

# 野生动物对生境选择的研究概况\*

魏辅文 冯祚建 王祖望

(中国科学院动物研究所 北京 100080)

关键词 生境选择 野生动物

一般而言,生境指动物所生活的地方。除人类以外,所有动物只要环境中其最基本的资源条件如食物、水分和隐蔽场所等得到满足,且与气候、竞争者和捕食者相互适应,均能生活在这样的环境。人类甚至可以在以上条件得不到满足的环境中生存,因为人类可以改变其生存环境来满足其生存需要。因此,人类几乎占据地球的所有地方,而动物则限制在某些特定的区域<sup>[1]</sup>。

人类对动物生境的描述和记录可追述到亚里士多德时代,亚里士多德可能是较早观察和记录动物生境的自然历史学家<sup>[1]</sup>。到19世纪和20世纪初,人们开始认识到植物和动物之间的相互关系<sup>[2]</sup>和动物种类的变化与植物演替间的相互关系<sup>[3]</sup>。在早期,生物学家仅仅认识到气候、食物和繁殖等因素是影响动物分布的主要原因<sup>[1,4]</sup>。其后,他们很快发现动物的分布不能仅以气候和资源条件来解释。

对动物生境选择进行开创性研究的要算生态学家 David Lack。Lack 在研究鸟类和环境之间的关系时发现,鸟类能识别环境中的某些特征,并依据这些特征来主动选择生活环境。如果没有这些特征,即使环境中包含动物所有必需的资源,它们也不能在这样的环境中生活<sup>[5]</sup>。Lack 的观点标志着生境选择概念的诞生,并推动了动物和环境之间相互关系的研究<sup>[1]</sup>。自 Lack 以后,各国学者在动物对生境选择方面做了大量的研究工作。

Svardson 和 Hilden 分别提出了动物对生境选择的模式,即动物对生境选择分为两个过程:首先利用环境的一般特征并在不同的环境

---

\* 本文是国家自然科学基金资助项目 No. 39730110 部分研究内容;

第一作者简介:魏辅文,男,34岁,副研究员,博士;

收稿日期:1997-12-15,修回日期:1997-02-10

中进行粗略的选择,然后再据某些精细的特征来选择特定的生存环境<sup>[6,7]</sup>。Harris 企图通过实验来验证动物对生境有主动选择的观点。他在研究拉布拉多白足鼠(*Peromyscus maniculatus*)两个亚种对人工生境的选择时发现,受试动物喜欢选择与其自然环境相似的人工生境,并推论拉布拉多白足鼠以视觉为线索来选择生境<sup>[8]</sup>。Wecker 曾试图确定早期的经验(如学习)在动物生境识别和选择中的作用,但他发现动物对生境的识别和选择在很大程度上并不依赖于早期经验<sup>[9]</sup>,然而 Klopfer(1963)的研究结果却揭示褐斑翅雀(*Spizella passerina*)对生境的选择在一定的程度上依赖于早期的经验<sup>[10]</sup>。Wecker 比较了不同基因结构的拉布拉多白足鼠对生境的选择模式,发现它们对生境的选择模式是由基因所决定的,而早期的学习行为又将加强这种选择模式<sup>[11]</sup>。

Svardson 认为,种内竞争和种间竞争等因素要比生境因素本身更加影响动物选择生境<sup>[6]</sup>。随着 Hutchinson 多维生态位概念的提出和生态位理论的发展,特别是在评价种间竞争对动物分布的影响时,动物如何选择生境一直是生态学研究的热点。各国学者在这方面做了大量的研究工作,研究地点、研究方法和研究对象多样。研究方法包括野外测定和实验,如去除法<sup>[12-14]</sup>和食物添加法等<sup>[15,16]</sup>;研究对象涉及哺乳类<sup>[17-19]</sup>、鸟类<sup>[20,21]</sup>、爬行类<sup>[22,23]</sup>、两栖类<sup>[12,24]</sup>和鱼类<sup>[25,26]</sup>。一系列的研究结果表明,动物对生境的选择不但受到种内竞争<sup>[27-29]</sup>、种间竞争<sup>[30-34]</sup>和捕食者<sup>[26,35,36]</sup>等因素的影响,同时还受到与动物生存和繁殖有关的环境因素影响<sup>[37-40]</sup>。

种间竞争在动物生境选择中的作用有不少的研究工作。Hilden 通过研究鸟类对生境的选择后认为,种间竞争是影响动物选择生境的主动力,且这种主动力可能在过去起作用<sup>[7]</sup>。Rosenzweig & Winakur 发现,不同物种之间的微生境利用是互补的,微生境互补是由于种间相互竞争的结果<sup>[41]</sup>。Brown & Lieberman 提到,沙漠中不同的啮齿动物对生境的选择有明

显的差异<sup>[42]</sup>。M'Clokey & Fieldwick 发现同域分布的白足鼠(*Peromyscus leucopus*)和草原田鼠(*Microtus pennsylvanicus*)在生境利用上也有明显的差异<sup>[43]</sup>。Dueser & Shugart 研究了三种同域分布的白足鼠、东美花鼠(*Tamias striatus*)和精鼠(*Ochrotomys nuttalli*)对微生境的选择,结果表明,处于同一生境中的相似物种,由于相互竞争导致有截然不同的微生境利用方式。如白足鼠选择利用环境中树木种类较多、具有较大的树桩、离乔木较远的微生境;东美花鼠选择利用乔木密度较大、灌木和草本层密度较小的微生境;精鼠选择利用树木密度和草本层密度较大、树桩密度较小的微生境<sup>[17]</sup>。Reinert(1984)在研究同域分布的响尾蛇(*Crotalus horridus*)和铜头蝮(*Agkistrodon contortrix mokeson*)时同样发现,这两种蛇表现出截然不同的微生境利用方式。铜头蝮利用环境中相对开阔的生境,生境中岩石的密度大而树木的密度小,而响尾蛇利用的生境正好相反<sup>[22]</sup>。这方面的研究工作在国外开展的较多,在此不一一赘述。研究结果大多表明,由于物种间相互竞争的结果,同域分布的相似物种有截然不同的微生境利用方式。

许多学者还通过各种不同的实验方法来验证种间竞争在动物生境选择中的作用。Hairston 通过去除法对三种蜆螈进行了对比研究,证明种间竞争在利用相同资源的物种中,对生境选择起着重要的主导作用<sup>[24]</sup>。Keen 通过实验对两种蜆螈的生境选择进行了研究,表明两种蜆螈拥有截然不同的生境利用和生活方式,说明种间竞争对这两种动物的生境选择同样有着重要的意义<sup>[44]</sup>。而 Tinkle 却发现,当去除某些动物后,其它沙漠啮齿动物在生境选择、成活率和种群密度方面没有多大的改变<sup>[32]</sup>。Lemen & Freeman 也在野外通过去除实验来验证种间竞争是否对动物的生境利用有所影响,结果表明当去除体型较大的梅氏更格卢鼠(*Dipodomys merriami*)后,食性相似、体型较小的纤小囊鼠(*Perognathus longimembris*)在生境选择方面发生改变<sup>[14]</sup>。

至于种内竞争在动物生境选择中的作用也有不少研究工作。Schoener(1968)和 Schoener & Gorman(1968)对安乐蜥(*Anolis* sp.)的生境选择进行了研究,发现不同性别和不同年龄组的个体由于种内竞争导致其生境利用分离<sup>[45-47]</sup>。O'Connor *et al* 发现,随着 Bryozoa 种群密度的增加,它们对生境利用的宽度也增加<sup>[28]</sup>。Crowell & Pimm 同样发现随着种群密度增加,由于种内竞争压力增加,导致拉布拉多白足鼠的生境利用范围扩大<sup>[29]</sup>。Myllymaki 发现,黑田鼠(*Microtus agrestis*)不同个体对食物资源的竞争对其种群动态有重要的影响<sup>[27]</sup>。Van Horne 研究了不同年龄组和不同密度拉布拉多白足鼠种群的生境选择,发现不同年龄组间由于种内竞争的结果导致对生境的利用方式不同,成体较亚成体利用的生境生态位宽。以上研究结果说明种内竞争同样影响动物对生境的选择和利用<sup>[48]</sup>。

我国学者主要在环境因素对动物生境选择的影响方面开展了一些研究工作<sup>[37-39]</sup>,而有关竞争对动物生境选择的影响却研究极少<sup>[35,49]</sup>,有待今后进一步加强这方面的研究工作。魏辅文在研究同域分布的大熊猫和小熊猫对生境选择时发现,虽然这两种熊猫利用同样的生境,但其微生境的利用方式却完全不同。王桂明同样发现尽管内蒙古草原的某些小型哺乳动物利用同一植被斑块(如阴坡灌丛、阳坡半灌丛),但它们所利用的微生境却有明显的分离。樊乃昌等通过对高原鼠兔和达乌尔鼠兔对栖息地适应性的研究发现,高原鼠兔喜欢选择植被低矮开阔的生境,而达乌尔鼠兔喜欢选择草场植被郁闭条件较好的生境,两种鼠兔栖息地的分化不仅与竞争有关,而且与环境风险和各自的反捕食需求有关<sup>[35]</sup>。

由此可见,生境选择是一个非常复杂的过程。包括多层次的判别和一系列相关因子之间的交互作用。Johnson 提出,动物对生境的选择包括一系列的等级序位。第一序位的选择是对地理区域的选择;第二序位的选择是在地理区域内确定活动的巢域;第三序位的选择则是在

巢域范围内选择不同类型的组成部分<sup>[50]</sup>。Hutto 研究了非繁殖期迁徙鸟类的生境选择,提出动物对生境的选择是一系列分等级的决策过程,就大的尺度而言,动物对生境的选择主要是天生的,长期进化的力量(Evolution force)驱使它们选择一定的迁徙路线和越冬场地,限制其在特定的地理区域内生活。动物在这一特定的区域内,在权衡消费和利益(Costs-benefits)之间的关系后,在不同的环境之间进行选择,最后选定某一特定生境(微生境)<sup>[51]</sup>。

近几十年来,随着人类活动范围的不断扩大,野生动物赖以生存的环境大面积消失,生境日趋破碎化,最适生境总面积逐渐减少,残留生境斑块面积还在进一步缩小且各生境斑块之间的距离逐渐增大。生境消失和破碎化严重影响动物的生存和繁衍,它不仅改变了生境的质量、食物基地的类型和动物赖以生存的小气候,而且增加了动物之间的竞争和近亲繁殖率<sup>[1]</sup>。因此,研究生境破碎化对动物的生存和繁衍的影响是近年在景观生态学的基础上逐渐兴起的热门研究领域<sup>[52,53]</sup>,也是保护生物学研究领域的热点研究课题之一<sup>[54]</sup>。国外学者在这方面取得了可喜的研究成果,我国则正处于起步阶段,有待进一步加强。

## 参 考 文 献

- 1 Morrison, M. L., B. G. Marcot, R. W. Mannan. *Wildlife-Habitat Relationships: Concepts and Applications*. Wisconsin: The University of Wisconsin Press, 1992.
- 2 Merriam, C. H. Results of a biological survey of the San Francisco Mountains region and desert of the Little Colorado River in Arizona. USDA Bureau of Biology, *Survey of American Fauna*. 1890, 3:1132.
- 3 Adams, C. C. The ecological succession of birds. *Auk*, 1908, 25:109~153.
- 4 Grinnell, J. Field tests of theories concerning distributional control. *American Naturalist*. 1917, 51:115~128.
- 5 Lack, D. Habitat selection in birds with special reference to the effects of afforestation on the Brechland avifauna. *J. Animal Ecology*. 1933, 2:239~262.
- 6 Svardson, G. Competition and habitat selection in birds. *Oikos*, 1949, 1:157~174.

- 7 Hilden, O. Habitat in birds. *Annales Zoologici Fennici*, 1965, 2:53~75.
- 8 Harris, V. T. An experimental study of habitat selection by prairie and forest races of the deer mouse, *Peromyscus maniculatus*. Contributions from the Laboratory of Vertebrate Biology No. 56. University of Michigan, Ann Arbor, 1952.
- 9 Wecker, S. C. The role of early experience in habitat selection by the prairie deer mouse, *Peromyscus maniculatus bairdi*. *Ecol. Monogr.*, 1963, 33:307~325.
- 10 Klopfer, P. H. Behavioral aspects of habitat selection: The role of early experience. *Wilson Bulletin*, 1963, 75:15~22.
- 11 Wecker, S. C. Habitat selection. *Scientific American*, 1964, 211:109~116.
- 12 Jaeger, R. G. Competitive exclusion as a factor influencing the distributions of two species of terrestrial salamanders. *Ecology*, 1971, 52:632~637.
- 13 Hairston, N. G. An experimental test of a guild; Salamander competition. *Ecology*, 1981, 62(1):65~72.
- 14 Lemen, C. A., P. W. Freeman. Interference competition in a heteromyid community in the Great Basin of Nevada, USA. *Oikos*, 1986, 46:390~396.
- 15 Sullivan, T. P., D. S. Sullivan. Population dynamics and regulation of Douglas squirrel (*Yamiasciurus douglassi*) with supplemental food. *Oecologia*, 1982, 53:264~270.
- 16 Grubb, T. C., Jr. Changes in the flocking behavior of wintering English titmice with time, weather and supplementary food. *Animal Behavior*, 1987, 35:794~806.
- 17 Dueser, R. D., H. H. Shugart, Jr. Microhabitats in forest-floor small mammal fauna. *Ecology*, 1978, 59(1):89~98.
- 18 Kitchings, J. T., D. J. Levy. Habitat patterns in a small mammal community. *J. Mammal.*, 1981, 62:814~820.
- 19 Murua, R., L. A. Gonzalez. Microhabitat selection in two Chilean cricetid rodents. *Oecologia*, 1982, 52:12~15.
- 20 Anderson, S. H., H. H. Shugart, Jr. Habitat selection of breeding birds in an east Tennessee deciduous forest. *Ecology*, 1974, 55:828~837.
- 21 MacKenzie, D. I., S. G. Sealy. Nest site selection in eastern and western kingbirds: A multivariate approach. *Condor*, 1981, 83:310~321.
- 22 Reinert, H. K. Habitat separation between sympatric snake populations. *Ecology*, 1984, 65(2):478~486.
- 23 Szaro, R. C. Management of amphibians, reptiles, and small mammals in North America. USDA Forest Service General Technical Report RM-166, 1988.
- 24 Hairston, N. G. An experimental test of a guild; Salamander competition. *Ecology*, 1981, 62(1):65~72.
- 25 Werner, E. E., D. J. Hall. Optimal foraging and size selection of prey by the bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Ecology*, 1974, 55:1 216~1 232.
- 26 Werner, E. E., J. F. Gilliam, D. J. Hall *et al.* An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology*, 1983, 64:1 540~1 548.
- 27 Myllymaki, A. Intraspecific competition and home range dynamics in the field vole *Microtus agrestis*. *Oikos*, 1977, 29:553~569.
- 28 O'Connor, R. J., P. J. S. Boaden, R. Seed. Niche breadth in Bryozoa as a test of competition theory. *Nature*, 1975, 256:307~309.
- 29 Crowell, K. L., S. L. Pimm. Competition and niche shifts of mice introduced onto small islands. *Oikos*, 1976, 27:251~258.
- 30 Werner, E. E., D. J. Hall. Foraging efficiency and habitat switching in competing sunfishes. *Ecology*, 1979, 60:256~264.
- 31 Keen, W. L. Habitat selection and interspecific competition in two species of plethodontid salamanders. *Ecology*, 1982, 63:94~102.
- 32 Tinkle, D. W. Results of experimental density manipulation in an Arizona lizard community. *Ecology*, 1982, 63:57~65.
- 33 Hairston, N. G. The experimental test of an analysis of field distributions; competition in terrestrial salamanders. *Ecology*, 1980, 61:817~826.
- 34 Schoener, T. W. The controversy over interspecific competition. *American Scientist*, 1982, 70:586~595.
- 35 樊乃昌, 张道川. 高原鼠兔和达尔乌鼠兔的摄食行为及对栖息地适应性的研究. *兽类学报*, 1996, 16(1):48~53.
- 36 Sih, P. C., J. P. Mepeck, K. Strohmeier. Predation, competition, and prey communities: a review of field experiments. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1985, 16:269~311.
- 37 宋延龄, 李善元. 海南坡鹿对生境的选择与利用. 见: 中国动物学会主编: 中国动物学会成立 60 周年纪念论文集. 北京: 中国科学技术出版社, 1994. 457~461.
- 38 张明海, 萧前柱. 冬季马鹿采食生境和卧息生境的研究. *兽类学报*, 1990, 10(3):175~183.
- 39 魏辅文, 周 昂, 胡锦矗等. 马边大风顶自然保护区大熊猫对生境的选择. *兽类学报*, 1996, 16(4):241~245.
- 40 Brown, J. H., G. A. Lieberman. Resource utilization and coexistence of seed-eating desert rodents in sand dune habitats. *Ecology*, 1973, 54:788~797.
- 41 Rosenzweig, M. L., J. Winakur. Population ecology of desert rodent communities; habitats and environmental complexity. *Ecology*, 1969, 50:558~572.
- 42 Brown, J. H., G. A. Lieberman. Resource utilization and co-

- existence of seedeating desert rodents in sand dune habitats. *Ecology*, 1973, 54: 788~797.
- 43 M' Closkey, R. J., B. Fieldwick. Ecological separation of sympatric rodents (*Peromyscus* and *Microtus*). *J. Mammal.*, 1975, 56: 119~129.
- 44 Keen, W. L. Habitat selection and interspecific competition in two species of plethodontid salamanders. *Ecology*, 1982, 63: 94~102.
- 45 Schoener, T. W. The controversy over interspecific competition. *American Scientist*, 1982, 70: 586~595.
- 46 Hutto, R. L. Habitat selection by nonbreeding, migratory land birds. In M. L. Cody (eds), *Habitat selection in bird*. New York: Academic Press, 1985. 455~476.
- 47 Schoener, T. W. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185: 27~39.
- 48 Van Horne, B. Niches of adult and juvenile deer mice (*Peromyscus maniculatus*) in seral stages of coniferous forests. *Ecology*, 1982, 63: 992~1 003.
- 49 边疆晖, 樊乃昌, 景增春等. 高原鼠兔和达甘肃鼠兔的摄食行为及对栖息地适应性的研究. 见: 纪念陈桢教授诞辰100周年论文集. 北京: 中国科技出版社, 1994. 403~408.
- 50 Johnson, D. H. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*, 1980, 61: 65~71.
- 51 Hutto, R. L. Habitat selection by nonbreeding, migratory land birds. In M. L. Cody (eds), *Habitat selection in bird*. New York: Academic Press, 1985. 455~476.
- 52 Forman, R. T., M. Godron. *Landscape ecology*. New York: John Wiley and Sons, 1986.
- 53 Hansson, L., L. Fahrig, G. Merriam. Mosaic landscape and ecological processes. London: Chapman & Hall, 1995.
- 54 Meffe, C. K., C. R. Carroll. *Principles of conservation biology*. Massachusetts: Sinauer Assoc. Inc., Sunderland, 1994.