

基于白额雁和豆雁的东亚水禽多 尺度栖息地选择研究

(申请清华大学理学硕士学位论文)

培 养 单 位 : 地球系统科学系
学 科 : 生态学
研 究 生 : 张文远
指 导 教 师 : 司亚丽 副教授

二〇一八年五月

**Multi-scale habitat selection by two
declining East Asian waterfowl species at
their core spring stopover area**

Thesis Submitted to

Tsinghua University

in partial fulfillment of the requirement

for the degree of

Master of Science

in

Ecology

by

Zhang Wenyuan

Thesis Supervisor: Associate Professor Si Yali

May, 2018

摘要

动物对其生境的响应是跨尺度的，多尺度分析可以为理解物种的生态格局和生态过程提供重要的理论启示，同时也可以为管理者依据不同尺度制定相应的保护策略提供有效方案，因而对物种保护与管理具有重要意义。水鸟是表征湿地生态系统健康程度的重要指示生物，但其多尺度的栖息地选择机制却鲜少被研究。本研究以东亚水鸟的重要停歇地东北平原为研究区域，对两种种群数量日益减少的水禽——白额雁 (*Anser Albifrons*) 和豆雁 (*A. Serrirostris*) 的栖息地选择进行分析。根据水禽的习性及其物种分布情况，运用动态布朗桥运动模型将研究分为三个尺度，景观尺度为 30 千米、40 千米和 50 千米，觅食尺度为 10 千米、15 千米和 20 千米，夜宿尺度为 1 千米、3 千米和 5 千米，并提出如下假说：景观尺度的栖息地选择更受相对粗略景观特征的影响，而觅食与夜宿尺度的栖息地选择则更受精细景观特征的影响。为验证该假说，本研究结合白额雁和豆雁的卫星追踪数据，运用最大熵模型对每个尺度上的水禽栖息地选择情况进行评价分析。研究主要结果如下：

1. 在景观、觅食和夜宿各尺度上，白额雁和豆雁的最优半径相同，分别为景观尺度 40 千米、觅食尺度 20 千米、夜宿尺度 5 千米。

2. 景观尺度上影响白额雁和豆雁栖息地选择的因子皆为粗略景观特征。主要表现为白额雁和豆雁都偏好选择水体和湿地面积比例较高的生境。同时，白额雁的栖息地选择受海拔因素影响较大，表现为其偏好栖息于海拔较低的地区；豆雁则倾向于选择农田的面积比例为中等（70%）的区域作为栖息地。

3. 觅食尺度上影响白额雁和豆雁栖息地选择的因子皆为精细景观特征。两物种的栖息地都呈现分散型农田围绕高聚集度水体的景观特征。该发现支持了中心觅食假说，即动物对栖息地的利用率随其距夜宿地的距离增大而减小。

4. 夜宿尺度上影响白额雁和豆雁栖息地选择的因子皆为精细景观特征。两物种都偏向选择高连接度、中等面积大小的水体和高连接度的湿地作为夜间停歇地。

综上所述：水鸟在选择栖息地时遵循跨尺度的过程，即先根据粗略的景观特征选择目标区域，再根据精细景观特征选择觅食和夜宿地点。本研究结果可为水鸟保护及湿地管理提供指导，考虑到宏观尺度上增加湿地和水面面积相对困难，我们建议生境的管理应注重提高湿地和水体的连接度，同时在其周围适量规划农田景观。

关键词：生境选择；迁徙雁类；景观特征；多尺度；物种分布模型

Abstract

Animals respond to their environment at multiple spatial scales. Multi-scale analysis provides important theoretical insight into ecological patterns and processes, and facilitates effective conservation and management. Waterbirds were key bio-indicators for globally threatened wetland ecosystems but their multi-scale habitat selection mechanisms were rarely studied. We studied habitat selection of two declining waterfowl species, Greater White-fronted Goose (*Anser Albifrons*) and Tundra Bean Goose (*A. serrirostris*) at the core stopover area of East Asian waterbirds. Based on life-history traits and distribution of the two waterfowl species, we used dynamic Brownian Bridge Movement Model to conduct the research at three spatial scales: landscape (30, 40, 50 km), foraging (10, 15, 20 km) and roosting (1, 3, 5 km). We hypothesized that the landscape-scale habitat selection was mainly based on relatively coarse landscape metrics, while more detailed landscape features were taken into account for the foraging- and roosting- scale habitat selection. To test the hypothesis, we used the satellite tracking data and Maximum entropy (MaxEnt) model to investigate the habitat selection process at each scale. We found that:

1. The optimal radii of Greater White-fronted Goose and Bean Goose are the same at the landscape, foraging and roosting scale, i.e., 40 km, 20 km and 5 km.
2. Coarse landscape features explain habitat selection at the landscape scale. Specifically, both waterfowl species preferred areas with a larger percentage cover of wetland and waterbodies. GWFG also prefer lowland, while Tundra Bean Goose TBG prefer an intermediate percentage cover (70%) of croplands.
3. Detailed landscape features explain habitat selection at the foraging scale. Both species preferred aggregated waterbodies surrounded by scattered croplands. This finding supports the central-place foraging hypothesis which poses that the rate of habitat use declines as the distance from the roosting site increases.
4. Detailed landscape features explain habitat selection at the roosting scale. Both species preferred well-connected wetlands, well-connected middle-sized waterbodies as roosting area.

We thereby suggest a multi-scale habitat selection process during which waterfowl

first target a region based on coarse landscape features, and then gather more detailed information to select foraging and roosting areas. Our finding could guide waterbird conservation practices and wetland management. Given the difficulty of increasing the percentage cover of waterbody and wetland at the landscape scale, we suggest that management actions should focus on improving local habitat quality by enhancing the aggregation and connectivity of waterbodies and wetlands, and develop less aggregated cropland in the surroundings.

Key words: habitat selection; migratory goose; landscape features; multiple scales; species distribution modeling

目 录

第 1 章 引言	1
1.1 课题背景	1
1.2 水禽的生态服务功能	2
1.2.1 维持物种多样性	2
1.2.2 监测生态系统变化	2
1.2.3 监测鸟类传播传染病	2
1.2.4 促进生物地球化学循环	3
1.2.5 传播种子和微生物	3
1.3 东亚水禽的现状	4
1.3.1 种群数量	4
1.3.2 保护状态	4
1.3.3 停歇地生态	6
1.4 栖息地选择研究进展	7
1.4.1 物种分布模型	7
1.4.2 景观特征对物种栖息地的影响	8
1.4.3 多空间尺度的栖息地选择模型	8
第 2 章 研究内容及研究方法	10
2.1 研究区域概况	10
2.2 研究内容	11
2.3 研究方法	12
2.3.1 雁类追踪数据概况	12
2.3.2 追踪数据处理及栖息地选择空间尺度的确定	13
2.3.3 环境数据获取及预处理	16
2.3.4 景观指数计算	16
2.3.4 基于最大熵模型的多尺度分析	19
第 3 章 结果与讨论	20
3.1 各尺度最优模型	20
3.2 不同尺度白额雁和豆雁栖息地选择结果	20
3.1.1 景观尺度	20
3.1.2 觅食尺度	24
3.1.3 夜宿尺度	28
3.2 白额雁和豆雁多尺度栖息地选择机制分析	32
3.2.1 景观尺度各变量对水禽栖息地选择的影响	32
3.2.2 觅食尺度各变量对水禽栖息地选择的影响	33
3.2.3 夜宿尺度各变量对水禽栖息地选择的影响	33
3.2.4 白额雁和豆雁栖息地选择的不同	34

3.3 管理与保护建议	34
第 4 章 结论与展望	36
4.1 研究结论	36
4.1 研究不足与展望	36
4.1.1 物种分布模型的理论假设限制	36
4.1.2 非分布点数量选择产生的偏差	37
4.1.3 研究展望	39
参考文献	41
致 谢	50
声 明	51
个人简历、在学期间发表的学术论文与研究成果	52

主要符号对照表

ANN	人工神经网络 (Artificial Neural Network)
ASTER-GDEM	先进星载热发射和反射辐射仪全球数字高程模型 (Advanced Spaceborne Thermal Emission and Reflection Radiometer Global Digital Elevation Model)
AUC	曲线下面积 (Area under Curve)
BBMM	布朗桥运动模型 (Brownian Bridge Movement Model)
CTA	分类回归树模型 (Classification Tree Analysis)
dBBMM	动态布朗桥运动模型 (dynamic Brownian Bridge Movement Model)
ENFA	生态位因子分析 (Ecological Niche Factor Analysis)
EVI	增强植被指数 (Enhanced Vegetation Index)
FAO	联合国粮食与农业组织 (Food and Agriculture Organization of the United Nations)
FROM-GLC	全球高分辨率土地覆盖分类图 (Finer Resolution Observation and Monitoring of Global Land Cover)
GAM	广义可加模型 (Generalized Additive Model)
GBM	广义推进模型 (Generalized Boosting Model)
GLM	广义线性模型 (Generalized Linear Model)
IUCN	国际湿地组织和世界自然保护联盟 (International Union for Conservation of Nature)
MaxEnt	最大熵 (Maximum Entropy)
MODIS	中分辨率成像光谱仪 (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer)
RF	随机森林 (Random Forest)
ROC	受试者工作特征 (Receiver Operating Characteristic)
VIF	方差膨胀因子 (Variance Inflation Factor)

第 1 章 引言

1.1 课题背景

水禽，是雁形目水鸟的总称，包括各种雁类、天鹅、鹅、潜鸭等，是依赖于湿地而生存的鸟类（张建龙, 2001），其对促进湿地的能量流动和维护生态系统的稳定有着非常重要的作用（Furness and Greenwood, 1993）。栖息地的类型和质量通常对水禽的分布、种群数量及多样性等具有重要影响，同时水禽对其生境的环境变化也较为敏感，因此水禽常被作为环境变化的指示类群（钱国桢 等, 1983; Amat and Green, 2010）。近年来，随着社会经济的快速发展，人类的活动范围日益增大，其对自然资源的需求也越来越高。特别是人类对生态环境的过度干扰和湿地等资源的不合理开发利用，如开围垦荒、过度放牧等（Niu et al., 2012; Gong et al., 2010），不仅改变了原有生态系统的平衡，而且对水禽的生存环境造成了极大的干扰和破坏，使它们生存环境面临的威胁越发严重，对其造成了巨大的生存压力。

野生动物保护研究的一项重要内容就是利用物种分布模型对其分布特征及环境机制进行分析（Anderson and Cribble, 1998; Peterson and Holt, 2003），并提出相应的保护策略。基于已知物种分布点的环境条件对其地理分布进行分析已经成为保护生物学的一项重要手段，同时在保护管理、生物进化、流行病学、物种入侵管理方面都有着重要的应用（Phillips et al., 2006）。物种对栖息环境的要求是多尺度、多层次的，但大部分前人研究没有关注尺度或仅仅从单一尺度对物种分布进行分析，因此对野生动物与其生境关系的分析还存在一定局限性（曹铭昌 等, 2010; Mayor et al., 2009），尤其在鸟类相关研究方面，更多的研究关注于森林和草原鸟类，有关湿地水禽栖息环境的多尺度选择研究还不多见（Jankowiak et al., 2015b; Koper and Schmiegelow, 2006）。

无论在时间还是空间上，生境的结构都是多尺度的，同样，对于生活于其中的生物来说，其对生境的感知和响应也是多层次的（Orians and Wittenberger, 1991）。多尺度模型指用建模的方法寻求特定的时间或空间尺度，并基于不同尺度、通过生物与生境的相互作用来确定其最适生境或生活时间（McGarigal et al., 2016）。相较于单一尺度的模型，多尺度模型可以更加准确地描述生物栖息地选择情况，比如，通常鸟类的栖息地利用都包含着多层次的组织过程（Jones, 2001），因而单一尺度的模型可能会忽略生物在更精细或者更宏观尺度上栖息地选择情况（Bergen et al., 2007）。而不考虑尺度的模型，因环境因子在不同尺度上存在多重共线性，可能会

导致只在某一尺度上有效的结论被错误的延伸到所有尺度上 (Battin and Lawler, 2006)。因此, 利用多尺度的物种分布模型研究水禽的分布及数量变化, 能够进一步了解水禽对栖息地因子变化的准确响应, 可为水禽和湿地监测提供更加精准的数据, 在此基础上提出有效的策略对水禽及其栖息地的保护管理具有重要意义。

1.2 水禽的生态服务功能

生态系统服务功能指直接或间接使人类受益的生态系统过程, 认识与了解生态服务功能是对其管理和维护最重要的一步 (Green and Elmberg, 2014)。水禽在水生生态系统中发挥着重要的功能性作用, 包括维护水生生态系统的物种多样性、监测生态系统及环境变化、促进生态系统的物质交换、能量和信息流动等。

1.2.1 维持物种多样性

水禽的存在和活动对水生系统的生物多样性有着非常深远的积极影响。如雁类对水草的取食很大程度上调节了不同水生植物的种间竞争, 促进了不同水生植物的共存, 也因此维护了水生生态系统的物种多样性 (Jasmin et al., 2008; Hidding et al., 2010; Nolet, 2004)。水禽也能为其它物种集群提供保护, 如加拿大雁对其巢穴具有很强的保护意识, 在其巢穴周围筑巢的鸟类也因此可以免于捕食者的干扰, 从而提高繁殖成功率 (Allard and Gilchrist, 2002)。此外, 水禽可作为多种寄生或共生微生物的载体, 所以其本身也可看作小型的“生态系统”, 某种程度上来说, 这些微生物的存在本身就促进了水生系统整体的物种丰富度和多样性 (Sánchez et al., 2006)。

1.2.2 监测生态系统变化

水禽因对栖息地环境的变化较为敏感, 同时具有易于监测、便捷直观的特点 (Rendón et al., 2008), 因此常被作为环境变化的指示生物 (Amat and Green, 2010)。通常水禽的数量就可作为湿地植物盖度和异质性的良好指示因子 (Elmberg et al., 1993)。甚至水禽的某些行为特征也可作为生物指示因子, 如繁殖季节成年水禽的配对成功率会直接影响当季幼年水禽的数量, 而幼年水禽的取食行为又和繁殖地的生物营养水平直接相关 (Nummi et al., 2000)。此外, 水禽的羽毛和其它组织也对重金属或其它环境污染物具有重要的指示作用 (Taggart et al., 2006)。

1.2.3 监测鸟类传播传染病

水禽是许多病原体的宿主或载体, 这些鸟类疾病和其它动物传染病一样对人

类有着潜在的影响,利用水禽恰好可以监测这些病原体的感染和爆发,从而更好地控制流行病的传播(Wobeser, 2012)。迁徙水禽可以用来监测禽流感病毒的时空变化(Xu et al., 2016; Si et al., 2009; Tian et al., 2015),从而为预测高致病性的流行疾病爆发提供有效的工具,从而减少甚至避免流行疾病爆发造成的养殖业的巨大经济损失和人类疾病大流行。Xu et al. (2016) 研究发现水禽春、秋迁徙对 HPAI H5N1 的传播有不同的作用,水禽很可能从东亚感染了病毒并经由春季迁徙带至北方,进而主要通过秋季迁徙传至世界其它地方,这表明野生水禽可以为寻求疾病爆发的地理资源特征提供推断条件(Le Comber and Stevenson, 2012)。另外,因家禽或本地水禽可以和迁徙水禽接触感染,其也可以作为监测当地病原体感染和爆发的“前哨”(Ziegler et al., 2010)。

1.2.4 促进生物地球化学循环

水禽对各种营养成分和其它生物地球化学循环具有较强的促进作用。在停歇地或繁殖地聚集、移动时,水禽可以引进足够多的营养成分,从而引起湿地营养状态的较大变化。如根据每年或每天时间的不同,水禽取食行为在水生生态系统或陆地生态系统中都有可能发生,所以其“取食—排泄”行为就促进了水生和陆地生态系统能量和物质交换(Kameda et al., 2006)。除此之外,水禽对营养和其它生物地球化学循环还有很多微妙的影响,如雁类的取食可促进盐沼的氮循环(Ligeza and Smal, 2003),天鹅取食沉水植物产生的生物扰动能够有效减少重要的温室气体——甲烷的产生(Bodelier et al., 2006)。

1.2.5 传播种子和微生物

水禽可以作为许多无脊椎微生物传播的载体,包括甲壳纲、苔藓虫、双翅昆虫、轮虫类和一些环节动物(Green et al., 2013)。这些微生物大多本身不具备跨湖或跨河移动的能力,又因体积过大而不能被风有效迁移,因此水禽是保证其集合群落和种群基因稳定流动的重要载体。水禽同样也可作为种子传播的重要载体,如植物的孢子等。与协助无脊椎动物迁移时的方式类似,水禽在作为传播种子的载体时,也是主要通过消化道、羽毛、脚和喙黏附等方式对其进行传播,其中通过消化道传播是最主要的传播手段(Sanchez et al., 2012)。通过作为种子和微生物被动传播的载体,水禽在维护孤立水生生态系统连通性方面扮演了重要的角色,也因此维持和促进了水生生态系统的基因和物种多样性(Amezaga et al., 2002)。

1.3 东亚水禽的现状

1.3.1 种群数量

根据国际湿地组织和世界自然保护联盟（IUCN）最新的报告（MacKinnon et al., 2012; International, 2012），东亚水鸟的数量长期以来都呈现较为明显的下降趋势，而东亚雁形目水禽的下降趋势尤为明显。上世纪 80 年代以来，由于欧洲地区雁类水禽数量的持续增长和亚洲地区的持续下降，欧洲地区的雁类水禽占全部雁类水禽数量的比例已经由 57% 增长到 82%。而通过对比北半球三个生物分区：西古北界、东古北界和北美洲地区（新北界）的雁类水禽数量，目前东古北界的雁类水禽数量还不到全部雁类水禽数量的 2.5%，仅 50 万只左右（Syroechkovskiy Jr, 2006）。

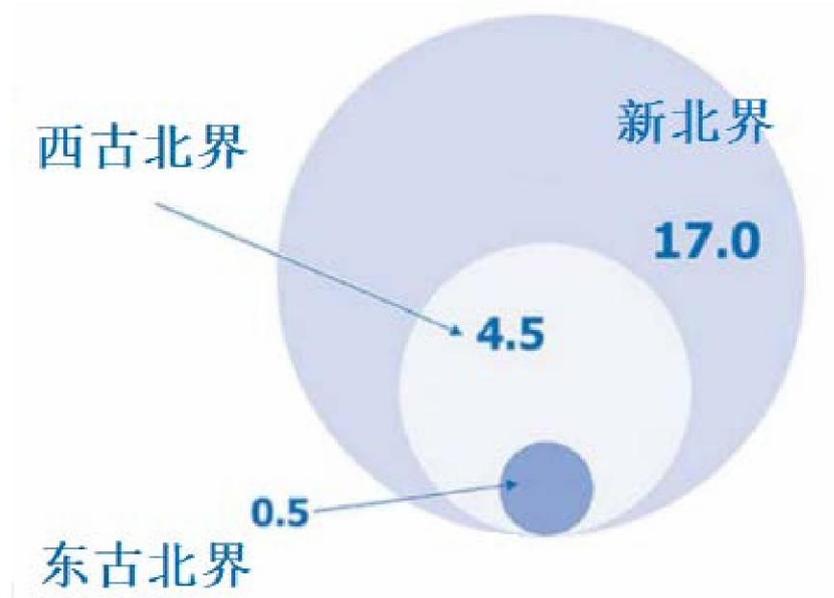


图 1-1 东古北界、西古北界、新北界的雁类水禽种群数量（百万）对比。（译自：Syroechkovskiy Jr, 2006）

1.3.2 保护状态

由于栖息地生境的不断恶化和过度捕猎，东亚水禽的保护状态十分不乐观（Syroechkovskiy Jr, 2006）。以草食性的白额雁和豆雁为例，其在东亚面临着较为严峻的种群形势（Syroechkovskiy Jr, 2006; Zhao et al., 2012）。首先，作为长距离迁徙的候鸟，白额雁和豆雁的分布十分广泛。白额雁的繁殖地通常位于亚欧大陆西部、西伯利亚北极沿海海岸、白令海峡和北美洲极北部等地区，越冬地则位于北美洲、中国、日本、朝鲜、里海、黑海、地中海等地区（Syroechkovskiy Jr, 2006; Zhao

et al., 2012; Ely et al., 2013; Si et al., 2018; Shimada, 2009; Fox and Walsh, 2012; 熊舒 2011), 而豆雁则通常繁殖于欧洲北部、西伯利亚、冰岛和格陵兰岛东部等地区 (Kharitonov et al., 2009; Mitchell et al., 2010), 越冬于欧洲西部、伊朗、朝鲜、日本、长江流域及中国西南沿海等地区 (Fox et al., 2008; Kim and Park, 2011; Sabano et al., 2012; Cao et al., 2008; 郭家良 等 2015; 李晓民 等 1996)。因白额雁和豆雁的全球种群数量相对较大, 国际自然保护联盟在《濒危物种红色名录》里将两个物种列为“无危”物种。然而由于白额雁和豆雁的种群分布相对广泛且各地区种群数量变化较大 (Syroechkovskiy Jr, 2006), 对不同地区亚种或种群的处置方式也应有所区别, 如在《濒危物种格陵兰红色名录》中, 格陵兰白额雁就被列为了濒危物种。与其它地区的种群数量相比, 亚洲白额雁和豆雁的种群数量相对较少并且下降趋势显著 (Syroechkovskiy Jr, 2006; Zhao et al., 2012), 因此, 关于亚洲白额雁和豆雁的保护水平还需要进一步探究。此外, 白额雁和豆雁目前在《国家重点保护野生动物名录》中被列为国家二级保护动物, 豆雁还被收录于《国家保护的有益的或者具有重要经济、科学研究价值的陆生野生动物名录》中。但关于水禽生态状况的研究中, 东亚—澳大利亚迁徙路线在所有迁徙路线中被研究地最少 (Si et al., 2015)。因此, 我们迫切需要对东亚水禽的迁徙生态状况进行深入研究并提出有效保护方案。

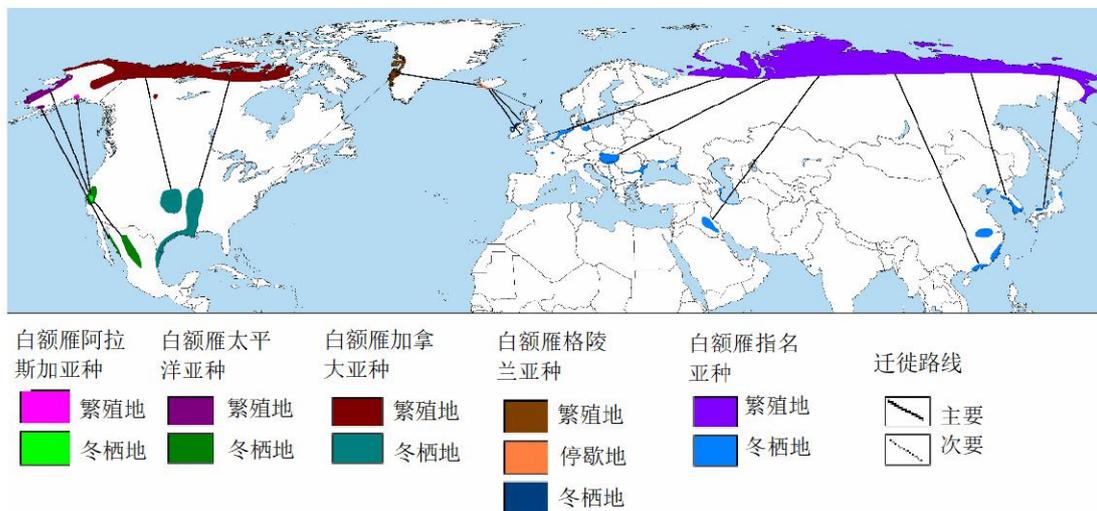


图 1-2 白额雁 (*Anser Albifrons*) 不同亚种在全球的分布情况。(译自:

<http://www.sibleyguides.com>)

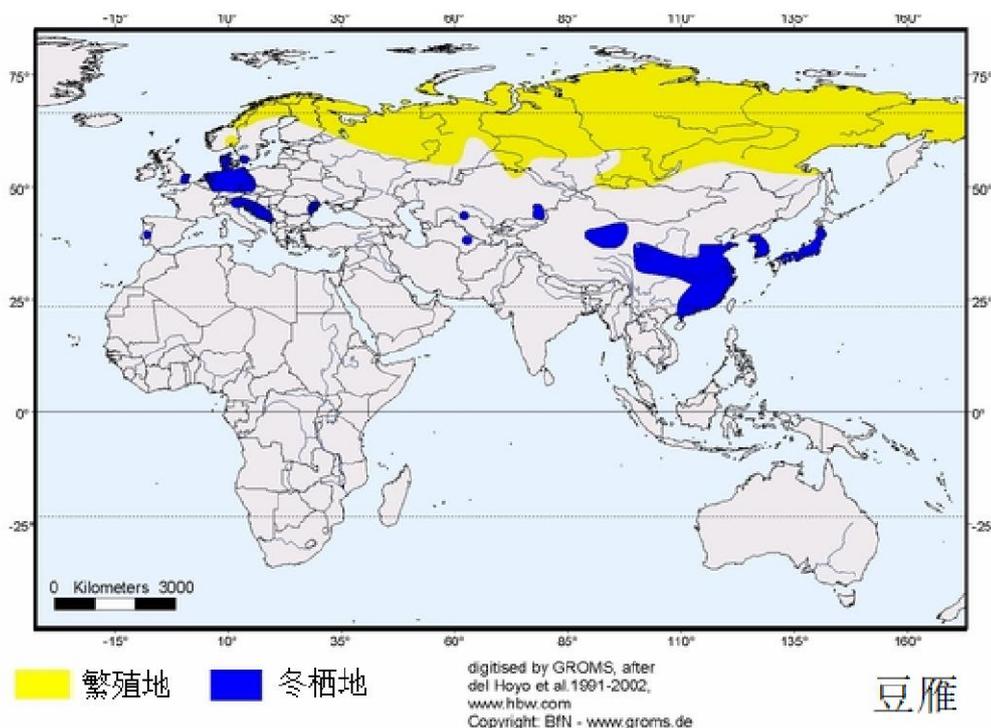


图 1-3 豆雁 (*A. serrirostris*) 的全球分布情况。(译自: <http://www.groms.de/>)

1.3.3 停歇地生态

迁徙中途停歇地的生态状况对东亚水禽具有重要的影响。相关研究表明,停歇地生态环境的破坏是造成目前东亚水禽种群数量下降的最重要原因之一 (Syroechkovskiy Jr, 2006)。作为“一夫一妻制”的物种,雁类水禽经常采用一种资本繁殖 (Capital breeding) 和收入繁殖 (Income breeding) 混合的策略 (Drent et al., 2007)。如果筑巢雌鸟产卵所需要的能量来自于中途停歇地甚至是冬栖地,则其遵循的是资本繁殖策略;如果全部来自于其在繁殖地所获得的营养物质,则其遵循的是收入繁殖策略 (Drent et al., 2006; Drent and Daan, 1980)。因此,中途停歇地对于水禽积累身体能量来说十分重要,可以作为其最终繁殖成功与否的重要地理“瓶颈” (Buehler and Piersma, 2008)。然而在鸟类迁徙各方面研究中,中途停歇地的生态状况却鲜少被研究 (Arzel et al., 2006)。以东亚—澳大利亚迁徙路线为例,东北平原仅在近期被确认为冬栖于中国的水禽的重要停歇地 (Si et al., 2018)。同时考虑到上世纪 80 年代以来东北平原严重的生态退化,如自然湿地的消失和内陆沼泽的转变 (Niu et al., 2012; Gong et al., 2010),对水禽在该核心停歇地的栖息地选择状况进行深入研究并提出有效的保护建议已经十分紧迫。

1.4 栖息地选择研究进展

利用物种分布模型对野生动物的生境与其种群数量及分布的关系进行分析，对野生动物的管理与保护具有重要的意义。近年来，该类模型已被国内外研究学者广泛应用于生物保护、公共健康、物种入侵、自然资源管理、进化生物学和气候变化对物种分布及多样性的影响等研究当中 (Elith and Graham, 2009)。

1.4.1 物种分布模型

物种分布模型，又称生态位模型 (Ecological Niche Modeling)、环境位模型 (Environmental Niche Modeling)、生境分布预测模型 (Predictive Habitat Distribution Modeling) 或气候包络模型 (Climate Envelope Modeling)，即利用已知的物种分布数据 (经纬度等) 和对应的影响物种分布的环境变量，按照一定的算法来构建模型，以此量化分析特定区域内物理、化学、生物的资源条件和条件，探究其如何影响物种分布、存活及繁殖模式等 (McGarigal et al., 2016)。

常用的物种分布模型主要分为三类，回归模型、分层模型和综合模型。回归模型即主要通过广义线性模型 (GLM) 和广义可加模型 (GAM) 等回归分析的方法，建立目标物种和各个相关环境要素之间的关系，分析各环境要素对物种栖息地选择的影响 (Quinn et al., 2003; Leopold and Hess, 2014)。回归模型对物种分布数据的完整性和采样方法要求较为严格，因此模型运算结果精度一般较高，但由于回归模型的计算不仅要求物种分布点的数据，还需要非物种分布点的数据，而实际研究中对非物种分布点的数据判定会存在一定的误差 (Elith et al., 2006)，因此常导致回归模型出现较大不确定性。

分层模型通常指将 2 种或 3 种回归进程组合在一起的模型，如分类回归树模型 (CTA)、广义推进模型 (GBM) 等，其本质上是一系列的广义线性模型，但是都嵌入了回归算法。同回归模型相比，分层模型在处理异常数据方面更加准确。如广义推进模型将很多的简单样本模型结合在一起，就可以给出比广义可加模型更精确的分析结果 (Elith et al., 2006)。

最大熵 (MaxEnt)、生态位因子分析 (ENFA)、随机森林 (RF)、神经网络 (ANN) 等模型都是综合模型。综合模型根据机器学习的方法做了递归参数优化，一般能较为准确地提取输入数据的隐藏特性 (Elith and Graham, 2009)。最大熵模型 (MaxEnt) 基于最大熵原理，主要根据目标物种在研究区域内活动的物种分布数据和相关的生态因子数据，找到限制物种分布的最大熵 (最均匀)，从而对物种的栖息地选择情况进行分析 (Elith et al., 2006)。该模型的优点是只需要研究物种分布点的数据，且在物种分布点较少的情况下，也能具有较高的分析精度 (Elith et

al., 2011)。同其它栖息地选择模型相比,最大熵模型具有较高的精度和相对简单的数据要求(Elith and Leathwick, 2009),其已广泛应用于生物地理、生物保护和生态学的研究中(Elith et al., 2011)。

1.4.2 景观特征对物种栖息地选择的影响

景观特征包括景观组成和景观配置等,它们都对水禽的栖息地选择及物种分布有着重要的影响。

景观组成指不同的土地覆盖类型和其所占的比例,如森林面积比等(McGarigal and McComb, 1995)。不同土地覆盖类型的景观特征能够不同程度的对雁类的栖息地利用及选择产生影响,如研究表明雁类的种群数量受水体大小和居民地所占比例的影响(Jankowiak et al., 2015b)。Fox et al. (2005)对格陵兰白额雁的栖息地利用进行研究,发现格陵兰白额雁会利用农田觅食,因而农业的发展潜在促进了其种群扩张。Beatty et al. (2014)对景观构成如何影响北美洲中部地区的绿头鸭(*Anas platyrhynchos*)在非繁殖季的栖息地选择进行了研究,发现农田、湿地、水体面积等粗略的景观特征对绿头鸭的栖息地选择影响最大,根据该发现其建议在对水鸟的功能性保护与管理时,应注重景观构成的作用。

景观配置为指定土地覆盖类型的空间配置,如湿地连接度、水体的破碎化等(Li and Reynolds, 1994)。景观连接度和景观破碎化对雁类的筑巢地选择有着较为明显的影响,Batbayar et al. (2014)的研究发现,斑头雁在选择筑巢地点时会首先选择孤立的水池作为它们的筑巢点。Si et al. (2011)通过对白颊黑雁(*Branta leucopsis*)的分布特征进行研究,发现白颊黑雁的分布受牧草分布和距水体距离的影响。Rosin et al. (2012)对秋季迁徙时停歇在波兰的白额雁、豆雁和灰雁(*A. anser*)的觅食地选择情况进行了分析,其研究结果表明雁类会选择远离森林和居民地、靠近水体并且斑块面积较大的区域作为栖息地。

1.4.3 多空间尺度的栖息地选择模型

物种的栖息环境具有多层次多尺度的空间结构,空间尺度不同,各因素对物种分布的作用程度也会有所区别(Wiens and Kotliar, 1990),因此,物种对不同生态因子的响应也因空间尺度的不同而不同(Wiens, 1989)。但前人的研究大部分都只是关注单一尺度、甚至不关注尺度在模型中的影响,这很有可能导致对栖息地选择模式的误判(McGarigal et al., 2016)。

Johnson (1980)认为物种对生境的选择通常可以分成四个自然层级。第一层级主要指自然选择,可以理解为某一物种的地理分布区域,即广义上该物种栖息的

区域；第二层级是指在某物种的地理分布区内，该物种的某一个体或某一种群的家域（Home Range）；第三层级指在物种的家域活动范围内，其选择的不同生境类型；第四层级是第三层级中确定的觅食地所能提供的环境资源条件。在这四个栖息地选择尺度中，前两个自然层级所确定的区域被称为宏观栖息地，后两个层级所确定的区域则被称为微观栖息地。对于迁徙物种来说，其在选择潜在的栖息地的时候往往经历一个从宏观尺度到局部尺度的过程，即首先根据区域性的气候特征如温度、降水等来选择宏观尺度上的栖息地，然后再收集一些更具体的信息如距离食物源的距离来选择家域或筑巢点（Spautz et al., 2006; Tavares et al., 2015; Jedlikowski et al., 2016）。

选择单一尺度对相关生态因子进行分析，可能会导致对物种栖息地选择分析的过于简单化，也可能忽略掉一些未被研究到的其它尺度上的重要因子（Decesare et al., 2012; Mayor et al., 2009）。而将多种环境因子简单混合在一起，不考虑尺度的作用，则可能会导致只在某一尺度上有效的结论被错误的扩展到所有尺度上（Battin and Lawler, 2006）。此外，野生动物保护的目标也应根据尺度的不同而有所区别，无论是规划国家层面的保护区，还是局部地区的野生动物栖息地管理，都应该根据不同的空间尺度制定与之相对应的保护方案（Cabeza et al., 2010）。然而将多尺度的概念应用于物种的栖息地选择的研究还处于发展之中（Levin, 1992; McGarigal et al., 2016）。McGarigal et al. (2016) 对 2009-2014 年的 859 篇关于物种栖息地选择的文献进行了回顾综述，发现在其综述的 859 篇文献中只有 173 篇涉及到了多重尺度的概念，在这 173 篇文献中，真正用多尺度模型来优化栖息地选择的文献只有 32 篇。而且，从多尺度栖息地选择的概念在上世纪 80 年代末被提出至今，大多数的与鸟类相关的研究更多的都只是关注森林或草原鸟类，对于湿地水禽的多尺度栖息地选择的相关研究还很少（Jankowiak et al., 2015b; Koper and Schmiegelow, 2006）。多尺度的物种分布模型通常需要对各个尺度分别建立选择模型，根据受试者工作特征（ROC）曲线下的面积（AUC）、赤池信息准则（AIC）、贝叶斯信息准则（BIC）、Kappa 值或相关系数评估模型运算的准确度，同时分析各个尺度上生态因子对物种栖息地选择、物种分布甚至是繁殖模式等的影响，从而更好地提出针对性的保护建议。

第 2 章 研究内容及研究方法

2.1 研究区域概况

中国东北平原是水禽东亚迁徙路线上的核心停歇地 (Si et al., 2018)，研究该地区水禽栖息地利用状况，并依此制定相关保护政策对该迁徙路线上的水禽保护具有非常重要的意义。因此本研究主要在中国东北平原地区开展，并根据白额雁和豆雁卫星追踪数据的最大经纬度范围确定研究区域 (42°02'N-50°34'N, 118°05'E-130°27'E)，研究涉及的主要地区包括黑龙江省、吉林省、辽宁省、内蒙古东部及中俄边界部分地区 (图 2-1)。

研究区域的平均海拔小于 250m，主要表现为中心多海拔较低的平原而周围多山的地形特征 (Huang et al., 1998)。研究区域主要为温带大陆季风性气候，冬季较为寒冷干燥，夏季则一般较为温暖潮湿 (Zhao et al., 2015)，全年平均气温为 1.4-4.3°C，最高平均温度 21-22°C，最低平均温度 -18°C。全年平均降水量为 400mm-1000mm，且 80%降水都集中在 5 月到 9 月之间 (Chen et al., 2012)。东北平原是中国最主要的粮食产区之一，粮食作物主要包括水稻、玉米和大豆等，农田因此成为东北平原内最主要的人工景观，而最主要的自然景观则是林地 (Chen et al., 2012)。此外，东北地区的湿地面积仅占其它土地覆盖类型总面积的 10%，但湿地生态系统对促进整个东北地区的可持续发展，以及维护东北地区生态系统的稳定都具有非常重要的意义。

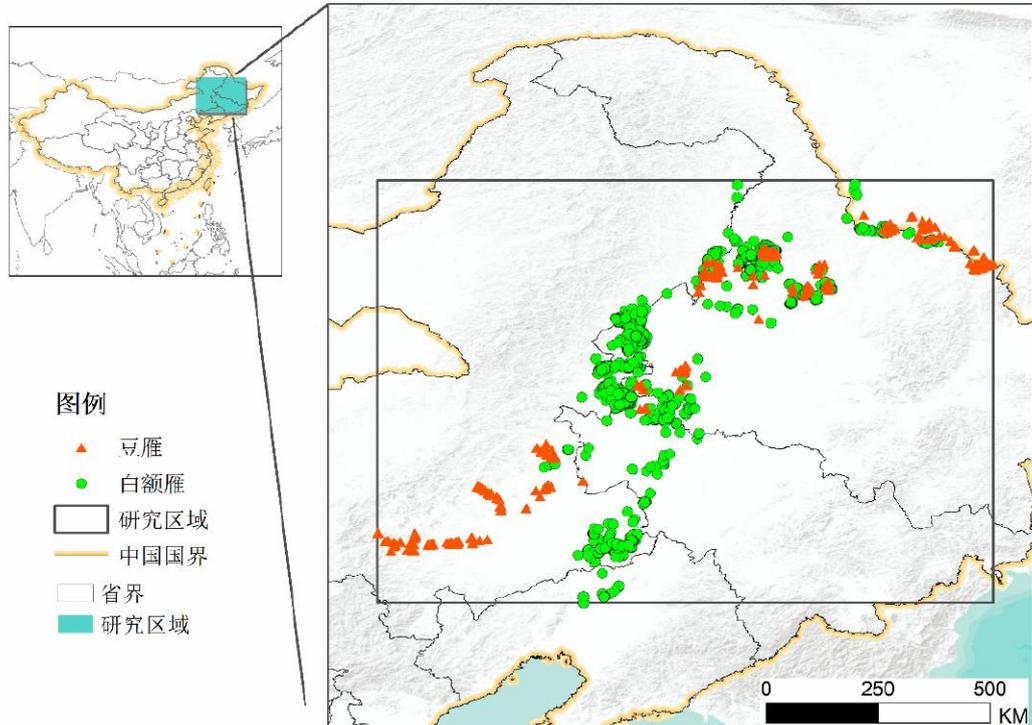


图 2-1 研究区域图。圆形为白额雁 (*Anser Albifrons*) 分布点，三角形为豆雁 (*A. serriostris*) 分布点。背景为高程图，绿色代表海洋。黑色方框为根据白额雁和豆雁追踪数据最大经纬度范围确定的研究区域边界。

2.2 研究内容

本论文针对东亚水禽的栖息地选择提出如下假说：景观尺度的栖息地选择更受相对粗略景观特征的影响，而觅食与夜宿尺度的栖息地选择则更受精细景观特征的影响，为验证该假说而进行研究主要包括：（1）确定东亚水禽在中国东北核心停歇地的栖息地选择的不同空间尺度；（2）分析不同尺度上的生态因子对水禽分布的影响；（3）分析东亚水禽多尺度栖息地选择的机理。

本研究技术路线如下（图 2-2）：首先，根据 2015 和 2016 年的雁类追踪数据，利用动态布朗桥运动模型（dBBMM）确定研究的三个空间尺度（景观、觅食、夜宿）。然后进行生态因子的准备工作，主要包括（1）将湿地制图（Niu et al., 2012）与全球高分辨率土地覆盖分类数据（FROM-GLC; Gong et al., 2013）相结合，生成土地覆盖分类图，并根据此土地覆盖分类图计算景观指数及生成到不同土地覆盖分类距离图层；（2）下载先进星载热发射和反射辐射仪全球数字高程模型（ASTER-GDEM）的高程数据，并依据此数据计算坡度和坡向；（3）利用全球气象栅格数据（WorldClim）提取温度和降水数据；（4）根据 MODIS 的植被指数产品（MOD13A3），

得到差值增强型植被指数 (EVI_{diff})，即两个时间段之间新生长的植被量 (Bridge et al., 2015)。最后用最大熵模型计算不同尺度下各生态因子对雁类栖息地的影响，对其潜在机理进行分析，并提出相应的保护策略。

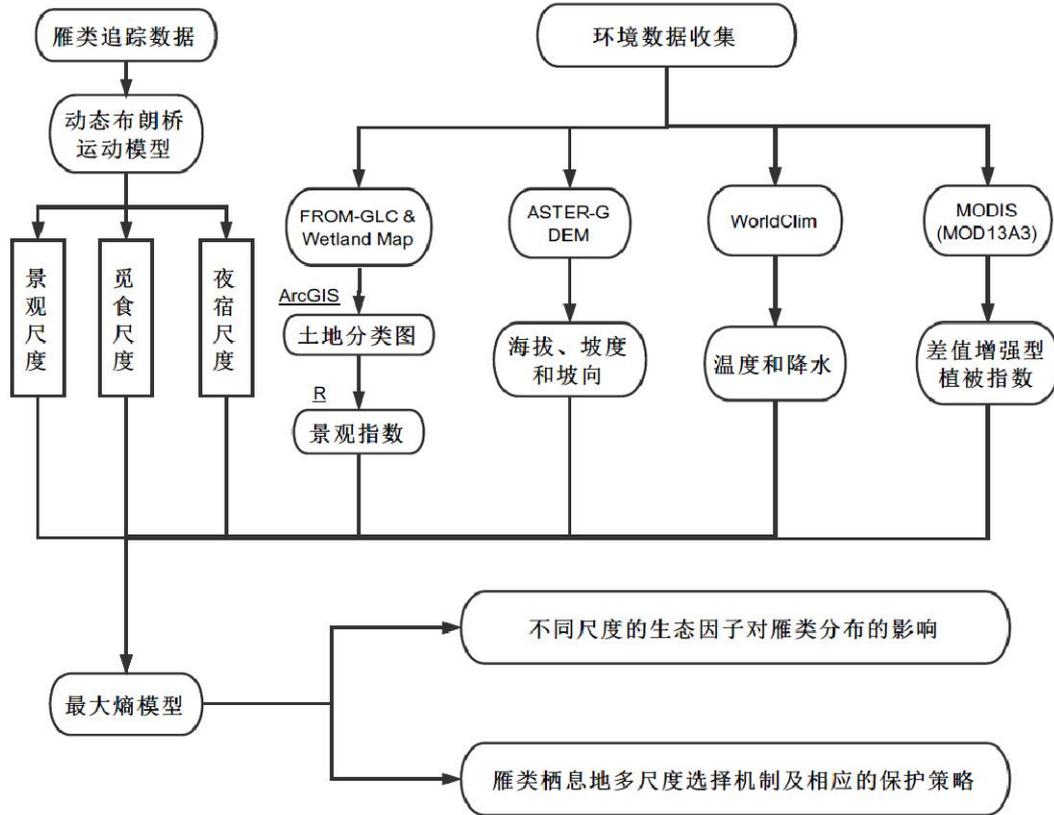


图 2-2 研究技术路线示意图。

2.3 研究方法

2.3.1 雁类追踪数据概况

2014-2015 年间，共有 24 只白额雁和 13 只豆雁佩戴了内置 GPS-GSM（全球定位系统和全球移动通信系统）的太阳能充电追踪器，其中 20 只为波兰 Ecotone 公司生产的 IBIS 系列颈环式追踪器，15 只为中国湖南信士环球公司生产的 HQNG 系列颈环式追踪器，另外有 2 只天津浙海公司生产的 ANIT 系列背包式追踪器。雁的捕获和追踪器佩戴等过程都是在位于江西的候鸟冬栖地鄱阳湖国家级自然保护区内完成（图 2-3），并在捕捉完成后对其进行基本生物信息的测量，包括体重、翅长、头长、喙长、喙高、喙宽、脖宽、跗跖长等。在完成追踪器的佩戴之后，马上将雁类在捕捉地附近放飞。追踪器设置定位频率为 2-3 个小时，每隔一天通过短

信回传数据一次，由于信号和定位准确度的原因，每天接收的数据点数量在 0-12 之间波动。

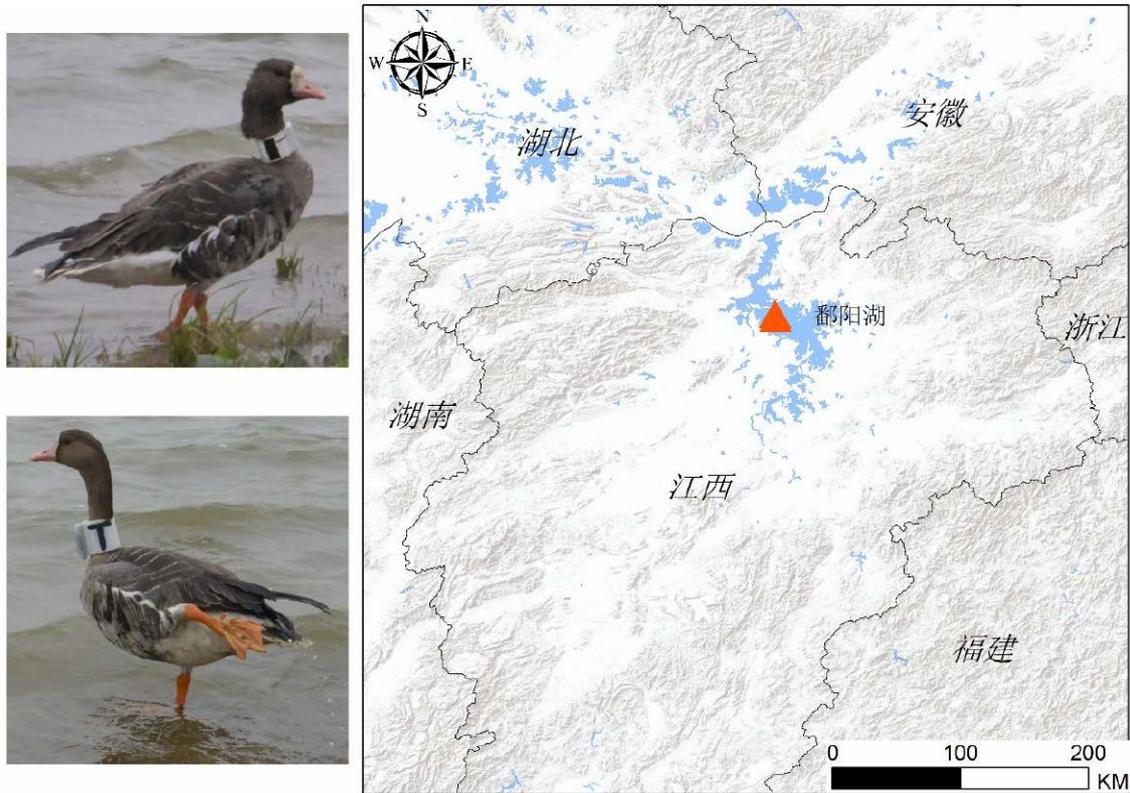


图 2-3 佩戴 IBIS 与 HQNG 颈环追踪器雁类示例（左）及白额雁和豆雁的捕获地（右）。右图中的红色三角为白额雁和豆雁捕获地。

最终我们在东北平原停歇地获得 14 只白额雁和 5 只豆雁的 9305 个春季迁徙定位点，追踪数据存储于 Movebank (<http://www.movebank.org>) 的 ID 52997422 下，研究主题为“2015 Tsinghua waterfowl (Yangtze)”。

2.3.2 追踪数据处理及栖息地选择空间尺度的确定

根据东亚雁类东北地区的分布特点和活动范围，我们运用动态布朗桥运动模型 (dBBMM; Kranstauber et al., 2012) 来确定各空间尺度，将研究区域分为三个尺度：景观尺度、觅食尺度和夜宿尺度。动态布朗桥运动模型基于布朗桥运动模型 (BBMM; Horne et al., 2007)，通过对布朗运动中不同定位点分离变量 σ_m^2 的计算，很大程度上提高了模型对不同行为模式（如取食和移动）的评估。动态布朗桥运动模型用最大似然的统计方法对物种行为是否改变作出判断，即当在一个移动窗口内比较具有一个分离变量 σ_m^2 和两个分离变量 σ_m^2 的模型时，具有较低贝叶斯标准判断值 (BIC) 的模型将会作为判断物种行为模式是否发生了改变的依据。动态布朗

桥运动模型可以用软件 R 3.3.3 的 ‘move’ (Kranstauber and Smolla, 2016) 工具包计算, 根据计算累积的概率分布等值线来分析水禽的栖息地利用范围。

水禽的觅食行为多发生在日间, 而夜晚主要用于休息, 因此我们首先根据卫星数据追踪点的定位时间将其分为觅食点和夜宿点, 具体做法为: 根据每个追踪点所在的日期和经纬度情况, 依美国国家海洋和大气管理局 (NOAA) 的算法计算该追踪点的日出日落时间, 再根据该追踪点的定位时间将其标记为觅食点或夜宿点。然后分别利用所有追踪数据点、觅食点和夜宿点构建景观尺度、觅食尺度和夜宿尺度上的动态布朗桥运动模型。

不同的研究应根据其数据情况及研究物种的生活史特征, 选择相应的利用率分布等值线对物种的栖息地利用情况进行分析 (Palm et al., 2015; Byrne et al., 2014), 我们结合水禽的生态特性及视觉解译的方式, 对两物种的栖息地利用情况进行探究, 发现以 99%、90% 及 75% 的利用率分布等值线来划分景观尺度、觅食尺度和夜宿尺度的具体区域最为合理。图 2-4 所示即为以豆雁 01 和白额雁 02 为例对该利用率分布线的探究过程。从图中可以看出, 豆雁主要于湿地及河流周边觅食, 因此 90% 的利用率分布等值线最能代表其觅食地, 而若选择 50% 或 75% 的等值线则会忽略掉一些重要的觅食地 (图 2-4a)。而对白额雁来讲, 其主要夜宿于湖泊等水体, 故选用 75% 的利用率等值线来表征其夜宿地最为恰当, 而选用 50% 的等值线会忽略掉一部分重要的夜宿地, 选用 90% 的等值线则会很大一部分不是夜宿地的区域划分为夜宿地, 造成夜宿区域的极大错估 (图 2-4b)。

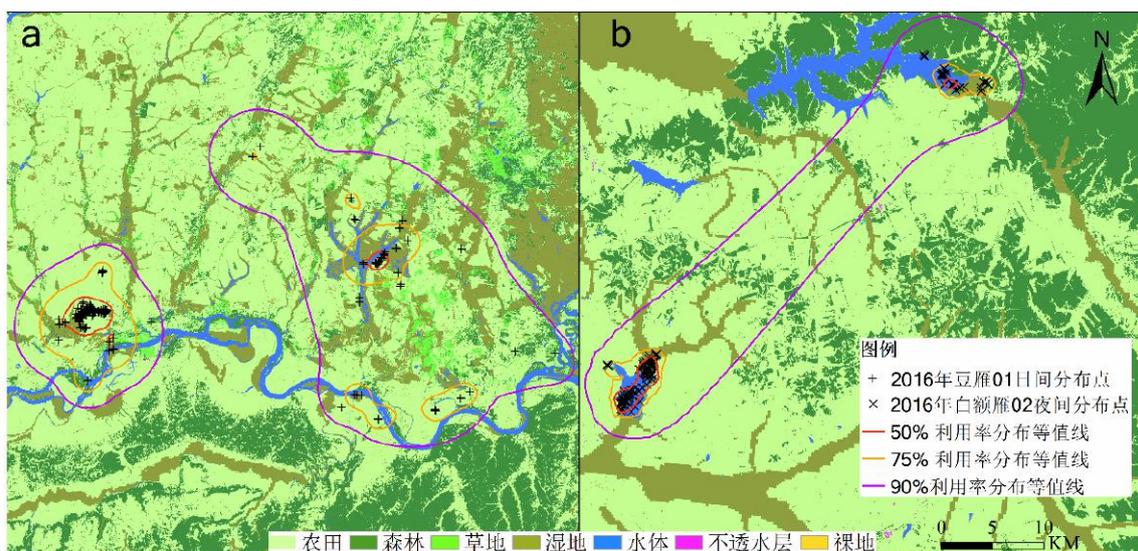


图 2-4 运用动态布朗桥运动模型计算豆雁 01 (图 a) 和白额雁 02 (图 b) 的栖息地利用分布 (Utilization Distribution) 情况。

由此，得到如图 2-5 所示的以豆雁 01 与白额雁 02 为例的栖息地利用情况，此时本研究的景观尺度用来表征水禽所有潜在的分布区域，觅食尺度用来表征被水禽高度利用的大多数觅食行为发生的区域，夜宿尺度则用来表征被水禽集中利用的夜宿区域。

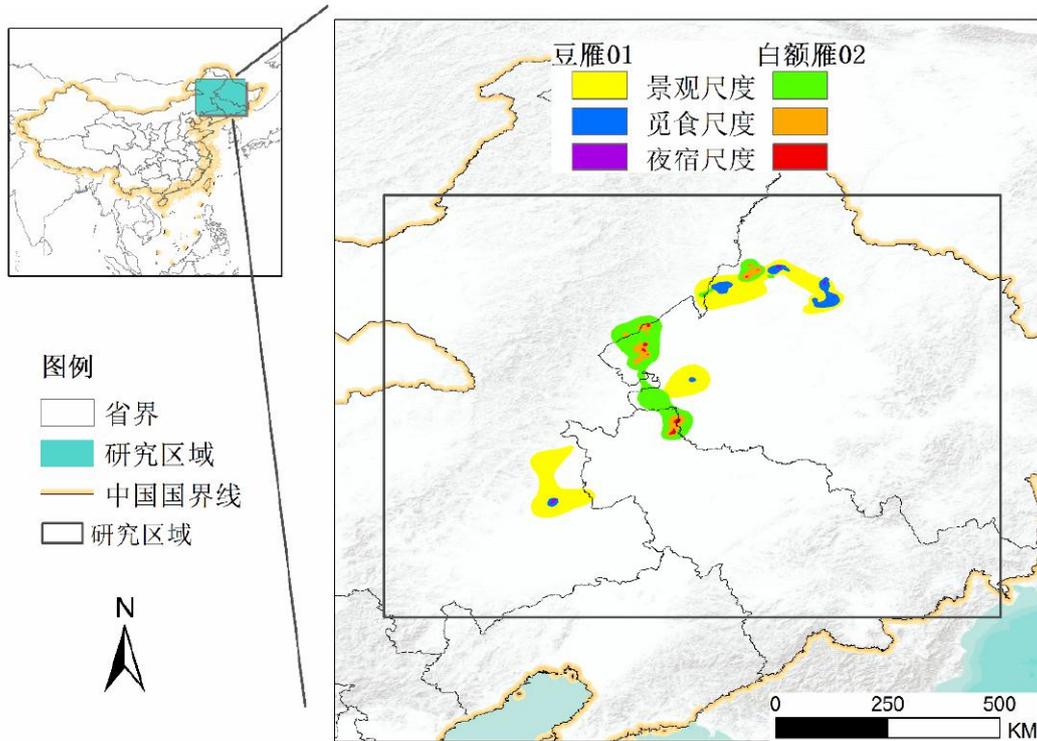


图 2-5 利用动态布朗桥运动模型计算雁类栖息地利用分布 (Utilization Distribution) 情况 (以豆雁 01 和白额雁 02 为例)。黑色方框为根据白额雁和豆雁追踪数据经纬度最大范围确定的研究区域边界。

我们利用所有斑块平均面积的等效半径计算两个物种在每个尺度上的范围，然后利用夏皮罗--威尔克正态检验法 (Shapiro-Wilk normality test) 检验样本正态性，曼--惠特尼秩和检验法 (Mann-Whitney test) 检验样本差异性，结果表明两物种在各个尺度上的范围大小均无明显差异 (夏皮罗--威尔克正态检验, $p\text{-values} < 0.05$; 曼--惠特尼秩和检验, all $p\text{-values} > 0.3$)。两物种在各尺度的平均范围如下：景观尺度 34.60 千米 (95% CI=28.6 ~ 40.6 千米)，觅食尺度 13.82 千米 (95% CI=12.02 ~ 15.62 千米)，夜宿尺度 1.89 千米 (95% CI=1.52 ~ 2.26 千米)。依据此范围，设置景观尺度的梯度范围 30 千米、40 千米和 50 千米，觅食尺度的梯度范围 10 千米、15 千米和 20 千米，夜宿尺度的觅食范围 1 千米、3 千米和 5 千米。

2.3.3 环境数据获取及预处理

在本研究中，我们选用与东亚水禽生活史相关的环境变量对其栖息地选择模式进行分析，选取的环境变量主要包括新生植被生物量（差值增强型植被指数）、温度、降水、距相关土地覆盖类型的最近距离、海拔及其衍生的坡度和坡向。选取这些因子的主要原因如下：湿地新生藁草（*Carex spp.*），如异鳞藁草（*Carex heterolepis*）等植物是食草雁类的主要食物来源之一，而根据雁类最后一天离开栖息地时的植被量（ EVI_{Dlast} ）减去其第一天到达时得到的差值增强型植被指数（ EVI_{Dfirst} ）是新生植被生物量（ EVI_{diff} ）的直接表征（Bridge et al., 2015），我们应用中等分辨率成像光谱仪（MODIS）卫星遥感植被产品 MOD13Q1 计算增强型植被指数，该产品的时空分辨率为 250 米和 16 天；温度和降水可以影响湿地植物的生长，进而影响水禽的分布和活动情况（Webb et al., 2010），我们分别运用 WorldClim 的降水数据产品（分辨率 1 千米）和 MODIS 的地表温度产品 MOD11A2（分辨率 1 千米、8 天）对研究区域的温度和降水进行分析；另外，相关研究表明，高程因子如海拔、坡度等对水禽尤其是食草雁类的分布情况和种群密度都有一定的影响（Leopold and Hess, 2013, Zhang et al., 2015），因此我们运用先进星载热发射和反射辐射仪全球数字高程模型（ASTER GDEM）的产品提取研究区域的海拔、坡度和坡向，该高程产品分辨率为 30 米。

为了探究不同土地覆盖类型对水禽栖息地选择的影响，我们计算生成了土地覆盖分类图层。具体地，首先运用同全球土地覆盖分类制图产品（FROM-GLC）和联合国粮农组织（FAO）相同的土地覆盖分类模式对 Landsat 8 2016 年的 456 副卫星遥感图像进行分类，生成的土地覆盖分类图分辨率为 30 米，准确率为 77.84%，同时由于湿地随季节变化较快，很难通过自动分类的方法进行识别，因此，为减少湿地同草地及农田的混淆，我们将湿地制图同土地覆盖分类图进行融合，即如果土地覆盖分类图中的像素在湿地制图中的对应像素为湿地，则将其重分类为湿地，该湿地制图通过人工解译及多重时间序列的方式生成，因而最终生成的土地覆盖分类图具有较高的准确度。土地覆盖分类的主要类型包括森林、草地、湿地、水体、农田、不透水层和裸地。运用 R 3.3.3 中的 ‘rgeos’ 和 ‘rgdal’ 工具包，最终生成了距每个土地覆盖分类的距离图层。

2.3.4 景观指数计算

在本研究中，我们依据简明分析的原则确定景观指数，以便于清晰指导保护与管理，在每个追踪点周围生成了缓冲区来计算景观指数，缓冲区半径同对应的尺度相同，所有的景观指数运用 R 3.3.3 中的 ‘SDMTools’ 工具包计算。

我们重点关注同食草水禽生活史特征相关的土地覆盖类型，包括草地、农田、湿地、水体和裸地。依此计算的土地覆盖类型的景观指数分为粗略和精细两种景观指数。

其中，各土地覆盖类型所占比例（Percentage of focal land cover type）及香农多样性（Shannon diversity index）指数描述的是粗略的景观特征。各土地覆盖类型所占比例反映地是景观的基本组成，对雁类栖息地选择有着不同的影响。香农多样性指数基于信息理论，在本研究中表征的是不同土地覆盖类型的异质性，尤其是对不同土地覆盖类型的非均衡分布状况较为敏感，即强调稀有土地覆盖类型对总体信息的贡献，香农指数值越大表明土地覆盖类型数目越多，土地覆盖类型的分布越均匀（Shannon, 1949）。

斑块密度（Patch density of focal land cover types）、边缘密度（Edge density of focal land cover types）、景观形状指数（Landscape shape index of focal land cover types）、平均形状指数（Mean shape index of focal land cover types）、平均斑块面积（Mean patch area of focal land cover types）、聚集度指数（Aggregation index of focal land cover types）、景观分离度指数（Landscape division index of focal land cover types）和斑块连接度（Patch cohesion index of focal land cover types）则描述的是精细的景观特征。斑块密度为描述景观一般特征的重要指数，其表征的是整个景观镶嵌体的异质化程度，值越高代表斑块密度越大。边缘密度衡量的是景观镶嵌度，即将斑块外边缘标准化于单位面积，从而可以反映特定景观尺度中，不同子斑块在同一土地覆盖分类下的信息（包括物质、能量、物种等）交换与传递的能力（Eiden et al., 2000）。景观形状指数和平均形状指数同景观配置有关，研究结果表明斑块的形状对斑块间动物迁徙（Buechner, 1989）和植物繁殖有着非常重要的影响（Hardt and Forman, 1989）。景观聚集度和分离度表征的是景观的破碎化程度，其中景观聚集度增加则表示景观逐渐聚集，而当景观聚集为单独的斑块时，其达到最大值（McGarigal and Marks, 1995）；景观分离度指某一土地覆盖类型中不同斑块分离度，可以表征将两生物随机放至同一斑块内，其能遇见对方的能力（Jaeger, 2000）。斑块连接度衡量的是斑块的物理连接程度，其值增加表示景观连接程度增强，同时破碎化程度降低（Schumaker, 1996）。

不同的环境变量因空间尺度的不同对水禽分布的影响程度不同，在本研究中，我们根据水禽的实际生态特性与研究区域环境特征，将不同的环境变量对应不同的空间尺度，并将其分成三组（表 3-1）；而由于相同含义的景观指数在各个空间尺度上都有相应的指数，所以景观指数在各个尺度上均有计算。景观尺度上，我们选取了温度和降水，高程及其衍生的坡度、坡向和景观指数作为影响水禽分布的因

子。觅食尺度和夜宿尺度上选择了新生植被生物量 (Bridge et al., 2015) 和到不同土地覆盖类型的距离以及相应的景观指数 (表 3-1)。根据夜宿地地表覆盖和水禽生态的特征, 景观指数仅基于水体、湿地草地以及农田三种类型进行计算。

表 2-1 景观、觅食和夜宿尺度上用以衡量白额雁 (*Anser Albifrons*) 和豆雁 (*A. serriostris*) 栖息地选择的各环境变量和景观指数。

尺度	精细/粗略	变量名	变量描述
景观指数			
	粗略	面积百分比	各土地覆盖类型所占的面积百分比 (%)
	粗略	香农多样性指数	$SHDI = -\sum_{i=1}^n P_i * \ln P_i$, n 指土地覆盖类型数目, P_i 指土地覆盖类型 i 所占的比例
	精细	斑块密度	指定土地覆盖类型的总面积除以该土地覆盖类型的斑块数 ($/\text{km}^2$)
	精细	边缘密度	指定土地覆盖类型所有外边缘长度之和除以其总面积 (m/km^2)
景观、觅食、夜宿	精细	景观形状指数	利用景观总面积对指定土地覆盖类型进行标准化的衡量方法
	精细	平均形状指数	指定土地覆盖类型的各斑块的形状指数的平均值
	精细	平均斑块面积	指定土地覆盖类型各斑块面积的平均值
	精细	聚集度指数	指定土地覆盖类型的分布情况
	精细	分离度指数	$LDIO = 1 - (\sum_{j=1}^m a_j)^2$, a_j 指每个斑块的面积, m 指斑块的数目
	精细	斑块连接度	$PCO = (1 - \sum_{j=1}^m p_j / \sum_{j=1}^m p_j \sqrt{a_j}) (1 - \frac{1}{\sqrt{A}})^{-1}$, m 为指定土地覆盖类型的斑块数目, a_j 为斑块 j 的面积, p_j 为斑块 j 的周长, A 为整个景观的总面积
	环境变量		
景观	粗略	海拔、坡度、坡向	海拔 (m)、坡度 (°)、坡向 (°)
景观	粗略	温度	陆地表面温度 (°C)
景观	粗略	降水	月平均降水量 (mm)
觅食、夜宿	精细	差值植被增长指数	植被月增长量
觅食、夜宿	精细	到各土地覆盖类型距离	到指定土地覆盖类型的最小距离 (m)

2.3.5 基于最大熵模型的多尺度分析

Elith et al. (2006) 运用不同的物种分布模型对全球六个不同地区的 226 个物种的空间分布特征进行了分析, 并根据实测数据对模型的运算结果进行了评价, 结果表明最大熵模型 (MaxEnt) 是分析结果最准确的模型之一。最大熵模型基于机器学习的模型构建方法, 该模型主要根据物种实际地理分布和环境变量的特点得到的物种分布最大熵 (最均匀), 在此最大熵下的物种分布最接近物种的真实分布。物种出现概率越大, 表明生态环境越适合物种生存, 因此最大熵模型常用来分析影响物种分布的主要生态因子和预测物种适宜及潜在生境的分布情况。而且最大熵模型基于生成式方法对物种分布情况进行分析, 相对于区别式方法来说更能对训练样本有限的数据进行计算, 被广泛应用于生物地理及保护生物学等领域 (Phillips et al., 2006)。

在本研究中, 我们对两物种三个尺度分别用最大熵模型对其三个测量半径的栖息地选择进行分析, 共构建 18 个最大熵模型。其中, 景观尺度模型的构建选用所有的物种分布点作为模型输入, 而觅食和夜宿尺度则分别选用觅食点和夜宿点作为模型输入。为更好的获取整个环境的基本状况, 我们在研究区域内选择 10000 个 (最大熵默认数目) 随机点作为环境的背景值。为避免伪重复, 落在 30×30 米像素内的重复点都在模型运行前被删除。方差膨胀因子 (VIF) 被用来检验不同环境变量与景观指数之间的多重共线性, 如果环境变量或景观指数高度相关 ($VIF > 10$), 则同其它环境变量或景观指数相关度较高且与水禽分布生态相关度较低的环境变量或景观指数将被移除, 然后重复该过程直到所有的方差膨胀因子都小于 10。

我们将模型迭代 1000 次, 每个模型进行 20 次自举重复, 每个模型随机选取 75% 的数据点来构建最大熵模型, 余下 25% 的数据点用来模型验证。用受试者工作特征曲线 (ROC) 来评价模型表现, 如果模型对应曲线下的面积 (AUC) 值大于 0.75, 则认为该模型具有较高的辨别能力; 同时, 用杰克刀 (Jackknife) 来验证每个生态因子的相对重要性, 并根据相应的响应曲线来评估各个环境变量对物种分布的作用范围。只有对模型的贡献大于 1% 的环境变量被包含在最终的模型中。最后, 综合比较各个尺度, 用杰克刀选择对影响雁类栖息地选择前三重要的生态因子, 对东亚雁类在栖息地的选择模式及潜在机理进行分析。所有的分析都在 R 3.3.3 中的 'dismo'、'rgdal'、'vegan'、'move'、'usdm' 和 'GSIF' 工具包中进行。

第 3 章 结果与讨论

3.1 各尺度最优模型

利用模型受试者工作特征曲线下的面积 (AUC) 对白额雁和豆雁两物种各尺度的模型进行评价, 得到结果如表 3-1 所示。从表中可以看出, 白额雁和豆雁在每个尺度上的最佳半径一致, 景观尺度最佳半径为 40 千米, 觅食尺度为 20 千米, 夜宿尺度为 5 千米。每个尺度的 AUC 值都大于 0.8, 模型表现良好。

表 3-1 白额雁 (*Anser Albifrons*) 和豆雁 (*A. serriostris*) 在景观尺度、觅食尺度及夜宿尺度上各半径的最大熵模型表现评价。

尺度	半径 (千米)	AUC _{白额雁}	标准差	AUC _{豆雁}	标准差
景观尺度	30	0.875	0.00038	0.942	0.00014
	40	0.889	0.00061	0.947	0.00123
	50	0.866	0.00071	0.935	0.00107
觅食尺度	10	0.820	0.00106	0.914	0.00308
	15	0.831	0.00073	0.941	0.00130
	20	0.855	0.00047	0.948	0.00187
夜宿尺度	1	0.632	0.00054	0.800	0.00286
	3	0.800	0.00094	0.902	0.00309
	5	0.840	0.00112	0.917	0.00321

注: AUC 为响应曲线下的面积的平均值, 最佳模型为粗体标注。

3.2 不同尺度白额雁和豆雁栖息地选择结果

3.2.1 景观尺度

对白额雁和豆雁景观尺度上的分布点和各环境变量及景观指数运用最大熵模型进行分析, 两物种的最优半径均为 40 千米, 其模型评价结果如图 3-1 所示, 白额雁的 20 次自举重复的平均 AUC 值为 0.889, 豆雁的平均 AUC 值为 0.947, 表明对两物种的模型预测精度均较高, 模型表现良好。

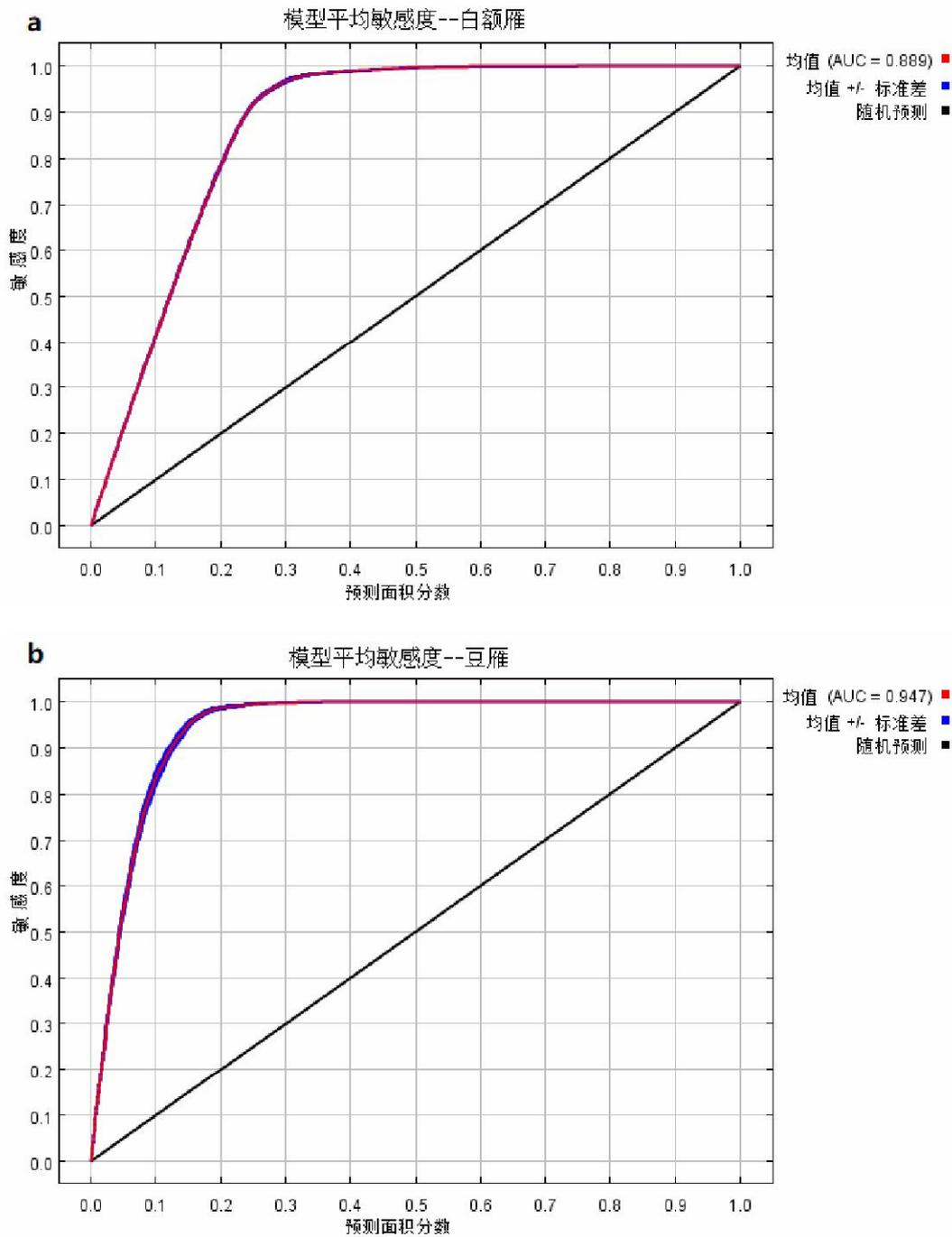


图 3-1 运用最大熵模型 20 次自举重复实验得到的白额雁 (*Anser Albifrons*, a) 和豆雁 (*A. serrirostris*, b) 景观尺度最大熵模型的受试者工作特征曲线。

各变量对白额雁和豆雁景观尺度上的栖息地选择影响情况如图 3-2 和表 3-2 所示。从中可以看出，景观尺度上影响两物种栖息地选择的主要是代表粗略景观特征的因子，其中，影响白额雁栖息地选择因子主要是海拔、水体面积比例和湿地面积比例，三个因子对模型的总贡献度超过 65%；而影响豆雁栖息地选择的因子主要

是农田面积比例、水体面积比例和湿地面积比例，三者对模型表现贡献度之和超过69%。

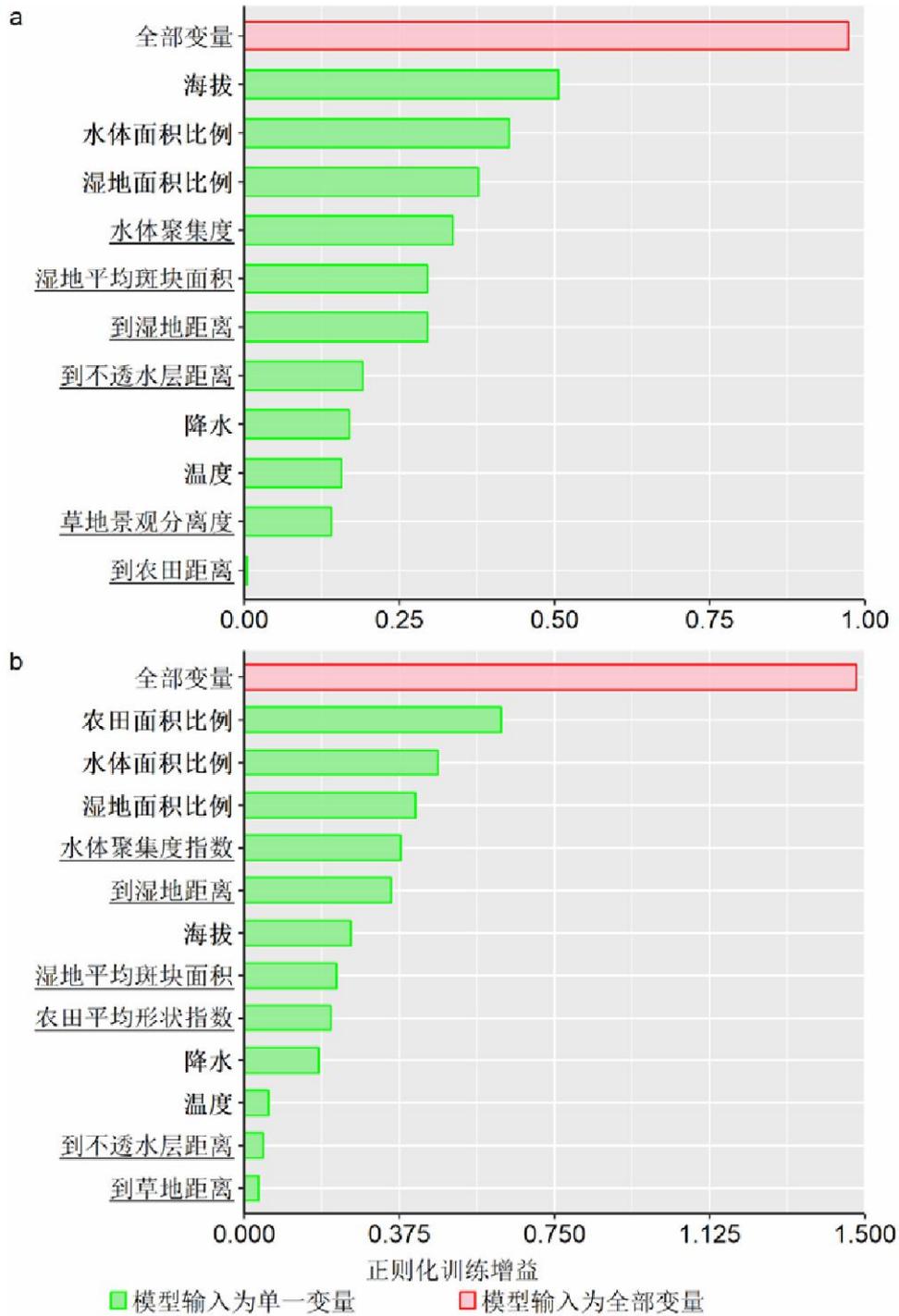


图 3-2 杰克刀检验影响白额雁 (*Anser Albifrons*, a) 和豆雁 (*A. serrirostris*, b) 景观尺度栖息地选择各变量的重要性。标为粗体字的变量为代表粗略特征的因子，标有下划线的变量为代表精细特征的因子。

表 3-2 各变量对白额雁和豆雁景观尺度上栖息地选择模型的贡献度。

物种	变量	贡献率(%)
白额雁	海拔	41.6
	水体面积比例	12.7
	湿地平均斑块面积	11.7
	湿地面积比例	10.9
	水体聚集度指数	7.1
	温度	5.8
	降水	3.3
	到湿地距离	2.7
	到不透水层距离	2
	草地景观分离度	1.2
	到农田距离	1
	豆雁	农田面积比例
湿地面积比例		17.3
水体面积比例		15.7
到湿地距离		6.7
到不透水层距离		5.5
降水		5
水体聚集度指数		4.7
农田平均形状指数		2.6
温度		2.3
湿地平均斑块面积		2.3
到草地距离		1.1
海拔		1.1

另外，运用最大熵模型对影响两物种景观尺度栖息地选择的重要因子进行分析，得到如图 3-3 所示的响应曲线。对白额雁而言，当海拔超过 400 米左右时，其出现的概率基本为 0，表明白额雁更倾向选择海拔较低的区域作为栖息地；而湿地和水体面积比例的影响则刚好相反，随着湿地和水体面积比例的增大，白额雁出现的概率增高，表明其对该类生境的选择率较高。对豆雁而言，其出现概率随农田面积比例的增加先升高后降低，当农田面积比例为 70% 时达到最高点，表明豆雁倾向选择具有一定面积比例的农田作为栖息地，但同时湿地和水体面积比例较高时，豆雁的出现概率较高，表明豆雁倾向选择湿地和水体面积比例较高的区域作为栖息地。

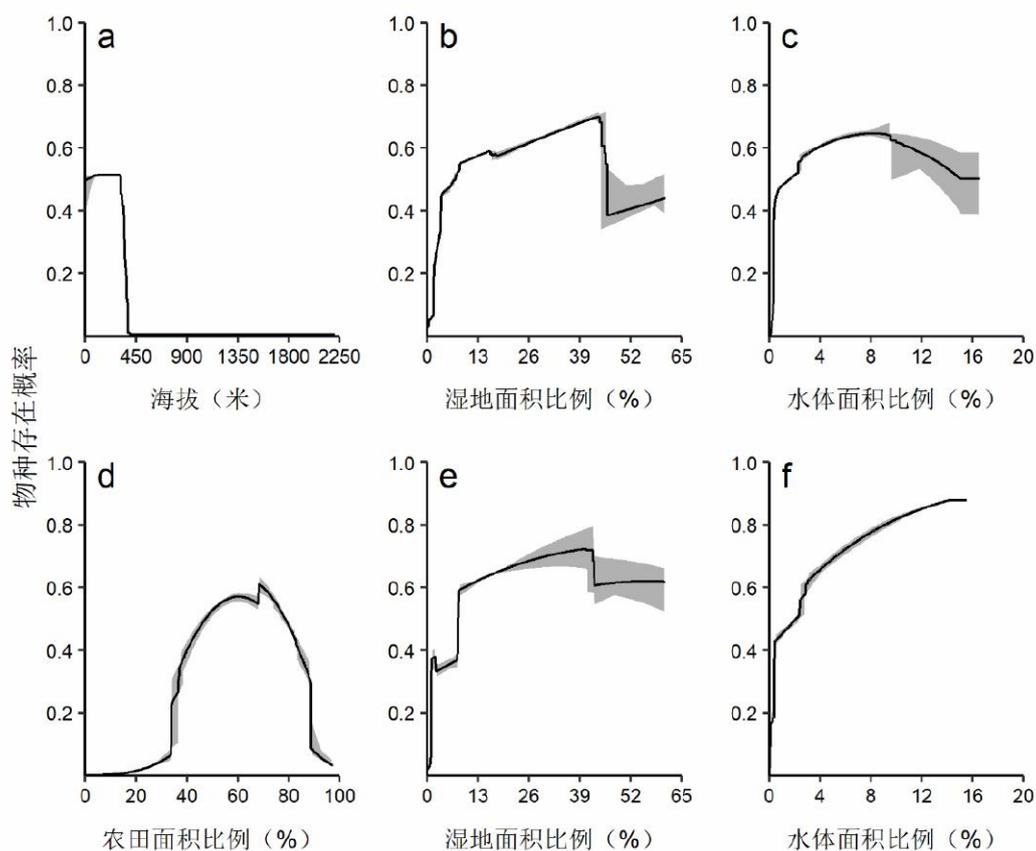


图 3-3 影响白额雁 (*Anser Albifrons*; a, b, c) 和豆雁 (*A. serriostriis*; d, e, f) 景观尺度栖息地选择的重要因子响应曲线。灰色为运用最大熵模型 20 次自举重复实验结果的最大值和最小值之间的缓冲区。

3.2.2 觅食尺度

对白额雁和豆雁觅食尺度上的分布点和各环境变量及景观指数运用最大熵模型进行分析，两物种的最优半径均为 40 千米，其模型评价结果如图 3-4 所示，白额雁的 20 次自举重复的平均 AUC 值为 0.855，豆雁的平均 AUC 值为 0.948，表明两物种的模型预测精度均较高，模型表现良好。

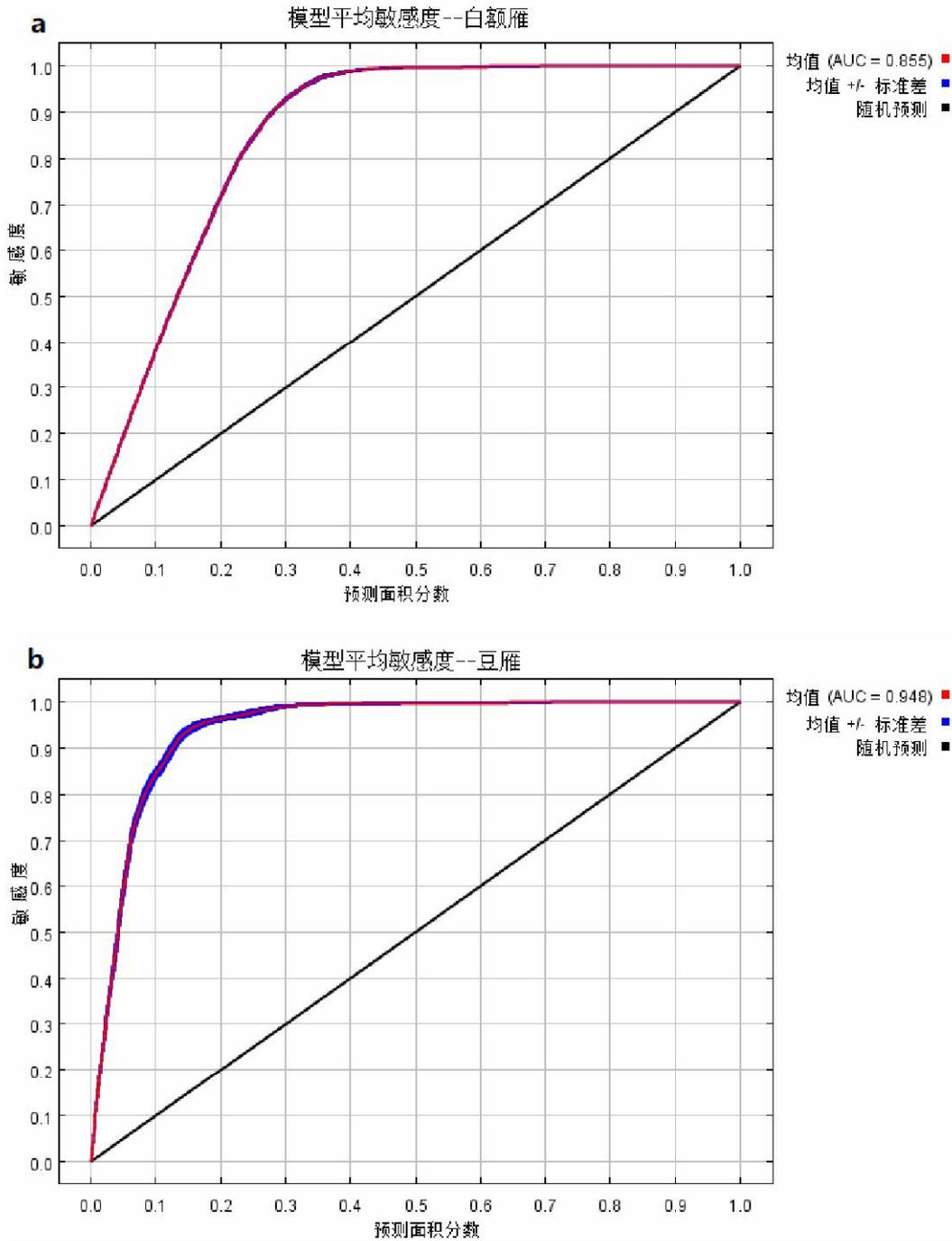


图 3-4 运用最大熵模型 20 次自举重复实验得到的白额雁 (*Anser Albifrons*, a) 和豆雁 (*A. serriostris*, b) 觅食尺度最大熵模型的受试者工作特征曲线。

各变量对白额雁和豆雁觅食尺度上的栖息地选择影响情况如图 3-5 和表 3-3 所示。从中可以看出，觅食尺度上影响两物种栖息地选择的主要是代表精细景观特征的因子，其中，影响白额雁栖息地选择的因子主要是农田平均斑块面积、水体聚集度指数和到水体的距离，三个因子对模型的总贡献度超过 58%；而影响豆雁栖息

地选择的因子主要是农田景观分离度、水体聚集度指数和水体平均斑块面积，三者对模型贡献度超过 63%。

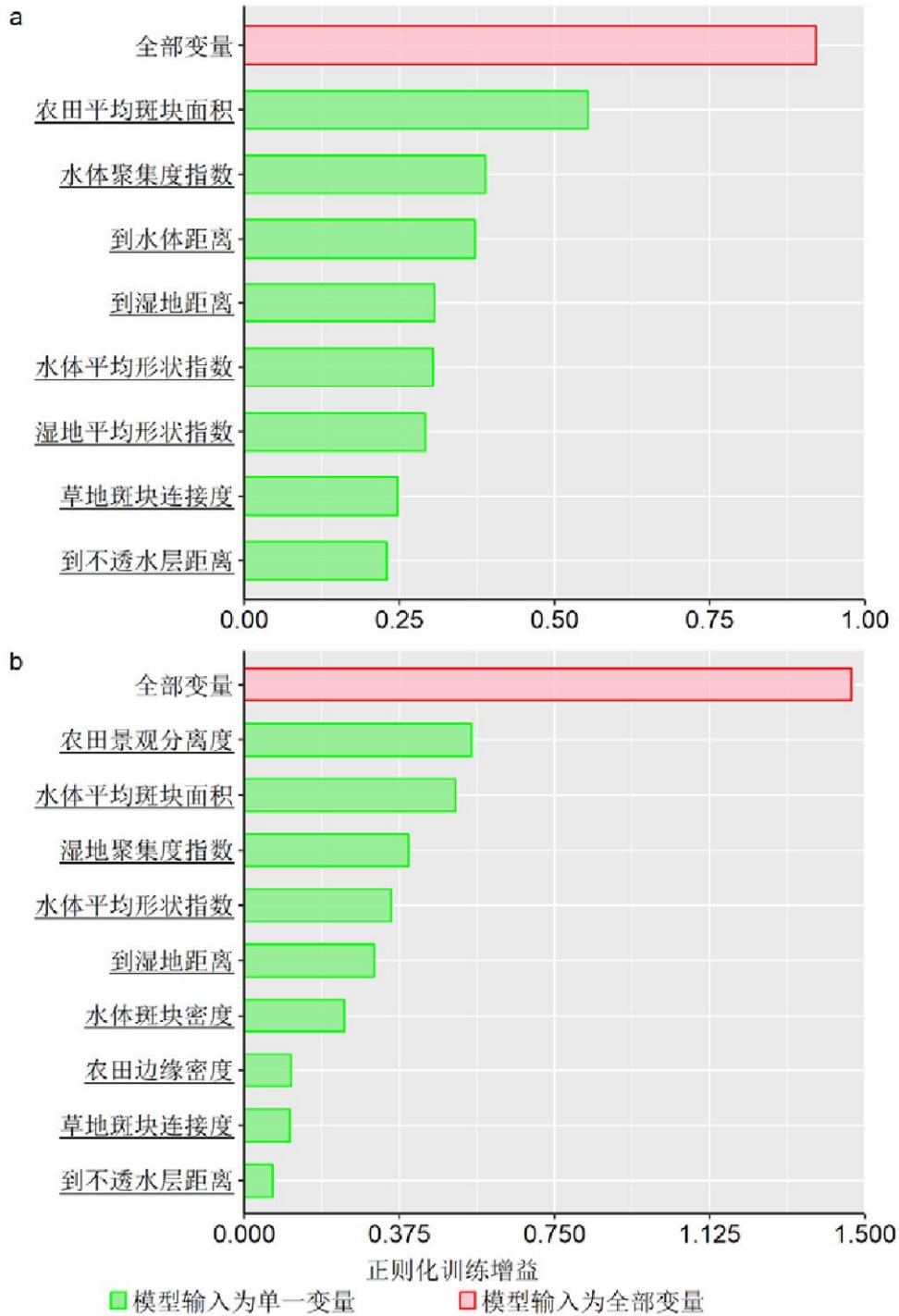


图 3-5 杰克刀检验影响白额雁 (*Anser Albifrons*, a) 和豆雁 (*A. serrirostris*, b) 觅食尺度栖息地选择各变量的重要性。标为粗体字的变量为代表粗略特征的因子，标有下划线的变量为代表精细特征的因子。

表 3-3 各变量对白额雁 (*Anser Albifrons*) 和豆雁 (*A. serriostris*) 觅食尺度上栖息地选择模型的贡献度。

物种	变量	贡献率 (%)
白额雁	农田平均斑块面积	48.6
	水体平均形状指数	14.7
	湿地平均形状指数	11.6
	农田连接度	7.6
	水体聚集度指数	7.4
	到湿地距离	5.5
	到水体距离	2.3
	到不透水层距离	2.3
豆雁	农田景观分离度	29.4
	水体平均斑块面积	29.4
	水体平均形状指数	10.1
	到湿地距离	8
	水体斑块密度	6.4
	到不透水层距离	6.1
	草地斑块连接度	4.6
	水体聚集度指数	3.9
农田边缘密度	2.1	

运用最大熵模型对影响两物种觅食尺度栖息地选择的重要因子进行分析, 得到如图 3-6 所示的响应曲线。对白额雁而言, 当农田的平均斑块面积变大时, 其出现概率变低, 表明白额雁对小块农田的选择率较高; 当水体聚集度指数增高时, 白额雁的出现概率增加, 随着到水体距离的增加, 其出现概率逐渐降低到零, 表明白额雁倾向选择聚集度较高的水体作为觅食地。对豆雁而言, 其出现概率随农田景观分离度的增加而升高, 表明豆雁对分散分布农田的选择率较高, 同时, 水体的聚集度指数较高时, 豆雁的出现概率也较高, 当水体平均斑块面积为中等时, 豆雁出现的概率达到最大值, 表明其倾向选择聚集度高且中等面积的水体作为觅食地。

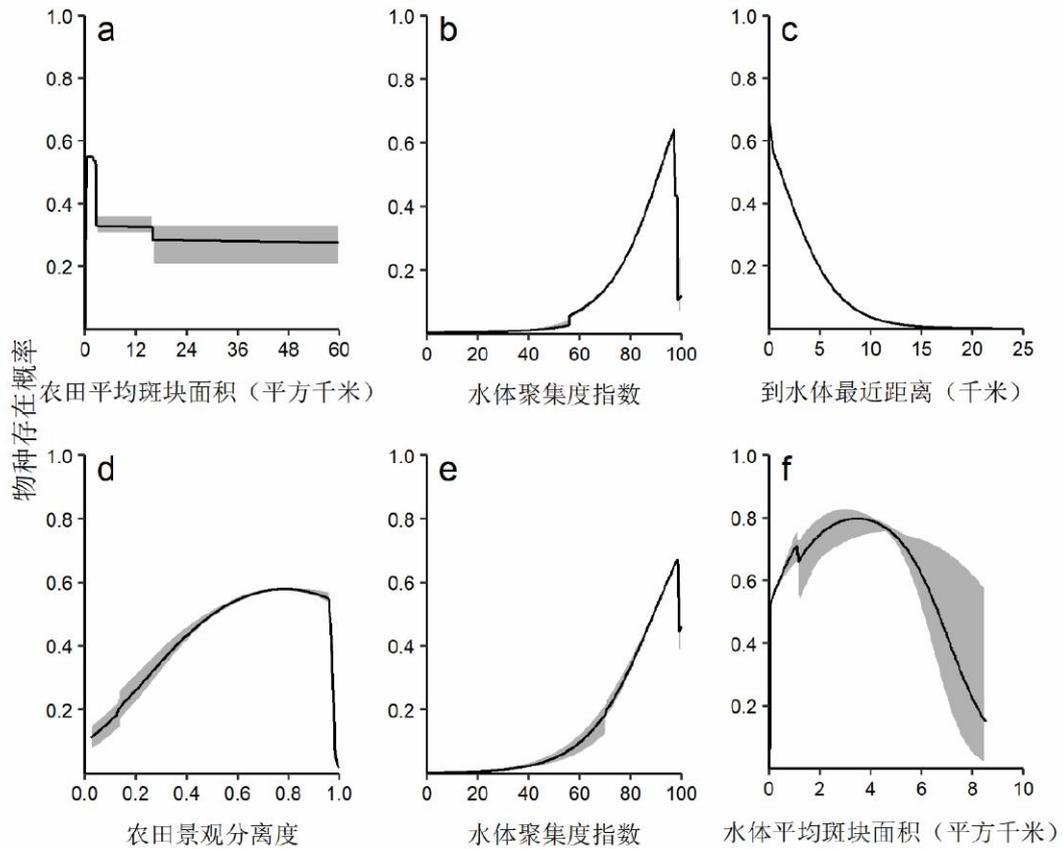


图 3-6 影响白额雁 (*Anser Albifrons*; a, b, c) 和豆雁 (*A. serriostriis*; d, e, f) 觅食尺度栖息地选择的重要因子响应曲线。灰色为运用最大熵模型 20 次自举重复实验结果的最大值和最小值之间的缓冲区。

3.2.3 夜宿尺度

对白额雁和豆雁夜宿尺度上的分布点和环境变量及景观指数运用最大熵模型进行分析，两物种的最优半径均为 40 千米，其模型评价结果如图 3-7 所示，白额雁的 20 次自举重复的平均 AUC 值为 0.840，豆雁的平均 AUC 值为 0.917，表明两物种的模型预测精度均较高，模型表现良好。

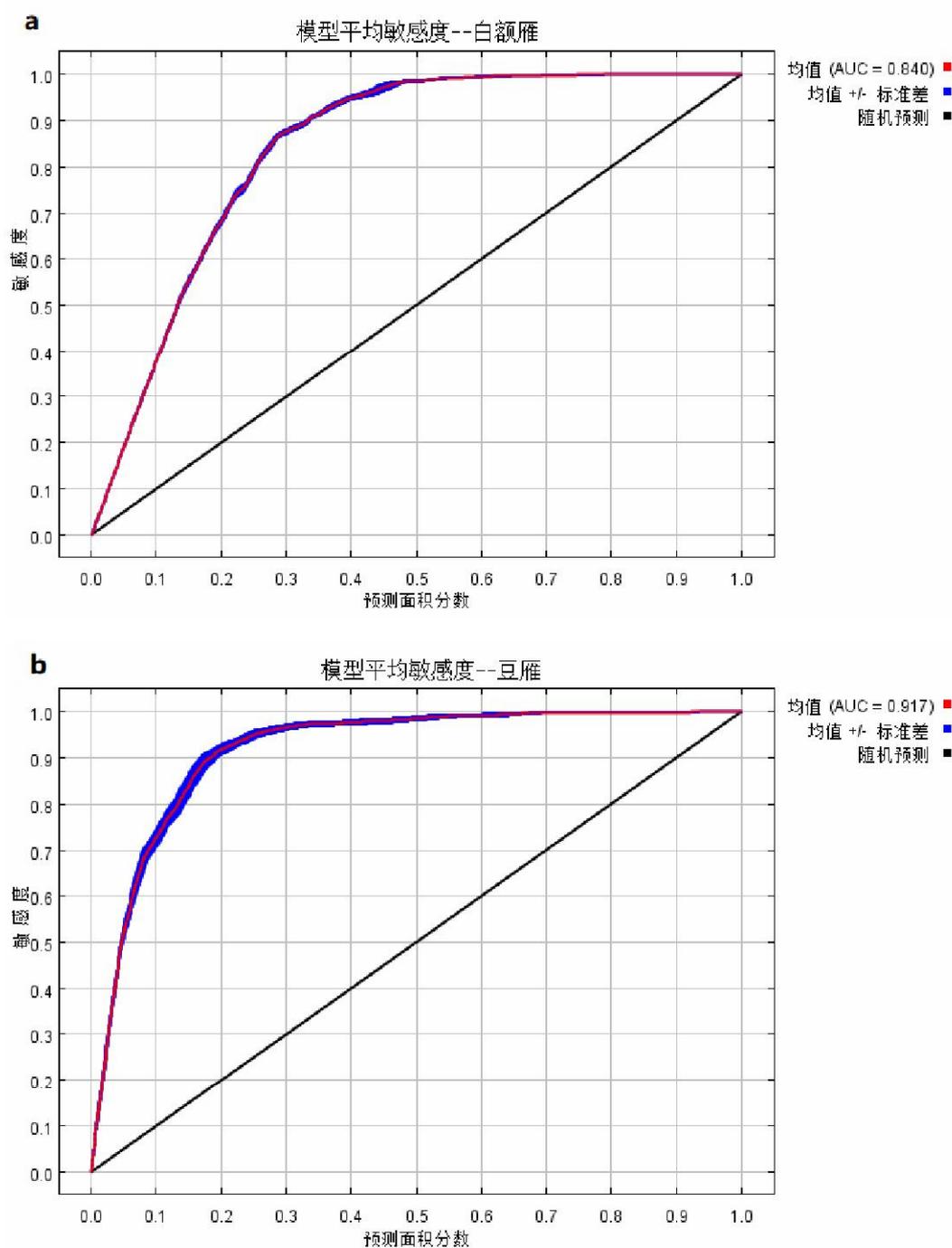


图 3-7 运用最大熵模型 20 次自举重复实验得到的白额雁 (*Anser Albifrons*, a) 和豆雁 (*A. serrirostris*, b) 夜宿尺度最大熵模型的受试者工作特征曲线。

各变量对白额雁和豆雁夜宿尺度上栖息地选择的影响如图 3-8 和表 3-4 所示。从中可以看出，觅食尺度上影响两物种栖息地选择的主要是代表精细景观特征的因子，其中，影响白额雁栖息地选择因子主要是水体面积比例、水体聚集度指数和湿地聚集度指数，三个因子对模型的总贡献度超过 76%；影响豆雁栖息地选择的

因子与白额雁相同，即水体面积比例、水体聚集度指数和湿地聚集度指数，三者对模型表现贡献度为 61%。

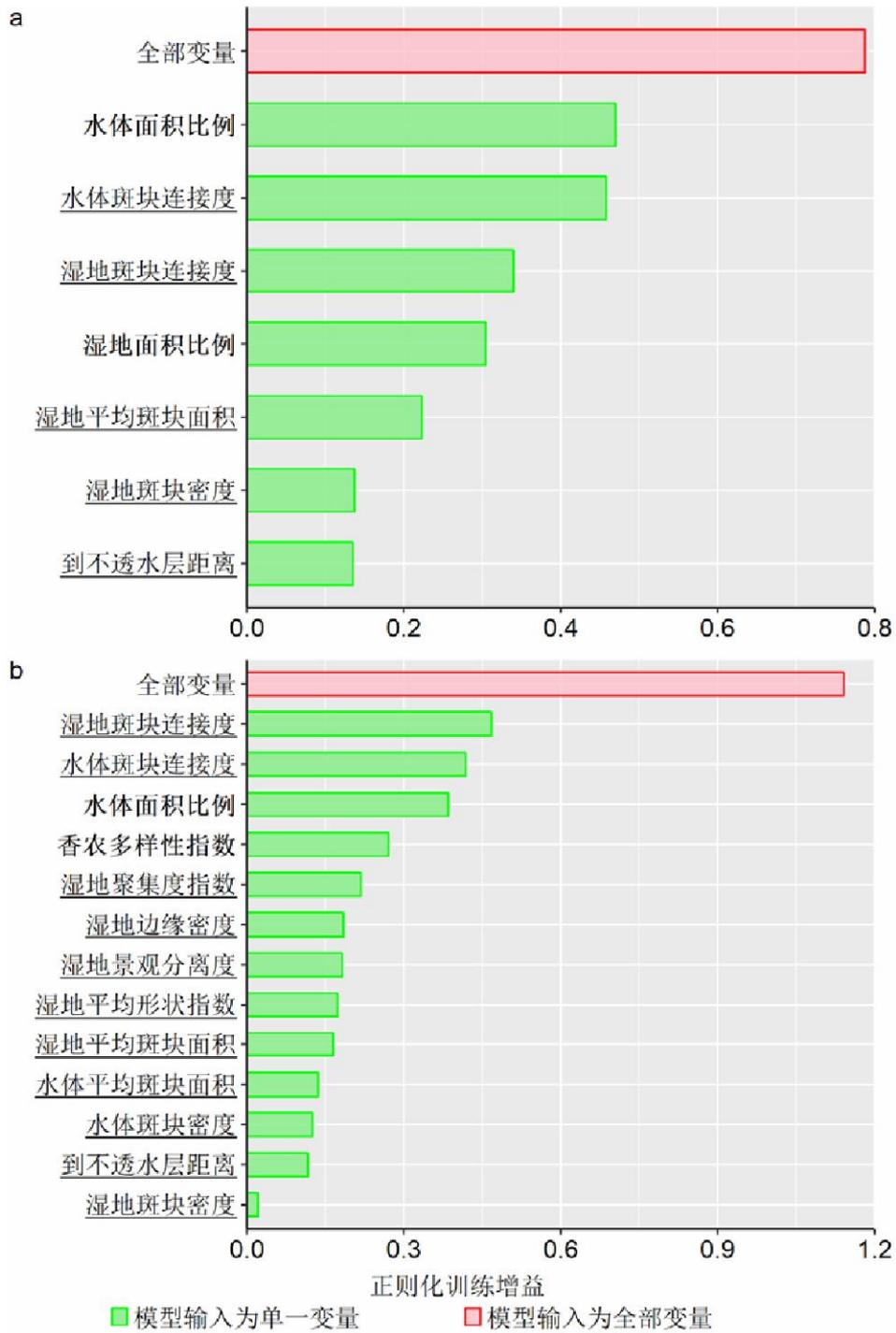


图 3-8 杰克刀检验影响白额雁 (*Anser Albifrons*, a) 和豆雁 (*A. serriostriis*, b) 夜宿尺度栖息地选择各变量的重要性。标为粗体字的变量为代表粗略特征的因子，标有下划线的变量为代表精细特征的因子。

表 3-4 各变量对白额雁 (*Anser Albifrons*) 和豆雁 (*A. serriostriis*) 夜宿尺度上栖息地选择模型的贡献度。

物种	变量	贡献率 (%)
白额雁	水体面积比例	35.9
	湿地斑块连接度	24.4
	水体斑块连接度	15.5
	湿地面积比例	11.8
	到不透水层距离	8.9
	湿地斑块密度	2.5
	湿地平均斑块面积	1
豆雁	湿地斑块连接度	31.8
	水体斑块连接度	24.5
	香农多样性指数	11
	水体景观形状指数	5
	湿地景观形状指数	4.7
	水体面积比例	4.7
	到不透水层距离	4.3
	湿地平均形状指数	3.7
	湿地聚集度指数	2.8
	湿地斑块密度	2.4
	湿地边缘密度	1.8
	水体平均形状指数	1.2
	湿地平均斑块面积	1.1
水体平均斑块面积	1	

运用最大熵模型对影响两物种夜宿尺度栖息地选择的重要因子分析, 得到如图 3-9 所示的响应曲线。各因子对白额雁和豆雁夜宿尺度上栖息地选择的影响基本一致, 随着水体面积比例的增加, 两物种出现的概率先升高后降低, 表明两物种都倾向选择中等面积比例的水体作为夜宿地, 而随着水体和湿地斑块连接度的增加, 白额雁和豆雁的出现概率也增加, 二者呈明显的正相关关系, 表明两物种都倾向选择较为完整的湿地和水体作为夜宿地。

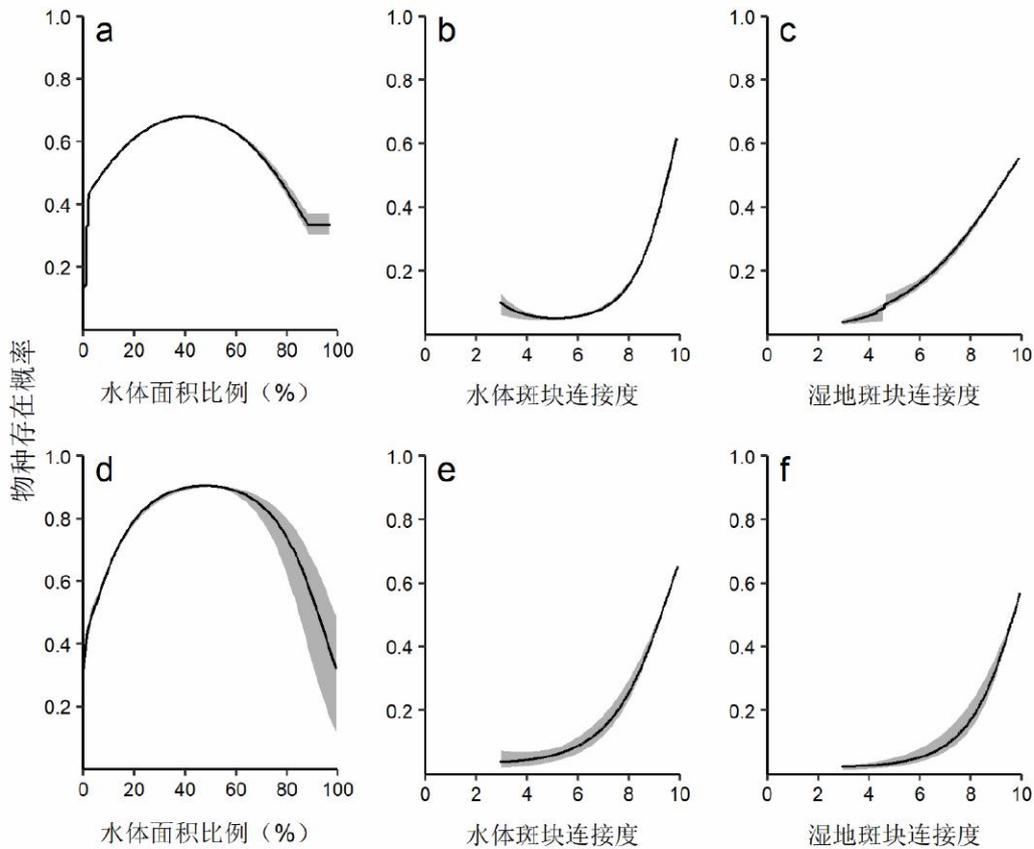


图 3-9 影响白额雁 (*Anser Albifrons*; a, b, c) 和豆雁 (*A. serrirostris*; d, e, f) 觅食尺度栖息地选择的重要因子响应曲线。灰色为运用最大熵模型 20 次自举重复实验结果的最大值和最小值之间的缓冲区。

3.3 白额雁和豆雁多尺度栖息地选择机制分析

3.3.1 景观尺度各变量对水禽栖息地选择的影响

景观尺度上,高面积比例的水体和湿地对水禽的栖息地选择非常重要,本研究结果表明,水禽,特别是雁类在寻求潜在的栖息生境时主要依据相关土地覆盖类型的面积百分比,而不是相对复杂的景观特征。类似的结果也在林鸟的物种分布研究中发现, Cunningham and Johnson (2011) 对美国北达科他州及纽约州的 6 种林鸟物种分布情况进行分析,研究发现,相较于边缘密度、斑块形状指数等代表精细景观特征的指数,林鸟的物种分布情况更受林地面积比例的限制。这表明相应土地覆盖类型所占面积比例不仅对林鸟的保护具有重要作用,在水禽栖息生境保护中也是一个重要的指标。

3.3.2 觅食尺度各变量对水禽栖息地选择的影响

物种的觅食策略主要有最大营养摄入量 (Hedenström and Alerstam, 1997; Lindstr et al., 1991)、中心觅食 (Orians and Pearson, 1979; Rosenzweig, 1981; Van Gils and Tijssen, 2007)、种群密度依赖 (McLoughlin et al., 2010; Shochat et al., 2002; Rosenzweig, 1981) 和捕食风险效应 (Creel et al., 2005; Lindstrom, 1990; Lima and Dill, 1990) 等。物种通常综合运用不同的觅食策略, 同时根据不同的生活史阶段及生境条件而各有侧重。对水禽来说, 如果简单地运用最大营养摄入量取食策略, 则其在觅食地选择过程中仅关注是否能获得最大的能量收益, 此时水禽的栖息地选择情况主要受食物资源质量的影响; 而如果水禽频繁地在夜宿地周围聚集和觅食, 则该觅食策略符合中心觅食策略, 中心觅食策略的典型特征为物种栖息地利用率随到夜宿地距离的增加而减小; 另外, 水禽在觅食过程中还要考虑捕食风险、人为因素干扰及种间竞争等因素, 这些则同种群密度依赖和捕食风险效应策略密切相关。

本研究结果表明, 觅食尺度上白额雁和豆雁都倾向选择的觅食地的景观特征为高聚集度的水体周围点缀小块农田, 同时白额雁对生境的选择率随到水体距离的增加而减小, 该觅食策略符合中心觅食策略。两物种在觅食尺度上都对农田有一定的选择, 而作为研究区域的东北平原的主要景观即为农田 (Lu et al., 2016), 同时在水禽停歇期间, 前一年播种所留的谷粒 (Liu et al., 2013) 可以作为水禽良好的食物资源 (Reinecke et al., 1989), 这可以为农田景观对水禽觅食的影响提供解释。此外, 水禽在东北平原停歇期间正值春耕时期, 农田景观同水体和湿地景观相比变化十分迅速, 两三天内即可发生完全的改变, 受此影响, 农田内食物的可利用率变化也非常迅速, 水禽也因此缺乏有关农田质量的信息, 所以为了减少食物搜寻时间和能量消耗, 水禽倾向选择分散在其夜宿的水体和湿地周围的农田觅食。

3.3.3 夜宿尺度各变量对水禽栖息地选择的影响

夜宿尺度上, 两物种都倾向选择高连接度、中等面积比例的水体和连接度的湿地作为夜宿地。其中, 水体面积比例在夜宿尺度对两物种的栖息地具有重要的影响, 通常认为水体面积比例在景观和觅食尺度上代表了粗略的景观特征, 但夜宿尺度上计算该指数时, 范围是以每个夜宿点周围 5 千米为半径生成的缓冲区, 该指数此时与每个点的夜宿水体面积等效, 因此应被归类于代表精细景观特征的因子。

Jankowiak et al. (2015a) 对波兰地区的粉足雁夜宿地选择情况进行研究, 发现粉足雁的出现概率与水体面积呈正相关关系, 即随水体面积的增大, 其出现概率显著增加。一般地, 水体面积越大越能为鸟类提供更好的视野来监测捕食者 (Owen,

1972; Radtke and Dieter, 2010), 同时也能容纳更多的物种集群, 但前人研究表明尽管水禽的集群数量越大越能有效躲避捕食者, 但种群数量增加到一定程度时该效应将不再增加 (Spilling et al., 1999), 因此为避免同其它集群之间的竞争同时兼顾夜宿地的安全, 水禽倾向选择中等面积的水体作为夜宿地。关于水禽选择中等面积比例的水体作为夜宿地的发现为理解水禽夜宿地的选择机制提供了重要的理论补充。

3.3.4 白额雁和豆雁栖息地选择的不同

尽管白额雁和豆雁的栖息地选择机制相似, 我们发现在景观和觅食尺度上, 两物种的对生境的选择仍存在不同。具体表现为, 景观尺度上白额雁倾向选择低海拔的生境而豆雁偏好中等面积比例的农田, 同时觅食尺度上, 到水体的距离对白额雁的栖息地选择影响更大。

通常低海拔的生境更接近水体, 也因此为春季迁徙的水禽提供了更为丰富的食物资源——湿地草甸 (Olf et al., 1997; Zhang et al., 2016)。而对水禽来说, 大豆的营养价值并没有新生的湿地草甸或其它农作物高 (Reinecke et al., 1989), 因此, 白额雁和豆雁栖息地选择的不同可以用贾曼-贝尔准则 (Jarman-Bell Principle; Bell, 1970; Jarman, 1974) 来解释。根据贾曼-贝尔准则, 由于新陈代谢需要的能量较少, 个体越大的物种越能利用更为多样的食物资源, 即使是能量相对较低的食物资源。对于豆雁来说, 由于其个体相对白额雁较大, 因此对食物质量要求没有那么高, 能同时利用草甸和农田, 而白额雁却以只湿地草甸作为主要的食物来源。同时因为白额雁和豆雁都是以植物新生嫩芽为食的鸟类, 二者的生态位存在一定重叠, 这也为二者的共存提供了解释。

3.4 管理与保护建议

湿地生态系统提供了非常重要的生态系统服务功能, 但同时又十分脆弱, 近三十年来湿地生态系统更是出现了严重的退化 (Niu et al., 2012)。水禽对湿地生境的变化非常敏感, 因此常被作为湿地生态系统健康与否的指示生物。我们对水禽依赖尺度的栖息地选择机制进行研究, 为水鸟和湿地的保护与管理提供政策建议。

两种水禽物种在景观尺度上都倾向选择水体和湿地面积比例较大的生境作为栖息地, 该发现能够为国家或区域尺度优先保护区的建立提供参考。觅食尺度上, 两物种都倾向选择生境的景观特征为高聚集度水体周围点缀分散的农田, 而在夜宿尺度上二者偏好的景观特征为高连接度、中等面积的水

体和高连接度的湿地。该多尺度选择的过程表明水禽在选择栖息地时遵循跨尺度的机制，即其首先根据粗略的景观特征（如适宜生境的面积百分比）选择目标区域，再根据精细的景观特征收集更加细节的信息来确定觅食和夜宿地点。

因此，在管理局部区域的生境时，应同时兼顾宏观尺度的景观特征，同时宏观尺度上，在规划保护区时，也要注重局部区域生境的保护。但是对大多数的湿地生态系统来说，单纯地增加其中的水体和湿地面积比例难度较大，因此，我们建议对湿地生态系统的管理应该将重点放在提高局部区域生境的质量，即提高水体和湿地的连接度和聚集度，同时也可以在水体和湿地周围适当规划少量农田。

第4章 结论与展望

4.1 研究结论

我们运用最大熵模型对白额雁和豆雁在其核心停歇地的多尺度栖息地选择机制进行了研究与分析。研究表明,粗略的景观特征更能解释景观尺度上两个物种栖息地选择情况的变异,而精细的景观特征则更能解释觅食和夜宿尺度上两个物种栖息地选择的变异情况。两物种在景观尺度上都倾向选择较高面积比例的湿地和水体作为栖息地,而在觅食尺度上倾向选择的生境特征为水体聚集度高且周围点缀分散农田,在夜宿尺度上则倾向选择高连接度、中等面积的水体和高连接度的湿地作为夜宿地。白额雁和豆雁栖息地选择情况的不同主要出现在景观和觅食尺度上,二物种在夜宿尺度上的栖息地选择情况基本一致。具体地,景观尺度上白额雁同样倾向海拔较低的生境,而豆雁则更倾向中等面积比例的农田。觅食尺度上,觅食地更靠近水体显然对白额雁更重要,豆雁则更倾向水体面积是否为中等水体。研究结果为更好地理解水禽如何对依赖尺度的生境进行响应提供了支持,同时对提高人鸟冲突强烈区域(Si et al., 2015)的生境质量提供了建议

4.2 研究不足与展望

4.2.1 物种分布模型的理论假设限制

全球气候变化速率和范围不断扩大,物种分布模型因此得以被越来越广泛的应用,以预测和投影未来的物种分布。但应注意的是物种分布模型在应用时存在理论假设,这些假设增加了模型的不确定性,且与模型结构、模型算法、数据质量与数量密切相关(Wiens et al., 2009)。在本研究中,我们利用物种分布模型对水禽的栖息地选择情况进行分析,同样受限于这些理论假设。

首先是相关性假设,即利用物种分布点与其周围环境特征的相关性分析物种分布时,应假设该模型内包含的所有变量都如实反映了物种的生态位需求。因决定物种生态位的因子的数量理论上无限的,人们永远不可能将决定一个物种生态位的所有因子都包含在物种分布模型中,而那些没有包含在物种分布模型内的因子也可能对物种的实际分布造成影响。因此,即使模型表现“良好”,也可能在该模型扩展到其它地区或时间段时出现错误(Rotenberry and Wiens, 2009)。

生境平衡与饱和假设,即在投影物种未来分布情况时应假设物种现在的分布

是平衡的，所有适宜生境都已被物种完全占据或达到饱和（Jackson et al., 2009; Wiens et al., 2009）。然而实际情况下，适宜生境可能没被物种占据，如某一区域物种入侵初期，或鸟类迁徙物候导致的某一区域特定时间不再是其适宜生境，甚至区域内的种群密度也有可能不足以支持其完全占据所有适宜生境，因此物种分布模型会忽略掉那些能够被物种占据却未被占据的生态位空间的信息（Jeschke and Strayer, 2008）。

无限扩散假设，即物种在对应环境生态位内的扩散能力无限，能到达研究区域内所有的适宜生境（Pearson and Dawson, 2003; Jeschke and Strayer, 2008）。该假设主要针对景观变化较快的生境，即假设物种的某块适宜生境发现变化时，其能迁移到其它适宜生境中。值得注意的是，人类活动导致许多适宜生境景观严重破碎化，破坏了适宜生境的连接度，增加了物种迁移扩散的难度。

生物相互作用假设，大部分物种分布模型都假设生物群落符合格力森个体论假说（Gleasonian View; Gleason, 1926），即各物种对决定其生态位空间的环境因子的响应都是独立的，各物种的分布和对适宜生境的占据也都是独立的。因此，即使物种间相互作用对其分布的影响有时甚至超过了相关环境因子，物种分布模型也并没有包含有关物种间相互作用的信息（Suttle et al., 2007）。

适应与进化假设，即生态位保守假设，认为物种的生态位空间是其固定不变的特征，不会随着时空的改变而变化（Wiens et al., 2010）。正是在该假设前提下，生态学者们可以根据某一地区内的物种分布情况构建相关的物种分布模型，并对其它未被调查地区的物种分布情况进行预测。但局部种群对不同地区生境条件的适应显然是有区别的（Graham et al., 2004），因此物种分布模型更多的是用来预测物种对气候变化的响应。

4.2.2 非分布点数量选择产生的偏差

非物种分布点的选取对物种分布模型的最终表现具有重要的影响（Acevedo et al., 2012; Barve et al., 2011），同物种分布点相比，非物种分布点处的环境属性与物种实际需求相距较远，因此一般情况下 AUC 的值随非物种分布点数量的增多而增加（Chefaoui and Lobo, 2008）。但最大熵模型基于生成式方法（Generative Approach），与基于区别式方法（Distinctive Approach）的物种分布模型不同，其不通过对比物种分布点与非物种分布点的环境特征对物种分布情况进行分析，而是对比物种分布点与整个研究区域内的环境特征，因此最大熵模型要求各环境特征应符合其经验平均（Phillips et al., 2006），非物种分布点的数量也因此应该足够

多，才能反应整个环境特征。

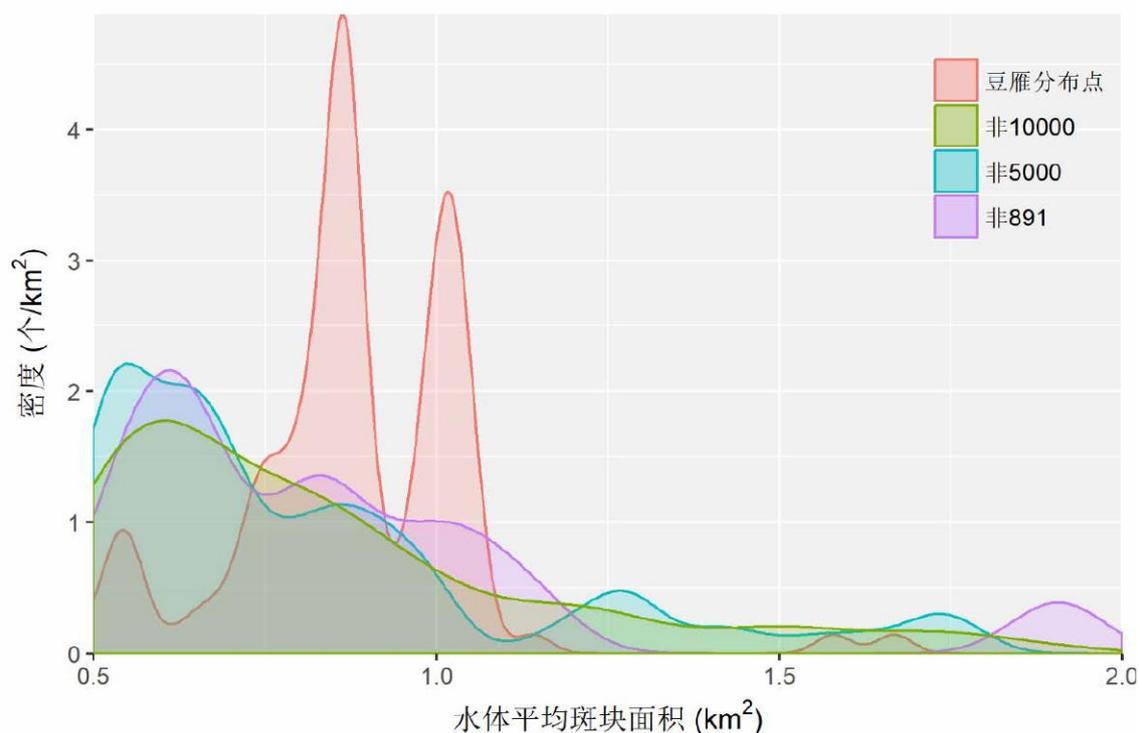


图 4-1 以觅食尺度上水体平均斑块面积为例探究非分布点个数如何反映环境特征。其中红色代表 891 个豆雁分布点，绿色、蓝色、紫色分别代表 10000、5000 和 891 个非物种分布点。

为使非物种分布点能够反应研究区域的环境特征，我们以豆雁觅食尺度上水体平均斑块面积为例，探究非物种分布点的数量如何影响该因子，结果如图 4-1 所示。从图中可以看出，豆雁集中分布于水体平均斑块面积为 0.6-1.1km²的区域，而当非物种分布点数目与豆雁分布点数量相等时，可以发现大部分的水体平均斑块面积聚集在 1km²附近，且波动较大，而随非物种分布点数量的增加，水体平均斑块面积逐渐集中于 0.6km²附近，且波动渐趋平缓，因此更能代表水体平均斑块面积的整体特征。

同时，为减小由于非物种分布点增多带来的误差，我们以豆雁夜宿尺度湿地斑块连接度为例，探究非物种分布点数量对模型表现的影响，结果如图 4-2 所示。从图中可以看出，当非物种分布点数量与豆雁的分布点数目相等，都是 581 个时，模型的 AUC 值最小，为 0.618，表示模型此时表现较差；而随着非物种分布点数量的增加，AUC 值逐渐增大，代表模型表现变好；当非物种分布点数量到达 10000 个时，AUC 值开始变得稳定。

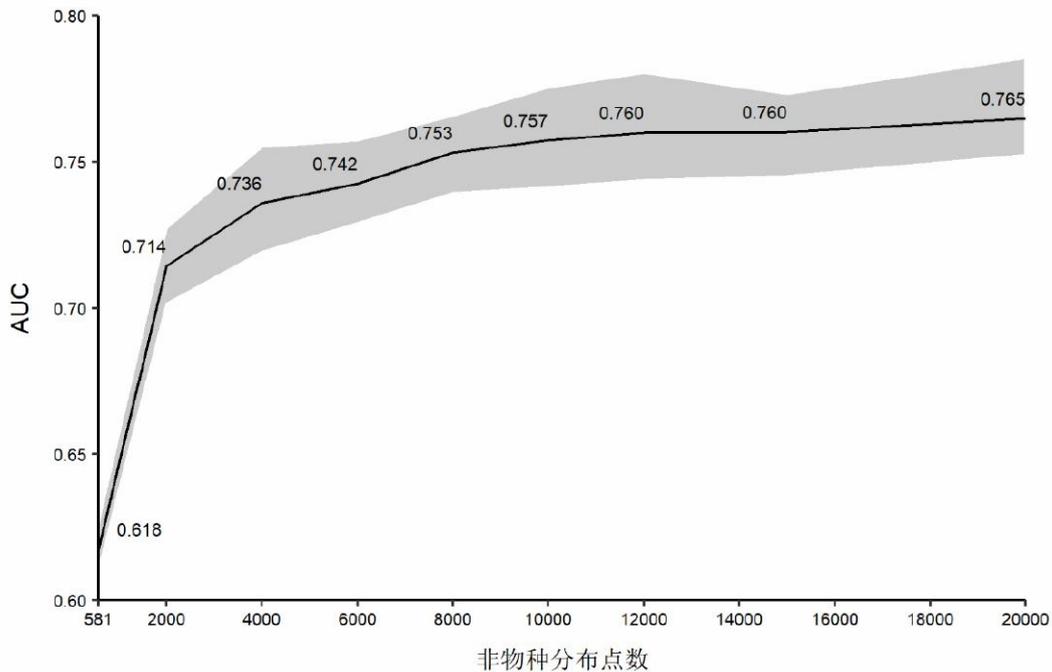


图 4-2 以夜宿尺度上湿地斑块连接度为例探究非物种分布点数目如何影响豆雁栖息地选择模型 AUC 值变化。灰色为运用最大熵模型 20 次自举重复实验结果的最大值和最小值之间的缓冲区。

综合以上分析，10000 个非物种分布点既能较好地代表整个研究区域内的环境特征，同时也具有较好的模型表现，因此我们选择 10000 个非物种分布点作为模型输入。然而，对结果的分析与解释还应考虑到因此而产生的偏差。

4.2.3 研究展望

在本研究中，我们以白额雁和豆雁为例对东亚水禽在春季核心停歇地的多尺度栖息地选择进行了分析，基于研究结果与前人研究，提出如下展望：

(1) 我们运用最大熵模型对白额雁和豆雁春季停歇地的栖息地选择进行了研究，而相关研究表明，白额雁和豆雁春、秋迁徙模式存在着一定的差别，这很可能导致它们在中途停歇地的春、秋栖息地选择过程发生变化，因此未来的研究可对比分析白额雁和豆雁在春、秋停歇地的栖息地选择，从而对白额雁与豆雁的栖息地选择模式有更全面的认识。

(2) 白额雁和豆雁作为长距离迁徙的水鸟，其在繁殖地和冬栖地的栖息地选择模式与在中途停歇地有所差别，未来的研究可对比分析白额雁和豆雁在繁殖地和冬栖地的栖息地选择进行研究，探究其是否存在类似的多尺度选择模式，从而对白额雁

和豆雁的整个生活史特征有较为完整的了解。

(3) 我们基于白额雁和豆雁对东亚水禽的栖息地选择进行研究, 研究物种数相对于整个水禽的物种集合来说还比较局限。因此, 未来的研究可增加研究物种数, 对东亚水禽的栖息地选择过程进行更为全面的研究。

(4) 我们运用最大熵模型对白额雁和豆雁的栖息地选择过程进行了研究, 最大熵模型是物种分布模型的一种, 如前文所述, 其存在着一定程度的理论限制, 因此在未来的相关研究中, 在注重对数据的筛选, 确定数据采样及数据质量等满足物种分布模型的理论前提的同时, 也需要开发更加完善的算法, 减小物种分布模型的计算局限性。

参考文献

- 曹铭昌, 刘高焕, 单凯, 等. 2010. 基于多尺度的丹顶鹤生境适宜性评价——以黄河三角洲自然保护区为例. 生物多样性 [J], 18: 283-291.
- 钱国桢, 王培潮, 祝龙彪, 等. 1983. 二十年来天目山鸟类群落结构变化趋势的初步分析. 生态学报 [J]: 262-268.
- 郭家良, 刘雪华, 杨萍, 徐冰. 豆雁在中国的春季迁徙路线及迁徙停歇地 [J]. 动物学杂志, 2015, 50(02): 288-293.
- 李晓民, 王永庆, 李亚芹. 豆雁迁徙行为观察 [J]. 国土与自然资源研究, 1996(02): 59-72
- 熊舒. 鄱阳湖国家级自然保护区白额雁越冬生态研究 [D]. 南昌大学, 2011.
- 张建龙. 2001. 湿地公约履约指南 [M]. 中国林业出版社.
- ACEVEDO P, JIMÉNEZ-VALVERDE A, LOBO J M, et al. 2012. Delimiting the geographical background in species Distribution modelling. *Journal of Biogeography* [J], 39: 1383-1390.
- ALLARD K, GILCHRIST H G 2002. Kleptoparasitism of herring gulls taking eider eggs by Canada geese. *Waterbirds* [J], 25: 235-238.
- AMAT J A, GREEN A J 2010. Waterbirds as Bioindicators of Environmental Conditions [M].
- AMEZAGA J M, SANTAMARÍA L, GREEN A J 2002. Biotic wetland connectivity - Supporting a new approach for wetland policy. *Acta Oecologica* [J], 23: 213-222.
- ANDERSON M J, CRIBBLE N A 1998. Partitioning the variation among spatial, temporal and environmental components in a multivariate data set. *Australian Journal of Ecology* [J], 23: 158-167.
- ARZEL C, ELMBERG J, GUILLEMAIN M 2006. Ecology of spring-migrating Anatidae: A review. *Journal of Ornithology* [J], 147: 167-184.
- BARVE N, BARVE V, JIMÉNEZ-VALVERDE A, et al. 2011. The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling* [J], 222: 1810-1819.
- BATTIN J, LAWLER J J 2006. Cross-scale correlations and the design and analysis of avian habitat selection studies. *The Condor* [J], 108: 59-70.
- BEATTY W S, WEBB E B, KESLER D C, et al. 2014. Landscape effects on mallard habitat selection at multiple spatial scales during the non-breeding period. *Landscape Ecology* [J], 29: 989-1000.
- BELL R H 1970. The use of the herb layer by grazing ungulates in the Serengeti. *Animal populations in relation to their food resources* [J], 10: 111-124.
- BERGEN K M, GILBOY A M, BROWN D G 2007. Multi-dimensional vegetation structure in modeling avian habitat. *Ecological Informatics* [J], 2: 9-22.

- BODELIER P L, STOMP M, SANTAMARIA L, et al. 2006. Animal-plant-microbe interactions: direct and indirect effects of swan foraging behaviour modulate methane cycling in temperate shallow wetlands. *Oecologia [J]*, 149: 233-244.
- BRIDGE E S, ROSS J D, CONTINA A J, et al. 2015. Do molt-migrant songbirds optimize migration routes based on primary productivity? *Behavioral Ecology [J]*, 27.
- BUECHNER M 1989. Are small-scale landscape features important factors for field studies of small mammal dispersal sinks? *Landscape Ecology [J]*, 2: 191-199.
- BUEHLER D M, PIERSMA T 2008. Travelling on a budget: predictions and ecological evidence for bottlenecks in the annual cycle of long-distance migrants. *Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences [J]*, 363: 247-266.
- BYRNE M E, MCCOY J C, HINTON J W, et al. 2014. Using dynamic Brownian bridge movement modelling to measure temporal patterns of habitat selection. *Journal of Animal Ecology [J]*, 83: 1234-1243.
- CABEZA M, ARPONEN A, JAATTELA L, et al. 2010. Conservation planning with insects at three different spatial scales. *Ecography [J]*, 33: 54-63.
- CAO L, BARTER M, LEI G 2008. New Anatidae population estimates for eastern China: Implications for current flyway estimates. *Biological Conservation [J]*, 141: 2301-2309.
- CHEFAOUI R M, LOBO J M 2008. Assessing the effects of pseudo-absences on predictive distribution model performance. *Ecological Modelling [J]*, 210: 478-486.
- CHEN C, QIAN C, DENG A, et al. 2012. Progressive and active adaptations of cropping system to climate change in Northeast China. *European Journal of Agronomy [J]*, 38: 94-103.
- CREEL S, WINNIE J, MAXWELL B, et al. 2005. Elk alter habitat selection as an antipredator response to wolves. *Ecology [J]*, 86: 3387-3397.
- CUNNINGHAM M A, JOHNSON D H 2011. Seeking parsimony in landscape metrics. *The Journal of Wildlife Management [J]*, 75: 692-701.
- DECESARE N J, HEBBLEWHITE M, SCHMIEGELOW F, et al. 2012. Transcending scale dependence in identifying habitat with resource selection functions. *Ecological Applications A Publication of the Ecological Society of America [J]*, 22: 1068-1083.
- DRENT R H, DAAN S 1980. The prudent parent - Energetic adjustments in avian breeding. *ARDEA [J]*, 68: 225-252.
- DRENT R H, EICHHORN G, FLAGSTAD A, et al. 2007. Migratory connectivity in Arctic geese: Spring stopovers are the weak links in meeting targets for breeding. *Journal of Ornithology [J]*, 148: S501-S514.
- DRENT R H, FOX A D, STAHL J 2006. Travelling to breed. *Journal of Ornithology [J]*, 147: 122-134.
- EIDEN G, KAYADJANIAN M, VIDAL C 2000. Capturing landscape structures: Tools. From land cover to landscape diversity in the European Union [J]: 7-15.
- ELITH J, GRAHAM C H 2009. Do they? How do they? Why do they differ? On finding reasons for differing performances of species distribution models. *Ecography [J]*, 32: 66-77.

- ELITH J, H. GRAHAM C, P. ANDERSON R, et al. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* [J], 29: 129-151.
- ELITH J, LEATHWICK J R 2009. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time [M], *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*: 677-697.
- ELITH J, PHILLIPS S J, HASTIE T, et al. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions* [J], 17: 43-57.
- ELMBERG J, NUMMI P, POYSA H, et al. 1993. Factors affecting species number and density of dabbling duck guilds in North Europe. *Ecography* [J], 16: 251-260.
- ELY C R, NIEMAN D J, ALISAUSKAS R T, et al. 2013. Geographic variation in migration chronology and winter distribution of midcontinent Greater White-Fronted Geese. *Journal of Wildlife Management* [J], 77: 1182-1191.
- FOX A D, LE C, BARTER M, et al. 2008. The functional use of East Dongting Lake, China, by wintering geese. *Wildfowl* [J], 58: 3-19.
- FOX A D, MADSEN J, BOYD H, et al. 2005. Effects of agricultural change on abundance, fitness components and distribution of two arctic-nesting goose populations. *Global Change Biology* [J], 11: 881-893.
- FOX A D, WALSH A 2012. Warming winter effects, fat store accumulation and timing of spring departure of Greenland White-fronted Geese *Anser albifrons flavirostris* from their winter quarters. *Hydrobiologia* [J], 697: 95-102.
- FURNESS R W, GREENWOOD J J D 1993. *Birds as monitors of environmental change* [M]. Springer Netherlands.
- GLEASON H A 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* [J], 53: 7-26.
- GONG P, NIU Z, CHENG X, et al. 2010. China's wetland change (1990-2000) determined by remote sensing. *Science China-Earth Sciences* [J], 53: 1036-1042.
- GONG P, WANG J, YU L, et al. 2013. Finer resolution observation and monitoring of global land cover: first mapping results with Landsat TM and ETM+ data. *International Journal of Remote Sensing* [J], 34: 2607-2654.
- GRAHAM C H, RON S R, SANTOS J C, et al. 2004. Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in Dendrobatid frogs. *Evolution* [J], 58: 1781-1793.
- GREEN A J, ELMBERG J 2014. Ecosystem services provided by waterbirds. *Biological Reviews* [J], 89: 105-122.
- GREEN A J, FRISCH D, MICHOT T C, et al. 2013. Endozoochory of seeds and invertebrates by migratory waterbirds in Oklahoma, USA. *Limnetica* [J], 32: 39-46.
- HARDT R A, FORMAN R T T 1989. Boundary form effects on woody colonization of reclaimed surface mines. *Ecology* [J], 70: 1252-1260.
- HEDENSTRÖM A, ALERSTAM T 1997. Optimum fuel loads in migratory birds: distinguishing between time and energy minimization. *Journal of Theoretical Biology* [J], 189: 227-234.

- HIDDING B, NOLET B A, DE BOER T, et al. 2010. Above- and below-ground vertebrate herbivory may each favour a different subordinate species in an aquatic plant community. *Oecologia* [J], 162: 199-208.
- HORNE J S, GARTON E O, KRONE S M, et al. 2007. Analyzing animal movements using Brownian bridges. *Ecology* [J], 88: 2354-2363.
- HUANG T, LIU Z, PAN Y, et al. 1998. Land-cover survey in northeast China using remote sensing and GIS. *Chinese Geographical Science* [J], 8: 264-270.
- INTERNATIONAL W 2012. Waterbird population estimates, fifth edition [M]. Wetlands International Wageningen, The Netherlands.
- JACKSON S T, BETANCOURT J L, BOOTH R K, et al. 2009. Ecology and the ratchet of events: Climate variability, niche dimensions, and species distributions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* [J], 106: 19685-19692.
- JAEGER J A G 2000. Landscape division, splitting index, and effective mesh size: new measures of landscape fragmentation. *Landscape Ecology* [J], 15: 115-130.
- JANKOWIAK L, SKORKA P, LAWICKI L, et al. 2015a. Patterns of occurrence and abundance of roosting geese: the role of spatial scale for site selection and consequences for conservation. *Ecological Research* [J], 30: 833-842.
- JANKOWIAK L, SKÓRKAP, LAWICKI L, et al. 2015b. Patterns of occurrence and abundance of roosting geese: the role of spatial scale for site selection and consequences for conservation. *Ecological Research* [J], 30: 833-842.
- JARMAN P 1974. The social organisation of antelope in relation to their ecology. *Behaviour* [J], 48: 215-267.
- JASMIN J-N, ROCHEFORT L, GAUTHIER G 2008. Goose grazing influences the fine-scale structure of a bryophyte community in arctic wetlands. *Polar Biology* [J], 31: 1043-1049.
- JEDLIKOWSKI J, CHIBOWSKI P, KARASEK T, et al. 2016. Multi-scale habitat selection in highly territorial bird species: Exploring the contribution of nest, territory and landscape levels to site choice in breeding rallids (Aves: Rallidae) . *Acta Oecologica* [J], 73: 10-20.
- JESCHKE J M, STRAYER D L 2008. Usefulness of Bioclimatic Models for Studying Climate Change and Invasive Species. *Annals of the New York Academy of Sciences* [J], 1134: 1-24.
- JOHNSON D H 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* [J], 61: 65-71.
- JONES J 2001. Habitat selection studies in avian ecology: a critical review. *The Auk* [J], 118: 557-562.
- KAMEDA K, KOBA K, HOBARA S, et al. 2006. Pattern of natural ¹⁵N abundance in lakeside forest ecosystem affected by cormorant-derived nitrogen [M], *Limnology and Aquatic Birds*. Springer: 69-86.
- KHARITONOV S P, NOWAK D J, NOWAK A I, et al. 2009. White-fronted and bean geese breeding near snowy owls, peregrine falcons, and rough-legged buzzards at the Taimyr Peninsula. *Biology Bulletin* [J], 36: 643-646.

- KIM H-J, PARK H-C 2011. Populations change of the Bean Goose (*Anser fabalis*) wintering at the Upo Wetland, Korea. *Journal of Ecology and Field Biology* [J], 34: 69-74.
- KOPER N, SCHMIEGELOW F K K 2006. A multi-scaled analysis of avian response to habitat amount and fragmentation in the Canadian dry mixed-grass prairie. *Landscape Ecology* [J], 21: 1045-1059.
- KRANSTAUBER B, KAYS R, LAPOINT S D, et al. 2012. A dynamic Brownian bridge movement model to estimate utilization distributions for heterogeneous animal movement. *Journal of Animal Ecology* [J], 81: 738-746.
- KRANSTAUBER B, SMOLLA M 2016. move: Visualizing and analyzing animal track data. R package version 2.0.0 [M].
- LE COMBER S C, STEVENSON M D 2012. From Jack the Ripper to epidemiology and ecology. *Trends in Ecology & Evolution* [J], 27: 307-308.
- LEOPOLD C R, HESS S C 2013. MULTI-SCALE HABITAT SELECTION OF THE ENDANGERED HAWAIIAN GOOSE. *Condor* [J], 115: 17-27.
- LEOPOLD C R, HESS S C 2014. Corridor- and stopover-use of the Hawaiian goose (*Branta sandvicensis*), an intratropical altitudinal migrant. *Journal of Tropical Ecology* [J], 30: 67-78.
- LEVIN S A 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* [J], 73: 1943-1967.
- LI H, REYNOLDS J F 1994. A Simulation Experiment to Quantify Spatial Heterogeneity in Categorical Maps. *Ecology* [J], 75: 2446-2455.
- LIGEZA S, SMAL H 2003. Accumulation of nutrients in soils affected by perennial colonies of piscivorous birds with reference to biogeochemical cycles of elements. *Chemosphere* [J], 52: 595-602.
- LIMA S L, DILL L M 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* [J], 68: 619-640.
- LINDSTR, XF, M, et al. 1991. Maximum fat deposition rates in migrating birds. *Ornis Scandinavica (Scandinavian Journal of Ornithology)* [J], 22: 12-19.
- LINDSTROM Å 1990. The role of predation risk in stopover habitat selection in migrating bramblings, *Fringilla montifringilla*. *Behavioral Ecology* [J], 1: 102-106.
- LIU Z, HUBBARD K G, LIN X, et al. 2013. Negative effects of climate warming on maize yield are reversed by the changing of sowing date and cultivar selection in Northeast China. *Global Change Biology* [J], 19: 3481-3492.
- LU C Y, WANG Z M, LI L, et al. 2016. Assessing the conservation effectiveness of wetland protected areas in Northeast China. *Wetlands Ecology and Management* [J], 24: 381-398.
- MACKINNON J, VERKUIL Y I, MURRAY N 2012. IUCN situation analysis on East and Southeast Asian intertidal habitats, with particular reference to the Yellow Sea (including the Bohai Sea) . Occasional paper of the IUCN species survival commission [J], 47.
- MAYOR S J, SCHNEIDER D C, SCHAEFER J A, et al. 2009. Habitat selection at multiple scales. *Ecoscience* [J], 16: 238-247.
- MCGARIGAL K, MARKS B J 1995. FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure.

- MCGARIGAL K, MCCOMB W C 1995. Relationships between landscape structure and breeding birds in the Oregon Coast Range. *Ecological Monographs* [J], 65: 235-260.
- MCGARIGAL K, WAN H Y, ZELLER K A, et al. 2016. Multi-scale habitat selection modeling: a review and outlook. *Landscape Ecology* [J]: 1-15.
- MCLOUGHLIN P D, MORRIS D W, FORTIN D, et al. 2010. Considering ecological dynamics in resource selection functions. *Journal of Animal Ecology* [J], 79: 4-12.
- MITCHELL C, COLHOUN K, FOX A D, et al. 2010. Trends in goose numbers wintering in Britain & Ireland, 1995 to 2008. *Ornis Svecica* [J], 20: 128-143.
- NIU Z, ZHANG H, WANG X, et al. 2012. Mapping wetland changes in China between 1978 and 2008. *Chinese Science Bulletin* [J], 57: 2813-2823.
- NOLET B A 2004. Overcompensation and grazing optimisation in a swan-pondweed system? *Freshwater Biology* [J], 49: 1391-1399.
- NUMMI P, SJÖBERG K, PöYSÄ H, et al. 2000. Individual foraging behaviour indicates resource limitation: an experiment with mallard ducklings. *Canadian Journal of Zoology* [J], 78: 1891-1895.
- OLFF H D, DE LEEUW J, BAKKER J, et al. 1997. Vegetation succession and herbivory in a salt marsh: changes induced by sea level rise and silt deposition along an elevational gradient. *Journal of Ecology* [J]: 799-814.
- ORIANI G H, PEARSON N E 1979. On the theory of central place foraging. *Analysis of ecological systems*. Ohio State University Press, Columbus [J]: 155-177.
- ORIANI G H, WITTENBERGER J F 1991. Spatial and temporal scales in habitat selection. *American Naturalist* [J]: S29-S49.
- OWEN M 1972. Some factors affecting food intake and selection in white-fronted geese. *The Journal of Animal Ecology* [J]: 79-92.
- PALM E C, NEWMAN S H, PROSSER D J, et al. 2015. Mapping migratory flyways in Asia using dynamic Brownian bridge movement models. *Movement Ecology* [J], 3: 3-3.
- PEARSON R G, DAWSON T P 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* [J], 12: 361-371.
- PETERSON A T, HOLT R D 2003. Niche differentiation in Mexican birds: using point occurrences to detect ecological innovation. *Ecology Letters* [J], 6: 774-782.
- PHILLIPS S J, ANDERSON R P, SCHAPIRE R E 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* [J], 190: 231-259.
- QUINN J L, PROP J, KOKOREV Y, et al. 2003. Predator protection or similar habitat selection in red-breasted goose nesting associations: Extremes along a continuum. *Animal Behaviour* [J], 65: 297-307.
- RADTKE T M, DIETER C D 2010. Selection of pathways to foraging sites in crop fields by flightless Canada geese. *Human-Wildlife Interactions* [J], 4: 202-206.

- REINECKE K J, KAMINSKI R M, MOORHEAD D J, et al. 1989. Mississippi Alluvial Valley [M]. Texas Tech University Press.
- RENDÓN M A, GREEN A J, AGUILERA E, et al. 2008. Status, distribution and long-term changes in the waterbird community wintering in Doñana, south-west Spain. *Biological Conservation* [J], 141: 1371-1388.
- ROSENZWEIG M L 1981. A theory of habitat selection. *Ecology* [J], 62: 327-335.
- ROSIN Z M, SKORKA P, WYLEGALA P, et al. 2012. Landscape structure, human disturbance and crop management affect foraging ground selection by migrating geese. *Journal of Ornithology* [J], 153: 747-759.
- ROTENBERRY J T, WIENS J A 2009. Habitat relations of shrubsteppe birds: a 20-year retrospective. *The Condor* [J], 111: 401-413.
- SABANO Y, UEMURA S, KURECHI M 2012. The first record of Blue Morph Lesser Snow Goose *Anser caerulescens caerulescens* in Japan. *Journal of the Yamashina Institute for Ornithology* [J], 43: 177-183.
- SÁNCHEZ M I, GREEN A J, CASTELLANOS E M 2006. Temporal and spatial variation of an aquatic invertebrate community subjected to avian predation at the Odiel salt pans (SW Spain). *Archiv für Hydrobiologie* [J], 166: 199-223.
- SANCHEZ M I, HORTAS F, FIGUEROLA J, et al. 2012. Comparing the potential for dispersal via waterbirds of a native and an invasive brine shrimp. *Freshwater Biology* [J], 57: 1896-1903.
- SCHUMAKER N H 1996. Using landscape indices to predict habitat connectivity. *Ecology* [J], 77: 1210-1225.
- SHANNON C E 1949. WEAVER; W. (1949) : *The Mathematical Theory of Communication*. Urbana [J].
- SHIMADA T 2009. Current status and distribution of Greater White-fronted Goose in Japan. *Ornithological Science* [J], 8: 163-167.
- SHOCHAT E, ABRAMSKY Z, PINSHOW B, et al. 2002. Density-dependent habitat selection in migratory passerines during stopover: what causes the deviation from IFD? *Evolutionary Ecology* [J], 16: 469-488.
- SI Y, SKIDMORE A K, WANG T, et al. 2009. Spatio-temporal dynamics of global H5N1 outbreaks match bird migration patterns. *Geospatial Health* [J], 4: 65-78.
- SI Y, XIN Q, PRINS H H, et al. 2015. Improving the quantification of waterfowl migration with remote sensing and bird tracking. *Science Bulletin* [J], 60: 1984-1993.
- SI Y, XU Y, XU F, et al. 2018. Spring migration patterns, habitat use, and stopover site protection status for two declining waterfowl species wintering in China as revealed by satellite tracking. *Ecology and Evolution* [J]. 00:1-10. 0.
- SI Y L, SKIDMORE A K, WANG T J, et al. 2011. Distribution of Barnacle Geese *Branta leucopsis* in relation to food resources, distance to roosts, and the location of refuges. *ARDEA* [J], 99: 217-226.
- SPAUTZ H, NUR N, STRALBERG D, et al. 2006. Multiple-scale habitat relationships of tidal-marsh breeding birds in the San Francisco Bay estuary [M], *Studies in Avian Biology*: 247-269.

- SPILLING E, BERGMANN H, MEIER M 1999. Flock sizes in foraging White-fronted and Bean Geese in the Elbe Valley and their effects on flight distance and time budget. *Journal Fur Ornithologie* [J], 140: 325-334.
- SUTTLE K B, THOMSEN M A, POWER M E 2007. Species Interactions Reverse Grassland Responses to Changing Climate. *Science* [J], 315: 640-642.
- SYROECHKOVSKIY JR E 2006. Long-term declines in Arctic goose populations in eastern Asia. *Waterbirds around the world*, eds. GC Boere, CA Galbraith, and DA Stroud [J]: 649-662.
- TAGGART M A, FIGUEROLA J, GREEN A J, et al. 2006. After the Aznalcollar mine spill: arsenic, zinc, selenium, lead and copper levels in the livers and bones of five waterfowl species. *Environmental Research* [J], 100: 349-361.
- TAVARES D C, GUADAGNIN D L, DE MOURA J F, et al. 2015. Environmental and anthropogenic factors structuring waterbird habitats of tropical coastal lagoons: Implications for management. *Biological Conservation* [J], 186: 12-21.
- TIAN H, ZHOU S, DONG L, et al. 2015. Avian influenza H5N1 viral and bird migration networks in Asia. *Proceedings of the National Academy of Sciences* [J], 112: 172-177.
- VAN GILS J, TIJSEN W 2007. Short-term foraging costs and long-term fueling rates in central-place foraging swans revealed by giving-up exploitation times. *American Naturalist* [J], 169: 609-620.
- WEBB E B, SMITH L M, VRTISKAMP, et al. 2010. Effects of Local and Landscape Variables on Wetland Bird Habitat Use During Migration Through the Rainwater Basin. *Journal of Wildlife Management* [J], 74: 109-119.
- WIENS J A 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional ecology* [J], 3: 385-397.
- WIENS J A, KOTLIAR N B 1990. Multiple Scales of Patchiness and Patch Structure: A Hierarchical Framework for the Study of Heterogeneity. *Oikos* [J], 59: 253-260.
- WIENS J A, STRALBERG D, JONGSOMJIT D, et al. 2009. Niches, models, and climate change: Assessing the assumptions and uncertainties. *Proceedings of the National Academy of Sciences* [J], 106: 19729-19736.
- WIENS J J, ACKERLY D D, ALLEN A P, et al. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters* [J], 13: 1310-1324.
- WOBESER G A 2012. *Diseases of wild waterfowl* [M]. Springer Science & Business Media.
- XU Y, GONG P, WIELSTRA B, et al. 2016. Southward autumn migration of waterfowl facilitates cross-continental transmission of the highly pathogenic avian influenza H5N1 virus. *Scientific Reports* [J], 6.
- ZHANG Y, JIA Q, PRINS H H T, et al. 2015. Effect of conservation efforts and ecological variables on waterbird population sizes in wetlands of the Yangtze River. *Scientific Reports* [J], 5.
- ZHANG Y, PRINS H H T, CAO L, et al. 2016. Variation in Elevation and Sward Height Facilitate Coexistence of Goose Species through Allometric Responses in Wetlands. *Waterbirds* [J], 39: 34-44.

- ZHAO J, GUO J, XU Y, et al. 2015. Effects of climate change on cultivation patterns of spring maize and its climatic suitability in Northeast China. *Agriculture, Ecosystems & Environment* [J], 202: 178-187.
- ZHAO M J, CONG P H, BARTER M, et al. 2012. The changing abundance and distribution of Greater White-fronted Geese *Anser albifrons* in the Yangtze River floodplain: impacts of recent hydrological changes. *Bird Conservation International* [J], 22: 135-143.
- ZIEGLER U, SEIDOWSKI D, GLOBIG A, et al. 2010. Sentinel birds in wild-bird resting sites as potential indicators for West Nile virus infections in Germany. *Archives of virology* [J], 155: 965-969.

致 谢

三年充实而愉快的硕士研究生生活马上就要结束了，在此毕业之际，我要对在我完成学业期间帮助我、关心我的老师、同学和家人致以最真诚的谢意。

首先要感谢的是给予我悉心指导的司亚丽副教授。三年来，司老师除了给予我专业性的指点之外，还培养了我国际化的视野和独立研究的能力，并以她自信、热情和乐观的人格魅力深深地影响着我。司老师在研究上严谨求实，并一直孜孜不倦的开拓创新，她勤勉奉献的工作作风时刻感染和激励着我，让我无论在学术研究上还是待人处世方面都受益颇多，司老师的言传身教是我将来享用一生的财富。虽然论文的完成也意味着我的硕士阶段的学业的完成，但是司老师的教导我会永远牢记。

十分感谢地球系统科学系的每一位老师对我的无私教导，特别感激宫鹏教授对我的知遇之恩，以及他在百忙之中对我研究的指导和帮助，宫老师的指导使我获益匪浅。特别感谢地学系林光辉教授论文评议时提出的宝贵意见，感谢俞乐副教授和中国科学院动物所的李欣海副研究员对我研究的帮助和支持。

感谢李雪艳师姐在编程过程中对我的热心的帮助和指教，感谢 Ben Wilstra 在文章修改时提出的宝贵意见。

感谢研究组的徐燕洁、徐菲、魏洁、吕志远、吴汶钊、高博宇陪我度过三年的研究生生涯，不管在生活中还是学术上都给我重要的支持和帮助，让我在读研期间体会到了家的温暖，有你们真好！外业中我们互相扶持，科研上我们共同进步，生活上我们一起品味，这点点滴滴都将是我未来最美好的回忆。再次表示由衷的感谢，祝愿大家都有美好的前程，未来的人生一帆风顺！

感谢鄱阳湖国家级自然保护区的刘观华副局长、罗浩站长以及保护区其他成员对鸟类卫星追踪野外调查开展的照顾和帮助，让我对鄱阳湖和它的生态产生了深深的眷恋和热爱。

感谢我的家人对我无微不至的关心，家人无私的支持和包容一直是我奋斗前进的动力。

最后我要感谢地学系这个大家庭，感谢这个温暖和谐的集体给予了我的一切！本课题同时承蒙国家自然科学基金（41471347）资助，特此致谢。

再次感谢所有曾经给予我帮助和关心过我的人！

声 明

本人郑重声明：所呈交的学位论文，是本人在导师指导下，独立进行研究工作所取得的成果。尽我所知，除文中已经注明引用的内容外，本学位论文的研究成果不包含任何他人享有著作权的内容。对本论文所涉及的研究工作做出贡献的其他个人和集体，均已在文中以明确方式标明。

签 名：_____日 期：_____

个人简历、在学期间发表的学术论文与研究成果

个人简历

1991年5月16日出生于河北遵化市。

2010年9月考入北京科技大学冶金与生态工程学院生态学专业，2015年6月本科毕业并获得理学学士学位。

2015年9月考入清华大学地学系攻读全球变化生态学硕士至今。

发表的学术论文

- [1] Wenyuan Zhang, Xinhai Li, Le Yu, Yali Si. 2018. Multi-scale habitat selection by two declining East Asian waterfowl species at their core spring stopover area. *Ecological Indicators* 87:127-135. [SCI 收录, <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.12.035>]
- [2] Yali Si, Yanjie Xu, Fei Xu, Xueyan Li, Wenyuan Zhang, Ben Wielstra, Jie Wei, Guanhua Liu, Hao Luo, John Takekawa, Sivananintha Balachandran, Tao Zhang, Willem F. de Boer, Herbert H. T. Prins, Peng Gong 2018. Spring migration patterns, habitat use and stopover site protection status for two declining waterfowl species wintering in China revealed by satellite tracking. *Ecology and Evolution* 00:1–10. [SCI 收录, <https://doi.org/10.1002/ece3.4174>]
- [3] Yanjie Xu, Yali Si, Shenglai Yin, Wenyuan Zhang, Mikhail Grishchenko, Herbert H. T. Prins, Peng Gong, Willem F. de Boer 2018. Mismatch between habitat degradation and waterfowl migration flyway. *Landscape Ecology*. [SCI, Under Review]
- [4] Xiao Huang, Chaoqing Yu, Jiarui Fang, Guorui Huang, Jim Hall, Shaoqiang Ni, Xiaomeng Huang, Wenyuan Zhang 2018. A Dynamic agricultural prediction system for large-scale drought assessment on the Sunway TaihuLight supercomputer. *Computers and Electronics in Agriculture*. [SCI, Under Review]