

栖息地选择的理论与模型

戴强^{1,2}, 顾海军^{1,2,3}, 王跃招^{1,*}

(1. 中国科学院成都生物研究所, 四川 成都 610041; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049; 3. 四川省林业厅, 四川 成都 610081)

摘要: 栖息地选择理论和模型的发展经历了两个主要阶段: 理想自由分布模型和空间直观的栖息地选择模型。随着对理论模型假设的放宽, 近年来产生了越来越多的新模型。通过对栖息地选择过程的分析, 提出了栖息地选择的几个关键环节: 栖息地偏好、信息获取、行为决策及选择行为。在建立栖息地选择模型的各个关键环节上均存在大量有待解决的问题。目前对栖息地偏好的研究主要为相关分析, 栖息地信息获取的过程仍然是一黑箱; 对动物在栖息地选择过程中的行为决策以及对其生理状态的影响尚不了解, 而解决这些问题需要生态学、生态学及认知学等多个领域的研究结果支持, 也有待新的理论及方法加以充实, 甚至还需要其他学科的介绍。

关键词: 栖息地选择; 栖息地选择过程; 理论; 模型

中图分类号: Q954.3 **文献标识码:** A **文章编号:** 0254-5853 (2007) 06-0681-08

Theories and Models for Habitat Selection

DAI Qiang^{1,2}, GU Hai-jun^{1,2,3}, WANG Yue-zhao^{1,*}

(1. Chengdu Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041; 2. Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. Sichuan Forestry Bureau, Chengdu 610081)

Abstract: The theories and models of habitat selection have been developed through two important stages, *i.e.* ideal-free distribution models and spatially explicit habitat selection models. Various new theories and models were developed with a relaxed hypothesis of, free moving, and negative density-dependency. Key processes of habitat selection were identified as habitat preference, environmental information apperceiving, decision-making and choice behavior. There are still many questions concerning these four key links that require solutions. Habitat preference requires more controlled experimental studies rather than correlation analysis. Environmental information apperceiving needs to be further investigated by looking at behavior and cognitive scientific methods. Understanding decision-making is limited and needs to incorporate other methods of science, such as artificial intelligence. Understanding effects of choice behavior on the physiological condition of animals requires more physiological and ecological research.

Key words: Habitat selection; Process; Theory; Model

栖息地选择 (habitat selection) 是生态学研究 中经常涉及的问题。根据 Hutto (1985) 和 Block & Brennan (1993) 的定义, 栖息地选择是指导个体对 栖息地的非随机利用, 进而影响个体生存力和适合 度等一系列行为反应。栖息地选择是动物生态学 的一个传统研究领域, 也是动物生态学众多分支的基 础 (Johnson, 1980)。它与种群生态学 (Jonzen et al, 2004)、群落生态学 (Morris, 1988) 等生态学分支 有着密切的关系。同时, 栖息地选择研究可为动物 保护措施的制定提供重要的直接依据 (Caughley,

1994)。有关栖息地选择的研究很多 (Grinnell, 1917; Sexton, 1958; Zhang et al, 1994; Arthur et al, 1996; Bellis et al, 2006), 近年来, 其理论也有一定的发展 (Fretwell & Lucas, 1969; Fretwell, 1972; Morris, 1988, 1990; Arthur et al, 1996; Rhodes et al, 2005)。但长期以来, 有关栖息地选择的理论一直不够系 统, 由此招致一些批评 (Boyce & McDonald, 1999)。国内有关栖息地选择, 尤其是鸟类栖息地选择的 研究甚多 (Zhang et al, 1994; Gao et al, 1995; Wei et al, 1996; Dai et al, 2005a; Wang et al, 2007), 但对栖息

收稿日期: 2007-06-07; 修回日期: 2007-09-07

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30470252); 中国科学院成都生物研究所知识创新工程领域前沿项目 (CIB-2007-LYQY-Q02)

*通讯作者: 王跃招, E-mail: arcib@cib.ac.cn

第一作者简介: 戴强 (1973-), 硕士, 主要从事两栖爬行动物生态学研究

地选择理论的研究却非常缺乏。虽有少量模型研究,但均为相关性的经验模型(Li & Wang, 2000; Jia et al, 2005),而缺少探讨因果机制的理论模型。本文拟介绍栖息地选择理论的主要发展过程以及其中一些重要的模型,通过分析栖息地选择过程中的关键环节,指出栖息地选择理论及其模型所存在的问题。

1 栖息地选择理论与模型发展

栖息地选择的理论经历了两个主要的发展阶段,第一阶段建立了以 Isodar 为代表的经典理论,即理想自由分布模型(ideal-free distribution models, IFD)。这些理论以最优化理论为基础,提出了动物栖息地选择的机制。第二阶段则是对经典模型假设条件的放宽,使其更符合自然界的真实过程,其代表理论为空间直观的栖息地选择模型(spatially explicit habitat selection model)。

1.1 理想自由分布模型

在早期栖息地选择研究中,均通过动物个体丰度与栖息地环境因子之间的关系建立相关性模型(MacArthur & Pianka, 1966)。在此基础上,基于最优化理论综合密度效应,建立了理想自由分布模型(Fretwell & Lucas, 1969),即假设个体总是选择能使其适合度达到最大的栖息地;当动物密度较低时,所有个体都会选择环境质量最高的栖息地;然而当动物密度增加时,优质栖息地的实际质量会降低,该栖息地中个体的适合度也随之下落,于是部分个体会转向利用质量较差的栖息地,以保持被利用栖息地的实际适合度较大。这一现象可通过 Isodar 方法(Morris, 1987, 1988, 1990)进行分析(图 1): 栖息地 A 和栖息地 B 中个体的适合度均随种群大小增大而降低,但是栖息地 B 优于栖息地 A,其中的个体适合度也更高,因此个体会首先选择 B;但是随着 B 中种群的增大,其中的个体适合度会逐渐降低,直至低于 A 中个体能实现的适合度,于是个体会转而选择栖息地 A,由此栖息地 A 和 B 的个体适合度总是保持相等,但栖息地 B 中种群大小总是大于栖息地 A。

继 Isodar 之后, Fretwell (1972) 又将个体的等级序位与领域行为加入模型假设,重建了理想等级分布模型(ideal-despotic distribution models)。理想等级分布模型认为,由于等级序位和领域行为,个体在不同栖息地中实现的适合度不再相等: 优势个

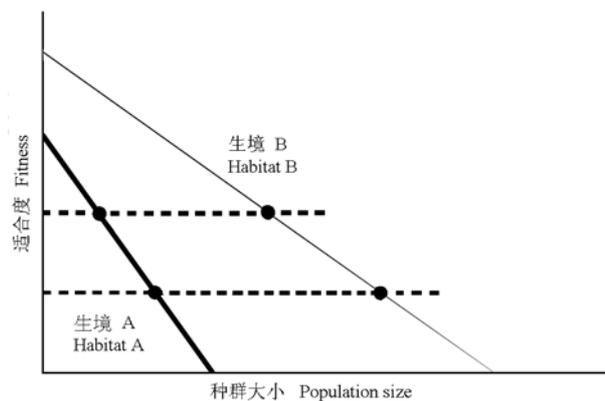


图 1 Isodar model (simulate Morris, 1987)

Fig. 1 Isodar 模型示意图(仿 Morris, 1987)

体占据优质(或者更大面积)栖息地获得更高的适合度,而低等级个体则占据劣质(或者较小面积)栖息地,其实现的适合度较低(Fretwell, 1972)。

在栖息地适合度与动物密度的关系上, Isodar 假设栖息地所能提供的适合度会随着其中动物个体的密度上升而降低,即负密度依赖的适合度分布(negative density-dependent fitness distribution)(Greene & Stamps, 2001)。但大量证据表明这一假设在有些时候并不适用(Kenward, 1978; Highsmith, 1982; Buckley, 1997; Kuussaari et al, 1998),当动物种群密度太低时,动物的存活率和繁殖率反而有可能会随着种群密度降低而降低,这就是正密度依赖的 Allee 效应(Kokko & Sutherland, 2001)。Allee 效应在动物中是普遍存在的,比如捕食稀释效应(Highsmith, 1982)、协同警戒(Kenward, 1978)、取食易化(Buckley, 1997)以及低密度下配偶寻找的困难(Kuussaari et al, 1998)。Greene & Stamps (2001) 依此假设建立了正密度依赖的栖息地选择模型。此模型适用于种群密度较低的情况,比如: 种群衰退、集合种群及种群分布区扩张等。

理想自由分布模型和理想专制模型有 2 个关键假设: 1) 动物个体具有全知(omniscient)本能,能准确地判断各个栖息地斑块的实际质量以及位置; 2) 动物可自由地对栖息地进行选择而不需要额外的付出(Fretwell & Lucas, 1969)。因此,栖息地的位置与栖息地选择是无关的,无论栖息地在何处,动物的选择活动都不受限制,也不需付出额外代价。正是由这 2 个假设招致了后来的大量质疑(Morris, 2006)。针对这些质疑,更多的理论则在理想自由分布模型的基础上得以发展(Arthur et al, 1996; Hjermmann, 2000; Stamps et al, 2005; Wajnberg

et al, 2006)。

1.2 空间直观的栖息地选择模型 (spatially explicit habitat selection model)

大量研究表明, 在栖息地选择过程中, 动物既难以获得完全的信息 (Wajnberg et al, 2006), 到达某一栖息地一般也需要付出一定的代价 (Morris, 1987)。空间直观的栖息地选择模型正是对这两个假设的放宽, 使其更接近实际状况。空间直观的栖息地选择模型认为: 动物个体存在于一个异质性景观中, 个体的栖息地选择过程不但与栖息地类型有关, 还取决于栖息地斑块的位置、活动区、竞争者、捕食者位置以及其他景观特征 (如景观边界、廊道等) 之间的空间关系 (Rhodes et al, 2005)。基于这一假设, 动物个体不可能获得有关栖息地斑块的质量和位置的所有信息 (即不完全信息, imperfect information), 而移动到目标斑块也需要根据其相对位置而付出一定的迁移代价。下面就假设的放宽及相应的理论模型进行阐述。

1.2.1 不完全信息假设 根据不完全信息假设, 现已发展出 4 类有关信息获得模型: 圆窗模型、连续可获得性模型和学习分析模型。

1) 圆窗模型 (availability circular window model) 或者半径模型 (availability radius model) 是假设以动物个体当前所处的位置为圆心, 以一定距离为半径而得到的一个圆形窗口。该窗口内的所有栖息地的可获得性 (信息及可到达性) 都是相同的, 而窗口以外的栖息地则是不可获得的。动物个体依据可获得窗口中的各个栖息地决定其当前的栖息地选择行为 (Arthur et al, 1996)。Railsback & Harvey (2002) 所提出的基于个体的模型 (agent-based model, ABM) 也是基于圆窗假设: 假设鱼的选择窗口为鱼体长的 200 倍。圆窗模型相当于一个局部的理想自由分布模型, 即个体在圆窗之内是全知的、可无代价移动。当个体的“判断视野”相对于栖息地斑块较大时, 使用这种模型可达到较好的近似效果。圆窗半径的确定是本模型的关键, 也是最难以确定的一个参数。

2) 连续可获得性模型 (continuous availability) 认为: 栖息地的可获得性是连续的, 其值是目标栖息地与当前动物个体所处位置的距离以及周围栖息地的一个随机函数, 即连续可获得性函数 (continuous availability function, CAF); 在相同栖息地类型中, 距离近的斑块具有更高的可获得性

(Hjermann, 2000)。而 Rhodes et al (2005) 则建立了有家域性动物的栖息地选择模型, 其中栖息地的可获得性依赖于个体当前家域的位置。与圆窗模型一样, 连续可获得性函数也是本模型最关键且难以确定的一个参数。

3) 学习分析模型 (learning algorithm)。在有限资源的摄食者模型中, 学习分析模型得到了较多的应用 (Charnov, 1976; Wajnberg et al, 2006)。摄食者模型是栖息地选择理论的一个特殊分支, 探讨的主要问题是: 在栖息地斑块中资源是有限且可消耗的条件下, 动物如何最大化其边际价值 (Charnov, 1976)。学习分析模型假设: 在拜访多个栖息地斑块的过程中, 动物能够根据自己拜访斑块的质量和距离来评估栖息地斑块的平均质量和平均斑块间距离, 由此决定其行为策略 (Krebs et al, 1978; Ollason, 1980; Wajnberg et al, 2006)。这意味着, 动物个体的栖息地选择行为不仅仅依赖于栖息地中各种栖息地类型的分布和关系, 还依赖于个体在选择栖息地过程中所经历的栖息地。银勺效应 (silver spoon effect, 即: 与来自劣质栖息地的扩散个体相比, 来自优质栖息地的扩散个体更倾向于选择质量更高的栖息地) 可能也是基于这一机制 (Stamps, 2006)。而 Wajnberg et al (2006) 的学习分析模型是假设个体为一个“有经验的盲人”, 即: 个体虽然能够根据已有的经验估计栖息地斑块的平均质量和平均斑块间距离, 但是它并不能直接获得周围未经历栖息地的信息, 即使该栖息地就在身边, 利用这种模型可很好地模拟小“视野”动物的栖息地选择。将学习分析模型和连续可获得性模型结合有望建立更多栖息地选择模型。

1.2.2 有代价迁移假设 圆窗模型和连续可获得性模型都有一个隐含的假设: 即动物的感知范围等于栖息地可获得范围。这就导致在模型模拟中出现一个不符合实际的现象: 即能看到的就能得到。实际上, 动物从当前位置迁移到另一栖息地是需要付出适合度代价的 (McPeck & Holt, 1992; Belichon et al, 1996; Baker & Rao, 2004)。这种代价来自于两个方面, 一方面是迁徙过程中的死亡, 另一方面则是到达新栖息地后表现出的后滞性效应 (Stamps et al, 2005)。后滞性效应为一种将时间花费在迁移上而导致的成本, 包括存活力、繁殖力和其他导致适合度降低的因素。实际研究中, 迁移的代价是一个难以估计的参数, 尽管也有一些研究探讨了迁移

代价对动物迁移决策的影响 (Baker & Rao, 2004; Stamps et al, 2005), 但对不完全信息假设和有代价迁移假设的综合模型目前尚未出现。

这些扩展的模型使得理想自由分布模型成为一种“特例”。但是, 2004 年对英国一个湖泊中白斑狗鱼 (*Esox lucius*) 的研究发现, 白斑狗鱼在两个栖息地之间有着近似自由的长距离迁移选择 (Haugen et al, 2006), 并且未表现出明显的迁移代价。这一研究被作为理想自由模型仍然有效的证据 (Morris, 2006)。但是在对白斑狗鱼信息获得途径 (记忆、遗传及可长距离传播的指导性信息等) 进行细致研究之前, 我们认为将其作为有力证据仍然欠妥。

1.2.3 分层栖息地选择 (hierarchical habitat selection) 分层栖息地选择认为: 动物的栖息地选择是有空间层次性的 (Johnson, 1980; Schaefer & Messier, 1995)。对于家域性动物而言, 其家域的选择往往是基于较大尺度的景观模式和地形, 而巢区、取食点等日常利用的栖息地斑块则是在家域内部, 他们根据食物、隐蔽所分布等特征进行选择 (Rolstad et al, 2000)。这一栖息地选择机制的适应性意义在于: 当景观模式、地形、巢区及取食点等日常利用的栖息地斑块的分布存在相关性, 甚至在一定层面上可以指示日常利用栖息地斑块的存在时, 动物个体可以通过选择更高层次的家域而高效率地完成栖息地选择。

分层栖息地选择模型是假设栖息地选择是发生在家域和日常利用的栖息地斑块两个层次上的。但这两个层次之间的关系尚不明确。如, 当日常利用的栖息地斑块不能满足需要时, 是否会影响到家域层次的选择? 此外, 这种选择机制虽有一些相关性研究的证据 (Schaefer & Messier, 1995; Rolstad et al, 2000), 但实践数据仍不充分, 特别是未能得到行为学研究的确实证明。

2 栖息地选择过程和现存问题

虽然栖息地选择已有较多的理论, 但是包括栖息地选择在内的栖息地生态学 (habitat ecology) 仍然被批评为一个缺乏理论的领域 (Boyce & McDonald, 1999)。为了更好地探讨栖息地选择理论, 有必要对动物栖息地选择的过程进行分析。据 Hutto (1985) 和 Block & Brennan (1993) 的定义, 栖息地选择本质上是一系列的行为反应。因此

探讨栖息地选择, 我们需明白这“一系列行为反应”究竟包含哪些行为; 必须了解导致这些行为反应的动物个体的内在原因。可将动物个体的栖息地选择过程划分为 5 个关键环节 (图 2)。首先, 假设动物个体对栖息地有内在的偏好, 即动物会偏好某一类型的栖息地。这一偏好既可能由遗传决定的 (Jaenike & Holt, 1991), 也可能受后天经历的影响 (比如学习) (Davis & Stamps, 2004; Parejo et al, 2006), 还可能受所处生活史阶段等生理状况的影响。动物个体会根据其栖息地偏好来选择栖息地。但是, 在选择之前, 动物个体还需获取周围环境的信息, 以此作为选择决策的依据。最后动物个体基于自身的栖息地偏好, 根据获得的环境信息及当前的生理状况, 做出行为决策并采取选择行动。而选择行动会改变动物个体的生理状况 (比如消耗能量), 同时也将有可能导致个体空间位置的移动使得个体周围的环境改变, 从而迫使个体进入下一轮的选择过程。对栖息地选择过程各环节详述如下:

2.1 栖息地偏好 (habitat preference)

为了理论模型构建的便利, 可将栖息地偏好定义为: 在同等可获得性条件下, 动物个体表现出的对某种类型栖息地的非随机利用 (Block & Brennan, 1993; Heithaus et al, 2006)。为了使模型简化, 现有的行为学和生态学往往假设栖息地偏好程度与栖息地质量存在正相关, 进而与个体可以在其中获得的适合度存在正相关 (Morris, 1988), 但事实上动物个体偏好的栖息地未必为高质量栖息地, 也未必能使占据该栖息地的个体获得更高的适合度 (Martin, 1998; Tyre et al, 2001; Railsback et al, 2003)。因为动物个体不可能利用所有的栖息地信息建立其“栖息地偏好属性集”。相反, 动物个体可能仅仅依靠少数几个栖息地特征“信号”来确定其偏好的栖息地。比如: 初生的锦龟 (*Chrysemys picta*) 在自然界中偏好某些种类的植物作为微栖息地, 但是 Sexton (1958) 却以巧妙的实验证明, 其偏好的特征“信号”并不是某种特定的植物, 而是这些植物特有的 T 型物理结构, 人工用铁丝和罐头皮搭建的 T 型结构对初生锦龟也能有近乎相同的吸引力。

某一动物个体的栖息地偏好虽然很大程度上由遗传控制 (Jaenike & Holt, 1991), 但是后天的经历对实际选择行为也可能产生影响。例如: 出生地偏好诱导 (natal habitat preference induction) (Da-

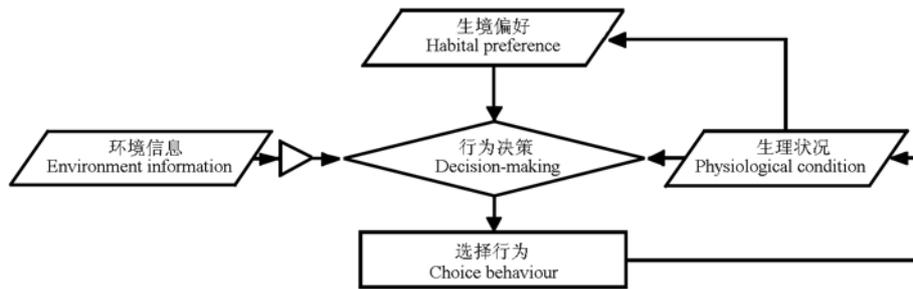


图 2 栖息地选择过程示意图
Fig. 2 Habitat selection process

vis & Stamps, 2004)) 和栖息地复制 (habitat copy) (Parejo et al, 2006)。这两种效应实际上是一种经验学习的过程。出生地诱导意味着, 既然自己的亲代曾在这里成功的繁殖 (有了自己), 因此, 这种栖息地就是一可靠的繁殖栖息地。而栖息地复制则意味着, 既然其他成年个体选择了这种栖息地, 并成功地生存到现在甚至繁殖成功, 因此, 这也是一种可靠的栖息地。这种后天的经历会导致同一物种的不同个体之间的栖息地偏好存在差异, 使得动物个体的行为有了更大的可塑性, 在一定程度上能根据变化的环境作出迅速的行为调整。这种行为决策并不一定会导致个体选择最优栖息地, 但可减少误选劣质栖息地的风险。此外, 动物个体所处的生活史阶段也会影响栖息地偏好 (Dai et al, 2005b), 成体和亚成体对繁殖、生长的投入的差异可能是导致栖息地偏好不同的原因之一。

目前大量关于栖息地选择的研究都集中于对“栖息地特征” (habitat characters) 的研究, 而多数研究均建立在对自然条件下的调查数据的相关性分析 (Wei et al, 1996; Dai et al, 2005a; Bellis et al, 2006)。这些研究积累了很多动物栖息地特征的信息, 但是, 由于自然条件下各种栖息地特征的非独立性, 我们难以从中判断动物个体栖息地偏好实际所依据的“信号”, 甚至不能区分动物的栖息地偏好究竟是“选择优质栖息地”还是“躲避劣质栖息地” (Haila et al, 1996) 或兼而有之。对这些相关性分析结果的直接应用, 将导致对栖息地偏好正确性和复杂性的高估。事实上, 当环境发生突然改变时, 动物未必能适应这一变化, 其固有的栖息地偏好甚至会导致它们作出错误的选择从而进入“生态陷阱” (Kokko & Sutherland, 2001; Schlaepfer et al, 2002)。尤其当人类活动 (如一些大型工程) 突然改变动物的生活环境时, 对动物栖息地偏好准确性

的高估会导致对人类活动影响的低估。

现有对“栖息地特征”的研究多数都是基于相关性分析。但相关性分析存在一固有缺陷: 相关现象之间未必存在必然的因果联系。这使得我们难以准确地了解动物内在的栖息地偏好。对这一问题的解决办法是控制实验。通过对条件的控制, 严格设计“栖息地选择实验”可更准确地考察动物个体的栖息地偏好。

2.2 栖息地信息获得

动物究竟是如何获得栖息地信息? 可获得的范围有多大? 这些参数的获得比较困难。现有的研究假设了各种信息可获得程度, 从完全信息假设 (Morris, 1988) 到窗口模型 (Arthur et al, 1996; Railsback & Harvey, 2002) 以及从连续可获得性模型 (Hjermann, 2000; Rhodes et al, 2005) 到学习分析模型 (Charnov, 1976; Wajnberg et al, 2006), 这些模型都是对问题进行不同程度的简化。窗口模型和连续可获得性模型均为假设栖息地信息的可获得程度取决于个体与栖息地斑块之间的距离, 但是更进一步的研究应该考虑栖息地信息的可获得性不仅仅取决于距离, 还取决于个体与栖息地斑块之间中间斑块的特性。这些中间斑块特性有可能会阻挡栖息地信息的传递。

此外, 现有的模型都假设栖息地信息的获得是一次性的 (Arthur et al, 1996; Hjermann, 2000)。事实上, 我们不能排除动物逐步获得栖息地各项特征信息的可能性。这意味着, 栖息地信息的获得也是有层次性的。当动物寻找适合栖息地时, 可能首先会被某一外在的易于发现的特征信息所吸引 (如植被的空间特征), 待接近后才可能细致考察其余特征 (如温湿度、食物、天敌等特征)。

栖息地信息的获得方式和程度是现有栖息地选择理论的一个瓶颈, 现有的假设基本上都是基于

经验的猜测,或通过野外的观察加上由栖息地选择模型的逆推而获取栖息地获得的方式。这与栖息地偏好研究存在的问题一样,均还需实验行为学或认知学的研究支持。

2.3 行为决策

Jones (2001) 指出, 栖息地选择是一个决策 (decision-making) 过程。动物如何整合当前信息及过去经验, 并作出决策, 这是动物栖息地选择过程中最具决定性的一步, 也是栖息地选择模型的一个关键环节。然而, 我们对栖息地选择决策过程的了解还非常缺乏。

决策过程的关键是决策目标。在行为生态学中, 适合度是一个“终极目标”, 在多种理论模型中被广泛应用。栖息地选择理论广泛地将适合度作为决策目标 (Krebs et al, 1978; Ollason, 1980; Morris, 1988, 1990; Wajnberg et al, 2006)。此方法在讨论行为和栖息地选择的进化时非常有效。但是在讨论具体的动物个体的栖息地选择决策时, 适合度就不是一个很合理的决策目标, 因为在栖息地选择过程中, 动物未必能随时评估确定其行为的适合度 (Kokko & Sutherland, 2001)。在实际应用中, 当评估人类活动 (如一些大型工程) 的生态影响时, 若假设动物能作出最优化的栖息地选择决策, 可能导致对其生态影响的低估 (Schlaepfer et al, 2002)。在进化等理论问题探讨中, 可以将多重目标简化为适合度这一单一目标, 但在考察具体的生态过程中, 多重目标决策可能更加符合实际。比如可将适合度这一“终极目标”分解成为多个具体目标 (如获取食物、躲避捕食者及繁殖后代等), 动物的行为决策就成为一个多目标决策过程。动物即时的生理状况会对栖息地选择, 尤其是对日常利用的栖息地斑块的选择决策产生重要影响。如: 饥饿时动物会选择食物丰富的区域, 而饱食之后的动物个体则会更偏好能有效躲避捕食者的环境; 此外, 当动物个体的生理状况不允许长途跋涉时, 动物个体的栖息地选择决策就可能偏向与就近选择栖息地而不是探索远距离外的潜在理想栖息地。

要准确了解动物的栖息地选择并预测动物的行为, 就需要尽可能模拟动物真实的决策过程。动物栖息地选择的决策过程对我们来说还完全是一个黑箱, 真实而完美的决策模拟几乎是不可能的, 即使是粗略的模拟也存在很大的困难。人工智能研究的发展或许会帮助我们实现这一过程; 而其突破

性的进展可能要取决于新的计算机语言甚至类人计算机 (包括类人虚拟机) 的发展。

2.4 选择行为

一旦动物个体在做出决策后就开始向目标栖息地移动或者停留在当前栖息地中。在这一过程中动物会进入新的环境, 并获得新的环境信息; 同时, 动物个体的生理状态 (能量消耗) 也将改变, 甚至可能死亡 (Baker & Rao, 2004; Stamps et al, 2005)。这种生理状态的改变程度与其所处的栖息地密切相关。而这些结果又将影响动物下一轮的栖息地选择行为。动物各种行为导致的生理状态变化对选择过程至关重要, 这还需大量生理生态学的基础性研究。

2.5 最小空间单位和时间单位问题

在栖息地选择理论模型中尚涉及另外两个问题, 一是空间最小单位, 另一个则是时间最小单位。

由于技术的原因, 我们很难建立一个连续的空间模型, 在实际研究中获得的空间信息都是栅格化的离散信息。但是我们尚不了解的是: 这种固定栅格化的空间信息是否会影响模型行为, 空间栅格尺度是否会影响到模拟的结果。动物个体的栖息地空间可以看作是一个连续的空间, 动物在这一连续空间中所获取的信息及经历的事件均为连续的。而栅格化的空间信息可能导致模型与动物在自然界中的真实表现不一致。当然, 也不能排除另一种可能性: 即动物可获得的栖息地信息和选择决策所利用的信息确实是离散信息。即便如此, 这种离散信息的尺度也未必等于我们模型中的栅格尺度。这种动物获取的离散信息可能是随着动物个体的位置变化而由连续栅格化所获取, 因此, 动物采用的栅格与理论模型中的栅格可能存在错位。

由于现有的栖息地选择数据均来自于每隔一定时间对动物的分布进行的调查数据 [比如无线电跟踪], 因此, 间隔时间较长 (数小时—数日), 这导致模拟的时间也是离散的 (Rhodes et al, 2005)。而动物真实的信息收集和决策往往不离散, 或者说不是均匀离散。基于均匀离散时间的模拟有利于栖息地选择模型的实际应用和检验, 但我们需要事先明确这种离散时间是否会对模型行为产生影响?

3 展望

综上所述, 现有的各种栖息地选择理论均是建

立在理想自由分布模型基础之上, 并通过对其前提的假设进行逐渐放宽后而发展的。这些扩展的模型及假说能更好地接近自然界真实发生的过程。但现有的模型及假说还远远不能帮助我们真实地了解自然界中发生的栖息地选择。栖息地选择一方面在理论上有其重要意义(如探讨进化问题、种群动态及群落结构), 另一方面在实际的应用中也有着重要价值(如野生动物管理及生态影响评估)。在理论探讨时可对模型过程进行合理的简化, 而在实际应用中, 模型则需向着更复杂更准确的方向发展。

栖息地选择理论还缺乏一个成熟的理论体系(Boyce & McDonald, 1999)。在栖息地选择的各环节上尚存在着大量有待解决的问题, 而解决这些问题需要生态学等多个分支领域的协作, 甚至还需要其他学科的介入。栖息地偏好的相关性研究结果需要大量的控制行为实验来加以准确检验; 栖息地信息的获取在很大程度上还是一个黑箱, 要打开这一黑箱尚需进行大量的行为及认知实验研究, 对这一领域的探讨或许还需要引入一些新的实验方法; 行为决策这一环节的突破仍需取决于其他学科的进展; 而栖息地选择与动物生理状况的相互作用则需要生理生态学的大量介入。

对栖息地选择模型的构建方面目前也存在一些技术问题。动物栖息地选择涉及的因子是如此之

多, 过程是如此复杂, 经典的数学解析模型往往令人难以驾驭。所幸的是, 近年来, 随着计算机的普及和运算能力的迅速提高, 以及面向对象语言的发展, 基于个体的模型(agent-based model, ABM 或者 individual-based model, IBM) 开始被广泛地应用于栖息地选择的模拟之中(Railsback & Harvey, 2002; Grimm et al, 2005)。ABM 可以视为一种计算机实验, 它以单个生物单位(个体或群体均可)为最小模拟对象, 该对象按特定的规则与其他对象(包括环境)相互作用, 从而达到模拟复杂系统过程的目的。ABM 模拟将建模者从复杂、难以把握的系统动态数学过程中解脱出来, 从而可以更加关注于系统作用规律。通过这种模拟, 我们可以迅速地找到动物在栖息地选择过程中的关键参数, 甚至有望完成对栖息地选择的动态预测。然而, 在栖息地选择理论和模型研究中, 数学解析模型依然有其重要作用: 当关注集中于少数几个参数时, 数学解析模型则能更加迅速而准确地把握模型行为并阐释其生态意义。此外, 从系统学角度看, ABM 所要完成的工作是通过大量低层次过程的累计运算得出高层次的结果。而计算机的运算能力终究不是无限的, 若在 ABM 中恰当地插入一些数学解析模型, 可极大地减少运算量, 并提高其运算速度。

参考文献:

- Arthur SM, Manly BFJ, McDonald LL, Garner GW. 1996. Assessing habitat selection when availability changes [J]. *Ecology*, **77** (1): 215-227.
- Baker MB, Rao S. 2004. Incremental costs and benefits shape natal dispersal: Theory and example with *Hemilepistus reaumuri* [J]. *Ecology*, **85** (4): 1039-1051.
- Belichon S, Clobert J, Massot M. 1996. Are there differences in fitness components between philopatric and dispersing individuals [J]. *Acta Oecologia*, **17** (6): 503-517.
- Bellis LM, Navarro JL, Vignolo PE, Martella MB. 2006. Habitat preferences of lesser rheas in Argentine Patagonia [J]. *Biodiversity and Conservation*, **15** (9): 3065-3075.
- Block WM, Brennan L A. 1993 The habitat concept in ornithology: Theory and applications [J]. *Current Ornithology*, **11**: 35-91.
- Boyce MS, McDonald LL. 1999. Relating populations to habitats using resource selection functions [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, **14** (7): 268-272.
- Buckley NJ. 1997. Spatial-concentration effects and the importance of local enhancement in the evolution of colonial breeding in seabirds [J]. *American Naturalist*, **149** (6): 1091-1112.
- Caughley G. 1994. Directions in onservation biology [J]. *Journal of Animal Ecology*, **63** (2): 215-244.
- Charnov EL. 1976. Optimal foraging: the marginal value theorem [J]. *Theor Popul Biol*, **9** (2): 129-136.
- Dai JH, Dai Q, Zhang M, Zhang JD, Li C, Liu B, Liu ZJ, Wang YZ. 2005a. Habitat selection of three amphibians (*Rana kukunoris*, *Nanorana pleskei*, *Bufo minshanicus*) during summer-autumn in Zoige Wetland National Nature Reserve [J]. *Zool Res*, **26** (3): 263-271. [戴建洪, 戴强, 张明, 张晋东, 李成, 刘兵, 刘志军, 王跃招. 2005a. 若尔盖湿地自然保护区三种无尾两栖类夏秋季栖息地选择. 动物学研究, **26** (3): 263-271.]
- Dai Q, Yang Y, Zhang M, Dai JH, Li C, Liu ZJ, Zhang JD, Gu HJ, Wang YZ. 2005b. Terrestrial core habitat of 3 Anurans in Zoige Wetland Nature Reserve [J]. *Acta Ecologica Sinica*, **25** (9): 2256-2262. [戴强, 杨勇, 张明, 戴建洪, 李成, 刘志君, 张晋东, 顾海军, 王跃招. 2005. 若尔盖湿地国家级自然保护区三种无尾两栖类陆地核心生境研究. 生态学报, **25** (9): 2256-2262.]
- Davis JM, Stamps JA. 2004. The effect of natal experience on habitat preferences [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, **19** (8): 411-416.
- Fretwell SD, Lucas HL Jr. 1969. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds [J]. *Acta Biotheoretica*, **19** (1): 16-36.
- Fretwell SD. 1972. Populations in Seasonal Environments [M]. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Gao ZX, Zhang MH, Hu RB. 1995. Winter breeding site selection of Ussurian wild pig in the Lesser Khing-an Mountains [J]. *Acta Theriologica Sinica*, **5** (1): 25-30. [高中信, 张明海, 胡瑞滨. 1995. 小兴安岭地区野猪冬季栖息地选择的初步研究. 兽类学报, **5** (1): 25-30.]
- Greene CM, Stamps JA. 2001. Habitat selection at low population densities [J]. *Ecology*, **82** (8): 2091-2100.

- Grimm V, Revilla E, Berger U, Jeltsch F, Mooij WM, Railsback SF, Thulke HH, Weiner J, Wiegand T, DeAngelis DL. 2005. Pattern-oriented modeling of agent-based complex systems: Lessons from ecology [J]. *Science*, **310** (5750): 987-991.
- Grinnell J. 1917. Field tests of theories concerning distributional control [J]. *American Naturalist*, **51**: 115-128
- Haila Y, Nicholls AO, Hanski IK, Raivio S. 1996. Stochasticity in bird habitat selection: Year-to-year changes in territory locations in a boreal forest bird assemblage [J]. *Oikos*, **76** (3): 536-552.
- Haugen TO, Winfield IJ, Vollestad LA, Fletcher JM, James JB, Stenseth NC. 2006. The ideal free pike: 50 years of fitness-maximizing dispersal in Windermere [J]. *Proceedings of the Royal Society B—Biological Sciences*, **273** (1604): 2917-2924.
- Heithaus M R, Hamilton I M, Wirsing A J, Dill L M. 2006. Validation of a randomization procedure to assess animal habitat preferences: microhabitat use of tiger sharks in a seagrass ecosystem [J]. *Journal of Animal Ecology*, **75** (3): 666-676.
- Highsmith RC. 1982. Induced Settlement and metamorphosis of sand dollar (*Dendraster ecentricus*) larvae in predator-free sites: Adult sand dollar beds [J]. *Ecology*, **63** (2): 329-337.
- Hjermann DO. 2000. Analyzing habitat selection in animals without well-defined home ranges [J]. *Ecology*, **81** (5): 1462-1468.
- Hutto RL. 1985. Habitat selection by nonbreeding, migratory land birds [A]. In: Cody ML. *Habitat Selection in Birds* [M]. Orlando, Florida: Academic Press Inc, 455-476.
- Jaenike J, Holt RD. 1991. Genetic-variation for habitat preference - evidence and explanations [J]. *American Naturalist*, **137**: S67-S90.
- Jia F Wan N, Zheng GM. 2005. Analysis of roosting site characteristics of wintering *Crossoptilon crossoptilon* populations [J]. *Chinese Journal of Ecology*, **24** (2): 153-158. [贾非, 王楠, 郑光美. 2005. 冬季白马鸡群体夜栖地特征分析. 生态学杂志, **24** (2): 153-158.]
- Johnson DH. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference [J]. *Ecology*, **61** (1): 65-71.
- Jones J. 2001. Habitat selection studies in avian ecology: A critical review [J]. *Auk*, **118** (2): 557-562.
- Jonzen N, Wilcox C, Possingham HP. 2004. Habitat selection and population regulation in temporally fluctuating environments [J]. *American Naturalist*, **164** (4): E103-E114.
- Kenward RE. 1978. Hawks and doves: Factors affecting success and selection in Goshawk Attacks on Wood pigeons [J]. *The Journal of Animal Ecology*, **47** (2): 449-460.
- Kokko H, Sutherland WJ. 2001. Ecological traps in changing environments: Ecological and evolutionary consequences of a behaviourally mediated Allee effect [J]. *Evolutionary Ecology Research*, **3** (5): 537-551.
- Krebs JR, Kacelnik A, Taylor P. 1978. Test of optimal sampling by foraging great tits [J]. *Nature*, **275** (5675): 27-31.
- Kuussaari M, Saccheri I, Camara M, Hanski I. 1998. Allee effect and population dynamics in the Glanville fritillary butterfly [J]. *Oikos*, **82** (2): 384-392.
- Li WJ, Wang ZJ. 2000. A wintering habitat model for red crown crane [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, **11** (6): 839-842. [李文军 王子健. 2000. 丹顶鹤越冬栖息地数学模型的建立. 应用生态学报, **11** (6): 839-842.]
- MacArthur RH, Pianka ER. 1966. On optimal use of a patchy environment [J]. *American Naturalist*, **100**: 603-609.
- Martin TE. 1998. Are microhabitat preferences of coexisting species under selection and adaptive [J]. *Ecology*, **79** (2): 656-670.
- McPeck MA, Holt RD. 1992. The Evolution of dispersal in spatially and temporally varying environments [J]. *The American Naturalist*, **140** (6): 1010-1027.
- Morris DW. 1987. Spatial scale and the cost of density-dependent habitat selection [J]. *Evolutionary Ecology*, **1** (4): 379-388.
- Morris DW. 1988. Habitat-dependent population regulation and community structure [J]. *Evolutionary Ecology*, **2** (3): 253-269.
- Morris DW. 1990. Temporal variation, habitat selection and community structure [J]. *Oikos*, **59**: 303-312.
- Morris DW. 2006. Ecology: Moving to the ideal free home [J]. *Nature*, **443** (7112): 645-646.
- Ollason JG. 1980. Learning to forage: optimally [J]. *Theoretical Population Biology*, **18** (1): 44-56.
- Parejo D, Oro D, Danchin E. 2006. Testing habitat copying in breeding habitat selection in a species adapted to variable environments [J]. *Ibis*, **148** (1): 146-154.
- Railsback SF, Harvey BC. 2002. Analysis of habitat-selection rules using an individual-based model [J]. *Ecology*, **83** (7): 1817-1830.
- Railsback SF, Stauffer HB, Harvey BC. 2003. What can habitat preference models tell us? Tests using a virtual trout population [J]. *Ecological Applications*, **13** (6): 1580-1594.
- Rhodes JR, McAlpine CA, Lunney D, Possingham HP. 2005. A spatially explicit habitat selection model incorporating home range behavior [J]. *Ecology*, **86** (5): 1199-1205.
- Rolstad J, Loken B, Rolstad E. 2000. Habitat selection as a hierarchical spatial process: The green woodpecker at the northern edge of its distribution range [J]. *Oecologia*, **124** (1): 116-129.
- Schaefer J A, Messier F. 1995. Habitat selection as a hierarchy: The spatial scales of winter foraging by muskoxen [J]. *Ecography*, **18** (4): 333-344.
- Schlaepfer MA, Runge MC, Sherman PW. 2002. Ecological and evolutionary traps [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, **17** (10): 474-480.
- Sexton OJ. 1958. The relationship between the habitat preferences of hatchling *Chelydra serpentina* and the physical structure of the vegetation [J]. *Ecology*, **39** (4): 751-754.
- Stamps JA, Krishnan VV, Reid ML. 2005. Search costs and habitat selection by dispersers [J]. *Ecology*, **86** (2): 510-518.
- Stamps JA. 2006. The silver spoon effect and habitat selection by natal dispersers [J]. *Ecology Letters*, **9** (11): 1179-1185.
- Tyre AJ, Possingham HP, Lindenmayer DB. 2001. Inferring process from pattern: Can territory occupancy provide information about life history parameters [J]. *Ecological Applications*, **11** (6): 1722-1737.
- Wajnberg E, Bernhard P, Hamelin F, Boivin G. 2006. Optimal patch time allocation for time-limited foragers [J]. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **60** (1): 1-10.
- Wang YP, Wu ZJ, Lu P, Zhang F, Li YM. 2007. Breeding ecology and oviposition site selection of Black-spotted pond frogs (*Rana nigromaculata*) in Ningbo, China [J]. *Zool Res*, **28** (2): 186-192. [王彦平, 武正军, 陆萍, 张方, 李义明. 2007. 宁波地区黑斑蛙的繁殖生态和产卵地选择. 动物学研究, **28** (2): 186-192.]
- Wei FW, ZHOU A, HU JC, WANG W, YANG G. 1996. Habitat selection by Giant pandas in Mabian Dafengding Reserve [J]. *Acta Theriologica Sinica*, **16** (4): 241-245. [魏辅文, 周昂, 胡锦矗, 王维, 杨光. 1996. 马边大风顶自然保护区大熊猫对生境的选择. 兽类学报, **16** (4): 241-245.]
- Zhang ZW, Liang W, Sheng G. 1994. Studies on the nest site selection of *Daurian partridge* [J]. *Zool Res*, **15** (4): 37-43. [张正旺, 梁伟, 刚盛. 1994. 斑翅山鹑巢址选择的研究. 动物学研究, **15** (4): 37-43.]