

文章编号:1000-5641(2014)03-0125-09

## 天童 20 hm<sup>2</sup> 常绿阔叶林样地 优势鸟类时空多维度生态位分析

张 航, 丁虎林, 刘 伟, 陈旭才, 石永志, 李 凯, 唐思贤

(华东师范大学 生命科学学院, 上海 200062)

**摘要:** 2011年10月—2012年10月,对浙江天童山20 hm<sup>2</sup>样地内鸟类利用资源情况进行观察.共观察记录鸟类43种,数量4 823只,并对样地内6种优势鸟类(黑[短脚]鹪 *Hypsipetes leucocephalus*、白头鹪 *Pycnonotus sinensis*、栗背[短脚]鹪 *Hypsipetes castanonotus*、红头长尾山雀 *Aegithalos concinnus*、大山雀 *Parus major* 和灰眶雀鹛 *Alcippe morrisonia*) 在垂直维度、水平维度、DBH维度和栖树维度上采用Hurlbert公式,得到各优势种生态位宽度值;采用Schoener公式对优势鸟类不同维度的生态位重叠进行分析并对生态位时空变化进行探讨.结果表明:森林生态系统中优势鸟类在不同维度上存在生态位分离;优势种不同时空生态位呈动态变化,最终在多维度水平上趋于稳定.由此,确认了占据优势种群地位的鸟类在不同生态位维度上的分离和生态位时空动态变化是群落结构处于稳定状态的主要原因.

**关键词:** 优势种; 空间维度; 生态位

**中图分类号:** Q958 **文献标识码:** A **DOI:**10.3969/j.issn.1000-5641.2014.03.014

## Time-space of multi-dimensional niche of dominant birds in the evergreen broad-leaf forest in Tiantong Mountain, Zhejiang Province

ZHANG Hang, DING Hu-lin, LIU Wei, CHEN Xu-cai,  
SHI Yong-zhi, LI Kai, TANG Si-xian

(School of Life Sciences, East China Normal University, Shanghai 200062, China)

**Abstract:** From October 2011 to October 2012, a total of 43 species and 4823 individuals of bird were recorded in the 20 hm<sup>2</sup> sample area of the forest ecosystem of Tiantong National Station (Zhejiang Province, China). Black Bulbul (*Hypsipetes leucocephalus*), Light-vented Bulbul (*Pycnonotus sinensis*), Chestnut Bulbul (*Hypsipetes castanonotus*), Black-throated Tit (*Aegithalos concinnus*), Great Tit (*Parus major*) and Grey-cheeked Fulvetta (*Alcippe morrisonia*) were dominant species. Based on vertical, horizontal, DBH and perched patterns of dominant bird species, the niche breadth indices by Hurlbert (1978), the niche overlap indices by Schoener (1986). It was discussed that the utilization states for space, the interspecific relationships of dominant bird species

收稿日期:2013-03

基金项目:浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站站内基金项目(TT201101)

第一作者:张航,男,硕士研究生.

通信作者:唐思贤,男,高级工程师,研究方向为鸟类生态学. E-mail: sxtang@bio.ecnu.edu.cn.

and the space-time niche changed. The results suggested that: The niches of dominant birds are separation in different dimensions. In different space-time scales, the niches are dynamically changeable and finally tend to maintain stability in multi-dimension. It was found that the reasons for the dominant birds kept their community structure stable are that these species ecological niches are separating in different dimensions and changing in space and time.

**Key words:** dominant birds; spatial dimensions; ecological niche

## 0 引言

占据优势种群地位的鸟类在不同生态位维度上的分离是群落结构处于稳定状态的主要原因<sup>[2]</sup>. 根据 Hardin 的竞争排斥原理: 完全的竞争者是不能共存的. 仅从单一的资源量角度去考虑物种的生态位是不全面的, 应该从时空和资源利用上等多方面考虑<sup>[3]</sup>. 优势种鸟类在一个维度上有较大重叠, 在其他的维度上重叠减小或分离. 生活在同一地区的竞争种间允许其生态位有一定程度的重叠, 以生态要求差异方面来减缓生态要求相同方面所引起的激烈竞争<sup>[4]</sup>. 20 世纪 80 年代高颖等对天童夏季常见鸟类生态位进行研究<sup>[5]</sup>, 但是对于天童山常绿阔叶林内部全年鸟类群落在不同维度上的生态位分化及季节性生态位变动的分析还未见过报道.

本论文利用天童生态站 20 hm<sup>2</sup> 样地 GIS 平台, 从栖息取食基层、栖树胸径、栖位树种和水平分布 4 个维度, 对样地常绿阔叶林中优势鸟类的生态位进行分析. 从 4 个维度对 6 种优势种的生态位宽度值、物种利用资源状况和优势种时空生态位变化进行分析, 揭示群落中优势种之间的竞争与共存, 及其在森林生态系统中资源的利用状况, 为森林生态系统群落物种多样性稳定和时空分布格局的研究提供参考.

## 1 材料与方法

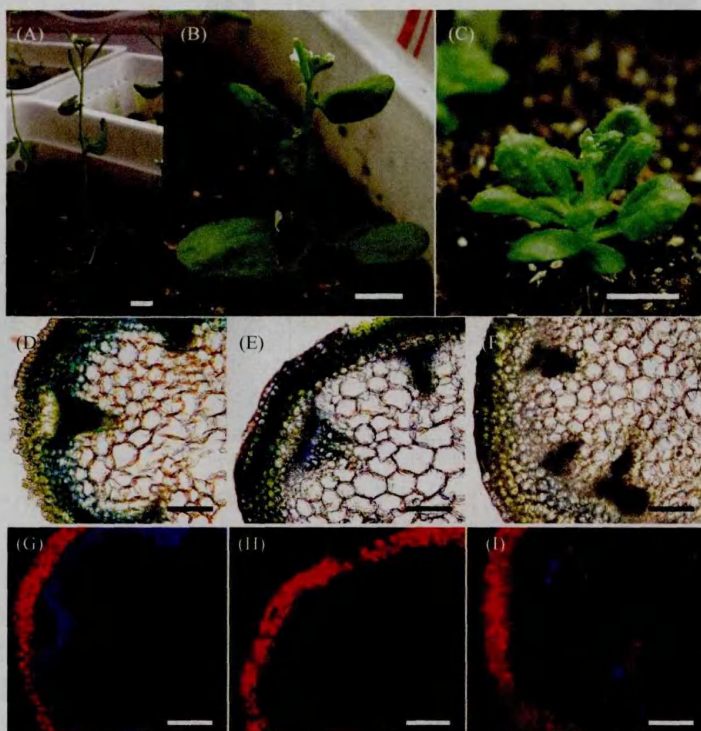
### 1.1 研究地点概况

天童国家森林公园位于浙江省宁波市鄞州区. 天童山 20 hm<sup>2</sup> 样地位于其核心保护区 (29°48.696'—29°48.938'N, 121°46.953'—121°47.278'E). 样地为矩形, 南北向长度 400 m, 东西向长度 500 m. 海拔 304.26~602.89 m, 平均海拔 447.25 m. 样地地势上北高南低, 以东南坡向为主, 内有两条较大的山脊和若干沟谷, 有几条山溪季节性地出现, 总体地形复杂. 受人为活动影响较小, 植被群落发育成熟、稳定、结构完整. 样地内共有胸径 (DBH) ≥ 1 cm 的木本植物 152 种 94 603 株, 隶属 51 科 94 属. 重要值最大的 3 个科依次是山茶科 (Theaceae)、樟科 (Lauraceae) 和壳斗科 (Fagaceae)<sup>[6]</sup>.

### 1.2 研究方法

从 2011 年 10 月至 2012 年 10 月, 每月调查 10~13 d, 每天调查时间为 7:00 至 13:00, 实际调查时间为 5h. 鸟类数量调查采用样点与样线相结合的方法<sup>[7,8]</sup>. 选取 3 条路线 (见图 1 中的 A、B 和 C) 调查, 对样线左右 30 m 范围的鸟类进行记录, 如发现鸟类鸣声则循迹跟踪鸟类栖息点并记录植被的标牌号, 以便在 GIS 平台上定位. 调查确保覆盖整个样地. 调查路线如图 1.

在植物活体组织中,甲苯胺蓝可以将次生细胞壁染成蓝色.在荧光显微镜紫外光的激发下,植物细胞壁的木质素成分可以发出白色荧光.利用以上原理,取生长 35 d 的拟南芥植株,对其茎基部距离下胚轴大约 5 mm 处进行徒手切片,之后用甲苯胺蓝染色,分别在白光和荧光下观察茎发育的状态.可以看到,野生型 *Ler* (见图 1A) 生长 35 d 后,茎中含有较多次生细胞壁加厚的细胞.利用甲苯胺蓝染色和木质素荧光观察,都可以观察到野生型中这些次生细胞壁加厚的细胞主要分布在木质部导管、纤维和束间纤维细胞中,形成连续的一圈(见图 1D,G);而在 *uro/+* 中(见图 1B),次生细胞壁分化程度均明显减弱,仅在维管束纤维细胞部分可以看见较弱的蓝色,维管束间和导管处的甲苯胺蓝染色基本消失(见图 1E).在图片(见 1H)中只可见导管细胞具有比较明显的木质素荧光,束间纤维和木质部纤维处的荧光信号检测不到.在 *uro/uro* 突变体(见图 1C)中,纤维细胞次生加厚缺失的情况更加严重,即使在维管束部分也几乎看不到蓝色的染色(见图 1F),而导管的木质素荧光信号依然比较明显(见图 1I).



注: A, D, G 为野生型, B, E, H 为 *uro/+*, C, F, I 为 *uro/uro*, 其中, A—C 正常生长 35 d 的植物材料, D—F 茎徒手切片, 经甲苯胺蓝染色后, 光学显微镜下观察, 蓝色部分为具有次生加厚的细胞壁. 在野生型中染色区域包括维管束及束间纤维; 在 *uro/uro* 和 *uro/+* 突变体中, 染色部分仅限于维管束, 而且 *uro/uro* 的染色明显弱于 *uro/+*. G—I 茎徒手切片后, 荧光显微镜下观察, 其中蓝色部分为次生加厚的细胞壁中的木质素的自发荧光. 在野生型中具有木质素的区域包括维管束及束间纤维; 在 *uro/uro* 和 *uro/+* 突变体中, 荧光信号仅限于维管束, 而且 *uro/uro* 的信号明显弱于 *uro/+*; 但对于单一的导管细胞而言, 其细胞壁分化正常. (A—C) 标尺=1 cm, (D—I) 标尺=100  $\mu\text{m}$

图 1 野生型 *Ler* 和 *uro* 突变体茎中次生细胞壁发育比较

Fig. 1 Secondary cell wall thickening in stems in wild type (WT), *uro* mutants

16.2%、栗背[短脚]鹬 12.7%、白头鹬 11.9%和大山雀 10.2%,其他鸟类 12.3%。

## 2.2 优势种 4 个维度上的生态位宽度

### 2.2.1 垂直维度上栖息频次及生态位宽度

黑[短脚]鹬、白头鹬主要利用冠上层空间,利用森林的冠上层资源;栗背[短脚]鹬和大山雀主要利用冠中层活动;灰眶雀鹀主要利用灌丛活动,调查时发现其筑巢于小灌木上;红头长尾山雀多数是集群出现,在垂直维度上分布宽。具体见表 1。

表 1 优势鸟类垂直基层栖息取食频次( $\times 100\%$ )及其生态位宽度值

Tab. 1 Foraging frequency ( $\times 100\%$ ) and ecological niche width of dominant birds in different stratum of habitat

| 频 次     | 冠上层     | 冠中层     | 冠下层     | 小乔木层    | 灌丛      | 草丛      | 地面      | 生态位宽度   |
|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|
| 黑[短脚]鹬  | 0.765 1 | 0.215 9 | 0.015 9 | —       | 0.003 1 | —       | —       | 0.097 0 |
| 白头鹬     | 0.873 8 | 0.039 5 | 0.079 1 | —       | 0.007 6 | —       | —       | 0.046 9 |
| 栗背[短脚]鹬 | 0.302 9 | 0.533 0 | 0.142 8 | 0.015 6 | 0.003 7 | —       | —       | 0.253 6 |
| 灰眶雀鹀    | 0.005 4 | 0.093 1 | 0.071 0 | 0.117 6 | 0.678 5 | 0.014 6 | 0.020 3 | 0.174 0 |
| 大山雀     | 0.172 4 | 0.482 7 | 0.159 3 | 0.065 8 | 0.093 4 | —       | 0.026 4 | 0.385 5 |
| 红头长尾山雀  | 0.157 9 | 0.327 6 | 0.157 4 | 0.153 8 | 0.203 3 | —       | —       | 0.581 3 |

### 2.2.2 水平维度生态位宽度

水平生态位宽度值体现优势鸟类在投影样地内的分布情况。如图 2 所示,黑[短脚]鹬水平生态位宽度值最大,其在样地内分布广;栗背[短脚]鹬水平生态宽度值最小,说明在样地内的分布相对狭窄。

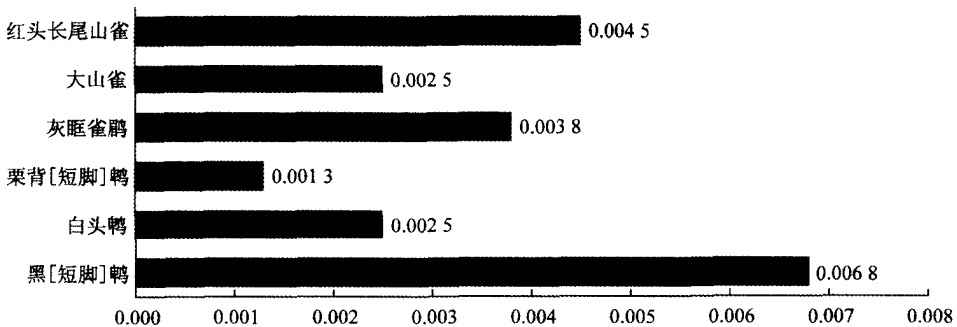


图 2 优势鸟类的水平维度生态位宽度值

Fig. 2 Ecological niche width of dominant birds in horizontal

### 2.2.3 优势种栖息取食树种频次及生态位宽度

黑[短脚]鹬栖息、取食主要选择树种为南酸枣(19.2%)、檫木(12.05%)、细枝桉(9.15%)和黄丹木姜子(8.48%)等;白头鹬栖息、取食主要选择南酸枣(12.04%)、黄丹木姜子(21.30%)、木荷(9.26%)和细枝桉(7.41%)等;栗背(短脚)鹬栖息、取食选择黄丹木姜子(30.72%)、檫木(13.1%)和长叶石栎(11.76%)等;灰眶雀鹀栖息、取食主要选择细枝桉(26.88%)和黄丹木姜子(13.98%)等;大山雀栖息、取食主要选择南酸枣(39.82%)、细枝桉(9.73%)和檫木(7.96%)等;红头长尾山雀栖息、取食主要选择杨梅叶蚊母树(15.52%)、木荷(14.66%)、黄丹木姜子(12.5%)和细枝桉(10.34%)等。记录鸟类栖息取食树种 60 种,优势种鸟类栖息、取食的频次 1% 以上的树种(见表 2)。

表 2 优势鸟类对不同树种栖息取食频次(×100%)及生态位宽度值

Tab. 2 Foraging frequency (×100%) and ecological niche width of dominant birds in different tree species

| 树种                                   | 黑[短脚]鹇  | 白头鹇     | 栗背[短脚]鹇 | 灰眶雀鹛    | 大山雀     | 红头长尾山雀  |
|--------------------------------------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|
| 南酸枣 <i>Choerospondia axillaris</i>   | 0.192 0 | 0.120 4 | 0.071 9 | 0.010 8 | 0.398 2 | —       |
| 檫木 <i>Sassafras tzumu</i>            | 0.120 5 | 0.046 3 | 0.013 1 | —       | 0.079 6 | —       |
| 细枝柃 <i>Eurya loquaiana</i>           | 0.091 5 | 0.074 1 | 0.039 0 | 0.268 8 | 0.097 3 | 0.103 4 |
| 黄丹木姜子 <i>Lisea elongata</i>          | 0.084 8 | 0.213 0 | 0.307 2 | 0.139 8 | 0.053 1 | 0.125 0 |
| 长叶石栎 <i>Lithocarpus henryi</i>       | 0.071 4 | 0.061 4 | 0.117 6 | 0.021 5 | —       | 0.034 5 |
| 栲树 <i>Castanopsis fraterna</i>       | 0.064 7 | 0.166 7 | 0.032 7 | —       | 0.026 5 | —       |
| 云山青冈 <i>Cyclobalanopsis nubim</i>    | 0.055 8 | 0.037 0 | 0.045 8 | —       | 0.010 2 | 0.043 1 |
| 杨梅叶蚊母 <i>Distylium myricoides</i>    | 0.051 3 | —       | 0.045 8 | 0.053 8 | 0.044 2 | 0.155 2 |
| 木荷 <i>Schima superba</i>             | 0.040 2 | 0.092 6 | —       | 0.014 3 | —       | 0.146 6 |
| 红楠 <i>Machilus thunbergii</i>        | 0.026 8 | 0.020 0 | —       | 0.028 7 | 0.010 1 | —       |
| 马银花 <i>Rhododendron ovatum</i>       | —       | 0.009 3 | —       | 0.078 9 | 0.010 1 | 0.010 4 |
| 细叶香桂 <i>Cinnamomum subavenium</i>    | 0.016 7 | 0.064 8 | —       | —       | —       | —       |
| 披针叶茴香 <i>Illicium lanceolatum</i>    | 0.020 1 | —       | 0.058 9 | 0.021 5 | 0.044 2 | 0.099 3 |
| 华东楠 <i>Machilus leptophylla</i>      | 0.024 6 | —       | 0.052 3 | —       | —       | —       |
| 连蕊茶 <i>Camellia fraterna</i>         | 0.014 3 | 0.018 5 | 0.019 6 | 0.057 3 | 0.010 0 | —       |
| 光叶石楠 <i>Photinia glabra</i>          | 0.010 2 | —       | 0.016 5 | 0.046 6 | —       | —       |
| 青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>     | —       | —       | —       | 0.035 8 | —       | —       |
| 杨桐 <i>Cleyera japonica</i>           | —       | —       | —       | 0.028 7 | 0.053 1 | 0.086 2 |
| 小叶青冈 <i>Cyclobalanopsis gracilis</i> | —       | —       | —       | 0.025 1 | —       | —       |
| 雷公鹅耳枥 <i>Carpinus viminea</i>        | 0.011 2 | —       | —       | —       | 0.026 5 | —       |
| 锐角槭 <i>Acer acutum</i>               | 0.010 0 | —       | —       | —       | 0.017 7 | —       |
| 格药柃 <i>Eurya muricata</i>            | 0.013 4 | —       | —       | —       | —       | 0.043 1 |
| 毛脉槭 <i>Acer pubinerve</i>            | 0.013 4 | 0.018 5 | 0.052 3 | —       | —       | 0.086 2 |
| 生态位宽度值                               | 0.442 7 | 0.321 5 | 0.279 5 | 0.330 1 | 0.182 3 | 0.368 1 |

注:下划线标注为优势鸟类栖息取食频次 5% 以上的树种

2.2.4 优势种对树胸径的选择及生态位宽度

黑[短脚]鹇、白头鹇、大山雀栖息取食于高大乔木,在胸径>30 cm 的树种;栗背[短脚]鹇生态位宽度值最大为 0.825;灰眶雀鹛主要栖息树胸径主要集中在 2 cm 以下,占 42.2%;红头长尾山雀在 2~4 cm 和 20~30 cm,两个范围内活动的频率分别为 27.8%和 36.5%。

表 3 优势鸟类对胸径的频次(×100%)及生态位宽度值

Tab. 3 DBH selecting frequency (×100%) and niche width of dominant birds

| 胸径 DBH   | 黑[短脚]鹇  | 白头鹇     | 栗背[短脚]鹇 | 灰眶雀鹛    | 红头长尾山雀  | 大山雀     |
|----------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|
| ≤2 cm    | 0.099   | 0.009   | 0.100   | 0.422   | 0.028   | 0.083   |
| 2~4 cm   | 0.103   | 0.157   | 0.101   | 0.130   | 0.278   | 0.092   |
| 4~6 cm   | 0.024   | 0.000   | 0.018   | 0.148   | 0.040   | 0.009   |
| 6~10 cm  | 0.014   | 0.061   | 0.089   | 0.179   | 0.083   | 0.009   |
| 10~15 cm | 0.048   | 0.026   | 0.208   | 0.085   | 0.008   | 0.101   |
| 15~20 cm | 0.080   | 0.217   | 0.083   | 0.009   | 0.198   | 0.083   |
| 20~30 cm | 0.151   | 0.113   | 0.172   | 0.013   | 0.365   | 0.092   |
| >30 cm   | 0.482   | 0.417   | 0.231   | 0.013   | —       | 0.532   |
| 生态位宽度    | 0.358 4 | 0.400 6 | 0.741 5 | 0.413 9 | 0.408 6 | 0.297 9 |

2.2.5 不同季节不同维度生态位变化

从表 4 中可看出,鸟类在 4 个季节不同维度上由于适应不同生理周期的需要而动态变化,这些变化可能是繁殖期鸟类需要隐蔽、取食量增减以及迁徙期候鸟迁入和迁出在空间和食物上的竞争所致.

表 4 优势鸟类不同季节不同维度生态位宽度值

Tab. 4 Ecological niches width of dominant birds in different dimensions in seasons

| 鸟种     |   | 垂直维度生态位 | 水平维度生态位 | 胸径维度生态位 | 栖树维度生态位 |
|--------|---|---------|---------|---------|---------|
| 黑短脚鹀   | 春 | 0.063 2 | 0.008 5 | 0.229 9 | 0.424 3 |
|        | 夏 | 0.102 5 | 0.006 1 | 0.311 6 | 0.305 0 |
|        | 秋 | 0.193 0 | 0.007 3 | 0.505 7 | 0.368 6 |
|        | 冬 | 0.179 8 | 0.005 3 | 0.416 0 | 0.267 3 |
| 白头鹀    | 春 | 0.443 4 | 0.002 8 | 0.044 3 | 0.140 0 |
|        | 夏 | 0.209 3 | 0.004 2 | 0.209 3 | 0.209 2 |
|        | 秋 | 0.236 5 | 0.001 9 | 0.236 5 | 0.096 0 |
|        | 冬 | 0.170 7 | 0.001 1 | 0.170 7 | 0.054 8 |
| 栗背短脚鹀  | 春 | 0.146 7 | 0.001 6 | 0.146 7 | 0.080 0 |
|        | 夏 | 0.527 8 | 0.003 2 | 0.527 8 | 0.574 7 |
|        | 秋 | 0.565 8 | 0.006 6 | 0.565 8 | 0.331 6 |
|        | 冬 | 0.367 5 | 0.005 5 | 0.367 5 | 0.273 6 |
| 大山雀    | 春 | 0.256 5 | 0.006 0 | 0.405 9 | 0.302 4 |
|        | 夏 | 0.484 7 | 0.000 4 | 0.150 1 | 0.020 3 |
|        | 秋 | 0.126 5 | 0.002 2 | 0.247 5 | 0.111 3 |
|        | 冬 | 0.202 2 | 0.001 5 | 0.200 5 | 0.076 0 |
| 红头长尾山雀 | 春 | 0.164 7 | 0.003 7 | 0.487 0 | 0.187 1 |
|        | 夏 | 0.102 7 | 0.004 9 | 0.220 3 | 0.243 4 |
|        | 秋 | 0.582 7 | 0.005 1 | 0.459 3 | 0.253 6 |
|        | 冬 | 0.160 3 | 0.004 4 | 0.211 4 | 0.220 4 |
| 灰眶雀鹛   | 春 | 0.160 3 | 0.001 9 | 0.231 4 | 0.092 5 |
|        | 夏 | 0.101 3 | 0.002 8 | 0.407 3 | 0.138 0 |
|        | 秋 | 0.102 0 | 0.006 2 | 0.386 4 | 0.311 0 |
|        | 冬 | 0.378 1 | 0.004 4 | 0.358 4 | 0.221 4 |

2.2 64 个维度的生态位重叠

从表 5 从可以看出优势鸟类在不同维度的重叠水平,反映优势鸟类在单维度上利用资源的异同特性.3 种鹀科鸟类只在水平维度上重叠较小,黑[短脚]鹀与白头鹀在水平维度上重叠小( $D=0.282\ 3$ ),在此维度上两者分离;黑[短脚]鹀与大山雀在垂直维度上重叠小( $D=0.263\ 1$ );白头鹀和栗背[短脚]鹀在垂直维度上重叠小( $D=0.322\ 9$ );灰眶雀鹛在与其他 5 种优势鸟类在垂直维度上生态位重叠值  $D<0.3$ ;红头长尾山雀和大山雀在垂直维度上有较大重叠( $D=0.704\ 2$ )在其他维度上出现分离.

3 讨 论

3.1 优势鸟类空间分布以及影响因素

关键类群(Key group)的存在对鸟类群落的稳定起主导作用,是资源的主要利用者<sup>[14]</sup>,鸟类群落中优势种鸟对空间利用程度存在差异<sup>[15]</sup>.分析优势种在各个栖息取食基层的活动频次和计算生态位宽度值得知,垂直维度上白头鹀、黑[短脚]鹀主要利用冠上层(频次为

88.7%和77.6%),生态位宽度值也很接近,两者在垂直维度上利用相似的空间资源,两者均具有较小的生态位宽度值,说明它们在垂直空间的分布是特化的,也说明生态位的重叠大小与生态位宽度值无关,较小的生态位宽度也会有较大的重叠;栗背[短脚]鹬和大山雀主要在冠中层活动(频次分别为53.3%和48.3%);灰眶雀鹛和红头长尾山雀虽然偶尔利用小乔木层(频次分别为11.76%和15.38%),但灰眶雀鹛更偏向于灌丛(频次为67.9%),而红头长尾山雀利用的基层更为广泛,两者的生态位重叠小。所以在垂直维度上,森林鸟类群落有垂直分层现象<sup>[16]</sup>。

表5 优势鸟类4个维度上的生态位重叠值

Tab. 5 Ecological niche overlaps among dominant birds in different dimensions

| 垂直维度和 DBH 维度上的重叠值 |                |                |                |         |                | 树种维度和水平维度上的重叠值 |                |                |         |                |                |         |
|-------------------|----------------|----------------|----------------|---------|----------------|----------------|----------------|----------------|---------|----------------|----------------|---------|
|                   | 1              | 2              | 3              | 4       | 5              | 6              | 1              | 2              | 3       | 4              | 5              | 6       |
| 1                 | 1              | <u>0.761 5</u> | <u>0.740 5</u> | 0.323 0 | <u>0.894 0</u> | 0.407 5        | 1              | 0.282 3        | 0.414 8 | 0.332 1        | <u>0.601 3</u> | 0.356 7 |
| 2                 | 0.798 6        | 1              | <u>0.623 0</u> | 0.261 5 | <u>0.727 5</u> | <u>0.546 0</u> | <u>0.655 6</u> | 1              | 0.303 2 | 0.414 2        | 0.143 6        | 0.218 6 |
| 3                 | <u>0.539 5</u> | 0.322 9        | 1              | 0.427 5 | <u>0.698 5</u> | 0.492 0        | <u>0.584 3</u> | <u>0.597 5</u> | 1       | <u>0.501 4</u> | 0.218 3        | 0.332 4 |
| 4                 | 0.078 8        | 0.059 7        | 0.149 8        | 1       | 0.313 0        | 0.311 5        | 0.290 3        | 0.286 3        | 0.276 3 | 1              | 0.434 7        | 0.281 4 |
| 5                 | 0.263 1        | 0.129 3        | <u>0.752 3</u> | 0.243 0 | 1              | 0.320 5        | <u>0.532 8</u> | 0.299 3        | 0.323 2 | 0.169 2        | 1              | 0.425 3 |
| 6                 | 0.150 7        | 0.016 9        | 0.484 8        | 0.286 5 | <u>0.704 2</u> | 1              | 0.431 7        | 0.408 8        | 0.383 7 | 0.357 3        | 0.264 5        | 1       |

注:1为黑[短脚]鹬,2为白头鹬,3为栗背[短脚]鹬,4为灰眶雀鹛,5为大山雀,6为红头长尾山;表格下三角分别表示垂直维度和树种维度重叠值,上三角分别表示 DBH 维度和水平维度重叠值。

水平维度上黑[短脚]鹬生态位宽度值最大,说明其在样地内分布广泛。3种鹬科鸟类,黑[短脚]鹬生态位宽度值大于栗背[短脚]鹬和白头鹬;灰眶雀鹛和栗背[短脚]鹬分布多现于样地内沟谷地带;大山雀分布比较分散;优势种群水平分布的差异,可以减少种间竞争,是物种充分利用资源的体现<sup>[17,18]</sup>。

优势种鸟类对栖息取食树种的选择上,黑[短脚]鹬的生态位宽度值为最大,其原因与其数量上占优势有关;3种鹬科鸟类对树种栖息取食有相似性,均为杂食性,并在食性上有相似<sup>[19-21]</sup>;大山雀在此维度上生态位宽度值最小,原因是表现其对南酸枣有偏好(频次为39.82%,生态位值0.182 3),大山雀主食鳞翅目及鞘翅目昆虫和树皮下的虫卵,而南酸枣常受蛀干害虫和鳞翅目害虫的危害<sup>[22]</sup>,为大山雀提供食源,这可能是样地内大山雀栖息南酸枣频次高的原因。

灰眶雀鹛主要利用胸径 $\leq 2$  cm的树种(频次为42.2%),调查时发现灰眶雀鹛巢筑于灌木上,可能其对树胸径的选择与其繁殖行为有关;黑[短脚]鹬、白头鹬和大山雀主要利用胸径 $> 30$  cm树种(频次为48.2%、41.7%和53.2%),三者中白头鹬生态位宽度值最高;大山雀在垂直空间上主要利用冠中层资源(频次为48.3%),明显高于黑[短脚]鹬和白头鹬(频次为21.6%和4%),表现出不同维度上的生态位分离。

物种在生境中利用的资源是多样的,从单一的维度上去考虑优势种的生态位只能反映单一资源的利用情况,所以从生态位的角度体现物种与环境的关系,应该从多个资源维度上分析<sup>[12]</sup>,森林内的鸟类群落有着分层想象和镶嵌现象,在空间资源上,相对稳定的群落存在资源的分割<sup>[16,23]</sup>,群落的稳定表现在物种之间的生态位关系上,在不同维度的分离是维持稳定的重要原因。

### 3.2 优势鸟种种群时空生态位宽度变化

从表4可见鸟类的生态位宽度随季节而动态变化,某一维度的生态位会随着时间而改

变<sup>[12,24]</sup>这可能与自身的生理行为,或是与物候有关系<sup>[25]</sup>.从时空生态位(见表4)来看,生态位宽度随季节动态变化,在某个维度生态位宽度的缩小,可能会在其他维度上得以补偿.春秋迁徙季节,随着迁入、迁出的影响<sup>[26]</sup>,优势种在可利用资源相对减少、空间竞争带来压力的状况下,采取不同的策略维持共存.这同样说明鸟类面对环境的压力会通过缓和和对栖息地的要求,随着季节的变化和物种间的相互作用进而改变生态位<sup>[27,28]</sup>,鸟类可以通过集群或混群来扩展生态位<sup>[29]</sup>,或是通过压缩生态位来减小种间竞争<sup>[18]</sup>,使之达到一个新的平衡.这里的生态位变化不是进化时间尺度上的生态位漂移,生态位漂移要经历十年或百年,是漫长的过程<sup>[30]</sup>,而这种短时间内的不同维度的生态位动态变化,会增强群落的稳定性,是暂时性环境变化所引起的反应,总体的生态位水平没有改变.当然里外环境的改变不可逆时,引起生态位的漂移,在时间尺度上会体现鸟类群落组成成员的不同,钱国桢等对比20年来天目山鸟类群落时发现,群落内种类的组成起了变化,原有的种减少或是消失,而另些种类出现或是增加<sup>[31]</sup>.本调查对比高颖、钱国桢研究的鸟类群落<sup>[5]</sup>时,发现同样的现象.所以从不同维度分析优势种鸟类之间生态位关系及时空生态位变化,不仅能反映环境变动及其栖息地质量,同样是生物多样性保护的需要.

### 3.3 优势鸟类种群间生态位重叠

从表5显示出优势鸟类在某一纬度上生态位重叠较大,在其他维度上重叠变小.在群落结构中每个种群都有相应的生态位,虽然可能在单一的维度上重叠在一起的,但他们会在其他资源空间上分离开,形成共存局面<sup>[3]</sup>.3种鹬科鸟类有较大的重叠,由于近缘种的生态位相似性的程度较大,加之其生境有限,必然加剧种间竞争,导致生态位重叠指数变大<sup>[32]</sup>,但是调查时发现3种鹬科鸟类在样地内的分布情况有所不同,黑[短脚]鹬在整个样地内分布均匀,栗背[短脚]鹬常见于样地的沟谷坡面活动,白头鹬集中于样地的低海拔地带,导致在水平维度的重叠值小,这可能是3种鹬科鸟类作为优势种共存于样地内的原因.

优势鸟类在不同维度上的重叠与分化说明了群落中总是维持着刚好能有效地分隔物种而又保证所有的资源能被利用的生态位差异水平<sup>[33]</sup>.

## [参 考 文 献]

- [1] 周慧,仲阳康,赵平,等.崇明东滩冬季水鸟生态位分析[J].动物学杂志,2005,40(1):59-65.
- [2] MAY R M. Stability and Complexity in Model Ecosystem[M]. NJ: Princeton University Press, 1973.
- [3] HUTCHINSON G E. Concluding remarks: Cold springs harbor symposia on quantitative[J]. Biol, 1957, 22: 415-427.
- [4] 刘迺发,李岩,刘敬泽.大山雀和褐头山雀种间关系研究[J].动物学研究,1989,4(10):277-284.
- [5] 高颖,钱国桢.天童常绿阔叶林中鸟类群落结构的生态位分析[J].生态学报,1987,7(1):73-82.
- [6] 杨庆松,马遵平,谢玉彬,等.浙江天童20 ha常绿阔叶林动态监测样地的群落特征[J].生物多样性,2011,19(2):215-223.
- [7] 许龙,张正旺,丁长青.样线法在鸟类数量调查中的运用[J].生态学杂志,2003,22(5):127-130.
- [8] 吴飞,杨晓君.样点法在森林鸟类调查的运用[J].生态学杂志,2008,27(12):2240-2244.
- [9] 约翰·马敬能,卡伦·菲利普斯,何芬奇.中国鸟类野外手册[M].长沙:湖南教育出版社,2000.
- [10] COPY M L. The roles of vegetation structure, competition, and productivity[J]. Bioscience, 1981,31(2):107-113.
- [11] HURLBERT S H. The measurement of niche overlap and some relatives [J]. Ecology, 1978, 59(1),67-779.
- [12] CRAIG A D, LOREN M S. Foraging strategies and niche dynamic of coexisting shorebirds at stopover sites in the

- southern Great Plains[J]. The Auk, 2001, 118(2):484-495.
- [13] HOWES T, BAKEWELL J. Shorebird Studies Manual [M]. Kuala Lumpur: AWB Publication, 1989:143-147.
- [14] 邓秋香,高玮,杨彦龙,等. 喜鹊在山地次生林中鸟类群落组织结构形成的作用[J]. 东北师范大学学报, 2006,38(3):101-104.
- [15] 陈华鹏,高中信,李先敏. 沾河地区夏季森林鸟类群落结构研究[J]. 东北林业大学学报,1992,20(6):49-55.
- [16] 周放. 鼎湖山森林鸟类群落的集团结构[J]. 生态学报, 1989, 7(2): 176-184.
- [17] WELTY J C. The Life of Birds [M]. Philadelphia: Saunders College Publish, 1979.
- [18] 郑光美. 北京及其附近地区夏季鸟类生态分布[J]. 动物学研究, 1984,5(1):30-39.
- [19] 诸葛阳. 浙江动物志. 鸟类[M]. 杭州:浙江科学技术出版社,1990.
- [20] 朱曦,唐陆发,宣子灿. 浙江食虫鸟食性分析[J]. 动物学杂志, 1999,34(3): 18-25.
- [21] 王维禹,郭延蜀,胡锦鑫,等. 白头鹎春季食性及取食空间生态的初步研究[J]. 四川动物, 2005,24(4): 466-468.
- [22] 韩明德. 黄丽细蛾生物学特性初步观察[J]. 森林病虫害通讯, 1989(3):33-34.
- [23] 丁平,诸葛阳,姜仕仁. 浙江古田山鸟类自然保护区鸟类群落生态研究[J]. 生态学报, 1989,9(2):121-127.
- [24] ORIANS G H, WITTENBERGER J F. Spatial and temporal scales in habitat selection[J]. American Naturalist, 1991, 137: 29-49.
- [25] KEAMEY M, PORTER W. Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species ranges [J]. Ecology Letters, 2009(12): 334-350.
- [26] 刘彬,周立志,汪文革,等. 大别山山地次生林鸟类群落集团的季节变化[J]. 动物学研究, 2009,30(3):227-287.
- [27] BROENNIMANN O, TREIER U A, MULLERSCHARER H, et al. Evidence of climatic niche shift during biological invasion [J]. Ecology Letters, 2007(10): 701-709.
- [28] SUSANA S S, ELADIO L G, MANUEL B M, et al. Maximum entropy niche-based modelling of seasonal changes in little bustard (*Tetrax tetrax*) distribution[J]. Ecological Modeling, 2008, 219: 17-29.
- [29] ZOU F S, CHEN G Z, YANG Q F. Composition of mixed-species flocks and shifts in foraging location of flocking species on Hainan Island of China [J]. IBIS, 2011, 153: 269-278.
- [30] PETRESON A T, SOBERON J, SANCHEZCORDERO V. Conservatism of ecological niches in evolutionary time [J]. Science, 1999, 285:1265-1267.
- [31] 钱国桢,王培潮,祝龙彪,等. 20 年来天目山鸟类群落结构变化趋势的初步分析[J]. 生态学报, 1983,3(3):262-268.
- [32] 王维奎,周材权,龙帅,等. 四川南充太和鹭科鸟类群落空间生态位和种间关系[J]. 四川动物, 2008, 27(2):178-182.
- [33] 郑光美. 鸟类学[M]. 北京:北京师范大学出版社, 1995.

(责任编辑 张 晶)