

天童常绿阔叶林中鸟类群落结构的 空间生态位分析

高 颖

(上海交通大学生物技术研究所)

钱国桢

(华东师范大学生物系)

摘 要

在1983年和1984年的繁殖季节,作者对浙江省天童山中常绿阔叶林内的繁殖鸟类作了测定。分析中使用了线路统计方法,并对13种鸟类作了1,285次观察。

作者在野外收集了每一个种在生境利用方面(包括种的垂直分布和水平分布,鸟类栖息的树干直径)的数据,并在图1、图2和表1中列出了每一个种的分布差异。每一个种在这三个生态位维度上的生态位宽度值也分别列于上述的图表和表格中。由Cody (1974)介绍的方法,作者在表2和图3中制作了群落矩阵和树杈状图。

在文章的最后部分,作者描述了每一鸟类小派的特征,并讨论了制作群落矩阵和树杈状图的意义。

自Hutchinson (1957)提出多维生态位(hypervolume niche)概念后,许多学者通过理论研究和野外观察对这一领域做了大量的工作,使生态位理论得以迅速发展,并为揭示群落内的种间关系、鸟类群落结构与植被之间的关系奠定了理论基础。利用生态位理论讨论动物群落结构的工作在国内还未见报道,鉴于此,我们于1983年的6—8月,1984年的6—7月在宁波鄞县天童国营林场,对常绿阔叶林内的鸟类群落结构作了观察研究。现将所获的材料整理分析如下。

一、研究地区概况

天童地处浙江东北部沿海、宁波地区的东部(北纬 $29^{\circ}51'$ 东经 $121^{\circ}5'$)。主峰太白山山顶海拔高度为653.3米。整个林场占地5,800亩,其主要的森林植被类型有:山麓是由马尾松(*Pinus massoniana*)、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、丝栗栲(*Castanea mollissima*)、木荷(*Schima superba*)、枫香(*Liquidambar tawianiana*)、大穗鹅耳枥(*Carpinus fargesii*)组成的针阔混交林;山的中下部是由丝栗栲、木荷、枫香、鹅耳枥组成的常绿阔叶混交林;山顶因受海风影响出现矮林。整个山区以常绿阔叶林为主,植被覆盖均匀茂密,植被层次结构多样复杂,是鸟类栖息生活的良好场所。

二、工作方法

鸟类数量统计线路设置在南坡半山腰(海拔高约260米)上的一条环山林道上,总长度为2.8公里。为研究鸟类在森林中的水平分布,在统计线路上每隔100米放置一块吊牌,将整个统计线路分成28个区段。

统计工作是在每天上午 6:30—10:30 时, 下午 2:00—5:00 时进行, 沿统计线路来回作一次线路统计, 观察记录的主要项目有: 鸟类种类、鸟类出现时所在的区段号数、第一次见到鸟类时在树上所占的高度、鸟类在树上栖息处的树杈直径。另外, 还观察记录鸟类的觅食方法、觅食基底、在森林中所处的层次、食性等。

记录鸟类在树上的高度时尽可能地做到精确, 并时常用 1 型测高仪 (徐州黄山仪器厂制) 进行校正。所得数据按以下等级归类: 地面、地面—0.2 米、0.2—0.6 米、0.6—1.2 米、1.2—3 米、3—6 米、6—10.5 米、10.5—18 米 > 18 米。必须指出, 以上高度间隔的制定是人为的, 非线性的, 是按照鸟类的活动特性而定的 (参见 Cody, 1974)。

鸟类在栖位利用上的数据按以下方法对树杈直径进行资源分配 (resource division): 叶簇、0—1 厘米、1—2.5 厘米、2.5—6.5 厘米、6.5—11.5 厘米、11.5—20 厘米、> 20 厘米、地面 (由 Rosenberg, *et al.* 1982 介绍的方法修改而来)。

三、数据处理

群落中每一物种繁殖对 (species pairs) 之间的生态位重叠程度按 Schoener (1968) 的公式计算:

$$\alpha_{x,y}(D) = 1 - 1/2 \sum_{i=1}^n |P_{xi} - P_{yi}|$$

此处 P_{xi} 和 P_{yi} 分别是种 x 和种 y 在第 “ i ” 项资源中的出现数目占各自个体总数的比例。 $\alpha_{x,y}(D)$ 的值域从 0 (没有重叠) 到 1 (完全重叠)。

种的生态位宽度值按以下公式计算:

$$H = - \sum_i P_i \ln P_i / H^* \quad (H^* = -\ln N)$$

此处 P_i 是某种鸟类在第 “ i ” 项资源中出现的数目占个体总数的比例。 N 为每个资源序列的总单位数。

鸟类群落物种多样性指数的计算是采用生态学中广泛使用的 Shannon-Winner 指数公式:

$$H' = - \sum_i P_i \ln P_i$$

式中, H' 为物种多样性指数, P_i 为群落中第 i 种的个体总数占总个体数的比例。

另以 Pielou (1975) 介绍的公式计算均匀性指数

$$J = H' / H'_{max}$$

H'_{max} 为 H' 的最大理论值, 即假定群落内各个种以相同比例存在时的 H' 值。

群落中每一种对三个维度上的生态位重叠值按 Cody (1974) 的 “总和 α ” (summation alpha) 公式加以综合:

$$\alpha = \alpha_{h,i,j} + \alpha_{v,i,j} + \alpha_{d,i,j} / 3$$

这里, $\alpha_{h,i,j}$ —— 每一种对在水平分布维度上的生态位重叠值; $\alpha_{v,i,j}$ —— 一种对在垂直高度上的生态位重叠值; $\alpha_{d,i,j}$ —— 一种对在栖位维度上的生态位重叠值。所得数据用于制做群落矩阵 (community matrix) 和树状表 (dendrogram)。

四、结 果

经两年在林内的观察统计,共记录到11科18种常见鸟类,其中夜鹰只能在晚上听到鸣叫,白天很难发现;红角鸮、大拟啄木鸟、棕头鸦雀和白腹苦恶鸟在整个统计期间只记录到2—3次,故在本文未做分析。余下的13种繁殖鸟类隶属于3目7科。其中地栖鸟两种(竹鸡和黑背燕尾),占总数的15%,白头黑鹇、发冠卷尾两种为夏候鸟,其他留鸟11种,占总数的85%。

1. 鸟类在森林群落中的垂直分布

从鸟类在林中分布的总频率看(图1n),大多分布在6—18米之间(约占总数的57%),这是由于优势种发冠卷尾、白头黑鹇在这一区域出现的机率较大。此外,红嘴蓝鹊、树鹊亦多集中分布于此区域。仔细分析各种鸟类在林中的垂直分布情况(图1a—m),可将它们分成4种类型:1)树冠生活的鸟类,一般分布在6—18米,它们有发冠卷尾、白头黑鹇、树鹊、红嘴蓝鹊、白脸山雀和红头山雀;2)下木层生活的鸟类,多分布于3—10.5米之间,它们是黑领噪鹛、松鸦和绿啄木鸟;3)灌木层生活的鸟类,多分布于0.6—6米之间,它们是白眶雀鹛和画眉;4)还有两种地面生活的鸟类,它们是黑背燕尾和竹鸡。

一般说来,空间生态位宽度值可以反映鸟类的活动范围和强度。我们将各种鸟类在林垂直分布的生态位宽度也附于图中,其顺序按大小排列为:画眉(0.809)、松鸦(0.75)、白眶雀鹛(0.728)、白脸山雀(0.708)、黑领噪鹛(0.703)、发冠卷尾(0.673)、树鹊(0.643)、红头山雀(0.613)、白头黑鹇(0.506)、绿啄木鸟(0.551)、黑背燕尾(0.365)、红嘴蓝鹊(0.172)、竹鸡(0.121)。

2. 鸟类在森林群落中的水平分布

各种鸟类在森林中的分布状况见表1。其中发冠卷尾、白头黑鹇、白眶雀鹛和松鸦数量多、分布广;红头山雀、白脸山雀常分布在混有针叶林的森林区段;而绿啄木鸟、红嘴蓝鹊分布区域较小。

从鸟类种类分布的总状况来看,各个区段的种类分布比较均匀。种类最少的分布区域有4种鸟(9*、12*、17*、19*区段),最多的有9种(2*区段),大多区段分布有6—8种鸟类(占75%)。从数量上看,除1*、4*区段外(其区段内个体总数分别为121和16),大多区段内出现的个体总数在30—70之间。再从计算得到鸟类多样性指数(H')均匀性指数(J')来看,不存在一个明显的变化趋势,因而可以认为此森林中的鸟类在群落水平上是分布均匀的。

各种鸟类的生态位宽度值亦列于表1中。

3. 鸟类对栖位的利用

从鸟类对栖位利用的总分布频率看(图2n)小于1厘米的树枝上分布频率最大,占41.7%(含叶簇分布14.7%);其次为1—2.5厘米的树杆(占30.8%)在这13种鸟类中,红头山雀、白脸山雀只分布于小于1厘米的树枝上;黑背燕尾、竹鸡多分布于地面;而绿啄木鸟则专一分布在粗大树木的树皮上。其他鸟类的栖位分布谱相应较宽(图2a—m)

各种鸟类的生态位宽度值图亦列于图中。

通过计算群落内两种种类之间的生态位重叠值,就可估算得到群落矩阵中的元素。所得

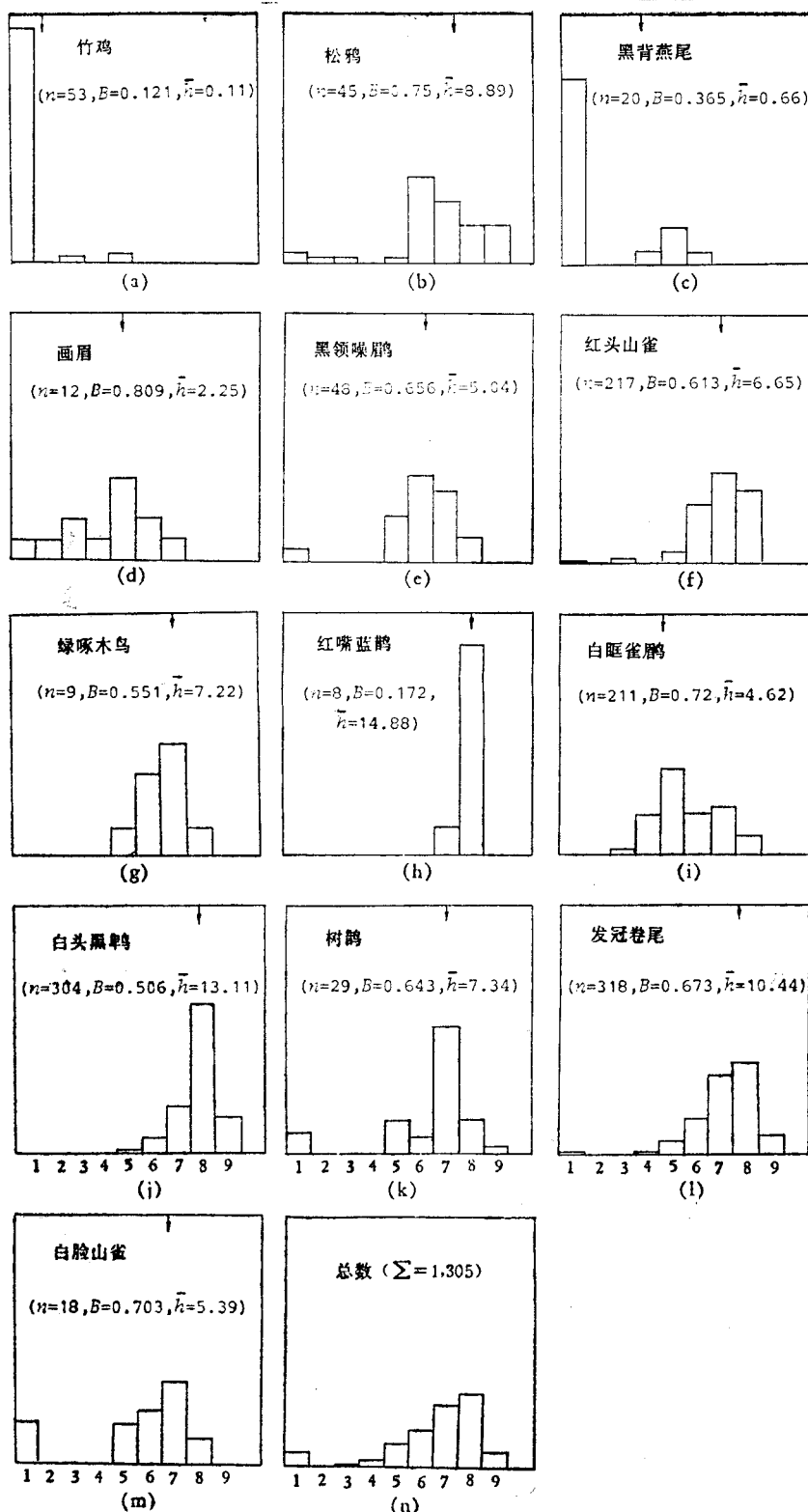


图 1 天童常绿阔叶林中13种鸟类栖息高度的频率分布

图中横坐标上从左到右的栖息高度分别为：地面、地面—0.2米、0.2—0.6米、0.6—1.2米、1.2—3米、3—6米、6—10.5米、10.5—18米、>18米。图中 n 为样本数， B 为生态位宽度值，箭头和 $\bar{h}$ 表示每一种鸟类的平均高度值。

Fig.1 Distribution of perching heights for 13 bird species of Tiantong evergreen broad-leaf community. Height intervals along the abscissa are ground, ground—0.2m, 0.2—0.6m, 0.6—1.2m, 1.2—3m, 3—6m, 6—10.5m, 10.5—18m, and above 18m. In each distribution, n represents the number of sample, the B values indicate the breadths of niche, and the arrows (or $\bar{h}$) indicate the mean of perching heights.

表 1 13种鸟类在天童常绿阔叶林中的水平分布

Table 1. The horizontal distribution of 13 bird species in Tiantong evergreen broad-leaf community

区 段 号 种 名	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	
1. 发冠卷尾	17	13	8	4	6	10	15	10	7	15	11	8	7	15	
2. 白头黑鹇	—	—	—	3	15	4	14	28	22	23	28	24	14	21	
3. 红头山雀	85	30	6	2	—	30	—	—	—	—	—	—	—	—	
4. 白眶雀鹛	—	1	1	1	1	7	7	24	—	—	—	1	4	9	
5. 竹 鸡	4	1	—	—	—	2	—	—	—	—	3	—	1	—	
6. 树 鹊	—	5	—	—	—	2	6	1	1	1	—	—	1	—	
7. 松 鸦	5	4	3	5	1	—	—	2	—	—	—	3	1	1	
8. 绿啄木鸟	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	1	
9. 画 眉	2	2	2	—	—	—	4	2	—	1	—	—	1	—	
10. 黑领噪鹛	—	—	12	—	6	—	—	2	—	5	4	—	—	—	
11. 黑背燕尾	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	1	—	—	1	
12. 红嘴蓝鹊	—	1	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	
13. 白脸山雀	8	6	2	1	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	
区段个体总数	121	63	35	16	29	55	47	70	31	48	48	36	29	48	
区段种数	6	9	8	6	5	6	6	8	4	6	6	4	7	6	
鸟类多样性指数	1.015	1.448	1.750	1.634	1.223	1.334	1.594	1.338	0.799	1.282	1.190	0.911	1.427	1.202	
鸟类均匀性指数	0.305	0.435	0.525	0.490	0.367	0.400	0.478	0.402	0.240	0.385	0.357	0.273	0.428	0.361	

区 段 号 种 名	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	B 值
1. 发冠卷尾	7	11	15	9	3	15	6	16	24	31	13	10	9	10	0.956
2. 白头黑鹇	2	6	4	20	19	4	3	2	3	3	4	4	5	4	0.839
3. 红头山雀	—	—	1	1	—	1	—	—	1	30	—	1	—	35	0.443
4. 白眶雀鹛	35	3	2	10	5	5	26	32	19	2	3	1	8	10	0.678
5. 竹 鸡	3	—	—	6	2	2	3	1	9	4	2	—	7	5	0.773
6. 树 鹊	—	1	—	—	—	—	2	1	6	—	—	2	1	—	0.668
7. 松 鸦	—	1	—	6	—	—	3	2	—	1	1	2	1	—	0.766
8. 绿啄木鸟	—	—	—	—	—	—	1	—	1	2	2	—	1	—	0.561
9. 画 眉	2	1	—	2	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—	0.730
10. 黑领噪鹛	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	5	0.570
11. 黑背燕尾	2	—	—	2	—	—	—	4	1	—	—	1	—	5	0.601
12. 红嘴蓝鹊	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.328
13. 白脸山雀	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	0.496
区段个体总数	51	25	22	56	29	27	44	59	64	74	25	21	35	77	
区段种数	6	7	4	8	4	5	7	8	8	8	6	7	8	8	
鸟类多样性指数	1.127	1.547	0.928	1.760	0.998	1.236	1.358	1.306	1.568	1.335	1.420	1.555	1.807	1.703	
鸟类均匀性指数	0.338	0.464	0.279	0.528	0.300	0.371	0.408	0.392	0.471	0.401	0.426	0.467	0.542	0.511	

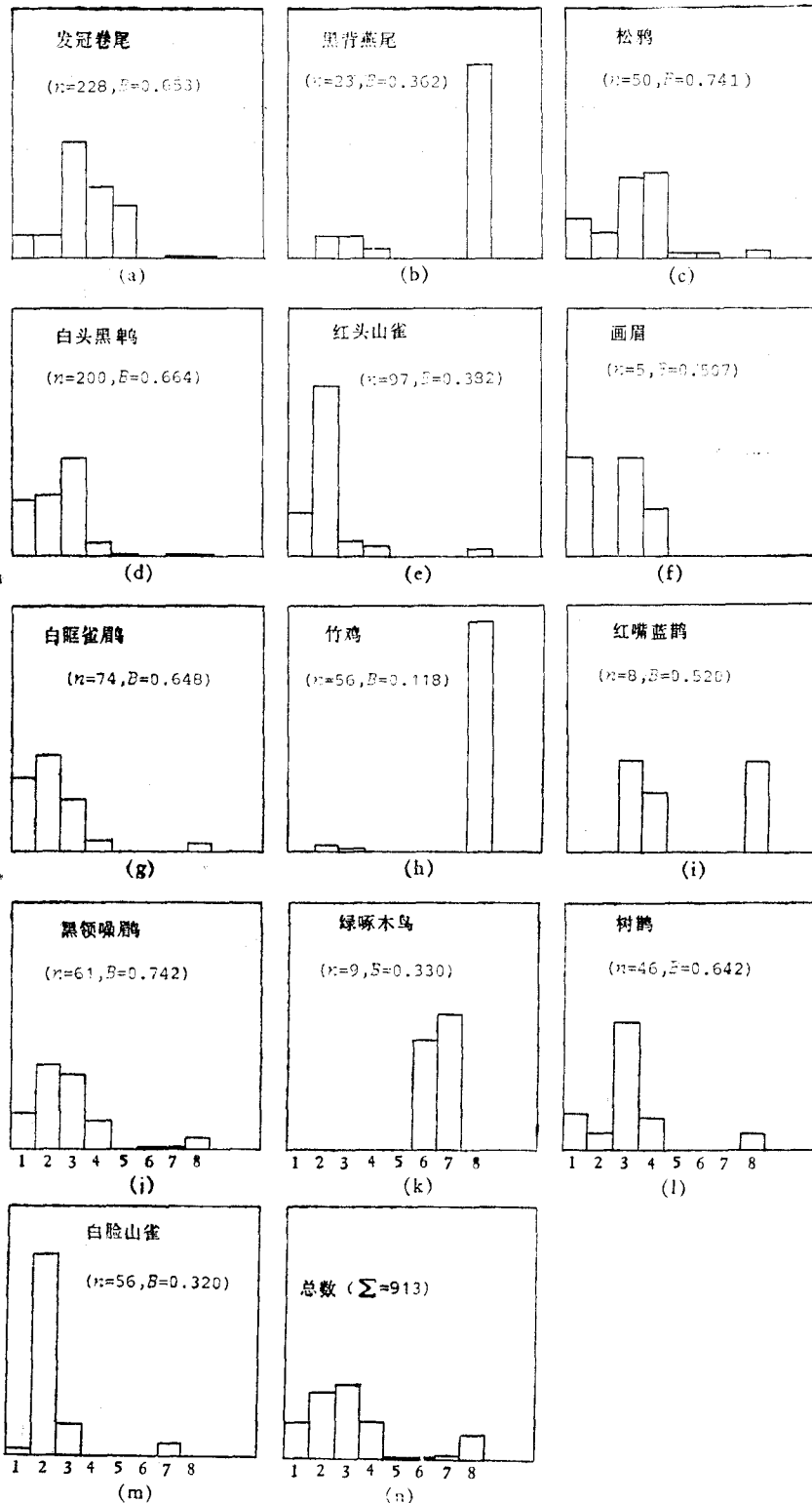


图 2 天童常绿阔叶林中13种鸟类的栖位分布频率

图中横座标上从左到右鸟类栖息的基底分别为：叶簇 0—1 厘米、1—2.5 厘米、2.5—6.5 厘米、6.5—11.5 厘米、11.5—20 厘米、>20 厘米、地面。图中 n 为样本数， B 为生态位宽度值。

Fig. 2 Distribution of perching positions for 13 bird species of Tian Tong evergreen broad-leaf community. The distance of intervals along the abscissa are foliage, 0—1 cm, 1—2.5 cm, 2.5—6.5 cm, 6.5—11.5 cm, 11.5—20 cm, >20 cm, and ground. n represents the number of sample, the B values indicate the breadths of niche.

的矩阵是一对称矩阵，即其中的元素 $\alpha_{ji} = \alpha_{ij}$ ；对角线上的元素 α_{ii} 都等于 1。对群落矩阵中的第 i 行（或列）的元素做均值计算，就可获得第 i 种鸟类的群落重叠值（community overlaps）或平均重叠值（average overlaps）。

在垂直高度分布、林内水平分布和栖位分布三个维度上各自可计算得到一张群落矩阵表，其相应元素可通过 Cody (1974) 介绍的“总和 α ”加以综合，所得结果列于“总和 α ”群落矩阵表（表 2），并按 Cody (1974) 介绍的聚类分析方法对此鸟类群落制作了树状图（图 3），用来进行群落内种间关系的分析。

表 2 “总和 α ”群落矩阵表：样本 $n = 156$ ， $\bar{\alpha} = 0.367$ ， $\sigma_{156} = 0.146$ ，
Table 2 Community matrix for Tiantong evergreen broad-leaf community

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1. 发冠卷尾	1.000	0.227	0.645	0.508	0.490	0.194	0.620	0.659	0.343	0.480	0.503	0.391	0.374
2. 黑背燕尾		1.000	0.197	0.178	0.288	0.662	0.246	0.199	0.259	0.256	0.281	0.192	0.226
3. 白头黑鹇			1.000	0.409	0.488	0.133	0.503	0.543	0.210	0.418	0.512	0.447	0.278
4. 红头山雀				1.000	0.469	0.172	0.441	0.482	0.331	0.315	0.496	0.258	0.725
5. 白眶雀鹛					1.000	0.295	0.465	0.465	0.346	0.542	0.538	0.179	0.413
6. 竹 鸡						1.000	0.202	0.178	0.327	0.158	0.143	0.158	0.146
7. 树 鹊							1.000	0.538	0.350	0.484	0.491	0.339	0.424
8. 松 鸦								1.000	0.330	0.518	0.562	0.357	0.409
9. 绿啄木鸟									1.000	0.168	0.347	0.209	0.258
10. 画 眉										1.000	0.462	0.280	0.321
11. 黑领噪鹛											1.000	0.390	0.519
12. 红嘴蓝鹊												1.000	0.240
13. 白脸山雀													1.000

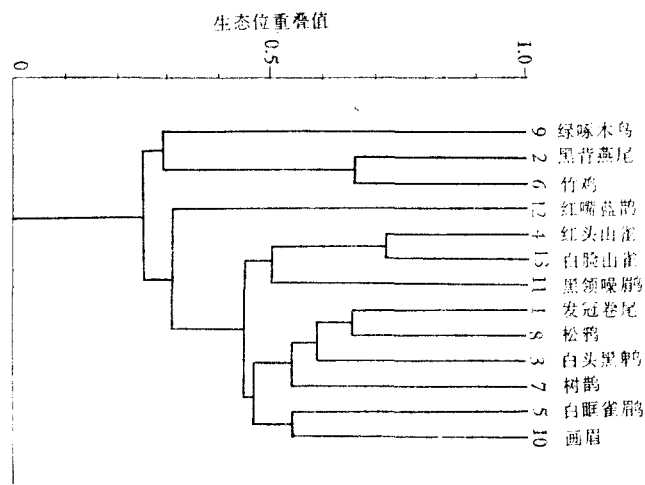


图 3 天童常绿阔叶林中鸟类群落树状图
Fig. 3 Dendrogram of ecological relations among 13 bird species of Tiantong evergreen broadleaf community

五、讨 论

1. 群落中的集群 (guilds) 类型

所谓集群是指一些利用相同资源的群体。从图中的分析可以看出，天童常绿阔叶林内的

鸟类群落是由 4 个集群及 2 个边缘种 (fringe species) 所组成:

1) 树冠食虫鸟集群 是一组林内分布广泛树冠生活的鸟类, 常栖息生活在林内高大树木上, 拾集和掠捕林内昆虫, 由发冠卷尾、白头黑鹇、树鹊和松鸦组成, 但其中树鹊松鸦亦食少量植物种子和果实。

2) 灌木食虫鸟集群: 由白眶雀鹛和画眉组成, 多分布在灌木的叶簇或下木层内较细的树枝上觅食活动, 觅食方式为拾集或翔捕。

3) 针阔混交林食虫鸟集群: 由红头山雀、白脸山雀和黑领噪鹛组成。主要分布在针阔混交幼林的树冠层并专一的在小于 1 厘米的树枝或叶簇上拾集翔捕昆虫。

4) 地面啄食鸟集群: 由竹鸡和黑背燕尾组成, 几乎专一的在地面水溪中啄食昆虫和草籽。

另外, 还有两个群落边缘种红嘴蓝鹇和绿啄木鸟, 它们在林中各个生态位维度上与其他种的分布上相差很大, 因而在聚类分析初始阶段便与其他种相分离而未能形成小派, 只能作为狭生态位者联接在集群的外侧。

由于本文只从鸟类的空间生态位角度分析, 因而集群的形成是由于鸟类在空间分布习性上的相似而造成的。鸟类之间在空间分布上的差异也间接反映了它们对栖地、营巢地和食物的要求是不同的, 这些差异是这些鸟类在林中长期竞争排除的结果, 并形成一相对稳定的繁殖期鸟类群落结构。

2. 从鸟类的空间分布来计算群落矩阵的意义

一般认为, 鸟类群落结构主要受植被结构、竞争情况和生产力三个因素的影响 (Cody, 1981)。但 Schoener (1974)、Pianka (1976) 认为, 群落中各种之间瓜分资源和减少种间竞争的机制, 对于塑造群落的结构可能起着更为深远的影响。Levins (1968) 曾将 Lotka-Volterra 竞争方程推广到有 n 个种共存的情况:

$$dx_i/dt = r_i x_i \left(1 - \frac{\sum_{j=1}^n a_{ij} x_j}{K_i} \right) \quad i = 1, 2, \dots, n$$

即在竞争者 j 存在的情况下, 种 i 的增长率。在平衡情况下, 括号中的一项应等于零。若写成矩阵方程的形式为:

$$\vec{K} = \vec{A} \cdot \vec{X}$$

此处 $\vec{K}$ 是环境负载量的矢量, $\vec{X}$ 是平衡密度的矢量, 而 $\vec{A}$ 是秩为 n 的竞争系数矩阵。但竞争系数 a_{ij} 很难直接估算, 因而常用生态位重叠值来间接估算 (Pico *et al*, 1965; Schoener, 1968; Orians and Horn, 1969; Pianka, 1969; Culver, 1970; Brown and Lieberman, 1973; May, 1975d, 转引自 May, 1976)。

为比较实际地反映鸟类在同一类群落中如何共同竞争利用环境资源的情况, 在用生态位重叠值估测竞争系数时往往从鸟类的觅食行为 (其中包括生境的选择、觅食区域的垂直分布、觅食方式、觅食基底等)、食性、喙长等方面收集参数。总之是围绕鸟类觅食活动这一中心环节展开对各个种的生态位进行比较研究, 并测定各个种之间的生态位重叠值。但在实际工作中, 对以上所有指标都进行测定分析仍是一项十分艰巨的任务, 而觅食行为这一指标则

具有很大的可塑性(相对食性指标、形态指标而言),可在不同的竞争体系(competition regime)中灵敏地反映出每个种的生态位移动(niche shift)状况。所以,近些年来有些学者仅用鸟类的空间分布(主要包括鸟类的垂直分布、生境选择、觅食基底等)为参数指标,进行鸟类群落学的研究(Rarr, 1971; Yeaton, 1974; Cody, 1983)。

附录: 天童常绿阔叶林中鸟类群落的种类名录:

发冠卷尾	<i>Dicrurus hottentottus</i>
白头黑鹇	<i>Hypsipetes madagascariensis</i>
红头山雀	<i>Aegithalos concinnus</i>
白眶雀鹛	<i>Alcippe morrisonia</i>
竹 鸡	<i>Bambusicola thoracica</i>
树 鹊	<i>Crypsirina formosae sinica</i>
松 鸦	<i>Garrulus glandarius</i>
绿啄木鸟	<i>Picus canus</i>
画 眉	<i>Garrulax canorus</i>
黑领噪鹛	<i>Garrulax pectoralis</i>
黑背燕尾	<i>Enicurus leschenaulti</i>
红嘴蓝鹊	<i>Cissa erythrorhyncha</i>
白脸山雀	<i>Parus major</i>

参 考 文 献

- 郑作新 1976 中国鸟类分布名录(第二版)。科学出版社。
- Cody, M.L. 1974. Competition and the structure of bird communities. Princeton, Princeton University Press.
- 1981 Habitat selection in birds: the roles of vegetation structure, competition, and productivity. *Bioscience* 31(2):107—113.
- 1983 Bird diversity and density in south african forests. *Oecologia* 59:201—215.
- Hutchinson, G.E. 1957 Concluding remark. Cold Spring Harbor Symp. *Quant. Biol.* 22:415—427.
- Levins, R. 1968 Evolution in changing environment: some theoretical explorations. Princeton University Press. PP. 14—20, 41—45, 50—55.
- May, R.M. (孙儒泳等译) 1976 理论生态学。科学出版社。
- Pianka, E.R. 1976 Natural selection of optimal reproductive tactics. *Am. zool.* 16:124—156.
- Pielou, E.C. 1975 Ecological diversity. New York, Wiley-Inter-science.
- Rarr, J.R. 1971 Structure of avian communities in selected panama and illinois habitats. *Ecol. monogr.* 41(3):208—232.
- Rosenberg, K.V. et al. 1982 Community organization of riparian breeding birds: response to an resource peak. *The Auk*. 99(2):260—274.
- Schoener, T.W. 1968 The anolia lizards of Bimini: resource partition in a complex fauna. *Ecology*. 49: 704—726.
- 1974 Resource partitioning in ecological communities. *Science*. 185:27—39.
- Yeaton, R.I. 1974 An ecological analysis of chaparral and pine forest bird communities on Santa Cruz island and mainland california. *Ecology*. 55:959—973.

THE NICHE ANALYSIS OF BIRD COMMUNITY IN EVERGREEN BROAD-LEAF FOREST IN Tiantong MOUNTAIN, ZHEJIANG PROVINCE

Gao Ying

(Institute of Biological Technology, Shanghai Jiao Tong University)

Qian Guozhen

(Department of Biology, East China Normal University)

During the nesting seasons in 1983 and 1984, the author had examined the breeding bird community of evergreen broad-leaf forest in Mt. Tiantong, Zhejiang Province. The transect count was used and the total of 1,285 bird detections of 13 species were used in this analysis.

Field data on habitat utilization for each species (both vertical and horizontal species distributions, the diameters of branches which the bird perched on) were obtained and the distribution differences for each species on three niche dimensions were estimated with above figures and the table respectively. The community matrix and dendrogram were also made by Cody (1974) methods in table 2. and fig.3. In this paper, the author described the characteristics of each guilds of birds and discussed the significance of community matrix and dendrogram.