

DOI: 10.20103/j.stxb.202405221180

徐逸飞, 李翅. 耦合物种交互关系及栖息地时空分异的多因素候鸟分布机制. 生态学报, 2025, 45(5): 2184-2199.

Xu Y F, Li C. Study on the multi-factor distribution mechanisms of migratory birds: coupling species interactions and spatiotemporal differentiation of habitats. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(5): 2184-2199.

耦合物种交互关系及栖息地时空分异的多因素候鸟分布机制

徐逸飞, 李 翅*

北京林业大学园林学院, 北京 100083

摘要: 全球生物多样性正以前所未有的速度衰退, 约 14% 的候鸟种群面临数量减少或灭绝的严峻挑战。识别对候鸟栖息格局有关键影响的驱动因素, 对于濒危珍稀候鸟的保护管理及生物多样性恢复策略的制定和实施至关重要。研究以东营市为研究对象, 通过集成 MaxEnt、InVEST 和优化参数地理探测器(OPG)模型, 系统分析了 28 种候鸟的适生区分布格局及栖息地质量演变, 并通过量化各类驱动因素对候鸟栖息格局的相对贡献及耦合机制, 识别了关键驱动因素类型。研究结果表明: (1) 东营市 28 种候鸟及其竞争种的适生空间在黄河口生态旅游区高度重叠, 与本地留鸟的重叠率为 85.84%, 与互花米草的重叠率为 20.74%; (2) 2000—2020 年, 研究区土地利用变更较为频繁, 区域景观多样性总体缩减了 27.10%。研究区生境质量总体维持在中低水平, 且除中低等级空间外, 其它等级空间均不同程度扩张。生境质量指数的聚集效应显著, 各级空间以持续增强的高值聚集为主; (3) 种间竞争是影响研究区候鸟栖息分布的关键驱动因素类型, 其次是人类活动、栖息生境与气候环境。雁鸭类、鹤鹑类和其它类候鸟展现出相似的环境响应机制, 而鸻鹬类候鸟的空间分布则可能受到更为复杂的多因素交互过程的影响。研究明确了东营市候鸟栖息生态位的激烈竞争情况及栖息地环境逐渐劣化的发展趋势, 通过 OPG 模型量化了各类驱动因素及其亚类指标对候鸟栖息格局的驱动强度与驱动机制, 研究成果可为东营市高质量实施生物多样性保护工程提供科学依据和实践参考, 并对践行黄河流域生态保护和高质量发展重大国家战略具有重要的现实意义。研究结果能够鼓励更多的决策者、学者和公众参与到城市生态系统服务可持续发展的实践中来, 共同促进人与自然和谐关系的构建。

关键词: 生物多样性保护; 驱动机制; 模型集成; 候鸟; 黄河滩区

Study on the multi-factor distribution mechanisms of migratory birds: coupling species interactions and spatiotemporal differentiation of habitats

XU Yifei, LI Chi*

School of Landscape Architecture, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

Abstract: The global decline in biodiversity is occurring at an unparalleled pace, affecting about 14% of migratory bird populations, which are experiencing drastic declines or potential extinction. Pinpointing the principal drivers that shape migratory bird habitat patterns is vital for preserving endangered species and for crafting and executing strategies aimed at biodiversity restoration. This study centers on Dongying City, harnessing MaxEnt, InVEST, and an optimized parameter Geographic Detector (OPG) model to conduct a systematic analysis of the distribution patterns for suitable habitats of 28 migratory bird species and the progression of habitat quality. By quantifying the relative contributions and coupling mechanisms of various driving factors to migratory bird habitat patterns, we identified key types of driving factors. Our findings reveal that: (1) The suitable habitats for 28 migratory bird species and their competitors in Dongying City exhibit

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(51978050)

收稿日期: 2024-05-22; 采用日期: 2024-12-20

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lich@bjfu.edu.cn

substantial overlap within the Yellow River Estuary Ecotourism Area—with 85.84% overlap with local resident birds and 20.74% with *Spartina alterniflora* Loisel. (2) From 2000 to 2020, land use changes in the study area occurred with greater frequency, resulting in an overall reduction of regional landscape diversity by 27.10%. The habitat quality within the study area consistently hovered at a medium-low tier, while all other tiers exhibited varying degrees of expansion, with the exception of the medium-low tier. The aggregation effect of the habitat quality index is notably significant, with spaces across all levels predominantly characterized by the clustering of high values, which have been steadily increasing. (3) Inter-species competition is the primary driving factor affecting migratory bird habitat distribution in the study area, followed by human activities, habitat conditions, and climatic factors. Geese duck groups, crane stork groups, and other groups migratory bird types exhibit similar environmental response mechanisms. In contrast, the spatial distribution of plover groups may be influenced by more complex multi-factor interactions. This research clarifies the fierce ecological niche competition among migratory birds in Dongying City and the ongoing trend of habitat degradation. By using the OPG model to quantify the driving strengths and mechanisms of various factors and their sub-indicators on migratory bird habitat patterns, our findings provide scientific evidence and practical references for the high-quality implementation of biodiversity conservation projects in Dongying City, holding significant practical implications for advancing the ecological protection and high-quality development strategies of the Yellow River Basin. We hope that this study will encourage increased engagement from policymakers, scholars, and the broader public in urban biodiversity conservation efforts, thereby promoting the establishment of a harmonious relationship between humanity and nature.

Key Words: biodiversity conservation; driving mechanism; ensembled model; migratory bird; The Yellow River floodplain

近年来,东亚-澳大利西亚候鸟迁徙廊道(EAAF)在气候变化^[1]、人类活动^[2]以及黄渤海栖息地萎缩^[3]等多重因素的综合作用下,候鸟数量下降了约42%,是全球候鸟迁徙廊道中数量下降最为显著、受威胁物种最多的廊道^[4]。作为生物多样性的关键指示物种,候鸟对生态系统质量、生物群落丰度及人类活动强度等指标变化高度敏感^[5]。在既往的保护研究中,候鸟与栖息地质量之间的关系得到了充分的分析探讨^[3,6-7]。然而,最近一项研究表明,滨海栖息地丧失与候鸟种群变化之间的关系较为微弱,尽管候鸟数量在不同时期出现显著波动,但同一地点的候鸟多样性总体保持相似^[8]。这一发现表明,候鸟在迁徙过程中的分布格局是由自然、生物、社会等多维驱动因素耦合决定的。因此,为实现有效的候鸟种群保护和区域生物多样性恢复,亟需明确候鸟栖息格局对于多维驱动因素的响应机制。

量化多维驱动因素对候鸟栖息格局的相对贡献及其耦合机制,并识别关键驱动因素,对于确定缓解候鸟生物多样性下降的保护措施至关重要。许多研究基于大尺度环境变量,分析了栖息地质量^[9]、食物资源^[10]、水位变化^[11]、气候环境^[12]、植被类型^[13]和人类活动强度^[14]等因素对候鸟栖息分布的影响。然而,Sirén等的研究表明,物种的分布格局由直接和间接的非生物与生物因素共同塑造^[15]。因此,仅依赖大尺度环境变量的单因素研究往往忽略了环境的异质性及种间关系的复杂作用,可能导致研究结论的偏颇,影响生物多样性保护工作的有效性^[16]。地理探测器作为一种广泛应用于湿地生态系统研究的空间统计工具,能够有效揭示自变量对特定生态现象的影响^[17]。已有研究尝试将物种分布模型与地理探测器相结合,开展物种适宜性评估和生境风险分析等量化研究^[18-19]。然而,该方法在探究多维驱动因素与候鸟栖息分布的交互关系方面的潜力尚未得到充分挖掘^[16],各驱动因素间的重要性及特征机制仍不清晰,同一因素对不同候鸟种群的驱动力度是否存在差异仍需进一步研究探索。

随着黄河流域生态保护和高质量发展战略的提出,修复黄河三角洲湿地生态系统、提升区域生物多样性水平已成为黄河下游城镇高质量发展的重要目标之一^[20]。东营市位于渤海之滨,独特的流域环境与城市发展战略的不协调,使其面临着生物多样性持续衰减^[21]、城镇空间布局松散^[22]、土地利用效率低下^[23]等诸多问题。据此,本文以东营市为研究对象,通过探讨区域内各物种的适生区分布格局及栖息地质量演变,从多维

视角揭示东营市候鸟栖息格局萎缩的问题及成因。通过评估各驱动因素对候鸟栖息格局的相对贡献及耦合机制,识别关键驱动因素,为东营市候鸟保护策略的制定提供科学依据。研究将主要回答以下三个科学问题:(1)东营市各类群候鸟与竞争种之间的生态位竞争关系如何?(2)2000—2020年,研究区生境质量的时空演变特征是什么?(3)影响研究区候鸟栖息格局的关键驱动因素及其作用机制是什么?

1 研究区概况

东营市($36^{\circ}55'—38^{\circ}10'N$, $118^{\circ}07'—119^{\circ}10'E$)位于山东半岛北部,年平均温度 $12—13^{\circ}C$,年降水量 $550—650\text{ mm}$ ^[24]。东营市总面积约 8200 km^2 ,覆盖了近 96% 的黄河三角洲湿地^[25],涵盖河流、池塘、浅海滩涂、芦苇沼泽等多种类型的候鸟栖息生境。东营市作为 EAAF 的重要节点(图 1),是东北亚内陆和环西太平洋鸟类迁徙的重要停歇地、越冬地和繁殖地^[26],域内已有记录的鸟类有 368 种。其中记录频度较高的候鸟 98 种(冬候鸟 47 种、夏候鸟 51 种)、留鸟 36 种、旅鸟 110 种,属国家一级重点保护的鸟类有 12 种,属国家二级重点保护的鸟类有 51 种,更有 47 种鸟类达到或超过全球或迁徙路线 1% 数量标准。

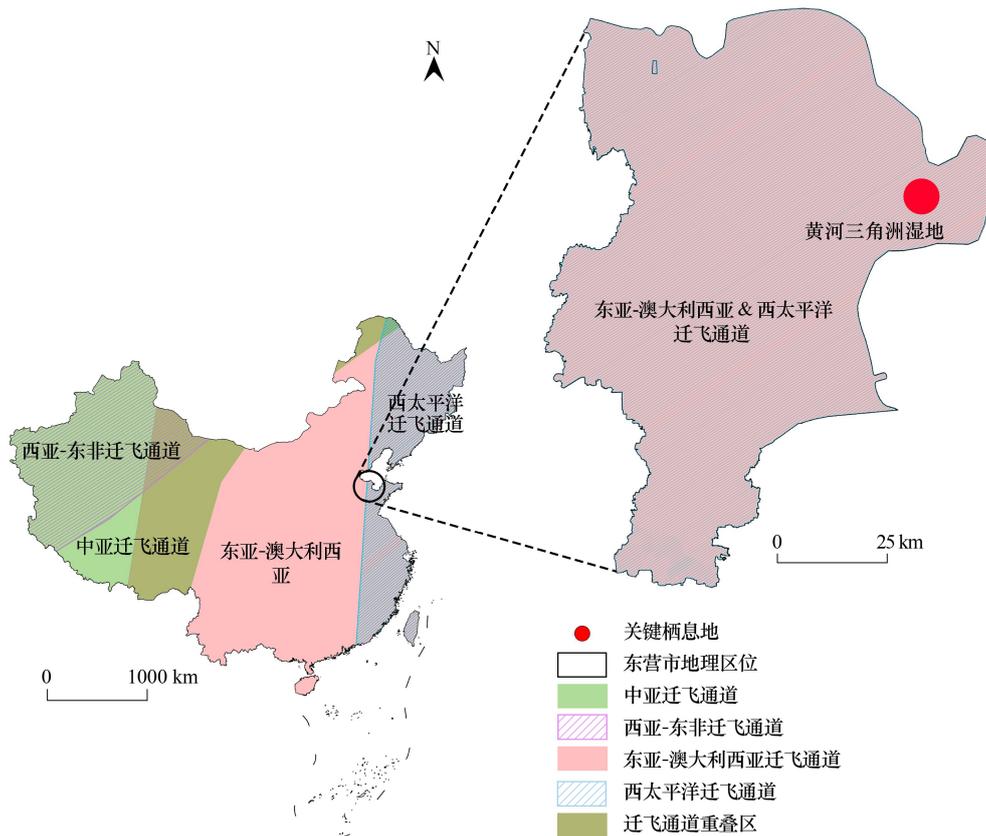


图 1 研究区概况

Fig.1 Overview of the study area

2 研究数据和方法

2.1 研究数据

如表 1 所示,研究使用的数据主要包括土地利用数据、物种分布数据、自然环境数据和社会经济数据四种类型。

研究选取 2000 年、2010 年、2020 年三期的东营市土地利用数据,并将原二级分类系统下 23 个地类合并

为 13 个类型^[25]。

表 1 数据简介及来源
Table 1 Data profile and sources

| 数据类型 Data types | 数据名称 Specific data | 数据格式 Data format | 数据分辨率 Spatial/temporal resolution | 数据来源 Sources of the data (Providers) |
|------------------------------------|-------------------------|---------------------|---|--|
| 土地利用数据 Land use | 土地利用遥感监测数据集 (CNLUCC) | Raster | 30 m | 中国科学院资源环境科学与数据中心 (https://www.resdc.cn/) |
| 物种分布数据 Species data | 鸟类分布点位数据 | CSV | - | 中国观鸟记录中心(http://www.birdreport.cn/); eBird(https://ebird.org/home); 全球生物多样性 信息网络平台(https://www.gbif.org/) |
| | 互花米草空间分布数据集 | Raster | 30 m | 国家地球系统科学数据中心 (https://www.geodata.cn/main/#/) |
| 自然环境数据 Natural environment data | 地表高程数据 (DEM) | Raster | 30 m | 地理空间数据云 (https://www.gscloud.cn/) |
| | 气候环境数据 | Raster | 30 arc-seconds | WorldClim (https://www.worldclim.org/) |
| | 年度植被指数空间分布数据 (NDVI) | Raster | 30 m | 中国科学院资源环境科学与数据中心 (https://www.resdc.cn/) |
| | 土壤类型空间分布数据 | Raster | 1 km | 中国科学院资源环境科学与数据中心 (https://www.resdc.cn/) |
| | 自然要素边界数据 | Shapefile | — | 全国地理信息资源目录服务系统 (https://www.webmap.cn/) |
| | 中国土壤数据集 | Raster | 1 km | 国家冰川冻土沙漠科学数据中心 (http://www.ncdc.ac.cn/portal/) |
| 社会经济数据 Socio-economic data | 交通路网分级数据 | Shapefile | — | OpenStreetMap (https://extract.bbbike.org/) |
| | 行政区划边界数据 | Shapefile | — | 中国科学院资源环境科学与数据中心 (https://www.resdc.cn/) |
| | GDP 空间分布数据 | Raster | 1 km | 中国科学院资源环境科学与数据中心 (https://www.resdc.cn/) |
| | 人口空间分布数据 (POP) | Raster | 1 km | 中国科学院资源环境科学与数据中心 (https://www.resdc.cn/) |
| | 中国夜间灯光年度数据集 | Raster | 0.004° | 中国科学院资源环境科学与数据中心 (https://www.resdc.cn/) |

研究使用的物种分布数据主要分为三类:候鸟、本地留鸟和外来入侵物种(表 2)。其中,候鸟与本地留鸟的分布数据通过 Python 自动化技术进行收集,数据筛选条件为“物种名称”和“空间范围”,并借助 ENMtools 工具进行冗余剔除。为保证建模精度,研究仅保留数据条目大于 15 的物种,共获得 28 种候鸟的分布数据 951 条,3 种留鸟的分布数据 209 条。同时,基于鸟类的分类学地位和生态学特征,并参考水鸟同步调查的分类体系,研究将 28 种候鸟划分为四个类群:雁鸭类、鸬鹚类、鹤鹑类和其它类候鸟。其中,因鸬鹚科、鸥科和鹭科的候鸟物种数均少于 5 种,故将其归为其它类候鸟。外来入侵物种的分布数据源自国家地球系统科学数据中心,研究通过 ArcGIS 10.4 和 ENMtools 工具对其进行空间裁切、整合转换、冗余剔除后用于本文的物种分布研究。

研究选取 WorldClim2.1 版本的基准期气候环境数据,并通过普通克里金插值法对 19 个生物气候变量中的异常值与遗漏值进行修正^[27]。

为保障研究的科学性与一致性,研究以东营市行政区划边界作为空间约束,所有数据均采用 WGS_1984_UTM_Zone_50N 投影坐标系,数据分辨率均统一至 30 m,并对齐栅格数据的行列号。

2.2 基于 MaxEnt 的物种分布预测

研究分别选择影响鸟类栖息分布和互花米草生长繁殖的环境因子各 35 个^[28-29](图 2,图 3),并使用

ENMTools 工具对环境因子数据进行相关系数检验。研究将 MaxEnt 模型重复运行 10 次进行 Jackknife 刀切测试,基于各环境因子的贡献率、置换重要度及生态学意义,对同一模型中相关性过高 ($|r| > 0.80$) 的因子组合进行优化,每个物种仅保留 10 个环境因子参与后续模型优化与潜在适生区模拟研究^[30]。

表 2 研究所收集的鸟类物种及其保护水平

Table 2 Migratory bird species collected by the institute and their conservation levels

| 序号 Code | 物种名 Species name | 国家重点保护野生 动物名录 List of wildlife under special state protection | 世界自然联盟濒危 物种红色名录 IUCN red list of threatened species | 所属类群 Species types |
|------------|---|--|--|-----------------------|
| 1 | 青头潜鸭 <i>Aythya baeri</i> | 一级 | CR 极危(2019) | 雁鸭类候鸟(旅鸟) |
| 2 | 鸿雁 <i>Anser cygnoides</i> | 二级 | VU 易危(2023) | 雁鸭类候鸟(旅鸟) |
| 3 | 红头潜鸭 <i>Aythya ferina</i> | — | VU 易危(2021) | 雁鸭类候鸟(旅鸟) |
| 4 | 白眼潜鸭 <i>Aythya nyroca</i> | — | NT 近危(2019) | 雁鸭类候鸟(旅鸟) |
| 5 | 罗纹鸭 <i>Mareca falcata</i> | — | NT 近危(2016) | 雁鸭类候鸟(冬候鸟) |
| 6 | 斑头秋沙鸭 <i>Mergellus albellus</i> | 二级 | LC 无危(2016) | 雁鸭类候鸟(冬候鸟) |
| 7 | 花脸鸭 <i>Sibirionetta formosa</i> | 二级 | LC 无危(2016) | 雁鸭类候鸟(旅鸟) |
| 8 | 尖尾滨鹬 <i>Calidris acuminata</i> | — | VU 易危(2021) | 鹤鹬类候鸟(旅鸟) |
| 9 | 红腹滨鹬 <i>Calidris canutus</i> | — | NT 近危(2018) | 鹤鹬类候鸟(旅鸟) |
| 10 | 弯嘴滨鹬 <i>Calidris ferruginea</i> | — | NT 近危(2016) | 鹤鹬类候鸟(旅鸟) |
| 11 | 红颈滨鹬 <i>Calidris ruficollis</i> | — | NT 近危(2016) | 鹤鹬类候鸟(旅鸟) |
| 12 | 大滨鹬 <i>Calidris tenuirostris</i> | 二级 | EN 濒危(2016) | 鹤鹬类候鸟(旅鸟) |
| 13 | 蛎鹬 <i>Haematopus ostralegus</i> | — | NT 近危(2019) | 鹤鹬类候鸟(夏候鸟) |
| 14 | 斑尾塍鹬 <i>Limosa lapponica</i> | — | NT 近危(2016) | 鹤鹬类候鸟(旅鸟) |
| 15 | 黑尾塍鹬 <i>Limosa limosa</i> | — | NT 近危(2016) | 鹤鹬类候鸟(旅鸟) |
| 16 | 白腰杓鹬 <i>Numenius arquata</i> | 二级 | NT 近危(2017) | 鹤鹬类候鸟(旅鸟) |
| 17 | 大杓鹬 <i>Numenius madagascariensis</i> | 二级 | EN 濒危(2016) | 鹤鹬类候鸟(旅鸟) |
| 18 | 凤头麦鸡 <i>Vanellus vanellus</i> | — | NT 近危(2016) | 鹤鹬类候鸟(旅鸟) |
| 19 | 白枕鹤 <i>Antigone vipio</i> | 一级 | VU 易危(2021) | 鹤鹬类候鸟(旅鸟) |
| 20 | 东方白鹳 <i>Ciconia boyciana</i> | 一级 | EN 濒危(2018) | 鹤鹬类候鸟(夏候鸟) |
| 21 | 灰鹤 <i>Grus grus</i> | 二级 | LC 无危(2016) | 鹤鹬类候鸟(冬候鸟) |
| 22 | 丹顶鹤 <i>Grus japonensis</i> | 一级 | VU 易危(2021) | 鹤鹬类候鸟(冬候鸟) |
| 23 | 白头鹤 <i>Grus monacha</i> | 一级 | VU 易危(2016) | 鹤鹬类候鸟(旅鸟) |
| 24 | 白鹤 <i>Leucogeranus leucogeranus</i> | 一级 | CR 极危(2018) | 鹤鹬类候鸟(旅鸟) |
| 25 | 遗鸥 <i>Ichthyophaga relicta</i> | 一级 | VU 易危(2017) | 其它类候鸟(冬候鸟) |
| 26 | 白琵鹭 <i>Platalea leucorodia</i> | 二级 | LC 无危(2016) | 其它类候鸟(旅鸟) |
| 27 | 卷羽鹈鹕 <i>Pelecanus crispus</i> | — | NT 近危(2017) | 其它类候鸟(旅鸟) |
| 28 | 黑嘴鸥 <i>Saundersilarus saundersi</i> | 一级 | VU 易危(2018) | 其它类候鸟(夏候鸟) |
| 29 | 苍鹭 <i>Ardea cinerea</i> | — | LC 无危(2019) | 竞争种(留鸟) |
| 30 | 绿头鸭 <i>Anas platyrhynchos</i> | — | LC 无危(2016) | 竞争种(留鸟) |
| 31 | 斑嘴鸭 <i>Anas zonorhynchos</i> | — | LC 无危(2018) | 竞争种(留鸟) |
| 32 | 互花米草 <i>Spartina alterniflora</i> Loisel. | — | — | 竞争种(入侵物种) |

表中“国家重点保护野生动物名录”等级参照国家林业和草原局 2021 年颁布的版本;“世界自然联盟濒危物种红色名录”等级参照 IUCN 官网(<https://www.iucnredlist.org/>)发布的数据,括号内标明了物种保护等级的更新年份

研究使用 R 的 Kuenm 包来调整 Maxent 模型的倍频和特征组合参数^[31]。针对每个候鸟物种,研究通过组合 8 个倍频值(区间 0.5—4,步长 0.5)以及 31 种特征组合类型创建了 248 个候选模型,并基于(1)具有统计学意义;(2)遗漏率低于 5%;(3)delta AICc 值小于 2 三个标准筛选最优参数组合。此外,研究基于模型的最大测试敏感性+特异性逻辑阈值确定 28 种候鸟、3 种留鸟与 1 类入侵物种的适生区,并将其划分为高适生、中

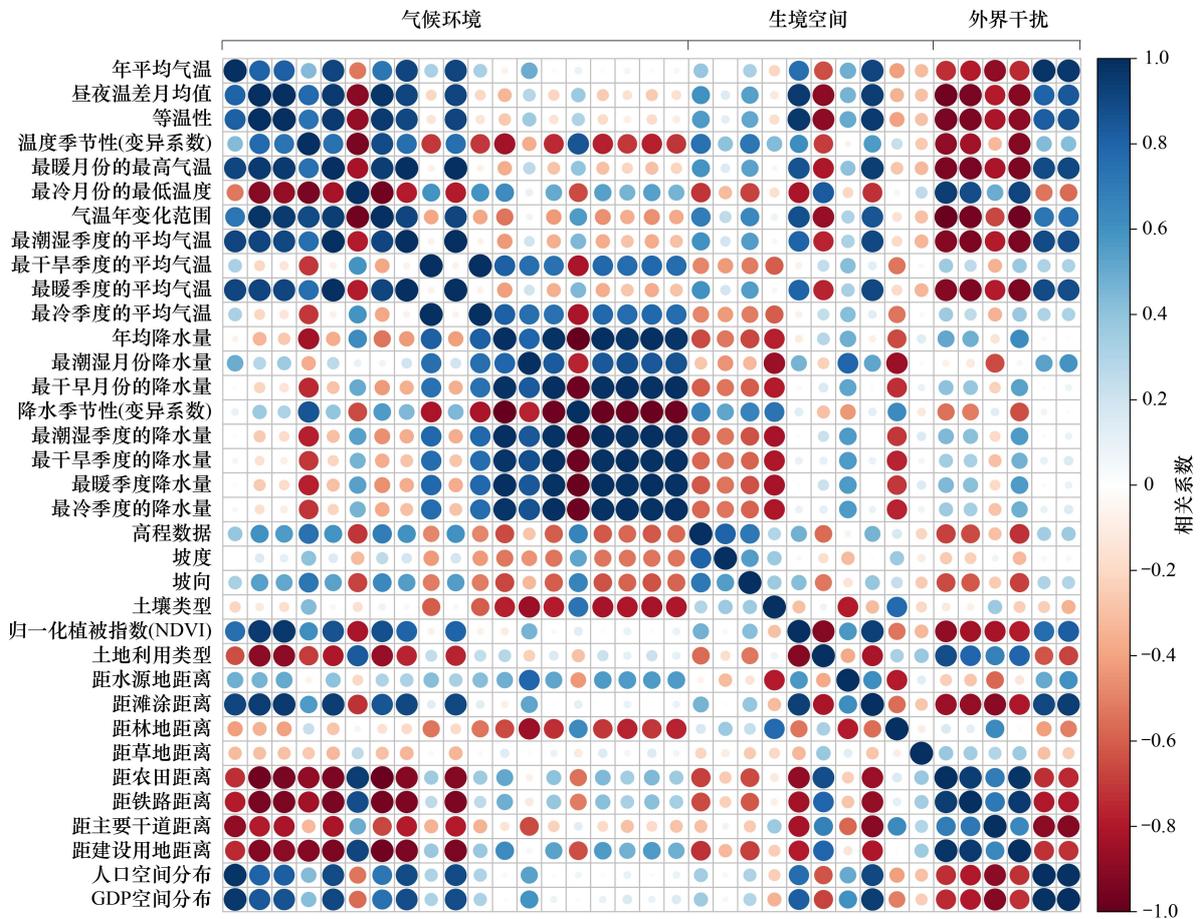


图 2 环境因素相关性评估结果(鸟类)

Fig.2 Results of environmental factors correlation assessment (birds)

适生、低适生和非适生四种类型,其中高适生和中适生空间被视为物种的潜在栖息地^[32]。

2.3 候鸟栖息地时空分异研究

2.3.1 基于 SHDI 的景观多样性评价

研究采用 ArcGIS 平台的 Hydrology 工具集将研究区划分为 1141 个规划单元^[33],并依式(1)对每个规划单元进行统计分析。研究结果按自然间断点分级法分为低、中低、中高、高四个等级。

$$SHDI = - \sum_{i=1}^m (P_i \ln P_i) \tag{1}$$

式中, P_i 为规划单元中斑块类型 i 的比例,SHDI ≥ 0 ,当一个单元中仅发现一种斑块类型时,SHDI = 0。

2.3.2 基于 InVEST 的生境质量评价

如式(2)所示,研究将耕地、建设用地、铁路、主要干道作为威胁因子,并参考模型手册及相关研究确定各因子参数^[34-35]。研究通过重复运行模型以优化结果表达,并将结果平均划分为低、中低、中高、高四个等级。

$$Q_{xj} = H_j \left(1 - \left(\frac{D_{xj}^z}{D_{xj}^z + k^z} \right) \right) \tag{2}$$

式中, Q_{xj} 表示土地利用类型 j 中栅格 x 的生境质量得分; H_j 表示第 j 类土地覆被的生境适宜度; K 为半饱和参数,通常取 D_{xj} 最大值的一半; Z 为模型默认参数,通常取 2.5; D_{xj} 为第 j 类土地覆被第 x 个栅格空间的生境退化度。

2.4 基于 OPG 的候鸟分布机制研究

2.4.1 驱动因素选择

如表 3 所示,研究从物种竞争^[10]、气候环境^[36]、栖息生境^[37]和人类活动^[3] 四方面共选取 16 个指标作为

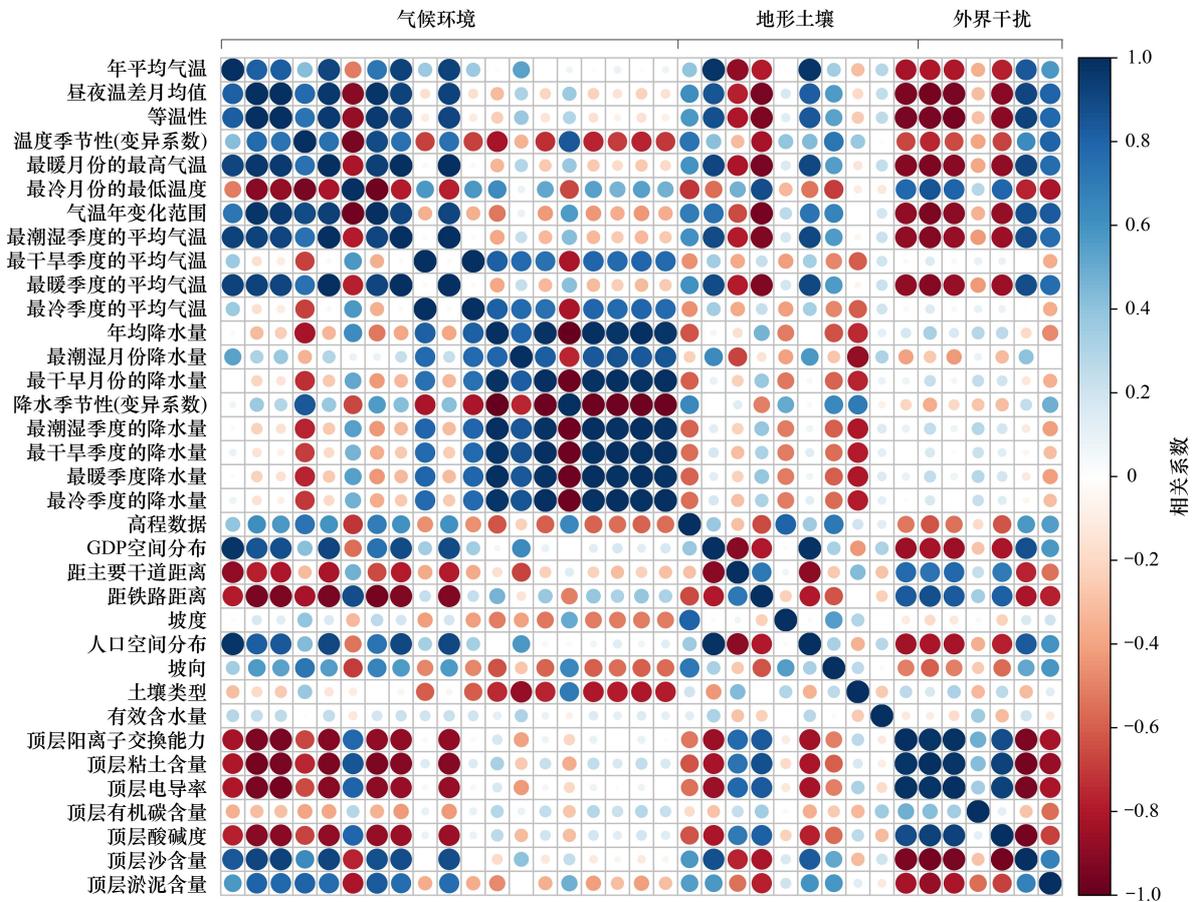


图3 环境因素相关性评估结果(互花米草)

Fig.3 Results of environmental factors correlation assessment (*Spartina alterniflora* Loisel)

解释变量,分别对研究区内的全部 28 种候鸟、雁鸭类、鸬鹚类、鹤鹑类和其它类候鸟类群的潜在分布格局进行解释分析。

2.4.2 驱动因素解释力及交互作用分析

如式(3)所示,研究基于 R 的 GD 包筛选解释力最高的离散化方案开展地理探测分析,以提高地理事物空间分层异质性探测的整体分析能力^[38-39]。

$$q = 1 - \frac{\sum_{i=1}^L N_i \sigma_i^2}{N \sigma^2} \quad (3)$$

式中, q 为解释变量 X 对因变量 Y 解释力的度量,取值范围为 $[0, 1]$, 值越大说明 X 对 Y 的解释力越强,反之则越弱; L 为因变量 Y 或解释变量 X 的分类或分区; N_i 和 N 分别为第 i 个分区和整个研究区的单元数; σ_i^2 和 σ^2 分别为第 i 个分区和整个研究区的 Y 值的方差。

3 研究结果

3.1 研究区物种分布格局

3.1.1 模型精度检验结果

MaxEnt 模型结果显示,28 种候鸟和 3 种留鸟的 AUC 平均值分别为 0.8928、0.8443,最低值分别为 0.823、0.838,入侵种互花米草的 AUC 值为 0.967,各模型预测精度均较好。

表 3 驱动因素简介

Table 3 Overview of driving factors

| 变量类型 Variable types | 因素类型 Factor types | 因素标号 Factor identifier | 因素名称 Factor names | 数据类型 Datatypes | |
|--|----------------------|---------------------------|----------------------|-------------------|-----|
| 被解释变量(Y_i) Explained variable (Y_i) | 候鸟分布格局 | Y1 | 全部 28 种候鸟的分布格局 | 连续性 | |
| | | Y2 | 雁鸭类候鸟的分布格局 | 连续性 | |
| | | Y3 | 鸕鹚类候鸟的分布格局 | 连续性 | |
| | | Y4 | 鹤鹑类候鸟的分布格局 | 连续性 | |
| | | Y5 | 其它类候鸟的分布格局 | 连续性 | |
| 解释变量(X_i) Explanatory variables (X_i) | 种间竞争($X1$) | X11 | NDVI | 连续性 | |
| | | X12 | 互花米草潜在分布 | 连续性 | |
| | | X13 | 苍鹭潜在分布格局 | 连续性 | |
| | | X14 | 绿头鸭潜在分布格局 | 连续性 | |
| | | X15 | 斑嘴鸭潜在分布格局 | 连续性 | |
| | 气候环境($X2$) | X21 | 气温年变化范围 | 连续性 | |
| | | X22 | 降水季节性(变异系数) | 连续性 | |
| | | X23 | 温度季节性(变异系数) | 连续性 | |
| | | 栖息生境($X3$) | X31 | 生境质量 | 连续性 |
| | | | X32 | LULC | 离散型 |
| | X33 | | SHDI | 连续性 | |
| | 人类活动($X4$) | X41 | GDP | 连续性 | |
| | | X42 | POP | 连续性 | |
| | | X43 | 距铁路距离 | 连续性 | |
| | | X44 | 距主要干道距离 | 连续性 | |
| X45 | | 夜间灯光数据 | 连续性 | | |

NDVI 为归一化植被指数, LULC 为土地利用类型, SHDI 为香农多样性指数, GDP 为国内生产总值, POP 为人口空间分布

3.1.2 候鸟适生区分布格局

研究结果(图 4)表明, 28 种候鸟的潜在栖息地总体以北侧滨海养殖区及黄河口生态旅游区为高值核心, 呈现出自中心向外围、自沿海向内陆逐步降低的梯度变化趋势。分类群来看, 雁鸭类和鸕鹚类候鸟的潜在栖息地面积较大, 约为 1500—1650 km², 是地区的优势类群^[40]。鹤鹑类与其它类候鸟的潜在栖息地面积较小, 仅为 600—750 km²。各类群候鸟的潜在栖息地模拟结果在黄河口生态旅游区高度重叠, 其中鸕鹚类候鸟倾向于黄河口生态旅游区的外延滩涂及南侧湿地, 其潜在栖息地范围向南可延伸至广利-支脉河河口; 而雁鸭类候鸟则更偏好于研究区北部的滨海养殖区, 依托孤北水库与孤东水库形成了南北连续的潜在栖息地格局。在生境斑块层面, 鸕鹚类和雁鸭类候鸟的潜在栖息地分别以滩涂和水库坑塘作为主导生境; 鹤鹑类候鸟和其它类候鸟潜在栖息地的主导生境类型受环境因素的影响较大, 分布模式较不规律。

3.1.3 候鸟竞争种适生区分布格局

研究结果(图 5)表明, 3 种留鸟的适生区主要分布于黄河口生态旅游区至广利-支脉河河口区段内的滨海湿地, 部分以斑块式散布于研究区北部的港口和养殖空间。其中, 苍鹭和斑嘴鸭的适生区空间格局较为相似, 而绿头鸭的适生区则具有更广泛的面积和更高的连通性。仅从重叠面积判断, 对本研究 28 种候鸟竞争胁迫较大的是绿头鸭(约 900.4 km²)和苍鹭(约 900.1 km²), 其次是斑嘴鸭(约 774.3 km²)。综合各留鸟的游荡和觅食习性来看, 苍鹭主要对鸕鹚类和其它以小型无脊椎动物为食的小型水鸟的影响较大。绿头鸭和斑嘴鸭则对雁鸭类候鸟的栖息和觅食具有显著影响。

研究结果表明, 护花米草的适生区大面积占据了黄河故道河口、广利-支脉河河口以及“黄河口生态旅游区—东营港”片区内的近海滩涂与围垦未利用地。从竞争关系来看, 互花米草的适生区空间分布与候鸟及本地留鸟的生态位重叠度分别为 20.74% 和 13.45%, 对以鸕鹚类为代表的多种候鸟的栖息生存及河口湿地的生态系统安全构成严重威胁^[41]。

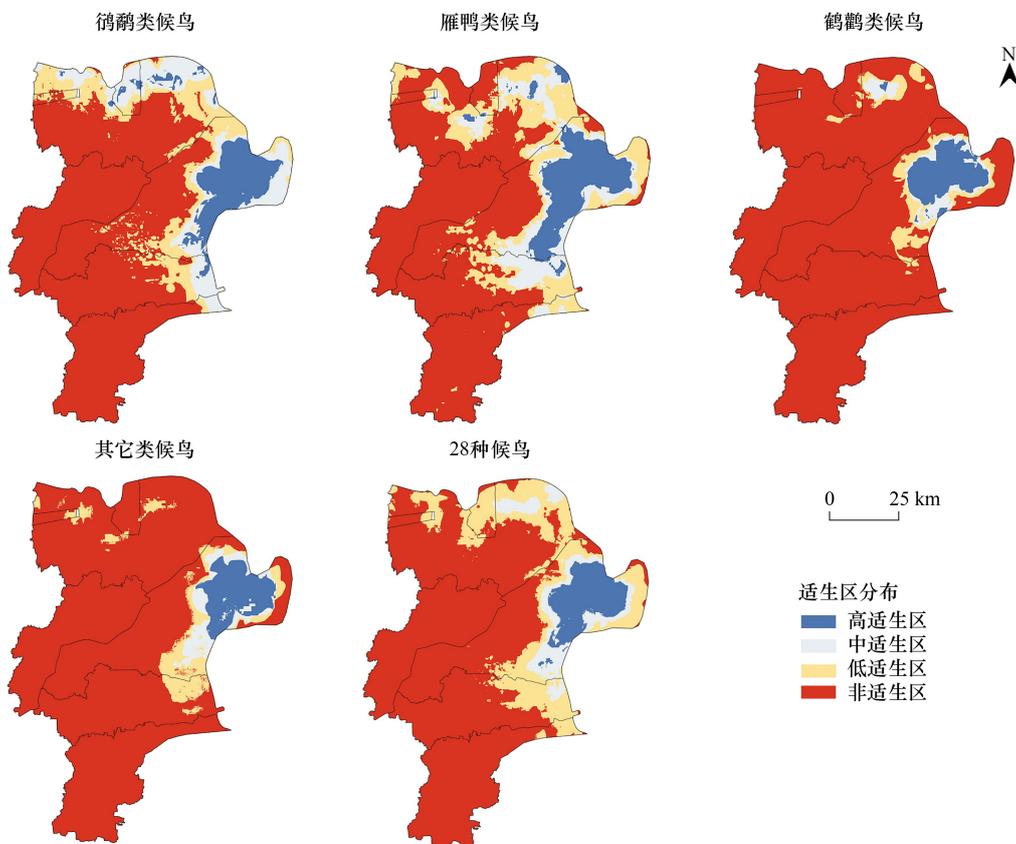


图 4 研究区候鸟潜在栖息地模拟结果

Fig.4 Modelling results of potential habitat for migratory birds in the study area

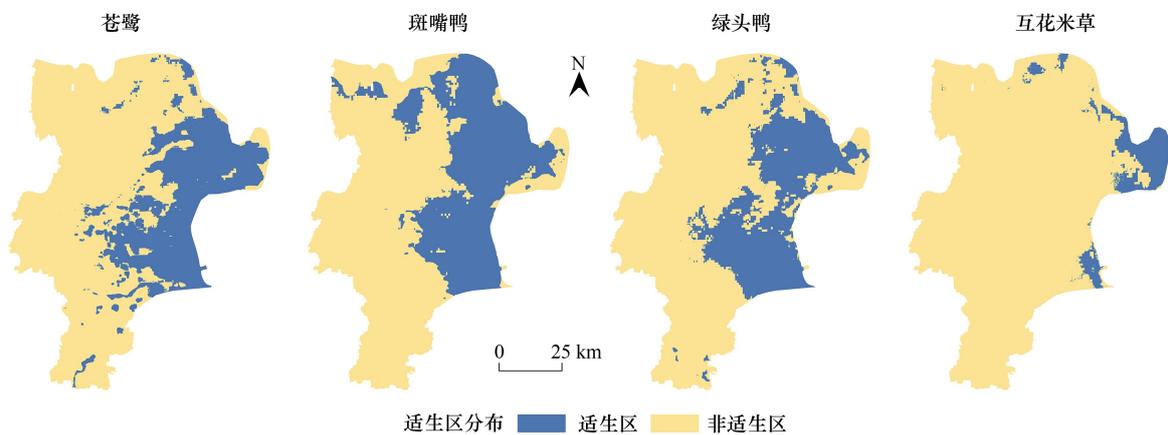


图 5 研究区竞争种适生区模拟结果

Fig.5 Modelling results of mesophilic area for competitor species in the study area

3.2 候鸟栖息地时空演变特征

3.2.1 景观多样性时空演变特征

如图 6 所示,2000—2020 年,研究区土地利用变更频繁,转换面积约占总面积的 50.63%。其中,水库坑塘、沼泽地和滩涂的面积显著增加,裸地、盐碱地和草地严重萎缩,耕地和建设用地在经历大幅波动后逐渐趋于稳定。分阶段看,2000—2010 年,土地转换频率较高,转换方式以城市生产生活空间吞占自然空间扩张为主。2010—2020 年,土地转换方式以城市生产生活空间的扩展分化为,近海滩涂与浅海区受人类活动干扰严重。

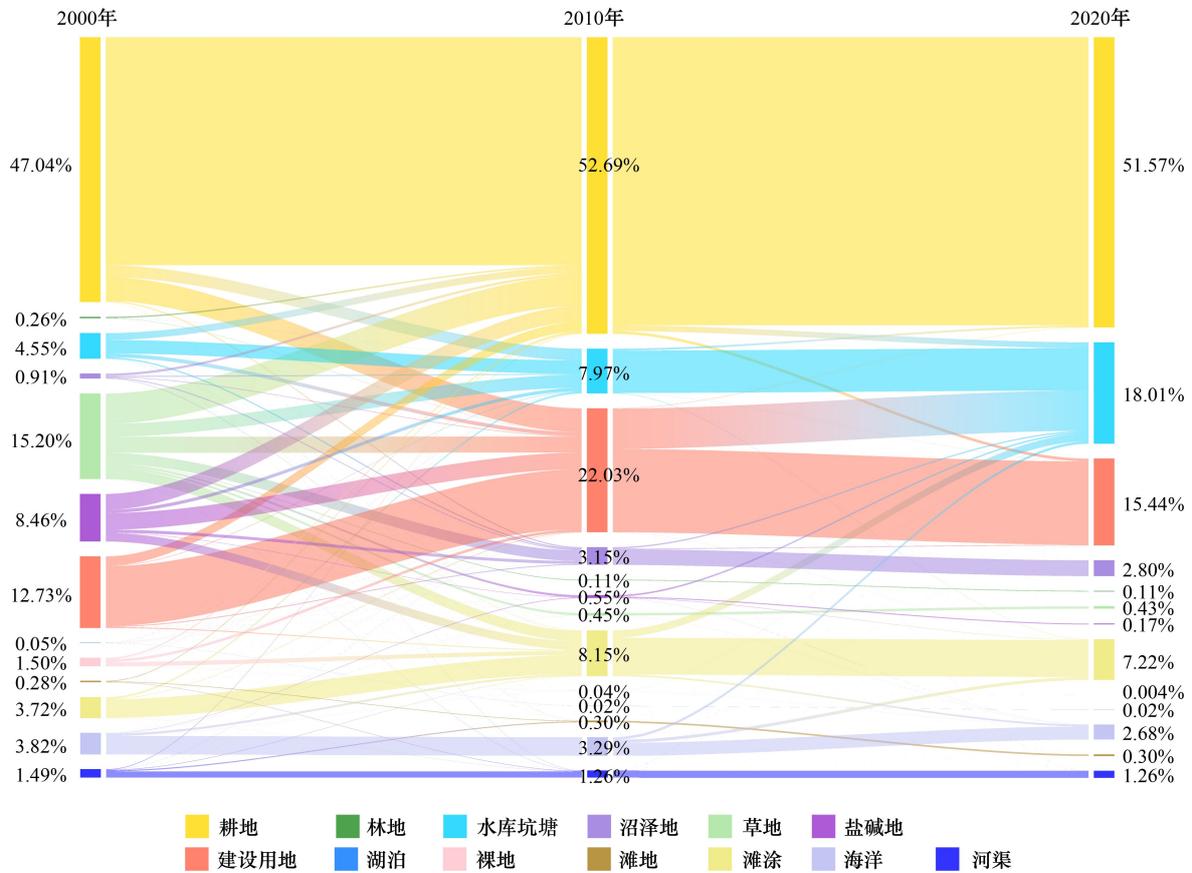


图 6 2000—2020 年研究区土地利用转换统计

Fig.6 Land use conversion statistics for the study area from 2000 to 2020

如图 7 所示,2000—2020 年,研究区景观多样性总体缩减了 27.10%,景观多样性高值区从中心城镇逐渐转移至黄河河口。黄河沿岸地区、“孤岛镇-许家屋子”片区及东营港片区的 SHDI 值在不同时期下均稳定在较高水平。其中,黄河沿岸地区的规划单元内多为河流、滩涂、农田、林草地等生境交错,而其它片区的规划单元则因建设用地无序发展和生产生活用地交错,呈现出“碎片化多样”的态势。

3.2.2 生境质量时空演变特征

如图 8 所示,2000—2020 年,研究区的生境质量总体以中低等为主,平均值由 0.3023 波动上升至 0.3475,与已有成果基本一致^[34]。高质量生境空间主要集中在以广利-支脉河河口、黄河故道河口和黄河口生态旅游区,并逐渐向周边滩涂和内陆湿地扩展。中高质量生境空间主要依托河湖水库和滨海养殖区,呈现出连续的片区式发育特征。中低质量和低质量生境空间分别以农林用地和城市组团为核心集聚分布,并在不同类型的土地利用边界处交错并置。

在空间自相关性上,研究区生境质量指数的聚集效应显著,聚集类型以高值聚集为主。2000—2020 年,研究区生境质量的全局莫兰指数和 General G 系数得分均持续增长,涨幅分别为 16.96%和 19.77%。热点空间的面积占比由 9.025%增长至 20.316%,质心逐渐向西北方向移动,由近海滩涂转移至黄河北岸的孤岛镇养殖区;冷点空间的面积占比由 7.703%波动增长至 10.825%,质心逐渐向西南方向移动,并最终稳定在东营区中心城镇。

3.3 多类型因素对候鸟分布的影响机制

3.3.1 因子探测结果

本研究各类型因素的解释力均通过了 $P < 0.01$ 的显著性检验。如图 9 所示, X1 是影响研究区候鸟分布的

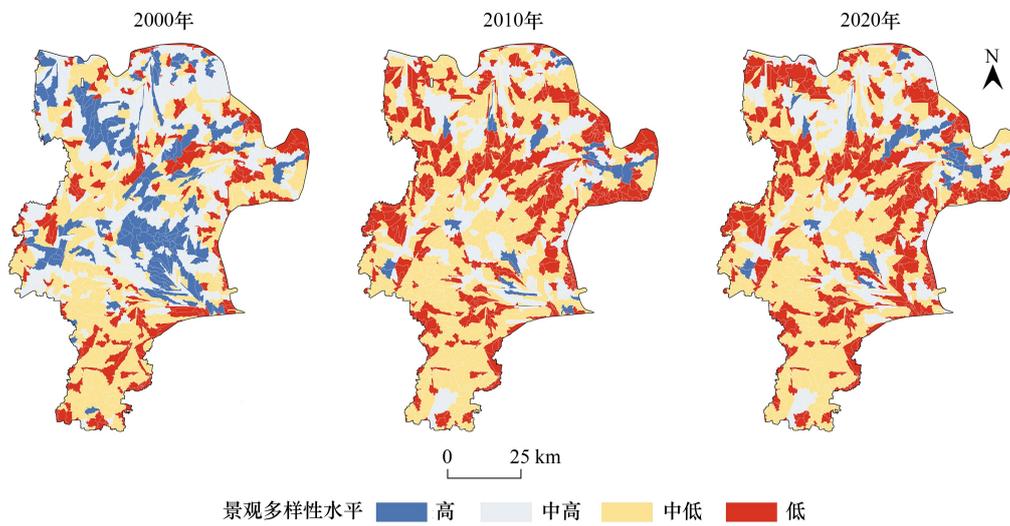


图 7 研究区景观多样性水平统计

Fig.7 Statistical results of landscape diversity levels in the study area

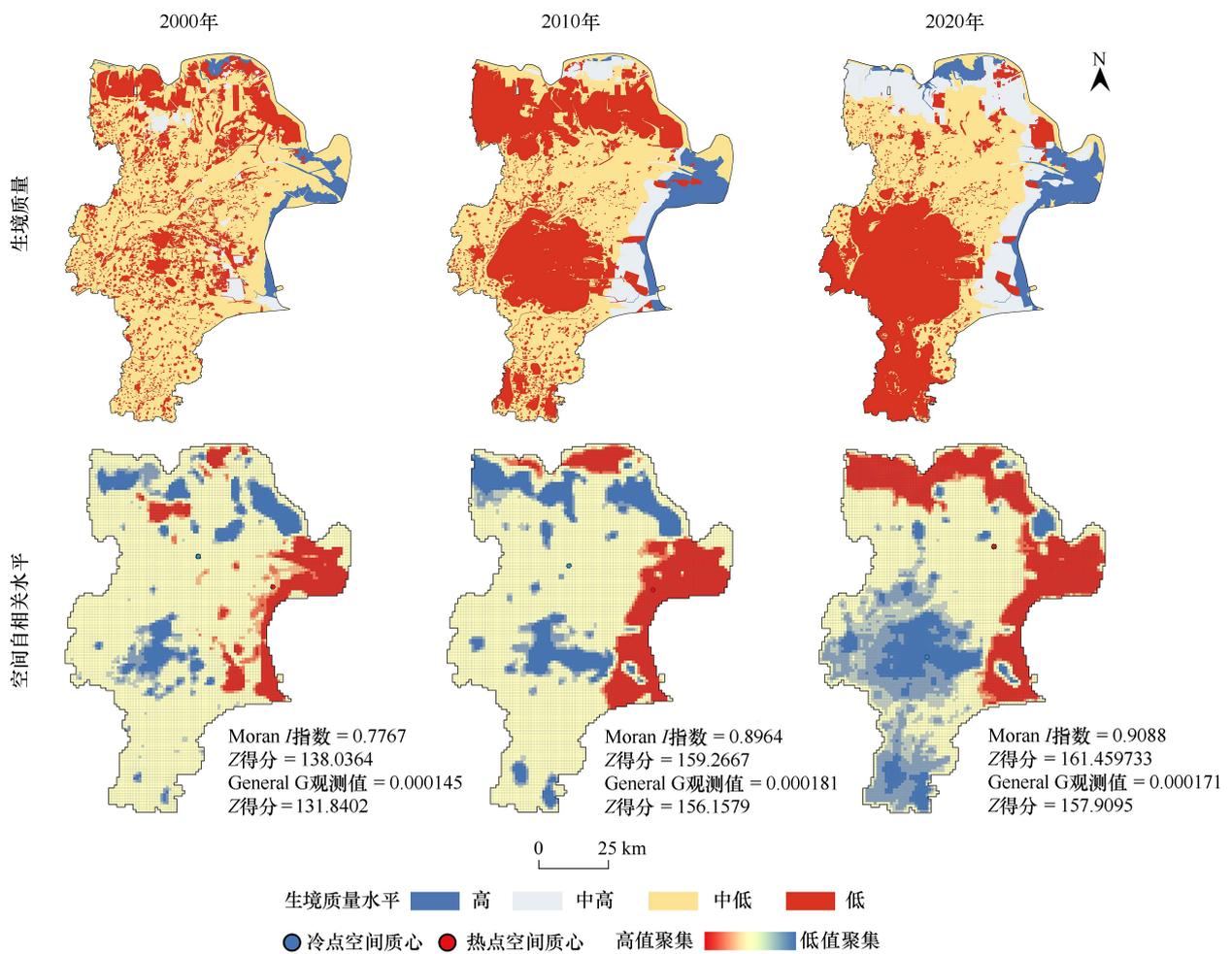


图 8 研究区生境质量及空间自相关性评估结果

Fig.8 Habitat quality assessment results and spatial autocorrelation for the study area

主要因素类型,其平均解释力为 0.531,其次是 X4,其平均解释力为 0.425。其中,X14、X21、X12、X42 和 X13 对全部 28 种候鸟的分布格局的解释力较强,而 X44、X22、X33 的解释力较弱,最低(X44)仅为 0.103。

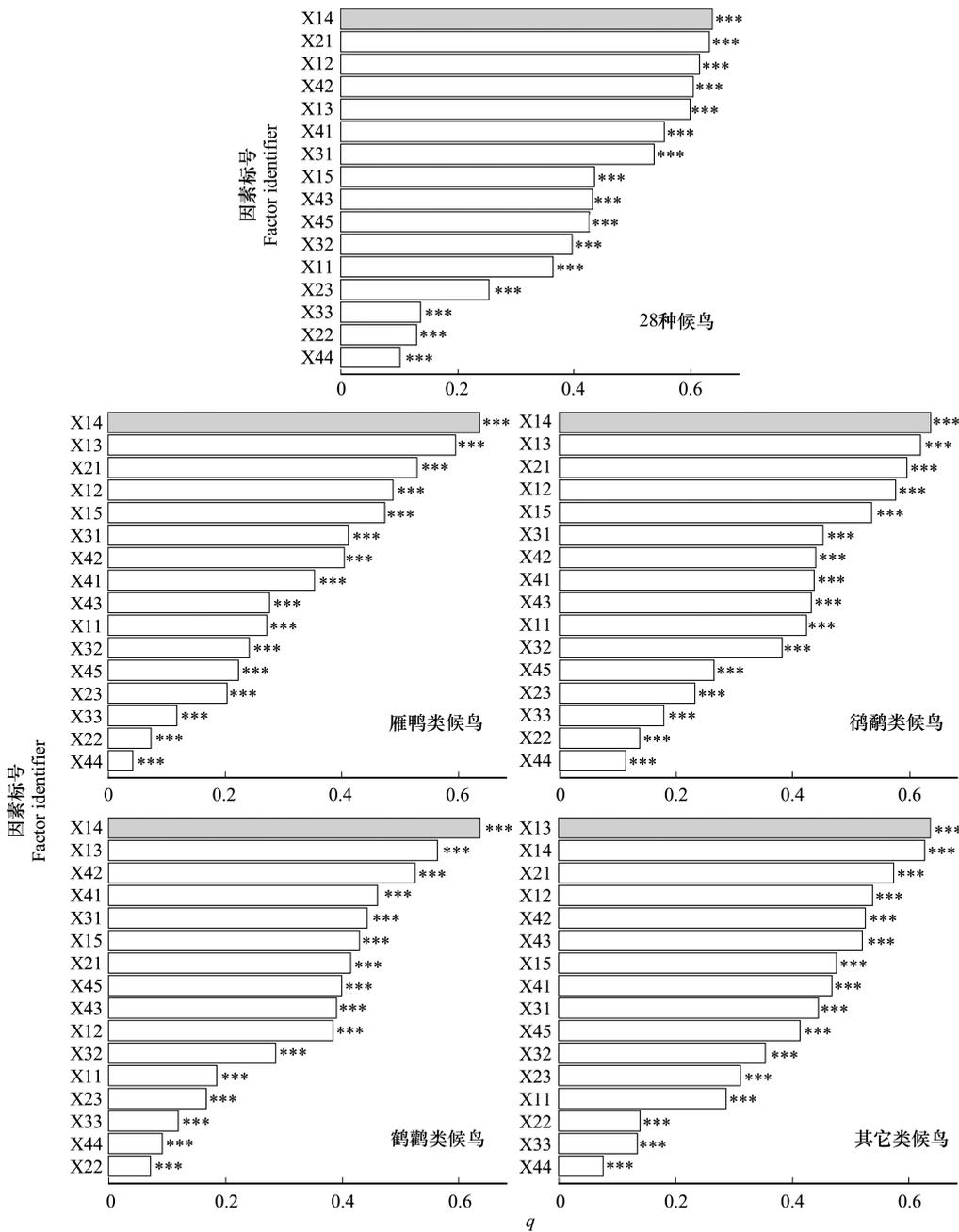


图 9 单因子探测结果

Fig.9 Detection results for single factors

图中 *** 为显著性标记,表示 $P < 0.01$; 图中纵坐标为因素标号,详细名称请参见“表 3 驱动因素简介”。

分类群来看,X1 和 X4 对不同类群候鸟的潜在分布均具有显著影响,其平均解释力分别为 0.495 和 0.383。在此基础上,Y2 和 Y5 受 X2 的影响较大,Y3 和 Y4 则对 X3 的要求更为严苛,即雁鸭类和其它类候鸟具有更好的气候适应性,而鸬鹚类和鹤鹑类候鸟则对特定生境表现出较高的依赖性。此外,X13 和 X14 在解释不同类群候鸟的分布格局时,其 q 值均显著高于其它因素,这进一步佐证了苍鹭和绿头鸭对多个候鸟类群的竞争威胁。

3.3.2 交互探测结果

研究结果(图 10)表明,驱动因素之间的交互作用显著增强了其对各因变量空间分异的解释力,主要表现为双因子增强和非线性增强。整体来看,各驱动因素组合对于 Y1 的平均解释力排序由高到低依次为: X1+

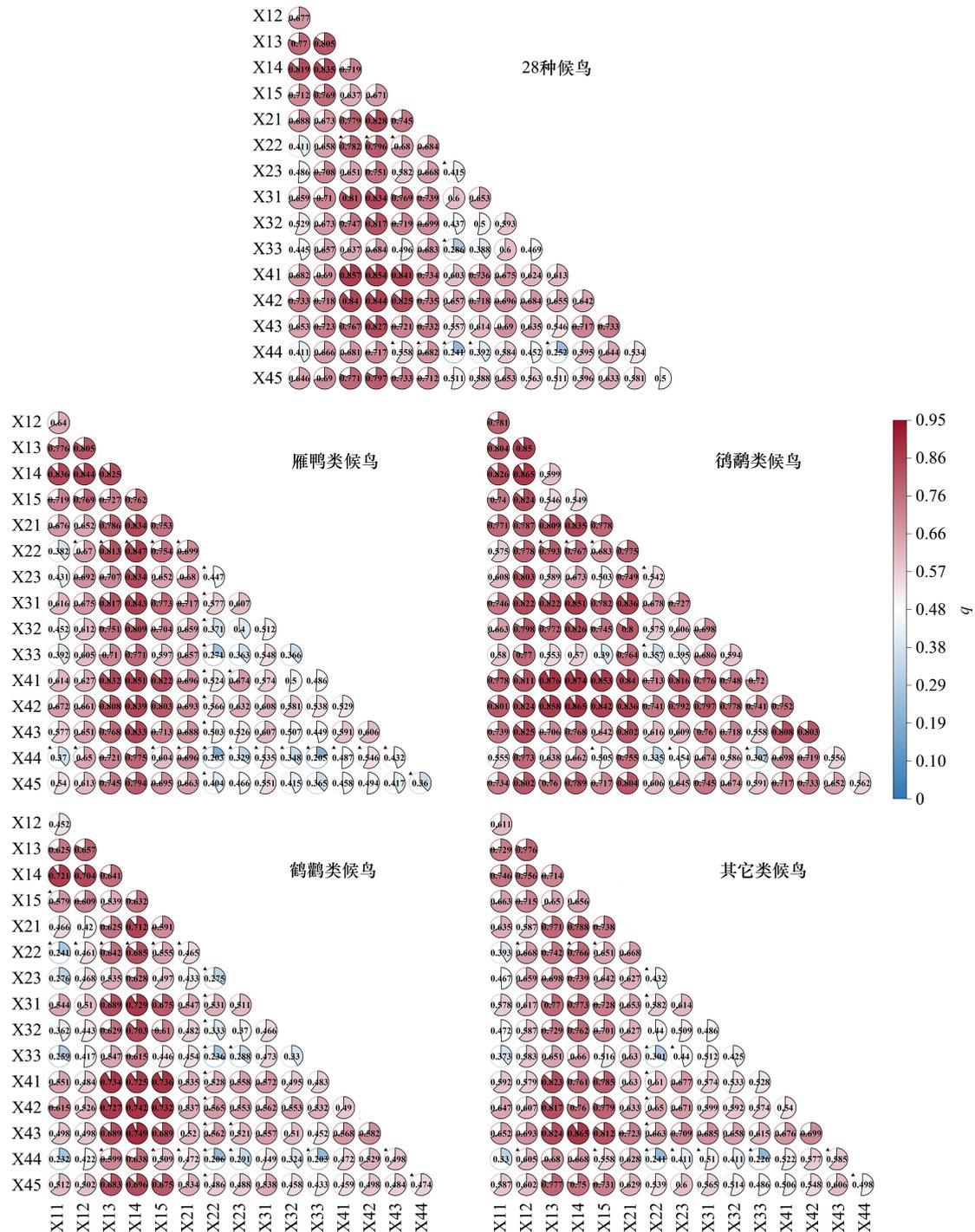


图 10 各类型因素交互探测结果

Fig.10 Interaction detection results for each type of factor

图中▲为非线性增强,其余均为双因子增强;图中横、纵坐标均为因素标号,详细名称请参见“表 3 驱动因素简介”;q 代表各因素间的交互解释力强度

$X1$ 、 $X1+X4$ 、 $X1+X3$ 、 $X1+X2$ 、 $X2+X4$ 。其中,解释力最高的因素组合方案为 $X13+X41$,最低的为 $X22+X44$ 。此外,所有 $q>0.8$ 的因素组合方案均涉及 $X1$ 类型的因素,且 $X1+X4$ 的类型组合占比达 50%。

分类群来看, $Y2$ 、 $Y4$ 和 $Y5$ 对解释变量交互作用的响应曲线呈现出相似的变化趋势,且均与 $Y3$ 存在显著差异。具体而言, $Y2$ 和 $Y5$ 对解释变量类型组合的响应曲线高度相似, $Y4$ 的总体变化趋势与 $Y2$ 和 $Y5$ 一致,但其解释力普遍较低。而 $Y3$ 的响应曲线波动较小,且对于多种类型组合的解释力始终保持在较高水平。这一结果表明,雁鸭类、鹤鹑类和其它类候鸟之间可能存在同源的响应机制,即在研究环境中,它们的空间分布受到相同因素组合的影响,且鹤鹑类候鸟对多数生态过程和外界干扰表现出较强的缓冲能力。此外,研究结果还显示,鹤鹑类候鸟的空间分布可能受到更多因素组合的综合影响,其可能依赖于广泛的捕食习性或稳健的生态策略占据了更加宽广的生态位。

4 讨论与结论

4.1 结果讨论与策略建议

研究基于 OPG 模型,深入分析了不同类型驱动因素对研究区候鸟栖息格局的贡献力及耦合机制。因子探测结果显示,种间竞争对不同类群候鸟的栖息分布均具有显著影响,且留鸟潜在分布格局的贡献力显著高于其他因素。这与 Ahola 等的研究结论一致,留鸟的空间分布对候鸟的繁殖间隔和种群密度具有关键性影响^[42]。不同候鸟类群对不同类型环境因素的响应程度存在差异,例如鹤鹑类候鸟对栖息生境因素的响应会更为强烈。Duan 等亦在研究黄河三角洲鹤鹑群落时指出,栖息环境(生境质量、生境面积和生境斑块数量等)的萎缩会对鹤鹑类候鸟的种群稳定性产生严重威胁,尤其是对体型较大的个体^[43]。

交互探测结果进一步表明,人类活动可能加剧物种间的竞争冲突,这与多数学者的研究结果一致^[44-45]。人类活动显著改变了栖息地及资源的可用性,从而加剧了物种之间的竞争压力。Setsaas 等还指出,即使是保护性的管理活动,也会在一定程度上影响物种的行为模式^[46]。当前,有关濒危珍稀物种的研究普遍采用物种分布模型进行模拟预测。由于量化种间关系面临技术挑战,现有研究多侧重于物种对自然环境的响应,忽视了对种间关系的综合考量^[47]。这种局限性导致多数保护实践工作仅局限于识别栖息生境、优化栖息地质量以及降低人类活动干扰,严重制约了濒危珍稀物种保护工作的高效性和可持续性。

MacArthur 和 Levins 的生态位理论明确指出,物种在生态系统中的位置由其对环境资源的利用方式及与其他物种的相互作用关系共同决定^[48]。随着黄河高质量发展战略的提出,东营市的生物多样性保护工作已取得了一定的进展。在此背景下,如何统筹种间关系和自然过程,有效降低潜在的人为干扰,是当前保护工作的核心挑战。基于东营市候鸟种群及其栖息地保护现状,研究提出以下策略建议:

(1) 深化种间关系研究,科学调控区域物种竞争强度。

研究建议决策方利用标记追踪、生态建模等技术,定期评估候鸟的生态位和生存状况,通过科学的生态或人工措施控制入侵物种蔓延,并动态调控本地种的栖息空间与种群数量,以维持和提升生态系统的物种多样性。

(2) 依托多模型集成框架,构建长短期结合的保护管理机制。

研究建议决策方采用多模型集成框架对候鸟及其栖息环境进行长效规划与定期评估,并通过短期目标的实现情况动态调整保护策略,以有效应对极端气候事件,降低环境突变对候鸟栖息生存的不利影响。

(3) 加强多地区保护协作,促进不同地域间生物种群的基因流动。

全球约有三分之一的生态系统和物种栖息地被行政边界割裂。研究建议通过多地区的保护协作,构建结构连贯、功能完善的生态网络,以维持候鸟自然迁徙路线的稳定,显著降低候鸟迁徙风险。

4.2 研究的创新和局限

本文通过集成 MaxEnt、InVEST 和 OPG 模型构建了一个综合性的研究框架,该框架利用多模型的联合特性有效减少了系统误差,使研究者能够从多维视角深入探讨种间关系及自然环境对候鸟栖息分布的综合影

响。本文将候鸟作为生物多样性的指示物种来约束生境斑块识别条件,该研究思路在滨海城镇空间中具有较强的普适性。

候鸟迁徙是一种跨区域行为,通常涉及多个地区或国家,其栖息地选择策略会在迁徙过程中不断优化。因此,未来研究可考虑扩展至更大尺度,从宏观生态学视角探讨候鸟在多个停歇地之间的策略选择和种群结构的差异,增强研究结果在空间水平上的普适性。同时,现有鸟类分布数据在 2010 年之前的记录相对匮乏,数据缺失限制了对长期变化趋势的全面评估,未来应持续积累数据或探索更多数据获取方式,丰富数据的时间序列完整性。

4.3 结论

(1) 东营市 28 种候鸟及其竞争种的适生空间在黄河口生态旅游区高度重叠,其中与本地留鸟的重叠率为 85.84%,与互花米草的重叠率为 20.74%。各类群候鸟受本地留鸟的竞争胁迫排序由高到低依次为:其它类候鸟、鹤鹑类候鸟、雁鸭类候鸟、鸪鹑类候鸟;受互花米草的竞争胁迫排序由高到低依次为:鸪鹑类候鸟、其它类候鸟、雁鸭类候鸟、鹤鹑类候鸟。

(2) 2000—2020 年,研究区土地利用变更较为频繁,区域景观多样性总体缩减了 27.10%。研究区生境质量总体维持在中低水平,且除中低等级空间外,其它等级空间均不同程度扩张。生境质量指数的聚集效应显著,各级空间以持续增强的高值聚集为主,全局莫兰指数和 General G 系数得分涨幅分别为 16.96% 和 19.77%。

(3) 种间竞争是影响研究区候鸟栖息分布的关键驱动因素,其次是人类活动、栖息生境和气候环境。其中,种间竞争和人类活动对多类群候鸟的栖息分布均具有显著影响,气候环境对于雁鸭类和其它类候鸟的栖息分布影响较大,而鸪鹑类和鹤鹑类候鸟则对栖息生境的要求更为严苛。此外,雁鸭类、鹤鹑类和其它类候鸟的栖息分布受相同的因素类型组合影响,而鸪鹑类候鸟的空间分布则可能由更复杂的多因素交互过程决定。

参考文献(References):

- [1] 于姬,卜祥龙,刘玉安,柳圭泽,李凤丽,许有良,李洪波. 辽宁滨海(环渤海)湿地鸟类多样性调查与研究. 海洋环境科学, 2021, 40(6): 955-964.
- [2] 刘小燕,周轶尘,张增信,张佳敏,朱斌,田佳西,邱健. 长江中下游地区越冬水鸟潜在适宜栖息地分布预估. 东北林业大学学报, 2023, 51(8): 90-97.
- [3] 段后浪,于秀波. 黄渤海濒危水鸟栖息地动态变化研究. 生态学报, 2023, 43(15): 6354-6363.
- [4] 梁嘉慧,胡志韧,左平. 中国黄(渤)海世界自然遗产地保护与社区发展模式研究——以江苏盐城为例. 环境生态学, 2021, 3(10): 21-26, 92.
- [5] Pocewicz A, Estes-Zumpf W A, Andersen M D, Copeland H E, Keinath D A, Griscom H R. Migratory bird species as indicators for the state of the environment. PLOS ONE, 2013, 8(10): e75363.
- [6] 许海锋,董斌,任春秋,高祥,卫泽柱,刘筱,陆志鹏,彭亮. 崇明东滩典型越冬候鸟生境适宜性研究. 湿地科学, 2023, 21(2): 259-269.
- [7] 徐逸飞,冯一凡,杨金明,王凯. 基于 Arcgis 和 Fragstats 的大沽河河口候鸟栖息地生境格局分析与优化. 中国城市林业, 2022, 20(6): 48-56.
- [8] Wang X D, Chen Y, Melville D S, Choi C Y, Tan K, Liu J J, Li J, Zhang S D, Cao L, Ma Z J. Impacts of habitat loss on migratory shorebird populations and communities at stopover sites in the Yellow Sea. Biological Conservation, 2022, 269: 109547.
- [9] 彭李智,胡石元,张金亭,周恒,石庆翠,吴秀. 顾及城郊农田生态服务价值的中心城区生态安全网络重构. 生态学报, 2024, 44(13): 5801-5815.
- [10] Rangel D F, Costa L L, de Braga Castro Í. Community and species-specific responses of coastal birds to COVID-19 “anthropause” in the largest hypersaline lagoon of South America. Ocean and Coastal Research, 2024, 72: e24009.
- [11] Xia S X, Liu Y, Chen B, Jia Y F, Zhang H, Liu G H, Yu X B. Effect of water level fluctuations on wintering goose abundance in Poyang Lake wetlands of China. Chinese Geographical Science, 2017, 27(2): 248-258.
- [12] Osborn R. Climate change and avian populations: a review. Science Reviews Biology, 2024, 2(4): 7-12.
- [13] Hieb E E, Cloyd C S, DaCosta K P, Garelick A, Carmichael R H. Thermal microrefugia and changing climate affect migratory phenology of a thermally constrained marine mammal. Frontiers in Ecology and Evolution, 2023, 11: 1211513.
- [14] Campioni L, Oró-Nolla B, Granadeiro J P, Silva M C, Madeiros J, Gjerdrum C, Lacorte S. Exposure of an endangered seabird species to persistent organic pollutants: assessing levels in blood and link with reproductive parameters. Science of the Total Environment, 2024, 930: 172814.
- [15] Sirén A P K, Sutherland C S, Karmalkar A V, Duveneck M J, Morelli T L. Forecasting species distributions: Correlation does not equal causation.

- Diversity and Distributions, 2022, 28(4): 756-769.
- [16] Gao X, Liang J, Zhu Z Q, Li W X, Lu L, Li X, Li S, Tang N, Li X D. Drought-induced changes in hydrological and phenological interactions modulate waterbird habitats dynamics. *Journal of Hydrology*, 2023, 626: 130228.
- [17] Huang S, Xiao L S, Zhang Y C, Wang L, Tang L N. Interactive effects of natural and anthropogenic factors on heterogenetic accumulations of heavy metals in surface soils through geodetector analysis. *Science of the Total Environment*, 2021, 789: 147937.
- [18] 陈梦缘, 汪生财, 路琦, 刘昌, 袁秀, 邢韶华. 环渤海海岸带水鸟栖息地适宜性评价及影响因素. *生态学杂志*, 2024, 43(4): 1152-1160.
- [19] 廖颖, 王心源, 周俊明. 基于地理探测器的大熊猫生境适宜度评价模型及验证. *地球信息科学学报*, 2016, 18(6): 767-778.
- [20] 任月恒, 朱彦鹏, 付梦娣, 闻丞, 张明海, 于胜祥, 江建平, 李俊生. 黄河流域濒危物种保护热点区与保护空缺识别. *生态学报*, 2022, 42(3): 982-989.
- [21] Liang C L, Zhang Z L. Vegetation dynamic changes of lake nansi wetland in Shandong of China. *Procedia Environmental Sciences*, 2011, 11: 983-988.
- [22] 梁流涛, 杨泞溪, 区志源, 王森, 史茵茵, 陈笑, 孙琦璠. 黄河流域城镇土地经济密度多尺度空间格局及影响因素分析. *地理科学*, 2021, 41(8): 1336-1344.
- [23] 张诗嘉, 杜书云, 刘晓英, 牛文涛. 黄河下游城市群土地利用生态效率时空差异及影响因素研究. *资源开发与市场*, 2022, 38(3): 280-289.
- [24] Han G X, Sun B Y, Chu X J, Xing Q H, Song W M, Xia J Y. Precipitation events reduce soil respiration in a coastal wetland based on four-year continuous field measurements. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2018, 256: 292-303.
- [25] 张雅茹, 梅子钰, 郑曦. 耦合 InVEST 与 MCE-CA-markov 模型的黄河三角洲碳储量时空变化和预测研究. *中国风景园林学会*, 2023.
- [26] Choi, C.-Y., Li, J. & Xue, W.J. China coastal waterbird census report (jan. 2012-dec. 2019). Hong Kong: Hong Kong Bird Watching Society, 2020.
- [27] 司国新. 中国陆地生态系统植被生物量估算方法研究[D]. 拉萨: 西藏大学, 2021.
- [28] 张达, 曾坚, 艾合麦提·那麦提. 高强度开发地区鸟类自然保护区保护空缺识别——以天津市为例. *应用生态学报*, 2023, 34(6): 1621-1629.
- [29] 陈思明. 互花米草 (*Spartina alterniflora*) 潜在分布格局的空间尺度效应. *生态学报*, 2023, 43(14): 6058-6068.
- [30] 陈红, 欧小杨, 吕英烁, 李晓溪, 郑曦. 时空变化视角下的北京市湿地优先保护格局. *生态学报*, 2024, 44(12): 1-12.
- [31] Cobos M E, Peterson A T, Barve N, Osorio-Olvera L. Kuenm: an R package for detailed development of ecological niche models using Maxent. *PeerJ*, 2019, 7: e6281.
- [32] Abellán P, Sánchez-Fernández D. A gap analysis comparing the effectiveness of Natura 2000 and national protected area networks in representing European amphibians and reptiles. *Biodiversity and Conservation*, 2015, 24(6): 1377-1390.
- [33] Klein C J, Wilson K A, Watts M, Stein J, Carwardine J, MacKey B, Possingham H P. Spatial conservation prioritization inclusive of wilderness quality: a case study of Australia's biodiversity. *Biological Conservation*, 2009, 142(7): 1282-1290.
- [34] 冯君明, 冯一凡, 李翹, 吕硕, 马俊杰. 河势特征分界下的黄河滩区周边城镇生境质量与景观格局演变. *生态学报*, 2023, 43(16): 6798-6809.
- [35] 潘耀, 尹云鹤, 侯文娟, 韩皓爽. 基于土地利用及植被覆盖变化的黄河源区生境质量时空变化特征. *生态学报*, 2022, 42(19): 7978-7988.
- [36] Bhagarathi L K, DaSilva P N B, Maharaj G, Pestano F, Cossiah C, Kalika-Singh S, Balkarran R. A comprehensive review on the impact of climate change on the ecology, breeding seasonality, abundance and distribution of birds and possible approaches to address and conserve bird populations. *International Journal of Science and Technology Research Archive*, 2024, 6(2): 21-44.
- [37] 王成, 贾悦, 刘红玉, 李玉凤. 盐城湿地的水鸟栖息地功能恢复方案及其效果评估. *湿地科学*, 2023, 21(5): 637-648.
- [38] 王劲峰, 徐成东. 地理探测器: 原理与展望. *地理学报*, 2017, 72(1): 116-134.
- [39] 杨华, 徐勇, 王丽佳, 徐琳. 青藏高原人类活动强度时空变化与影响因素. *生态学报*, 2023, 43(10): 3995-4009.
- [40] 袁秀, 孙燕燕, 王计平, 于莉莉. 基于水鸟栖息地恢复的黄河三角洲水资源综合利用策略. *资源科学*, 2020, 42(1): 104-114.
- [41] 陈潘, 张燕, 朱晓静, 鲁长虎. 互花米草入侵对鸟类的生态影响. *生态学报*, 2019, 39(7): 2282-2290.
- [42] Ahola M P, Laaksonen T, Eeva T, Lehikoinen E. Climate change can alter competitive relationships between resident and migratory birds. *Journal of Animal Ecology*, 2007, 76(6): 1045-1052.
- [43] Duan H L, Yu X B, Shan K, Zhang C H, Liu H D. Effects of habitat loss on migratory shorebird community structure at stopover sites: a case study in the Yellow River Delta, China. *Frontiers in Marine Science*, 2022, 9: 1049765.
- [44] Van Doren B M, Conway G J, Phillips R J, Evans G C, Roberts G C M, Liedvogel M, Sheldon B C. Human activity shapes the wintering ecology of a migratory bird. *Global Change Biology*, 2021, 27(12): 2715-2727.
- [45] Guillaumet A, Russell I J. Bird communities in a changing world: the role of interspecific competition. *Diversity*, 2022, 14(10): 857.
- [46] Setsaas T, Hunninck L, Jackson C R, May R, Røskaft E. The impacts of human disturbances on the behaviour and population structure of impala (*Aepyceros melampus*) in the Serengeti ecosystem, Tanzania. *Global Ecology and Conservation*, 2018, 16: e00467.
- [47] 郭兴健, 邵全琴. 大型野生食草动物生境资源利用竞争关系. *生态学报*, 2023, 43(20): 8671-8681.
- [48] MacArthur R, Levins R. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 1967, 101(921): 377-385.