分类号　　密级　　UDC

北京林业大学

学术型硕士学位论文

基于野外观察及 GPS-GSM 跟踪的白枕鹤换羽时间及换羽栖息地分布研究

（中文题名）

Molt timing and habitat distribution of White-naped Crane (*Grus vipio*) based on field observation and GPS-GSM tracking

（英文题名）

王子建

（作者姓名）

指　导　教　师　郭玉民 教授

学　　院　生态与自然保护学院

学　科　专　业　野生动植物保护与利用

研　究　方　向　动物生态学与行为学

二〇二〇年　七　月　十七　日

独 创 性 声 明

本人声明所呈交的论文是本人在导师指导下独立进行的研究工作及取得的研究成果。尽我所知，除了文中特别加以标注和致谢的地方外，论文中不包含其他人已经发表或撰写过的研究成果，也不包含为获得北京林业大学或其它教育机构的学位或证书而使用过的材料。与我一同工作的同志对本研究所做的任何贡献均已在论文中作了明确的说明并表示了谢意。

签　名：王子建　　日　期：2020.7.17

关于学位论文使用授权的声明

本人完全了解北京林业大学有关保留、使用学位论文的规定，即：研究生在校攻读学位期间论文工作的知识产权单位属北京林业大学；学校有权保留并向国家有关部门或机构送交论文的纸质版和电子版，允许学位论文被查阅、借阅和复印；学校可以将学位论文的全部或部分内容公开或编入有关数据库进行检索，可以允许采用影印、缩印或其它复制手段保存、汇编学位论文。

签　名：王子建　导师签名：郭孔民　日　期：2020.7.17

摘要

换羽、繁殖和迁徙是候鸟年周期中的三个主要事件，但相对于繁殖和迁徙的研究，大多数鸟类确切的换羽时间和换羽栖息地仍然缺乏记录。2018 年 5-8 月本研究在蒙古国东方省的克鲁伦河和乌勒兹河的沿河湿地捕捉并跟踪了 40 只白枕鹤（*Grus vipio*）（换羽期成鸟 21 只，当年出生的幼鸟 19 只），并拍摄了每个个体的羽毛情况。使用时间序列聚类的方法对 2018-2019 年的卫星跟踪数据进行分析，得到了 2018 年成年个体的换羽结束时间，2019 年成年个体和亚成体（即 2018 年的幼鸟）的换羽期和换羽栖息地，并计算了换羽期和非换羽期的日活动面积和日活动距离。结合从公共开放数据平台获取的 27 个环境因子数据建立了白枕鹤在度夏地的换羽栖息地分布模型。

基于野外调查，研究发现白枕鹤换羽时初级飞羽和次级飞羽完全脱落，换羽模式为完全换羽，成年雌性的换羽时间早于雄性。繁殖个体会在幼鸟出壳不久后换羽，换羽期和繁殖期具有重叠现象。基于卫星跟踪数据的分析，白枕鹤的换羽期在 7-8 月，亚成体、成年雌性、成年雄性的换羽时间均有不同，平均换羽时间为 17 天。换羽期和非换羽期的日平均活动面积和日平均活动距离具有显著差异（$P<0.05$）。物种分布模型结果显示，建立的白枕鹤换羽栖息地分布模型表现极好（AUC=0.991）。白枕鹤在研究区域内适宜的换羽栖息地分布区位于蒙古国的汗肯特自然保护区、克鲁伦河和乌勒兹河的沿河湿地、俄罗斯贝加尔湖东南岸、中蒙交界的达乌尔草原地区、中国内蒙古自治区锡林浩特盟的部分区域。土地利用类型、年降雨量、月平均昼夜温差为影响白枕鹤换羽栖息地选择的主要环境因素。

本研究展示了一种通过卫星跟踪数据确认白枕鹤换羽时间和栖息地位置的方法，可以应用于其他卫星跟踪鹤类的换羽研究。

关键词：白枕鹤；GPS-GSM 跟踪；换羽；换羽栖息地；亚成体；物种分布模型

Molt timing and habitat distribution of White-naped Crane (*Grus vipio*) based on field observation and GPS-GSM tracking

Abstract

Molt, breeding, and migration are the three main events in the yearly cycles of migrant birds. Comparing with the study of breeding and migration, the exact molting time and sites of most birds still lack records. This study tracked 40 White-naped Cranes (*Grus vipio*) (21 adult birds during the molting period, 19 juveniles born in 2018) in the wetland along the Kerulen and Ulz rivers in the Dornod Province of Mongolia from May to August 2018, and recorded the feathers of each individual. Using the time series clustering method to analyze the 2018-2019 satellite tracking data, we obtained the molting end time of 2018 adult individuals, the molting period and sites of 2019 adult and sub-adults (Juvenile in 2018), and calculated the daily activity area and distance during the molting period and non-molting period. Combined with the 27 environmental variables from the public open data platform, this study establishes species distribution models for the White-naped Crane.

Based on the field survey, this study found that the White-naped Crane completely lost its primaries and secondaries during the molt. The molting mode was complete molt, adult females molt earlier than males. Breeding individuals will molt after the chick is born, the breeding and molting periods overlap. Based on the analysis of satellite tracking data, the molting period of White-naped Crane is from July to August. The sub-adult, female, and male have different molting times, and the average molting time period is 17 days. There was a significant difference between the average daily activity area and distance during the molting period and the non-molting period ($P<0.05$). The results of the species distribution model show that the model performs well (AUC=0.991). The White-naped Crane mainly molt in Khan Khentii Strictly Protected Area in Mongolia; Dauria on the border of Mongolia and China; the wetlands along the Kerulen River and Ulz River; the southeastern shore of Baikal Lake in Russia; Xilin Gol League in Inner Mongolia, China. Landcover, bio_12, and bio_2 was the most significant factor in determining White-naped Crane molting habitat selection.

This study showed an effective method for determination the molting period of White-naped Crane, which can be applied to other satellite tracking crane molting studies.

Key words: White-naped Crane, GPS-GSM tracking, Molt, Molt habitat, Sub-adult, Species distribution model

目录

1.引言

1.1 鸟类换羽研究

1.1.1 鸟类换羽研究概况

换羽即羽毛的定期更换，是指鸟体羽毛全部或大部分脱落并更换成新羽毛的过程，包括旧羽毛的脱落和新羽毛的长出（常家传，1998）。在阳光、风雨和机械摩擦等因素的作用下，鸟羽（尤其是飞羽和尾羽）逐渐褪色、磨损，羽小钩部分破损，羽片边缘残破。羽毛磨损一方面减弱了鸟类的飞行能力，另一方面降低了保护和绝缘的性能，因此必须定期更换，使之能常年保持完好的羽饰，以适应飞翔生活的需要，并能应对迁徙、求偶炫耀、育雏等活动（常家传，1998；Frank, 2007）。换羽是鸟类固有的生理特征, 在鸟类的生活史中占有很重要的地位。研究鸟类换羽对于了解鸟类的分类、系统发育、进化与时间以及生产实践方面都具有重要意义（郑光美，2012）。

早期鸟类换羽的研究主要以羽毛的脱换顺序为主，包括换羽的时间、模式等。国内的换羽研究始 20 世纪 80 年代，主要是针对动物园饲养鸟类的换羽研究，对野生鸟类换羽的研究较少。笼养鸟类和野外种群相比具有较大的差异：野生的鸟类为了生存需要觅食，在夜栖地和觅食地之间飞行，而笼养鸟类有人类的帮助可以从投食点轻易的获取食物，满足其摄入能量的需求，不需要远距离的飞行（冯玲，2015）。因此动物园圈养的动物会和野外的种群存在很大的差别，包括形态、行为和生理等各个方面。研究表明内分泌及行为协同作用的应激反应不同是产生这种差异的主要因素，涉及到肾上腺皮质类固醇、皮质酮等激素（Piersma and Ramenofsky, 1998; Ericsson *et al.*, 2014）。目前对于换羽的研究表明，笼养鸟类和野生鸟类换羽时的行为、激素调节、能量摄入、骨骼重量等方面都会有差异（Portugal *et al.*, 2010; Portugal *et al.*, 2011; Steven *et al.*, 2018）。20 世纪 90 年代后出现了鸟类换羽策略的研究。换羽策略包括鸟类换羽的许多方面，有物候学、年周期、换羽持续时间和强度、换羽范围和地点等内容。因此，换羽策略是一个广泛的术语，通常用来定义一个过程或多个过程的集合，从而探究换羽的模式变化（Guallar *et al.*, 2016）。目前的研究主要包括鸟类换羽期能量消耗、鸟类换羽时身体器官的变化、鸟类换羽与性选择、影响鸟类换羽的因素等不同类型的研究。随着时代发展，一些新的技术开始应用于鸟类换羽的研究，宏观上开始使用遥感技术、卫星跟踪方法研究鸟类换羽，微观上也深入到了细胞、分子水平。以鸟类换羽为关键词在中外文期刊检索，结果表明国内外关于鸟类换羽研究的数量总体呈逐年增多趋势，但是也只仅仅占鸟类学研究的极小一部分。

1.1.2 鸟类换羽顺序的研究

鸟类换羽是有序的而且是以左右对称的方式进行的生物学现象。亲缘关系较近的鸟类有类似的换羽规律，因而对于研究系统分类与进化具有重要意义。鸟类的换羽可

分为完全换羽与不完全换羽。所有羽毛全部脱换称为完全换羽，若剩下飞羽不换则称为不完全换羽（常家传，1998；郑光美，2012）。对于幼鸟来说，破壳后体表的羽毛即为雏绒羽，雏绒羽会在雏后换羽后脱落，形成稚羽，大多带有斑纹，以灰褐色为主，大多比较松软、纤细，与成鸟不同。稚羽通过稚后换羽形成第一冬羽，羽色接近成鸟或有仍有显著不同。具有成羽的鸟类，每年会进行规律的换羽。成鸟初级飞羽的换羽顺序可分为七种类型：Ⅰ从最内侧一枚开始逐次向翅尖方向进行；Ⅱ由翅尖方向向内侧逐渐更换；Ⅲ从翅尖和最内侧逐渐向翅中部替换；Ⅳ从翅中部向翅尖和内测逐次替换；Ⅴ初级飞羽同时脱落；Ⅵ相邻两枚初级飞羽成双脱落；Ⅶ每隔一枚逐次脱落。次级飞羽的替换多为从翅中开始逐次向内侧更替（Verheyen, 1958）。

国内对于雁鸭类、雉类换羽顺序的研究较多。20 世纪 80-90 年代，仇秉兴等（1988）在北京动物园对白颈长尾雉（*Syrmaticus ellioti*）雏鸟生长及稚后换羽进行了研究；钱国桢和徐宏发（1986）对绿翅鸭（*Anas crecca*）和琵嘴鸭（*A. clypeata*）的换羽进行了研究；高育仁（1999）对海南山鹧鸪（*Arborophila ardens*）的换羽时间和节律进行了研究。除此之外，国内还对红背伯劳（*Lanius collurio*）、小白腰雨燕（*Apus nipalensis*）、纵纹腹小鸮（*Athene noctua*）、黄腹山鹪莺（*Prinia flaviventris*）等鸟类的换羽进行了研究（郑光美，1979；寇治通，1982；雷富民，1996；丁志锋等，2007）。国外对于鸟类换羽顺序的研究较多，涉及到隼形目（Falconiformes）、鹤形目（Gruiformes）、雀形目（Passeriformes）多种鸟类（Guallar *et al.*, 2018; Rohwer and Rohwer, 2018； Zuberogoitia *et al.*, 2018）。

1.1.3 鸟类换羽和迁徙研究

换羽和迁徙具有十分密切的关系，因为羽毛的状况决定了候鸟在迁徙过程中的飞行性能。在大多数情况下，换羽与其他活动（如迁徙）是分开的，但是由于时间的限制可能会发生重叠，所以迁徙和换羽模式之间也有很大的变化（Alfaro *et al.*, 2018）。Stresemann 和 Stresemann（1967）在长年系统研究的基础上，提出迁徙鸟类的换羽和迁徙的 6 种关系。1）暂停换羽：一旦开始迁徙，所有已经开始了的换羽进程均中断，待飞迁到目的地（越冬区或繁殖区）之后，再重新开始；2）在秋季迁徙开始之前换羽；3）在完成秋季迁徙之后，在越冬区开始换羽；4）在繁殖还没有结束的时候就开始换羽；5）在秋季迁徙开始之前进行一次完全换羽，在秋季迁徙结束之后再进行一次完全换羽，即一年有 2 次完全换羽；6）周期性的分阶段换羽。例如，在热带越冬区里的候鸟可能在到达越冬地之前换羽（Salewski *et al.*, 2004）。河蝗莺（*Locustella fluviatilis*）每年两次更换不同数量的初级飞羽，在离开繁殖地后先是在停歇地更换部分羽毛，然后在它们的越冬地更换所有初级飞羽（Pearson and Backhurst, 1983）。鸲蝗莺（*L. luscinioides*）也有类似的换羽模式（Neto *et al.*, 2006）。一些雁鸭类在繁殖后会到一个新的地点换羽，完成换羽后再迁徙到越冬地区（Piersma, 1987）。

1.1.4 鸟类换羽的能量研究

目前鸟类换羽时能量的消耗问题已经得到了广泛的研究。鸟类换羽对能量的需求很高，在换羽期间必须补充足够能量以维持身体及羽毛的生长。新羽毛的生长需要摄入羽毛发育所必需的某些营养素，包括大量的蛋白质以及胱氨酸和半胱氨酸，这些物质鸟类不能自身合成，只能从食物获取（Fox and Kahlert, 2010）。鸟类换羽时只使用不到 30%的能量（Murphy, 1996），剩余的能量用于体温的调节（Beltran *et al.*, 2017）、翅膀面积的减少而导致的飞行成本的增加（Kiat *et al.*, 2016）和羽毛合成所需组织的产生（Dietz *et al.*, 1992）。由于很难将体温调节、蛋白质产生和换羽的成本分开，因此大多数研究人员在研究换羽时将这些因素放在一起进行讨论（Beltran *et al.*, 2018）。此外，鸟类也需要能量给生产羽毛的组织供能（Brown and Bryant, 1996）。这意味着生长羽毛所需的代谢机制是换羽能量消耗的主要因素（Guillemette *et al.*, 2007）。目前对于换羽和能量的关系的大多数研究都是在实验室进行。实验室中广泛使用的测量换羽消耗能量的方法是测量换羽期鸟类和非换羽期鸟类的基础代谢率差别（Guillemette *et al.*, 2007）。不同物种在换羽时能量耗费不同，且差距较大。红腹滨鹬（*Calidris canutus*）的代谢率为 12% （Vezina *et al.*, 2009），冠蓝鸦（*Cyanocitta cristata*）为 16%（Woolfenden *et al.*, 1982），白冠带鹀（*Zonotrichia leucophrys*）为 58%（Hoye and Buttemer, 2011）。

1.1.5 鸟类换羽规律的研究方法

鸟类的换羽规律包括初级飞羽、次级飞羽、三级飞羽、小翼羽和尾羽等的生长和脱换时间、方式、顺序等。对于人工饲养下的鸟类，主要采用染色法进行研究。通过使用无毒染料对每根羽毛进行标记，每日观察羽毛情况即可很容易的进行系统的换羽研究（常家传，1998）。由于换羽期鸟类活动能力较弱，使得它们不引人注目，很难被发现（Stone, 1893），因此给野生鸟类的换羽研究带来了难度。野外鸟类换羽研究的主要方法是在鸟类换羽期间进行定点捕捉，在捕捉后对羽毛状况进行检查，可以通过不同新羽生长的长度和羽芽状况推测换羽方式和换羽顺序（常家传，1998）。早期记录换羽数据的方法是在野外捕捉、检查鸟类每个个体的初级飞羽的情况，给旧羽毛打分 0 分，羽毛缺失或是纤羽打 1 分，有三分之一的羽毛打 2 分，有三分之一至三分之二的羽毛打 3 分，三分之二到即将发育完全的羽毛打 4 分，给新羽毛打分 5 分，一般鸟类的飞羽为 10 根，最后相加得到“换羽分数”，总分在 0-50 分之间，然后通过简单的线性回归模型用来估计鸟类换羽的持续时间、开始日期和结束日期（Ashmole, 1962; Newton, 1968; Underhill and Zucchini, 1988）。不过用简单的线性回归模型来拟合换羽试验数据是不合适的，因为这会对换羽期的开始和持续时间给出有偏差的估计。主要的问题是鸟类换羽有三个明确的阶段（换羽前、换羽中、换羽后），且不能假定换羽的分数是正态分布的（Pimm, 1976）。此后由于缺乏适当的统计方法来分析这些

数据，换羽的数据分析一直都比较缓慢。Erni *et al.*（2013）等设计了可以在 R 语言运行 Underhill-Zucchini 模型的“molt”包，允许用户在各种回归模型中指定换羽模型。此外，这些函数还允许换羽参数（开始日期、持续时间、结束日期的平均值）依赖于变量解释。

摄影也可以应用于鸟类换羽规律的研究。Vieira *et al.*（2016）在巴西南部使用 75-300 mm 的镜头拍摄了 2054 张黑剪嘴鸥（*Rynchops niger*）照片，当鸟类飞行时、起飞或降落时，可以从不同的角度观察羽毛情况，并对初级飞羽进行换羽评分。由此记录了 1418 只黑剪嘴鸥的换羽分数，从而确定了剪嘴鸥换羽的日期和持续时间。通过摄影对鸟类换羽研究的优点是对鸟类的干扰较小，需要的设备和人力更少，可以在无法对鸟类捕捉的地区可行，从而增加采样个体的数量。

1.1.6 鹤类换羽研究

1972-1973 年，Douthwaite（1974）在赞比亚调查时发现肉垂鹤（*Bugeranus carunculatus*）为完全换羽，换羽时不能飞行，换羽期在 1-4 月。Folk *et al.*（2008）在 1993 年至 2005 对 71 只美洲鹤（*Grus americana*）进行监测，通过观察羽毛长度记录了它们的换羽情况，并持续观察了 8 只个体完整的换羽开始到结束的时间。结果表明美洲鹤换羽模式是完全换羽，持续时间为 38-46 天，平均时间为 44 天，换羽的栖息地多在沼泽和湖的边缘。沙丘鹤（*G. canadensis*）为不完全换羽，有的成鸟可以在 1 年内完成换羽，而有一些成鸟则需要 2-3 年才能完成（Lewis, 1978; Nesbitt and Schwikert, 2011）；蓑羽鹤（*Anthropoides virgo*）的换羽模式为不完全换羽（Johnsgard, 1983）。田秀华等（2000）在 1997-1998 年对哈尔滨动物园人工繁殖的 10 只白枕鹤雏鸟的羽毛生长发育变化规律做了系统研究，结果表明白枕鹤雏鸟的飞羽、尾羽、小翼羽的脱鞘，羽轴骨质化，正羽形成，是一个连续的过程且时间间隔很短。Zhang *et al.*（1998）从 1989 年开始研究了 20 只人工饲养的丹顶鹤（*G. japonensis*）幼鸟的羽毛生长和换羽情况，结果表明丹顶鹤的初级飞羽、次级飞羽、三级飞羽和尾羽的换羽顺序都是从内到外，只有少数个体以不规则的顺序换羽，且丹顶鹤换羽时所有的飞羽完全脱落并被新的羽毛所取代，换羽模式为完全换羽。目前尚未有白枕鹤换羽模式和换羽时间的相关文献报道。

1.2 鸟类跟踪技术

1.2.1 鸟类跟踪技术发展

鸟类跟踪通过使用野外观察、环志、无线电遥测技术、稳定同位素、光敏地理定位技术、卫星跟踪等方法，达到确定跟踪个体空间位置的目的（马志军，2009；Gilbert *et al.*, 2010）。无线电追踪技术是通过无线电波的发射和接收来确定动物位置的方法。研究人员使用三角定位来得到动物的活动情况，但是使用这种方法对动物进行跟踪有距离的限制，无法对迁徙距离较远的物种进行跟踪（孙岳和张雁云，2009）。光敏地

理定位仪（Geolocator）是一类定位数据记录器，光敏地理定位技术是通过收集不同时刻的光照信息，根据日出、日落的时间来计算出跟踪对象所在位置的技术。光敏定位仪体型小，重量轻，可以安装在雀形目鸟类等体重较轻的动物身体上对其迁徙进行研究（Stutchbury *et al*., 2009; Bridge *et al*., 2011）。稳定同位素在较大尺度的地理空间分布上具有明显的差异，而动物组织中的同位素会随着生物、气候及地理过程变化。因此，通过提取鸟体组织（血液、羽毛或肌肉）来分析其中的稳定同位素含量并与大尺度地图的稳定同位素的值进行比较，可以确定鸟类某个生活史时期的分布区域、栖息地特征以及食物类型等信息（Bridge *et al*., 2011；马志军，2013）。卫星跟踪技术需要在动物身体上安装卫星发射器。发射器以一定的时间间隔向外界发射信号，卫星接收信号并发送至地面数据处理站，经数据分析处理后得跟踪器所在位点的信息如海拔、经度、纬度、温度等数据，最后以互联网的方式发给研究者（伍和启等，2008）。卫星跟踪技术可以在短时间内得到物种大量的准确即时信息，如迁徙开始时间、迁徙结束时间、重要停歇地及迁徙路线等数据，且跟踪范围尺度广，时间跨度长，可以在全球范围内对野生动物进行跟踪监测（马志军，2009；Borger, 2016）。GPS-GSM 跟踪技术可以将全球定位系统的数据通过全球移动通讯系统发送到研究者的终端设备，可以即时的了解到跟踪对象的现状并得到精度较高的定位数据（温立嘉，2017）。

1.2.2 鸟类跟踪技术在换羽上的应用

稳定同位素的方法可以用来研究鸟类的换羽。迁徙的鸟类在经过一次换羽后，羽毛中的同位素地理信息可以一直保留。通过在实验室测定羽毛内的氘值，并将这个数值与同位素的地理分布特征进行匹配，就能够发现鸟类换羽的位置（Newton, 2006; Newton, 2009）。但是使用这个方法来研究鸟类的换羽也有一定的局限性：活动范围较小的鸟类所处的地理位置同位素的差异不明显；仅仅使用单种同位素对羽毛进行分析结果不够精确，需要多种方法结合来提高精度；羽毛内的同位素含量会受到多种因素的影响，不同的年份、不同的采样地点的都可能对样品中同位素含量产生影响（丛日杰，2013）。

无线电遥测技术也可应用于换羽的研究。1989-1997 年，Gilbert *et al*.（2010）在英国南部给 8 只大麻鳽（*Botaurus stellaris*）安装了无线电发射器，利用三角定位的技术获得位置。通过监听信号来收集大麻鳽活动的时间长度数据。当接收器天线位置的改变而导致的信号强度变化时，认为鸟类是“活跃”的，当没有听到变化时，认为鸟类是“不活跃”的。换羽开始的时间定义为活跃期结束的时候。但是此方法并不能确切的知道换羽发生的时期，且需要消耗大量的人力物力。

光敏地理定位仪也能够应用在鸟类换羽的研究。2010 年夏季，Nicola *et al*.（2015）瑞士南部和意大利北部捕捉家燕（*Hirundo rustica*）的繁殖个体并安装光敏地理定位仪。通过光敏地理定位器的数据来研究家燕的换羽、迁徙和越冬期间的地理位置。结

合地理定位器的信息得出结论：迁徙不受换羽的限制，处于最佳身体状态的个体可以更快地完成换羽和更早地到达繁殖地。海鸟的换羽研究可以使用小型盐水浸泡式光敏定位仪进行研究。Grissot *et al.*（2019）使用这种方法对暴风鹱（*Fulmarus glacialis*）进行了研究，小型盐水浸泡式光敏定位仪重量在 1-2.5 g，每 3 秒记录一次光照强度和盐水浸泡值，每 5-10 分钟记录一次最大光强和湿度数据。由于换羽期间海鸟在在水面上停留的时间更长，因此可以从鸟类与海水接触时间的变化模式中确定换羽期。而且可以通过光敏地理定位获取每个个体的位置信息。研究结果发现雌性个体和雄性个体的换羽时间不同，繁殖成功和繁殖失败的个体的换羽时间也不同。

Lewis *et al.*（2010）在 2007-2008 年在阿拉斯加北极海岸平原使用卫星跟踪方法给 39 只黑雁（*Branta bernicla*）安装了卫星跟踪器。卫星跟踪器每隔 6 小时收集一个位置，并根据收集到的位点数据设计算法，推测黑雁换羽开始的时期。通过收集相隔 18 小时和相隔 36 小时的 GPS 位置、时间，产生数据集，计算平均速率及标准差。如果有连续 5 组数据的平均速率大于前面数据组的平均速率正负四倍标准差时，这个数据组被定义为换羽期的开始。

1.3 栖息地选择研究

1.3.1 鸟类栖息地选择研究概况

栖息地指动物生活的场所，是动物个体、种群和群落维持全部生命活动的各种生态环境因子的总和（Morrison *et al*., 1992; Block and Brennan, 1993; Franklin *et al*., 2000）。动物的栖息地选择是一个复杂的过程，通过量化物种对栖息地的利用可以对栖息地进行评估，预测栖息地变化对物种的影响，发现物种保护的核心区域（Holbrook and Schmitt, 1988; Andren, 1990; Carey *et al*., 1992）。当栖息地被划分为不同的类别时，那么就可以通过资源选择的实验来对栖息地的选择进行研究（Thomas and Taylor, 1990）。Johnson（1980）通过动物使用某种特定类型的栖息地的频率来对栖息地的选择进行等级划分，不同的等级代表着不同的栖息地选择的尺度，不同的尺度上影响物种选择栖息地的因子也不同。

鸟类的栖息地选择是鸟类学的重点问题之一。对于鸟类而言，良好的栖息地能够满足其繁殖、觅食、躲避天敌的捕食和恶劣的自然条件等诸多需求，而栖息地在时间和空间上的不均衡性使得鸟类对于栖息地具有选择性（Clark and Shutler, 1999；杨维康和钟文勤，2000）。鸟类的栖息地选择是鸟类生态和管理的核心，可以了解鸟类在时间和空间上对栖息地类型需求的信息，也可以为管理者提供保护意见（Mathys *et al.*, 2006; Lopez-Lopez *et al.*, 2007）。

1.3.2 鸟类换羽期栖息地选择的研究

换羽栖息地的选择对于鸟类来说是至关重要的，大多数鸟类在活动、觅食时都需要依赖飞行，而换羽时鸟类的活动能力严重下降，影响了它们应对捕食和人为干扰或

对食物丰富程度做出反应的能力。良好的换羽期栖息地通常能满足鸟类的能量需求，保持成鸟和幼鸟健康的身体状态（Fox *et al.*, 1998; Gehrold and Kohler., 2013）。如果找不到一个能满足它们所有要求的换羽地点，就会对鸟类产生负面影响。例如，鸟类在换羽过程中，如果它们食物供应不足，它们可能会损失大量的体重（Fox *et al.*, 1998）。所以栖息地条件对换羽来说十分重要（Gehrold and Kohler, 2013）。鸟类必须非常谨慎地选择它们的换羽期栖息地，而且一旦开始换羽就无法改变（Gehrold, 2014）。

在换羽季节，所有的物种都对特定的营养含量表现出明显的偏好，这表明鸟类都积极选择合适的食物来源（Gehrold, 2014）。一些鸟类换羽时需要的羽毛生长时所必须的特殊营养物质，这些物质可能无法在繁殖地获得，这就要求鸟类在繁殖地以外的地方寻找适合的换羽期栖息地（Gow and Stutchbury, 2013；Nordell *et al.*, 2016）。有些鸟类在换羽过程中对栖息地的要求可能比其他物种更高。例如，赤膀鸭（*A. strepera*）的换羽期栖息地选择对水体的营养程度、水深、岸线植被密度和人为干扰程度都有要求（Gehrold, 2015）。此外，换羽期栖息地的重复利用可以在大多数鸟类中得到证明。长尾鸭（*Clangula hyemalis*）的换羽栖息地在不同年份的地点之间显示出较小的差异（Flint *et al.*, 2004）。

换羽时鸟类躲避捕食者和获取食物的能力受到很大限制，雁鸭类会通过选择合适的栖息地换羽来缓解这些限制，这些栖息地具有较低的被捕食风险，也可以提供高蛋白质和高能量的食物（Fox and Kahlert, 2010）。因此，对于这些栖息地的保护和管理可能是维持一个物种数量的关键因素（Chambers *et al.*, 2011; Wiederholt *et al.*, 2018）。如果不知道鸟类换羽的地点以及对栖息地要求，仅仅对繁殖地和越冬地的保护管理可能不足以缓解受胁鸟类数量下降的趋势。因此，使用稳定同位素和地理定位技术的研究人员需要考虑潜在的换羽运动策略，并将换羽期栖息地纳入全年周期的保护工作中（Pyle *et al.*, 2018）。

1.4 物种分布模型

1.4.1 物种分布模型简介

物种分布模型（Species Distribution Models）主要基于物种的分布数据，依据该模型设计的特殊算法来估计物种的生态位（Guisan and Thuiller, 2010），结果往往可以用于物种出现的概率、生境适宜度以及宏观尺度上度量物种的潜在分布（李国庆等，2013）。在有不同的侧重点时物种分布模型也被称为生物气候模型、气候信封、生态位模型、生境模型、资源选择函数以及其他相关的模型。物种分布模型能够很好地描述物种的分布，特别是在使用适当的模型、良好的调查数据和较为符合的预测因子时。在这种情况下，模型可以提供有用的生态学价值和强大的预测能力。该方法对环境科学的研究、自然资源的管理以及生物多样性的保护等方面都具有重要意义（Elith and Leathwick, 2009; Guisan and Thuiller, 2010）。物种分布模型最早的研究起源是植物群

落与环境梯度关系研究，Grinnell（1904）通过描述物种与环境因子的相互作用来绘制了植物群落对环境因子的响应曲线。1977 年，Nix *et al.*（1977）最早使用物种分布模型预测了物种的空间分布，但是没有形成一个通用的操作方案，仅仅通过数学来描述物种分布和环境因子的关系。在 20 世纪 80-90 年代，计算机技术、3S 技术和统计科学快速发展，各种环境数据、数字地球表面高程、陆地海洋的遥感数据获取渠道越来越多，使物种分布模型的应用能力大大增强，许多物种分布模型及预测软件大规模出现。其中包括贝叶斯模型、生态位因子分析模型、边界函数方法、最大熵模型、广义线性模型、广义加法模型、分类与回归树模型和随机森林等模型。

随机森林模型是 2001 年提出的一种基于分类树的算法，和传统的机器学习方法相比，它可以对大量的分类树进行汇总来有效的提高模型的预测精度。此外，随机森林可以进行回归和判别等多种统计分析，而且不受正态性、方差齐性和自变量独立性等参数检验的前提条件的制约（李欣海，2013，2019）。Maxent 模型是基于最大熵原理的模型。“熵”最初是热力学中的一个概念，常用熵来量化随机变量的不确定性，熵值越大，变量随机性也越大。Phillips *et al.*（2004）首次将最大熵模型应用到物种分布领域，认为最符合实际的物种分布应模型是熵最大概率分布原则。MaxEnt 模型是基于生态位原理建立的模型。根据已知物种的分布位点和所处位点的多个环境变量建立约束条件，探寻该条件下最大熵的分布可能性，从而可以预测物种在研究区域适宜的生境分布（Phillips *et al*., 2006；Haegeman and Etienne, 2010）。

随着模型的大量出现，人们需要更好的了解各物种分布模型的性能表现。Elith *et al.*（2006）对来自全世界 6 个地区 226 个物种的 16 种建模方法进行了比较，通过使用数据来拟合模型，并使用独立缺失的数据来评估预测。除了已有的建模方法，如广义加性模型、GARP 和 BIOCLIM，还探索了最近发展起来的或很少应用于物种分布建模如机器学习方法。结果表明 Maxent 模型具有较好的性能表现。Mi *et al.*（2017）使用树模型、随机森林模型、分类与回归树和最大熵模型四种物种分布模型对小样本的白头鹤（*G. monacha*）、白枕鹤和黑颈鹤（*G. nigricollis*）的分布纪录进行分析。结果表明随机森林在测试数据中提供了一个更好的模型，并为小样本的物种绘制了更好的物种分布图，表现出了较好的性能。

1.4.2 物种分布模型评价方法

在物种分布模型中，常用的模型评价指标有总体准确度、特异度、灵敏度、TSS、AUC 等（Hanley and Mcneil, 1982; Allouche *et al*., 2006; Cohen, 2016）。AUC 值是目前最受认可的诊断测试，广泛用于测试性能评估（Vanagas, 2004）。以假阳性率作为横坐标，真阳性率为纵坐标，绘制出来的曲线即为 ROC 曲线。ROC 曲线和横纵坐标轴围成的面积即为 AUC 值。AUC 值在物种分析模型中被广泛应用，可以对在不同阈值条件下对模型的性能进行评估（Raes and Steege, 2007）。当 AUC 值在 0.5~0.6 之间时，模型预测失败；0.6~0.7 之间，模型预测结果差；0.7~0.8 之间，模型预测结果一般；

0.8~0.9 之间，模型预测结果好；0.9~1.0 之间，模型预测结果极好（Swets，1988）。

1.5 白枕鹤研究概况

1.5.1 白枕鹤物种简介

白枕鹤为鹤形目（Gruiformes）鹤科（Gruidae）的大型涉禽，国家Ⅱ级重点保护野生动物。世界自然保护联盟（IUCN）将其列为易危物种，全球种群数量 6250~6750 只（BirdLife International，2018）。白枕鹤雌雄体色相似，眼周额头和两颊皮肤裸露呈红色。头的后部，以及整个后颈部和喉部都是白色的。颈前部是深灰色，灰色区域延伸到颈部的两侧，终止于靠近面部的位置。白枕鹤孵卵期从 4 月份开始，多为 5 月份，也有少部分在 6 月份孵卵的纪录 （Johnsgard, 1983）。白枕鹤繁殖于俄罗斯、蒙古和中国交界的达乌尔地区、中国和俄罗斯边境的阿穆尔河和乌苏里江流域、中国的松嫩平原和三江平原。迁徙沿着松嫩平原和渤海湾到长江中下游流域的越冬地，或沿着朝鲜半岛迁徙到朝鲜和韩国交界的非军事区，以及日本九州南部（钱法文，2005; BirdLife International, 2018）。内蒙古多伦县、河北省沧州市、天津北大港湿地、沿渤海湾和黄河三角洲国家自然保护区是白枕鹤迁徙中的停歇地。近年来，由于繁殖地和越冬地的栖息地丧失，以及诸如打猎、人为干扰和污染等其他混杂因素，白枕鹤种群数量呈急剧下降的趋势（BirdLife International, 2018）。

1.5.2 白枕鹤卫星跟踪研究

1991 年到 1993 年，Higuchi（1996）先后在日本和俄罗斯捕捉了 11 只白枕鹤，并给每只个体佩戴了卫星跟踪器。卫星跟踪结果展示了白枕鹤的迁徙路线、重要的迁徙停歇地和越冬地点，并建议在这些重要的迁徙停歇地建立保护区，在越冬地的保护区域也应扩大到鹤类所利用到的区域（Higuchi *et al.* 2004）。2013 年和 2014 年国际鹤类基金会、蒙古国家科学院和蒙古野生动物科学保护中心在蒙古国捕捉并跟踪了 12 只白枕鹤。程雅畅（2015）对 8 只抵达江西鄱阳湖越冬的白枕鹤的卫星跟踪数据进行了分析，研究了白枕鹤越冬期的活动模式及栖息地选择。温立嘉（2017）在 2014-2016 年间使用 GPS-GSM 跟踪装置跟踪了 17 只白枕鹤，并使用卫星跟踪数据验证了繁殖栖息地分布模型。结果表明白枕鹤的实际分布情况与模型预测结果吻合度很高。

1.5.3 白枕鹤栖息地选择研究

目前已有的关于白枕鹤的栖息地选择研究包括繁殖栖息地选择、越冬栖息地选择和觅食栖息地选择的研究。徐岩（2007）在扎龙湿地对白枕鹤的求偶期、孵化期觅食生境选择以及巢址生境选择进行了研究，结果表明芦苇沼泽是求偶期和孵化期觅食的主要场所，同时也是营巢生境的首选。刘福凯（2008）对白枕鹤巢址生境选择的研究中同样表明芦苇沼泽是白枕鹤营巢地点的主要选择。Fujita *et al.*（1994）在蒙古国的研究表明白枕鹤繁殖生境的类型包括沼泽、被水淹没的草地，湖泊和河谷等。Bradter

et al.（2005）在蒙古国东北部的乌勒兹河沿河湿地对白枕鹤的觅食生境选择进行了研究，表明白枕鹤的觅食区域主要为湿地以及与湿地相邻的草地和农田。程雅畅（2015）从大尺度、小尺度、微尺度对在鄱阳湖越冬的白枕鹤的栖息地选择做了研究。吴庆明等（2017）对松嫩平原区域不同保护区内栖息的丹顶鹤与白枕鹤的生境利用进行了比较分析，表明丹顶鹤与白枕鹤在生境利用方面存在一定的差异。目前，白枕鹤的换羽栖息地不明确，尚未有换羽栖息地选择的研究。

2.方法

2.1 研究区域

本研究的研究区域（N 41°-54.5°，E 103.5°-120.5°）包括俄罗斯的伊尔库茨克州、布里亚特共和国以及后贝加尔边疆区，蒙古国中东部以及中国内蒙古自治区东北部（见图 2-1）。其中，野外调查区域位于蒙古国东方省（Dornod Province）的克鲁伦河（Kerulen River）和乌勒兹河（Ulz River）的沿河湿地，位于蒙古国东部，海拔高度为 640-1000 m，大部分是开放流域，以典型湿地植被为主，还包括季节性和永久性水体，是白枕鹤的主要繁殖地及度夏地（Meine and Archibald, 1996; Bradter *et al*., 2005）。年日照 251~260 天，年平均降雨量 150~300 mm。冬季平均气温为-15 ℃~-25 ℃，夏季平均气温为 18 ℃~34 ℃。蒙古国东方省保护区管理局在此地设立 2 个严格保护区（Strictly Protected Areas）和 3 个自然保护区（Nature Reserves），保护面积 1440.9 万 ha。

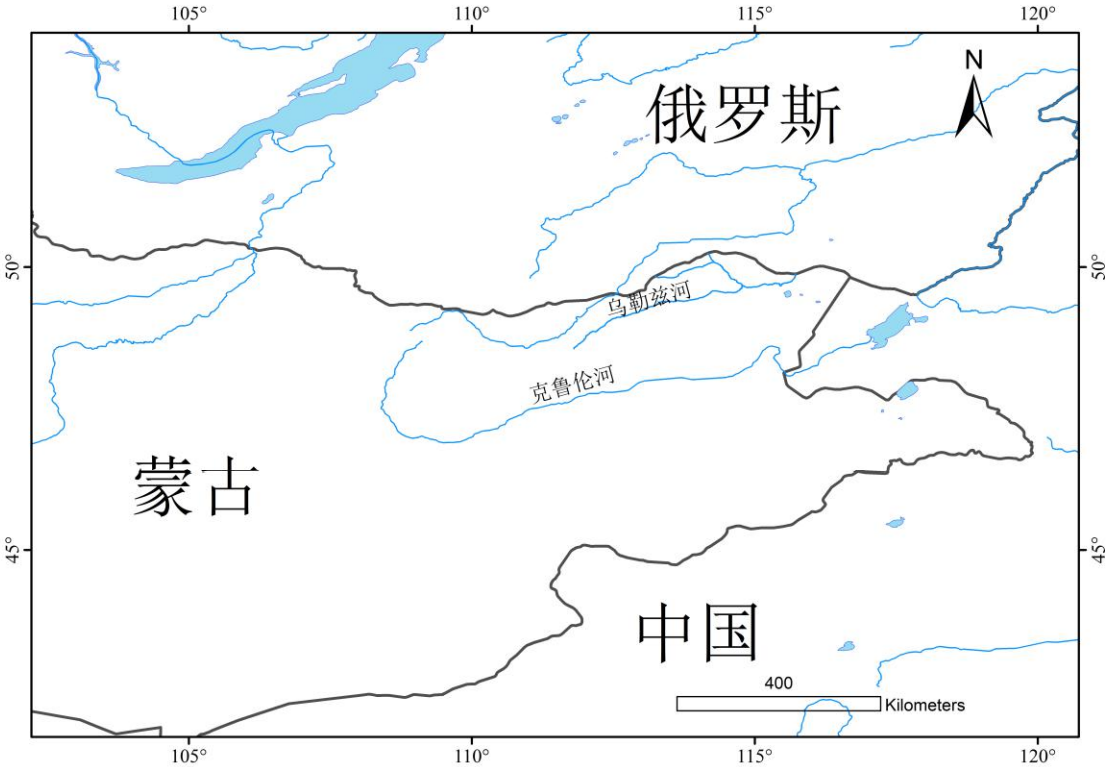

图 2-1 研究区域

Figure 2-1 Study area

2.2 数据收集

2.2.1 野外调查

2018 年 5-8 月在野外调查区域沿河流湿地搜寻白枕鹤，调查白枕鹤的分布情况。在发现白枕鹤时观察其是否处于换羽期并用相机高速拍摄羽毛情况。对处于换羽期的白枕鹤进行安全捕捉，近距离拍摄换羽情况，通过耻骨裂鉴定性别。除此之外，本研究还对同域分布的大型鸟类灰鹤（*G. grus*）、蓑羽鹤和大鸨（*Otis tarda*）的换羽模式进行了调查。

2.2.2 跟踪数据收集

2018 年 5-8 月在野外调查区域对处于换羽期不能飞行的白枕鹤进行安全捕捉，佩戴 GPS-GSM 卫星跟踪器。为了对白枕鹤的换羽进行连续的研究，并区分亚成体和成体换羽的差异，因此在调查过程对搜寻到的当年出生的白枕鹤幼鸟也进行卫星跟踪工作。跟踪器的生产厂家为湖南环球信士科技有限公司，型号为 HQLG4021S。安装方式为腿环卡扣，根据环志个体腿部粗细不同使用不同的卡扣。本次研究使用的卡扣内径为 20-22 mm。跟踪器均采用 GPS 进行卫星定位，GSM 进行信号传输。供电方式为太阳能供电，内置锂电池续航。跟踪周期设置为每小时 1 个位点，每个位点的数据信息包括 8 项，分别为经度、纬度、瞬时速度、航向、高度、温度、电压、精度（温立嘉，2017）。数据精度分为 A、B、C、D 和无效 5 个等级。跟踪器和卡扣合计重量为 44 g，约为个体体重的 1%，小于动物遥测技术中跟踪器质量不超过体重 3%~5% 的经验值（Barron *et al.*, 2010）。通过 GPS-GSM 跟踪系统下载得到跟踪数据。每只个体数据使用的时间范围为 2018 年开始跟踪之日至 2019 年秋季迁徙前截止。对卫星跟踪数据进行整理，统计有效跟踪数据，删除精准度为“D”和“无效”的位点。

2.2.3 环境数据收集

本文根据野外实地调查的结果以及温立嘉（2017）、Mi *et al.*（2017）等人建立物种分布模型的经验确定了所需要的环境因子。本次研究共选择了 27 个环境变量，包括海拔、坡度、坡向、土地覆盖、距居民点距离、距公路距离、距河流距离、距湖泊距离及十九个气候因子（见表 2-1）。其中十九个气候因子和海拔数据来自 WorldClim 数据库（http://www.worldclim.org），并从海拔数据中提取坡度和坡向的数据。在 Natural Earth 数据库（http://www.naturalearth.com）中下载道路、河流、湖泊、城镇地图。土地覆盖数据来自于清华大学地球系统科学（http://data.ess.tsinghua.edu.cn/），数据的年份为 2017 年。

表 2-1 环境变量列表

Table 2-1 List of environmental variable

序号	环境变量	来源
1	BIO1（年平均温度）	http://www.worldclim.org（1-22）
2	BIO2（月平均昼夜温差）	
3	BIO3（等温性）	
4	BIO4（温度季节性）	
5	BIO5（最热月份最高温度）	
6	BIO6（最冷月份最低温度）	
7	BIO7（全年温度范围）	
8	BIO8（最湿季度平均温度）	
9	BIO9（最干季度平均温度）	
10	BIO10（最热季度平均温度）	
11	BIO11（最冷季度平均温度）	
12	BIO12（年降雨量）	
13	BIO13（最湿月份降雨量）	
14	BIO14（最干月份降雨量）	
15	BIO15（降水季节性）	
16	BIO16（最湿季度降雨量）	
17	BIO17（最干季度降雨量）	
18	BIO18（最热季度降雨量）	
19	BIO19（最冷季度降雨量）	
20	Slope（坡度）	
21	Aspect（坡向）	
22	Altitude（海拔）	
23	Dissettle（距居民点距离）	http://www.naturalearthdata.com（23-26）
24	Disroad（距公路距离）	
25	Disriver（距河流距离）	
26	Dislake（距湖泊距离）	
27	Landcover（土地覆盖）	http://data.ess.tsinghua.edu.cn/

2.3 数据分析

2.3.1 数据分析使用的主要软件

本研究使用 ArcGIS、R 语言、Geospatial Modelling Environment（GME）和 Salford Predictive Modeler（SPM）四种软件进行数据分析。ArcGIS 是数字地图制图的应用，包含了全球范围内的底图、地图数据，可以用于创建 Web 地图、发布 GIS 服务、共享地图、数据和应用程序。本研究使用 ArcGIS 绘制地图。R 语言是一种免费、开源，统计科研工作者广泛使用的数理统计软件，具有完善的数据类型，可以实现经典的、现代的统计方法。如线性回归、广义线性回归、非线性回归、判别、聚类、时间序列分析等。本研究使用 R 语言中的 dplyr、geosphere、parallel 和 rioja 等包对卫星跟踪数据进行时间序列聚类分析。Geospatial Modelling Environment 为建模及分析工具，本研究使用该软件对位点的环境数据进行快速提取。Salford Predictive Modeler 为建模软件，可以建立预测模型、描述模型和分析模型。本研究将利用该软件建立随机森林模型。

2.3.2 通过时间序列聚类确定换羽期

本研究将换羽期定义为个体不能飞行到可以再次飞行的阶段，主要针对飞羽、尾羽的更换，由于当年出生幼鸟的换羽需要经历雏绒羽、稚羽和冬羽的过程，这个阶段的换羽与成体、亚成体不同，不在本研究范围内。2018 年跟踪的幼鸟在下一年度迁徙回到度夏地前会离开父母变成集群活动的亚成体，本研究也使用 2019 年的亚成体的卫星跟踪数据进行时间序列聚类分析并与成体进行对比。

本研究基于卫星跟踪数据使用时间序列聚类的方法确定换羽期。时间序列也称为动态序列，由一组随时间变化的观测量组成（宋辞和裴韬，2012）。与传统静态数据不同，时间序列是一类复杂的数据，描述的是事物变化的过程（庄玉，2017），这样的聚类可以从数据中发现一些潜在的模式（宋辞和裴韬，2012）。根据观察时间的不同，时间序列中的时间可以是年份、季度、月份或其他任何时间形式（贾俊平等，2009）。聚类的目的是通过客观地将数据分组，使组内对象相似度最小化，组间对象不相似度最大化，从而识别未标记数据集中的结构（Liao, 2005）。卫星跟踪数据是一种时间序列数据，同时包含经度、纬度和瞬时速度等大量信息。由于换羽时鸟类的活动能力严重下降，本研究以每日最大瞬时速度、每日活动距离和每日活动面积共 3 个变量对卫星跟踪数据进行时间序列聚类分析。其中，每小时瞬时速度可以直接从卫星跟踪数据中提取，自动筛选得到每日的最大瞬时速度。使用两个相邻位点的经纬度计算每小时的活动距离，将一天的所有位点间的距离相加得到每日活动距离。将每日所有位点连线得到的面积为每日活动面积。时间序列聚类的结果中每一个颜色为一个聚类，且聚类数量可以进行调整。不同变量、不同聚类数量的聚类结果不同，通过对比选择不同的聚类方式，最终选择结果最好的来确定换羽期。

跟踪 2018 年处于换羽期的成年个体，选择每只个体从跟踪日期开始后 30 天内的数据，通过每日最大瞬时速度、每日活动距离、每日活动面积 3 个变量对跟踪数据进行时间序列聚类分析确定换羽结束日期。选择所有个体 2019 年位于度夏地的位点数据，并将所有个体分为亚成体（2018 年跟踪的幼鸟）、成年雌性和成年雄性。通过时间序列聚类对卫星跟踪数据进行分析，确定每个个体换羽开始时间、结束时间和持续时间，并计算换羽期日平均活动距离和日平均活动面积。本研究将非换羽期定义为排除换羽期外且处于度夏地的时间，并计算非换羽期时每个个体的日平均活动距离和活动面积。

2.3.3 物种分布模型建立步骤

通过对卫星跟踪数据进行时间序列聚类后确定每个个体的换羽期，并提取所有个体的换羽位点。为了不使模型的运算结果出现过度拟合的情况，本研究对位点以 1000 m 的距离进行筛选，筛除相隔过近的点，保证每一个样点之间有一定的距离。在 ArcGIS 中使用生成随机点工具在研究区域内建立 1000 个随机点作为拟对照点，使用添加 xy 工具添加经纬度。使用 ArcGIS 的渔网工具建立规则点，在研究区域内建立间距为 1 km 的规则点，并使用添加 xy 工具添加经纬度。使用 GME 软件提取换羽位点、规则点及随机点的环境数据。将换羽位点和随机点合并在同一个表格中并新建一列，换羽位点填写数值为 1；随机点填写数值为 0。在 SPM 软件中添加合并后的表格，勾选自变量和因变量，将 Random forests tree number 设置为 1000，完成模型后可以得到 ROC 曲线以及自变量重要性排序值。使用 score data 功能继续打开规则点和运行的模型，对所有的规则点赋值。导出赋值后的规则点 dbf 文件，加载到 ArcGIS 中使用工具点转栅格得到白枕鹤换羽栖息地分布预测图。

3.结果

3.1 野外调查结果

2018 年夏季在野外调查区域共发现 21 只处于换羽期的成年白枕鹤，首次发现换羽个体的日期为 7 月 10 日，最后发现换羽个体的日期为 7 月 25 日（见表 3-1）。处于换羽期的白枕鹤的初级飞羽和次级飞羽完全脱落（见图 3-1b），由此判定白枕鹤的换羽模式为完全换羽。三级飞羽虽然磨损严重，但是没有脱落，在翅膀收拢的状态下行走时可以起到伪装的作用，使天敌难以判断其是否处于换羽状态。从总体情况来看，白枕鹤换羽前的羽毛颜色暗淡，边缘通常有磨损，有的个体初级飞羽末端可见明显缺刻，但仍然可以飞行（见图 3-1a），换羽后的新羽毛光泽明亮且完整（见图 3-1c）。白枕鹤换羽时不能飞行，通常隐蔽在湖泊边缘密集的芦苇丛或植被较高的沿河湿地中（见图 3-1d）。此外，在调查中发现成年雌性的换羽时间早于雄性。本研究中的 44 和 45、50 和 51 号个体均为一对的成年繁殖个体，观察时发现 45 号个体为雌性个体即将换羽完毕，可以短距离飞行，而 44 号个体为雄性正处于换羽期不能飞行；51 号雌性个体的换羽时间也比 50 号雄性个体要早。48 号为雄性未繁殖个体，在进行卫星跟踪时处于换羽状态，而与其配对的雌鸟已换羽完毕可以正常飞行。繁殖的成年个体会在幼鸟出壳不久之后换羽，换羽期和繁殖期具有重叠现象。

在对同域分布鸟类进行调查时发现大鸨和蓑羽鹤换羽时飞羽没有完全脱落，虽然有部分飞羽缺失但仍可以飞行，换羽模式为非完全换羽（见图 3-2ac）。而灰鹤换羽时初级飞羽和次级飞羽会完全脱落，不能飞行，换羽模式为完全换羽（见图 3-2b）。

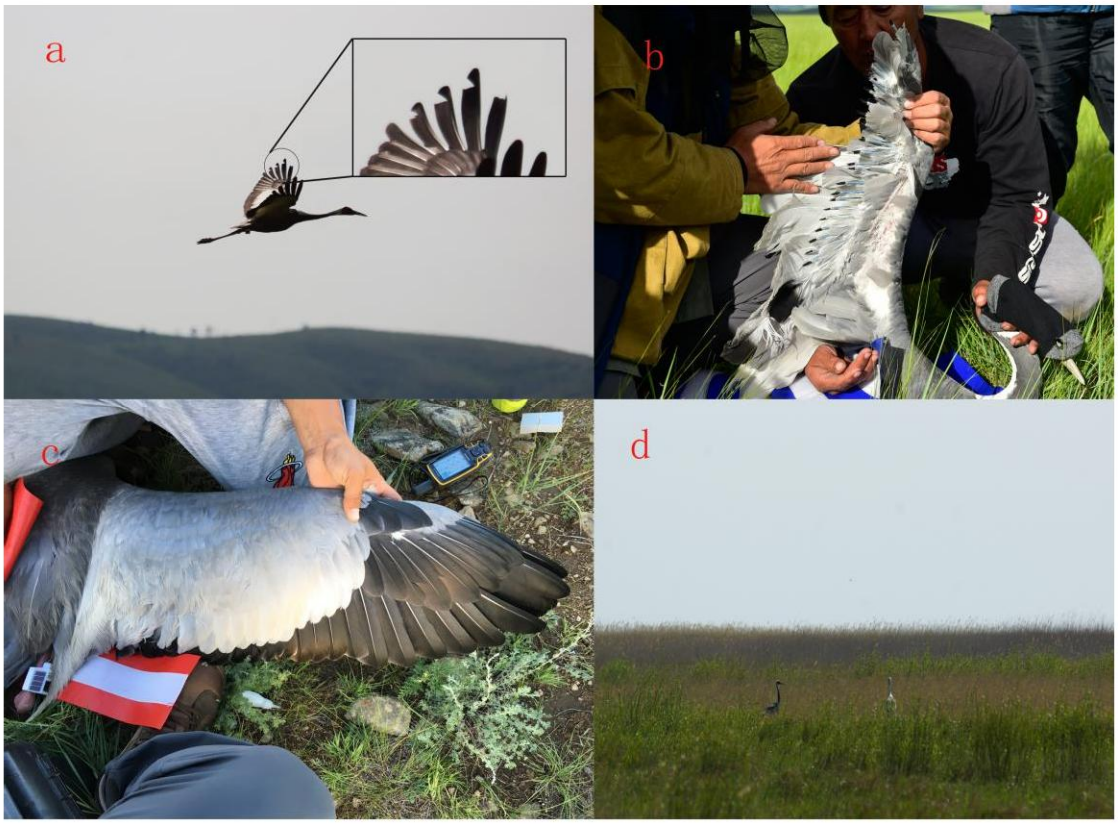

图 3-1 白枕鹤羽毛状态及换羽栖息地

Figure 3-1 The feather of White-naped Crane and molting habitat

（a）为 7 月 6 日拍摄到的未换羽可以正常飞行的白枕鹤

（b）为 7 月 12 日捕捉的处于换羽期的白枕鹤

（c）为 7 月 21 日捕捉到换羽即将完成的白枕鹤

（d）为换羽栖息地环境

表 3-1 跟踪成年个体换羽情况表

Table 3-1 The molting state of adult individual

个体编号	跟踪时间	跟踪时换羽情况
35、36	2018/7/10	初级飞羽和次级飞羽大部分脱落，不能飞行
38、39、40、42	2018/7/12	初级飞羽和次级飞羽大部分脱落，不能飞行
43、44、45	2018/7/14	43 号为雄性个体，初级飞羽和次级飞羽完全脱落，与其配对的雌鸟已换羽完毕可以飞行；44 号和 45 号为一对，44 号雄性个体处于换羽中不能飞行，45 号雌性个体飞羽完整，可以短距离飞行，即将换羽完毕
48	2018/7/19	雄性，初级飞羽和次级飞羽完全脱落，与其配对雌鸟已换羽完毕可以飞行
49	2018/7/20	雄性，初级飞羽和次级飞羽完全脱落，与其配对雌鸟已换羽完毕可以飞行
50、51	2018/7/21	50 和 51 为一对，50 号为雄性个体，初级飞羽和次级飞羽完全脱落，51 号为雌性个体，飞羽完整，可以短距离飞行，即将换羽完毕
52	2018/7/22	初级飞羽和次级飞羽大部分完整，即将换羽完毕，可以短距离飞行
54	2018/7/24	初级飞羽和次级飞羽大部分脱落，不能飞行
55-61	2018/7/25	初级飞羽和次级飞羽大部分脱落，不能飞行

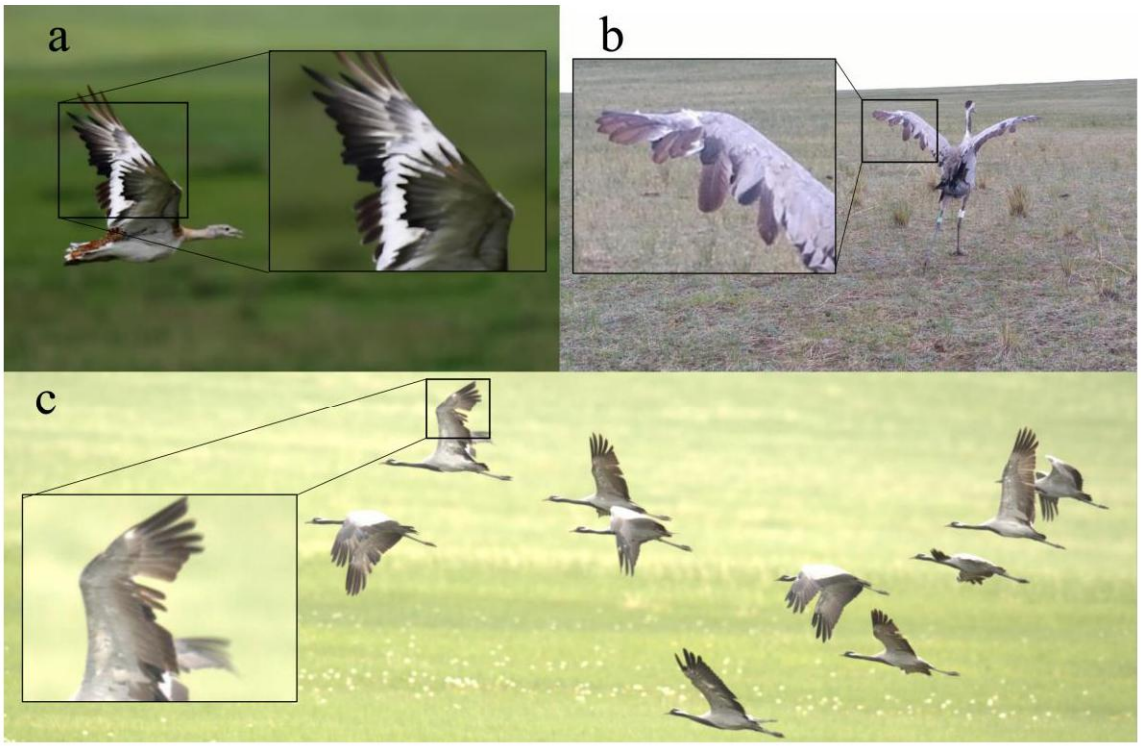

图 3-2 大鸨、灰鹤和蓑羽鹤换羽期时飞羽状态

Figure 3-2 The remiges of Great Bustard, Common Crane and Demoiselle Crane during the molting period.

（a）为 7 月 20 日拍摄的换羽期可以正常飞行的大鸨

（b）为 5 月 28 日拍摄的换羽期不能飞行的灰鹤

（c）为 7 月 17 日拍摄的换羽可以正常飞行的蓑羽鹤

3.2 卫星跟踪结果

2018 年 5-8 月共跟踪个体 40 只，其中成鸟 21 只（雄性 13 只，雌性 6 只，2 只性别未确定），当年出生的幼鸟 19 只（见表 3-2）。跟踪后有 35、43、60 号 3 只成年个体一直没有信号传回。在 2018 年秋季这些个体迁离度夏地之后，有 3 只个体死亡（68、69 号 2 只个体死于山西尾矿；61 号个体在河北肃宁被捕杀），7 只个体信号不完整（36、38、45、54、57、70、74 号个体）。在 2018 年 40 号、49 号个体参与繁殖，2019 年有 38、39、40、49、50、51 号共 6 只个体参与繁殖。

在排除数据缺失及数据不完整的个体后，对 2018 年的数据分析时使用了 18 只处于换羽期成年个体的数据。对 2019 年数据分析时使用了 27 只个体的数据，其中成鸟 12 只，亚成体 15 只。2018-2019 年共得到数据 370, 000 余条，其中无效数据 872 条，“D”级数据 5554 条，删减数据共占总数据量的 2%左右。经过时间序列聚类分析后共得到换羽位点 15391 条，经过距离筛选后得到 128 个位点用于建立物种分布模型。

表 3-2 白枕鹤 GPS-GSM 跟踪信息
Table 3-2 The White-naped Crane GPS-GSM tracking information

个体编号	彩环号	跟踪日期	性别	成幼	经度	纬度	**2018**	**2019**
35	013	2018/7/10	未知	成	47.79	112.63	-	-
36	007	2018/7/10	未知	成	47.78	112.64	+	-
37	006	2018/7/11	未知	幼	48.25	113.21	+	+
38	024	2018/7/12	雄性	成	49.17	112.75	+	-
39	026	2018/7/12	雌性	成	49.17	112.75	+	+
40	025	2018/7/12	雌性	成	49.15	112.77	+	+
41	027	2018/7/12	未知	幼	49.15	112.77	+	+
42	028	2018/7/12	雄性	成	49.39	112.26	+	+
43	038	2018/7/14	雄性	成	49.29	113.14	-	-
44	029	2018/7/14	雄性	成	49.10	112.51	+	+
45	030	2018/7/14	雌性	成	49.10	112.51	+	-
46	021	2018/7/18	未知	幼	49.51	114.62	+	+
47	022	2018/7/18	未知	幼	49.51	114.62	+	+
48	033	2018/7/19	雄性	成	49.49	114.64	+	+
49	034	2018/7/20	雄性	成	49.55	114.66	+	+
50	035	2018/7/21	雄性	成	49.56	114.60	+	+
51	036	2018/7/21	雌性	成	49.56	114.60	+	+
52	037	2018/7/22	雄性	成	49.55	114.51	+	+
53	023	2018/7/24	未知	幼	49.40	114.43	+	+
54	039	2018/7/24	雄性	成	49.17	112.75	+	-
55	040	2018/7/25	未知	幼	48.72	111.98	+	+
56	041	2018/7/25	雄性	成	48.71	111.94	+	+
57	043	2018/7/25	雄性	成	48.71	111.94	+	-
58	044	2018/7/25	雄性	成	48.71	111.94	+	+
59	045	2018/7/25	雄性	成	48.71	111.94	+	+
60	046	2018/7/25	雌性	成	48.71	111.94	-	-
61	047	2018/7/25	雌性	成	48.71	111.94	+	-
62	042	2018/7/25	未知	幼	47.79	112.33	+	+
63	048	2018/7/27	未知	幼	47.80	112.70	+	+
64	049	2018/7/27	未知	幼	47.80	112.70	+	+
65	050	2018/7/28	未知	幼	48.01	113.38	+	+
66	051	2018/7/28	未知	幼	48.01	113.38	+	+
67	052	2018/7/28	未知	幼	48.03	113.67	+	+
68	053	2018/8/1	未知	幼	48.01	114.29	+	-
69	054	2018/8/1	未知	幼	48.01	114.29	+	-
70	055	2018/8/4	未知	幼	47.00	110.01	+	-
71	056	2018/8/4	未知	幼	47.00	110.01	+	+
72	057	2018/8/4	未知	幼	47.00	110.01	+	+
73	058	2018/8/10	未知	幼	47.84	104.30	+	+
74	061	2018/8/10	未知	幼	47.84	104.33	+	-

注：“+”代表当年数据完整，“-”代表当年数据缺失或不完整。

3.3 换羽开始、结束及持续时间

通过时间序列聚类得到 2018 年跟踪的成年个体的换羽结束时间。由于跟踪样本较多，只列举部分个体聚类结果。36 号个体跟踪时间为 2018 年 7 月 10 日，跟踪时处于换羽期。通过每日最大瞬时速度对此个体的 2018 年卫星跟踪数据进行时间序列聚类分析，第二聚类中有速度大于 40 km/h 的位点，即证明换羽结束。得到第一个聚类结果即为换羽期，换羽结束时间为 2018 年 7 月 23 日（见图 3-3a）。39 号个体跟踪时间为 2018 年 7 月 12 日，以每日活动距离对这个个体的 2018 年卫星跟踪数据进行时间序列聚类分析，第一个聚类每日活动距离小于 2 km，可以和第二、三、四、五的聚类明显区分，得到换羽结束期为 7 月 21 日（见图 3-3b）。总体来看，这些个体的换羽结束期均在 7 月底 8 月初，最早结束换羽的时间为 7 月 21 日，最晚结束换羽的时间为 8 月 4 日（见图 3-4）。这些个体从开始跟踪到换羽结束的平均天数为 10 天左右，但是由于这些个体跟踪当时已经处于换羽阶段，所以换羽时间不能体现完整的换羽天数。

通过时间序列分析对 2019 年跟踪个体数据进行分析。使用每日最大瞬时速度对 42 号个体和 53 号个体的卫星跟踪数据进行时间序列聚类分析，结果可以明显区分出换羽期和非换换羽期。在非换羽期时可以飞行，每日最大瞬时速度可以超出 40 km/h，而换羽期时每日最大瞬时速度较小，不超 10 km/h（见图 3-5ab）。由此可得 42 号个体换羽开始时间为 2019 年 7 月 1 日，换羽结束为 2019 年 7 月 19 日；53 号个体换羽开始时间为 2019 年 7 月 10 日，换羽结束为 2019 年 7 月 28 日。根据时间序列聚类结果，有部分个体在 2019 年夏季没有换羽。以 37 号个体为例，这只个体在 2019 年 5-9 月每 7 天内都有一个大于 30 km/h 的瞬时速度，由此认为这个个体一直可以飞行，没有换羽（见图 3-5c）。经过验证，其中 37、48、56、73 号个体不符合换羽条件。由于跟踪样本较多，也只列举部分个体聚类结果图。

从 2019 年的数据分析结果来看，白枕鹤的换羽时间均在 7-8 月。亚成体换羽最早开始时间为 2019 年 7 月 2 日，最晚开始时间为 2019 年 7 月 30 日；雌性个体开始时间分别为 2019 年 7 月 2 日， 7 月 7 日，7 月 15 日；雄性最早开始时间为 2019 年 7 月 1 日，最晚为 8 月 6 日。亚成体最早结束时间为 2019 年 7 月 20 日；最晚结束时间为 2019 年 8 月 22 日；雌性个体结束时间分别为 2019 年 7 月 30 日，7 月 31 日，8 月 1 日；雄性最早结束时间为 2019 年 7 月 19 日，最晚为 8 月 27 日（见表 3-3）。

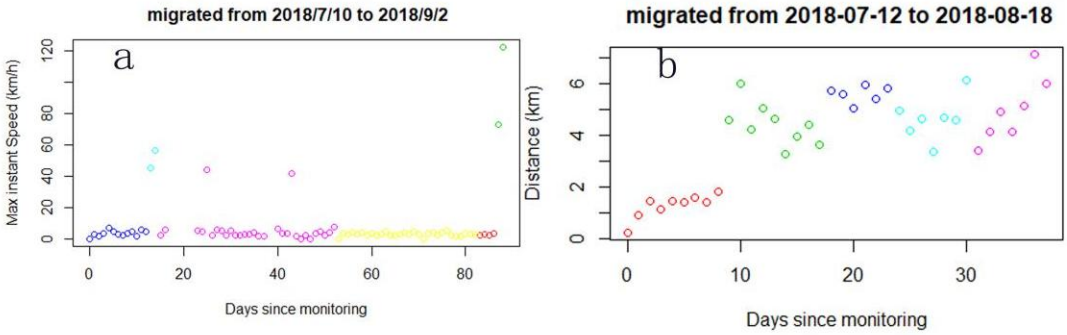

图 3-3 个体 36 和 39 号 2018 年卫星跟踪数据时间序列聚类分析

Figure 3-3 The time cluster analysis of individual 36 and 39 in 2018

（a）为 36 号个体，以变量每日最大瞬时速度进行时间序列聚类分析

（b）为 39 号个体，以变量每日活动距离进行时间序列聚类分析

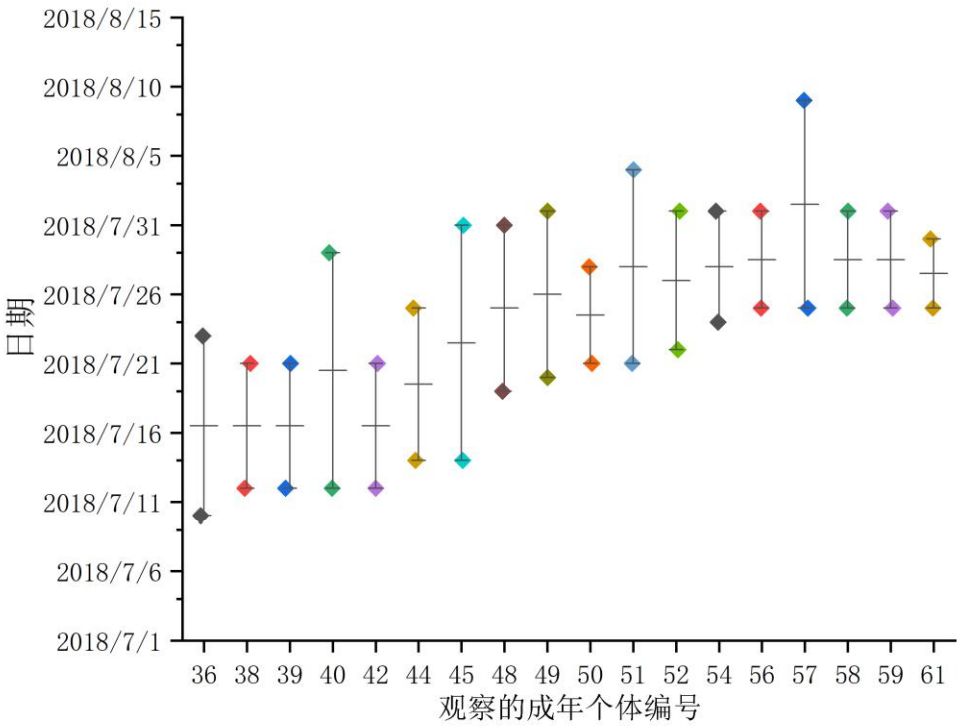

图 3-4 2018 年成年个体换羽时间图

Figure 3-4 The molting period of adult White-naped Crane in 2018

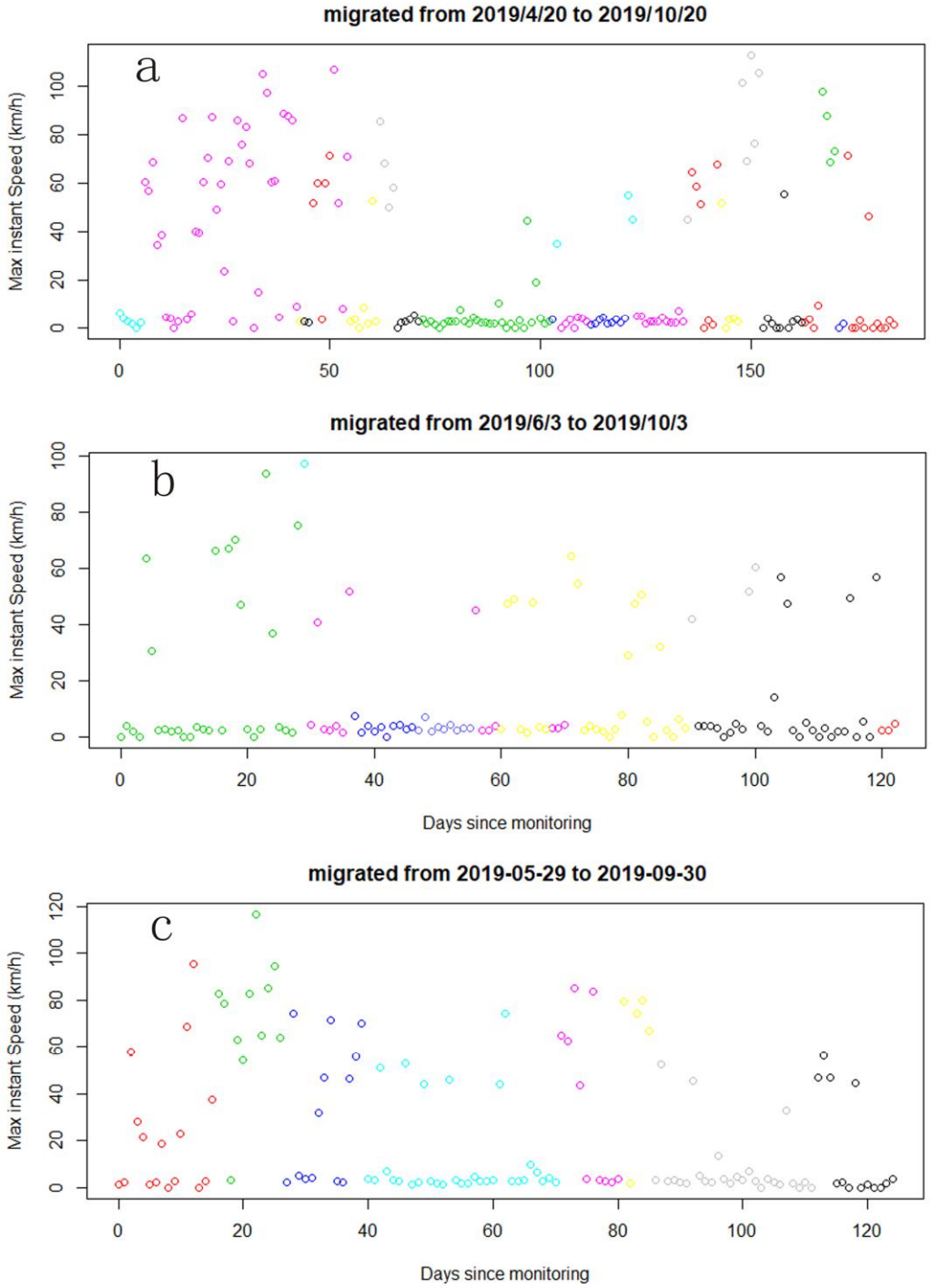

图 3-5 个体 42、53、37 号 2019 年卫星跟踪数据时间序列聚类分析

Figure 3-5 The time cluster analysis of individual 42, 53 and 37 in 2019

（a）为 46 号个体，以变量每日最大瞬时速度进行时间序列聚类分析

（b）为 53 号个体，以变量每日最大瞬时速度进行时间序列聚类分析

（c）为 37 号个体，以变量每日最大瞬时速度进行时间序列聚类分析

表 3-3 研究个体 2019 年换羽时间

Table 3-3 The molting period of study individual in 2019

编号	类别	繁殖	换羽开始	换羽结束	持续时间
39	雌性	是	2019/7/7	2019/8/1	25
40	雌性	是	2019/7/15	2019/7/31	16
41	亚成体	否	2019/7/24	2019/8/5	12
42	雄性	否	2019/7/1	2019/7/19	18
44	雄性	否	2019/7/16	2019/7/31	15
46	亚成体	否	2019/7/20	2019/8/5	16
47	亚成体	否	2019/7/26	2019/8/10	15
49	雄性	是	2019/7/9	2019/7/22	13
50	雄性	是	2019/7/17	2019/7/30	13
51	雌性	是	2019/7/2	2019/7/30	28
52	雄性	否	2019/7/30	2019/8/27	28
53	亚成体	否	2019/7/10	2019/7/28	18
55	亚成体	否	2019/7/26	2019/8/22	27
58	雄性	否	2019/7/23	2019/8/12	20
59	雄性	否	2019/8/6	2019/8/24	18
62	亚成体	否	2019/7/5	2019/7/25	20
63	亚成体	否	2019/7/16	2019/8/1	16
64	亚成体	否	2019/7/9	2019/7/22	13
65	亚成体	否	2019/7/23	2019/8/8	16
66	亚成体	否	2019/7/30	2019/8/20	21
67	亚成体	否	2019/7/13	2019/7/29	16
71	亚成体	否	2019/7/31	2019/8/21	21
72	亚成体	否	2019/7/2	2019/7/20	18

3.4 换羽期及非换羽期日平均活动面积及活动距离

换羽期亚成体的日平均活动距离为 9.15±1.82 km，雌性为 3.92±1.10 km，雄性为 4.78±2.15 km。非换羽期亚成体的日平均活动距离为 20.24±6.21 km，雌性为 7.3±1.44 km，雄性为 13.55±11.75 km（见图 3-6ab）。换羽期亚成体的日平均活动面积为 0.77±0.37 km^2，雌性为 0.09±0.03 km^2，雄性为 0.36±0.56 km^2（见图 3-6c）。在计算非换羽期的日活动面积时，研究发现 42、47、64 号个体的日平均活动面积异常，远大于其他个体换羽期的日活动面积。42 号个体在度夏地在蒙古国东部、俄罗斯贝加尔湖等多个地点活动，47 和 62 号个体在中国内蒙古自治区和蒙古国边界往复活动。因此这三个个体的活动面积较大，在计算日平均活动面积时未将这三个个体加入。非换羽期亚成体的日平均活动面积为 32.36±24.31 km^2（除

47、64 号个体），雌性为 0.78±0.38 km^2，雄性为 1.265±1.13 km^2（除 42 号个体）（见图 3-6d）。非换羽期和换羽期的日平均活动距离和日平均活动面积具有显著差异（P<0.05）。无论是换羽期还是非换羽期，亚成体的日活动面积都比成鸟更大，且日活动距离更远。

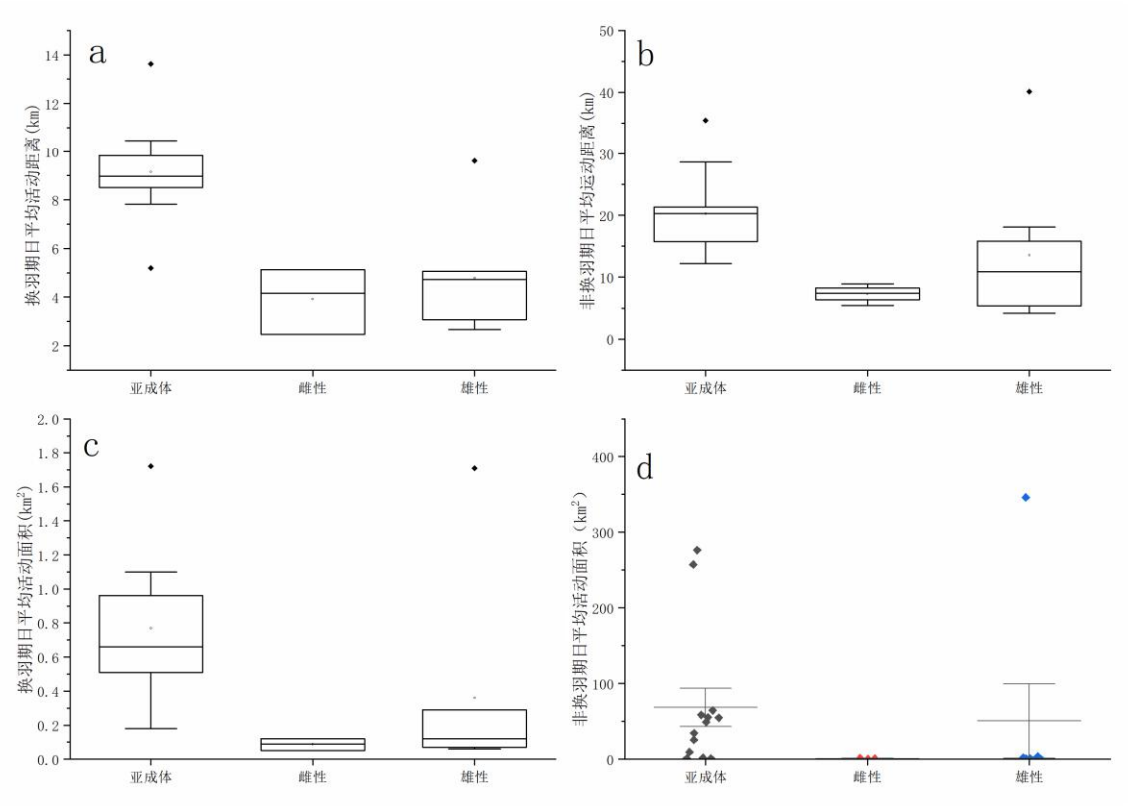

图 3-6 换羽期和非换羽期日平均活动距离和日平均活动面积

Figure 3-6 Average daily activity area and distance during the molting period and non-molting period

（a）换羽期日平均活动距离箱线图

（b）非换羽期日平均活动距离箱线图

（c）换羽期日平均活动面积箱线图

（d）非换羽期日平均活动面积散点图

3.5 换羽期栖息地位置及栖息地类型

2018 年跟踪的成鸟和幼鸟的位置均在克鲁伦河和乌勒兹河流域。2019 年这些成年个体大部分都回到了这些流域（有数据传回的个体），仅有 42 号个体迁徙到俄罗斯贝加尔湖东北部活动并在此地换羽（见图 3-7）。2019 年亚成体换羽栖息地位置较为分散，其中 47 号个体 5 月至 6 月上旬在蒙古国东方省和中国呼伦贝尔市交界处活动，换羽栖息地位置在内蒙古锡林郭勒盟东乌珠穆沁旗。64 号 5 月在中国内蒙古自治区活动，6 月中下旬在蒙古国活动，后返回内蒙古锡林郭勒盟锡林浩

特市南部换羽。55、71 号个体在乌兰巴托东部换羽。成鸟的主要栖息地类型为草地（97%），还有少量位置在裸地、湿地等。亚成体主要栖息地类型为草地（74%），还有裸地（9%）、森林（5%）和水体（5%）等类型（见图 3-8）。

图 3-7 白枕鹤换羽栖息地位置

Figure 3-7 The molting sites of White-naped Crane

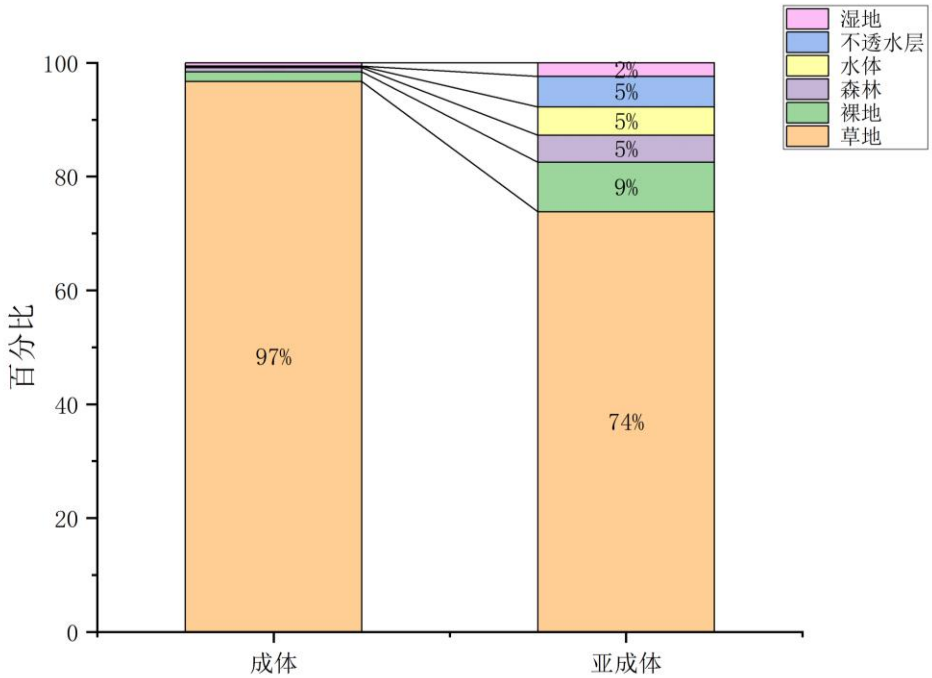

图 3-8 白枕鹤换羽栖息地利用类型

Figure 3-8 The landcover of White-naped Crane at molt sites

3.6 换羽期栖息地分布预测图

模型预测结果如图 3-9 所示，白枕鹤在研究区域的最适宜换羽栖息地分布区以主要分为五个区域：蒙古国的汗肯特自然保护区、克鲁伦河和乌勒兹河的沿河湿地、俄罗斯贝加尔湖东南岸、中蒙交界的达乌尔草原地区、中国内蒙古自治区锡林浩特盟的部分区域（包括锡林浩特市、东乌珠穆沁旗、西乌珠穆沁旗）。

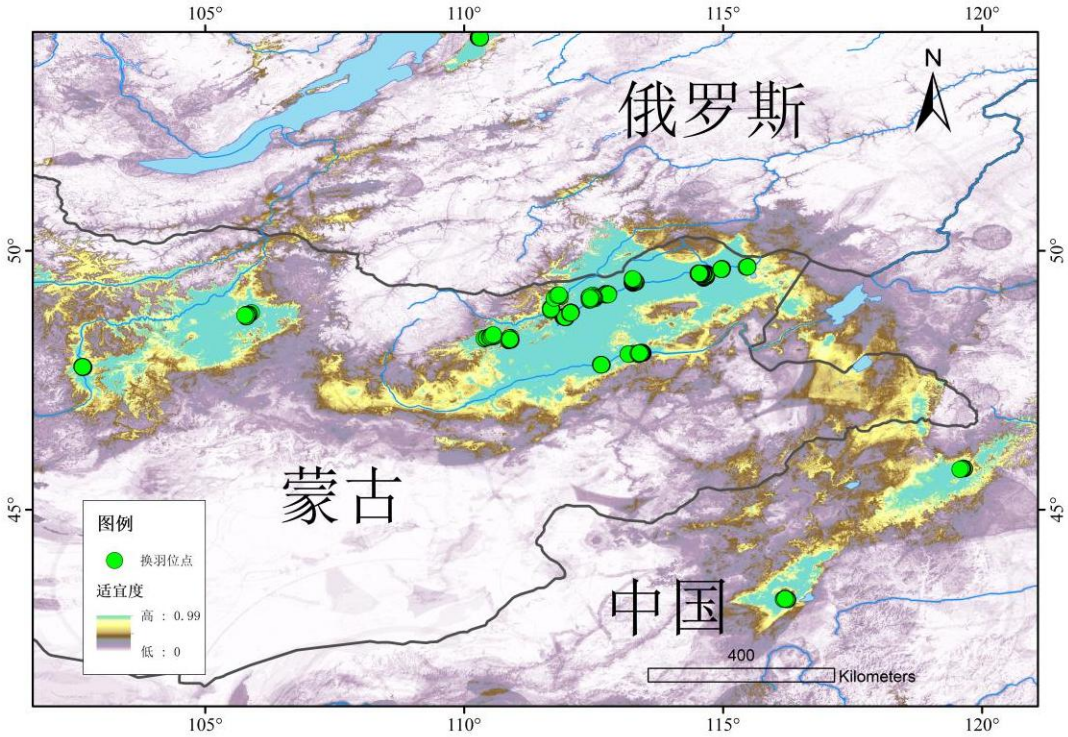

图 3-9 白枕鹤换羽栖息地分布预测图

Figure 3-9 Predicted molting habitat distribution of White-naped Crane

3.7 换羽栖息地分布模型表现评价

图 3-10 为模型准确率评价指标 ROC 图，评价指标的 AUC 值为 0.991。根据模型 ROC 评价标准，当 AUC 值处于 0.5~0.6 之间时，模型预测失败；0.6~0.7 之间，模型预测结果差；0.7~0.8 之间，模型预测结果一般；0.8~0.9 之间，模型预测结果好；0.9~1.0 之间，模型预测结果极好。本模型预测结果为极好。

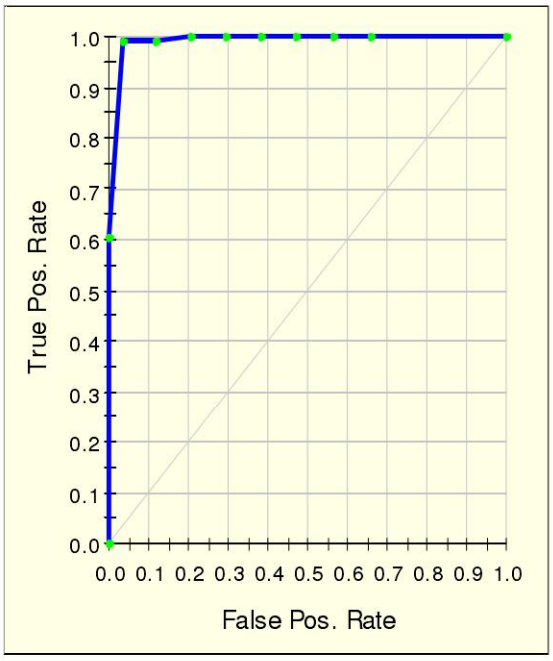

图 3-10 ROC 曲线图

Figure 3-10 Receive operating characteristic curve (ROC)

3.8 影响白枕鹤换羽栖息地选择因子的重要性排序

模型结果显示，土地利用类型是影响白枕鹤换羽栖息地选择最重要的环境因子，其次是年降雨量以及月平均昼夜温差，其余影响白枕鹤换羽栖息地选择的因子见表 3-4，分别为坡度、最热季度降雨量、距河流距离、最湿季度降雨量、最冷季度平均气温、年平均气温、最冷季度降雨量等。

表 3-4 环境因子重要值排序

Table 3-4 Relative importance of the predictors

环境因子	相对重要值
Landcover（土地覆盖）	100
BIO12（年降雨量）	73.61
BIO2（月平均昼夜温差）	66.34
Slope（坡度）	54.97
BIO18（最热季度降雨量）	53.25
Disriver（距河流距离）	51.83
BIO16（最湿季度降雨量）	45.14
BIO11（最冷季度平均温度）	42.01
BIO1（年平均温度）	33.94
BIO19（最冷季度降雨量）	30.78
BIO17（最干季度降雨量）	28.91
BIO6（最冷月份低温度）	26.15
BIO4（温度季节性）	23.91
BIO13（最湿月份降雨量）	21.51
BIO7（全年温度范围）	19.93
Dissettle（距居民点距离）	18.92
BIO10（最热季度平均温度）	17.61
BIO8（最湿季度平均温度）	17.44
Altitude（海拔）	15.94
BIO9（最干季度平均温度）	13.23
Disroad（距公路距离）	12.08
BIO5（最热月份高温度）	10.57
Dislake（距湖泊距离）	6.61
BIO15（降水季节性）	6.11
BIO3（等温性）	0.94
Aspect（坡向）	0.87
BIO14（最干月份降雨量）	0.26

4.讨论

4.1 白枕鹤换羽模式及换羽时间

4.1.1 换羽模式

换羽是鸟类生命周期的一个重要环节，每只鸟在其一生中都要经过一系列的换羽。不同鸟类的换羽规律是在长期的进化过程中形成的，是自然选择的结果且具有一定遗传稳定性（常家传，1998；Frank, 2007）。鸟类换羽有完全换羽和非完全换羽两种类型，多数种类的成年鸟类每个年周期至少有一次换羽。不同地域和不同类型的鸟类的换羽模式有不同。例如大多数雁鸭类每年会进行一次换羽，换羽模式为完全换羽，不能飞行的时间大约持续 3-4 周（Batt, 1992）。而有些鸟类是不完全换羽，如柳雷鸟（*Lagopus lagopus*）一年中可以发生一次到多次换羽（Frank，2007）。田秀华等（2000）曾对笼养状态下的白枕鹤雏鸟的换羽进行了观察，但是目前还没有对野生条件下的白枕鹤换羽模式的研究。在 2018 年夏季的野外调查中，本研究发现并捕捉了 21 只处于换羽期的白枕鹤，这些个体的羽毛状态大部分处于初级飞羽和次级飞羽完全脱落的状态（见图 3-1b），还有部分个体的飞羽较为完整即将换羽完毕（见图 3-1c）。无论是飞羽全部脱落的个体还是换羽即将完成的个体均无法正常飞行，只能在地面快速奔走。此外，本研究对在野外调查中发现的可以正常飞行的白枕鹤两翼进行了高速拍摄，纪录到了大量白枕鹤飞行、起飞和降落的图片，这些照片也可以很好的观察羽毛情况。从总体情况来看，换羽前的旧羽毛颜色暗淡，有的个体初级飞羽有明显缺刻（图 3-1a），边缘通常有磨损，而换羽后的新羽毛光泽明亮且羽毛完整。在对照片进行检查时发现，所有可以正常飞行的白枕鹤均没有发现缺失初级飞羽、次级飞羽和三级飞羽的情况。因此可以判定白枕鹤的换羽模式为完全换羽。在检查照片时间发现拍摄到羽毛磨损、有缺刻的个体的时间大多是在 5 月至 6 月，而 8 月中旬后拍摄到的白枕鹤羽毛照片基本上都是新羽。由此也可以推测大致的换羽期是在 7 月至 8 月。

在野外工作中也对同域分布的大型鸟类的换羽模式进行了调查。本研究最早在 5 月下旬发现了 1 只处于换羽期的灰鹤，飞羽脱落不能飞行，换羽模式为完全换羽（见图 3-2b）。大鸨和蓑羽鹤换羽时飞羽没有完全脱落，虽然有部分飞羽缺失但仍可以飞行，换羽模式为非完全换羽（见图 3-2ac）。前人的研究结果显示丹顶鹤、肉垂鹤、灰鹤、美洲鹤、白鹤（*G. leucogeranus*）换羽模式为完全换羽，沙丘鹤为不完全换羽（Douthwaite, 1974; Lewis, 1978; Kanai *et al*., 2002; Folk *et al*., 2008; Nesbitt and Schwikert, 2011）。

虽然本研究在捕捉换羽期个体时对羽毛情况进行了检查，得到了当时羽毛的情况，但是大部分个体均处于初级飞羽和次级飞羽完全缺失的状态，使用

Underhill-Zucchini 换羽模型对羽毛进行打分（初级飞羽每缺失 1 根记为 1 分，总分即为 10 分）并预测换羽期的结果并不理想。此外，本研究在对个体进行跟踪后随即进行放归，且换羽栖息地较为隐蔽，无法逐日或者隔日对这些个体的羽毛情况进行持续观察，因此也未能对于飞羽和尾羽等的生长和脱换顺序进行调查。

4.1.2 通过 GPS-GSM 数据确定白枕鹤的换羽期

许多研究显示鸟类在开始换羽后行为会发生显著的变化，主要的原因是由于换羽时不能飞行，被捕食风险的增加，所以鸟类会提高警戒性并避免发出声音，减少觅食时间（Adams *et al*., 2000; Wetering and Cooke, 2000; Kahlert, 2003; Kahlert, 2006）。因此，通过卫星位置数据来确定换羽期主要以换羽时鸟类活动能力严重下降作为数据分析的首要判断因素，而活动能力下降可以体现在运动速度、活动范围等因素上。Lewis *et al.*（2010）使用平均速率来判定黑雁的换羽期，即当平均速度连续异常时即判定为换羽期。Deng *et al.*（2019）对白额雁换羽的定义为 7 月初至 8 月中旬活动半径小于 5 km 的位点即为换羽期位点。这两种方法均只使用了单一的变量来对卫星跟踪数据进行分析来判定换羽期。本研究使用每日最大瞬时速度、每日活动距离和每日活动面积这 3 个变量进行时间序列聚类来判别换羽期。在聚类时可以选择效果最好的变量来确定最精确的换羽期。结果表明通过时间序列聚类可以将 GPS-GSM 跟踪数据自动分组，识别出换羽期和非换羽期。以每日最大瞬时速度进行时间序列聚类效果最好，其次是每日活动距离和每日活动面积。

4.1.3 未换羽个体

本研究发现 37、48、56 和 73 号共 4 只个体不符合换羽条件，其中 37、73 号个体为 2018 年跟踪的幼鸟，48 和 56 号个体为 2018 年跟踪的成鸟。判定的主要因素是这 4 只个体在 2019 年 5-9 月至少每 7 天内都有一个大于 20 km/h 的瞬时速度，因此认定这 4 个个体一直可以飞行没有换羽。这 4 只在 2019 年没有换羽的个体占总样本量的 15%，而且成鸟、亚成体都有这个情况。如果从整个白枕鹤种群来看，可以推测不是所有的个体每年都会进行一次换羽。鸟类换羽可能与年龄、性别、迁徙、食物资源、飞羽磨损程度、激素水平、身体健康情况等多种因素有关（Pyle, 2005; Guillemette *et al.*, 2007）。而从其他鹤类来看，也不是所有个体每年都会进行换羽。成年的沙丘鹤有的可以在 1 年内完成换羽，而有一些成鸟则需要 2-3 年才能完成（Lewis, 1978; Nesbitt and Schwikert, 2011）。成年丹顶鹤是每两年换羽一次（杨志宏，2015）。Folk *et al.*（2008）对美洲鹤的换羽进行了 12 年的调查，从来没有观察到美洲鹤连续几年更换飞羽的情况，大部分个体是通常每隔 1 年或 2 年换一次飞羽，一根飞羽保留的平均时间是 2.5 年。

本研究的大部分个体在 2018-2019 年连续两年进行了换羽，而有些个体仅在 2018 年进行了换羽，因此目前尚不能明确白枕鹤的换羽周期。这些 2019 年未换羽的个体在下一年度是否会换羽，而连续两年换羽的个体第三年是否会继续换羽的

问题需要通过卫星跟踪数据的分析来进一步研究。这些未换羽的个体是否会影响其迁徙，其死亡率和每年都换羽的个体比较是否有差异等问题值得开展进一步的研究。

4.1.4 换羽时间

换羽的时间长短因鸟类而异，即使是同物种的鸟类换羽时间也有所不同（Folk *et al.*, 2008）。本研究计算了成年雄性、成年雌性和亚成体的换羽时间。成年个体有繁殖的需求，但也需要进行换羽。而在大多数情况下，换羽与其他活动（如繁殖、迁徙）是分开的，但是由于时间的限制可能会发生重叠（Alfaro *et al.*, 2018）。在繁殖的巢后期，幼鸟已经可以独立活动自行觅食，成鸟解脱了繁殖负担，且气候事宜、食物充足，是换羽的最佳时期（郑光美，2012）。研究表明成年雌性的换羽时间早于雄性。本研究中的 44 和 45、50 和 51 号个体均为一对的成年繁殖个体，观察时发现 45 号个体为雌性个体即将换羽完毕，可以短距离飞行，而 44 号个体为雄性正处于换羽期不能飞行；51 号雌性个体的换羽时间也比 50 号雄性个体要早。48 号为雄性未繁殖个体，在卫星跟踪时处于换羽状态，而与其配对的雌鸟已换羽完毕可以正常飞行。繁殖的成年个体会在幼鸟出壳不久后换羽，雌性的换羽时间早于雄性，不会同时换羽且交叉时间短。由于幼鸟尚不能飞行，能够飞行的亲鸟可以通过佯伤、引离等行为诱使天敌远离幼鸟，为幼鸟提供更全面的保护。此外，本次研究有可用数据的雌性个体样本量较少，仅有 3 只，有待于增加雌性个体的跟踪样本量开展进一步研究。

本研究表明这些个体的换羽时间均在 7 月初至 8 月中旬，亚成体（n=13）和雄性（n=7）的平均换羽天数为 17 天，雌性的平均换羽天数约为 24 天（n=3）。雌性个体的样本量为 3 只，且 2019 年均已繁殖。由于这些雌性个体都经历了繁殖的过程，在孵化、育幼的过程中也会保持活动量较少的状态，且繁殖和换羽又具有重叠的现象。因此在通过时间序列聚类对孵化期、育幼期和换羽期进行区分有一定难度，得到的繁殖个体的换羽期可能会比实际换羽期更长。对于亚成体来说，亚成体还未达到性成熟，没有繁殖的需求，因此可以将亚成体的换羽时间作为一个尺度。结合以上两点可以得到结论：对于白枕鹤来说，换羽的持续天数约为 17 天。

4.1.5 换羽期和非换羽期运动

本研究从日平均活动距离和日平均活动面积两个变量来考虑换羽期和非换羽期的运动模式。无论是换羽期还是非换羽期，繁殖个体的日平均活动面积和日平均运动距离都相对亚成体更小。对于繁殖个体来说，春季迁徙到达繁殖地时首先需要寻找合适的栖息地建立巢区，准备繁殖。整个过程可以分为巢前期、孵化期和巢后期（温立嘉，2007），且成年个体的换羽期和巢后期时间重叠。虽然在非换

羽期时成年个体可以飞行，但有自己的领域，还要承担繁殖的任务。亚成体还未达到性成熟，没有繁殖的需求，处于游荡状态，有些个体在蒙古国东方省和中国内蒙古自治区边境往复运动，有些个体沿着克鲁伦河的沿河湿地移动，没有固定的栖息地，非换羽期时日平均活动距离超过 30 km。

4.2 白枕鹤换羽栖息地选择

4.2.1 栖息地选择

尽管鸟类年度的换羽在进化上具有重要意义，但对于鸟类在哪里经历这一过程，人们知之甚少（Murphy 1996; Gow and Stutchbury, 2013; Nordell *et al*., 2016）。鸟类栖息地的选择不是一个随机的过程，不同环境的栖息地质量不同，个体应该选择最合适的栖息地，以最大限度地适应环境（Fretwell and Calver, 1969; Reed *et al*., 1999）。栖息地条件决定了鸟类的身体状况，并影响换羽的时间和速度（Katti and Price, 1999; Salewski *et al*., 2004）。研究表明水鸟对换羽栖息地的需求更高，涉及栖息地水体的营养程度、水深、岸线植被密度和人为干扰程度等多种条件（Gehrold, 2014）。个体会通过多种因素来判断栖息地的质量，如植被结构、食物丰富度和是否有同物种个体的存在等，共同评估换羽栖息地的质量（Reed *et al*., 1999; Danchin *et al*., 2004; Arlt and Part, 2008）。

白枕鹤换羽时通常隐蔽在湖泊边缘密集的芦苇丛或植被较高的沿河湿地中（见图 3-1d），在天气状况晴好的条件下会在周边草地进行觅食。换羽栖息地的植被高度和植被密度可能是影响白枕鹤选择换羽栖息地的主要因素。由于换羽时活动能力严重下降，影响了白枕鹤避免捕食和人为干扰的能力，需要在植被较高且密度较大的栖息地来躲避捕食者隐藏自己。在野外调查中就曾发现了换羽的灰鹤被金雕捕食的现象。因此为了避免天敌捕食、降低风险，需要通过栖息地选择补偿降低的适合度。一个隐蔽条件良好、食物丰富且容纳量足够的栖息地往往会被多个个体同时利用。当这片栖息地的容纳量不足时，原有的个体会驱逐新来的个体或者被新个体驱逐。本研究在野外调查中也发现了白枕鹤驱逐白头鹤、灰鹤驱逐白枕鹤的现象。由于实际条件的限制，本研究没有采集栖息地环境的具体数据。未来可以从为微生境选择角度进行研究，在野外实际调查鹤类换羽栖息地不同的生态因子特征，如水深、距离明水距离、植被高度、植被盖度等，通过统计检验探究影响不同鹤类换羽栖息地利用的特征因子。提取换羽位点的土地利用类型的结果表明成鸟、亚成体的换羽期位点的栖息地类型多为草地，此外还利用了裸地和水体等类型的栖息地，这与在野外调查的结果一致。

本研究表明，换羽栖息地的选择不是固定的，换羽栖息地位置并不完全和前一年一样。2018 年换羽期成鸟的换羽栖息地均在克鲁伦河和乌勒兹河的沿河湿地。2019 年这些成年个体大部分都回到了这些湿地，但位置并不完全相同。此外，42

号个体迁徙至俄罗斯贝加尔湖东北部活动并在此地换羽。Lewis *et al.*（2010）研究表明黑雁在换羽前会在多个地点中往复运动，并从每个地点收集信息，相应地使用这些信息来选择一个合适的换羽栖息地。由于前期的调查需要投入大量的时间，鸟类需要在时间投资和换羽之间进行权衡（Reed *et al.*, 1999; Giraldeau *et al.*, 2002）。白枕鹤也可能会尝试选择多个地点，最终在适宜的地点换羽。本研究发现亚成体在度夏地有游荡的行为，如 47 和 62 号个体在中国内蒙古自治区和蒙古国边界往复活动，而换羽栖息地是曾经游荡过的地方。由此推测亚成体在游荡期间可能也在寻找合适的换羽栖息地。成年个体在经过春季迁徙抵达繁殖地时首要目标是找到合适的地点建立巢区，本研究发现繁殖和换羽有重叠的现象，即繁殖栖息地和换羽栖息地处于同一位置。因此推测在白枕鹤在选择繁殖栖息地时可能会同时将换羽栖息地所需要的条件纳入选择中，亦或是繁殖栖息地和换羽栖息地的选择条件是相同或包含的关系。

4.2.2 白枕鹤适宜换羽栖息地分布

研究使用了 128 个白枕鹤换羽位点数据作为建立模型的样本数据。结果表明白枕鹤在研究区域的最适宜的换羽栖息地分布区以主要分为五个区域。其中最大的区域位于克鲁伦河和乌勒兹河的沿河湿地，这里也是白枕鹤的主要度夏地。中国内蒙古自治区锡林郭勒盟锡林浩特市、东乌珠穆沁旗、西乌珠穆沁旗也时是白枕鹤的适宜的换羽栖息地分布区，这片区域是在野外调查中没有发现的，未来在这里开展野外调查时需要注意白枕鹤的羽毛情况，观察是否有换羽的现象。42 号个体在俄罗斯贝加尔湖东南部换羽，预测结果显示此处也有一块面积较小的区域适宜换羽。

换羽位点来自于成体和亚成体，而其中有 6 只成年个体处于繁殖状态，且繁殖地栖息地和换羽栖息地重叠。因此在进行预测时可能也会符合繁殖栖息地的分布。研究也尝试将繁殖期的位点提取预测结果，验证结果的中位数为 0.952，表明验证结果很好。本研究发现土地利用类型是影响白枕鹤换羽栖息地选择最重要的环境因子，其次是年降雨量以及月平均昼夜温差距。温立嘉（2017）对白枕鹤繁殖栖息地分布的预测结果显示坡度是最重要的环境因子，而土地利用类型的相对重要值只有 1.7。这表明影响白枕鹤繁殖栖息地选择和换羽栖息地选择的环境因子具有较大差异。

4.3 白枕鹤换羽栖息地的威胁和保护

尽管鸟类的换羽十分重要，但是目前对于鸟类换羽期栖息地的研究依然较少（Gow and Stutchbury, 2013; Nordell *et al.*, 2016）。仅仅对繁殖地和越冬地的保护管理可能不足以缓解受胁鸟类数量下降的趋势，也需要将换羽期栖息地纳入全年周期的保护工作中（Chambers *et al.*, 2011；Wiederholt *et al.*, 2017; Pyle *et al.*, 2018）。

Gilbert *et al.*（2016）对乌勒兹河沿河湿地的白枕鹤的数量进行调查发现白枕鹤的种群数量在 2000-2011 年这十年间大幅下降，而且持续的干旱已经威胁到整个蒙古东部的湿地生态系统。本研究结果表明白枕鹤适宜换羽栖息地分布区最大的区域即位于克鲁伦河和乌勒兹河的沿河湿地。因此在干旱时期必须谨慎管理湿地的使用，以平衡人类和鹤类的需求。研究结果显示中国内蒙古锡林郭勒盟也是白枕鹤适宜的换羽栖息地分布区。野外调查发现这里同时也是白枕鹤迁徙路线上的重要停歇地，因此应该加大保护力度，避免因人为干扰等原因造成个体的损失。

目前，由于湿地面积下降、草原火灾、放牧、农业扩张、盗猎、污染和人为干扰等因素，白枕鹤种群数量呈下降的趋势（Meine and Archibald, 1996; Bradter *et al.*, 2005; BirdLife International, 2018）。本研究中的 68 和 69 号 2 只个体因误入废弃尾矿死亡（Gao and Guo, 2019），61 号个体在河北肃宁被捕杀。此外，本课题组近期还发现多只白枕鹤因误撞架空输配电线路导致死亡的现象。因此对于白枕鹤的保护，我们应该从农业、电力、尾矿、人为干扰和湿地管理等诸多方面考虑，加大保护力度，缓解白枕鹤种群数量下降的趋势。

5.结论

本文以白枕鹤为研究对象，通过野外实地考察搜寻换羽期的白枕鹤，确定其换羽模式，并对发现的成鸟和幼鸟进行 GPS-GSM 跟踪。通过时间序列聚类的方法对卫跟踪数据进行分析，确定亚成体、成年雌性和成年雄性的换羽期和换羽栖息地位置，并计算换羽期和非换羽期的日平均活动距离和活动面积。结合 27 个环境因子数据建立了白枕鹤在度夏地的换羽栖息地分布模型。主要结论如下：

（1）白枕鹤换羽时初级飞羽和次级飞羽全部脱落，换羽模式为完全换羽，成年雌性的换羽时间早于雄性。繁殖个体会在幼鸟出壳不久后换羽，换羽期和繁殖期具有重叠现象。

（2）本研究展示了一种通过时间序列聚类对卫星跟踪数据进行分析来确认白枕鹤换羽时间和换羽栖息地的方法，可以应用于其他卫星跟踪鹤类的换羽研究。

（3）本研究中白枕鹤的换羽时间在 7-8 月，不同个体的换羽开始时间、结束时间和持续时间均不同，平均换羽天数为 17 天。换羽时通常隐蔽在湖泊边缘密集的芦苇丛或植被较高的沿河湿地中。此外，本研究中有 4 只个体在 2019 年没有换羽，包括 2 个成体和 2 个亚成体，表明并非所有个体每年都会进行换羽。

（4）白枕鹤换羽期和非换羽期的日平均活动距离和日平均活动面积具有显著差异（$P<0.05$）。亚成体在换羽期和非换羽期的日平均活动面积都比成鸟更大且日平均活动距离更远。

（5）本研究中物种分布模型自我评价为极好。白枕鹤在研究区域适宜的换羽栖息地分布区为：蒙古国的汗肯特自然保护区、克鲁伦河和乌勒兹河的沿河湿地、俄罗斯贝加尔湖东南岸、中蒙交界的达乌尔草原地区、中国内蒙古自治区锡林浩特盟的部分区域。

（6）影响白枕鹤换羽栖息地选择最主要的环境因子是土地利用类型，其次是年降雨量、月平均昼夜温差和坡度等因子。

参考文献

常家传. 鸟类学(第 2 版)[M]. 东北林业大学出版社, 1998.

程雅畅. 基于 GPS 遥测的江西鄱阳湖越冬白枕鹤(*Grus vipio*)活动区和栖息地选择研究[D]. 北京林业大学硕士学位论文, 2015, 北京: 北京林业大学.

仇秉兴, 李福来, 黄世强, 等. 白颈长尾雉雏鸟生长及稚后换羽研究[J]. 动物学杂志, 1988, 23(1): 19-22.

丛日杰. 利用稳定性同位素氘建立斑背大尾莺的迁徙连接[D]. 东北林业大学硕士学位论文, 2013, 哈尔滨: 东北林业大学.

丁志锋, 唐思贤, 张建新, 等. 黄腹山鹪莺成鸟的秋季换羽[J]. 动物学杂志, 2007, 42(6): 30-35.

冯玲. 朱鹮繁殖期羽色变化机制的初步研究[D]. 陕西师范大学硕士学位论文, 2015, 西安: 陕西师范大学.

高育仁. 海南山鹧鸪的换羽[C]//中国动物学会第十四届会员代表大会及中国动物学会 65 周年年会论文集, 1999.

贾俊平, 何晓群, 金勇. 统计学(第 4 版)[M]. 中国人民大学出版社, 2009.

寇治通. 小白腰雨燕换羽的初步研究[J]. 动物学报, 1982, 28(3): 101-105.

雷富民. 纵纹腹小鸮的换羽研究[J]. 动物学杂志, 1996, 31(2): 35-39.

李国庆, 刘长成, 刘玉国, 等. 物种分布模型理论研究进展[J]. 生态学报, 2013, 33(16): 4827-4835.

李欣海. 随机森林模型在分类与回归分析中的应用[J]. 应用昆虫学报, 2013, 050(4): 1190-1197.

李欣海. 随机森林是特点鲜明的模型,不是万能的模型[J]. 应用昆虫学报, 2019, 056(1): 170-179.

刘福凯. 扎龙湿地白枕鹤栖息地利用[D]. 东北林业大学硕士学位论文, 2008, 哈尔滨: 东北林业大学.

马志军. 鸟类迁徙的研究方法和研究进展[J]. 生物学通报, 2009, 44(3): 5-9.

马志军. 追踪鸟类的迁徙[J]. 科学, 2013, 65(1): 19-22.

钱法文. 中国鹤类保护现状调查[J]. 森林与人类, 2005, 025(05): 31-38.

钱国桢, 徐宏发. 绿翅鸭和琵嘴鸭的换羽及其静止代谢率[J]. 动物学报, 1986, 32(1): 68-73.

宋辞, 裴韬. 基于特征的时间序列聚类方法研究进展[J]. 地理科学进展, 2012, 31(10): 66-76.

孙岳, 张雁云. 无线电遥测技术在动物学研究中的应用[J]. 北京师范大学学报: 自然科学版, 2009, 45(3): 268-274.

田秀华, 王进军, 孙伟东. 白枕鹤雏羽生长发育的研究[C]//海峡两岸鸟类学术研讨会, 2000.

温立嘉. 白枕鹤繁殖栖息地分布模型及 GPS-GSM 跟踪数据验证[D]. 北京林业大学硕士学位论文, 2017, 北京: 北京林业大学.

吴庆明, 李全亮, 黄华智, 等. 松嫩平原丹顶鹤与白枕鹤生境利用对比研究[C]//第十三届全国野生动物生态与资源保护学术研讨会暨第六届中国西部动物学学术研讨会论文摘要集, 2017.

伍和启, 杨晓君, 杨君兴. 卫星跟踪技术在候鸟迁徙研究中的应用[J]. 动物学研究, 2008, 29(03): 124-130.

徐岩. 扎龙湿地白枕鹤繁殖期觅食生境及巢址生境选择[D]. 东北林业大学硕士学位论文, 2007, 哈尔滨: 东北林业大学.

杨维康, 钟文勤. 鸟类栖息地选择研究进展[J]. 干旱区研究, 2000, 17(3): 71-78.

杨志宏. 扎龙国家级自然保护区笼养丹顶鹤摄入能量需求研究[D]. 东北林业大学硕士学位论文,

2015, 哈尔滨: 东北林业大学.

郑光美. 红背伯劳(*Lanius collurio isabellinus*)及其近缘种类的秋季换羽[J]. 北京师范大学学报: 自然科学版, 1979(03): 108-110.

郑光美. 鸟类学(第 2 版)[M]. 北京师范大学出版社, 2012.

庄玉. 基于 HMM 的时间序列分割[D]. 福州大学硕士学位论文, 2017, 福州: 福州大学.

Adams P A, Robertson G J, Jones I L. Time-activity budgets of harlequin ducks molting in the gannet islands, labrador[J]. Condor, 2000, 102(3): 703-708.

Alfaro M, Sandercock B K, Liguori L, *et al*. Body condition and feather molt of a migratory shorebird during the non-breeding season[J]. Journal of Avian Biology, 2018, 49(4): 1-8.

Allouche O, Tsoar A, Kadmon R. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS)[J]. Journal of Applied Ecology, 2006, 43(6): 1223-1232.

Andren H. Despotic distribution, unequal reproductive success, and population regulation in the jay *Garrulus glandarius*[J]. Ecology, 1990, 71(5): 1796-1803.

Arlt D, Part T. Post-breeding information gathering and breeding territory shifts in northern wheatears[J]. Journal of Animal Ecology, 2008, 77(2): 211-219.

Ashmole N P. The Black Noddy *Anous tenuirostris* on Ascension Island[J]. Ibis, 1962, 103(2): 235-273.

Barron D G, Brawn J D, Weatherhead P J. Meta-analysis of transmitter effects on avian behaviour and ecology[J]. Methods in Ecology & Evolution, 2010, 1(2): 180-187.

Batt B D J. Ecology and management of breeding waterfowl[J]. Journal of Wildlife Management, 1992, 58(1): 62-107.

Beltran R S, Burns J M, Breed G A. Convergence of biannual molting strategies across birds and mammals[J]. Proceedings of the Royal Society Biological Sciences, 2018, 285(1878): 1-10.

Beltran R S, Testa J W, Burns J M. An agent-based bioenergetics model for predicting impacts of environmental change on a top marine predator, the Weddell seal[J]. Ecological Modelling, 2017, 351: 36-50.

BirdLife International. Species factsheet: *Antigone vipio*[EB/OL]. [2018-12-17]. http://www.birdlife.org.

Block W, Brennan L A. The habitat concept in ornithology theory and application[M]. Springer, 1993.

Borger L. Editorial: stuck in motion? reconnecting questions and tools in movement ecology [J]. Journal of Animal Ecology, 2016, 85(1): 5-10.

Bradter U, Gombobaatar S, Uuganbayar C, *et al*. Reproductive performance and nest-site selection of White-naped Cranes *Grus vipio* in the Ulz river valley, north-eastern Mongolia[J]. Bird Conservation International, 2005, 15: 313-326.

Bridge E S, Thorup K, Bowlin M S, *et al*. Technology on the move: recent and forthcoming innovations for tracking migratory birds[J]. BioScience, 2011, 61(9): 689-698.

Brown C R, Bryant D M. Energy expenditure during molt in dippers (*Cinclus cinclus*): No evidence of elevated costs[J]. Physiological Zoology, 1996, 69(5): 1036-1056.

Carey A B, Horton S P, Biswell B L. Northern Spotted Owls: influence of prey base and landscape char-acter[J]. Ecological Monographs, 1992, 62(2): 223-250.

Chambers M, David G, Ray C, *et al*. Habitats and conservation of molt-migrant birds in southeastern Arizona[J]. Southwestern Naturalist, 2011, 56(2): 204-211.

Clark R G, Shutler D. Avian habitat selection: pattern from process in nest-site use by ducks? [J]. Ecology, 1999, 80(1): 272-287.

Cohen J. A coefficient of agreement for nominal scales[J]. Educational & Psychological Measurement,

2016, 20(1): 37-46.

Danchin E, Giraldeau LA, Valone T J, *et al.* Public information: from nosy neighbours to cultural evolution[J]. Science, 2004, 305(5683): 487-491.

Deng X, Zhao Q, Fang L, *et al*. Spring migration duration exceeds that of autumn migration in far east Asian Greater White-fronted Geese (*Anser albifrons*) [J]. Chinese Birds, 2019, 010(3): 319-329.

Dietz M W, Daan S, Masman D. Energy-requirements for molt in the kestrel (*Falco tinnunculus*) [J]. Physiological Zoology, 1992, 65(6): 1217-1235.

Douthwaite R J. An endangered population of Wattled Cranes (*Grus carunculatus*) [J]. Biological Conservation, 1974, 6(2): 134-142.

Elith J H, Graham C P, Anderson R, *et al*. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data[J]. Ecography, 2006, 29(2): 129-151.

Elith J, Leathwick J R. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time[J]. Annual Review of Ecology Evolution & Systematics, 2009, 40(1): 677-697.

Ericsson M, Fallahsharoudi A, Bergquist J, *et al*. Domestication effects on behavioural and hormonal responses to acute stress in chickens[J]. Physiology & Behavior, 2014, 133: 161-169.

Erni B, Bonnevie B T, Oschadleus H D, *et al*. Molt: an r package to analyze molt in birds[J]. Journal of Statistical Software, 2013, 52(8): 1-23.

Flint P L, Lacroix D L, Reed J A, *et al.* Movements of flightless long-tailed ducks during wing molt[J]. Waterbirds, 2004, 27(1): 35-40.

Folk M J, Nesbitt S A, Parker J M, *et al.* Feather molt of nonmigratory whooping cranes in Florida[C]//Proceedings of the Tenth North American Crane Workshop, 2008.

Fox A D, Kahlert J, Walsh A J, *et al.* Patterns of body mass change during molt in three different goose populations[J]. Wildfowl, 1998, 49: 45-56.

Fox A D, Kahlert J. Adjustments to nitrogen metabolism during wing molt in Greylag Geese, *Anser anser*[J]. Functional Ecology, 2010, 13(5): 661-669.

Frank B G. Ornithology(third edition)[M]. W. H. Freeman Publishers, 2007.

Franklin A B, Anderson D R, Gutierrez R J, *et al.* Climate, habitat quality, and fitness in northern spotted owl populations in northwestern California[J]. Ecological Monographs, 2000, 70(4): 539-590.

Fretwell S D, Calver J S. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds[J]. Acta Biotheoretica, 1969, 19(1): 37-44.

Fujita G, Harris J, Bold A, *et al*. Habitat preference of Demoiselle and White-naped Cranes, *Anthropoides virgo* and *Grus vipio* breeding in Mongolia[C]//The Future of cranes and wetlands, 1994.

Gao M, Guo Y M. Bird mortality at tailings ponds: possible threats and solutions, with a particular focus on east Asia[J]. Forktail, 2019, 35: 43-49.

Gehrold A, Kohler P. Wing-molting waterbirds maintain body condition under good environmental conditions: a case study of Gadwalls (*Anas strepera*) [J]. Journal of Ornithology, 2013, 154(3): 783-793.

Gehrold A. Species-specific habitat use of wing-molting waterbirds in response to temporary flightlessness[J]. Ibis, 2014, 156(4): 850-863.

Gilbert G, Tyler G, Smith K W. Behaviour, home-range size and habitat use by male Great Bittern *Botaurus stellaris* in Britain[J]. Ibis, 2010, 147(3): 533-543.

Gilbert M, Buuveibaatar B, Fine AE, *et al*. Declining breeding populations of White-naped Cranes in eastern Mongolia, a ten-year update[J]. Bird Conservation International, 2016, 26(4): 490-504.

Giraldeau L A, Valone T J, Templeton J J. Potential disadvantages of using socially acquired information[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences, 2002, 357(1427): 1559-1566.

Gow E A, Stutchbury B J. Within-season nesting dispersal and molt dispersal are linked to habitat shifts in a Neotropical migratory songbird[J]. Wilson Journal of Ornithology, 2013, 125(4): 696-708.

Grinnell J. The origin and distribution of the chestnut-backed chickadee[J]. The Auk, 1904, 21(3): 364-365.

Grissot A, Graham I M, Quinn L, *et al*. Breeding status influences timing but not duration of moult in the Northern Fulmar *Fulmarus glacialis*[J]. Ibis, 2019, 162(2): 446-459.

Guallar S X, Ruiz-Sanchez A, Rueda-Hernandez R, *et al*. Molt strategies of ten neotropical forest passerine species[J]. Wilson Journal of Ornithology, 2016, 128(3): 543-555.

Guallar S, Ruiz-Sanchez A, Rueda-Hernandez R, *et al.* Preformative wing molt in 23 neotropical resident passerine species[J]. Ornitologia Neotropical, 2018, 29(2): 3-10.

Guillemette M, Pelletier D, Grandbois J M, *et al.* Flightlessness and the energetic cost of wing molt in a large sea duck[J]. Ecology, 2007, 88(11): 2936-2945.

Guisan A, Thuiller W. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models[J]. Ecology Letters, 2010, 8(9): 993-1009.

Haegeman B, Etienne R S. Entropy maximization and the spatial distribution of species[J]. The American Naturalist, 2010, 175(4): 74-90.

Hanley J A, Mcneil B J. The meaning and use of the area under a receiver operating characteristic (ROC) curve[J]. Radiology, 1982, 143(1): 29-36.

Higuchi H, Ozaki K, Fujita G, *et al.* Satellite tracking of White-naped Crane migration and the importance of the Korean Demilitarized Zone[J]. Conservation Biology, 1996, 10(3): 806-812.

Higuchi H, Pierre J P, Krever V, *et al*. Using a remote technology in conservation: satellite tracking White-Naped Cranes in Russia and Asia[J]. Conservation Biology, 2004, 18(1): 136-147.

Holbrook S J, Schmitt R J. The combined effects of predation risk and food reward on patch selection. [J]. Ecology, 1988, 69(1): 125-134.

Hoye B J, Buttemer W A. Inexplicable inefficiency of avian molt? Insights from an opportunistically breeding arid-zone species, *Lichenostomus penicillatus*[J]. Plos One, 2011, 6(2): e16230.

Johnsgard P A. Cranes of the world[M]. Indiana University Press, 1983.

Johnson D H. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference[J]. Ecology, 1980, 61(1): 65-71.

Kahlert J. Effects of feeding patterns on body mass loss in molting Greylag Geese *Anser anser*[J]. Bird Study, 2006, 53(1): 20-31.

Kahlert J. The constraint on habitat use in wing molting Greylag Geese *Anser anser* caused by anti-redator displacements[J]. Ibis, 2003, 145(1): 45-52.

Kanai Y, Ueta M, Germogenov N, *et al*. Migration routes and important resting areas of Siberian cranes (*Grus leucogeranus*) between northeastern Siberia and China as revealed by satellite tracking[J]. Biological Conservation, 2002, 106(3): 339-346.

Katti M, Price T. Annual variation in fat storage by a migrant warbler overwintering in the Indian tropics[J]. Journal of Animal Ecology, 1999, 68(4): 815-823.

Kiat Y, Izhaki I, Sapir N. Determinants of wing-feather molt speed in songbirds[J]. Evolutionary Ecology, 2016, 30(4): 1-13.

Lewis J C. Molt of flight feathers of *Grus canadensis*[C]//Proceedings crane workshop, National

Audubon Society, 1978.

Lewis T L, Flint P L, Schmutz J A, *et al.* Pre-molt patterns of habitat use and molt site selection by Brent Geese *Branta bernicla nigricans*: individuals prospect for molt sites[J]. Ibis, 2010, 152(3): 556-568.

Liao T W. Clustering of time series data-a survey[J]. Pattern Recognition, 2005, 38(11): 1857-1874.

Lopez-Lopez P, Garcia-Ripolles C, Soutullo A, *et al.* Identifying potentially suitable nesting habitat for golden eagles applied to "important bird areas" design[J]. Animal Conservation, 2007, 10(2): 208-218.

Mathys L, Zimmermann N E, Zbinden N, *et al.* Identifying habitat suitability for hazel grouse *Bonasa bonasia* at the landscape scale[J]. Wildlife, 2006, 12(4): 357-366.

Meine C D, Archibald G W. The cranes: status survey and conservation action plan[M]. The World Conservation Union, 1996.

Mi C R, Falk H, Guo Y M, *et al.* Why choose random forest to predict rare species distribution with few samples in large undersampled areas? Three Asian crane species models provide supporting evidence[J]. Peer J, 2017, 5: e2849.

Morrison M L, Marcot B G, Mannan W. Wildlife-habitat relationship: concepts and applications[J]. Journal of Range Management, 2007, 57(4): 980-981.

Murphy M E. Energetics and nutrition of molt[M]. Springer, 1996.

Nesbitt S A, Schwikert S T. From the field: wing-molt patterns-a key to aging Sandhill Cranes[J]. Wildlife Society Bulletin, 2011, 33(1): 326-331.

Neto J M, Newton J, Gosler A G, *et al.* Using stable isotope analysis to determine the winter molt extent in migratory birds: the complex molt of Savi's Warblers *Locustella luscinioides*[J]. Journal of Avian Biology, 2006, 37(1): 117-124.

Newton I. Molt and plumage[J]. Ringing & Migration, 2009, 24(3): 220-226.

Newton I. The molting seasons of some finches and buntings[J]. Bird Study, 1968, 15(2): 84-92.

Newton J. Stable isotope ecology[M]. Springer, 2006.

Nicola S, Diego R, Roberto A, *et al.* Light-level geolocators reveal covariation between winter plumage molt and phenology in a trans-Saharan migratory bird[J]. Oecologia, 2015, 178(4): 1105-1112.

Nix H, MacMahon J, Mackenzie D. Potential areas of production and the future pigeon pea and other grain legumes in Australia[C]//The potential for pigeon pea in Australia, Proceedings of Pigeon Pea Field Day, Queensland, Australia, University of Queensland, 1977.

Nordell C J, Samuel H, Bayne E M, *et al.* Within-site variation in feather stable hydrogen isotope (δ2hf) values of boreal songbirds: implications for assignment to molt origin[J]. Plos One, 2016, 11(11): e0163957.

Pearson D, Backhurst G. Molt in the river warbler *Locustella fluviatilis*[J]. Ringing Migration, 1983, 4(4): 227-230.

Phillips S J, Anderson R P, Schapire R E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions[J]. Ecological Modelling, 2006, 190(3): 231-259.

Phillips S J, Dudik M, Schapire R E. A maximum entropy approach to species distribution modeling [C]//Proceedings of the Twenty-First International Conference on Machine Learning, 2004.

Piersma T, Ramenofsky M. Long-term decreases of corticosterone in captive migrant shorebirds that maintain seasonal mass and molt cycles[J]. Journal of Avian Biology, 1998, 29(2): 97-104.

Piersma T. Population turnover in groups of wing-molting waterbirds: the use of a natural marker in great crested grebes[J]. Wildfowl, 1987, 38: 37-45.

Pimm S. Estimation of the duration of bird molt[J]. Condor, 1976, 78(4): 550-553.

Portugal S J, Butler P J, Green J A, *et al.* Indications of phenotypic plasticity in molting birds: captive geese reveal adaptive changes in mineralisation of their long bones during wing molt[J]. Journal of Ornithology, 2011, 152(4): 1055-1061.

Portugal S J, Isaac R, Quinton K L, *et al*. Do captive waterfowl alter their behaviour patterns during their flightless period of molt? [J]. Journal of Ornithology, 2010, 151(2): 443-448.

Pyle P, Saracco J F, Desante D F. Evidence of widespread movements from breeding to molting grounds by North American landbirds[J]. The Auk, 2018, 135(3): 506-520.

Pyle P. Remigial molt patterns in north American Falconiformes as related to age, sex, breeding status, and life-history strategies[J]. Condor, 2005, 107(4): 823-834.

Raes N, Steege H. A null-model for significance testing of presence-only species distribution models[J]. Ecography, 2007, 30(5): 727-736.

Reed J M, Boulinier T, Danchin E, *et al.* Informed dispersal: prospecting by birds for breeding sites[J]. Current Ornithology, 1999, 15: 189-259.

Rohwer S, Rohwer V G. Primary molt in Gruiforms and simpler molt summary tables[J]. Peer J, 2018, 6(6): e5499.

Salewski V, Altwegg R, Erni B, *et al.* Molt of three Palaearctic migrants in their west African winter quarters[J]. Journal of Ornithology, 2004, 145(2): 109-116.

Steven J, Craig R, Jonathan A, *et al*. Butler flight feather molt drives minimum daily heart rate in wild geese[J]. Biology Letters, 2018, 14(11): 1-4.

Stone W. The study of molting in birds[J]. Science, 1893, 21(521): 51-52.

Stresemann E, Stresemann V. The molt of birds[J]. Bird-Banding, 1967, 38(4): 214-218.

Stutchbury B J M, Tarof SA, Done T, *et al*. Tracking long-distance songbird migration by using geolocators[J]. Science, 2009, 323(5916): 896-896.

Swets J A. Measuring the accuracy of diagnostic systems[J]. Science, 1988, 240(4857): 1285-1293.

Thomas D L, Taylor E J. Study designs and tests for comparing resource use and availability[J]. Journal of Wildlife Management, 1990, 70(2): 324-336.

Underhill L G, Zucchini W. A model for avian primary molt[J]. Ibis, 1988, 130(3): 358-372.

Vanagas G. Receiver operating characteristic curves and comparison of cardiac surgery risk stratification systems[J]. Interactive Cardiovascular and Thoracic Surgery, 2004, 3(2): 319-322.

Verheyen R. A propos de la mue des remiges primaires[J]. Gerfaut, 1958, 48(2): 101-114.

Vezina F, Gustowska A, Jalvingh K M, *et al*. Hormonal correlates and thermoregulatory consequences of molting on metabolic rate in a northerly wintering shorebird[J]. Physiological & Biochemical Zoology Ecological & Evolutionary Approaches, 2009, 82(2): 129-142.

Vieira B P, Furness R W, Nager R G. Using field photography to study avian molt[J]. Ibis, 2016, 159(2): 443-448.

Wetering D, Cooke F. Body weight and feather growth of male Barrow's goldeneye during wing molt[J]. Condor, 2000, 102(1): 228-231.

Wiederholt R, Mattsson B J, Thogmartin W E, *et al.* Estimating the per-capita contribution of habitats and pathways in a migratory network: a modelling approach[J]. Ecography, 2018, 41: 815-824.

Woolfenden, Bancroft G T, Everett G. The molt of Scrub Jays and Blue Jays in Florida[J]. Ornithological Monographs, 1982(29): 1-51.

Zhang L, Song Y Z, Liu D J, *et al.* Plumage growth and molt sequence in Red-crowned Crane (*Grus japonensis*) chicks[C]//Cranes in East Asia: Proceedings of the Symposium held in Harbin, People's Republic of China, 1998.

Zuberogoitia I, Zabala J, Martinez J E. Molt in birds of prey: a review of current knowledge and future challenges for research[J]. Ardeola-International Journal of Ornithology, 2018, 65(2): 183-207.

个人简介

王子建，男，1995 年 9 月 7 日出生，安徽省淮北市人。2013 年至 2017 年就读于淮北师范大学生命科学学院生物科学专业。2017 年获得理学学士学位。2017 年至 2020 年就读于北京林业大学生态与自然保护学院野生动植物保护与利用专业，导师为郭玉民教授，研究方向为动物生态学与行为学。

研究生在读期间所获奖励：

2018 年 8 月中国青年鸟类学家研讨会暨第十四届翠鸟论坛"银翠鸟"奖

2019 年 8 月中国青年鸟类学家研讨会暨第十五届翠鸟论坛"优秀墙报"奖

2019 年 12 月北京林业大学野生动物研究所学术年会暨濒危野生动物保护研讨会"优秀论文"奖

导师简介

郭玉民，男，满族，1964 年 9 月生人，教授，博士生导师。1984-1988 年就读于哈尔滨师范大学生物学系，获理学学士学位。2000-2005 年就读于东北林业大学野生动物资源学院，获理学硕士和理学博士学位。2005-2008 年在首都师范大学生命科学学院完成博士后经历。2008 年 4 月至今在北京林业大学生态与自然保护学院从事教学与科研工作。

研究方向为鸟类生态学和保护生物学，2002 年以来一致致力于白头鹤的研究与保护工作。多年参与自然保护区本地调查，规划设计。曾经致力于东北地区鸟类环志网络建设。擅长野生动植物及其栖息地摄影摄像，将专业与摄影的有机结合并应用于实际工作中。曾主持和正在主持国家自然科学基金项目、国家林业和草原局野生动物保护与管理项目和科技部战略科技发展类（丝路上的鹤类迁徙研究及中国鹤文化传播）项目。在国内外已发表论文 50 余篇，拥有专利 6 项。

2007 年获英国惠特利自然保护奖，2011-2013 年获得惠特利继续资助奖。现任中国动物学会鸟类学分会理事。

获得成果目录

在读期间发表文章：

Wang Z J, Guo Y M, Dou Z G, Se Y J, Yang J C, Na S. and Yu F Q. Autumn migration route and stopover sites of Black-necked Crane breeding in Yanchiwan Nature Reserve, China[J]. Waterbirds, 2020, 43(1): 93-99.

致谢

感谢郭玉民老师三年来在学业、工作和生活上的指导。从最初《明贤集》的“天道酬勤，有为有位”入门，到生态学知识框架的搭建，再到“读万卷书、行万里路”的野外实践，最后到论文的写作，三年来我收获颇多。郭老师在科研上极其敬业、严谨，在专业领域上孜孜以求，为学生树立了良好的榜样。无论是学业、工作技能还是为人处世，郭老师都事无巨细，耐心讲解。在郭老师的指导下我不仅学习了专业技能，也提高了个人品性，明白了许多为人处世的道理。虽然有时工作学业较为繁忙，但是相应得到的收获也是更多的。所有付出的努力最终受益者都将是自己。衷心感谢郭老师对我的淳淳教诲和悉心关怀。

感谢中国科学院动物研究所的李欣海老师在论文数据分析上的指导。感谢于凤琴老师、王伟老师在野外工作上的帮助和指导。感谢刘小龙老师讲授的生态学知识，让我加深了对生态学的理解。

感谢蒙古国东方省自然保护区、蒙古鸟类保护中心在野外调查中提供的帮助，让我在异国他乡也得到了便利、可靠、安全的调查环境。感谢 Huyaga、Amarkhuu、焦盛武师兄对野外工作方法和论文思路上的指导。感谢郎雪敏、Baaska、Tergel、Baljka 在蒙古国野外调查中的帮助，虽然条件艰苦，但是有朋友的野外总是有许多乐趣。

本论文的完成还要感谢国家自然科学基金项目（No. 31770573）提供资金支持。感谢吉林龙凤湖省级自然保护区、甘肃盐池湾国家级自然保护区管理局、河北闪电河国家湿地公园、内蒙古呼伦湖国家级自然保护区等单位在野外工作提供的帮助。感谢刘志哲、郝燚、色拥军、杨巨才、王顺、李勇等兄长于我研究生期间在野外工作中给予的支持与帮助。

感谢宓春荣师兄对数据分析的指导，在论文写作上也得到了无私的帮助。每当我遇到困难向他求助时，他总是悉心传授经验，不断答疑解惑。感谢李显达师兄、韩雪松师兄、温立嘉师兄和高林强师姐在科研和学习上的帮助，感谢课题组内的高铭、程楚钰等同学的帮助。感谢同级的王野、马兵、孙亚宽和李洪磊在学习分析软件上的帮助。

在研究生三年期间感谢学院老师的帮助，感谢 914 宿舍全体成员三年来的鼓励和支持。感谢父母的养育之恩，感谢家人的陪伴和支持。感谢女友刘齐的理解、支持和包容。

感谢所有支持、帮助过我的老师、同学和朋友们。