press.
- Hanski I. 1999. Metapopulation ecology[M]. USA: Oxford University Press: 1~542.
- Holmes RT, Sherry TW. 2001. Thirty-year bird population trends in an unfragmented temperate deciduous forest: Importance of habitat change[J]. Auk, 118(3): 589~609.
- Hu X, Liu D, Wang W, et al. 2011. Clade 2.3. 2 Avian Influenza Virus (H5N1), Qinghai Lake Region, China, 2009-2010[J]. Emerging Infectious Diseases, 17(3): 560.
- Julliard R, Clavel J, Devictor V, et al. 2006. Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities[J]. Ecology Letters, 9(11): 1237~1244.
- Kéry M, Dorazio RM, Soldaat L, et al. 2009. Trend estimation in populations with imperfect detection[J]. Journal of Applied Ecology, 46(6): 1163~1172.
- Kéry M, Gardner B, Monnerat C. 2010. Predicting species distributions from checklist data using site-occupancy models[J]. Journal of Biogeography, 37(10): 1851~1862.
- Kéry M, Plattner M. 2007. Species richness estimation and determinants of species detectability in butterfly monitoring programmes[J]. Ecological Entomology, 32(1): 53~61.
- Kéry M, Royle JA, Schmid H. 2005. Modeling avian abundance from replicated counts using binomial mixture models[J]. Ecological Applications, 15(4): 1450~1461.
- Kéry M, Royle JA. 2010. Hierarchical modelling and estimation of abundance and population trends in metapopulation designs[J]. Journal of Animal Ecology, 79(2): 453~461.
- Kéry M. 2008. Estimating abundance from bird counts: Binomial mixture models uncover complex covariate relationships[J]. Auk, 125(2): 336~345.
- Kéry M. 2011. Towards the modelling of true species distributions[J]. Journal of Biogeography, 38(4): 617~618.
- Kociolek AV, Clevenger AP, Clair CC, et al. 2011. Effects of Road Networks on Bird Populations[J]. Conservation Biology, 25(2): 241~249.
- Koskimies P, Hannu P. 1989. Waterfowl censusing in environmental monitoring: a comparison between point and round counts[J]. Annual Zoology Fennici, 26: 201~206.
- Li Y, Liu L, Zhang Y, et al. 2011. New Avian Influenza Virus (H5N1) in Wild Birds, Qinghai, China[J]. Emerging Infectious Diseases, 17(2): 265~267.
- Lian X, Zhang T, Cao Y, et al. 2011. Road proximity and traffic flow perceived as potential predation risks: evidence from the Tibetan antelope in the Kekexili National Nature Reserve, China[J]. Wildlife Research, 38(2): 141~146.
- Liu J, Xiao H, Lei F, et al. 2005. Highly pathogenic H5N1 influenza virus infection in migratory birds[J]. Science, 309(5738): 1206.
- Ma Z, Cai Y, Li B, et al. 2010. Managing Wetland Habitats for Waterbirds: An International Perspective[J]. Wetlands, 30(1): 15~27.
- MacArthur RH, Wilson EO. 1967. The theory of island biogeography[M]. USA: Princeton University Press: 1~203.
- Mackenzie DI, Royle JA. 2005. Designing occupancy studies: general advice and allocating survey effort[J]. Journal of Applied Ecology, 42(6): 1105~1114.
- Martin TG, McIntyre S. 2007. Impacts of livestock grazing and tree clearing on birds of woodland and riparian habitats[J]. Conservation Biology, 21(2): 504~514.
- Martin TG, Possingham HP. 2005. Predicting the impact of livestock grazing on birds using foraging height data[J]. Journal of Applied Ecology, 42(2): 400~408.



- Nichols JD , Bailey LL , O'Connell AF , *et al.* 2008. Multi-scale occupancy estimation and modelling using multiple detection methods [J]. *Journal of Applied Ecology* , 45( 5) : 1321 ~ 1329.
- Nikolov SC. 2010. Effects of land abandonment and changing habitat structure on avian assemblages in upland pastures of Bulgaria [J]. *Bird Conservation International* , 20( 2) : 200 ~ 213.
- Pärt T , Söderström B. 1999. The effects of management regimes and location in landscape on the conservation of farmland birds breeding in semi-natural pastures [J]. *Biological Conservation* , 90( 2) : 113 ~ 123.
- Pelletier F. 2006. Effects of tourist activities on ungulate behaviour in a mountain protected area [J]. *Journal of Mountain Ecology* , 8: 15 ~ 19.
- Ponciano JM , Taper ML , Dennis B , *et al.* 2009. Hierarchical models in ecology: confidence intervals , hypothesis testing , and model selection using data cloning [J]. *Ecology* , 90( 2) : 356 ~ 362.
- Preiss E , Martin JL , Debussche M. 1997. Rural depopulation and recent landscape changes in a Mediterranean region: Consequences to the breeding avifauna [J]. *Landscape Ecology* , 12( 1) : 51 ~ 61.
- Prugh LR , Hodges KE , Sinclair RE , *et al.* 2008. Effect of habitat area and isolation on fragmented animal populations [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* , 105( 52) : 20770 ~ 20775.
- Puig P. 2003. Characterizing additively closed discrete models by a property of their maximum likelihood estimators , with an application to generalized hermite distributions [J]. *Journal of the American Statistical Association* , 98( 463) : 687 ~ 692.
- Reimers E , Dahle B , Eftestøl S , *et al.* 2007. Effects of a power line on migration and range use of wild reindeer [J]. *Biological Conservation* , 134( 4) : 484 ~ 494.
- Rosenstock SS , Anderson DR , Giesen KM , *et al.* 2002. Landbird counting techniques: current practices and an alternative [J]. *The Auk* , 119( 1) : 46 ~ 53.
- Royle JA. 2004. N-Mixture Models for Estimating Population Size from Spatially Replicated Counts [J]. *Biometrics* , 60( 1) : 108 ~ 115.
- Sæther BE , Engen S , Matthysen E. 2002. Demographic characteristics and population dynamical patterns of solitary birds [J]. *Science* , 295( 5562) : 2070.
- Sauer JR , Peterjohn BG , Link WA. 1994. Observer Differences in the North American Breeding Bird Survey [J]. *Auk* , 111( 1) : 50 ~ 62.
- Spiegelhalter DJ , Best NG , Carlin BP , *et al.* 2002. Bayesian measures of model complexity and fit [J]. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B , Statistical Methodology* , 64( 4) : 583 ~ 639.
- Seber GAF. 1982. *The Estimation of Animal Abundance and Related Parameters* [M]. USA: Charles Griffin: 1 ~ 672.
- Sturtz S , Ligges U , Gelman A. 2005. R2WinBUGS: a package for running WinBUGS from R [J]. *Journal of Statistical Software* , 12( 3) : 1 ~ 16.
- Taylor SL , Pollard KS. 2008. Evaluation of Two Methods to Estimate and Monitor Bird Populations [J]. *Plos One* , 3( 8) : e3047.
- Tewksbury JJ , Black AE , Nur N , *et al.* 2002. Effects of anthropogenic fragmentation and livestock grazing on western riparian bird communities [J]. *Studies in Avian Biology* , 25: 158 ~ 202.
- Thomas L , Martin K. 1996. The importance of analysis method for breeding bird survey population trend estimates [J]. *Conservation Biology* , 10( 2) : 479 ~ 490.
- Van Auken OW. 2000. Shrub invasions of North American semiarid grasslands [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics* , 31: 197 ~ 215.
- White GC , Bennetts RE. 1996. Analysis of frequency count data using the negative binomial distribution [J]. *Ecology* , 77( 8) : 2549 ~ 2557.
- Williams BK , Nichols JD , Conroy M. 2002. *Analysis and management of animal populations* [M]. USA: Academic Press: 1 ~ 817.
- Zipkin EF , Royle JA , Dawson DK , *et al.* 2010. Multi-species occurrence models to evaluate the effects of conservation and management actions [J]. *Biological Conservation* , 143( 2) : 479 ~ 484.

## 附件

```
library( "R2WinBUGS" )
setwd( "d: /" )
sink( "mlin.txt" )
cat( "
model {
a0 ~ dnorm( 0 0.0001 )
a1 ~ dnorm( 0 0.0001 )
a2 ~ dnorm( 0 0.0001 )
a3 ~ dnorm( 0 0.0001 )
a4 ~ dnorm( 0 0.0001 )
b0 ~ dnorm( 0 0.0001 )
b3 ~ dnorm( 0 0.0001 )
b5 ~ dnorm( 0 0.0001 )
for ( i in 1: K ) {
log( lambda[ i ] ) <- a0 + a1* forest[ i ] + a2* distance2road
[ i ] + a3* area[ i ] + a4* graze[ i ] N[ i ] ~ dpois( lambda[ i ] )
for ( j in 1: T ) {
lp[ i j ] <- b0 + b3* date1[ i j ] + b5* observer[ i j ]
p[ i j ] <- 1 / ( 1 + exp( lp[ i j ] ) )
x[ i j ] ~ dbin( p. lim[ i j ] N[ i ] )
}
```

```
}
}
Ntot <- sum( N [ ] )
}
" , fill = TRUE )
sink( )
Nst <- apply( c , 1 , max ) + 1
data <- list ( " observer " , " month " , " distance2road " , " cover " ,
" graze " , " area " )
inits <- function( ) {
list( a0 = 0 , a1 = 0 , a2 = 0 , a3 = 0 , a4 = 0 , b0 = 0 , b3 = 0 , b5 = 0 , N =
Nst ) }
parameters <- c( " a0 " , " a1 " , " a2 " , " a3 " , " a4 " , " b0 " , " b3 " ,
" b5 " , " Ntot " , " N " )
ni <- -50000
nb <- -5000
nt <- -5
nc <- -1
out <- bugs (
data , inits , parameters , model.file = "mlin.txt" , n.thin = nt , n.chains =
nc , n.burnin = nb , n.iter = ni , debug = TRUE , DIC = TRUE , working.directory = getwd( ) )
```