

基于公民科学数据的中国鸟类城市化响应及适应性

吴佳雨¹, 杨梦夏¹, 周 侃^{2,3}

(1. 浙江大学园林研究所, 杭州 310058; 2. 中国科学院地理科学与资源研究所 中国科学院区域可持续发展分析与模拟重点实验室, 北京 100101; 3. 中国科学院大学资源与环境学院, 北京 100049)

摘要: 全球鸟类多样性正面临巨大威胁。现有关于鸟类特征与其城市化响应的研究多聚焦于地方或区域尺度, 采用分类变量对鸟类城市耐受力进行分级, 且较少考虑物种间进化关系, 致使鸟类特征与其对城市化响应的关联机制存在诸多争议。因此, 本文综合了2012—2020年中国范围内952036个鸟类公民科学观测数据和多种连续的城市化水平测度方法(城市与建成区比例、人口密度和夜间灯光强度), 基于系统发育的视角, 从国家、省域和城市尺度探究中国鸟类的城市化响应模式及空间适应性。结果表明: 具有较多的窝卵数和食性泛化的鸟类是最能适应城市化的物种。非系统发育和系统发育两种视角度量得出的鸟类城市化响应模式不同, 表明物种间进化关系的确掩盖了鸟类在城市适应性上的表现: 同一进化枝系上在建筑崖壁上筑巢的鸟类更易适应城市建成环境。此外, 不同纬度背景下影响鸟类城市适应性的决定性因素有所不同: 高位觅食在高纬度城市环境中发挥重要作用, 食虫鸟在中纬度区表现出高城市耐受力, 而迁徙鸟是低纬度区预测鸟类高城市适应性的重要特征。

关键词: 鸟类特征; 城市化响应; 公民科学数据; 系统发育分析; 中国

DOI: 10.11821/dlxb202311013

1 引言

全球生物多样性正面临巨大威胁^[1]。1970—2016年哺乳动物、鸟类、两栖动物、爬行动物和鱼类的种群规模平均下降了68%^[2]。其中, 鸟类也受到了严重的影响。预计到2100年, 数百种鸟类的生存范围将大幅下降甚至濒临灭绝^[3]。城市中的鸟类多样性受到威胁^[4-5]。一方面, 致密的扩张使得城市中的鸟类自然栖息地被不透水材料取代, 面临面积大幅减少和破碎化的困境^[6]; 另一方面, 高密度的人类活动造成夜间光污染和与人造物体碰撞风险高等诸多问题, 对鸟类的的生活施加消极影响。这使得鸟类多样性保护面临严峻挑战。越来越多的地理学者开始聚焦相关问题, 《中国学科及前沿领域发展战略研究(2021—2035)》地理科学的学科规划中也鼓励大数据、人工智能等新技术方法在人文地理研究中的使用, 指出了城市地理学领域要注意提高城市化、资源、环境与可持续发展关系等复杂系统的定量研究水平^[7]。因此, 对城市化与鸟类多样性的关系进行深入研究响应了国际、国内地理学前沿领域的热点议题, 有利于为相关政策的制定提供科学依据。

收稿日期: 2022-09-04; 修订日期: 2023-11-02

基金项目: 第二次青藏高原综合科学考察研究(2019QZKK0406); 中国科学院战略性先导科技专项(XDA23020101)

[Foundation: The Second Tibetan Plateau Scientific Expedition and Research Program, No.2019QZKK0406; Strategic Priority Research Program of the Chinese Academy of Sciences, No.XDA23020101]

作者简介: 吴佳雨(1989-), 男, 内蒙古乌海人, 博士, 副教授, 博士生导师, 主要研究方向为城市绿色空间治理。

E-mail: wujiayula@zju.edu.cn

通讯作者: 周侃(1986-), 男, 云南丽江人, 博士, 副研究员, 硕士生导师, 主要研究方向为资源环境承载力与空间治理。

E-mail: zhoukan@igsnr.ac.cn

现有研究指出,城市建成环境能够筛选出耐受力较高的鸟类,使得鸟类的种类、功能、乃至表征类群形成和演化过程的系统发育展现趋同倾向^[8]。上述的环境过滤作用使得研究城市化与鸟类多样性的关系成为可能。研究表明具有不同窝卵数、体型、体重、卵重量、筑巢区域、觅食区域、食性和居留型等形态和生理特征的鸟类,可能会表现出不同的城市适应性。美国的一项研究发现鸟类体重、窝卵数、筑巢区域和繁殖时间可以较好地预测受到人类活动影响的物种^[9];在耶路撒冷城市中心区进行的研究发现食性、筑巢区域和居留型是影响鸟类能否生存的重要因素^[10]。此外,研究发现具有较宽生态位物种的灭绝风险比窄生态位物种更低。生态位宽的鸟类对环境的要求更泛化,这可能会提高其对城市的耐受力。物种对城市的耐受性部分源于这些特征的组合^[11]。因此,确定哪些形态与生理特征可能与鸟类对城市的适应性相关有助于增加对鸟类多样性与城市化之间关联的理解。

可惜的是,尽管有大量研究关注城市建成环境中鸟类的各类特征,但相关研究结果依然存在较强的不确定性,即在鸟类特征对城市适应性的作用效果和方向上仍有争议。生活史方面,匈牙利的一项研究表明城市地区的鸟类比相邻农村地区体型更小^[12],而在澳洲进行的一项研究发现剩余脑容量和体型越大的物种对城市环境的适应性越强^[13]。同样的矛盾也出现在鸟类食性方面。巴西的一项研究发现房屋数量和食谷、食蜜鸟的丰富度正相关^[14],然而在智利小型公园内房屋密度与食谷鸟呈现了显著的负向关联^[15]。在筑巢和觅食区域的选择上,英国的一项研究发现高处筑巢鸟似乎更受城市的青睐^[16],而另一项荟萃分析显示,筑巢偏好并不会对鸟类的城市化响应产生一致性影响^[17]。居留型方面,候鸟被认为可以通过迁徙的方式规避恶劣条件以获取更多资源^[18],而大量研究发现,与留鸟相比,候鸟似乎更容易受到高层建筑和升高的气温的影响^[19-20]。因此,有必要更加全面地了解具有高城市耐受力的鸟类特征。

上述不确定结果可能的解释包括:首先,时空有限的的数据可能会限制结果的普适性。多数对于鸟类特征与城市耐受力关联的探索集中于地方或区域尺度,目前缺乏国家尺度尤其是对于亚洲国家的研究。而公民科学数据(Citizen Science Data)作为一种借助普通公众数据采集与分析而获取的科研数据,为大型时空尺度下描述鸟类的丰度、分布和功能组成并验证假设提供了新的可能性^[21-22]。其次,用分类变量对鸟类的城市耐受力进行分级可能会限制结果的可推广性。有研究者将鸟类直接分成在城市中存在或不存在两类,或根据鸟类对城市的利用方式对其分级,如城市回避者、城市适应者和城市利用者等^[15, 23]。这样的分类主观假设同组的鸟类对城市化的反应是相同的,可能会给结果带来一定的误差。鸟类活动的城市环境需要更加精细的连续测量。土地利用、人口密度和夜间灯光等多样化的遥感数据集有助于本文从栖息地、行为和生理等多个方面度量鸟类对城市化的耐受力。此外,考虑系统发育的约束可能会展现不同的结果。越来越多的研究表明,与周边自然区域相比,城市地区的鸟类系统发育和功能趋于同质化^[8, 24]。这种同质化主要源于进化枝上物种的减少和功能专才的减少。在城市地区生存下来的鸟类群落在系统发育和功能上的多样性较低,它们可能具有一些共同的特征,使它们能够利用城市环境特有的资源并避免风险^[25-26]。在共同进化史的影响下,鸟类可能倾向于对城市化产生相近的反应^[25],而亲缘关系带来的相似性也许会掩盖部分特征在城市耐受力上的表现^[13]。

综上所述,本文尝试确定哪些形态和生理特征与鸟类在国家尺度的高城市耐受力相关。本文的研究在包含广泛性状特征的同时,采用连续的城市化测度方式,考虑了系统发育约束,并涵盖了国家、省域和城市多空间维度,以期增强城市化与鸟类多样性作用关系研究的确定性与可推广性。本文选择中国作为研究区域,一方面,中国自然环境多

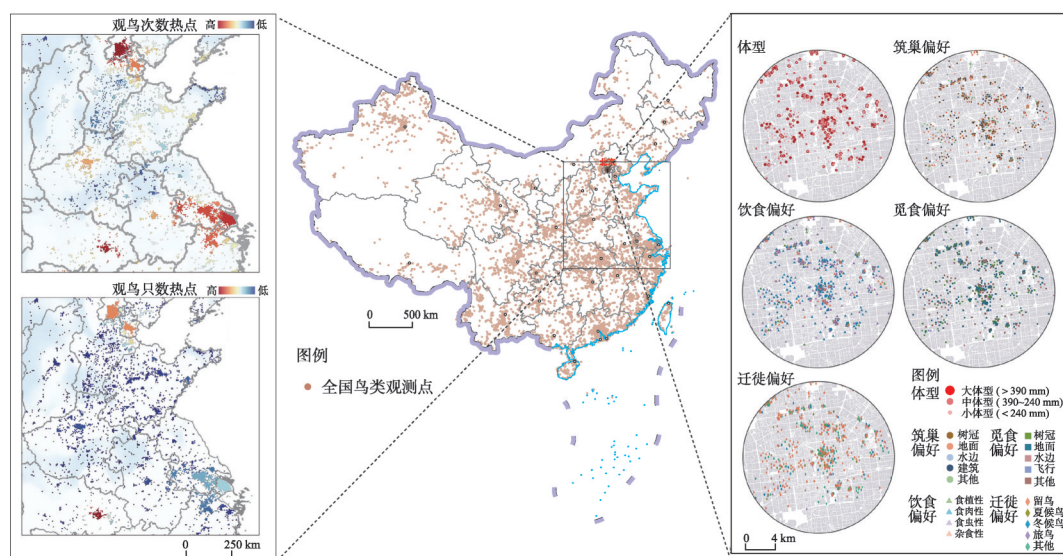
样,生物多样性丰富,约有1372种鸟类^[26]。另一方面,中国大多数地区处于快速发展阶段,预计到2050年城市人口将增加至2.92亿人^[27],城市的大规模扩张可以预见将对中国的生物多样性产生影响,是研究城市化对生物多样性的影响的典型案例地。

2 研究方法与数据来源

2.1 鸟类观测数据

本文通过中国观鸟记录中心(<http://www.birdreport.cn>)获取中国境内鸟类点位数据,并对坐标进行人工矫正。中国观鸟记录中心是中国第一个公开和专业的鸟类记录非政府组织。参与者通过网站提交鸟类物种观测记录,包含观测日期、时间、位置坐标以及观察到的鸟类个体数量,经由专业鸟类学家审核,建立观鸟数据集。本文纠正了可能不正确的坐标,有些显然在海里或与所述省份不符(即落在所报省份范围之外)的观测值被手动排除。

本文采用2012年1月—2020年12月数据,仅对观测次数>50的物种进行分析,最终包括874种鸟类在12470个观测点的952036条观测记录被纳入分析(图1)。



注:基于自然资源部标准地图服务网站GS(2019)1697号的标准地图制作,底图边界无修改。

图1 研究区域与观测点分布

Fig. 1 Study area and distribution of observation sites

观测次数最多的城市为北京市(暂未含港澳台数据),2012—2020年观测次数高达104249次。总体上,中部、东南沿海和京津等经济发达地区观鸟活动开展地充分,观测记录数更多。从观测到的鸟类数量来看,观测的鸟类数量最多的区域同样集中在上述地区,观测鸟类数量最多的城市武汉市在观测年间共记录鸟类1127861只。相比于观测次数和观测鸟类数量,各地观测到的鸟类种数更为平均,其中云南省的德宏傣族景颇族自治州、保山市以及北京直辖市等地观测鸟类种数均超过450种。

2.2 鸟类形态与生理特征

基于开源数据集Ecological Archives E096-269^[28]、E095-178^[29]和世界鸟类生存手册

(<https://birdsoftheworld.org>), 本文对鸟类形态与生理的 10 个特征变量进行描述, 包括窝卵数、卵重量、体重、体长、筑巢广度、饮食广度、筑巢偏好、饮食偏好、觅食偏好和迁徙偏好 (表 1)。对于鸟类某些缺失的特征信息, 参照相同属的相近物种进行综合评价。同时, 还建立了包含本文中所观测的 874 种鸟类的系统发育进化树 (利用树状分支图图形来表示物种间的进化关系), 该进化树由全球鸟类系统发育树修剪生成 (<http://birdtree.org/>)^[30]。

2.3 城市化适应性度量

本文通过城市与建筑区比例 (反映自然栖息地的丧失)、人口密度 (反映人类干扰的强度) 和夜间灯光 (反映夜间灯光的强度) 来衡量地区的城市化水平。城市与建筑区数据来自 MODIS 年度土地覆盖产品 MCD12Q1^[31], 分辨率为 500 m, 数据时段为 2012—2020 年。选择国际地球生物圈计划 (IGBP) 分类方式, 提取出中国境内城市与建筑区域

表 1 鸟类的形态和生理特征描述表
Tab. 1 Description of the morphological and life history traits

分类	变量	定义	解释	数据来源
生活史特征	窝卵数	窝巢中卵的个数(个)		参考文献[28]
	卵重量	平均卵重量(g)		参考文献[28]
	体重	平均体重(g)		参考文献[28]
	体长	平均体长(mm)		Birds of the world
生态位广度	筑巢广度	主要筑巢区域的数量		参考文献[29]
	饮食广度	主要饮食类型的数量		
行为偏好	筑巢偏好	筑巢—树冠	筑巢于树冠及枝叶, 植被中上层	参考文献[29]
		筑巢—地面	筑巢于地面, 植被中下层	
		筑巢—水边	筑巢于水面、水岸、湿生植被、滩涂或其他靠近水体的区域	
		筑巢—建筑	筑巢于建筑墙体、空调机箱或土壁	
		筑巢—其他	以上筑巢区域超过一类者	
	饮食偏好	食性—食植性	主要觅食植物的叶、种子、果实和叶汁	
		食性—食肉性	主要觅食鱼类、软体动物、两栖类、小型哺乳类或其他鸟类	
		食性—食虫性	主要觅食昆虫	
		食性—杂食性	腐食性或觅食以上食物类型超过一类	
		觅食偏好	觅食—树冠	
	觅食偏好	觅食—地面	觅食于地面, 植被中下层	
		觅食—水边	觅食于水面、水岸、湿生植被、滩涂或其他靠近水体的区域	
		觅食—飞行	飞行觅食	
		觅食—其他	以上觅食区域超过一类者	
	迁徙偏好	迁徙—留鸟	一年四季均生活于中国	
		迁徙—冬候鸟	冬季到中国越冬	
		迁徙—夏候鸟	繁殖季节到中国繁殖	
		迁徙—旅鸟	春秋迁徙季节路过中国	
		迁徙—其他	在中国以上居留型超过一类者	

注: 生态位广度利用数据库 Ecological Archives E095-178^[29]进行计算, 该数据库详细标明鸟类物种的每类饮食偏好和觅食偏好的估计使用百分比; 饮食偏好和觅食偏好分别分为 10 类和 7 类, 各类别估计使用百分比之和为 100%; 对于每个物种, 我们计算了使用百分比大于 0 的饮食和觅食偏好的类别数量作为其饮食广度和筑巢广度。在中国不同地理分布下具有不同迁移偏好的物种被归类为“迁移—其他”。

(不透水面占比 $\geq 30\%$)。人口密度来源于 WORLDPOP 年度人口密度开放数据^[32], 分辨率为 $1\text{ km}\times 1\text{ km}$, 数据时段为 2012—2020 年 (<https://www.worldpop.org/>)。VIIRS 夜间灯光依据年份对月度数据进行合成 (<https://eogdata.mines.edu/products/vnl/>), 获得 2012—2020 年年度夜间灯光强度影像, 分辨率为 $1\text{ km}\times 1\text{ km}$ 。灯光数据已过滤掉背景噪声 (如火灾和其他光源污染)^[33]。

为了匹配鸟类观测记录, 最大限度地减少尺度谬误导致的潜在偏差, 本文计算每个观测点 5 km 缓冲区范围内城市与建筑区占比、人口平均密度和夜间灯光平均强度。本文计算每个物种在夜间灯光平均辐射值上分布平均数和中位数, 以反映鸟类对夜间灯光的适应性。为了考虑不确定性和采样差异, 本文根据每个观测地的观测鸟类个体数量计算了每个物种在夜间灯光平均辐射值上分布的加权平均数 (图 2)。同时, 本文还分别计算了每个物种在城市与建筑区占比和人口密度这两类城市化指标平均辐射值上的 3 个统计量 (表 2)。随后, 对 9 个城市化响应统计值进行主成分分析 (Principal Components Analysis, PCA), 利用指标线性变化作降维处理, 并将数据投影在方差最大的方向提取得到第一主成分 (Principal Component 1, PC1) 作为综合指标, 反映鸟类对城市化的综合适应性。

2.4 模型与方法

2.4.1 建立全局模型 为了避免将高度共线的变量同时纳入模型, 本文对鸟类连续的形态和生理特征变量进行相关性分析 (R 4.0.2 的 “corrplot” 包^[34], 图 3)。结果表明体重 (BM) 和卵重 (EM) 量高度正相关 ($r = 0.82, P < 0.001$), 因此体重被排除在后续分析之外。本文设置 9 个鸟类形态和生理特征作为自变量, 城市适应性指标作为因变量, 建立了多元线性回归全局模型, 尝试对鸟类形态与生理特征和城市适应性间的相关性而非因果进行探究。

为了符合线性模型假设, 本文在窝卵数 (CS)、卵重量 (EM) 和体型 (BS) 对数变换的基础上, 对所有线性回归模型做进一步加权处理, 以此使单位地点观测次数更多的物种在模型中具有更大权重。其中, 权重测算方式为观测次数 (C) / 观测场地数 (NS)。此外, 本文对自变量进行标准化以消除量纲的影响 (使用 R 4.0.2 的 “arm” 包^[35]), 便于比较不同的自变量对因变量的相对影响大小。本文计算广义方差膨胀系数 (VIF), 对预测变量间的多重线性相关性进行检验 (使用 R 4.0.2 的 “car” 包^[36])。VIF 特征值小于 < 5 , 表明不存在多重共线性问题。

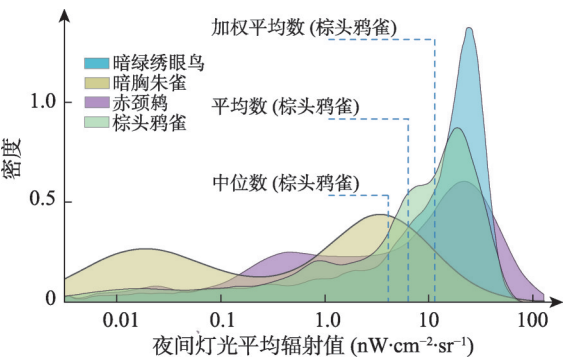


图 2 给定物种的夜间灯光平均辐射值—密度分布
Fig. 2 Night light average radiance-density distributions of given species

表 2 鸟类在观测点 5 km 缓冲区的响应统计值描述
Tab. 2 Definition of features for measuring birds' response to urbanization in a 5-km buffer zone

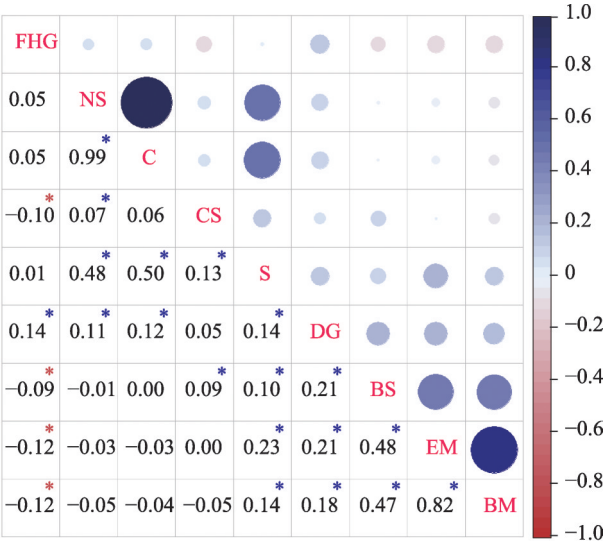
变量	统计量	平均值	标准差
城市与建筑区占比(%)	加权平均数	0.13	0.14
	平均数	0.15	0.14
	中位数	0.08	0.15
人口平均密度(人·km ⁻²)	加权平均数	1978.62	2812.61
	平均数	2283.34	2922.10
	中位数	772.73	2193.48
夜间灯光平均辐射值(nW·cm ⁻² ·sr ⁻¹)	加权平均数	3.99	4.52
	平均数	4.59	4.65
	中位数	2.24	4.55

注: 城市适应性为 9 个城市化响应统计值的 PC1 描述。

2.4.2 加入模型平均 为了更好地对全局模型进行分析，本文求出模型所有可能的子集（使用 R 4.0.2 的“MuMin”包^[37]中的“dredge”功能），允许任何可能的特征成为占主导作用的预测变量，并使用模型平均的方法对顶部模型进行融合。最终，每个全局模型均评估了 512 个子集，选取 $\Delta AIC < 4$ 的顶部模型估计模型平均的参数。

2.4.3 加入系统发育分析 为了判断鸟类的形态和生理特征以及对城市化的响应是否受到共同进化史的影响，本文使用 4 种系统发育指数对鸟类城市适应性以及每个连续的预测变量进行了系统发育信号分析^[38, 39]。鉴于鸟类的城市适应性受到系统发育的显著影响，本文建立基于系统发育的多元线性回归模型（采用 R 的“phylolm”包^[40]），从进化的视角探究鸟类形态与生理特征与对城市化响应间的关联。系统发育（分析时考虑物种间进化关系）和非系统发育分析（分析时未考虑物种间进化关系）采用的是近似的全局模型，不同点在于系统发育分析中线性模型的似然值与进化枝上物种的数量呈线性关系，运用类似的方法求出全局模型所有可能的子集并进行模型平均。

2.4.4 加入纬度区和典型城市分析 为进一步讨论鸟类的城市化响应模式在不同自然地理背景下的稳健性与差异性，本文依次在省域和城市尺度进行了延展性分析。在省域尺度，本文将中国分成低（15°N~30°N）、中（30°N~45°N）和高（45°N~60°N）3 个纬度区进行分析；在城市尺度，本文依次选取位于北京、上海和广州 3 个超大城市作为典型城市进行分析。本文针对不同纬度区和典型城市的鸟类观测记录，以 9 个鸟类形态和生理特征为自变量、城市适应性为因变量分别建立非系统发育和系统发育的多元线性回归模型并进行模型平均分析。



注：FHG 筑巢广度、CS 巢卵数、NS 观测场地数、C 观测次数、EM 卵重量、DG 饮食广度、BS 体型、BM 体重、S 为观测数量；
*表示在 5% 水平下具有显著性。

图 3 连续鸟类形态和生理特征变量的相关性分析
Fig. 3 Pearson correlation analysis of continuous bird traits

3 结果分析

3.1 鸟类特征分析

不同鸟类在观测次数与数量上存在较大差别。观测次数最少的物种为红腰朱雀 (*Carpodacus rhodochlamys*, 50 次)，最多的为白头鹎 (*Pycnonotus sinensis*, 21105 次)，平均观测次数为 (1084 ± 2317) 次。从生活史特征来看，不同种鸟类在卵重量、体重和体长上有较大的差异。在生态位广度方面，筑巢广度的范围为 1~5 种，平均值为 2.17。饮食广度差别更大，观测物种最多的有 8 种主要饮食类型（渡鸦，*Corvus corax*）（表 1）。鸟类对城市化的响应取决于观测点的分布（表 2）。城市适应性最大值为 7.279（亚历山大鸚

鹇, *Psittacula eupatria*), 表明该物种对城市环境具有很高的耐受性, 在海南柳莺 (*Phylloscopus hainanus*) 处记录最低值-0.799, 表明其是本文中城市适应性最低的物种。

3.2 非系统发育视角下鸟类城市化响应模式的初步分析

当使用非系统发育分析评估鸟类特征与城市适应性关联时, 模型平均的结果显示影响鸟类对城市化响应的最主要的特征(依次为标准化回归系数和*P*值)是较多的窝卵数(0.13、< 0.001)、较小的卵重量(-0.13、0.006)和广泛的食性(0.07、0.024)。此外, 城市环境中树冠枝叶筑巢的鸟类显著优于灌丛地面筑巢鸟(0.13、0.001)。与留鸟相比, 旅鸟(0.54、< 0.001)、夏候鸟(0.39、< 0.001)、冬候鸟(0.24、< 0.001)和具有多种迁徙偏好的鸟类(0.41、< 0.001)在城市环境中展现了更高的耐受度(表3)。

表3 非系统发育和系统发育全局模型的模型平均结果
Tab. 3 Results of averaged model for the non-phylogenetic and phylogenetic analysis

变量	非系统发育分析					系统发育分析				
	Estimate	Std	Z	P	Sw	Estimate	Std	Z	P	Sw
生活史特征										
lg 窝卵数	0.13	0.03	4.07	< 0.001	1.00	0.19	0.04	4.35	< 0.001	1.00
lg 卵重量	-0.13	0.05	2.76	0.006	1.00	-0.14	0.09	1.57	0.116	0.56
lg 体长	0.01	0.07	0.18	0.860	0.23	0.03	0.08	0.4	0.691	0.29
生态位广度										
筑巢广度	0.03	0.03	0.99	0.320	0.37	-0.04	0.03	1.25	0.212	0.44
饮食广度	0.07	0.03	2.26	0.024	0.87	0.09	0.03	2.60	0.009	1.00
筑巢偏好(以筑巢—地面为参照)										
筑巢—树冠	0.13	0.04	3.40	0.001	1.00	-0.03	0.04	0.60	0.547	1.00
筑巢—其他	0.06	0.06	0.98	0.328	1.00	0.08	0.05	1.79	0.073	1.00
筑巢—建筑	0.04	0.07	0.56	0.575	1.00	0.21	0.07	3.23	0.001	1.00
筑巢—水边	0.05	0.05	0.86	0.389	1.00	0.07	0.05	1.41	0.157	1.00
饮食偏好(以食性—杂食性为参照)										
食性—食植性						-0.12	0.05	2.57	0.010	1.00
食性—食虫性						0.05	0.04	1.13	0.259	1.00
食性—食肉性						0.07	0.06	1.2	0.229	1.00
迁徙偏好(以迁徙—留鸟为参照)										
迁徙—旅鸟	0.54	0.08	7.19	< 0.001	1.00	0.32	0.07	4.85	< 0.001	1.00
迁徙—其他	0.41	0.04	9.30	< 0.001	1.00	0.36	0.04	9.76	< 0.001	1.00
迁徙—夏候鸟	0.39	0.07	5.40	< 0.001	1.00	0.07	0.05	1.40	0.161	1.00
迁徙—冬候鸟	0.24	0.06	4.06	< 0.001	1.00	0.08	0.06	1.39	0.165	1.00

注: Estimate 为标准化参数估计; Std 为标准差; Z 为 z 分数; *P* 值加粗表明在 5% 水平下具有显著性; Sw 为平均模型中变量所占总权重。由于非系统发育和系统发育分析中, 平均的顶部模型均不包括觅食偏好, 故将其从表中删除。

3.3 系统发育视角下鸟类城市化响应模式的深入分析

鸟类对城市化的响应与 Moran's *I*、Abouheif's *C*mean 和 Pagel's λ 等系统发育信号呈显著相关(表4), 表明鸟类的城市适应性在系统发育树上存在非随机分布现象。此外, 窝卵数、卵重量和体长等生活史特征在系统发育上表现出了强相关性, 而筑巢与饮食广度等生态位特征在系统发育上的相关性比上述生活史特征略低。

在考虑系统发育影响后, 较大的窝卵数(0.19、< 0.001)、饮食广度(0.09、

表 4 响应变量和连续的预测变量的系统发育信号分析

Tab. 4 Phylogenetic signal analysis of dependent variables and continuous independent variables

变量	Moran's <i>I</i>		Abouheif's Cmean		Pagel's λ		Blomberg's <i>K</i>	
	Statistic	<i>P</i>	Statistic	<i>P</i>	Statistic	<i>P</i>	Statistic	<i>P</i>
城市适应性	0.200	0.001	0.201	0.001	0.314	<0.001	0.054	0.188
lg 窝卵数	0.544	0.001	0.546	0.001	0.791	<0.001	0.153	0.001
lg 卵重量	0.851	0.001	0.851	0.001	0.931	<0.001	0.950	0.001
lg 体长	0.824	0.001	0.825	0.001	0.953	<0.001	0.459	0.001
筑巢广度	0.359	0.001	0.359	0.001	0.640	<0.001	0.060	0.006
饮食广度	0.405	0.001	0.405	0.001	0.670	<0.001	0.038	0.564

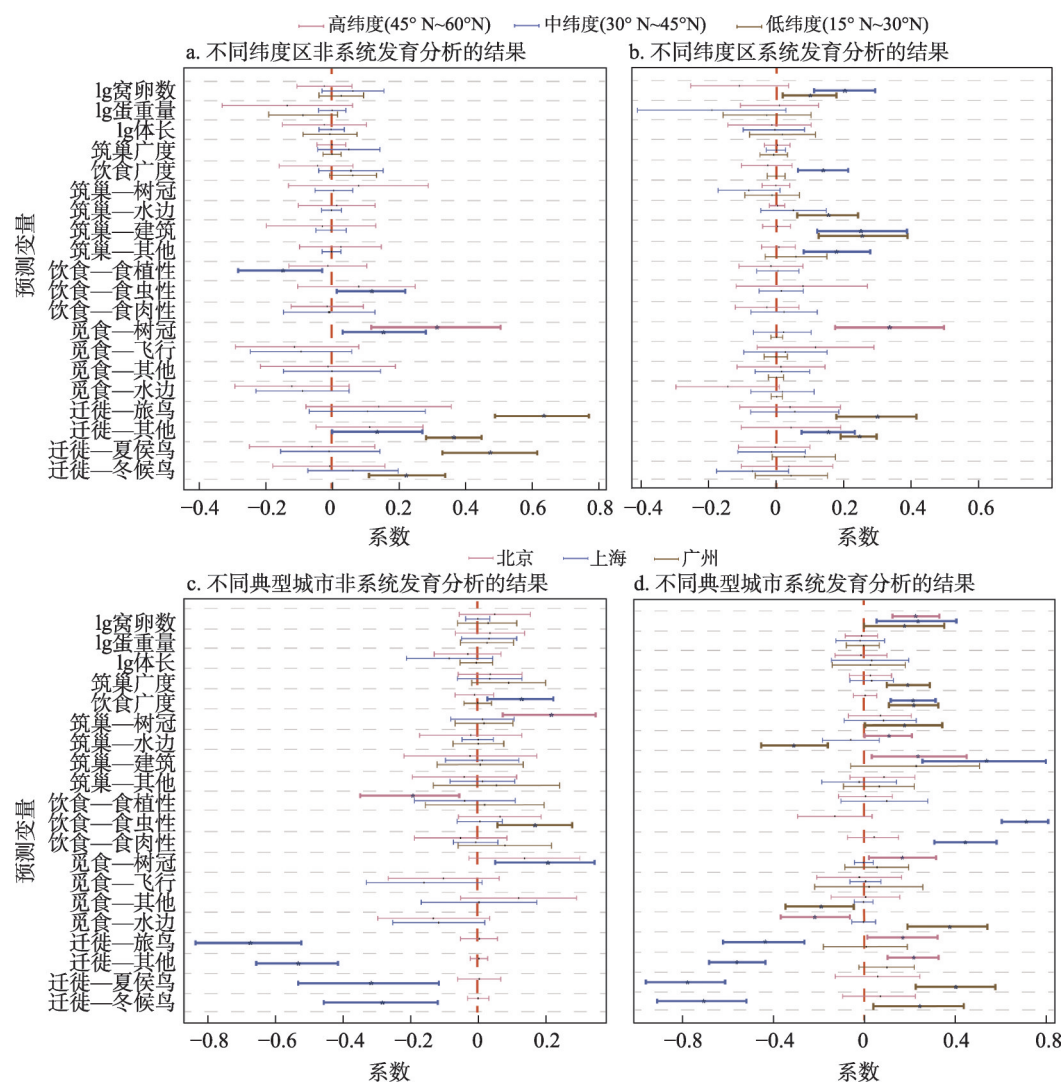
注：Statistic 为统计值；*P* < 0.05 表明在 5% 水平下具有显著性。

0.009)、旅鸟 (0.32、< 0.001) 和具有多种迁徙偏好的鸟类 (0.36、< 0.001) 仍然是高城市耐受力 的主要预测因素。然而此时卵重量、夏侯鸟和冬候鸟的差异不再显著。在筑巢偏好上，树冠枝叶筑巢鸟不再展现出显著性，能否在建筑崖壁上筑巢成为了影响鸟类城市耐受力的重要因素 (0.21、0.001)。此外，食植性鸟类与杂食鸟相比与城市适应性展现出了显著的负向关联 (-0.12、0.010)。

3.4 多维空间尺度下鸟类城市化响应模式的稳健性分析

省域尺度分析中，非系统发育分析表明在中高纬度，树冠枝叶觅食鸟与地面觅食鸟相比对城市环境展现出更高的耐受度 (高纬度：0.31、0.002；中纬度：0.16、0.014)。此外，中纬度区饮食特征表现出显著影响：食虫鸟与杂食鸟相比与城市耐受度呈显著正相关 (0.12、0.026)，而食植鸟表现出显著的负向关联 (-0.16、0.016)。于低纬度区而言，饮食和觅食偏好的差异不再显著，迁徙偏好成为了预测鸟类城市耐受力的重要因素：相较于留鸟，夏侯鸟 (0.48、< 0.001)、冬候鸟 (0.23、< 0.001)、旅鸟 (0.63、< 0.001) 和具有多种迁徙偏好的鸟类 (0.37、< 0.001) 与城市化响应指标展现出了显著的正向关联 (图 4a)。考虑系统发育影响后，树冠枝叶筑巢鸟与地面筑巢鸟相比在高纬度区展现出较高的城市耐受力 (0.34、< 0.001)。对于中低纬度区，较多的窝卵数 (中纬度：0.20、< 0.001；低纬度：0.10、0.016)、能否利用建筑崖壁筑巢 (中纬度：0.25、< 0.001；低纬度：0.26、< 0.001) 和是否具有多种迁徙偏好 (中纬度：0.15、< 0.001；低纬度：0.24、< 0.001) 成为了预测鸟类城市耐受力的重要因素 (图 4b)。

深入到典型城市，非系统发育分析表明树冠枝叶筑巢鸟与地面筑巢鸟相比对北京的城市环境展现出更高的耐受度 (0.21、0.003)。同时，食植鸟与杂食性鸟相比与城市耐受力呈显著负向关联 (-0.20、0.007)，这与中纬度得到的结果相符。对于上海而言，饮食广度 (0.13、0.011)、树冠枝叶觅食鸟 (0.20、0.008) 和留鸟展现出对城市环境的高耐受力。在广州，食虫鸟相较于杂食鸟对城市环境更加耐受 (0.17、0.003) (图 4c)。考虑系统发育的影响后，较多的窝卵数成为了 3 个城市内预测高城市耐受力鸟类的重要因素 (北京：0.23、< 0.001；上海：0.23、0.011；广州：0.17、0.020)。同时，饮食广度 (上海：0.21、< 0.001；广州：0.22、< 0.001)、能否利用建筑崖壁筑巢 (北京：0.24、0.022；上海：0.52、< 0.001) 也是重要的预测因素。此外，3 个城市展现了独特的结果，北京水边筑巢鸟与地面筑巢鸟相比展现更高的城市耐受力 (0.11、0.042)，而广州水边筑巢鸟的城市耐受力更低 (-0.30、< 0.001)。同样的矛盾出现在迁徙偏好上，留鸟在上海的城市环境中展现了突出优势，而对于广州和北京，留鸟相对于其他迁徙鸟类对城市耐受度更低 (图 4d，平均模型的最优模型见表 5)。



注：图中点表示模型平均系数，线条为95%上下置信区间，*和加粗表示在5%水平下具有显著性。

图4 不同纬度区和不同典型城市非系统与系统发育分析的模型平均系数与显著性
Fig. 4 Averaged coefficients and significance of non-phylogenetic models and phylogenetic models in different latitudinal zones and in different cities

4 讨论

4.1 国家尺度下的鸟类城市化响应模式

本文采用非系统发育和系统发育分析来探讨中国鸟类特征与城市化响应之间的关系，发现两类方法所得结果存在差异，说明共同进化史使得某些物种亚群对城市化表现出相似的响应，掩盖了部分特征在城市耐受力上的表现^[13]。

两类方法中最一致的发现是具有较多的窝卵数、食性广泛的旅鸟或具有多种迁徙偏好的鸟类对城市的适应性更强。该发现验证了过往文献的观点，生活在剧烈变化环境中的鸟类窝卵数更多^[41]，较多的窝卵数往往与更快的繁殖速度和更丰富的相对食物资源相

表5 不同尺度下基于 AIC 准则的非系统发育和系统发育最优模型

Tab. 5 Best models of non-phylogenetic and phylogenetic analysis based on AIC criteria at different scales

尺度	类别	最优模型	AICc
国家	非系统发育分析	城市适应性=0.13lg 窝卵数-0.14lg 卵重量+0.08 饮食广度+0.13 筑巢树冠+0.06 筑巢其他+0.04 筑巢建筑+0.05 筑巢水边+0.41 迁徙其他+0.54 迁徙旅鸟+0.39 迁徙夏候鸟+0.24 迁徙冬候鸟-0.24	1188.19
	系统发育分析	城市适应性=0.19lg 窝卵数-0.13lg 卵重量+0.09 饮食广度-0.02 筑巢树冠+0.08 筑巢其他+0.22 筑巢建筑+0.08 筑巢水边+0.07 食性食肉性-0.12 食性食植性+0.05 食性食虫性+0.36 迁徙其他+0.31 迁徙旅鸟+0.06 迁徙夏候鸟+0.08 迁徙冬候鸟-0.1	1522.47
省域 (高纬度)	非系统发育分析	城市适应性=-0.19lg 卵重量-0.09 饮食广度+0.21 筑巢树冠+0.07 筑巢其他-0.07 筑巢建筑+0.04 筑巢水边+0.25 觅食树冠-0.12 觅食飞行-0.05 觅食其他-0.14 觅食水边+0.15 迁徙其他+0.21 迁徙旅鸟-0.06 迁徙夏候鸟+0.01 迁徙冬候鸟-0.1	551.52
	系统发育分析	城市适应性=-0.14lg 窝卵数+0.34 觅食树冠+0.11 觅食飞行+0.01 觅食其他-0.16 觅食水边-0.09	655.01
省域 (中纬度)	非系统发育分析	城市适应性=0.08lg 窝卵数+0.07 筑巢广度+0.08 饮食广度+0.16 觅食树冠-0.1 觅食飞行-0.01 觅食其他-0.1 觅食水边-0.15 食性食植性+0.12 食性食虫性+0.15 迁徙其他+0.12 迁徙旅鸟+0.07 迁徙冬候鸟-0.04	1159.64
	系统发育分析	城市适应性=0.2lg 窝卵数-0.21lg 卵重量+0.13 饮食广度-0.07 筑巢树冠+0.18 筑巢其他+0.26 筑巢建筑+0.06 筑巢水边+0.15 迁徙其他+0.05 迁徙旅鸟-0.01 迁徙夏候鸟-0.07 迁徙冬候鸟+0.03	1328.67
省域 (低纬度)	非系统发育分析	城市适应性=0.05lg 窝卵数-0.09lg 卵重量+0.07 饮食广度+0.36 迁徙其他+0.63 迁徙旅鸟+0.48 迁徙夏候鸟+0.22 迁徙冬候鸟-0.19	1033.37
	系统发育分析	城市适应性=0.08lg(窝卵数)-0.25lg(卵重量)+0.33lg(体长)+0.1 筑巢树冠+0.12 筑巢其他+0.27 筑巢建筑+0.17 筑巢水边-0.1 觅食树冠+0.04 觅食飞行-0.13 觅食其他+0.05 觅食水边+0.29 迁徙其他+0.66 迁徙旅鸟+0.1 迁徙夏候鸟-0.18 迁徙冬候鸟-0.20	1596.52
城市 (北京)	非系统发育分析	城市适应性=0.09lg 窝卵数+0.2 筑巢树冠-0.05 筑巢其他-0.01 筑巢建筑-0.02 筑巢水边+0.15 觅食树冠-0.1 觅食飞行+0.12 觅食其他-0.16 觅食水边-0.04 食性食肉性-0.21 食性食植性+0.08 食性食虫性+0.04	611.25
	系统发育分析	城市适应性=0.23lg 窝卵数+0.07 筑巢树冠+0.09 筑巢其他+0.25 筑巢建筑+0.11 筑巢水边+0.17 觅食树冠-0.03 觅食飞行-0.22 觅食水边+0.04 食性食肉性+0.01 食性食植性-0.17 食性食虫性+0.21 迁徙其他+0.17 迁徙旅鸟+0.07 迁徙夏候鸟+0.07 迁徙冬候鸟-0.16	782.66
城市 (上海)	非系统发育分析	城市适应性=0.43lg 卵重量-0.11lg 体长+0.07 筑巢广度+0.13 饮食广度+0.2 觅食树冠-0.15 觅食飞行+0.01 觅食其他-0.1 觅食水边-0.53 迁徙其他-0.68 迁徙旅鸟-0.33 迁徙夏候鸟-0.28 迁徙冬候鸟+0.43	417.05
	系统发育分析	城市适应性=0.21lg 窝卵数+0.23 饮食广度+0.07 筑巢树冠-0.02 筑巢其他+0.52 筑巢建筑-0.05 筑巢水边+0.44 食性食肉性+0.09 食性食植性+0.69 食性食虫性-0.53 迁徙其他-0.43 迁徙旅鸟-0.77 迁徙夏候鸟-0.69 迁徙冬候鸟+0.07	717.00
城市 (广州)	非系统发育分析	城市适应性=0.06lg 卵重量+0.11 筑巢广度+0.08 食性食肉性+0.02 食性食植性+0.17 食性食虫性-0.04	519.54
	系统发育分析	城市适应性=0.13 筑巢广度+0.05 筑巢树冠+0.04 筑巢其他+0.23 筑巢建筑-0.26 筑巢水边-0.07 觅食飞行-0.18 觅食其他+0.28 觅食水边+0.13 迁徙其他+0.02 迁徙旅鸟+0.35 迁徙夏候鸟+0.21 迁徙冬候鸟-0.2	664.37

关^[42]。食性泛化的鸟类被证实对环境变化的容忍度更高,其可以通过不同的食性选择提高对人类扰动的耐受度^[23]。这些观点支持了一个普遍的解释,即能够快速繁殖和广泛利用资源的鸟类对城市化的适应程度更高,那些繁殖速度较慢、资源利用专一的鸟类在城市生活需要特殊的保护策略^[23, 43]。

系统发育分析也显示了一些独特的趋势,在非系统发育分析中灌木地面筑巢鸟类的城市适应性显著低于树冠枝叶筑巢鸟,而在系统发育模型中该差异不再显著,反而在建筑崖壁上筑巢的鸟类对城市的适应性更强。一项对579个鸟巢进行的研究表明,高位鸟巢中卵繁殖成功的概率比地面高近80%^[44]。而对于同一进化枝上的物种,筑巢高度相近,此时能否充分利用人工建筑物和是否筑巢泛化成为了影响鸟类对城市化响应的主要因素。根据本文的结果,建议保护现有鸟类高空筑巢的树木和建筑点,同时在城市中增加灌丛的比例,补充低位筑巢鸟类的栖息地,并对巢穴被捕食风险进行管控。

4.2 省域与城市尺度下的鸟类城市化响应模式

为进一步讨论鸟类城市化响应模式在不同地理背景下的稳健性与差异性,本文依次针对低、中和高3个纬度区,以及北京、上海和广州3个超大城市进行了延伸性分析。

非系统发育分析显示不同纬度区影响鸟类城市耐受力的主要因素具有差异性。高位觅食在高纬度城市环境中发挥重要作用,食虫和食性广泛的特征使得鸟类在中纬度区表现出高城市耐受力,而低纬度区迁徙偏好成为了预测鸟类城市耐受力的重要因素,留鸟相对于迁徙鸟对城市环境更加不耐受。以上结果表明在不同纬度背景下影响鸟类城市耐受力的决定性因素会发生变化,突出了确定物种特征对城市环境的一致性响应模式的挑战。在考虑系统发育影响后,高位筑巢鸟在高纬度城市环境中会有更好的表现。中低纬度区则展现出较为稳健的共性特征,即具有较多的窝卵数、利用建筑崖壁筑巢和具有多种迁徙偏好的鸟类对城市的耐受力更高。这与国家尺度的解释互为印证:能够快速繁殖和广泛利用资源的鸟类对城市化的适应程度更高^[23, 43]。同时,高位鸟巢在城市环境中被干扰风险远低于低位鸟巢^[44],而同一进化枝上,筑巢高度相近,能否充分利用人工建筑物是影响鸟类对城市化响应的重要因素。以上结果表明系统发育关系确实掩盖了一些普遍特征在城市耐受力上的表现,强调了采用系统发育分析的重要性。

不同典型城市背景下鸟类的城市化响应模式展现了较为稳健的特征,即具有较多的窝卵数和利用建筑崖壁筑巢的鸟类对多种自然地理背景的城市建成环境均具有较强适应性。在生态位广度方面,北京鸟类对觅食和筑巢广度的要求相较于广州和上海偏低,这可能是由于亚热带超大城市中物种繁多,鸟类对于筑巢位置和食物资源的竞争相较于暖温带更加激烈。此外,广州和上海表现出一部分低纬度区的显著特征,即食虫鸟在城市环境中表现更优。北京呈现出部分高纬度区特有表征,即高位觅食鸟对城市环境更加耐受。值得注意的是,3个城市在迁徙方面产生了较为明显的区分度,上海留鸟对城市的适应性远高于迁徙鸟,而北京和广州则呈现了相反的结果,这可能归因于以下3方面:①鸟类的迁徙习惯受气温的影响显著而又复杂,需要更加精细的迁徙数据进行衡量;②不同居留型鸟类对不透水面、夜间灯光等表征指标的响应方向可能不一致,以至于单一城市化指标难以展现统一的结果;③不同城市的鸟类可能受到已有建成环境的影响,需要对城市环境进行更加精密的测度。

5 结论

全球鸟类多样性正面临巨大挑战。加强对城市化与鸟类特征间关系的认识,有助于更好地预测鸟类对城市环境的反应,并提出针对性的物种保护策略。本文运用观鸟大数据与遥感技术,从系统发育的视角在多维空间尺度下研究了城市化与鸟类特征的关系。最一致的发现是,具有较多的窝卵数和食性泛化的鸟类是最能适应城市化的物种。同时,在进化枝系上,利用建筑崖壁上筑巢的鸟类对城市的适应性更强,这表明鸟类物种

间进化关系的确会掩盖部分特征在城市耐受力上的表现,进一步论证了考虑物种进化的重要性。此外,在不同纬度背景下,影响鸟类城市耐受力的决定性因素也有所不同:高位觅食在高纬度城市环境中发挥重要作用,食虫鸟在中纬度区表现出高城市耐受力,而迁徙鸟则是低纬度区预测鸟类高城市耐受力的重要特征。

具有不同的筑巢、饮食、觅食和迁移偏好的鸟类对城市的耐受力有所差别,突出了多样化保护策略的重要性。根据本文结果,倡导在城市绿地规划设计中保护现有鸟类高空筑巢的树木和建筑点。同时,应当适当增加灌丛与草地的比例,针对地面筑巢与觅食鸟类的栖息地和食物来源进行补偿,并对巢穴被捕食风险进行管控。这些实践策略有助于规划者优化城市设计,在城市化不断推进的同时降低对鸟类的负面影响。

本文使用了表征城市与建筑区占比、人口密度和夜间灯光的重叠部分的综合化指数来衡量鸟类对城市化的响应,具有较好的适用性和可重复性,但栖息地变化、建筑物密度和人类活动等特征差异难以区分,三者间的非重叠部分需要更进一步的研究。其次,本文仅关注了物种间进化关系,没有考虑种间竞争和食物链,因此分析结果具有一定局限性。未来深化研究中将继续搭建多维时空分析框架,采用更全面的数据刻画不同尺度的城市化水平,并尝试将鸟类种间竞争关系纳入考虑,深入探究城市化对不同特征鸟类的影响。

参考文献(References)

- [1] Cao Mingchang, Le Zhifang, Lei Juncheng, et al. Approaches to assessment of global biodiversity and advancements in their researches. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 2013, 29(1): 8-16. [曹铭昌, 乐志芳, 雷军成, 等. 全球生物多样性评估方法及研究进展. *生态与农村环境学报*, 2013, 29(1): 8-16.]
- [2] Almond R, Grooten M, Peterson T. Living Planet Report 2020: Bending the curve of biodiversity loss. World Wildlife Fund, 2020.
- [3] Jetz W, Wilcove D S, Dobson A P. Projected impacts of climate and land-use change on the global diversity of birds. *Plos Biology*, 2007, 5(6): e157. DOI: 10.1371/journal.pbio.0050157.
- [4] Zhang Zhengkai, Huang Ganlin. Urban ornithological research in China: A review. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(10): 3357-3367. [张征恺, 黄甘霖. 中国城市鸟类学研究进展. *生态学报*, 2018, 38(10): 3357-3367.]
- [5] Mao Qizheng, Ma Keming, Wu Jianguo, et al. An overview of advances in distributional pattern of urban biodiversity. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(4): 1051-1064. [毛齐正, 马克明, 邬建国, 等. 城市生物多样性分布格局研究进展. *生态学报*, 2013, 33(4): 1051-1064.]
- [6] Zhang Linbo, Li Weitaio, Wang Wei, et al. Research on space modeling for minimum urban ecological land based on GIS: A case in Shenzhen. *Journal of Natural Resources*, 2008, 23(1): 69-78. [张林波, 李伟涛, 王维, 等. 基于GIS的城市最小生态用地空间分析模型研究: 以深圳市为例. *自然资源学报*, 2008, 23(1): 69-78.]
- [7] Fan Jie, Zhao Pengjun, Zhou Shangyi, et al. Disciplinary structure and development strategy of human geography in China. *Acta Geographica Sinica*, 2021, 76(9): 2083-2093. [樊杰, 赵鹏军, 周尚意, 等. 人文地理学学科体系与发展战略要点. *地理学报*, 2021, 76(9): 2083-2093.]
- [8] Blair R B. Birds and butterflies along urban gradients in two ecoregions of the United States: Is urbanization creating a homogeneous fauna? Lockwood J L, McKinney M L. *Biotic Homogenization*. Boston: Springer, 2001: 33-56.
- [9] Lepczyk C A, Flather C H, Radeloff V C, et al. Human impacts on regional avian diversity and abundance. *Conservation Biology*, 2008, 22(2): 405-416.
- [10] Kark S, Iwaniuk A, Schallimtzek A, et al. Living in the city: Can anyone become an 'urban exploiter'? *Journal of Biogeography*, 2007, 34(4): 638-651.
- [11] Patankar S, Jambhekar R, Suryawanshi K R, et al. Which traits influence bird survival in the city? A review. *Land*, 2021, 10(2): 92. DOI: 10.3390/land10020092.
- [12] Liker A, Papp Z, Bókony V, et al. Lean birds in the city: Body size and condition of house sparrows along the urbanization gradient. *Journal of Animal Ecology*, 2008, 77(4): 789-795.
- [13] Callaghan C T, Major R E, Wilshire J H, et al. Generalists are the most urban-tolerant of birds: A phylogenetically controlled analysis of ecological and life history traits using a novel continuous measure of bird responses to urbanization. *Oikos*, 2019, 128(6): 845-858.

- [14] Souza F L, Valente-Neto F, Severo-Neto F, et al. Impervious surface and heterogeneity are opposite drivers to maintain bird richness in a Cerrado city. *Landscape and Urban Planning*, 2019, 192: 103643. DOI: 10.1016/j.landurbplan.2019.103643.
- [15] Amaya-Espinel J D, Hostetler M, Henriquez C, et al. The influence of building density on Neotropical bird communities found in small urban parks. *Landscape and Urban Planning*, 2019, 190: 103578. DOI: 10.1016/j.landurbplan.2019.05.009.
- [16] Evans K L, Chamberlain D E, Hatchwell B J, et al. What makes an urban bird? *Global Change Biology*, 2011, 17(1): 32-44.
- [17] Chamberlain D E, Cannon A R, Toms M P, et al. Avian productivity in urban landscapes: A review and meta-analysis. *IBIS*, 2009, 151(1): 1-18.
- [18] Somveille M, Rodrigues A S, Manica A. Why do birds migrate? A macroecological perspective. *Global Ecology and Biogeography*, 2015, 24(6): 664-674.
- [19] Cotton P A. Avian migration phenology and global climate change. *PNAS*, 2003, 100(21): 12219-12222.
- [20] Yang Lihui, Zheng Youfei, Xu Xiazhen, et al. Impacts of climate change on phenophase of two species migrants. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2010, 31(3): 338-343. [杨丽慧, 郑有飞, 许遐祯, 等. 气候变化对两种候鸟物候期的影响初探: 以大丰市调查为例. *中国农业气象*, 2010, 31(3): 338-343.]
- [21] Wen Cheng, Gu Lei, Wang Hao, et al. GAP analysis on national nature reserves in China based on the distribution of endangered species. *Biodiversity Science*, 2015, 23(5): 591-600. [闻丞, 顾垒, 王昊, 等. 基于最受关注濒危物种分布的国家级自然保护区空缺分析. *生物多样性*, 2015, 23(5): 591-600.]
- [22] Huang Yue, Gu Yiyun, Li Xueshan, et al. The identification and assessment of habitats of threatened birds in plain areas of Beijing. *Landscape Architecture*, 2019, 26(1): 32-36. [黄越, 顾懿芸, 李雪珊, 等. 北京市平原区受胁鸟类栖息地识别和评价. *风景园林*, 2019, 26(1): 32-36.]
- [23] Bonier F, Martin P R, Wingfield J C. Urban birds have broader environmental tolerance. *Biology Letters*, 2007, 3(6): 670-673.
- [24] La Sorte F A, Lepczyk C A, Aronson M F, et al. The phylogenetic and functional diversity of regional breeding bird assemblages is reduced and constricted through urbanization. *Diversity and Distributions*, 2018, 24(7): 928-938.
- [25] Losos J B. Convergence, adaptation, and constraint. *International Journal of Organic Evolution*, 2011, 65(7): 1827-1840.
- [26] Zhang Yanyun, Zhang Zhengwang, Dong Lu, et al. Assessment of red list of birds in China. *Biodiversity Science*, 2016, 24(5): 568-579. [张雁云, 张正旺, 董路, 等. 中国鸟类红色名录评估. *生物多样性*, 2016, 24(5): 568-579.]
- [27] Chen S, Wang S. Bird diversities and their responses to urbanization in China//Murgui E, Hedblom M. *Ecology and Conservation of Birds in Urban Environments*. Switzerland: Springer, 2017: 55-74.
- [28] Myhrvold N P, Baldridge E, Chan B, et al. An amniote life-history database to perform comparative analyses with birds, mammals, and reptiles: *Ecological Archives* E096-269. *Ecology*, 2015, 96(11): 3109. DOI: 10.1890/15-0846R.1.
- [29] Wilman H, Belmaker J, Simpson J, et al. EltonTraits 1.0: Species-level foraging attributes of the world's birds and mammals. *Ecology*, 2014, 95(7): 2027. DOI: 10.1890/13-1917.1.
- [30] Jetz W, Thomas G H, Joy J B, et al. The global diversity of birds in space and time. *Nature*, 2012, 491(7424): 444-448.
- [31] Sulla-Menashe D, Friedl M A. User guide to collection 6 MODIS land cover (MCD12Q1 and MCD12C1) product. USGS, 2018: 1-18.
- [32] Tatem A J. WorldPop, open data for spatial demography. *Scientific Data*, 2017, 4(1): 170004. DOI: 10.1038/sdata.2017.4.
- [33] Elvidge C D, Baugh K, Zhizhin M, et al. VIIRS night-time lights. *International Journal of Remote Sensing*, 2017, 38(21): 5860-5879.
- [34] Wei T, Simko V, Levy M, et al. Package 'corrplot'. *Statistician*, 2017, 56(316): e24. <https://github.com/taiyun/corrplot>, 2017.
- [35] Gelman A, Su Y S, Yajima M, et al. Package 'arm': Data analysis using regression and multilevel/hierarchical models. <https://cran.r-project.org/package=arm>, 2015.
- [36] Fox J, Weisberg S, Adler D, et al. Package 'car'. Vienna: R foundation for statistical computing. <https://CRAN.R-project.org/package=car>, 2012.
- [37] Barton K. MuMIn: multi-model inference. <http://r-forge.r-project.org/projects/mumin/>, 2009.
- [38] Jombart T, Dray S, Dray M S. Package 'ade4phylo'. <https://cran.r-project.org/web/packages/ade4phylo/index>, 2017.
- [39] Revell L J, Revell M L J. Package 'phytools'. <https://cran.r-project.org/web/packages/phytools>, 2020.
- [40] Ho L S T, Ane C, Lachlan R, et al. Package 'phylolm'. <http://cranr-project.org/web/packages/phylolm/index>, 2016.

- [41] Jetz W, Sekercioglu C H, Böhring-Gaese K. The worldwide variation in avian clutch size across species and space. *Plos Biology*, 2008, 6(12): e303. DOI: 10.1371/journal.pbio.0060303.
- [42] Ashmole N P. The regulation of numbers of tropical oceanic birds. *Ibis*, 1963, 103(3): 458-473.
- [43] Davies K F, Margules C R, Lawrence J F. A synergistic effect puts rare, specialized species at greater risk of extinction. *Ecology*, 2004, 85(1): 265-271.
- [44] Xie Shilin, Cao Lei, Lu Fei, et al. Adaptation of birds to urbanization. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(21): 6696-6707. [谢世林, 曹垒, 逮非, 等. 鸟类对城市化的适应. *生态学报*, 2016, 36(21): 6696-6707.]

Urbanization responses and adaptation of birds in China based on citizen science data

WU Jiayu¹, YANG Mengxia¹, ZHOU Kan^{2,3}

(1. Institute of Landscape Architecture, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China; 2. Key Laboratory of Regional Sustainable Development Modeling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, CAS, Beijing 100101, China; 3. College of Resources and Environment, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Bird diversity is facing a considerable threat. The existing studies primarily focus on local or regional scales by relying on categorical variables to classify birds' urban tolerance. However, they tend to neglect the evolutionary relationship between species, leading to inconsistent and sometimes contradictory conclusions regarding the response of bird traits to urbanization. Therefore, our study attempts to supplement the previous literature by using the above deficiencies as bases. We integrate 952,036 citizen science observations of birds in China from 2012 to 2020, along with various continuous measures of urbanization, such as the proportion of built-up land, population density, and night-light intensity. From a phylogenetic perspective, we explore the urbanization response and tolerance of Chinese birds on national, regional, and urban scales. Our findings reveal that birds with large clutch sizes and generalist diets are the most adaptable in the urban environment. Moreover, phylogenetic and non-phylogenetic analyses present inconsistencies, indicating that the evolutionary relationship between species conceals the expression of several traits in urban tolerance. Birds that nest on architectural cliffs show high urban tolerance within clades. In addition, the decisive factors influencing birds' tolerance to urbanization vary across different latitudes. High-foraging birds perform well in high-latitude urban environments, whereas insectivorous birds exhibit high urban tolerance in mid-latitude areas. Migratory birds show strong adaptation to urban environments at low latitudes. The above results confirm the importance of considering species evolution and diverse continuous urban measurement in studying the relationship between various birds and urbanization. This approach helps us adopt differentiated protection strategies for birds in the context of rapid urbanization. Several measures can be implemented to mitigate the adverse impact of rapid urbanization on birds and promote harmonious urban design. They include protecting the existing trees and buildings that serve as nesting sites for birds, increasing the presence of shrubs to provide suitable habitats for ground-dwelling bird species, and implementing strategies to control predation risks for ground nests. These efforts contribute to optimizing urban spaces and creating a favorable environment for bird populations.

Keywords: bird traits; urbanization responses; citizen science data; phylogenetic analysis; China