

大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*) 生境选择研究进展

杨春花¹, 张和民², 周小平², 王鹏彦², 王小明^{1,*}

(1. 华东师范大学生命科学学院, 上海 200062; 2. 卧龙自然保护区管理局中国保护大熊猫研究中心, 汶川 623006)

摘要:在回顾大熊猫生境选择研究历史的基础上,总结了大熊猫生境选择的考察因子、研究方法,概括了大熊猫对觅食条件、隐蔽条件和气候条件的选择机制,并探讨了大熊猫生境选择的灵活性及大熊猫和与其同域分布的动物种的共存机制。作者认为,野外调查误差大、研究尺度单一等是目前大熊猫生境选择研究中存在的主要问题,应用目前较流行的已被证明比较优良的资源选择函数法、DNA 指纹技术、无线电遥测、红外线自动感应照相系统、GIS 与遥感成像等先进技术,并融合景观生态学理论,从较大尺度空间来研究大熊猫的生境选择,应是今后的发展方向。

关键词:大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*);生境选择;机制;进展

文章编号:1000-0933(2006)10-3442-12 **中图分类号:**Q143,Q958.1,Q959.8 **文献标识码:**A

Review of habitat selection in the Giant Panda (*Ailuropoda melanoleuca*)

YANG Churr Hua¹, ZHANG He-Min², ZHOU Xiao-Ping², WANG Peng-Yan², WANG Xiao-Ming^{1,*} (1. School of Life Sciences, East China Normal University, Shanghai, 200062, China; 2. China Conservation and Research Center for Giant Panda, Wolong Nature Reserve, Wenchuan, 623006, China). Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(10): 3442 ~ 3453.

Abstract: This paper is a literature review on the characteristics of giant panda (*Ailuropoda melanoleuca*) habitat selection. Habitat selection has been one of the main focuses of ecological research of the giant panda. These data can be used for many purposes, such as releasing or reintroducing giant pandas to the wild, which has been made a priority and major part of giant panda conservation programmes. The main aim of this paper is to summarize the characteristics of giant pandas' habitat selection to provide reference to guide conservation action, especially the release of pandas into the wild. The environmental variables that have been studied and the methods used are summarized. Previous research noted some important biotic and abiotic factors such as forest canopy, slope of terrain, slope orientation, forest type, bamboo density, bamboo height, and bamboo basal diameter. For the methods used in prior studies, we compile the commonly used techniques in field studies and in statistical analyses. Herein, we refine the generalities in giant panda habitat and food selection. The optimal habitat for the giant panda is bamboo forest of moderate density on gentle slopes in mixed coniferous-broadleaved forests with medium canopy cover. The bamboo in these areas tends to grow relatively tall with thick stems. Conversely, habitats disturbed by human activities are strongly avoided by pandas. It is believed that giant pandas smartly "weigh" the benefits and costs when selecting appropriate habitats; maximizing the rate of energy intake may be the driving force of habitat selection. More specifically, *A. melanoleuca* seems to follow the Optimal

基金项目:中国保护大熊猫研究中心放归大熊猫预选栖息地评估资助项目;国家教育部跨世纪优秀人才培养计划基金资助项目

收稿日期:2006-02-05; **修订日期:**2006-08-15

作者简介:杨春花(1972~),女,河北人,博士生,主要从事保护生物学研究。E-mail: yangchh888@yahoo.com.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xmwang@ecnu.edu.cn

致谢:英文摘要由美国加州大学(University of California at Berkeley)冯乔纳森(Jonathan Fong)博士润色,谨致谢忱!

Foundation item: The project was supported by project from the China Conservation & Research Center for Giant Pandas and Trans-Century Training Programme Foundation for the Talents by the Chinese Ministry of Education

Received date: 2006-02-05; **Accepted date:** 2006-08-15

Biography: YANG Churr Hua, Ph. D. candidate, mainly engaged in wildlife ecology, conservation biology. E-mail: yangchh888@yahoo.com.cn

Acknowledgement: We would like to express our sincere gratitude to Jonathan Fong, the Ph. D. candidate from the University of California at Berkeley who helped proofread the English abstract

Foraging Theory.

We attribute the mechanism of habitat selection to their selection for food, shelter, and climatic conditions. Many of the activities and behaviours of *A. melanoleuca* are associated with the quantity and quality of edible bamboo. Forest canopy is one of the most important variables since it influences the distribution of precipitation and light, consequently affecting the growth of understory bamboo. *Ailuropoda melanoleuca* prefer mild climates, which results in a seasonal shift between different elevations and its preference for surfacing exposure.

The flexibility of habitat selection is also discussed. The characteristic of pandas' habitat selection is genetic, but in no sense invariable. On the contrary, selection varies to some extent according to the region (e. g. between different mountain areas), season, and environmental variation (e. g. bamboo flowering). This flexibility in habitat selection is generally considered a kind of adaptation to the changing environment.

Giant pandas live sympatrically with red pandas, bamboo mice, and cattle, all of which eat bamboo. However, significant differences in their microhabitat structure exist, reducing competition and allowing coexistence. For example, each chooses bamboo of different sizes, indicating that they partition one or more habitat resources. It is recognized that microhabitat separation resulting from competition between species is the dominating force that allows giant pandas to live sympatrically with other bamboo eating species.

Additional areas of future research needed to completely understand the habitat selection of the giant panda are also discussed. We agree that future research should use a combination of technological approaches, including RSFs, DNA fingerprinting, radiotelemetry, auto-trigger camera traps, and GIS integrated with landscape ecology theory, to more accurately determine the process involved in *A. melanoleuca* habitat selection.

Key words: Giant Panda(*Ailuropoda melanoleuca*); habitat selection; review

生境(habitat)是生物个体、种群或群落能在其中完成生命过程的空间^[1,2],由生物和非生物环境因子构成,是维持动物正常生命活动所依赖的各种环境资源的总和。生境结构的异质性导致了动物对生境的选择,一个进化上精明的个体会评价利弊之间的关系,选择那些能使繁殖成功达到最大的生境,使自己的适合度达到最大^[1]。动物如何选择、适应生境一直是动物生态学研究热点^[3]。

通过揭示野生动物生境中各生态因子在生境中的地位和作用,可以了解物种生境需求、物种扩散规律、种群时空动态、物种间共存机制及其它相互作用,并可预测动物在某一栖息地的相对密度^[1,4~6]。同时,对物种生境选择的详细了解,也是建立专家模型及管理机构开发程序时的重要依据^[7]。因此,生境选择研究对于探讨物种濒危机制、评估生境质量、预测栖息地负载量、制定合理的保护策略和资源管理方案等均具有重要意义^[8~10]。

大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)是我国特有的、濒危的物种,对它的研究备受世人关注,而对大熊猫生境选择的研究一直是大熊猫野外生态学研究中的一大热点^[11]。当前,大熊猫保护正在积极探索将人工饲养个体经野化训练后放归野外,让其重返自然,以补充、复壮或重建野生种群。研究已表明,放归是一个系统、长期监测、不断完善、有风险的工程^[12],因此,放归前对预选的大熊猫(潜在)栖息地进行实地调查、综合评估,是放归研究的重要环节之一,直接关系到放归的成败。而确定栖息地评估标准、估计环境容纳量,都必须首先深入了解大熊猫的生境选择特点。本文主要就是出于该目的,拟对大熊猫生境选择的研究现状作一综述。

1 研究概况

追溯起来,大熊猫生境选择研究应始于20世纪30年代,以W. G. Sheldon发表的《Notes on the Giant Panda》为标志(Sheldon于1975年又发表了专著《The wilderness home of the giant panda》^[10])。但早期的研究主要是基于野外零星观察、访谈基础上的语言描述,如崔占平(1962)在《中国经济动物志-兽类》、Wang Sung在《Giant Panda in the wild》中关于大熊猫栖居习性的描述^[10]。

国内外对大熊猫生态学的系统研究始于20世纪70年代^[13],80年代发表的一些重要著作如《卧龙自然保

保护区大熊猫、金丝猴、牛羚生态生物学研究》^[14]、《The pandas of Wolong》^[15]、《秦岭大熊猫的自然庇护所》^[16]等,对大熊猫生境选择问题已有较多涉及,但仍多是一些定性介绍和描述。

发生于 20 世纪 70 年代中期和 80 年代的不同地方竹子大面积的开花、死亡,造成大熊猫食物危机,引起了广泛关注:竹子开花对大熊猫长期生存的影响程度如何?大熊猫怎样适应竹子这种营养低劣的食物?导致大熊猫濒危的原因究竟是什么,等问题。为解答这些问题,研究大熊猫的生境选择特点便成了大熊猫生态研究的必然趋势。迄今,大熊猫分布的邛崃、岷山、凉山、大小相岭、秦岭山系均有大熊猫生境选择的报道。随着研究手段的改进和研究方法的更新,尤其是一些数理统计原理和方法的引入,大熊猫生境选择的研究工作也由定性描述过渡到量化阶段^[11]。

2 研究方法

研究生境选择通常是尝试着把动物密度或动物活动频率与环境变量的分布频率联系起来^[17]。在大熊猫研究中,由于野外很少能看到实体,加之大熊猫对生境的利用时间越长,留下的粪便及其它痕迹(如食痕)也越多^[18~20]。故常利用其痕迹如粪便、毛发、爪痕等为间接指标来研究其生境选择^[18~20]。

研究生境选择,首先要对动物的分布区进行抽样调查,了解动物的出没情况及主要生境因子的分布情况,然后再利用独立性检验、选择系数或选择指数、主成分分析等统计方法进行分析,以检验影响生境选择的因子的作用。为了叙述、分类的方便,本文将外业、内业研究方法分开来介绍。

2.1 野外调查方法

从已有研究看,大熊猫生境选择研究运用比率较高的几种方法为:随机、利用、利用-对照、数量统计等。

“随机”法具有考察的因子较多、代表性强、操作灵活性大等优点^[19]。但主要提供已利用生境的信息。

“利用”法通过分析动物利用生境的生境因子信息,从多个变量入手,来判断各因子不同类目的作用大小,缺点是缺乏对照。

“利用-对照”法通过比较利用点与对照点的差异,来判断选择性。其中,“被利用-可获得性”法能更程度地揭示动物对生境的选择,而“被利用-未利用”法在某种意义上讲,揭示的是动物对生境的利用。

“数量”法将栖息地特征与种群反应结合起来,能更直接揭示栖息地对种群适合度的影响机制。

在其它动物生境选择研究中运用比较多的一些方法如行为法,因不适应大熊猫的特点,因此,在大熊猫研究中没被用到。

2.2 统计分析方法

较常运用的几种方法是(按利用率从高→低的顺序):Vanderploeg 和 Scavia 选择系数和选择指数、Forage Ratio 选择系数和选择指数、主成分分析。

Vanderploeg 和 Scavia 选择系数和选择指数(简称 V. S. 法)计算比较简单,能对动物对同一生态因子不同等级的选择性进行比较和排序,以确定动物对栖息地因素类别选择的先后顺序,最适于多资源的栖息地选择研究^[21]。但是这种方法由于将所有生态因子同等看待,因而未能反映因子的主次作用,对选择值结果的判断误差较大,且选择指数的置信区间无法计算,特别是在样本量小、结果在 0 附近时会出现判断上的较大误差^[10,21,22]。

Forage Ratio 法不仅给出了动物对生境中某资源的喜好程度,而且 G 检验还给出了判断这种喜好程度正确与否的置信区间,并提供了选择率之间相互比较的方法,结果可排序,在计算中考虑了取样量的影响,使结果精度更高^[23]。缺点是计算比较复杂,而且当出现 0 值时,结果计算不出来^[23]。

主成分分析通过对有一定相关关系的变量进行线性组合(或叠加),以构成为数不多的彼此不相关的新变量(主成分),来代替原始变量,而且每个变量都尽可能多地保留原始变量的信息,因而可大大降低分析的复杂性^[24]。但它提供的仅是已利用生境的环境信息,并不侧重于动物的生境偏好^[22,24,25]。

正是由于其突出优点,所以这几种方法在大熊猫生境选择研究中得到了较广泛的应用。另外,由于大熊猫生境选择研究文献数量少,且有些文献是出自同一研究者(或同一课题组),往往会用同一种方法,再有,利用第三次全国大熊猫普查数据发表的生境选择文章(6篇)用的都是 Forage Ratio 法。

需指出,每种方法都有各自的优、缺点,实际运用时可根据具体情况来选择,也可综合运用多种方法,取长补短。

3 考察因子

野生动物的生境选择是一个复杂的过程,不但受到种内竞争、种间竞争和捕食者等因素的影响,同时还受到与动物生存和繁殖有关的环境因素的影响^[3]。由于栖息地中各种因子对动物的作用不同,因此,分析其内在特征,找出影响选择行为的关键因子就成了栖息地选择研究的一项重要内容^[26]。栖息地的生物与非生物因子错综复杂,要对所有因子做测量几乎是不可能的^[27],因此,筛选与问题相关并具代表性的因子是必要的^[28]。

影响大熊猫生境选择的因子也是纷繁复杂的,从查阅的文献来看,所考察因子种类达 84 种之多。从各因子被文献选用的频率看,乔木郁闭度(森林覆盖度)、坡度、坡向、森林类型、坡位、竹密度、竹高度、竹秆基径、老笋比例、海拔等是选用频率较高的一些因子,这也从一个侧面反映了这些因子对大熊猫的重要性次序。

4 选择机制

4.1 大熊猫对各因子的选择规律

(1) 对食物因子的选择 研究显示,大熊猫对竹子有强烈选择^[29,30]:喜食喜竹密度适中^[18,23,31~36]、秆径较粗^[31,32,37~39]、较高^[23,34,36,40]、生长发育好^[35,41]、营养质量好的竹种类^[23,30~32,35,37,41]。

(2) 对环境因子的选择 喜欢阳坡或半阴半阳^[11,19,42,43]的平缓坡^[18,20,31,32,36,42,44]的中或上坡位^[33,36,41]离水源较近的生境^[19,35,45,46]。

(3) 对植被因子的选择 喜欢一定乔木郁闭度^[11,31~34,36,46]的原始林^[33,34,47]中的针阔混交林^[31,34,43,46]或针叶林^[33,41,46]。

(4) 对干扰因子的选择 明显回避有干扰的生境^[41,46],包括大熊猫以前利用过的生境^[40,48]。

4.2 对各因素的选择机制

动物的生境选择行为,在自然界并非是随意性的,而是具有某种内在的规律性^[1]。可以将决定大熊猫生境选择的因素概括为 3 个方面:觅食条件、隐蔽条件、气候条件。

4.2.1 觅食条件 许多研究表明,动物选择生境时会权衡代价与收益^[7],最大能量收入可能是动物生境和食物选择的主要驱动力^[1,49]。野生大熊猫食谱中 99% 是竹子^[50],而竹子是一种营养价值较低的食物,大熊猫消化道简单^[51],对竹子干物质的消化率较低^[50,52],因此,为了获取尽可能多的细胞内容物和能量,除了不断采食,使消化道经常保持充盈状态以利于最大限度地获取营养和能量外^[52,53],大熊猫主要在生境选择、觅食行为上采取一系列的对策(最优摄食对策)来适应竹子这种特殊食物,提高自己的适合度。

选择营养质量优的竹种和幼嫩、营养质量高的竹部位(如叶、笋、嫩茎、竹秆中部),可以提高摄食效率^[50,54,55]。同时,选择竹笋等幼嫩部分单位收益耗能相对较少。

另外,对草食动物有负营养效应的单宁等次生化合物含量的不同也是大熊猫选择竹子的原因之一^[1]。多年生竹子因生长期长,次生化合物较高,因此,熊猫不喜食^[50,56]。大熊猫吃竹笋时剥掉营养低,不易咀嚼和消化的箨壳而只吃笋肉,以及吃竹秆时剥去外皮的习惯也是为了获取尽可能多的细胞内含物^[16,50,57,58]。

竹密度过大,则大熊猫在其中穿行困难,而且过密的竹林其营养质量也常较差;过稀则能量收入少,因此,大熊猫一般选择中等密度的竹林^[11,42]。同样,大熊猫喜食较粗的竹笋和竹茎,也是符合能量经济学原则,即耗费单位能量所获得的能量净收益达到最大^[37,38]。因竹高和竹基茎存在一定正相关^[39,59],所以相应地,大熊猫喜较高的竹。

大熊猫喜欢在坡度平缓的竹林觅食、活动,特别是二、三级支沟的夷平地^[11,31,50],一是为了节约活动时的

能量^[11,31,50],二是为适应其采食行为(大熊猫有坐着食竹的习性^[59]),同时,平缓的地面,土质肥厚,水热条件有利于生长繁茂的竹林,又便于大熊猫最优摄食^[60]。

生命的一切活动离不开水,水是大熊猫生境的三要素之一^[2],因此,大熊猫喜欢选择距水源近的生境非常容易理解。

4.2.2 隐蔽条件 隐蔽作为野生动物生境的三要素之一^[2],和食物资源共同决定着动物的所有行为和进化方向^[61]。大熊猫对隐蔽条件的要求可理解为对植被(尤其是乔木)的选择及对各种干扰的趋避。

植被为动物提供食物和活动场所,直接或间接地与竞争和捕食风险有关^[62]。植被类型最大程度地代表了野生动物的生境特征^[11,63,64],决定了动物生境状态的综合特征,是大熊猫生存和分布的重要限制因素^[44,47]。

大熊猫喜欢选择具有一定乔木郁闭度的发育成熟的浓密林灌下生境^[29],较大的乔木郁闭度可为其提供良好的隐蔽条件和适宜的微气候条件^[30,65]。植被结构中乔木所占的比例、乔木的种类及郁闭度的大小,在一定程度上决定了大熊猫繁殖的成功率^[30]。

同时,大熊猫主食竹喜生于森林郁闭下,成为森林群落的最重要的伴生种和林冠下灌木层片的组成成分^[66]。林分内乔灌木的数量和分布状况与主食竹更新和生长的关系密切,它们是一个生态系统的不同组成成分,互为生存和发展的条件^[66]:竹生长情况会影响森林演替(尤其是幼苗更新),同样,森林群落结构特征如树种组成、林冠郁闭度、不同垂直层次的高度、各层植株的株数和灌木层总盖度的变化,会引起群落内环境条件的变化,导致大熊猫主食竹更新状况的不同^[36],竹类种群的稳定依赖于森林群落的稳定性保护^[67]。因此,大熊猫对高大乔木的选择在某种意义上也就是对食物——竹子因素的选择。

干扰使生境的群落特征如物种数、物种多样性等指标增高,尤其是灌木层物种数与密度会明显增加,而物种优势度、群落高度与最大平均胸径等重要值则下降,竹类的生物量与更新能力也表现为下降趋势^[68]。人为干扰是导致大熊猫濒危的重要原因之一^[69],大熊猫会主动趋避森林采伐、放牧、巡山便道等各种干扰^[23,29,30,33]。

4.2.3 气候条件 大熊猫对温、湿气候条件的要求首先表现在其季节性迁移习性上。大熊猫是一种山地林栖动物,既畏炎热,又惧寒冷,因此会随季节的变化,主动选择不同气候条件的局部生境,具有垂直迁移的习性,具有冬居地和夏居地^[42~44,70]。

其次,典型地反映在其对坡向的选择上(在繁殖季节尤甚),如喜欢选择凉山、相岭、邛崃山系的东坡或秦岭的南坡,一般认为这样的坡面东南季风容易深入,能够形成较稳定的利于高山竹类生长的温暖、潮湿的微环境^[31,60]。高新宇等对佛坪自然保护区大熊猫对简易装置的利用的研究^[71]揭示出:大熊猫对温度、光照等气候因子的选择有时超乎人们的想象。

4.3 选择的灵活性

动物的生境选择行为是进化因素与行为因素(行为因素即各种生境因子,包括生物的和非生物的)共同作用的结果^[7]。大熊猫在长期的进化过程中,逐渐形成了对环境选择的遗传性,但这种遗传性并不严格,而是会受到种内关系、种间关系及环境生态因子的时空变化等诸多因素的影响,因而,其生境选择行为不是固定的、一成不变的,而是具有不同程度的可塑性或灵活性^[11,17,42],以使其更好地适应环境。

4.3.1 因不同地区而异 大熊猫对生境因子的选择既相似,又趋异^[11,30,42,44]。例如,虽然各地大熊猫都喜欢缓坡、较粗的竹茎、高大的乔木郁闭度,但各地选择的阈值并不同^[11,19,31~34,36~39,42,43,46];岷山和邛崃山系的大熊猫对竹子密度、竹高、竹子基径、灌木密度、灌木距离等灌木层次因子的选择上存在着明显差异^[11];四川大熊猫喜 50 %以上的郁闭度,而在秦岭则喜 50 %以下的郁闭度^[11,42];在卧龙和秦岭大熊猫吃笋时,将箨壳、竹青都剥掉,而在唐家河和马边,则只剥掉易剥的箨壳,而将不易剥的幼箨壳一齐吃掉^[55,57]。对岷山山系和邛崃山系大熊猫生境选择特点比较发现,两地大熊猫在对灌木层因子的选择上存在极显著差异。分析认为两地竹子、灌木种类的不同及唐家河自然保护区 1991 年发生的特大洪水可能是导致这种差异的原因^[11]。不同山系大熊猫生境选择情况相似的一面来自大熊猫的自身生物学特性,趋异的一面则是不同山系生态环境的差异造成

的^[11,42]。

4.3.2 因环境条件的变化而异 动物适应其选择的生境。当生境发生变化时,动物会产生新的适应,即“跟踪生境变化”^[11,72]。

最典型的例子莫过于大熊猫对竹开花的适应了。竹子开花后,大熊猫活动范围及巢域扩大^[54,73,74],高密度分布区的大熊猫向其它区域无规律移动,甚至侵入农耕区、村庄^[75,76];摄食时间增加^[73];对竹子选择性降低,甚至将竹子全部吃光,并吃其它食物如玉米、油菜、木贼、苜蓿、麦秆等^[75];采食竹叶量增加^[74];冬季采食竹笋比例下降,替代的是增大了的冷箭竹枝叶、竹梢在食物总量中的比例^[73,77];吃入的竹秆较过去显著增长^[73];选择平时不喜食的竹种^[54,73];并转而喜食皆伐迹地的竹(因皆伐地竹虽然较细,但活竹多、繁茂,竹密可减少搜寻竹的时间,且密竹的枝短,叶排列紧密,每口(bite)所获叶及能量多)^[40,59]。

再如,大熊猫对次生林的适应。次生林通常密度较大,加上人工抚育,乔木树种优势度过高,其它树种及大熊猫可食竹很难在人工林下生长,竹资源生物量低,生境质量下降。冉江洪等通过对四川宝兴县大熊猫栖息地中原始林和次生林中大熊猫生境选择的 12 个生态因子差异比较后发现,大熊猫对 11 个因子的选择发生了改变:对于原始林中要回避的 9 个生境特征,在次生林中变成随机选择;在原始林中随机选择的 6 个生境类型,在次生林中变得偏好^[47]。这说明,大熊猫以扩大生境选择范围或转移对生境类型的选择,把那些次好甚至较差的生境纳入自己的选择范围,来适应受人类干扰形成的次生林生境^[47]。

又如,大熊猫对各种人为干扰的适应。对小相岭大熊猫栖息地的干扰调查表明,自然干扰都不严重,干扰主要来自于人类干扰,其中,森林采伐又名列人类干扰之首^[69]。人为活动导致大熊猫活动海拔上升,选择范围扩大^[23,74]。兴隆岭大熊猫栖息地的改变自古以来与人类活动相关,长期的自然选择使大熊猫在生境选择上表现出相当的灵活性,为对人类移入的新适应^[16]。佛坪大熊猫对简易建筑的利用也反映了选择的灵活性:居民烘烤香菇的简易建筑周围环境与其适宜生境(林下竹林)相比存在极大差别,但大熊猫却因其温暖避风而表现出偏好^[71]。

4.3.3 因不同时间而异 野生动物与其所处的环境(栖息地)之间存在着多维相互作用,这种相互作用在空间和时间 2 个维度上表现得尤为突出。对秦岭佛坪大熊猫冬居地和夏居地的选择研究^[7,43,44],及对凉山马边大熊猫的空间分布格局和季节性垂直迁移的探讨^[70],证明由于气候及物候(竹发笋)的季节性变化,大熊猫生境存在着季节性移动现象。胡杰等研究证实大熊猫冬春季对地形的选择主要为向阳的陡坡和斜坡或较干燥的阴坡,郁闭度 0.6 以下,主要活动于海拔 2200~2800m 的区域^[78]。同时,在不同的生理时期,大熊猫对生境亦有不同的要求,如繁殖期,对高大乔木、向阳、避风等条件会比平时有更高要求^[30,46]。

4.4 共存机制

动物的生境选择受诸多因素影响,除生境和物种本身特性外,种间关系(捕食、竞争等)也是一个重要因素,动物在选择栖息地时会考虑其它物种的出现和介入^[7]。大熊猫的天敌主要有豹、云豹、金猫、豺、黄喉貂等,天敌主要危害幼仔和亚成体^[50,79]。但与大熊猫同域分布的竞争物种(小熊猫、毛冠鹿、昆虫、鸟、牛羚、竹鼠、野猪、林麝、放牧家畜等^[79])则会与其竞食,争夺生态位,其共存机制一直引人注目。

许多研究表明,由于物种间竞争,同域分布的相似物种有截然不同的互补的微生境利用方式^[3,72,80~83]。微栖息地分离是同域分布的物种得以共存的原因,是长期进化的结果。大熊猫和与其同域分布的物种的共存也遵循这一规律。

同域分布的大熊猫、昆虫、鸟、鼠选择不同大小的竹笋:大熊猫明显选择高大粗壮竹笋,昆虫则强烈选择细小竹笋^[15,84]。在片口自然保护区,中华竹鼠喜欢选择阔叶林下的青川箭竹,有利于减小与同域分布的大熊猫争夺食物资源的竞争(大熊猫主食缺苞箭竹),从而达到生态位分离,彼此共存^[85]。

大熊猫和小熊猫具有相似的生态习性,利用相同的生境,在生境选择上有部分重叠,但其微生境利用方式却完全不同^[18~20],主要表现在坡度、竹林密度、竹子基径等因子的分离上^[18~20],这主要是由两种熊猫的体形大小和食性的不同特点决定的。大熊猫体形大、行动迟缓,陡坡、密竹不利于其穿行,食细竹不符合能量经济学

原则;小熊猫个体小、行动敏捷,经常需借助灌木的横向斜伸枝条、倒木等抬高身体以够取竹子,因不吃竹杆,故不看重竹粗细,选细小竹可节约取食所耗能量,所以选择倒木、树桩较多、密度较大竹林中的细小竹^[18~20,22,86]。

5 讨论与展望

研究生境选择,通常以动物或其痕迹在某生境因子的出现频率利用数理统计方法来判断动物对该因子不同水平的选择性,但在生境的异质性不够高或研究范围不够大时会误判,从而掩盖了动物对生境的选择性。冉江洪等发现冶勒的大熊猫对乔木郁闭度和乔木高度不存在选择(都为随机利用),其原因可能是冶勒保护区的森林条件较好,都较适合大熊猫的生存^[33]。再如,虽然王朗大熊猫会明显回避有放牧活动的生境,但同一山系的白河自然保护区放牧活动比王朗的严重可是却未对大熊猫生境选择产生显著影响,究其原因,可能是因为王朗保护区面积较大,受到放牧影响的只是一小部分地区,大熊猫有足够的活动区域供选择;而白河保护区面积较小,且坡陡水急,多见悬崖陡壁,大熊猫可选择的活动区域有限,只能对有放牧活动的生境也加以利用,应是胁迫生境中的生存适应行为^[35,41]。

影响动物生境选择的不少生态因子是彼此相互关联的,因此,动物对生境的选择、适应也必然会表现出一定的相关性即“适应组合”^[87]。如,大熊猫对乔木因子的选择(喜中等郁闭度的针阔混交林,不喜欢皆伐林)可能很大程度上是源于对其喜好竹类因子的选择:针阔混交林中的竹子较落叶阔叶林的粗;中等以上的郁闭度,既提供了竹生长的适宜小气候条件,又限制了竹丛不致于过稀过密;皆伐迹地因乔木幼苗更新差,竹种少,竹开花后抽苗差,大树少,提供的营造洞穴能力差,竹生长质量差(竹较细,且死竹比例高)等^[36,59]。大熊猫对坡位、海拔和坡度的选择也与对竹子的选择息息相关:沟底阴冷潮湿,不利于竹子的更新、生长;高海拔为草地、荒漠,气候寒冷,物种丰富度较低,竹种群较少。只有中坡位的林地,既有林下郁闭环境,又有适当的光照条件,故竹子覆盖度高,且竹基径较粗,故熊猫喜选择中坡位^[36,88],对陡坡的回避也与陡坡竹细、稀、长势差有关^[89]。

纵观大熊猫生境选择研究简史和现状,发现,虽然在熊猫分布的各山系均进行了一些研究,发展了一些比较成熟的方法,得出了一些重要的基本结论和规律,但也存在一些问题,如缺少长期、定点的、相当范围的专项研究,且研究手段单一等。

许多在其它动物中证明比较优良的方法尚未在大熊猫生境选择研究中应用过,比如资源选择函数、数量化理论、多元线性回归等方法,今后在大熊猫生境选择研究中可以尝试,使研究工作能作出定量化、预见性的结论。

动物的生境选择是多方位的^[90~92]。因此,对生境选择的描述取决于研究的空间尺度,从不同尺度对栖息地选择的研究重点和描述方式不同,所得结论也不同^[10,63,64,93],从不同尺度研究生境选择,能较好地反映动物对环境的适应以及不同尺度下栖息地的异质程度,拓宽了生境选择研究领域^[10,93]。

从已有文献看,大熊猫生境选择研究多局限于大熊猫微生境研究,而大熊猫栖息地的许多威胁(如森林火灾)和一些重要的生态过程(如竹开花)等,都发生在较大的景观尺度,许多基于某一特定地点的研究并不能充分检验出这些影响种群长久生存力的威胁,更不能减弱之^[94]。而且,动物对生境破碎化的感知在不同空间尺度也是非常不同的^[95],因此,从不同层次的较大尺度空间研究大熊猫生境选择是必要的,应是以后的一个发展方向。

大熊猫生态学研究普遍存在误差较大的问题。比如,乔木郁闭度是影响大熊猫生境选择的一个重要因子,传统研究中一般都是用目估法测,但是,已经有研究表明,目估法很不可靠,操作者之间误差较大,且目估精度还与目估对象的实际覆盖度值有关^[96]。在实践中,可以采用多人估测取平均值,或与框架法、盖度布法等其它多种方法结合使用来改进^[96]。

再比如,在鉴别大熊猫分布密度时,常利用间接指标——粪便来判断,这存在两个问题:一是粪便的新鲜程度不好界定;二是多年来沿用的用咬节和距离来区分大熊猫数量的传统方法^[50,54,97]受到了质疑^[98]。因此,

研究、发展一门“粪便腐蚀学”看来很有必要,即准确判断野外不同生境下的大熊猫粪便随时间而变化的特点和规律,以判断粪便的新鲜程度。咬节法的可靠性值得进一步验证、推敲,并与更客观方法,如方盛国等提出的基因指纹技术^[99,100]相结合,优势互补,相互印证。

另外,采用无线电遥测及红外线自动感应照相系统等方法监测大熊猫实体,可以获得比用间接指标(粪便)更准确的信息。还可结合 GIS 与遥感成像等先进技术,并融合景观生态学理论,将大熊猫分布与景观信息的关系直观地展现出来,从而在较大尺度(景观)上更高效地研究大熊猫的生境选择。

References :

- [1] Yan Z C, Chen Y L. Habitat selection in animals. Chinese Journal of Ecology, 1998, 17(2) : 43 ~ 49.
- [2] Chen H P, Gao Z X eds. Wildlife Ecology. Harbin; Northeast Forestry University Press, 1992.
- [3] Wei F W, Feng Z J, Wang Z W. Review of the research of habitat selection in wildlife. Chinese Journal of Zoology, 1998, 33(4) : 48 ~ 52.
- [4] Zhang Z W, Liang W, Sheng G. Studies on the nest site selection of *Daurian Partridge* *Perdix dauuricae*. Zoological Research, 1994, 15(4) : 37 ~ 43.
- [5] Wang M J, Zhong W Q, Wan X R, et al. Habitat selection during dispersion of *Daurian pika* (*Ochotona Daurica*). Acta Zoologica Sinica, 1998, 44(4) : 398 ~ 405.
- [6] Yang W K, Zhong W Q, Gao X Y. A review of studies on avian habitat selection. Arid Zone Research, 2000, 17(3) : 71 ~ 78.
- [7] Jiang Z G ed. The principle of animal's behaviour and ways to protecting species. Beijing: Chinese Science Press, 2004. 46 ~ 69; 260.
- [8] Jiang Z W, Xu L, Ma Y Q, et al. The winter habitat selection of *sables* in Daxinganling Mountains. Acta Theriologica Sinica, 1998, 18(2) : 112 ~ 119.
- [9] Ouyang Z Y, Li Z X, Liu J G, et al. The recovery processes of giant panda habitat in Wolong Nature Reserve, Sichuan, China. Acta Ecologica Sinica, 2002, 22(11) : 1840 ~ 1849.
- [10] Zheng X, Bao Y X, Ge B M, et al. A review of studies on ungulates habitat selection in China. Journal of Zhejiang Normal University (Nat. Sci.), 2004, 27(4) : 392 ~ 397.
- [11] Zhang Z J, Hu J C. A study on the Giant Panda's habitat selection. Journal of Sichuan Teachers College (Natural Science), 2000, 21(1) : 18 ~ 21.
- [12] Cui D Y, Wang X M. Preliminary probe to the framework and the operation procedure for giant pandas' returning to the wild. Chinese Wildlife, 2005, 26(4) : 53 ~ 56.
- [13] Hu J C, Hu J. Advancement of the research of Giant Panda. Journal of China West Normal University (Natural Sciences), 2003, 24(3) : 253 ~ 257.
- [14] Hu J C. Ecological & biological research for Giant Panda, *Rhinopithecus roxellana*, and *Budorcas taxicolor*. Chengdu: Sichuan People's Press, 1981.
- [15] Schaller G B, Hu J C, Pan W S, et al. The Giant Pandas of Wolong. Chicago: University of Chicago Press, 1985.
- [16] Pan W S, Gao Z S, Li Ü Z. The natural refuge for giant pandas in Qinling. Beijing: Peking University Press, 1988.
- [17] Shang Y C. Behavioural Ecology. Beijing: Beijing Normal University Press, 1998. 240.
- [18] Wei F W, Feng Z J, Wang Z W, et al. Habitat selection by Giant Pandas and Red Pandas in Xiangling Mountains. Acta Zoologica Sinica, 1999, 45(1) : 57 ~ 63.
- [19] Zhang Z J, Hu J C, Wu H. Comparison of habitat selection of Giant Pandas and Red Pandas in the Qionglai Mountains. Acta Theriologica Sinica, 2002, 22(3) : 161 ~ 168.
- [20] Wei F W, Feng Z J, Wang Z W, et al. Habitat use and separation between the Giant Panda and Red Panda. Journal of Mammalogy, 2000, 81(2) : 448 ~ 455.
- [21] Guo J, Cheng X F, Ju Y W, et al. Habitat selection of *Musk Deer* in Yele Nature Reserve. Chin J Appl Environ Biol, 2001, 7(2) : 183 ~ 185.
- [22] Han Z X, Wei F W, Zhang Z J, et al. Habitat selection by Red Pandas in Fengongzhai Nature Reserve. Acta Theriologica Sinica, 2004, 24(3) : 185 ~ 192.
- [23] Ran J H, Liu S Y, Wang H J, et al. Effect of grazing on Giant Pandas' habitat in Yele Nature Reserve. Acta Theriologica Sinica, 2003, 23(4) : 288 ~ 294.
- [24] Zhang Y. Bio-polyanalyse. Chongqing: Southwest Normal University Press, 1999.
- [25] Li X H, Ma Z J, Li D M, et al. Using resources selection functions to study nest site selection of *Crested Ibis*. Biodiversity Science, 2001, 9(4) : 352 ~ 358.
- [26] Gao W, Wang H T, Sun D T. The habitat and nest-site selection of *Jankowski's bunting*. Acta Ecologica Sinica, 2003, 23(4) : 665 ~ 672.
- [27] Ward P I, et al. The relative roles of habitat structure and male-male competition in the mating system of *Gammarus pulex* (Crustacea: Amphipoda): A simulation study. Animal Behaviour, 1993, 45(1) : 119 ~ 133.
- [28] Morrison M L, Marcot B G, Mannan R W. Wildlife habitat relationships: Concepts and applications (2nd ed.). Wisconsin: The University of Wisconsin Press, 1998.
- [29] Lin Y H, Gu H J, Long T L, et al. Impact of logging upon the habitat of giant panda in Pingwu County, Sichuan, China. Scientia Silvae Sinicae, 2005, 41(1) : 109 ~ 115.
- [30] Zhao D H, Xia W M, Yong Y G, et al. A study on habitat selection of Giant Panda in reproduction period in South-slope of Qinling Mountains. Journal of Northwest Forestry College, 2005, 20(2) : 152 ~ 155.

- [31] Wei F W, Zhou A, Hu J C, *et al.* Habitat selection by giant pandas in Mabian Dafengding Nature Reserve. *Acta Theriologica Sinica*, 1996, 16(4) :241 ~ 245.
- [32] Tang P, Hu J C. Research of habitat selection by giant pandas in Yele Nature Reserve. In: The resources and protection of vertebrate. Chengdu: Sichuan Scientific & Technological Press, 1998. 33 ~ 36.
- [33] Ran J H, Liu S Y, Wang H J, *et al.* Habitat selection by giant pandas and grazing livestock in the Xiaoxiangling Mountains of Sichuan Province. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(11) :2253 ~ 2259.
- [34] Ren J W. Study on vegetation type of giant panda habitat in Gansu. *Journal of Northwest Forestry College*, 2004, 19(1) :102 ~ 104.
- [35] Zeng T, Ran J H, Liu S Y, *et al.* Habitat exploitation by panda in the Baihe Nature Reserve. *Chin J Appl Environ Biol*, 2003, 9(4) :405 ~ 408.
- [36] Shen G Z, Li J Q, Ren Y L, *et al.* Indicators for giant panda 's habitat degradation and restoration. *Journal of Beijing Forestry University*, 2002, 24(4) :1 ~ 5.
- [37] Wei F W, Zhou C Q, Hu J C, *et al.* Selection and utilization for bamboo resources by giant pandas in Mabian Dafengding Nature Reserve. *Acta Theriologica Sinica*, 1996, 16(3) :171 ~ 175.
- [38] Hu J, Hu J C, Qu Z B, *et al.* The study on the Giant Panda 's selection and utilization to *Fargesia nitida* in Huanglong. *Zoological Research*, 2000, 21(1) :48 ~ 51.
- [39] Tang P, Zhou A, Li C, *et al.* An investigation of the foraging behaviour and nutritious condition of the giant panda in Yele Nature Reserve. *Journal of Sichuan Teachers College (Natural Science)*, 1997, 18(1) :1 ~ 4.
- [40] Donald G. Reid, Hu J C. Giant Panda selection between *Bashania fangiana* bamboo habitats in Wolong Reserve, Sichuan, China. *Journal of Applied Ecology*, 1991, 28(1) :228 ~ 243.
- [41] Zeng Z Y, Yue B S, Ran J H, *et al.* Panda 's exploitation of habitats at Wanglang Nature Reserve. *Journal of Sichuan University (Natural Science Edition)*, 2002, 39(6) :1140 ~ 1144.
- [42] Hu J C. Research on Giant Panda. Shanghai: Shanghai Scientific & Technological Education Press, 2001.
- [43] Yang X Z, Meng S J, Zhang Y C, *et al.* Giant panda 's selection of winter habitat in Foping Nature Reserve. In: The resources and protection of vertebrates. Chengdu: Sichuan Scientific & Technological Press, 1998. 20 ~ 31.
- [44] Yang X Z, Meng S J, Yong Y G, *et al.* A study on the environment and ecology of Giant Panda in Foping. The Selection of Summer Habitat. *Journal of Northwest University (Natural Science Edition)*, 1998, 28(4) :348 ~ 353.
- [45] Liang Q H, Li G. A preliminary study on the breeding ecology of wild giant pandas in Qinling Mountains. *Chinese Journal of Zoology*, 1993, 28(5) :23 ~ 27.
- [46] Deng W J. Comparison of giant pandas ' reproducing holes in Wolong and Foping. *Sichuan Journal of Zoology*, 1992, 11(2) :45 ~ 46.
- [47] Ran J H, Zeng Z Y, Wang H, *et al.* A comparative study on habitat preference of giant pandas in primary and secondary forests. *Journal of Beijing Forestry University*, 2004, 26(4) :8 ~ 14.
- [48] Zhang L M. A preliminary study on the habitat of giant pandas in Qionglai Mountains. *Sichuan Journal of Forestry Science & Technology*, 1993, 14(2) :73 ~ 76.
- [49] Pulliam H R. The principal of optimal behaviour and theory of communities. In: Bateson, P. P. C. *et al* eds. *Perspective in ethology*. New York: Plenum Press, 1976. 311 ~ 332.
- [50] Hu J C, Schaller G B, Pan W S, *et al.* The Giant Pandas of Wolong. Chengdu: Sichuan Scientific & Technological Press, 1985.
- [51] Lü Y X, Zhou Y N. The characteristics of the digestive tracts of Giant Panda 's. *Journal of Zoology*, 1966, (4) :161 ~ 163.
- [52] He L, Wei F W, Wang Z W, *et al.* Nutritive and energetic strategy of giant pandas in Xiangling Mountains. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 20(2) :177 ~ 183.
- [53] Hu J C, Zhou A, Wei Y. Giant panda 's looking-for food behaviour and the nutrition strategy. *Journal of Sichuan Teachers College (Natural Science)*, 1994, 15(1) :44 ~ 51.
- [54] Pan W S, Lü Z, Zhu X J, *et al.* The chance for survival. Beijing: Peking University Press, 2001. 320 ~ 349.
- [55] Hu J C. The feeding ecology of giant pandas in Tangjiahe Natural Reserve. *Journal Sichuan Teach College*, 1990, 11(1) :1 ~ 13.
- [56] Zhao X H, Liu G P, Ma Z F. Determination of the tannin in bamboo and its effect on the Panda. *Journal of Northeast Forestry University*, 2001, 29(2) :67 ~ 71.
- [57] Zhou C Q, Hu J C, Yuan C G, *et al.* Giant pandas feeding habits and feeding behaviour in Mabian Dafengding Nature Reserve. *Journal of Sichuan Teachers College (Natural Science)*, 1997, 18(4) :273 ~ 277.
- [58] Zhang Y Y, Long Y, Wang H, *et al.* Feeding behavior of wild Giant Panda (*Ailuropoda melanoleuca*) in Qinling Mountains. *Acta Scientiarum Naturalium of Universitatis Pekinensis*, 2002, 38(4) :478 ~ 486.
- [59] Donald G Reid, Alan H Taylor, Hu J C, *et al.* Environmental influences on Bamboo *Bashania fangiana* growth and implications for Giant Panda conservation. *Journal of Applied Ecology*, 1991, 28(3) :855 ~ 868.
- [60] Hu J C. Present situation of population and protection on the Giant Panda. *Journal of Sichuan Teachers College (Natural science)*, 2000, 21(1) :11 ~ 17.
- [61] Wei W H, Yang S M, Fan N C, *et al.* The response of animal 's forging behavior to predation risk. *Chinese Journal of Zoology*, 2004, 39(3) :84 ~ 90.
- [62] Cui Q H, Jiang Z G, Lian X M, *et al.* Factors influencing habitat selection of Root Voles (*Microtus oeconomus*). *Acta Theriologica Sinica*, 2005, 25(1) :45 ~ 51.

- [63] Zhang M H, Xiao Q Z. A study on feeding and bedding habitat selection by Red Deer in winter. *Acta Theriologica Sinica*, 1990, 10(3): 175 ~ 183.
- [64] Chang H, Xiao Q Z. Habitat selection by Red Deer in winter in Dailing Area. *Acta Theriologica Sinica*, 1988, 8(2): 81 ~ 88.
- [65] Giant Panda Investigation Group of Wanglang Nature Reserve. Preliminary investigation of giant pandas in Wanglang Nature Reserve, Pingwu, Sichuan Province. *Acta Zoologica Sinica*, 1974, 20(2): 162 ~ 169.
- [66] Shen G Z, Li J Q, Zhang M R. Suggestions for the restoration and reconstruction of degraded ecosystem in Giant Panda's habitat. *Journal of Inner Mongolia Agricultural University*, 2002, 23(1): 36 ~ 40.
- [67] Gong W, Ren J W, Zhao C Q. Analysis of Giant Panda Habitat in Gansu Province. *Journal of Central South Forestry College*, 2004, 24(4): 74 ~ 78.
- [68] Ouyang Z Y, Liu J G, Zhang H M. Community structure analysis of giant panda habitat in Wolong. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 20(3): 458 ~ 462.
- [69] Ran J H, Liu S Y, Wang H J, et al. A survey of disturbance of Giant Panda habitat in the Xiaoxiangling Mountains of Sichuan Province. *Acta Theriologica Sinica*, 2004, 24(4): 277 ~ 281.
- [70] Yang G, Hu J C, Wei F W, et al. The spacial distribution pattern and seasonal elevational migration of giant pandas in Mabian Dafengding Nature Reserve. In: *The resources and protection of vertebrate*. Chengdu: Sichuan Scientific & Technological Press, 1998. 8 ~ 14.
- [71] Gao X Y, Liu D Z, Ye X P, et al. Utilizations of temporary buildings by wild giant pandas at Foping Nature Reserve. *Journal of Beijing Normal University (Natural Science)*, 2004, 40(2): 260 ~ 263.
- [72] Cody M L. Habitat selection and interspecific territoriality among the sylvid warblers of England and Sweden. *Ecological Monographs*, 1978, 48: 351 ~ 396.
- [73] Hu J C. The foraging behaviour and carrying capacity of the giant panda during the bamboo dying period. *Journal Sichuan Teachers College*, 1990, 11(2): 103 ~ 113.
- [74] Zhou S Q, Huang J Y, Zhang H M, et al. The ecological features of *Ailuropoda melanoleuca*'s habitat in wolong nature reserve and the mutual relation between *Ailuropoda melanoleuca*'s habitat and their ecological features. *Sichuan Forestry Exploration and Design*, 1999, 1: 16 ~ 23.
- [75] Ma G Y. Investigation of panda's activity after bamboo's flowering in Wen County, Gansu Province. *Chinese Journal of Zoology*, 1992, 27(2): 37 ~ 40.
- [76] Yang P B, Li X M. Survey of bamboo flowering and the status of giant panda in Rang Shuihe Bikou. *Gansu Journal of Forestry Science & Technology*, 1997, 4: 57 ~ 64.
- [77] Hu J C, Wei F W, Yuan C G, et al. The dynamic of the herd of Giant Panda at Wuyipeng before and after *Bashanta fangiana*'s flowering. *Journal of Sichuan Teachers College*, 1990, 11(1): 14 ~ 21.
- [78] Hu J, Li Y H, Hu J C, et al. Population of Giant Panda in Qingchuan County, Sichuan. *Sichuan Journal of Zoology*, 2003, 22(1): 46 ~ 48.
- [79] Ran J H, Liu S Y, Sun Z Y, et al. Survey of important accompanying mammal species of Giant Panda in Qingchuan County, Sichuan Province. *Sichuan Journal of Zoology*, 2002, 21(1): 50 ~ 51.
- [80] Rosenzweig M L, Winakur J. Population ecology of desert rodent communities: habitats and environmental complexity. *Ecology*, 1969, 50: 558 ~ 572.
- [81] Schoener T W. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 1974, 185: 27 ~ 185.
- [82] Beck C W, Watts B D. The effect of cover and food on space use by wintering song sparrows and field sparrows. *Can. J. Zool*, 1997, 75: 1636 ~ 1641.
- [83] Tsewang Namgail, Joseph L. Fox and Yash Veer Bhatnagar. Habitat segregation between sympatric *Tibetan argali* *Ovis ammon hodgsoni* and blue sheep *Pseudois nayaur* in the Indian Trans-Himalaya. *J. Zool.*, Lond (The Zoological Society of London), 2004, 262: 57 ~ 63.
- [84] Alan H Taylor, Qin Z S. Culm dynamics and dry matter production of bamboos in the Wolong and Tangjiahe Giant Panda Reserves, Sichuan, China. *Journal of Applied Ecology*, 1987, 24(2): 419 ~ 433.
- [85] Huang X F, Li J L. Elementary study on the habitat selection of bamboo rats in Piankou Natural Reserve. *Journal of China West Normal University (Natural Sciences)*, 2004, 25(4): 375 ~ 379.
- [86] Wei F W, Wang W, Zhou A, et al. Preliminary study on food selection and feeding strategy of Red Pandas. *Acta Theriologica Sinica*, 1995, 15(4): 259 ~ 266.
- [87] Su R Y. The principle of animal ecology. Beijing: Beijing Normal University Press, 2001.
- [88] Shen G Z, Li J Q, Ren Y L, et al. Disturbances and subalpine forest structure in giant panda's habitat. *Journal of Beijing Forestry University*, 2002, 24(5/6): 115 ~ 117.
- [89] Wei F W, Feng Z J, Wang Z W, et al. Association between environmental factors and growth of bamboo species *Bashania spanostachya*, the food of giant and red pandas. *Acta Ecologica Sinica*, 1999, 19(5): 710 ~ 714.
- [90] Svardson G. Competition and habitat selection in birds. *Oikos*, 1949, 1: 157 ~ 174.
- [91] Hilden O. Habitat in birds. *Annales Zoologici Fennici*, 1965, 2: 53 ~ 75.
- [92] Johnson D H. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology*, 1980, 61(1): 65 ~ 71.
- [93] Li D Q, Jiang Z G, Wang Z W. Activity patterns and habitat selection of the *Przewalski's gazelle* (*Procapra Rocapra Przewalskii*) in the Qinghai Lake Region. *Acta Theriologica Sinica*, 1999, 19(1): 17 ~ 24.
- [94] Colby J, Loucks, L ÜZ, Eric dinerstein. The Giant Pandas of the Qinling Mountains, China: a case study in designing conservation landscapes for elevational migrants. *Conservation Biology*, 2003, 17(2): 558 ~ 565.
- [95] Wu Z J, Li Y M. Effects of habitat fragmentation on survival of animal populations. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(11): 2424 ~ 2435.

- [96] Zhang W B, Fu S H, Liu B Y. Error assessment of visual estimation of plant coverage. *Journal of Beijing Normal University (Natural Science)*, 2001, 37(3): 402 ~ 408.
- [97] Huang C M, Hu J C. A survey method of wild giant pandas. *Journal of Sichuan Teachers College*, 1989, 10(1): 93 ~ 99.
- [98] Wei R P, Zhang G Q, Wang P Y, *et al.* Relation of bite size in feces with age and population number of Giant Panda (*Ailuropoda melanoleuca*). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(10): 2153 ~ 2162.
- [99] Fang S G, Chen G Q, Feng W H, *et al.* Apply of DNA finger-prints to the determination of the number of wild giant pandas. *Acta Theriologica Sinica*, 1996, 16(4): 246 ~ 249.
- [100] Fang S G, Feng W H, Zhang A J, *et al.* A new break-through on the number investigation of the Giant Panda's population. *Exploitation of Nature*, 1998, 17(2): 44 ~ 48.

参考文献:

- [1] 颜忠诚, 陈永林. 动物的生境选择. *生态学杂志*, 1998, 17(2): 43 ~ 49.
- [2] 陈化鹏, 高中信 主编. 野生动物生态学. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 1992. 87.
- [3] 魏辅文, 冯祚建, 王祖望. 野生动物对生境选择的研究概况. *动物学杂志*, 1998, 33(4): 48 ~ 52.
- [4] 张正旺, 梁伟, 盛刚. 斑翅山鹑巢址选择的研究. *动物学研究*, 1994, 15(4): 37 ~ 43.
- [5] 王梦军, 钟文勤, 宛新荣. 达乌尔鼠兔扩散过程中的生境选择. *动物学报*, 1998, 44(4): 398 ~ 405.
- [6] 杨维康, 钟文勤, 高行宜. 鸟类栖息地选择研究进展. *干旱区研究*, 2000, 17(3): 71 ~ 78.
- [7] 蒋志刚 主编. 动物行为原理与物种保护方法. 北京: 科学出版社, 2004. 46 ~ 69; 260.
- [8] 姜兆文, 徐利, 马逸清, 等. 大兴安岭地区紫貂冬季生境选择的研究. *兽类学报*, 1998, 18(2): 112 ~ 119.
- [9] 欧阳志云, 李振新, 刘建国, 等. 卧龙自然保护区大熊猫生境恢复过程研究. *生态学报*, 2002, 22(11): 1840 ~ 1849.
- [10] 郑祥, 鲍毅新, 葛宝明, 等. 中国有蹄类栖息地选择研究进展. *浙江师范大学学报*, 2004, 27(4): 392 ~ 397.
- [11] 张泽钧, 胡锦矗. 大熊猫生境选择研究. *四川师范学院学报*, 2000, 21(1): 18 ~ 21.
- [12] 崔多英, 王小明. 大熊猫放归计划框架与操作程序初探. *野生动物*, 2005, 26(4): 53 ~ 56.
- [13] 胡锦矗, 胡杰. 大熊猫研究与进展. *西华师范大学学报*, 2003, 24(3): 253 ~ 257.
- [14] 胡锦矗. 卧龙自然保护区大熊猫、金丝猴、牛羚生态生物学研究. 成都: 四川人民出版社, 1981.
- [16] 潘文石, 高郑生, 吕植. 秦岭大熊猫的自然庇护所. 北京: 北京大学出版社, 1988.
- [17] 尚玉昌. 行为生态学. 北京: 北京师范大学出版社, 1998. 240.
- [18] 魏辅文, 冯祚建, 王祖望, 等. 相岭山系大熊猫和小熊猫对生境的选择. *动物学报*, 1999, 45(1): 57 ~ 63.
- [19] 张泽钧, 胡锦矗, 吴华. 邛崃山系大熊猫和小熊猫生境选择的比较. *兽类学报*, 2002, 22(3): 161 ~ 168.
- [21] 郭健, 程晓峰, 巨云为, 等. 冶勒自然保护区林麝对生境选择研究. *应用与环境生物学报*, 2001, 7(2): 183 ~ 185.
- [22] 韩宗先, 魏辅文, 张泽钧, 等. 蜂桶寨自然保护区小熊猫对生境的选择. *兽类学报*, 2004, 24(3): 185 ~ 192.
- [23] 冉江洪, 刘少英, 王鸿加, 等. 放牧对冶勒自然保护区大熊猫生境选择的影响. *兽类学报*, 2003, 23(4): 288 ~ 294.
- [24] 张炎. 生物多元分析. 重庆: 西南师范大学出版社, 1999.
- [25] 李欣海, 马志军, 李典谟, 等. 应用资源选择函数研究朱寰的巢址选择. *生物多样性*, 2001, 9(4): 352 ~ 358.
- [26] 高玮, 王海涛, 孙丹婷. 栗斑腹巫的栖息地和巢址选择. *生态学报*, 2003, 23(4): 665 ~ 672.
- [29] 林英华, 顾海军, 隆廷伦, 等. 森林采伐对大熊猫栖息地的影响. *林业科学*, 2005, 41(1): 109 ~ 115.
- [30] 赵德怀, 夏未铭, 雍严格, 等. 秦岭南坡野生大熊猫繁殖交配期的生境选择. *西北林学院学报*, 2005, 20(2): 152 ~ 155.
- [31] 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.
- [32] 唐平, 胡锦矗. 冶勒自然保护区大熊猫对生境的选择研究. 见: 脊椎动物资源及保护. 四川科技出版社, 1998. 33 ~ 36.
- [33] 冉江洪, 刘少英, 王鸿加, 等. 小相岭大熊猫与放牧家畜的生境选择. *生态学报*, 2003, 23(11): 2253 ~ 2259.
- [34] 任继文. 甘肃省大熊猫栖息地植被类型研究. *西北林学院学报*, 2004, 19(1): 102 ~ 104.
- [35] 曾涛, 冉江洪, 刘少英, 等. 四川白河自然保护区大熊猫对生境的利用. *应用与环境生物学报*, 2003, 9(4): 405 ~ 408.
- [36] 申国珍, 李俊清, 任艳林, 等. 大熊猫适宜栖息地恢复指标研究. *北京林业大学学报*, 2002, 24(4): 1 ~ 5.
- [37] 魏辅文, 周材权, 胡锦矗, 等. 马边大风顶自然保护区大熊猫对竹类资源的选择利用. *兽类学报*, 1996, 16(3): 171 ~ 175.
- [38] 胡杰, 胡锦矗, 屈植彪, 等. 黄龙大熊猫对华西箭竹选择与利用的研究. *动物学研究*, 2000, 21(1): 48 ~ 51.
- [39] 唐平, 周昂, 李操, 等. 冶勒自然保护区大熊猫摄食行为与营养初探. *四川师范学院学报(自然科学版)*, 1997, 18(1): 1 ~ 4.
- [41] 曾宗永, 岳碧松, 冉江洪, 等. 王朗自然保护区大熊猫对生境的利用. *四川大学学报*, 2002, 39(6): 1140 ~ 1144.
- [42] 胡锦矗. 大熊猫研究. 上海: 上海科技教育出版社, 2001.
- [43] 杨兴中, 蒙世杰, 张银仓, 等. 佛坪自然保护区大熊猫的冬居地选择. 见: 脊椎动物资源及保护. 四川科技出版社, 1998. 20 ~ 31.
- [44] 杨兴中, 蒙世杰, 雍严格, 等. 佛坪自然保护区大熊猫环境生态的研究. 夏季栖居地的选择. *西北大学学报*, 1998, 28(4): 348 ~ 353.

- [45] 梁齐慧,李岗. 秦岭野生大熊猫繁殖生态的初步研究. 动物学杂志,1993,28(5):23~27.
- [46] 邓维杰. 卧龙与佛坪自然保护区大熊猫产仔巢穴的比较. 四川动物,1992,11(2):45~46.
- [47] 冉江洪,曾宗永,王昊,等. 大熊猫在原始林和次生林中生境利用的比较研究. 北京林业大学学报,2004,26(4):8~14.
- [48] 张黎明. 邛崃山系大熊猫栖息地状况的初步研究. 四川林业科技,1993,14(2):73~76.
- [50] 胡锦涛,George B Schaller,潘文石,等. 卧龙的大熊猫. 成都:四川科技出版社,1985.
- [51] 吕益新,周永年. 大熊猫消化道的特点. 动物学杂志,1966,(4):161~163.
- [52] 何礼,魏辅文,王祖望,等. 相岭山系大熊猫的营养和能量对策. 生态学报,2000,20(2):177~183.
- [53] 胡锦涛,周昂,韦毅. 马边大风顶自然保护区大熊猫的觅食行为与营养对策. 四川师范学院学报(自然科学版),1994,15(1):44~51.
- [54] 潘文石,吕植,朱小健,等. 继续生存的机会. 北京:北京大学出版社,2001. 320~349.
- [55] 胡锦涛. 唐家河自然保护区大熊猫的觅食生态研究. 四川师范学院学报(自然科学版),1990,11(1):1~13.
- [56] 赵晓虹,刘广平,马泽芳. 竹子中单宁含量的测定及其对大熊猫采食量的影响. 东北林业大学学报,2001,29(2):67~71.
- [57] 周材权,胡锦涛,袁重桂,等. 马边大风顶自然保护区大熊猫的食性与采食行为. 四川师范学院学报(自然科学版),1997,18(4):273~277.
- [58] 张颖溢,龙玉,王昊,等. 秦岭野生大熊猫的觅食行为. 北京大学学报,2002,38(4):478~486.
- [60] 胡锦涛. 大熊猫的种群现状与保护. 四川师范学院学报(自然科学版),2000,21(1):11~17.
- [61] 魏万红,杨生妹,樊乃昌,等. 动物觅食行为对捕食风险的反应. 动物学杂志,2004,39(3):84~90.
- [62] 崔庆虎,蒋志刚,连新明,等. 根田鼠栖息地选择的影响因素. 兽类学报,2005,25(1):45~51.
- [63] 张明海,萧前柱. 冬季马鹿采食生境和卧息生境选择的研究. 兽类学报,1990,10(3):175~183.
- [64] 常弘,萧前柱. 带岭地区马鹿冬季对生境的选择性. 兽类学报,1988,8(2):81~88.
- [65] 王朗自然保护区大熊猫调查组. 四川省平武县王朗自然保护区大熊猫的初步调查. 动物学报,1974,20(2):162~169.
- [66] 申国珍,李俊清,张明如. 大熊猫退化生态系统恢复与重建的探讨. 内蒙古农业大学学报,2002,23(1):36~40.
- [67] 巩文,任继文,赵长青. 甘肃大熊猫生境分析. 中南林学院学报,2004,24(4):74~78.
- [68] 欧阳志云,刘建国,张和民. 卧龙大熊猫生境的群落结构研究. 生态学报,2000,20(3):458~462.
- [69] 冉江洪,刘少英,王鸿加,等. 小相岭大熊猫栖息地干扰调查. 兽类学报,2004,24(4):277~281.
- [70] 杨光,胡锦涛,魏辅文,等. 马边大风顶自然保护区大熊猫的空间分布格局和季节性垂直迁移行为的研究. 见:脊椎动物资源及保护. 成都:四川科技出版社,1998. 8~14.
- [71] 高新宇,刘定震,叶新平,等. 佛坪自然保护区野生大熊猫对保护区内简易建筑的利用. 北京师范大学学报(自然科学版),2004,40(2):260~263.
- [73] 胡锦涛. 竹子开花后大熊猫的觅食行为与容纳量. 四川师范学院学报,1990,11(2):103~113.
- [74] 周世强,黄金燕,张和民,等. 卧龙自然保护区大熊猫栖息地特征及其与生态因子的相互关系. 四川林勘设计,1999,1:16~23.
- [75] 马国瑶. 甘肃文县地区竹开花后大熊猫的活动调查. 动物学杂志,1992,27(2):37~40.
- [76] 杨培斌,李晓鸣. 让水河碧口区域竹子开花和大熊猫现状调查. 甘肃林业科技,1997,4:57~64.
- [77] 胡锦涛,魏辅文,袁重桂,等. 冷箭竹开花前后五一棚大熊猫社群动态. 四川师范学院学报(自然科学版),1990,11(1):14~21.
- [78] 胡杰,李艳红,胡锦涛,等. 四川青川县大熊猫种群分析. 四川动物,2003,22(1):46~48.
- [79] 冉江洪,刘少英,孙治宇,等. 四川青川县大熊猫栖息地主要伴生哺乳动物调查. 四川动物,2002,21(1):50~51.
- [85] 黄小富,李家烈. 四川片口自然保护区中华竹鼠对生境选择的初步研究. 西华师范大学学报(自然科学版),2004,25(4):375~379.
- [86] 魏辅文,王维,周昂,等. 大熊猫对食物的选择和觅食对策的初步研究. 兽类学报,1995,15(4):259~266.
- [87] 孙儒泳. 动物生态学原理. 北京:北京师范大学出版社,2001.
- [88] 申国珍,李俊清,任艳林,等. 大熊猫栖息地亚高山针叶林结构和干扰关系研究. 北京林业大学学报,2002,24(5/6):115~117.
- [89] 魏辅文,冯祚建,王祖望,等. 相岭山系大、小熊猫主食竹类峨热竹的生长发育与环境因子间的相互关系. 生态学报,1999,19(5):710~714.
- [93] 李迪强,蒋志刚,王祖望. 普氏原羚的活动规律与生境选择. 兽类学报,1999,19(1):17~24.
- [95] 武正军,李义明. 生境破碎化对动物种群存活的影响. 生态学报,2003,23(11):2424~2435.
- [96] 章文波,符素华,刘宝元. 目估法测量植被覆盖度的精度分析. 北京师范大学学报,2001,37(3):402~408.
- [97] 黄秉明,胡锦涛. 野外大熊猫调查方法的研究. 四川师范学院学报(自然科学版),1989,10(1):93~99.
- [98] 魏荣平,张贵权,王鹏彦,等. 大熊猫粪便中竹子咬节长短与年龄和种群数量关系. 生态学报,2003,23(10):2153~2162.
- [99] 方盛国,陈冠群,冯文和,等. 大熊猫 DNA 指纹在野生种群数量调查中的应用. 兽类学报,1996,16(4):246~249.
- [100] 方盛国,冯文和,张安居,等. 大熊猫种群数量调查方法的新突破. 大自然探索,1998,17(2):44~48.