

DOI: 10.20103/j.stxb.202205201429

张久红, 洪兆春, 崔建钊, 孙移斌, 赵存峰, 黄金夏, 马茂华. 景观基质对雅江中游河谷黑颈鹤冬季觅食地选择的影响. 生态学报, 2023, 43(18): 7701-7714.

Zhang J H, Hong Z C, Cui J Z, Sun Y B, Zhao C F, Huang J X, Ma M H. Effects of landscape matrix on winter foraging-habitat selection of Black-necked Crane in the middle reach of the Yarlung Zangbo River, Tibet, China. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(18): 7701-7714.

景观基质对雅江中游河谷黑颈鹤冬季觅食地选择的影响

张久红^{1, 2}, 洪兆春³, 崔建钊⁴, 孙移斌⁵, 赵存峰², 黄金夏^{1, 2}, 马茂华^{2, *}

1 重庆交通大学, 重庆 400074

2 中国科学院重庆绿色智能技术研究院, 重庆 400714

3 重庆自然博物馆, 重庆 400700

4 西藏自治区日喀则市科学技术局, 日喀则 857007

5 西藏自治区日喀则市林业和草原局, 日喀则 857099

摘要:生态系统中生境斑块并非孤立存在,而是嵌于周边景观基质中。生境内种群赖以生存的资源和环境条件不仅取决于生境本身,更与景观基质组成与结构紧密关联。黑颈鹤是青藏高原的旗舰物种,雅鲁藏布江中游河谷高寒湿地是全球最大的黑颈鹤越冬地,为其提供了良好的觅食生境。厘清该区域黑颈鹤觅食生境选择如何受景观基质组成结构的影响,对于青藏高原旗舰物种保护以及流域生态系统综合治理具有重要意义。运用景观生态学原理,以遥感影像和实地黑颈鹤种群调查数据为基础,结合景观基质多尺度缓冲区构建、相关分析以及 Maxent 模型,分析 2000—2020 年雅江中游河谷黑颈鹤国家级自然保护区(日喀则片区)景观格局时空变化和觅食地生境特征及其与黑颈鹤种群的关系,探究景观基质对黑颈鹤觅食地选择的影响,并利用关键生境因子模拟黑颈鹤生境适宜性分布。通过分析发现:(1)时间尺度上,雅江中游河谷耕地面积先增加后下降,滩地持续减少;空间尺度上,觅食黑颈鹤种群呈东多西少的集群分布特征,其分布范围与河谷内耕地分布基本吻合;(2)景观基质对黑颈鹤觅食地选择影响显著。景观结构上,黑颈鹤偏好连通性好、优势度高的景观基质;景观组成上,偏好基质中耕地和水域类型,这与黑颈鹤的觅食习性及对环境安全的生态位需求有关;(3)景观基质结构组成对黑颈鹤觅食地选择的影响具有显著的尺度效应。景观基质结构影响最显著的空间尺度为 1500—2000m。但基质中耕地、草地和水域等景观组成要素对黑颈鹤的影响具有不同空间尺度效应,分别为 1500m、3000m 和 4000m;(4)通过模型模拟,揭示出黑颈鹤适宜生境面积先增后减,但总体较 2000 年呈上升趋势,且基质中觅食地与耕地的距离、水域斑块密度和偏好景观组成的优势度始终是生境适宜性解释率最高的景观因子。本研究揭示出,该区域乡村规划应该统筹优化黑颈鹤栖息生境及其景观基质中的作物生产以及居民生活,形成以黑颈鹤旗舰物种保护为核心的高寒湿地生态系统综合管理模式,从而增强青藏高原高寒生态系统的稳定性和可持续性,同时也为深入研究物种生境选择机制提供了思路。

关键词:黑颈鹤;生境适宜性;景观基质;尺度效应;高寒湿地

Effects of landscape matrix on winter foraging-habitat selection of Black-necked Crane in the middle reach of the Yarlung Zangbo River, Tibet, China

ZHANG Jiuhong^{1, 2}, HONG Zhaochun³, CUI Jianzhao⁴, SUN Yibin⁵, ZHAO Cunfeng², HUANG Jinxia^{1, 2}, MA Maohua^{2, *}

1 Chongqing Jiaotong University, Chongqing 400074, China

基金项目:西藏日喀则市科技计划项目(RKZ2020KJ02, RKZ2021KJ03)

收稿日期:2022-05-20; 网络出版日期:2023-05-08

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: mamaohua@cigit.ac.cn

2 Chongqing Institute of Green and Intelligent Technology, Chinese Academy of Sciences, Chongqing 400714, China

3 Chongqing Natural History Museum, Chongqing 400700, China

4 Science and Technology Bureau of Xigaze, Tibet Autonomous Region, Xigaze 857007, China

5 Forestry and Grassland Bureau of Xigaze, Tibet Autonomous Region, Xigaze 857099, China

Abstract: In ecosystems, habitat patches are rarely isolated but embedded within surrounding landscape matrix. The resources and environmental conditions required by the species population not only depended on the habitats, but also on the composition and structure of landscape matrix surrounding the habitats. Black-necked crane is a flagship species on the Qinghai Tibet Plateau, and the alpine wetland along the valley of the middle reaches of the Yarlung Zangbo River is the world largest overwintering habitat providing a high-quality foraging environments for the species. Clarifying how the selection of foraging habitats of black-necked crane is influenced by landscape matrix is of great significance for flagship species protection and comprehensive management of watershed ecosystems. Based on landscape ecology principles, this study used the data from remote sensing images and field survey. By constructing multiple-scale buffer zones of landscape matrix, conducting multivariable correlation analyses, and building the Maxent model, spatial and temporal changes of landscape patterns and habitat characteristics, and their relatedness with black-necked crane population along the valley of the middle reaches of the Yarlung Zangbo River from 2000 to 2020 were analyzed. And then, the influences of landscape matrix structure on the selection of foraging sites of black-necked cranes were investigated. Further, the key habitat factors were used to simulate the habitat suitability distribution of the species. We found that: (1) Temporally, the area of croplands along the river valley increased during early years but decreased during recent years, and shallows continually decreased; Spatially, species population demonstrated a cluster distribution pattern concentrating on the east but less on the west, which overlaps with the distribution of cultivated land along the valley; (2) Landscape matrix significantly influenced the selection of foraging habitats. Structurally, black-necked cranes prefer foraging habitats surrounded by the matrix with high landscape connectivity and high dominance in landscape structure; compositionally, the matrix with cultivated land types are mostly preferred. If the matrix with high proportion of other landscape types or fragment cultivated-land patches, the species would not select the habitats within such matrix, which may relate to the foraging habits and the demand for environmental security of black-necked cranes; (3) The influences of structure and composition of landscape matrix on habitat selection of the species also showed scale effects. The most significantly influencing scale is 1500—2000 m, but different landscape types, such as cultivated land, grassland, and water area, showed different influence scales at 1500m, 3000 m and 4000 m, respectively; (4) Through modeling simulation, it is revealed that the suitable habitat area of black-necked crane increases at first and then decreases, but it shows an upward trend as a whole compared with that in 2000. The distance of the habitats to cropland, patch density of waters and landscape dominance were always the most contributing landscape factors in explaining the habitat suitability. The study reveals that, the rural planning in this region should optimize black necked crane's habitats and surrounding landscape matrix in which crop production and household living would be considered as a whole, forming a comprehensive management of the alpine wetland ecosystems taking the protection of the flagship species as the core. Such a management would enhance the stability and sustainability of the alpine ecosystems on the Qinghai Tibet Plateau. Meanwhile, results of this study also provide a perspective for in-depth studies on the mechanism of species habitat selection.

Key Words: black-necked crane; habitat suitability; landscape matrix; scale effect; alpine wetland

湿地是陆地与水生生态系统相互作用下形成的生态系统^[1],湿地生态系统中景观组成结构会直接影响系统的物质和能量流动^[2],对物种生存、生境质量、种群维持、迁移和交流具重要的影响^[3-4]。湿地景观中生境斑块并非孤立存在,而是镶嵌于作为背景生态系统的景观基质之中,因此,景观基质结构组成会影响物种对

栖息生境的选择。然而,生境适宜性研究往往关注生境尺度下物种在栖息地内的适宜程度,但对生境周边景观基质与镶嵌生境中受保护物种的关系研究尚不够深入。探究生境种群的变化特征及周边景观基质的关联性,有利于制定更有效的湿地珍稀物种保护及其栖息地管理措施。

青藏高原高寒湿地生态系统独特的景观条件孕育了众多珍稀物种。其中,黑颈鹤是最具代表性的物种之一。黑颈鹤是世界上唯一栖息于高原的迁徙性鹤类^[5],被列入《世界自然保护联盟物种红色名录》^[6],也是我国 I 级重点保护动物^[7]。黑颈鹤对生存环境要求较高,全球超过 60% 的黑颈鹤种群在西藏雅江中游河谷高寒湿地进行越冬^[8],其物种分布及其丰富度反映了生境质量和生态系统的健康程度,因而被誉为西藏高寒湿地生态系统的旗舰物种^[9],在高寒湿地生态系统中具有重要指示作用。为更好保护黑颈鹤种群,该地区设有雅鲁藏布江中游河谷黑颈鹤国家级自然保护区,区域内大量农耕地(尤其是青裸地)是黑颈鹤主要的觅食地。黑颈鹤在选择觅食地时,周边景观也是其选择的一部分,然而,景观基质结构组成如何影响黑颈鹤觅食生境选择? 答案尚不清晰。厘清这一问题对于完善黑颈鹤种群保护措施,制定高寒湿地自然保护区和流域生态系统管理规划,皆具有重要参考意义。

根据生境选择理论^[10]和景观生态学原理^[11-12],不同物种个体或种群对生存环境和景观格局配置的需求不同,不同位点和空间尺度下的区域具有不同的环境条件和景观结构,因而不同物种在不同生境中表现为明显的适生差异,即生境条件和景观结构组成要与物种生态位需求相匹配。对于鸟类而言,适宜的生境资源和合理的景观格局是其生境选择的关键影响因子^[13]。例如,依赖于作物的鸟类分布通常与耕地景观相关,依赖于水生植被的鸟类与潮水涨落相关^[14]。研究进一步发现,景观格局差异对鸟类分布影响显著,其中,景观结构丰富度^[15]、景观组成多样性和破碎度等因素均会影响鸟类的种群密度和多样性^[16]。目前,尽管鸟类生境选择的相关研究已关注景观因素的影响,但是较少深入分析物种生态位需求及其景观基质影响的尺度效应。越冬黑颈鹤主要以耕地残余作物为食,少量采食植物根茎、昆虫和鱼类,黑颈鹤体型较大,生性警觉,其生态位不仅是对栖息内觅食环境的需求,也是对周边不同空间尺度范围内景观基质安全性和资源可获得性等因素的需求^[17]。因此,我们推测,西藏雅江中游河谷能够成为全球最大的黑颈鹤越冬地,不仅与该地区气候、地形有关,还可能与区域景观结构组成特征有关,且具有明显的尺度效应。

西藏是国家重要的生态安全屏障,雅鲁藏布江中游河谷因其特殊的气候、区位与景观条件,成为世界上最为独特且脆弱的高寒湿地生态系统之一。本研究将以景观生态学中的异质性、选择性、尺度性、结构性、指标性等原理^[18-19],结合生境选择理论,分析雅江中游河谷高寒湿地的越冬黑颈鹤觅食地选择及其与景观基质结构组成的关系,以为黑颈鹤种群保护以及高寒湿地生态系统管理提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

雅鲁藏布江中游河谷黑颈鹤自然保护区(日喀则片区)于 1993 年成立,2003 年国家林业局批准晋升为国家级保护区。该保护区地处我国西藏自治区南部,介于 87°30'E—89°40'E,29°0'N—29°30'N。保护区紧沿雅鲁藏布江岸带分布,形状狭长,由西至东涉及拉孜县、谢通门县、萨迦县、南木林县等 4 个下辖县及县级市日喀则市,设有核心区、缓冲区、实验区等功能分区,东西跨幅达 200km,总面积近 2600km²。

为准确揭示景观基质对黑颈鹤种群觅食生境选择的影响,结合 2020 年黑颈鹤觅食地分布范围,最终选取雅鲁藏布江中游河谷黑颈鹤国家级自然保护区(日喀则片区)及其外围 6km 作为研究区域(图 1)。该地区属高原温带季风半湿润气候,平均海拔约 3700m,区内年均气温 3℃—6℃,最暖月平均气温>15℃,全年日照超过 3000h,年均降水量 300—500mm 之间,且 90% 以上降水均分布于夏季。区域内雅江河谷宽浅,谷底宽度均>1km,最宽可达 6—7km,河道内多沙洲和汉道,在平面上呈现错综复杂的辫状河流,具有独特的景观格局特征。雅江两岸有大片青裸种植地,收割后的残余作物为越冬期的黑颈鹤觅食提供了丰富的食物来源,为黑颈鹤种群提供了良好的越冬环境。

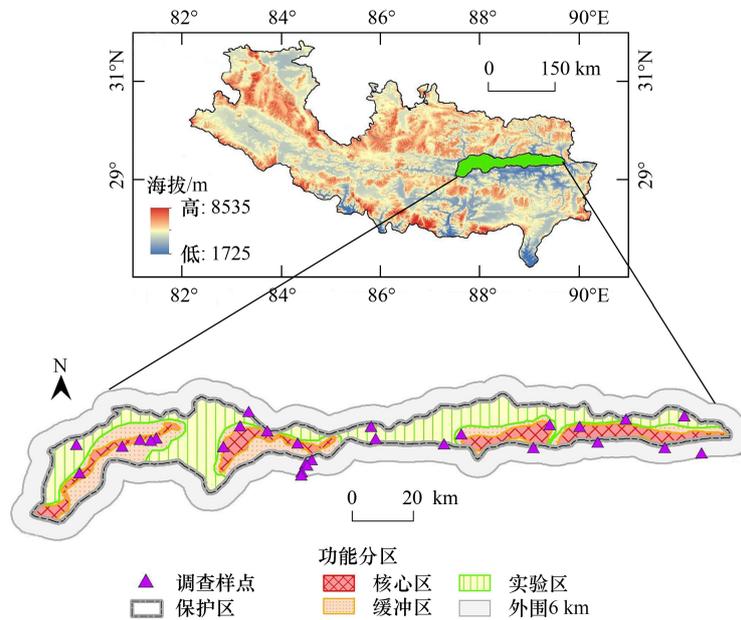


图1 研究区雅鲁藏布江中游河谷黑颈鹤国家级自然保护区(日喀则片区)区位图

Fig.1 Location of the study area, the National Reserve for the Black-necked Crane in the Middle Reaches of Yarlung Zangbo River (the Xigaze Region)

1.2 数据来源与预处理

1.2.1 遥感数据

基于地理空间数据云平台(<https://www.gscloud.cn/>),获取研究区域的2000年、2005年、2010年、2015年和2020年共5个年份的Landsat TM/EM影像,空间分辨率为30m。最终选取云量<10%,成像质量较高且成像时间尽可能在黑颈鹤越冬期的影像。使用ENVI 5.3对影像进行校正、镶嵌和裁剪等预处理,参照中国科学院土地利用分类体系及研究区域特点,利用监督分类的方法,将其划分为耕地(Cropland)、林地(Forest land)、草地(Grassland)、水域(Water)、滩地(Flood land)、裸地(Bare land)和建设用地(Construction land)等7种地类,并结合谷歌地球高精度影像和实地调查记录进行分类后处理和精度验证,kappa系数均>90%,表明分类精度可靠。

1.2.2 黑颈鹤分布数据

2020年黑颈鹤种群数据来源于西藏自治区日喀则市林业与草原局雅鲁藏布江中游河谷黑颈鹤国家级自然保护区管理处的黑颈鹤觅食地普查数据。本次普查采用同步计数法,参与调查的19名人员于2020年1月14日9:00—14:00分别到达日喀则的4个下辖县及县级市日喀则市的不同村庄进行调查,通过当地村民初步了解黑颈鹤分布情况,依据种群实际分布位置设立样点,并记录样点的经纬度、观测时间、地形地貌、黑颈鹤种群数量和生境干扰因素等。本次普查共记录了34个黑颈鹤样点数据,由于部分样点坐标与保护区范围偏离过远(>15km),未在本次研究区域范围内,且黑颈鹤数量较少(<5%),不具有代表性,故剔除。最终选取在自然保护区及其外围6km范围内的28个黑颈鹤样点数据用作本次研究。

在Maxent模型(最大熵模型)中使用的黑颈鹤分布坐标数据包含了上述2020年实地普查的坐标数据以及从世界鸟类数据库(<https://avibase.bsc-eoc.org/>)获取的坐标数据。世界鸟类数据库中记录了全球历年黑颈鹤被观测点的坐标,由于2020年之前的研究区内的越冬黑颈鹤观测数据较少,对应分析年份的坐标数据数量无法满足模型要求。因此,本研究2000年、2005年、2010年、2015年和2020年的觅食地生境适宜性分析中,均使用在研究区范围内且经处理去除空间自相关后得到的47个2000—2020年的黑颈鹤分布坐标数据。

1.3 研究方法

1.3.1 景观组成结构指标选取及计算

景观指数是景观格局的信息浓缩,对景观基质结构组成的分析尤为重要。本研究参照其它研究相关景观指标的选取方法^[20],利用主成分分析筛选出具有代表性且避免信息冗余的景观指数,综合研究需求,进一步筛选出在景观和类型 2 个水平上反映生境景观格局的组成、优势度、形状和聚散性等 9 个指数作为本研究的景观结构组成指标。选取指标如下:在景观水平上选取最大斑块指数(Largest patch index, LPI)、边缘密度(Edge density, ED)、景观形状指数(Landscape shape index, LSI)、蔓延度指数(Contagion index, CONTAG)、分离度指数(Splitting index, SPLIT)和香浓均匀度指数(Shannon's evenness index, SHEI);在类型水平上选取斑块所占景观面积(Percent of landscape, PLAND)、斑块密度(Patch density, PD)和景观分割度(Landscape division index, DIVISION)。

1.3.2 缓冲区构建与分析

为验证觅食黑颈鹤种群与景观结构组成关系的尺度效应,本文以 2020 年黑颈鹤 28 个黑颈鹤调查样点为圆心,以 500m 为等距间隔,利用 ArcGIS 缓冲区构建工具,构建从 500m 到 6000m 的 12 个缓冲区,并计算各年份不同缓冲半径内的景观结构组成指标,分析不同尺度内的景观基质组成、结构特征以及觅食黑颈鹤种群与景观基质关系的多尺度响应。

1.3.3 Pearson 相关性分析

经统计检验,计算所得出的上述 12 个尺度景观组成结构指标符合正态分布特征,随后采用 SPSS 23,将景观基质组成结构指标与调查样点黑颈鹤种群数据进行 Pearson 相关性分析,同时,对研究变量进行相关性计算和显著性检验,显著性 $P < 0.05$ 则表明变量间存在可靠的相关性。以此检验景观结构组成对黑颈鹤觅食生境选择的尺度效应。

1.3.4 Maxent 模型生境适宜性分析

Maxent 模型(最大熵模型)是以生态位为理论基础的物种分布预测模型,该模型可利用少数的物种出现点和多个约束物种分布的环境因子,模拟得到物种潜在的分布范围和概率^[21]。本文利用 ArcGIS 10.4 提取出研究区域任意位置到 7 种景观类型的欧氏距离,以上述相关分析中 9 个景观指数相关性最显著的空间尺度作为移动窗口法中的窗口半径参数,在 Fragstats 4.2 中运算得到景观格局空间分布栅格图。景观水平下相关性显著的 5 个指数作为黑颈鹤觅食地适宜性分析的景观结构因子,7 种景观的欧式距离栅格图和类型水平下相关性显著的 4 个指数作为景观组成因子,共同作为模型的生境因子。将筛选出的 47 个黑颈鹤出现点坐标以及 2000—2020 年各个年份的 16 个景观生境因子分别导入 Maxent 4.3.1 软件中运行,模型设置 75% 训练数据集,25% 测试验证数据集,10000 迭代次数,并重复运算 10 次,经 ROC(Receiver operating characteristic curve)精度评估,AUC(Area under curve) > 0.8 ,模型可靠。利用 ArcGIS 10.4 重分类(Reclassify)工具,将适宜程度划分为不适宜(< 0.2)、低度适宜(0.2—0.5)、中度适宜(0.5—0.7)和高度适宜(> 0.7)4 个等级。

2 研究结果分析

2.1 黑颈鹤生境景观时空演变特征

研究区域 2000—2020 年的景观空间格局及面积变化见图 2 和表 1。整体上,研究区以草地为主要景观类型,面积占比达 68.56%—70.12%,耕地和滩地为次要类型,面积占比分别为 13.46%和 20.91%。水域、林地、裸地和建设用地面积占比较小,均不足 3%。在时间尺度上,研究区景观格局变动较大,耕地先增加后减少,但总体上较 2000 年呈上升趋势,由 754.24km²增加到 969.68km²,增幅 28.56%;建设用地呈现持续增长趋势,由 20.44km²增加到 70.95km²,增幅达 247.11%,滩地是面积下降得最多的景观类型,由 741.14 km²下降到 362.16 km²,下降 51.13%;其余景观类型变化幅度不大。在空间分布上,耕地的分布主要沿雅江岸带呈东多西少的空间格局,研究区东部的雅江与香曲河交汇区域(红色圈区域)是耕地面积增加的主要集中区域,中部

耕地面积也有较大变动,2000—2010 年面积增加,随后减少(蓝色圈区域);西部耕地面积呈逐年增加趋势(黑色圈区域);建设用地主要以日喀则市区为中心向外扩张,雅江沿岸亦存在村落的建设与扩增;滩地因耕地的扩张迅速减少,其变化区域与耕地变化区域基本一致。

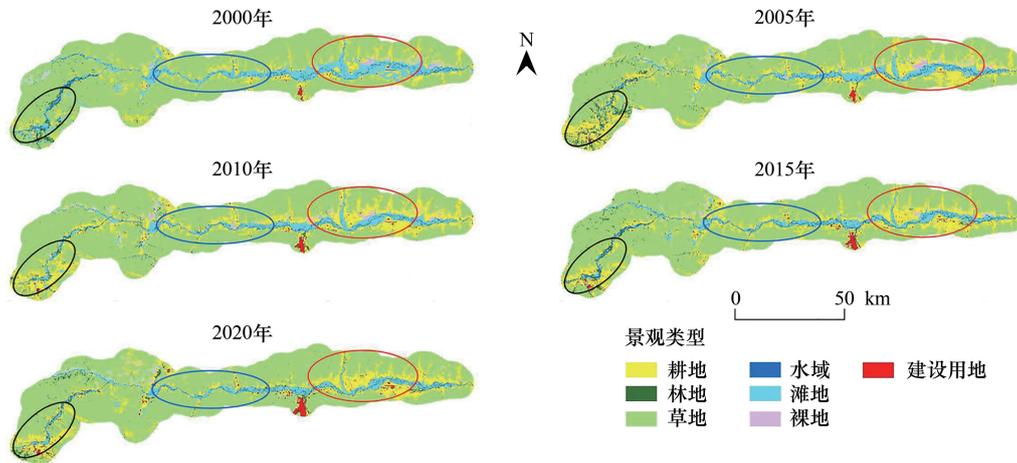


图 2 景观空间格局特征

Fig.2 Characteristics of landscape spatial pattern

红色圈:东部耕地变化区域;蓝色圈:中部耕地变化区域;黑色圈:西部耕地变化区域

表 1 研究区 2000—2020 年景观面积/ km^2

Table 1 Area of different landscape types of the study area from 2000 to 2020

年份 Year	耕地 Cropland	林地 Forest land	草地 Grassland	水域 Water	滩地 Flood land	裸地 Bare land	建设用地 Construction land
2000	754.24	54.47	3842.86	106.77	741.14	84.80	20.44
2005	1159.78	101.30	3628.51	122.96	458.19	106.89	27.11
2010	1171.71	53.20	3644.18	106.30	463.80	130.62	34.92
2015	1085.70	60.19	3812.54	147.76	381.63	70.46	46.45
2020	969.68	83.05	3930.10	104.79	362.16	84.00	70.95

2.2 黑颈鹤种群数量分布及其生境特征

2.2.1 黑颈鹤数量与分布

2020 年研究区域黑颈鹤种群的数量见表 2。从数量上看,2020 年 28 个调查样点的黑颈鹤总数量达 9772 只,4 个分区总数量排序为核心区>外围 6km>缓冲区>实验区,种群密度排序为核心区>缓冲区>外围 6km>实验区。核心区是黑颈鹤分布最多、密度最高的区域,总数量占比 49.38%,种群密度达 9.34 只/ km^2 。其次是保护区外围 6km,其成体数量 2069 只,亚成体数量 791 只,总占比 29.27%,但其种群密度较小,仅 0.95 只/ km^2 。缓冲区和实验区的总数量占比分别占 14.24%和 7.11%,种群密度为 1.95 只/ km^2 和 0.51 只/ km^2 。

2020 年研究区域黑颈鹤种群数量的空间分布如图 3 所示。研究区域内黑颈鹤种群数量呈现出东多西少的空间差异,且呈现出空间集群的分布形式。黑颈鹤分布最多的是东部雅江与香曲河交汇区域(红色圈区域),总数量超过 4000 只,其次是雅江岸带中部区域(蓝色圈区域),分布数量最少的是研究区的西部区域(黑色圈区域)。三个黑颈鹤空间分布集群与耕地分布区域基本一致。

2.2.2 黑颈鹤生境的空间特征

黑颈鹤调查样点生境特征统计结果见表 3。觅食地黑颈鹤种群海拔范围在 3793—4412m 之间,平均值为 3951.86m,坡度分布在 0.53%—43.14%,平均值较小,仅为 9.68%;从与不同景观类型的距离来看,黑颈鹤种群最偏好耕地,距离平均值为 28.88m。而觅食地与裸地、水域、建设用地的距离较远,平均值达 1000m 以上。

表 2 2020 年黑颈鹤数量

Table 2 Population of black-necked cranes in 2020

功能分区 Sectorization	成体数量/只 Number of adults	亚成体数量/只 Number of subadults	总计/只 Total	种群密度/(只/hm ²) Population density	占比/% Percentage
核心区 Core area	4455	370	4825	9.34	49.38
缓冲区 Buffer area	986	406	1392	1.95	14.24
实验区 Experimental area	616	79	695	0.51	7.11
外围 6km Buffer 6km	2069	791	2860	0.95	29.27
总计 Total	8126	1646	9772	1.74	100

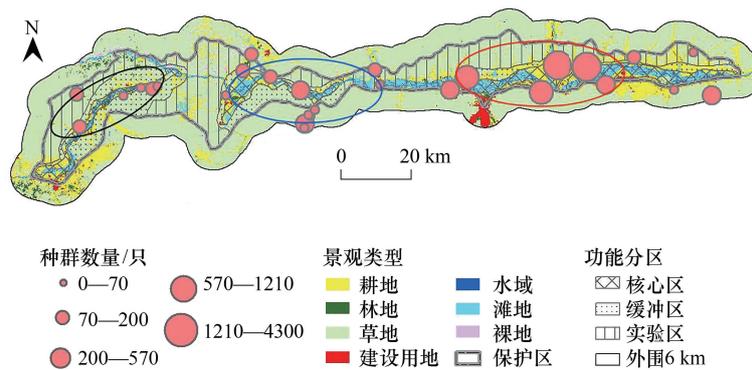


图 3 黑颈鹤种群分布特征

Fig.3 Distribution characteristics of black-necked crane populations

红色圈:研究区东部黑颈鹤集群;蓝色圈:研究区中部黑颈鹤集群;黑色圈:研究区西部黑颈鹤集群

表 3 黑颈鹤生境特征

Table 3 Habitat characteristics of black-necked crane

生境特征 Habitat characteristics	最小值 Minimum	最大值 Maximum	平均值 Average	中位数 Median	标准误差 Standard error
海拔 Altitude	3793.00	4412.00	3951.86	3900.50	153.07
坡度 Slope	0.53	43.14	9.68	6.38	10.54
最近耕地距离 Nearest Cropland distance	0.00	248.19	28.88	0.00	57.94
最近林地距离 Nearest Forest land distance	30.44	3085.43	602.54	406.09	679.70
最近草地距离 Nearest Grassland distance	0.00	340.27	106.00	93.20	102.90
最近水域距离 Nearest Water distance	0.00	6249.82	1319.92	798.70	1619.24
最近滩地距离 Nearest Flood land distance	0.00	3804.83	678.42	407.53	769.56
最近裸地距离 Nearest Bare land distance	137.73	5676.67	1472.13	1221.78	1235.52
最近建设用地距离 Nearest Construction land distance	80.38	6360.23	1198.15	384.68	1645.00

2.3 觅食地景观基质空间结构与组成特征

景观水平下,黑颈鹤觅食地景观基质组成结构在不同空间尺度下的变化如图 4 所示。其中,蔓延度指数、形状指数和分离度指数随着空间尺度的增加呈现上升趋势,边缘密度、最大斑块指数呈现下降趋势,而香农均匀度指数基本保持不变。表明随着生境区域空间尺度的增大,景观的连通性加强,形态趋于复杂,优势度减弱。

觅食地周边景观基质不同空间尺度的景观指数变化如图 5 所示。其中,草地和滩地的斑块所占景观面积比例随空间尺度的增加呈上升趋势,其余景观类型呈下降趋势;7 种景观类型的斑块密度均呈现下降趋势;耕地的景观分割度上升,而草地的景观分割度下降,其余景观类型基本保持不变。同时,景观基质中各景观类型

在 1500—2000m 半径内组成结构变化较大,超过 2000m 以上,景观组成和结构相似,变化幅度较小。

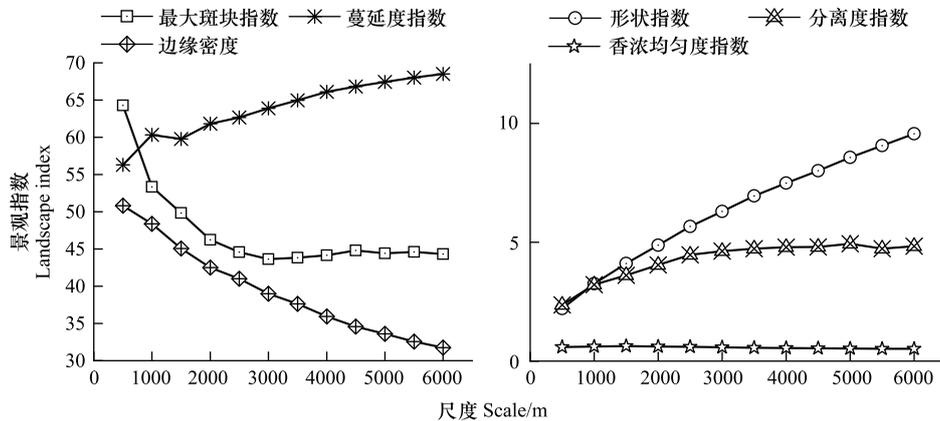


图 4 不同尺度下的景观指数变化 (景观水平)

Fig.4 Landscape index changes at different scales (landscape level)

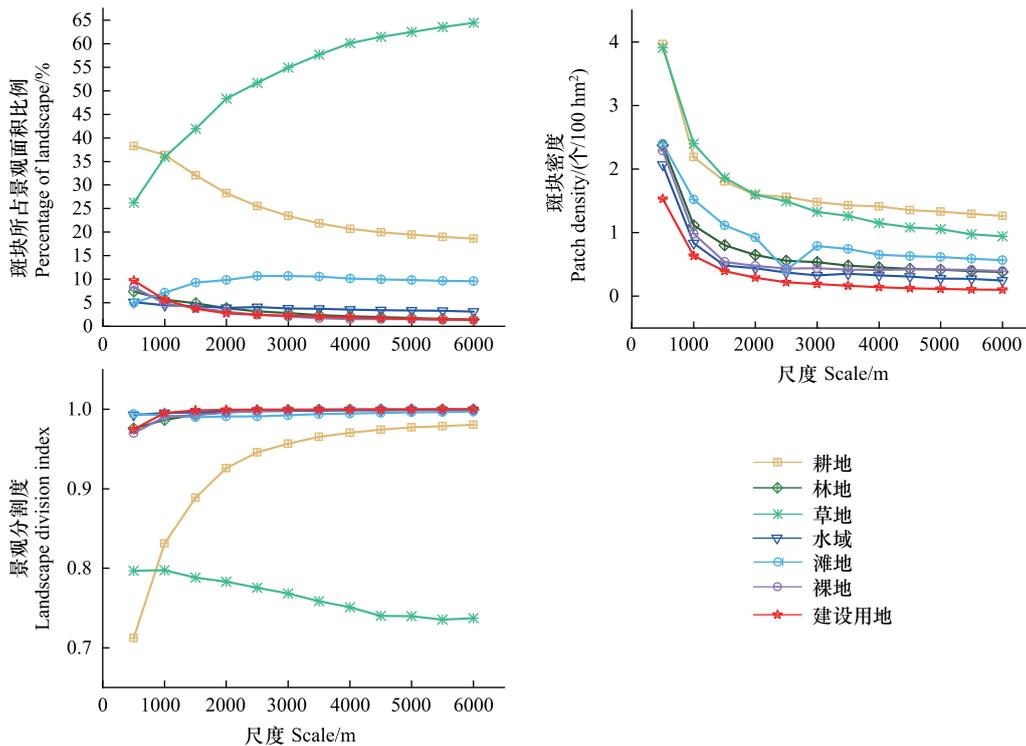


图 5 不同尺度景观指数变化(类型水平)

Fig.5 Landscape index changes at different scales (class level)

2.4 觅食地黑颈鹤种群与不同尺度景观基质结构组成的关联

在景观水平下,黑颈鹤数量与 6 个景观指数呈现出不同程度的相关性(表 4)。最大斑块指数和蔓延度指数与黑颈鹤种群数量呈正相关,形状指数、分离度指数和香浓均匀度指数与黑颈鹤种群数量负相关,而边缘密度与黑颈鹤种群数量的相关性在所有空间尺度下均未通过显著性检验。从空间尺度上来看,黑颈鹤种群数量与不同空间尺度的相关性呈现差异性。在 1000m 尺度以下,所有景观指数与黑颈鹤数量的相关性 $P>0.05$,均不显著。而随着尺度的增加,相关性均增强;尺度达到 1500m 时,除边缘密度外的 5 个景观指数的相关性均通过显著性检验,其中蔓延度指数、分离度指数和香浓均匀度指数与种群数量的相关性达到最大值;尺度达到

2000m 时,最大斑块指数和形状指数与种群数量的相关性达到最大值;各指数相关性达到峰值以后,随着空间尺度的增加,相关性逐渐减小。表明黑颈鹤种群在选择觅食地时,更偏向于周边景观基质中斑块连通性好、斑块优势度高的区域,而对景观形状复杂、斑块破碎的区域相对排斥。同时,越冬黑颈鹤种群对觅食地生境景观基质组成结构具有显著的尺度效应,1500—2000m 是与黑颈鹤生境选择相关性最显著的空间尺度。

表 4 黑颈鹤数量与不同尺度的景观指数的相关性(景观水平)

Table 4 Correlation between black-necked crane population and landscape indices at different scales (landscape level)

尺度 Scale	最大斑块指数 Largest patch index	边缘密度 Edge density	形状指数 Landscape shape index	蔓延度指数 Contagion index	分离度指数 Splitting index	香农均匀度指数 Shannon's evenness index
500	0.093	-0.009	-0.008	0.097	-0.119	-0.037
1000	0.277	-0.209	-0.186	0.203	-0.302	-0.206
1500	0.356 *	-0.252	-0.364 *	0.323 *	-0.361 *	-0.328 *
2000	0.388 *	-0.197	-0.368 *	0.212	-0.337 *	-0.228
2500	0.386 *	-0.141	-0.341 *	0.170	-0.291	-0.192
3000	0.383 *	-0.089	-0.315 *	0.137	-0.255	-0.162
3500	0.374 *	-0.064	-0.310	0.089	-0.215	-0.112
4000	0.366 *	-0.043	-0.309	0.068	-0.189	-0.091
4500	0.337 *	-0.023	-0.305	0.052	-0.173	-0.077
5000	0.332 *	-0.011	-0.301	0.035	-0.160	-0.060
5500	0.334 *	-0.005	-0.305	0.026	-0.165	-0.051
6000	0.338 *	0.007	-0.309	0.013	-0.162	-0.041

* 为 $P < 0.05$

对于景观基质中不同景观类型,觅食地黑颈鹤种群数量与耕地、草地和水域 3 种景观类型显著相关,而与其它景观类型相关性不显著(图 6)。大于 1500m 空间尺度,黑颈鹤种群数量与耕地面积占比呈显著正相关,与耕地景观分割度呈显著负相关,且相关性均随尺度增加而增强,相关系数达到 0.6—0.9;在 3000m 以上黑颈鹤种群数量与草地面积占比呈显著负相关;而在 4000m 以上时,与水域斑块密度呈正相关,相关系数在 0.3—0.5 之间。

综合以上结果,黑颈鹤种群的觅食地选择与景观基质组成结构有密切关联。其中,影响最大的景观类型为耕地、草地和水域,黑颈鹤更偏向于选择基质中耕地面积占比较大、连通性强、水域密度较高的区域,而不选择基质中草地组成面积占比较高的区域。

2.5 黑颈鹤觅食地适宜性模拟分析

将上述相关分析得出的具有显著性的景观指数利用 Fragstats 4.2 中的移动窗口法空间化,相关性最大的空间尺度作为移动窗口分析法空间化的半径参数,并与空间上任意一点到 7 种景观的欧式距离分布数据共同组成 16 个景观结构和组成因子,作为其生境因子。利用黑颈鹤分布点坐标和 2000—2020 年的生境因子在 Maxent 模型进行黑颈鹤觅食地生境适宜性模拟,其 AUC 值分别为 0.838、0.840、0.84、0.832 和 0.862,模型精度可靠。

Maxent 模型模拟结果如图 7 所示。在空间分布上,黑颈鹤的适宜生境沿雅江岸带分布,且在东部雅江与香曲河交汇处存在大面积高度适宜区,这与研究区域内耕地景观所在区域有高度吻合。从面积上看,2000—2020 年的 5 个时间节点中,高度适宜区面积分别为 311.10km²、378.37km²、353.16 km²、344.67 km² 和 344.82km²,中度和高度适宜区总面积占比达 12.44%、14.62%、13.86%、13.41% 及 13.37%,呈现出先增加后小幅减少的变化趋势,但总体面积相较于 2000 年均有所增加,这与耕地面积变化趋势是一致的。表明研究时段内,该区域生态环境有所改善,适宜黑颈鹤觅食的生境面积增多,生境质量提升。

2000—2020 年对黑颈鹤觅食地适宜性模型贡献率最高的 5 个生境因子见表 5。觅食地与景观基质中耕地的距离以及水域斑块密度两个生境因子的贡献率在 5 个年份中均较大,其平均贡献率分别为 24.62% 和

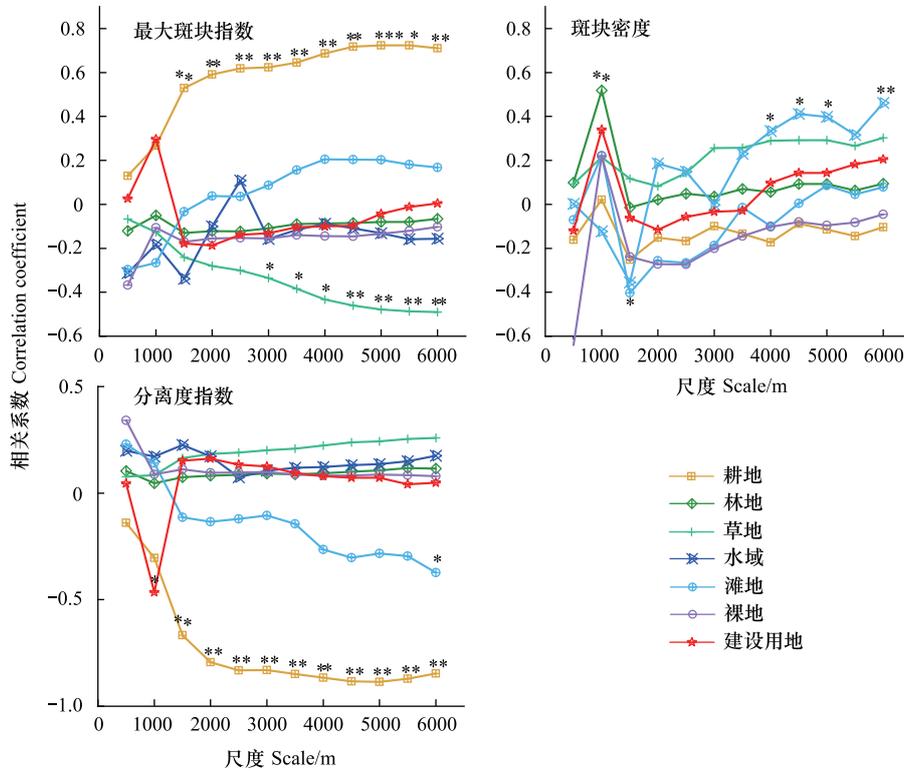


图 6 黑颈鹤数量与不同尺度下的景观指数的相关性(类型水平)

Fig.6 Correlation between black-necked crane population and landscape indices at different scales (class level)

*为 $P < 0.05$, **为 $P < 0.01$

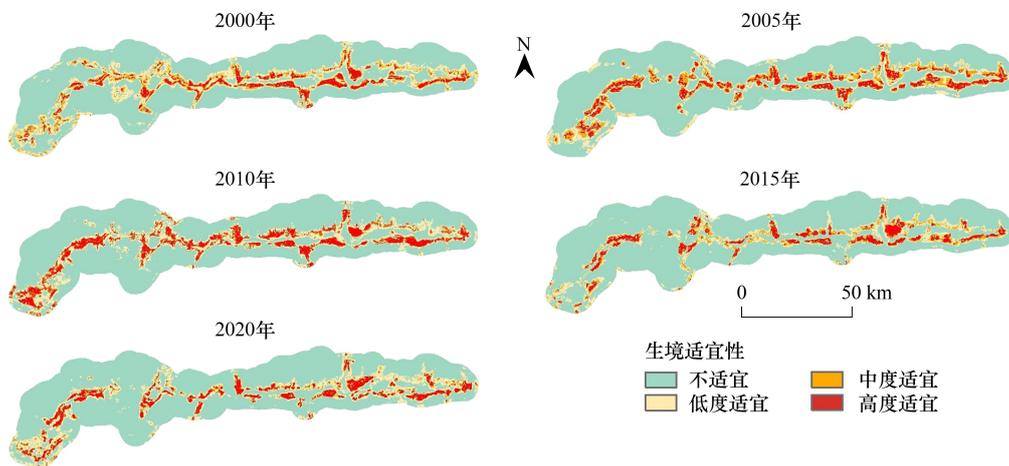


图 7 黑颈鹤觅食地适宜性分布

Fig.7 Suitability Distribution of foraging ground of Black-necked Crane

18.38%,最大斑块指数在 2000—2010 年贡献率较大,而随后降低;觅食地与建设用地距离的贡献率也较大,且随时间呈上升趋势;而其余景观因子无明显规律。此结果表明,景观基质中耕地和水域类型是黑颈鹤觅食地选择中最为关键的影响因素,而景观结构中偏好景观类型优势度的影响较大,建设用地对黑颈鹤觅食地生境选择的影响逐年增加,这可能是由于建设用的扩张对种群的干扰增多。

表 5 生境因子及贡献率

Table 5 Habitat factors and contribution rate

年份 Year	生境因子 Habitat factor	贡献率 Contribution/%	年份 Year	生境因子 Habitat factor	贡献率 Contribution/%
2000	与耕地的距离	22.4	2015	与耕地的距离	48.3
	水域斑块密度	20.9		水域斑块密度	11.6
	最大斑块指数	20.1		耕地分割度	11.5
	与建设用地的距离	13.9		草地所占景观面积比例	8.3
	与水域的距离	6.5		与林地的距离	8.3
2005	耕地分割度	30.3	2020	与耕地的距离	21.5
	水域斑块密度	26.5		与建设用地的距离	20.3
	与耕地的距离	19.0		耕地分割度	18.2
	与建设用地的距离	8.2		水域密度	15.6
	最大斑块指数	7.2		与草地的距离	6.3
2010	与草地的距离	32.3			
	水域斑块密度	17.3			
	与耕地的距离	11.9			
	与建设用地的距离	10.0			
	最大斑块指数	9.1			

3 讨论

3.1 黑颈鹤觅食地选择对景观基质结构组成具偏好性

对于景观基质结构而言,黑颈鹤种群在所有尺度上与景观基质最大斑块指数、蔓延度指数正向相关,与形状指数、分离度指数和香农均匀度指数负向相关,即景观基质的完整性和连通性越高,黑颈鹤种群越会选择嵌于其中的觅食地,而景观基质中斑块形状的复杂度和破碎度越高,黑颈鹤种群越不会选择。景观基质中斑块破碎化会降低景观的连通性,影响物种在这一区域内的活动,从而降低生境适宜性,导致物种不会在该景观背景下选择栖息地^[22-24]。有研究表明,生境周边景观基质的质量比相对孤立的生境斑块大小或数量更能影响草原鸟类对生境的选择^[25]。觅食是越冬季的黑颈鹤最重要的行为之一,觅食地周边景观基质中斑块形状的破碎和复杂程度越高,会增加黑颈鹤选择觅食地的难度^[26],对黑颈鹤种群的生存造成负面影响。

对于景观基质组成而言,黑颈鹤种群对基质中耕地、水域和草地类型对黑颈鹤种群影响最大。黑颈鹤在选择觅食地时,最倾向于选择景观基质中耕地占比较大、连通性好,水域斑块密度较高的生境。这与黑颈鹤的觅食习性有关^[27]。取食行为是黑颈鹤在越冬期的主要行为活动,其时长超过总体活动的 50%^[28]。耕地内的残余农作物是黑颈鹤的主要食物来源^[29],有学者对云南大山包、贵州草海等地的黑颈鹤生境适宜性进行了分析,其结果也表明耕地类型是影响黑颈鹤觅食地选择最为关键的因素之一^[30-31]。而作为大型涉禽,充足水源也是黑颈鹤生存条件之一^[32]。雅江中游河网密布,河谷地区以农业活动为主,种植大片青稞和冬小麦,为越冬黑颈鹤提供了水源和食物来源。尽管草地中的草本植物种子、根茎也是黑颈鹤的食物来源之一,但占比较小(<10%)^[33]。因此,为获取充足食物和水源,黑颈鹤在选择觅食地时,更偏好景观基质中面积占比大、优势度高且连通性强的耕地景观类型,而不选择其他类型面积占比较大、耕地和水域斑块破碎的生境。此外,在主要以玉米为食的丹顶鹤生境研究中也发现,丹顶鹤种群同样表现出对景观基质中农田景观类型更偏好的规律^[34],这种现象可能是谱系关系相近的鹤类对觅食地周边景观组成的普遍需求。

3.2 黑颈鹤觅食地选择对景观基质结构组成的偏好呈现尺度效应

景观基质结构组成对黑颈鹤觅食地的选择具有显著的尺度效应。对于景观结构而言,1500—2000m 尺度上觅食地中黑颈鹤种群与景观基质中景观结构指数相关性最强;对于景观组成而言,不同景观组成对黑颈鹤觅食地选择的影响尺度不同,耕地、草地和水域类型对黑颈鹤觅食地选择影响显著的尺度分别为 1500m、

3000m 和 4000m。这反映出黑颈鹤对安全性和资源可获得性的生态位需求。但其生态位并不完全由生境尺度决定,而是由生境和景观基质共同决定。决定生境选择的因素是复杂的,实际上是生态系统中各种因素综合作用的结果,包括生境本身的特性、鸟类的性状特征、食物的可获得性、环境的安全性等因素,任何生境和景观环境的改变均会引起鸟类行为、生理甚至心理等变化,从而影响鸟类的生境选择。鸟类的生境选择既反映了该物种的适生进化历史,又与环境条件紧密关联。因此,个体或种群生存需要的生存环境和景观空间,其生态位是适生进化的结果。对于黑颈鹤而言,其性状表现为,体型较大,体重在 4—6kg 之间,在觅食地需要补充较多食物,一般从天亮到黄昏一直都在觅食,且活动范围广,生性警觉,对觅食地安全要求较高^[35]。因此,黑颈鹤在选择觅食地生境时,可能会根据其生态位需求,优先选择食物充足和环境安全的生境区域,且在较小尺度空间范围内(1500—2000m),对景观结构和耕地类型较为敏感。同时也会受觅食地所处环境的视野范围、水源密度等因素影响,具体表现为在中尺度下(3000—4000m)与草地和水域类型相关。不仅是鸟类,大型底栖生物群落^[36]及地表节肢动物多样性^[37]也同样表现出相似的空间尺度效应。总之,这种尺度效应可能是由不同物种的生态位需求以及其所在环境所具备的资源条件共同作用决定的^[38]。

3.3 雅江中游河谷越冬黑颈鹤种群保护建议

研究区域越冬地黑颈鹤主要以残余农作物(主要为青稞)为食,对景观基质中连通性好、优势度高的耕地景观组成有较强偏好,而耕作机械化程度的提高会减少农业残留物^[39]。而且据我们观察,黑颈鹤对机械噪音非常敏感,耕作机械化对黑颈鹤也是一种干扰。因此,我们建议,应加强保护区传统耕作方式的保护,避免斑块破碎化而产生不利于黑颈鹤生境选择的负面影响。同时,在黑颈鹤生境适宜区域建立专项生态补偿机制,鼓励保护性耕作方式,确保黑颈鹤种群有充足的食物来源。

此外,景观基质结构组成对黑颈鹤觅食地选择的影响具有尺度效应,偏好 1500—2000m 尺度下连通性好、形状复杂性和人为干扰度较低、食物充足的开阔环境。然而,在实地调查中发现,该尺度下作物种植区一般距离人居区较近,人为干扰因素强。因此,在高寒湿地动物保护的景观规划中,应适当调整人居地、耕地以及景观结构区域间的布局,形成有利于黑颈鹤觅食的土地利用优化模式,降低对黑颈鹤觅食行为的干扰。结合乡村振兴规划,统筹优化黑颈鹤觅食生境景观格局、作物生产以及居民生活,形成以黑颈鹤旗舰物种保护为核心的高寒湿地生态系统综合管理机制,增强青藏高原高寒生态系统的稳定性和可持续性。

最后,针对黑颈鹤生境选择尚需更细致的研究,除觅食地生境外,夜宿地对黑颈鹤种群的生存也尤为重要。后续研究将进一步结合实地调查、GPS 定位系统和红外成像等手段,形成从觅食、夜宿,到栖息地生境,再到景观基质的嵌套式生境适宜性分析,结合物种性状的进化历史以及与其他物种的种间关系,从而系统阐明黑颈鹤生境选择机制,并完善生境选择理论。

4 结论

归纳上述结果,西藏雅鲁藏布江中游河谷黑颈鹤国家级自然保护区(日喀则片区)景观格局时空变化特征明显,时间尺度上耕地景观类型呈现先增加后减少的变化特征,而建设用地持续增加,同时滩地面积减少;空间尺度上表现为耕地在雅江与香曲河交汇区域较为集中。觅食黑颈鹤种群分布呈现东多西少、集群分布的特征,东、中、西三个主要分布区域与耕地集中区域基本吻合。景观基质结构组成与黑颈鹤觅食地选择具有较强的关联性,就景观结构而言,黑颈鹤种群偏好在景观连通性和优势度高的基质中选择觅食地,而不会选择形状复杂、斑块破碎的景观基质;就景观组成而言,影响最大的是耕地和水域类型,耕地斑块连通性、优势度和水域密度较高的区域更易被黑颈鹤选择。同时,景观基质结构组成对黑颈鹤觅食地选择的影响具有显著的尺度效应,景观结构影响的最显著空间尺度是 1500—2000m,而不同景观组成对觅食地选择影响的空间尺度不同,这种现象主要与该物种觅食习性以及对环境安全的生态位需求有关。通过黑颈鹤生境适宜性模型分析,发现 2000—2020 年该区域适宜黑颈鹤觅食的生境面积呈先增加后减少的趋势,但总体面积相较于 2000 年均有所增加,生境质量提升,这与耕地面积变化趋势是一致的。此外,觅食地与耕地距离、水域斑块密度和偏好景观

的优势度始终是贡献率最多的景观要素,建设用地扩张对黑颈鹤觅食地选择的负面影响逐年增加。因此,在该高寒湿地景观规划中,应适当调整人居地、耕地与水域的空间布局,协调满足黑颈鹤种群的食物供给和生境安全等生态位需求,从而更好地保护黑颈鹤种群,提升青藏高原高寒生态系统的稳定性和可持续性。

参考文献 (References):

- [1] Nie Y, Li A N. Erratum to: assessment of alpine wetland dynamics from 1976—2006 in the vicinity of mount Qomolangma (Everest). *Wetlands*, 2011, 31(5): 1007.
- [2] 吴燕锋, 章光新. 流域湿地水文调蓄功能研究综述. *水科学进展*, 2021, 32(3): 458-469.
- [3] Wilson M C, Chen X Y, Corlett R T, Didham R K, Ding P, Holt R D, Holyoak M, Hu G, Hughes A C, Jiang L, Laurance W F, Liu J J, Pimm S L, Robinson S K, Russo S E, Si X F, Wilcove D S, Wu J G, Yu M J. Habitat fragmentation and biodiversity conservation: key findings and future challenges. *Landscape Ecology*, 2016, 31(2): 219-227.
- [4] Haddad N M, Brudvig L A, Clobert J, Davies K F, Gonzalez A, Holt R D, Lovejoy T E, Sexton J O, Austin M P, Collins C D, Cook W M, Damschen E I, Ewers R M, Foster B L, Jenkins C N, King A J, Laurance W F, Levey D J, Margules C R, Melbourne B A, Nicholls A O, Orrock J L, Song D X, Townshend J R. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, 2015, 1(2): e1500052.
- [5] Liu Q, Li F S, Buzzard P, Qian F W, Zhang F, Zhao J L, Yang J X, Yang X J. Migration routes and new breeding areas of black-necked cranes. *The Wilson Journal of Ornithology*, 2012, 124(4): 704-712.
- [6] 汪松. 中国濒危动物红皮书-鸟类. 北京: 科学出版社, 1998: 199-201.
- [7] 何静平. 国家重点保护野生动物名录. *云南国防*, 2004(3): 48.
- [8] 仓决卓玛, 杨乐, 李建川, 央金卓嘎. 西藏黑颈鹤的保护与研究现状. *四川动物*, 2008, 27(3): 449-453.
- [9] 方宇, 张学霞, 郭长庆. 若尔盖湿地黑颈鹤生境适宜性. *生态学杂志*, 2020, 39(9): 3021-3031.
- [10] Jones L R, Johnson S A, Hudson C M, Zollner P A, Swihart R K. Habitat selection in a recovering bobcat (*Lynx rufus*) population. *PLoS One*, 2022, 17(8): e0269258.
- [11] Wang G, Wang C, Guo Z R, Dai L J, Wu Y Q, Liu H Y, Li Y F, Chen H, Zhang Y N, Zhao Y X, Cheng H, Ma T W, Xue F. A multiscale approach to identifying spatiotemporal pattern of habitat selection for red-crowned cranes. *Science of the Total Environment*, 2020, 739: 139980.
- [12] Harris J P, Smith L M, McMurry S T. Interacting gradients of selection and survival probabilities to estimate habitat quality: an example using the Gray Vireo (*Vireo vicinior*). *Ecological Indicators*, 2021, 131: 108210.
- [13] Furness R W, Greenwood J J D. Birds as monitors of environmental change. *Colonial Waterbirds*, 1996, 19(1): 156.
- [14] 阮得孟, 孙勇, 程嘉伟, 刘大伟, 鲁长虎. 盐城自然保护区新洋港河口不同生境冬季鸟类群落组成及其梯度变化. *生态学报*, 2015, 35(16): 5437-5448.
- [15] Steverding M, Leuschner C. Auswirkungen des Fichtenanbaus auf Die Brutvogelgemeinschaften einer submontan-montanen Waldlandschaft (Kaufunger Wald, Nordhessen). *Effects of Norway spruce monocultures on the structure of bird communities in a submontane-montane forested landscape of Central Germany. Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 2002, 121(2): 83-96.
- [16] 刘大钊, 周立志. 安徽安庆菜子湖国家湿地公园景观格局变化对鸟类多样性的影响. *生态学杂志*, 2021, 40(7): 2201-2212.
- [17] Bishop M A, 李凤山. 农业耕作活动对西藏越冬黑颈鹤食性及食物可获得性的影响. *生物多样性*, 2002, 10(4): 393-398.
- [18] Cavigliasso P, Phifer C C, Knowlton J L, Licata J A, Flaspohler D J, Webster C R, Chacoff N P. Influence of landscape composition on wild bee communities: effects of functional landscape heterogeneity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2022, 340: 108150.
- [19] Lazar A, Mushinski R M, Bending G D. Landscape scale ecology of *Tetracladium* spp. fungal root endophytes. *Environmental Microbiome*, 2022, 17(1): 40.
- [20] Abdolalazadeh Z, Ebrahimi A, Mostafazadeh R. Landscape pattern change in Marakan protected area, Iran. *Regional Environmental Change*, 2019, 19(6): 1683-1699.
- [21] Phillips S J, Dudík M. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 2008, 31(2): 161-175.
- [22] Gehlhausen S M, Schwartz M W, Augspurger C K. Vegetation and microclimatic edge effects in two mixed-mesophytic forest fragments. *Plant Ecology*, 2000, 147(1): 21-35.
- [23] Liu F, McShea W J, Li D Q. Correlating habitat suitability with landscape connectivity: a case study of Sichuan golden monkey in China. *Ecological Modelling*, 2017, 353: 37-46.
- [24] Sork V L, Smouse P E. Genetic analysis of landscape connectivity in tree populations. *Landscape Ecology*, 2006, 21(6): 821-836.

- [25] McDonald L, Koper N. Landscape openness, not patch size or grassland amount, drives area sensitivity of songbirds in northern tall-grass prairies. *Landscape Ecology*, 2022, 37(4): 951-967.
- [26] 韩雪松, 郭玉民. 西藏林芝黑颈鹤越冬地潜在威胁的模型分析. *野生动物学报*, 2018, 39(3): 539-549.
- [27] 李凤山, 马建章. 越冬期黑颈鹤个体行为生态的研究. *生态学报*, 2000, 20(2): 293-298.
- [28] Zhang M M, Hu C S, Sun X J, Su H J. Seasonal migration and daily movement patterns of sympatric overwintering black-necked cranes (*Grus nigricollis*) and common cranes (*Grus grus*) in Caohai, Guizhou, China. *Waterbirds*, 2021, 44(2): 167-174.
- [29] Wu D W, Hu C S, Zhang M M, Li Z M, Su H J. Foraging habitat selection of overwintering Black-necked Cranes in the farming area surrounding the Caohai Wetland, Guizhou Province, China. *Avian Research*, 2020, 11: 5.
- [30] 阮欧, 刘绥华, 陈芳, 罗杰, 胡海涛. 基于多源遥感的贵州草海国家级自然保护区黑颈鹤生境适宜性评价. *生态学报*, 2022, 42(5): 1947-1957.
- [31] 吴风志, 王金亮, 申娟, 胡文英, 郑买红, 道美标. 云南大山包自然保护区黑颈鹤觅食区适宜性评价研究. *测绘与空间地理信息*, 2021, 44(8): 96-100.
- [32] 张海波. 草海等乌蒙山湿地越冬水鸟群落及黑颈鹤(*Grus nigricollis*)选择比较[D]. 贵阳: 贵州大学, 2015.
- [33] Dong H Y, Lu G Y, Zhong X Y, Yang X J. Winter diet and food selection of the Black-necked Crane *Grus nigricollis* in Dashanbao, Yunnan, China. *PeerJ*, 2016, 4: e1968.
- [34] 吴庆明, 杨宇博, 邹红菲, 陶蕊, 李全亮. 扎龙保护区春季丹顶鹤觅食的农田生境利用分析. *生态学报*, 2017, 37(9): 3212-3217.
- [35] 武大伟. 草海越冬黑颈鹤(*Grus nigricollis*)农耕区觅食地选择与空间利用格局研究[D]. 贵阳: 贵州大学, 2020.
- [36] 张婷婷, 高宇, 王思凯, 刘鉴毅, 张涛, 宋超, 赵峰, 庄平. 河口湿地景观格局与大型底栖生物群落的尺度效应研究. *海洋渔业*, 2018, 40(6): 679-690.
- [37] 边振兴, 杨玉静, 果晓玉, 关明昊, 于森. 农业景观异质性地表节肢动物多样性影响的最优尺度分析. *生态学杂志*, 2022, 41(3): 512-519.
- [38] Spaak J W, Godoy O, De Laender F. Mapping species niche and fitness differences for communities with multiple interaction types. *Oikos*, 2021, 130(12): 2065-2077.
- [39] Kuang F L, Li F S, Liu N, Li F Q. Effect of flock size and position in flock on vigilance of black-necked cranes (*Grus nigricollis*) in winter. *Waterbirds*, 2014, 37(1): 94-98.