

岛屿栖息地鸟类群落的丰富度及其影响因子

陈水华¹, 丁平^{2*}, 郑光美³, 诸葛阳²

(1. 浙江自然博物馆, 杭州 310012; 2. 浙江大学生命科学学院 濒危野生动物保护遗传学与繁殖生物学教育部重点实验室, 杭州 310029; 3. 北京师范大学生命科学院, 北京 100875)

摘要:1997 年 1 月至 1997 年 12 月间,以杭州市的园林鸟类群落为研究对象,对岛屿栖息地鸟类群落的丰富度与面积、人为干扰、内部结构和周围景观结构等多种因素的关系进行了系统的分析和检验。在杭州市各园林中共观察到 82 种鸟类。园林单次调查的鸟类物种数(S)与园林全年总物种数(S_y)与园林面积(A)的最佳回归拟合方程分别为: $S = 2.7432A^{0.3846}$, $S_y = 10.6574A^{0.3669}$ 。杭州市园林鸟类群落物种-面积关系的成因不支持平衡假说、随机取样假说、栖息地多样性假说和干扰假说,岛屿栖息地鸟类群落的丰富度是多因素综合作用的结果,包括取样面积效应(排除了取样面积效应之后,小园林具有更高的物种密度)、栖息地结构的多样性(其中树种多样性是最主要的影响因子)、干扰因素、物种因素和研究尺度等几个方面。

关键词:岛屿栖息地;园林;鸟类群落;丰富度;影响因子

The Richness of Island Habitat Avian Communities and Their Influencing Factors

CHEN Shui-Hua¹, DING Ping^{2*}, ZHENG Guang-Mei³, ZHUGE Yang² (1. *Zhejiang Museum of Natural History, Hangzhou 310012, China*; 2. *College of Life Science, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China*; 3. *College of Life Science, Beijing Normal University, Beijing 100875, China*). *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(2): 141~149.

Abstract: The species-area relationship of insular faunas has been described and interpreted for over 70 years, but there is little agreement on its cause. Four processes have been proposed to explain this pattern: the equilibrium hypothesis, the passive sampling hypothesis, the habitat diversity hypothesis and the disturbance hypothesis. In this paper, we assessed the four hypotheses and analyzed the richness of island habitat avian communities and their influencing factors. Studies were conducted at 20 urban woodlots in Hangzhou, China during January to December in 1997. These urban woodlots are well separated from one another, forming isolated patches in urban matrix. Each woodlot was visited twice per month during bird migrant seasons in April, May, October and November, once in the other months. So each woodlot was visited 16 times all year. Twenty habitat variables, including woodlot area, shape, the degree of canopy, leave height diversity, horizontal heterogeneity, connectivity, disturbance level, surrounding, etc., were selected to enter multiple stepwise regression to test their influences on the richness of island habitat avian communities. 82 bird species were recorded at 20 urban woodlots all year. The fit equations of species number of one woodlot in one census (S) and species number of one woodlot all year (S_y) with woodlot area were: $S = 2.7432A^{0.3846}$ and $S_y = 10.6574A^{0.3669}$. At the basis of species-area relationship above, we discussed the value of z in the equation of $S = CA^z$ and its significance, which has drawn much attention

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30070131)

收稿日期:2000-11-30;修订日期:2001-05-30

作者简介:陈水华(1965~),男,江西省玉山县人,博士,副研究馆员。主要从事鸟类群落生态学研究。

* 通讯作者 万方数据

and remains questionable. z was traditionally thought to reflect the degree of isolation of an archipelago. We thought that z in the equation was just a constant and had no biological implication. It was affected by many factors besides isolation. To test the effect of sample size, species-area relationship and species density-area relationship of woodlot avian communities were compared. The results showed that species number increased with woodlot area increasing, while species density decreased with woodlot area increasing, which reveals that under the same sample size small woodlots have more species than large one. The best multiple regression models showed that species number of one woodlot in one census (S) was significantly affected by woodlot shape, tree species diversity, number of street tree strips connected to woodlot, leave height diversity, distance to the nearest woodland larger than 2 hm^2 and density of canopy layer. They explained 68.4% the variation in species number, among which tree species diversity was the most important factor influencing species number (58.3%). Species number of one woodlot all year (S_y) was significantly affected by woodlot shape and tree species diversity. The results of multiple regression indicate that besides the effect of sample size there are other factors more important influencing species richness. The avian community richness of Hangzhou urban woodlots were the results of synthesized action of multi-factors, including the effects of different sample size, the habitat diversity, disturbance factors, species factors and the effect of different research scales etc. Some of them significantly correlated with woodlot area. This is one of the causes that species number significantly correlate with woodlot area. Though the results of our studies partly supported the habitat diversity hypothesis and the passive sampling hypothesis, no of the four hypotheses alone could explain the species-area relationship of urban woodlot avian communities in Hangzhou. Natural communities are usually complicated. These hypotheses were raised on special communities and focused on some special habitat factors, so they couldn't explain all communities. Most communities are affected by the synthesized actions of multi-factors. If the conclusion is considered as the synthesis hypothesis, the four hypotheses are the special case of the synthesis hypothesis. Models are the simplification of nature, but ecologists should be cautious to simplification. When the effect of one factor is evaluated, the effect of others should be excluded. The term of "area" should be treated especially cautiously. Area just means the size in space on a surface no matter what habitat condition within, which can be huge various, whereas the maintenance of a species mostly depends on the habitat condition within the area. The effect of area should be evaluated on the same habitat conditions or after excluding the effects of different habitat conditions.

Key words: island habitat; urban woodlot; richness; avian community; influencing factors

文章编号:1000-0933(2002)02-0141-09 中图分类号:Q142,Q958.1,Q959.7 文献标识码:A

栖息地岛屿的面积、形状、隔绝度等对岛屿生物群落具有重要的影响,使岛屿生物群落具有与“大陆”生物群落不同的特征^[1~10]。岛屿群落的物种数与岛屿面积的关系是生物地理学中最古老也最为著名的格局,它可以简单描述为:岛屿中的物种数随岛屿面积的增大而增大。物种-面积关系的提出已经 70 多年,但至今仍受到生态学家们的广泛关注,且已逐渐成为自然保护区最优化设计的基本原理之一^[11~15]。

几十年来,生态学家们试图对物种-面积关系作出解释,并提出了 4 种主要假说:(1)平衡假说:岛屿中的物种数决定于岛屿中物种的迁入率和灭绝率之间的平衡,而迁入率和灭绝率与岛屿的面积和隔绝度有关。大面积的岛屿有较大的种群,因而具有较小的随机灭绝风险,灭绝率和面积之间存在负的相关性^[1,2]。然而平衡假说的野外证据并不充分^[16~18]。(2)随机取样假说:物种数随面积增大而增大仅属于取样效应,大岛屿的取样面积大,物种数自然就大。单纯的物种-面积关系在生物学上不能说明任何问题^[19~21]。(3)栖息地多样性假说^[22]认为物种-面积关系所表达的实质上是物种数和栖息地多样性之间的关系,因为随着面积的增大,栖息地类型也相对增多,而每一栖息地类型都附随着一组物种,物种数自然随之增加^[22]。

栖息地多样性与鸟类多样性的正相关性已在较多的研究中得到了证实^[23~27]。但能验证栖息地多样性假说所假定的栖息地多样性随面积的增大而增大的研究很少。而且有研究证明,即使在相对同质的栖息地中,物种-面积关系依然存在^[28,29]。(4) 干扰假说: 小岛屿更易受到干扰, 而干扰可降低物种多样性^[30]。干扰假说的主要证据来自于海洋潮间带群落。在海洋潮间带群落中, 干扰是决定物种多样性的主要因素^[31,32]。4 种假说各持一端, 且均难以合理解释多数栖息地岛屿的物种-面积关系。4 种假说的不一致也说明, 面积并不是岛屿群落物种丰富度唯一的影响因子, 只有在深入分析岛屿群落物种丰富度的影响因子的基础上, 才能更好地理解物种-面积关系。

1997 年 1 月至 1997 年 12 月间, 以杭州市的园林作为岛屿栖息地, 对其鸟类群落的物种丰富度与岛屿栖息地面积、人为干扰、周围景观结构、内部结构等多种因素的关系进行了系统的检验, 在深入分析结果并参考现有的“假说”的基础上, 对岛屿群落物种数与面积的关系以及物种数的影响因子作出了合理的解释。

1 研究方法

1.1 杭州市园林概况及样地的选取

本研究中的园林包括公园和斑块状林地两类。在杭州市区共选取各类园林 20 个。分别是: 旅游公园(植物园、动物园、花港观鱼、曲院风荷、柳浪闻莺、虎跑、三潭映月、湖心亭)、居民区公园(老年公园、墅园、朝晖公园、紫荆公园、横河公园)、斑块状小山林(宝石山、孤山)、市区绿化林(武林广场绿化林、少年宫广场绿化林)、苗圃(杭州苗圃、华丰苗圃)和自然林(庆隆荒林)。

1.2 园林栖息地参数的选取

选取可能影响鸟类群落的园林栖息地特征参数 20 个(表 1)。

1.3 园林鸟类调查

根据杭州市的气候特点, 四季分为: 冬季 4 个月(12 月份、1 月份、2 月份、3 月份), 春季 2 个月(4 月份、5 月份), 夏季 4 个月(6 月份、7 月份、8 月份、9 月份), 秋季 2 个月(10 月份、11 月份)。每个园林全年共调查 16 次, 冬夏两季每月 1 次, 春秋两季是鸟类的迁徙季节, 每 15 d 调查 1 次。全年共计样方数据 320 个。调查一般选择晴朗无风的日子, 在凌晨至 10:00 之间进行。调查时根据眼见和耳听记录鸟类的种类和数量。从园林上空飞过的鸟类不计在内。

1.4 园林鸟类群落的物种数及其影响因子

为了更好地分析园林鸟类群落物种数的特征及其影响因子, 将园林鸟类群落物种数分为以下几类:

(1) 园林单次调查的物种数(S) 每一个园林全年共进行了 16 次调查, 因而有 16 个 S 值, 16 个 S 的平均值为该园林单次调查平均物种数(S)。

(2) 园林全年物种总数(S_y) 某园林全年 16 次调查中所观察到的物种数。

(3) 园林全年留鸟物种数(S_r) 某园林全年 16 次调查中所观察到的留鸟物种数。

(4) 园林全年迁徙鸟物种数(S_m) 某园林全年 16 次调查中所观察到的迁徙鸟物种数。

将以上物种数与园林面积进行回归拟合, 可以分析物种数与面积的关系。将所选栖息地参数与园林鸟类群落的物种数进行多元回归分析, 可以确定影响园林鸟类群落物种数的主要因子。

1.5 物种和面积关系的取样面积效应检验

物种数随面积的增大而增大, 其中的面积实际上包含着两个概念: 岛屿面积和取样面积。假如不能排除不同的取样面积所产生的效应, 物种数随面积的增大而增大有可能仅只是取样效应。为了验证杭州市园林鸟类群落的物种数和面积的关系中是否存在取样面积效应, 也为了了解在相同的取样面积中物种数和园林面积的关系, 在园林鸟类群落的 4 次冬季调查中, 在面积大于 3.14 hm^2 的园林(共有 14 个)中随机地取一相当于半径为 100m 的圆面积(约为 3.14 hm^2)的样方(说明: 以半径为 100m 的圆为样方是在参考其它类似研究的基础上, 并根据杭州市景观栖息地的具体情况确定的), 记录样方内鸟类的物种数。然后将每个园林 4 次调查的物种数进行平均, 分析 14 个园林鸟类的平均物种数与它们的面积的关系, 验证在园林中相同的取样面积物种数是否仍然存在随园林面积增大而增大的关系。

表 1 园林栖息地参数及相关说明

Table 1 Habitat variables of urban woodlots and their descriptions

代号 Code	参数 Variable	说明 Description
A	面积(hm ²)	实测值,根据地图和实地勘察估测,部分数据来自杭州市园文局
SI	形状	用形状指数(SI)表示, $SI = L / 2 \pi A$,其中L是园林周长,A是园林面积(hm ²)
H	平均树高(m)	乔木层平均高度(m)。分为5个等级(1~5),1:<2m,2:2~4m,4:4~6m,3:6~8m,4:8~10m,5:>10m
HD	树高多样性	估测值,分为5个等级(1~5),1表示树木的高度一致,多样性水平很低,5表示各种高度的树木很丰富而且均匀,多样性水平很高
TN	树种数	实际值,分析时分为5个等级(1~5),1:1~5种,2:6~10种,3:11~20种,4:21~35种,5:35种以上
TND	树种多样性	估测值,分为5个等级(1~5),1表示树种单一,多样性水平很低,5表示树种很丰富而且均匀,多样性水平很高
CL	乔木层盖度	表示树冠的郁蔽度,估测值,分为5个等级(1~5),1表示盖度很差,5表示盖度很好
SL	灌木层盖度	估测值,分为5个等级(1~5),1表示盖度很差,5表示盖度很好
GL	草本层盖度	估测值,分为5个等级(1~5),1表示盖度很差,5表示盖度很好
FH	水平异质性	衡量园林内部水平结构的异质特征(林地、灌木地、草地、裸地、水域、建筑等)的多样性。估测值,分5个等级(1~5),1表示异质性低,5表示异质性高
STS	相接近行道树带数	实际值
0.5A	0.5 km 内林地面积(hm ²)	估测值,根据地图和实地考察估测
1A	1 km 内林地面积(hm ²)	估测值,根据地图和实地考察估测
D2W	至大于2 hm ² 的林地的最近距离(km)	估测值,根据地图和实地考察估测
D10W	至大于10 hm ² 的林地的最近距离(km)	估测值,根据地图和实地考察估测
F(%)	周长与农田相接百分比	估测值,根据地图和实地考察估测
N(%)	周长与裸地相接百分比	估测值,根据地图和实地考察估测
L(%)	周长与水域相接百分比	估测值,根据地图和实地考察估测
B(%)	周长与建筑相接百分比	估测值,根据地图和实地考察估测
HP	人流量	园林内单位面积人的数量

2 结果

2.1 园林鸟类群落的物种数和面积关系

全年在各园林中共观察到鸟类82种。其中,有留鸟31种,夏侯鸟13种,冬侯鸟22种,旅鸟16种。各个园林鸟类群落的几类特征物种数值见表2。

将园林单次调查的物种数(S)、园林全年物种总数(S_y)、园林全年留鸟物种数(S_r)、全年迁徙鸟物种数(S_m)与园林面积(A)进行回归拟合,最佳回归方程分别为:

$$S = 2.7432A^{0.3846} \quad F = 377.14 \quad P < 0.001$$

$$S_y = 10.6574A^{0.3669} \quad F = 37.95 \quad P < 0.001$$

$$S_r = 6.7998A^{0.2668} \quad F = 41.27 \quad P < 0.001$$

$$S_m = 3.7128A^{0.4975} \quad F = 27.61 \quad P < 0.001$$

回归模型显示,上述物种数与面积的关系均属于幂函数关系,它们随着园林面积的增大而增大,这符合通常的物种和面积的关系。

2.2 物种-面积关系的取样面积效应检验

14个园林的鸟类物种数(S_{14})随面积的增大而增大(物种数与面积的最佳回归模型为幂函数, $F = 17.07, P < 0.01$,见图1),而单位面积(3.14 hm²)的物种数(S'_{14})则随面积的增大而减少(单位面积物种数与园林面积的最佳回归模型也是幂函数, $F = 10.74, P < 0.01$,见图2)。这说明,园林鸟类群落物种数随面积的增大而增大并不是岛屿效应,其中存在取样面积的效应。真正的岛屿效应应该是物种数密度随面积的增大而减少,也就是说,在单位面积里小园林相对含有更多的物种数。

2.3 园林鸟类群落物种数的主要影响因子

虽然园林鸟类群落物种数和园林的面积存在显著的回归关系,但若同时考虑其它栖息地参数时,两者的回归关系并不显著(表 3)。这说明,取样面积效应是物种数随面积增大而增大的原因之一,但并不是最主要的原因,主要原因在于面积以外的因素,这些因素多数与面积存在着显著的相关关系(表 4),也就是说,物种数随面积的增大而增大的效应是一种综合的效应。

多元线性回归的结果显示,单次调查的园林物种数(S)与园林的形状、树种多样性、相接的行道树带数、树高多样性、至大于 2 hm^2 的林地的最近距离呈正回归关系,而与盖度呈负回归关系。这些因素解释了 S 变异的 68.4%,其中最主要的影响因子是树种多样性,占 58.3%,其它依次是形状(3.5%)、相接的行道树带数(3.4%)、盖度(1.2%)、树高多样性(1.2%)和至大于 2 hm^2 的林地的最近距离(0.8%)。随着形状指数的增大,边界区在园林中的比例相对增加,物种数与周长的关系实际上是物种数与园林边界比的关系,边界比的增加可增加单次调查园林的物种数。影响园林全年物种数、全年留鸟物种数、全年迁徙鸟物种数的主要因子比较一致,它们均与树种多样性和形状指数呈正回

归关系。对 14 个园林鸟类物种数具显著影响的因子仅有树种多样性,园林的形状、相接的行道树带数、树高多样性、至大于 2 hm^2 的林地的最近距离、盖度等的影响作用不再显著,这可能是由于排除了那些市区的小园林之后,致使园林在以上性状上的差距缩小,导致其影响作用不再显著。排除了取样面积效应后,物种数只与园林面积存在显著的负回归关系。

表 2 园林鸟类群落的物种数

Table 2 Species numbers of urban woodlot avian communities

园林 Urban woodlot	面积 Area (hm^2)	S	S_y	S_r	S_m
宝石山 BSS	92.16	15.38	47	19	28
动物园 DWY	20.00	5.13	17	10	7
孤山 GS	26.00	9.94	35	17	18
少年宫 SNG	1.44	3.69	14	8	6
墅园 SY	3.16	5.19	16	9	7
朝晖公园 ZHGY	3.84	3.94	17	11	6
杭州苗圃 HZMP	16.00	10.88	33	14	19
横河公园 HHGY	1.51	2.50	8	6	2
湖心亭 HXT	0.52	2.13	8	5	3
虎跑 HP	4.92	4.13	17	9	8
花港观鱼 HGGY	21.31	9.19	34	15	19
华丰苗圃 HFMP	18.00	8.94	32	15	17
老年公园 LNGY	2.88	5.50	21	12	9
柳浪闻莺 LLWY	16.70	9.06	36	19	17
庆隆荒林 QLHL	3.24	7.81	30	13	17
曲院风荷 QYFH	11.40	11.00	41	18	23
三潭映月 STYY	7.07	5.06	19	12	7
武林广场 WLGC	1.28	2.31	5	4	1
植物园 ZWY	36.00	12.25	44	17	27
紫荆公园 ZJGY	0.96	4.88	17	9	8

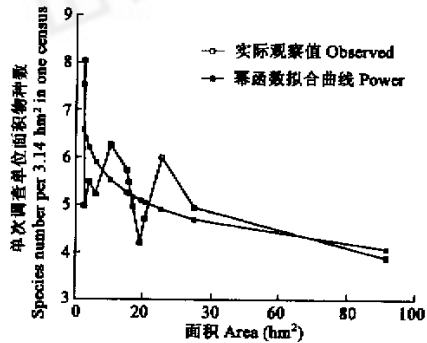
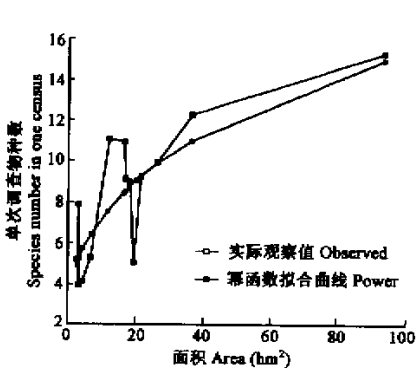


图 1 园林鸟类群落物种数以及单位面积物种数与园林面积的关系比较

Fig. 1 Comparison between species-area relationship and species density-area relationship

3 讨论

3.1 物种-面积关系

物种-面积关系被认为是“群落生态学中普遍的规律”^[33,34]。它不仅在本研究中得到了验证,而且在现有的各种群落研究中得到了几乎一致的验证。它既适合于隔离度较高的“群岛”中的群落,也同样适合于不

表 3 园林鸟类群落物种数与主要影响因子的标准化回归系数

Table 3 Regression coefficients for multiple regression equations of species numbers versus habitat variables

参数 Variable	20 个 园林 20 urban woodlots				14 个 园林 14 urban woodlots	
	S	S_y	S_r	S_m	S_{14}	S'_{14}
A	—	—	—	—	—	-0.555*
SI	0.150**	0.230*	0.198*	0.242*	—	—
H	—	—	—	—	—	—
HD	0.351**	—	—	—	—	—
TN	—	—	—	—	—	—
TND	0.787**	0.942**	0.932**	0.918**	0.891**	—
CL	-0.493**	—	—	—	—	—
SL	—	—	—	—	—	—
GL	—	—	—	—	—	—
FH	—	—	—	—	—	—
STS	0.276**	—	—	—	—	—
0.5A	—	—	—	—	—	—
1A	—	—	—	—	—	—
D2W	0.147**	—	—	—	—	—
D10W	—	—	—	—	—	—
F (%)	—	—	—	—	—	—
N (%)	—	—	—	—	—	—
L (%)	—	—	—	—	—	—
B (%)	—	—	—	—	—	—
HP	—	—	—	—	—	—
R^2	0.684	0.884	0.861	0.844	0.795	0.308

表 4 园林面积与其它栖息地参数的相关性

Table 4 Correlations between Area and other habitat variables

参数 Variable	面积 Area	面积 Area
形状 SI	0.641**	人流量 HP
树种数 TN	0.699**	周长与裸地相接百分比 $N(\%)$
乔木层盖度 CL	0.624**	周长与农田相接百分比 $F(\%)$
树种多样性 TND	0.700**	周长与水域相接百分比 $L(\%)$
树高多样性 HD	0.599**	周长与建筑相接百分比 $B(\%)$
平均树高 H	0.222	0.5 km 内林地面积 0.5A
灌木层盖度 SL	0.621**	1 km 内林地面积 1A
草本层盖度 GL	0.616**	至大于 2 hm ² 的林地的最近距离 D2W
相接行道树带数 STS	0.7248	至大于 10 hm ² 的林地的最近距离 D10W
水平异质性 FH	0.077	

完全封闭的、不同面积的区域中的群落^[19]。物种数随面积的增大而增大,仅是物种-面积关系的语言表达,两者的函数关系在不同的研究中并不完全一致,其中最常见拟合函数是幂函数($S=CA^z$)。这一点也与本研究的结果基本一致。杭州市园林鸟类群落的几类物种数和面积的最佳拟合函数均为幂函数。幂函数的对数变形($\log S=\log C+z\log A$)是物种-面积关系另一种常见的函数表达式。虽然这一表达式仅仅是幂函数转化为线性函数的变形,但在平衡理论的指导下,斜率 z 被认为是群岛隔离度的指标。群岛的隔离度越高 z 值越大。不同研究者给出了不同的岛屿群落可接受的 z 的取值范围:0.1~0.33^[35]、0.12~0.35^[2]、0.15~0.39^[36]、0~0.5^[33]。 z 还被用于在同一群岛不同类别的物种数之间进行比较,扩散能力强的种类比扩散能力弱的种类有更小的斜率^[37~39]。

园林单次调查的物种数、全年总物种数与园林面积的回归拟合方程的 z 分别为 0.3846 和 0.3669,超出了部分研究者的取值范围,即使在另一部分研究者所认定的取值范围之内,也接近于大的域值。按照平衡模型的解释,似乎可以推断:(1)杭州市园林之间以及它们与物种库之间的隔离度较高;(2)鸟类属于迁徙扩散能力较差的种类。第二种推断的错误显而易见,而第一种推断也与杭州市园林的实际情况偏差较大。虽然有部分园林位于城市之中,城市建筑起了较大的阻隔作用,但比起真正的群岛,园林之间的距离较小,还有部分园林靠近库区(西部山区),而且园林和园林之间还存在零散树木和部分廊道(行道树带)。杭

州市园林总的隔离度应比大多数群岛小。MacArthur 和 Wilson 的平衡模型由于对复杂自然的极端简化而很少在实际研究中的得到验证。它把岛屿中物种数的影响因素简单地归结为岛屿面积和隔离度, 而忽视了其它的影响因素, 从而也夸大了面积和隔离度的作用。为了简洁地表达物种数与面积、隔离度的关系, 许多研究者人为地给物种-面积关系的斜率 z 赋予了隔离度这一生物学含义。因此, 笔者认为在物种和面积的函数关系式中, z 仅仅是表明物种数和面积相关性的一个常数, 本身并不具有生物学含义。影响 z 取值的因素可能很多, 除了统计学本身的因素外, 它可能还包含有除面积外影响物种数的其它许多因素, 其中也可能包括隔离度在内。单纯考虑 z 与隔离度的关系, 两者可能存在密切的关系。如同时考虑其它的因素, 两者的等同关系将变得模糊而且牵强。

3.2 物种-面积关系的成因

在物种-面积关系成因的 4 种解释中, 平衡假说提出较早, 而且影响最大。在平衡模型中存在一个容易被忽视的假定: 物种在岛屿中的分布是随机的。岛屿物种数只与岛屿的面积和隔离度有关, 而与岛屿栖息地结构的差异无关。研究表明, 杭州市园林鸟类的分布是非随机的。在杭州市园林鸟类群落中, 对单次调查的物种数具有显著影响的因素有园林的形状、树种多样性、相接的行道树带数、叶高多样性以及至大于 2 hm² 的林地的最近距离和乔木层的盖度。影响园林全年物种数的主要因素是园林的形状和树种多样性。这一结果与平衡模型显然不相符合。用平衡模型难以解释杭州市园林鸟类群落有较大的 z 值以及杭州市园林鸟类群落的物种数密度全部是大岛屿小于小岛屿等现象。平衡模型不考虑物种的迁出问题。但在调查中发现, 鸟类的迁入和迁出非常频繁。大多数鸟类并不总是定居在某一园林中, 也很少在园林中筑巢繁殖, 单一的园林对于大多数鸟类来说, 仅是全部栖息地的一部分, 它们具有很强的游荡性和迁徙性, 因而也很少在某一园林中建立真正意义上的“种群”。某物种在某园林中出现与该物种在该园林中的灭绝率关系不大, 灭绝率比起迁出率来说可以忽略不计。

迁入率、灭绝率与岛屿面积、隔离度的关系是平衡假说的主要支撑点。然而这方面的野外证据并不多。部分研究显示, 迁入率和灭绝率与面积和隔离度的关系并不总与平衡模型一致^[40]。对于迁徙性的物种(如鸟类)更是如此^[16~18, 41]。类似的结论也同样存在于其它鸟类群落的研究中^[42, 43]。因而盲目地应用岛屿生物地理学的平衡假说已受到了愈来愈多的批评^[15, 16, 19, 30, 32, 44]。

物种-面积关系中的物种数通常是指整个岛屿的物种数, 而不是岛屿单位面积的物种数。针对这一点, 随机取样假说指出在物种-面积关系中未能排除取样面积效应无疑是正确的。杭州园林鸟类群落的研究结果也已证明, 岛屿物种数和岛屿单位面积物种数是完全不同的两个概念, 排除了取样面积效应之后, 物种数和岛屿面积的关系刚好相反。但该假说将取样面积的效应扩大了, 因此认为, 物种-面积关系完全是随机取样的结果。这一结论在本研究中也得到了否定的验证: ①根据随机取样假说, 小岛屿经过长时间多次取样, 与大岛屿物种数的差距将逐渐缩小, 并最终积累到和大岛屿相同的物种数。在本研究中, 每一园林均经过全年 16 次取样, 但结果显示, 全年物种数和单次调查物种数比较, 大岛屿和小岛屿的物种数差距并没有缩小, 反而拉大(参见表 2), 全年物种数和面积函数关系的 z 值(0.3669)与单次调查物种数和面积函数关系的 z 值(0.3846)仍很接近, 这说明两者随面积变化的趋势仍基本一致。②根据随机取样假说, 岛屿的物种数只与取样面积有关, 而与其它栖息地结构无关。而杭州市园林鸟类群落的物种数和多种栖息地参数存在显著的回归关系(表 3)。③根据随机取样假说, 岛屿中所有物种的个体总密度随面积的增大基本保持恒定。而杭州市园林鸟类群落的个体总密度随面积的增大而降低($Y = 21.5372 + 7.7533X - 0.1511X^2 + 0.0012X^3$ $F = 217.35$ $P < 0.01$, 其中 Y 为多度, X 为园林面积)。

杭州市园林各鸟类群落的物种数与面积之外的多种栖息地参数之间存在着显著的回归关系, 这一点符合栖息地多样性假说的解释。而且栖息地多样性假说强调物种分布的不随机性, 这也与本研究的结论相符。然而栖息地多样性假说因此认为, 物种-面积关系的产生完全是由于栖息地多样性随面积的增大而增强的缘故, 这种推断不免片面。在本研究中, 虽然树种多样性、叶高多样性均随面积的增大而增强, 但无法证明栖息地多样性随面积具有恒定的正的相关性。而且有研究证明, 在相对同质的栖息地中, 物种-面积关系仍然存在^[28, 29]。这也说明, 栖息地多样性仅是部分原因, 而不是全部原因。虽然多数研究肯定了物种数与

栖息地多样性的相关性^[23~27],但并不能因此排除取样面积效应的存在。

干扰假说认为,干扰更容易在小岛屿发生,而且效果也在小岛屿更为严重。这将提高小岛屿物种的灭绝率。从杭州市园林鸟类群落的研究结果来看,干扰对鸟类的分布有一定的影响,干扰的影响可能加大了鸟类的迁出率(而不是死亡率)。杭州市的园林虽然显示出小园林具有更强的人为干扰(人为干扰程度与面积具有显著的负的回归关系),但也很难证明两者具有恒定的关系。而且由于干扰的具体效果与面积的关系同样难以验证,也未进行这方面的研究。从本文的研究中可以判断,虽然干扰对物种数具有一定的影响,但也仅是物种-面积关系的部分原因,而不是全部原因。

除了以上假说,物种因素对物种-面积关系的影响同样不可忽视^[37~39]。在本研究中,不同的类别的鸟类其物种数与面积的函数关系并不相同,迁徙鸟比留鸟有较小的 C 和较大的 z 。然而鸟类之间的差异是有限的,在差异更大的物种类别之间(如鸟类、哺乳类、爬行类、两栖类、鱼类、昆虫之间,甚至动物、微生物和植物之间)其物种-面积关系的格局差异将更大,格局的成因也可能千差万别。

应该注意到,虽然多数假说与本研究的出入较大,得到了否定的验证,但并不说明会被所有的研究结果所否定,多数假说来源于具体的研究结果,也常被某些具有类似特定条件的研究所验证。也就是说,这些假说在一定的条件和范围内是正确的,离开这些具体的条件和范围,则不一定成立。

在物种-面积关系中也存在尺度的问题。Diamond 和 Mayr 在研究 Solomon 群岛鸟类群落的物种-面积关系时发现,当岛屿面积小于 0.3km^2 时,物种-面积关系的曲线较陡,当大于 0.3km^2 ,突然变缓^[11]。

根据研究和分析结果可以认为,物种-面积关系的成因是多方面的,其中包括取样面积效应、栖息地结构的多样性、干扰因素、物种因素和研究尺度等几个方面。在大多数情况下,这些因素的作用往往是综合的。在某些特定的条件下,少数因素的作用可能表现得相对突出。假如把这一结论称为综合假说,那么上述 4 种假说所表现出的只是综合假说的特例。同时也说明,自然系统是一个非常复杂的系统,在建立简化模型时应该慎重。岛屿栖息地鸟类群落的丰富度是多因子综合作用的结果,在单一考虑某一因子的作用时应排除其它因子的影响。尤其应该慎重对待“面积”这一概念。面积指几何空间的大小,不含有其它的信息内容。为空间所支持的物种取决于空间内的栖息条件,其差别可以十分巨大。只有在栖息条件相同的情况下,面积因素才起作用。

参考文献

- [1] MacArthur R H and Wilson E O. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 1963, **17**:373~387.
- [2] MacArthur R H and Wilson E O. The theory of island biogeography. Princeton: Princeton University Press, 1967.
- [3] Forman T T, A E Galli and Leck C F. Forest size and avian diversity in New Jersey woodlots with some land use implications. *Oecologia*, 1976, **26**: 1~8.
- [4] Hanski I. Coexistence of competitors in patchy environment. *Ecology*, 1983, **64**(3):493~500.
- [5] Lynch J F and Whigham D F. Effects of forest fragmentation on breeding bird communities in Maryland. USA. *Biological Conservation*, 1984, **28**:287~324.
- [6] Opdam P, Rijdsdijk G and Hustings F. Bird communities in small woods in an agricultural landscape; effects of area and isolation. *Biological Conservation*, 1985, **34**:333~352.
- [7] Blake J G and Karr J R. Breeding birds of isolated woodlots: area and habitat relationships. *Ecology*, 1987, **68**(6):1724~1734.
- [8] Loman J and Schantz T V. Birds in a farmland-more species in small than in large habitat island. *Conservation Biology*, 1991, **5**:176~188.
- [9] Robinson G R, Holt R D, M S Gaines, et al. Diverse and contrasting effects of habitat fragments. *Science*, 1992, **257**:524~526.
- [10] Wiggins D A and Moller A P. Island size, isolation, or interspecific competition? The breeding distribution of the *Parus* guild in the Danish archipelago. *Oecologia*, 1997, **111**:255~260.
- [11] Diamond J M and Mayr R M. Island biogeography and the design of nature reserves. In: May R M ed. *Theoretical ecology: principles and applications*. Sunderland: Sinauer, 1976. 228~252.
- [12] Simberloff D S and Abele L G. Island biogeography theory and conservation practice. *Science*, 1976, **191**:285~286.
- [13] Higgs A J. Island biogeographic theory and nature reserve design. *Journal of Biogeography*, 1981, **8**:117~124.

- [14] Boecklen W J and Gotelli N J. Island biogeographic theory and conservation practice: species-area relationships? *Biological Conservation*, 1984, **29**:63~80.
- [15] Boecklen W J and Simberloff D. Area-based extinction models in conservation. In: Elliott D ed. *Dynamics of Extinction*. New York: Wiley, 1986.
- [16] Gilbert F S. The equilibrium theory of island biogeography: fact or fiction? *Journal of Biogeography*, 1980, **7**: 209~235.
- [17] Margules C, Higgs A J and Rafe R W. Modern biogeographic theory: Are there any lessons for nature design? *Biological Conservation*, 1982, **24**:115~128.
- [18] Williamson M. The MacArthur and Wilson theory today: true but trivial. *Journal of Biogeography*, 1989, **16**: 3~4.
- [19] Connor E F and McCoy E D. The statistics and biology of the species-area relationship. *The American Naturalist*, 1979, **113**:791~833.
- [20] Coleman B D. On random placement and species-area relations. *Mathematical Biosciences*, 1981, **54**:191~215.
- [21] Coleman B D, Mares M A, Willig M R, et al. Randomness, area, and species richness. *Ecology*, 1982, **63**:121~133.
- [22] Williams C B. *Patterns in the Balance of Nature*. New York: Academic Press, 1964.
- [23] Power D M. Similarity among avifaunas of the Galapagos Islands. *Ecology*, 1976, **56**:616~626.
- [24] Thompson L S. Species abundance and habitat relations of an insular montane avifauna. *The Condor*, 1978, **80**: 1~11.
- [25] Reed R M. The role of species-area relationships in reserve choice: A British example. *Biological Conservation*, 1983, **25**:263~271.
- [26] Boecklen W J. Effects of habitat heterogeneity on species-area relationships of forest birds. *Journal of Biogeography*, 1986, **13**:59~68.
- [27] Freemark K E and Merriam H G. Importance of area and habitat heterogeneity to bird assemblages in temperate forest fragments. *Biological Conservation*, 1986, **36**:115~141
- [28] Wilson E O and Simberloff D S. Experimental zoogeography of islands: defaunation and monitoring techniques. *Ecology*, 1969, **50**:267~295.
- [29] Rey J R. Ecological biogeography of arthropods on Spartina islands in northwest Florida. *Ecological Monographs*, 1981, **5**:237~265.
- [30] McGuinness K A. Equations and explanations in the study of species-area curves. *Biological Reviews*, 1984, **59**: 423~440.
- [31] Osman R W. The establishment and development of a marine epifaunal community. *Ecological Monographs*, 1977, **47**:37~63.
- [32] McGuinness K A. Species-area relations of communities on intertidal boulders: testing the null hypothesis. *Journal of Biogeography*, 1984, **11**:439~456.
- [33] Schoener T W. The species-area relation within archipelagos: models and evidence from island land birds. *Proceedings of the 16th International Ornithological Congress*. Australia: Canberra, 1976. 1~17.
- [34] Schoener T W. Overview: kinds of ecological communities——ecology becomes pluralistic. In: Case T J and Diamond J eds. *Community Ecology*. Harper and Row, New York, 1986. 467~479
- [35] Preston F W. The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology*, 1962, **43**:186~215.
- [36] May R M. Patterns of species abundance and diversity. In: Cody M L and Diamond J M eds. *Ecology and Evolution of Communities*. Cambridge: Harvard University Press, 1975. 81~120.
- [37] Terborgh J. Preservation of natural diversity: the problem of extinction-prone species. *BioScience*, 1973, **24**:715~722.
- [38] Blake J G. Trophic structure of bird communities in forest patches in east-central Illinois. *Wilson Bulletin*, 1983, **95**:416~430.
- [39] Blake J G. Species-area relationship of migrants in isolated woodlots. *Wilson Bulletin*, 1986, **98**:291~296.
- [40] Williamson M. *Island Populations*. Oxford: Oxford University Press, 1981.
- [41] Ambuel B and Temple S A. Area dependent changes in the bird communities and vegetation of southern Wisconsin forests. *Ecology*, 1983, **64**:1057~1068.
- [42] Opdam P, Dorp D Van and Ter Braak C J F. The effect of isolation on the number of woodland birds in small woods in the Netherlands. *Journal of Biogeography*, 1984, **11**:473~478.
- [43] Bellamy P E, Hinsley S A and Newton I. Factors influencing bird species numbers in small woods in south-east England. *Journal of Applied Ecology*, 1996, **33**:249~262.
- [44] Strong D R Jr, Szyska L A and Simberloff D. Tests of community-wide character displacement against null hypothesis. *Ecology*, 1979, **33**: 897~913.