

# 野生动物觅食地选择的研究进展\*

王 征\*\* 张旭晖

(南京林业大学生物与环境学院, 南京 210037)

**摘 要** 觅食地选择是指个体对不同觅食地的非随机利用, 是影响个体生存力和适合度的行为反应。觅食地的质量影响着动物的生存和繁殖, 直接决定了动物种群的续存。一直以来, 觅食地选择都是动物生态学研究的重点领域之一。本文从动物觅食地选择的理论背景、影响因素和时空尺度变异等 3 个角度, 对现有的觅食地选择研究进行了综述, 并通过对一些研究案例的剖析, 从理论和实践上探寻动物觅食地选择的理论机制, 进而为今后的觅食地研究提出相应建议。

**关键词** 栖息地; 觅食地选择; 时空尺度; 野生动物; 影响因子

**中图分类号** Q958. 1 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2014)11-3150-07

**Selection of foraging habitats by wildlife: A review.** WANG Zheng\*\*, ZHANG Xu-hui (College of Biological and Environmental Science, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2014, 33(11): 3150–3156.

**Abstract:** Foraging habitat selection, defined as non-random use of potential foraging habitats by animal individuals, is a behavioral strategy that is expected to contribute significantly to the viability and fitness of wildlife. The quality of foraging habitats not only affects the survival and reproduction of wildlife, but also determines the persistence of wildlife population. Foraging habitat selection has long been one of the important topics of animal ecology studies. In this review, we summarized studies conducted over the past several decades, paying particular attention to three aspects including theory background, influencing factors, and temporal and spatial variations. We discussed results from a number of case studies, aiming to uncover the underlying mechanism of foraging habitat selection. We also put forth some perspectives for future studies.

**Key words:** habitat; foraging habitat selection; temporal and spatial scales; wildlife; influencing factors.

栖息地 (habitat) 一词最早由美国生态学家 Grinnel 于 1917 年提出, 是指野生动物个体、种群或群落赖以生存的空间 (Morris *et al.*, 2008)。理论上来说, 一个适宜的栖息地不仅为动物提供充足的食物资源, 亦能为动物提供良好的繁殖场所、躲避天敌和不良气候的庇护地, 故栖息地对于动物生活史各个阶段都格外重要 (Cody, 1985)。在长久的自然进化中, 动物对栖息地产生了特殊的生态适应, 进而产生了对栖息地的偏好性和选择性 (郑光美, 2012)。通过栖息地选择的研究, 可以了解动物的生物学需求及为了满足其需求而选择适应环境的策略 (Manly

*et al.*, 2002; Wirsing & Heithaus, 2014), 其结果不仅为野生动物的保护和管理提供决策依据, 更有助于探寻物种行为进化与环境的适应关系、同域分布物种的种间关系与生态承载力评估等 (Scott *et al.*, 2002; Guisan & Thuiller, 2005; Morris, 2011)。因此, 动物的栖息地选择一直以来都是动物生态学和保护生物学的热点问题之一 (Fieberg *et al.*, 2010; 郑光美, 2012; Takahata *et al.*, 2014)。

觅食地选择是栖息地选择研究的重要内容之一, 是指个体对不同觅食地的非随机利用, 亦是影响个体生存力和适合度的行为反应 (Van Beest *et al.*, 2010)。觅食地的质量影响着动物生存和繁殖成功率, 直接决定了动物种群的续存 (Cody, 1985)。近年来, 大量生态学家对动物的觅食地选择进行研究

\* 国家自然科学基金青年项目 (31200282)、江苏省高校优势学科建设工程项目和南京林业大学高学历人才基金项目 (GXL201306) 资助。

\*\* 通讯作者 E-mail: zhengw1028@163.com

收稿日期: 2014-04-17 接受日期: 2014-07-18

分析,其结果不仅有效地探寻影响动物觅食地选择的关键生态因子,更有助于了解动物对获取优质食物和躲避天敌的行为决策(Morris, 2011; Dudley *et al.*, 2012; Monsarrat *et al.*, 2013),但目前仍缺乏对觅食地选择理论机制的系统总结,这不利于觅食地研究的未来发展。探明觅食地选择的理论背景有助于揭示动物选择觅食地的关键环节,以分析关键生态因子并揭示动物适应环境的行为策略。而环境中影响动物觅食地选择因子众多,且这些因子会发生明显的时空变化,能否真实地揭示动物觅食地选择的规律,在很大程度上取决于研究者对研究因子和时空尺度的选择和应用,如果使用了不恰当的分析尺度,影响觅食地选择的一些关键因子可能会被忽略,直接影响到研究结果的客观性和实效性。野生动物觅食地选择的理论背景、影响因素和时空尺度这3个方面对于研究觅食地选择十分重要,但仍缺乏较系统的总结和归纳。因此,本文拟在分析觅食地选择的理论背景基础之上,通过对一些研究案例的分析,揭示影响觅食地选择的重要生态因子及其时空尺度的变化规律,以期揭示动物觅食地选择的理论机制,进而为觅食地的未来研究提供有价值的参考建议。

## 1 理论背景

动物在选择合适的觅食地时,不仅要评估环境中食物资源的可获得性,更要考虑人为干扰、捕食的危险性,这种利弊权衡实际上与最优觅食理论相关(Van Beest *et al.*, 2010; Dudley *et al.*, 2012)。最优觅食理论(optimal foraging theory, OFT)是动物为获得最大的觅食效率所采取的各种方法和措施,如选择最有利的食物,或最优食谱,或选择最有利的觅食地等(Davies *et al.*, 2012)。通常,一个进化上精明的个体会评价利弊之间的关系,选择那些能获得最优质食物的栖息地。最理想的觅食地选择取决于权衡不同觅食地的不同适合度以获得最优化选择(Morris *et al.*, 2008)。动物对某些优良觅食地的偏好利用,部分是由遗传性决定的。一些研究以白足鼠(*Peromyscus maniculatus*)等动物为例,验证了遗传对觅食地选择的影响,结果表明,这些对草地或林地的选择是通过遗传而获得(Wecker, 1963; Davis & Stamps, 2004)。此外,动物幼年期的经验学习,亦能促使动物对觅食地的优化选择,这是动物对环境适应性的结果。因为觅食地的质量随时间、地点发生

变化,对于幼龄动物来说,选择有效的觅食地和形成对某一最好觅食地的喜好,可能是来自于它们对环境的适应(Dale & Christiansen, 2010)。

动物的种群密度对觅食地选择有深刻的影响,但这种影响并非一成不变的(Cody, 1985)。一些研究将动物的种群密度与觅食地选择相结合并提出理想自由分布模型(Fretwell & Lucas, 1969)。该模型假设个体总是选择能使其适合度达到最大的觅食地,故当动物密度较低时,所有的个体都偏好选择优质的觅食地;但随着种群密度的增加,觅食地质量将下降,其直接后果是影响动物种群增长而降低其适合度,于是部分个体会转向利用质量较差的觅食地,以保持被利用觅食地的实际适合度较大(Battin, 2004; 戴强等, 2007)。因此,动物觅食地的实际利用率并不一定与栖息地质量正相关,研究者还必须清楚地了解种群密度对动物觅食地选择行为以及对动物适合度的影响。

## 2 影响因素

决定动物的觅食地选择因素是复杂的,具体可包括动物种群的种间关系(捕食和竞争)、觅食地的特征(海拔、坡度、植物种类、食物资源、边缘面积、小气候和水源可获得性等)和人为干扰特征(距小路距离和距居民点距离等)等因素(Cody, 1985; Bergeson *et al.*, 2013)。因此,研究者若想弄清觅食地质量与动物栖息地选择的关系,还必须清楚地了解各种因素对动物觅食地选择行为以及对动物适合度的影响。

### 2.1 种间关系

种间关系是影响觅食地选择的重要因素。物种间的相互作用影响着一个种群在特定区域内的出现,尤其是竞争和捕食关系,将进一步影响种间的觅食地选择结果(Kittle *et al.*, 2008; 吴鹏举等, 2009; Bergeson *et al.*, 2013)。

具体而言,竞争使得同域分布物种的觅食地出现重叠和分化。在四川省栗子坪自然保护区公益海,同域分布的两种雉类,红腹角雉(*Tragopan temminckii*)和血雉(*Ithaginis cruentus*)在海拔分布和植被类型等因子上都存在一定重叠性,而对于微生境特征利用上存在一定的分化,这种对资源的竞争与分化是两种雉类能够同域分布的基础条件之一(崔鹏等, 2008)。除雉类外,在同域分布的偶蹄类和翼手类动物觅食地选择中也有类似的现象(Russo *et*

*al.*, 2005; Kittle *et al.*, 2008; Bergeson *et al.*, 2013; Kusch & Schmitz, 2013)。捕食往往改变了动物的觅食地选择规律(Bonnot *et al.*, 2013; DeCesare *et al.*, 2014)。动物势必对觅食地中捕食压力和食物利益进行利弊权衡以做出最优选择。生境中优质食物多但捕食压力较大常迫使该动物放弃此类生境而选择其他。如捕食压力导致狍(*Capreolus capreolus*)觅食地选择发生变化,它们偏好选择远离人为干扰且食物质量较多的生境,而放弃其他生境(Bonnot *et al.*, 2013)。而美洲马鹿(*Cervus canadensis manitobensis*)雌性个体在狼捕食的压力下常选择低质量的觅食生境,且常聚群取食以稀释捕食压力(Van Beest *et al.*, 2013)。

## 2.2 觅食地特征

觅食地特征是决定动物觅食地选择的重要因素,生境中食物、隐蔽和水常决定了动物种群的续存。地形地貌、植被特点和水源可获得性常作为觅食地特征研究的切入点(吴鹏举等, 2009; 叶元兴等, 2012)。

具体来说,地形地貌不仅在宏观上决定了动物的地理分布,更为动物提供躲避天敌的天然庇护所。如一些鸟类和兽类偏好在坡度较大的区域取食,这不仅能防止天敌动物的捕食,更能增加逃逸的可能性(Dorji *et al.*, 2011; Monsarrat *et al.*, 2013)。植被特征影响着生境中食物种类和隐蔽性,进而对动物觅食地选择起决定性的作用。如在云南大中山,中山湿性常绿阔叶林中壳斗科(Fagaceae)、樟科(Lauraceae)树木较多,郁闭度较高,不仅为黑颈长尾雉提供了潜在的食物资源,也为其提供良好的庇护所(Zhou *et al.*, 2010);而东黑冠长臂猿(*Nomascus nasutus*)在喀斯特森林觅食时,生境中高大的乔木为动物提供良好的庇护和食物资源(Fan *et al.*, 2011)。由此可见,植被中与食物、隐蔽相关的生态因子在动物觅食地选择中具有重要意义,故植被特征已成为现今觅食地选择研究的重要内容之一(Fieberg *et al.*, 2010; 郑光美, 2012)。水源是维系物种生存基本要素,离水源较近确保了动物对水源可获得性的增加,这是大多数鸟类和兽类的觅食地特征(李乐等, 2010; 叶元兴等, 2012)。总之,觅食地自身特征影响了动物生存的最基本要素,食物、隐蔽和水,因而成为觅食地研究的重要内容。

## 2.3 干扰特征

人类活动对动物生境的影响日趋加剧,导致动

物生境丧失或破碎化,是影响动物觅食地选择的主要因子之一。

在人类干扰的影响下,野生动物常回避利用一些人类干扰较严重的生境,而偏好其他干扰较小的生境,这是大多数动物面对人为干扰所采取的行为对策(Dorji *et al.*, 2011)。远离人为干扰这种特点在兽类和鸟类的觅食地中都广泛体现(李乐等, 2010; 叶元兴等, 2012; Xie *et al.*, 2012)。但是动物并非一味地回避人为干扰较严重的生境。一些干扰较强的生境反而成为动物偏好选择的取食生境,因为该类生境优质食物资源较多。如在云南大中山,黑颈长尾雉(*Syrnaticus humiae*)就偏爱在人类活动较高的小路上觅食,其原因在于此类生境常易于雉类取食(Zhou *et al.*, 2010)。利用GIS评价陕西洋县朱鹮生境质量结果表明,朱鹮常离人类干扰较近,主要是因为这些区域有高质量的食物,且地形方便朱鹮逃逸(Li *et al.*, 2002)。因此,动物对人类干扰条件的选择,常反映其在获取高质量食物和躲避危险之间的权衡,在觅食生境研究中必须考虑此项因子的重要性。

## 3 时空尺度

尺度(scale)的差异造成物种栖息地特征的主导因子差异(Mayor *et al.*, 2009; DeCesare *et al.*, 2014)。时间与空间尺度是栖息地选择研究的两个重要尺度。从时空尺度而言,时滞效应使得动物的觅食地选择行为更为复杂,一个个体或者种群可以不立刻对环境变化起反应。这些特征不仅在时间发生变化,而且在不同的地区也有不同的变化(Sawyer & Brashares, 2013)。因此,某个物种的觅食地选择往往是指在特定的时间和地区内种群的栖息地选择状况,从不同尺度上研究觅食地选择,能得出不同结论(Zhou *et al.*, 2010; Fuller & Rothery, 2013)。

### 3.1 时间尺度

以时间尺度而言,动物所面对的生存环境是不断变化的。动物在不同的生活史阶段、不同季节、不同年份的生理和生存需求存在明显差异(Nielsen *et al.*, 2010; Fan *et al.*, 2011)。这种觅食地自然条件的变化性和动物生存需求的变化性决定了动物觅食地选择行为在时间尺度上的动态变化特征。

繁殖季节是动物生存繁衍的关键时期。适宜的觅食地不仅促进动物的繁殖成功率,更影响其种群的适合度(Miguet *et al.*, 2013; Monsarrat *et al.*,



2013),因此,繁殖期的觅食地选择对于动物生存至关重要。通常,安全性是动物繁殖季节觅食地选择的主要因素。一些鸨类鸟类、偶蹄类在繁殖季节宁愿选择安全性较高的生境,而回避一些食物质量高但人为干扰大的生境(Coe *et al.*, 2011; Webber *et al.*, 2013)。食物丰富度也是重要因素之一。如黄眼企鹅(*Megadyptes antipodes*)在繁殖期则偏好选择食物质量高的觅食地,食物质量低的生境不利于动物的繁殖成功(King *et al.*, 2012)。

冬季是动物一年当中最为危险和脆弱的时期,动物冬季觅食不仅是为了度过寒冷的冬季,还要为后续的繁殖等活动储备能量(Fan *et al.*, 2011; Xie *et al.*, 2012)。因此,冬季觅食地选择对于种群的稳定和发展具有重要意义。由于冬季环境隐蔽度较差,故选择栖息地时动物优先选择隐蔽性较高且远离人为干扰的生境取食。在辽宁老秃顶子国家级自然保护区,野猪冬季偏好选择在人为干扰较小的生境觅食(李乐等, 2010)。四川稻城地区的某些河段是鸮嘴鹬(*Ibidorhyncha struthersii*)冬季的觅食生境,石滩环境,尤其是直径>30 cm 石头盖度越大,则越能为鸟类提供较好隐蔽所(叶元兴等, 2012)。在河南王屋山,太行山猕猴(*Macaca mulatta tcheliensis*)冬季更倾向选择在阳坡,且隐蔽性较大、远离人为干扰的生境觅食(Xie *et al.*, 2012)。除隐蔽所之外,食物丰富度和栖木对动物觅食地选择影响也较大。食物丰富度是影响马鹿(*Cervus elaphus*)等偶蹄类动物冬季觅食地选择的主要因子(张明海和萧前柱, 1990)。栖木较好的栖息地往往成为红隼(*Falco tinnunculus*)冬季低消耗低收益栖停捕食的觅食地(熊李虎等, 2007)。

迁徙是动物周期性的较长距离往返于不同栖居地的行为,以鸟类的迁徙最为典型。在动物长距离的迁徙过程中,一个适宜的觅食地就成为了动物中途停歇的能量补给站(Ma *et al.*, 2013)。在渤海湾、崇明岛和小洋口等滨海湿地,滩涂生境成为勺嘴鹬(*Eurynorhynchus pygmeus*)、红腹滨鹬(*Calidris canutus*)等鸟类迁徙的重要停歇地。觅食栖息地的选择也成为有效觅食的关键,无干扰或少干扰和高效觅食并摄食将成为迁徙鸟类有效觅食补充体能的必要因素(Yang *et al.*, 2011, Ma *et al.*, 2013)。

由此可见,在时间尺度上影响动物觅食地选择的主要因子为食物和隐蔽。因为季节变化直接导致环境中动物的食物资源 and 安全性发生变化,从而使

得物种在不同的季节采取不同的行为策略以选择适宜的觅食地。

### 3.2 空间尺度

以空间尺度而言,栖息地选择研究常分为微生境(microhabitat)、家域(home range)和宏生境(macrob habitat)等多个尺度(Johnson *et al.*, 1980)。而在觅食地选择研究中,研究者常从微生境和宏生境尺度入手以分析觅食地选择行为(图1)。微生境指动物个体家域范围内具体活动点周围的环境,在此尺度上,动物在随机分布的各种资源之间在各种最佳搜寻机制的作用下进行生境选择和利用;宏生境指科或同属的其他种类动物共同占据的大块生境,在此尺度上,动物在不同的生境类型之间进行选择(Mayor *et al.*, 2009)。一些研究认为,尺度扩大使得影响物种觅食地选择的因子也呈现出变化(吴庆明等, 2013; Fuller & Rothery, 2013)。在微生境尺度上影响动物觅食地选择的非相关因子,在宏生境尺度上可能是重要的影响因子。这种生态因子的空间变化性决定了动物觅食地选择行为在空间尺度上的变化特征。

在微生境尺度上,不丹的小熊猫(*Ailurus fulgens*)种群集中在西藏冷杉林(*Abies spectabilis*)中觅食,乔木密度高的杜鹃灌丛且枯倒木较多和邻近水源的微生境往往成为小熊猫的觅食生境(Dorji *et al.*, 2011),因为这样的生境既满足动物对食物的需求,也符合其对安全和水源的要求。而在非洲稀树草原,长颈鹿(*Giraffa camelopardalis*)、捻角羚

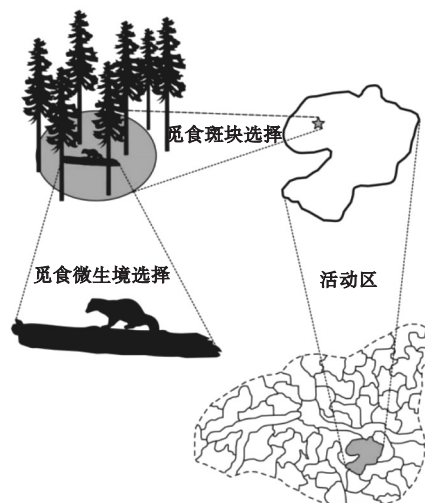


图1 觅食地选择研究的空间尺度(Morrison *et al.*, 2006)  
Fig.1 Spatial scale in the studies of foraging habitat selection

(*Tragelaphus strepsiceros*)、小岩羚(*Raphicerus campestris*)、黑斑羚(*Aepyceros melampus*)和斑马(*Equus quagga*)的觅食生境却受到非洲象(*Loxodonta africana*)的影响,非洲象改变了生境的植被结构进而使得这些大型偶蹄类动物都偏好选择在较开阔的微生境觅食,因为这种生境不仅利于偶蹄类的集群觅食,更有助于它们发现天敌捕食者(Valeix *et al.*, 2011)。而对于大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)等一些极度濒危动物而言,食物较丰富的微生境成为动物首选的觅食地(Qi *et al.*, 2012)。

然而,随着尺度的扩大,动物的觅食地选择呈现出不同的规律。分布于云南哀牢山山区的黑颈长尾雉种群偏好选择中山湿性常绿阔叶林斑块取食,且取食斑块往往离水源很近,其主要原因是该生境斑块食物资源丰富、隐蔽较高,且离水源较近确保了鸟类对水源可获得性的增加(Zhou *et al.*, 2010)。利用景观参数,对爱沙尼亚超过30多种森林鸟类生境模拟表明,在模拟时如果尽可能考虑它们对生境中生存条件的需求,如植被、水源等,这样的研究结果更能反映鸟类实际取食斑块的分布现状(Oja *et al.*, 2005)。这表明,为使动物取食生境模拟结果更真实可靠,首先应考虑维持动物生存的主要因素。在阿根廷蒙特沙漠,野猪(*Sus scrofa*)偏好选择矮灌木斑块中取食(Cuevas *et al.*, 2013),因为灌木是野猪天然的庇护所。对于中国双台河口保护区的迁徙丹顶鹤(*Grus japonensis*)种群而言,芦苇沼泽斑块隐蔽性较强且食物丰富,故优先选择该类型的生境作为觅食斑块(吴庆明等, 2013)。由此可见,虽然尺度变大,但动物对食物、安全的需求并未发生改变。食物丰富且较安全的生境斑块为动物优先选择的取食斑块。

由此可见,在小尺度上影响物种栖息地选择的因子主要是与食物、隐蔽条件相关的微生境特征;而在大尺度上影响物种栖息地选择的因子主要是与地形、地貌和植被等景观水平相关的宏生境特征。只有从多个空间尺度研究动物的觅食地选择,才能更好地揭示动物的觅食地选择规律,进而更好地为保护物种提供决策依据(Zhou *et al.*, 2010; Qi *et al.*, 2012)。

#### 4 展 望

将动物种群适合度与觅食地选择相结合,其结果有助于认识动物觅食地选择的理论机制。一些理

论认为,动物觅食地选择影响着种群的适合度,但大多数研究仅对栖息地特征进行研究(Bonnot *et al.*, 2013; Kusch & Schmitz, 2013),却忽视觅食地与种群适合度之间的关联。因此,下一步研究工作的重点是建立觅食地与动物种群适合度的生态模型,并分析动物觅食地选择对于其种群适合度的贡献,以此丰富动物觅食地选择的理论模型。

将多个时空尺度融入至动物觅食地选择研究应是未来研究的方向之一。由于随着环境因子的时空变化,导致食物资源和隐蔽条件等因素也发生改变(Zhou *et al.*, 2010; Yang *et al.*, 2011; Ma *et al.*, 2013)。仅从单个季节或一个空间尺度无法客观反映动物觅食地选择的机制。因此,只有在多个时空尺度研究动物的觅食地选择,才能深刻地认识动物觅食地选择的行为决策。

近年来,国内外生态学家对觅食地选择做了大量的工作,其研究对象涉及鸟类与兽类(Zhou *et al.*, 2010; Fan *et al.*, 2011; Ma *et al.*, 2013),但仍缺乏对某些极危动物觅食地基础知识的收集,如勺嘴鹬(*Eurynorhynchus pygmeus*)、中华凤头燕鸥(*Thalasseus bernsteini*)、海南长臂猿(*Hylobates concolor hainanus*)、华南虎(*Panthera tigris amoyensis*)等。这些濒危动物都是国际上关注的旗舰种,它们如何选择觅食地对于保护物种至关重要。因此,下一步研究工作的重点仍是开展有关于珍稀濒危动物觅食地选择的生态研究,为濒危动物的种群恢复提供决策性依据。此外,农业鼠害严重影响我国农业的发展,在鼠害暴发前进行有效预报是减少鼠类危害的有效手段(徐正刚等, 2013)。依据不同地点啮齿类种群觅食地选择特点建立合适的预警模型,不仅能提高灾害预警的准确率,还能判断鼠害暴发区域,有助于有害生物的管理。

#### 参考文献

- 崔 鹏, 康明江, 邓文洪. 2008. 繁殖季节同域分布的红腹角雉和血雉的觅食生境选择. 生物多样性, 16(2): 143-149.
- 戴 强, 顾海军, 王跃招. 2007. 栖息地选择的理论与模型. 动物学研究, 28(6): 681-688.
- 李 乐, 刘 鹤, 万冬梅, 等. 2010. 辽宁老秃顶子保护区野猪冬季觅食地生境选择. 生态学杂志, 29(12): 2408-2413.
- 吴鹏举, 郭光普, 张恩迪. 2009. 藏东南地区羚牛和鬃羚栖息地利用的种间关系. 动物学杂志, 44(4): 64-69.
- 吴庆明, 邹红菲, 金洪阳, 等. 2013. 丹顶鹤春迁期觅食栖

- 息地多尺度选择——以双台河口保护区为例. 生态学报, **33**(20): 6470–6477.
- 熊李虎, 陆健健, 童春富, 等. 2007. 栖木在越冬红隼(*Falco tinnunculus*)的觅食地与捕食方式选择中的作用. 生态学报, **27**(6): 2160–2166.
- 徐正刚, 赵运林, 李 波, 等. 2013. 洞庭湖区东方田鼠灾害预警分析. 生态学杂志, **32**(10): 2830–2836.
- 叶元兴, 王 楠, 丁长青. 2012. 鸮嘴鹬越冬觅食地选择与食物资源调查. 动物学杂志, **47**(2): 46–51.
- 张明海, 萧前柱. 1990. 冬季马鹿采食生境和卧息生境选择的研究. 兽类学报, **10**(3): 175–183.
- 郑光美. 2012. 鸟类学(第2版). 北京: 北京师范大学出版社.
- Battin J. 2004. When good animals love bad habitats: Ecological traps and the conservation of animal populations. *Conservation Biology*, **18**: 1482–1491.
- Bergeson SM, Carter TC, Whitby MD. 2013. Partitioning of foraging resources between sympatric Indiana and little brown bats. *Journal of Mammalogy*, **94**: 1311–1320.
- Bonnot N, Morellet N, Verheyden H, *et al.* 2013. Habitat use under predation risk: Hunting, roads and human dwellings influence the spatial behaviour of roe deer. *European Journal of Wildlife Research*, **59**: 185–193.
- Cody ML. 1985. *Habitat Selection in Birds*. London: Academic Press.
- Coe PK, Johnson BK, Wisdom MJ, *et al.* 2011. Validation of elk resource selection models with spatially independent data. *Journal of Wildlife Management*, **75**: 159–170.
- Cuevas MF, Ojeda RA, Jaksicb FM. 2013. Multi-scale patterns of habitat use by wild boar in the Monte Desert of Argentina. *Basic and Applied Ecology*, **14**: 320–328.
- Dale S, Christiansen P. 2010. Individual flexibility in habitat selection in the ortolan bunting *Emberiza hortulana*. *Journal of Avian Biology*, **41**: 266–272.
- Davies NB, Krebs JR, West SA. 2012. *An Introduction to Behavioural Ecology*, 4th ed. Oxford, UK: Wiley-Blackwell.
- Davis JM, Stamps JA. 2004. The effect of natal experience on habitat preferences. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**: 411–416.
- DeCesare NJ, Hebblewhite M, Bradley M, *et al.* 2014. Linking habitat selection and predation risk to spatial variation in survival. *Journal of Animal Ecology*, **83**: 343–352.
- Dorji S, Vernes K, Rajaratnam R. 2011. Habitat correlates of the red panda in the temperate forests of Bhutan. *PLoS ONE*, **6**: e26483.
- Dudley JG, Saab VA, Hollenbeck JP. 2012. Foraging-habitat selection of black-backed woodpeckers in forest burns of southwestern Idaho. *Condor*, **114**: 348–357.
- Fan PF, Fei HL, Scott MB, *et al.* 2011. Habitat and food choice of the critically endangered cao vit gibbon (*Nomascus nasutus*) in China: Implications for conservation. *Biological Conservation*, **144**: 2247–2254.
- Fieberg J, Matthiopoulos J, Hebblewhite M, *et al.* 2010. Correlation and studies of habitat selection: Problem, red her-  
ring or opportunity? *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **365**: 2233–2244.
- Fretwell SD, Lucas Jr HL. 1969. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica*, **19**: 16–36.
- Fuller RJ, Rothery P. 2013. Temporal consistency in fine-scale habitat relationships of woodland birds during a period of habitat deterioration. *Forest Ecology and Management*, **289**: 164–174.
- Guisan A, Thuiller W. 2005. Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, **8**: 993–1009.
- Johnson DH. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluations of resource preference. *Ecology*, **61**: 65–71.
- King S, Harper G, Wright J, *et al.* 2012. Site-specific reproductive failure and decline of a population of the endangered yellow-eyed penguin: A case for foraging habitat quality. *Marine Ecology Progress Series*, **467**: 233–244.
- Kittle AM, Fryxell JM, Desy GE, *et al.* 2008. The scale-dependent impact of wolf predation risk on resource selection by three sympatric ungulates. *Oecologia*, **157**: 163–175.
- Kusch J, Schmitz A. 2013. Environmental factors affecting the differential use of foraging habitat by three sympatric species of *Pipistrellus*. *Acta Chiropterologica*, **15**: 57–67.
- Li XH, Li DM, Li YM, *et al.* 2002. Habitat evaluation for created ibis: A GIS-based approach. *Ecological Research*, **17**: 565–573.
- Ma ZJ, Hua N, Peng HB, *et al.* 2013. Differentiating between stopover and staging sites: Functions of the southern and northern Yellow Sea for long-distance migratory shorebirds. *Journal of Avian Biology*, **44**: 504–512.
- Manly BFJ, McDonald LL, Tomas DL, *et al.* 2002. *Resource Selection by Animals: Statistical Design and Analysis for Field Studies*. London: Kluwer Academic Press.
- Mayor SJ, Scheider DC, Schaefer JA, *et al.* 2009. Habitat selection at multiple scales. *Ecoscience*, **16**: 238–247.
- Miguet P, Gaucherel C, Bretagnolle V. 2013. Breeding habitat selection of Skylarks varies with crop heterogeneity, time and spatial scale, and reveals spatial and temporal crop complementation. *Ecological Modelling*, **266**: 10–18.
- Monsarrat S, Benhamou S, Sarrazin F, *et al.* 2013. How predictability of feeding patches affects home range and foraging habitat selection in avian social scavengers? *PLoS ONE*, **8**: e53077.
- Morris DW, Clark RG, Boyce MS. 2008. Habitat and habitat selection: Theory, tests, and implications. *Israel Journal of Ecology and Evolution*, **54**: 287–294.
- Morris DW. 2011. Adaptation and habitat selection in the evolutionary process. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **278**: 2401–2411.
- Morrison M, Marcot BG, Mannan RW. 2006. *Wildlife-Habitat Relationships: Concepts and Applications*. Washington, DC: Island Press.

- Nielsen SE, McDermid G, Stenhouse GB, *et al.* 2010. Dynamic wildlife habitat models: Seasonal foods and mortality risk predict occupancy-abundance and habitat selection in grizzly bears. *Biological Conservation*, **143**: 1623–1634.
- Oja T, Alamets K, Parnamets H. 2005. Modelling bird habitat suitability based on landscape parameters at different scales. *Ecological Indicators*, **5**: 314–321.
- Qi D, Zhang SN, Zhang ZJ, *et al.* 2012. Measures of giant panda habitat selection across multiple spatial scales for species conservation. *Journal of Wildlife Management*, **76**: 1092–1100.
- Russo D, Almenar D, Aihartza J, *et al.* 2005. Habitat selection in sympatric *Rhinolophus mehelyi* and *R. euryale* (Mammalia: Chiroptera). *Journal of Zoology*, **266**: 327–332.
- Sawyer SC, Brashares JS. 2013. Applying resource selection functions at multiple scales to prioritize habitat use by the endangered cross river gorilla. *Diversity and Distributions*, **19**: 943–954.
- Scott JM, Heglund PJ, Hauffer JB, *et al.* 2002. Predicting Species Occurrences: Issues of Accuracy and Scale. Washington DC: Island Press.
- Takahata C, Nielsen SE, Takii A, *et al.* 2014. Habitat selection of a large carnivore along human-wildlife boundaries in a highly modified landscape. *PLoS ONE*, **9**: e86181.
- Valeix M, Fritz H, Sabatier R, *et al.* 2011. Elephant-induced structural changes in the vegetation and habitat selection by large herbivores in an African savanna. *Biological Conservation*, **144**: 902–912.
- Van Beest FM, Mysterud A, Loe LE, *et al.* 2010. Forage quantity, quality and depletion as scale-dependent mechanisms driving habitat selection of a large browsing herbivore. *Journal of Animal Ecology*, **79**: 910–922.
- Van Beest FM, Vander Wal E, Stronen AV, *et al.* 2013. Temporal variation in site fidelity: Scale-dependent effects of forage abundance and predation risk in a non-migratory large herbivore. *Oecologia*, **173**: 409–420.
- Webber AF, Heath JA, Fischer RA. 2013. Human disturbance and stage-specific habitat requirements influence snowy plover site occupancy during the breeding season. *Ecology and Evolution*, **3**: 853–863.
- Wecker SC. 1963. The role of early experience in habitat selection by the prairie deer mouse, *Peromyscus maniculatus bairdi*. *Ecological Monographs*, **33**: 397–425.
- Wirsing AJ, Heithaus MR. 2014. Accounting for individual behavioural variation in studies of habitat selection. *Journal of Animal Ecology*, **83**: 319–321.
- Xie DM, Lu JQ, Sichilima AM, *et al.* 2012. Patterns of habitat selection and use by *Macaca mulatta tcheliensis* in winter and early spring in temperate forest, Jiuyuan, China. *Biologia*, **67**: 234–239.
- Yang HY, Chen B, Barter M, *et al.* 2011. Impacts of tidal land reclamation in Bohai Bay, China: Ongoing losses of critical Yellow Sea waterbird staging and wintering sites. *Bird Conservation International*, **21**: 241–259.
- Zhou W, Li N, Deng ZJ, *et al.* 2010. Modeling foraging habitats of Hume's Pheasant (*Syrnaticus humiae*) in Dazhong Mountain, Yunnan, southwestern China. *Chinese Birds*, **1**: 236–243.

---

作者简介 王 征,女,1983年生,博士,讲师,主要从事动物生态学研究。E-mail: zhengw1028@163.com  
责任编辑 张 敏

---