

DOI: 10.5846/stxb201312132949

李东来, 魏宏伟, 孙兴海, 张正旺. 震旦鸦雀在镶嵌型芦苇收割生境中的巢址选择. 生态学报, 2015, 35(15): 5009-5017.

Li D L, Wei H W, Sun X H, Zhang Z W. Nest-site selection of reed parrotbills in the mosaic reed harvesting habitats. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(15): 5009-5017.

震旦鸦雀在镶嵌型芦苇收割生境中的巢址选择

李东来^{1,2}, 魏宏伟¹, 孙兴海¹, 张正旺^{2,*}

1 辽宁大学, 生命科学院, 沈阳 110036

2 北京师范大学生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 生命科学学院, 北京 100875

摘要:大规模的芦苇收割会对在该生境中繁殖的鸟类产生严重影响。为降低芦苇收割对鸟类繁殖的负面影响,许多地区的湿地管理者逐渐采用了镶嵌型的芦苇收割方式。但是,这种新的芦苇管理方式对鸟类繁殖期生境选择的作用机理尚不清楚。震旦鸦雀是一种主要分布在我国东部、完全依赖芦苇生境而生存的珍稀鸟类,已被 IUCN 定为全球性近危物种。大规模的芦苇收割导致其适宜生境丧失,被认为是该物种面临的一个主要威胁。选择山东黄河三角洲国家级自然保护区为研究地区,采用 AIC 信息准则法,从巢址微生境、巢域斑块和全模型 3 个水平上对可能影响震旦鸦雀巢址选择的生境因子进行了逻辑斯蒂回归分析,并重点探讨芦苇镶嵌收割对其巢址选择的影响以及不同水平的相互效应。结果发现,震旦鸦雀的巢址选择受巢址微生境和巢域斑块尺度双重水平的影响,但巢址微生境因子的影响要大于巢域斑块因子。在巢址微生境水平上,影响震旦鸦雀巢址选择的因素有:1.5—2.5 m 旧芦苇的密度、2.5 m 以上新芦苇的密度、香蒲密度和巢的可见度;在巢域斑块水平上,影响因素包括芦苇生境类型、旧芦苇斑块面积的比例和植被盖度;在综合模型中,影响因素有 1.5—2.5 m 旧芦苇的密度、2.5 m 以上新芦苇的密度、香蒲密度、巢的可见度和植被盖度。综上,震旦鸦雀倾向于在植被盖度较高、具有一定比例(18.3%)旧芦苇面积、1.5—2.5 m 旧芦苇密度较高、可见度较低的生境斑块中筑巢。研究中,78.7% ($n=141$) 的震旦鸦雀将巢筑在新旧芦苇混合的微生境中,其中 36.9% 的巢址附近旧芦苇的比例在一半以上;53.2% ($n=111$) 的巢筑于新、旧两种芦苇茎秆之上,22.3% 的巢的支撑芦苇中旧芦苇所占比例在一半以上。研究结果表明,旧芦苇在震旦鸦雀巢址选择和筑巢过程中发挥了重要作用。由于大范围的芦苇收割在微生境水平上可降低 1.5—2.5 m 旧芦苇的密度,在巢域斑块尺度上可降低旧芦苇斑块面积的比例,因此建议,在震旦鸦雀的繁殖地,未来的芦苇收割应采用镶嵌收割的形式,并至少应保留面积在 20% 以上的结构较好的旧芦苇斑块,以供震旦鸦雀选择巢址和繁衍后代。

关键词:震旦鸦雀;巢址选择;微生境;芦苇收割;黄河三角洲

Nest-site selection of reed parrotbills in the mosaic reed harvesting habitats

LI Donglai^{1,2}, WEI Hongwei¹, SUN Xinghai¹, ZHANG Zhengwang^{2,*}

1 College of Life Sciences, Liaoning University, Shenyang 110036, China

2 Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Sciences and Ecological Engineering; College of Life Sciences, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

Abstract: The impact of an ongoing loss and fragmentation of reedbeds on reed-inhabiting passerine birds has received much attention in recent years. In addition, global commercial reed harvesting is another important anthropogenic factor threatening the existence of passerine birds. According to previous studies, large-scale winter reed cutting has greatly reduced the number of reed-inhabiting passerine birds across the world. Thus, a new reed harvesting method called ‘mosaic reed cutting’ has been introduced in many natural reserves to reduce the impact that reed harvesting has on the reed-

基金项目:国家青年科学基金项目(31301888);国家重点基础研究发展计划(2006CB403305);辽宁大学青年基金项目(2012LDQN11)

收稿日期:2013-12-13; **网络出版日期:**2014-09-25

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zzw@bnu.edu.cn

inhabiting birds. However, the precise impact of the mosaic reed cutting on the habitat use by passerine birds, especially the nest-site selection, has not been well studied. Reed parrotbill (*Paradoxornis heudei*) is an endemic reedbed-inhabiting bird that is native to East China, and it is currently listed as “near threatened” mainly because of the loss of the wintering and breeding habitats due to the ongoing over-harvesting. In this study, we chose the Yellow River Delta Nature Reserve as a study site to assess the effect of mosaic reed cutting on the nest-site selection and habitat use by reed parrotbills. As habitats can be destroyed by reed harvesting on different spatial scales, we measured 17 variables to determine the nest-site selection of reed parrotbills in the microhabitat (eight variables), territorial patch (nine variables), and full model scales. In total, 141 nests were found and the nest-site characteristics of all the nests were measured during 2008 and 2011—2012. One unused control plot was randomly chosen for each nest and the corresponding habitat variables were also measured. We investigated the nest-site selection of reed parrotbills using binomial logistic regression that was based on two different levels, microhabitat nest-site and nesting patch. The relevant factors for each level were selected based on the Akaike’s Information Criterion. The results showed that the nest-site selection of reed parrotbills depended largely on the scales of both microhabitat and nesting patch. However, microhabitat appeared to exert a stronger impact than the nesting patch. In the microhabitat, the nest-site selection positively correlated to the density of dry reed with stems 1.5—2.5 m high, but it was negatively affected by the density of green reed with stems over 2.5 m high, the density of cattail (*Typha orientalis*), and the visibility of the nest. In nesting patch, the nest-site selection was positively associated with the percentage of dry reed-patch area and vegetation cover, as well as the reed habitat type. However, by combining the two levels, the ultimate factors included all of the above, except for the percentage of dry reed-patch area and reed habitat type. Therefore, reed parrotbills preferred to nest on higher-density dry reed with stems 1.5—2.5 m high, in the microhabitat with lower nest visibility, higher percentage of dry reed-patch area, and habitats with higher vegetation coverage of nesting patch. Thus, 78.7% ($n = 141$) of birds built their nests in mixed habitats that included both dry and green reed stems and the percentage of dry reeds exceeded 50% in 36.9% of the nests; 53.2% ($n = 111$) of birds built their nests on substrates formed by both dry and green reeds, and the percentage of dry reeds in these substrates exceeded 50% in 22.3% of the nests. Thus, we concluded that the dry reed left during the mosaic reed harvesting is critical to the nest-site selection and nesting of reed parrotbills, in which both the density of dry reed stems in the microhabitat and the percentage of dry reed-patch area in nesting patch can be significantly reduced by extensive reed harvesting. We further recommended that future reed management should ensure that the reedbed retains at least 20% of dry reed to provide a sustainable nesting habitat for reed parrotbills.

Key Words: reed parrotbill; nest-site selection; microhabitat; reed harvesting; Yellow River Delta

随着人类活动的加剧,生境的丧失和破碎化已成为导致物种濒危的主要因素之一。适宜生境的丧失和破碎化所产生的负面影响在鸟类的繁殖阶段尤为明显,并特别体现在栖息地和巢址的选择过程中^[1-2]。鸟类的巢址选择被认为是其繁殖阶段最重要的适应性对策,也是影响其繁殖成效的一个关键因素^[3-4]。在破碎化的生境中,鸟类的巢址选择不仅受巢址微生境的影响,也受巢域斑块尺度上植被结构或距离因素的影响^[5]。作为我国东部沿海地区一种重要的湿地类型,芦苇(*Phragmites australis*)湿地是许多鸟类赖以生存和繁殖后代的生境,具有重要的保护价值^[6-7]。然而,随着不断加剧的湿地围垦和开发,天然芦苇湿地急剧退化和消失^[8]。与此同时,冬季大规模的芦苇收割改变了芦苇湿地的生存环境,不仅使一些越冬鸟类的栖息条件变差,而且也对翌年春季夏季依赖旧芦苇生境进行觅食和筑巢的繁殖鸟类产生严重影响^[9-11]。例如,有研究认为大规模的芦苇收割显著降低了某些繁殖鸟类(如芦莺 *Acrocephalus scirpaceus*、蒲苇莺 *A. schoenobaenus*)的繁殖密度和繁殖成功率^[12]。为了协调芦苇收割在鸟类保护和芦苇资源利用之间的矛盾,一种新的芦苇收割方式,即镶嵌型的芦苇收割(mosaic reed cutting, 即间断着收割一部分,保留一部分)在国外逐渐被采用^[10]。然

而,这种新的芦苇收割方式在我国尚未大范围采用,有关其在鸟类保护中的作用特别是对繁殖鸟类栖息地利用和巢址选择的影响机理尚不清楚。

震旦鸭雀(*Paradoxornis heudei*)是一种高度依赖芦苇湿地生存的雀形目鸟类,其生活史的各个阶段(包含筑巢、孵卵、育雏和越冬等)均在芦苇中完成^[13-14]。震旦鸭雀主要分布在我国东部沿海地区的芦苇湿地,是世界著名的特有珍稀鸟类之一^[15]。然而,近30年来由于大面积的滨海芦苇湿地不断被围垦,震旦鸭雀的种群数量呈急剧下降趋势^[14]。目前,该物种已被IUCN定为全球性近危物种^[16]。研究发现,冬季过度的芦苇收割也是该物种面临的主要威胁之一^[16-17]。已有研究报道,芦苇收割对震旦鸭雀的冬季觅食活动和食物供给具有显著影响^[9]。在上海崇明东滩对芦苇完全收割和未收割的两个样区内震旦鸭雀的繁殖密度比较发现,收割样区内震旦鸭雀的繁殖密度明显低于未收割样区^[18]。这说明在巢址选择过程中震旦鸭雀对未收割的芦苇生境具有明显的选择偏好。然而,关于震旦鸭雀在镶嵌型芦苇收割生境中的巢址选择和利用模式尚有待进一步研究。

拟分别从巢址微生境、巢域斑块和综合3个水平上探讨震旦鸭雀在镶嵌型芦苇收割生境中的巢址选择及其对这种特殊生境类型的适应性。可以预期:巢址微生境中旧芦苇的密度和巢域斑块中旧芦苇面积的比例在震旦鸭雀的巢址选择中将发挥重要作用,并且影响震旦鸭雀巢址选择的各个因素可能存在不同水平的协同作用。针对相应的影响因子,本研究在检验上述预测的基础上,将进一步探讨震旦鸭雀对这种新旧芦苇镶嵌分布的繁殖生境的响应,此外还将从生物多样性保护的角度对未来芦苇湿地的管理工作提出建议。

1 研究地区与研究方法

1.1 自然概况

黄河三角洲国家级自然保护区(N 37°35'—38°12', E 118°33'—119°20')位于山东省东营市黄河入海口处,是黄河携带泥沙淤积形成的新生河口湿地,面积约为150,000 hm²。该地区属暖温带季风型大陆性气候,全年平均气温12.3℃,无霜期为210 d,年均降水量551.6 mm。该地区湿地类型丰富,有大面积的芦苇湿地,是众多湿地鸟类的重要栖息地。自1997年在该地区发现震旦鸭雀以来^[19],该地区已成为这种珍稀鸟类的重要分布区之一。

黄河三角洲的芦苇湿地主要有两种生境类型(Habitat type: HT),分别为:(1)河口滩涂芦苇湿地,位于保护区入海口附近的滩涂区,该地区咸淡水交汇,芦苇生长旺盛,植株较稀疏、粗壮;(2)内陆淡水芦苇沼泽湿地,为生境恢复后形成的大面积芦苇沼泽湿地,芦苇生长茂密,常伴有香蒲(*Typha orientalis*)混生。两种生境均有震旦鸭雀繁殖,保护区内每年冬季都进行一定规模的芦苇收割,然而,由于地势特征或柢柳灌丛的镶嵌分布,使得区内的芦苇收割不是十分彻底(收割比例约70%—90%)。收割后镶嵌分布的新旧芦苇斑块有可能成为震旦鸭雀重要的营巢生境,为研究镶嵌型芦苇收割方式对震旦鸭雀巢址选择的影响提供了绝佳机会。

1.2 野外工作

2008年和2011—2012年的4—7月,在两种芦苇湿地生境中进行系统的巢址搜索。震旦鸭雀常把巢上方及周围的芦苇撕裂或咬断,交叉覆盖在巢上方,形成一片枯黄区域^[14]。根据此特征以及繁殖初期的领域鸣唱等行为线索来确定震旦鸭雀巢址的位置。发现巢后进行GPS定位,并在距巢大约10 m的芦苇边界处进行标记。为尽量减少对其繁殖活动的干扰,巢址和对照区生境因子的测量在繁殖结束后进行^[3,20],具体方法参照Moskát和Honza^[20]。

1.3 生境参数测量

测量两个水平上的巢址生境参数:(1)巢址微生境水平,是指巢所在位置的微尺度生境因子特征,包括巢所在0.5 m×0.5 m样方内新、旧芦苇的密度(0.5—1.5 m新芦苇密度:GR1;1.5—2.5 m旧芦苇密度:GR2;2.5 m旧芦苇密度:GR3;0.5—1.5 m旧芦苇密度:DR1;1.5—2.5 m旧芦苇密度:DR2;2.5 m以上旧芦苇密度:DR3)、香蒲密度(Density of *Typha orientalis*, DT)、巢高(NH)、巢下水深(WD)和巢可见度(V)。巢的可见度

是由观察者从距巢 3 m 外的 4 个不同方向(东、南、西、北)观察巢的可见程度,从可见度最差到最好分为 5 个等级^[20](表 1);(2)巢域斑块水平,是指巢所在领域斑块(以巢为中心,半径为 10 m 的圆形区域内)的植被高度(VH)、植被盖度(VC)、旧芦苇斑块比例(PDR)和水面比例(WC)以及距离水边界(DW)、开阔水面(DOW)、芦苇边界(DRE)、道路(DRO)和潜在栖枝的距离(DP,表 1)。该水平可以较好地反映震旦鸦雀繁殖期领域范围内(20—30 m)的栖息地质量。对照区为随机选择距离巢址约 30 m 外的一个芦苇样区。在样区内随机抛掷一个线球,以线球的落点为巢址对照样区位置,进行微生境因子测定。如果落点周围 10 m 之内有其他巢区,则另选一个对照样区进行测量。在可见度测量过程中,在距离地面约 0.5 m 处悬挂一个假巢,进行目测。其他测量方法同巢址生境。

所有统计分析在 R 2.15.1 中完成,采用双尾型检验,数据表示为 Mean±SD,显著性水平设置为 0.05。

表 1 震旦鸦雀巢址生境因子的类型及描述

Table 1 Description of habitat variables studied in nest site of the reed parrotbills

| 尺度 Scale | 生境因子 Habitat variables | 定义 Definition |
|---|------------------------|--|
| 巢址微生境水平 Microhabitat nest-site scale | 巢高 NH | 巢距离地面或水面的高度(m) |
| | 水深 WD | 巢正下方水的深度(m) |
| | 0.5—1.5 m 旧芦苇密度 DR1 | 0.5 m×0.5 m 样方,0.5—1.5 m 高度旧芦苇的株数 |
| | 1.5—2.5 m 旧芦苇密度 DR2 | 0.5 m×0.5 m 样方,1.5—2.5 m 高度旧芦苇的株数 |
| | 2.5 m 以上旧芦苇密度 DR3 | 0.5 m×0.5 m 样方,2.5 m 高度以上旧芦苇的株数 |
| | 0.5—1.5 m 新芦苇密度 GR1 | 0.5 m×0.5 m 样方,0.5—1.5 m 高度新芦苇的株数 |
| | 1.5—2.5 m 新芦苇密度 GR2 | 0.5 m×0.5 m 样方,1.5—2.5 m 高度新芦苇的株数 |
| | 2.5 m 以上新芦苇密度 GR3 | 0.5 m×0.5 m 样方,2.5 m 高度以上新芦苇的株数 |
| | 香蒲密度 DT | 0.5 m×0.5 m 样方,0.5 m 上香蒲叶片的数量 |
| | 可见度 V | (1)在 3 m 内从四个方向均看不到巢;(2)从 3 m 内至少有一个方向可以看到巢;(3)从 3 m 外至少有一个方向可以看到巢,3 m 范围内很容易看到巢;(4)从 3 m 外相对很容易看到巢,并且从更远处至少有一个方向可以看到巢;(5)从 3 m 外很容易看到巢,从更远处可以从多个方向看到巢 |
| 巢域斑块水平 Territorial patch scale | 植被高度 VH* | 半径为 10 m 的芦苇斑块中植被的平均高度(m) |
| | 植被盖度 VC* | 半径为 10 m 的芦苇斑块中植被的盖度(%) |
| | 水面比例 WC | 半径为 10 m 的芦苇斑块中水面的比率(%) |
| | 旧芦苇斑块比例 PDR | 半径为 10 m 的芦苇斑块中具有旧芦苇斑块的面积比例(%) |
| | 距水距离 DW | 巢址距最近水面边界之间的距离(m) |
| | 距开阔水面距离 DOW | 巢址距最近开阔水面的距离(m) |
| | 距芦苇边界距离 DRE | 巢址距最近芦苇边界之间的距离(m) |
| | 距道路距离 DRO | 巢址距最近道路之间的距离(m) |
| 距栖枝距离 DP | 巢址距最近猛禽的栖枝之间的距离(m) | |

* 植被高度和盖度主要为芦苇,也包括芦苇生境中的怪柳和香蒲

1.4 数据统计

使用 Shapiro-Wilk 检验对原始数据或平方根转化值进行正态性检验,结果均不符合正态性,因此,使用 Mann-Whitney U 检验对巢址和对照样方生境因子进行组间比较。使用 Spearman Correlation 对各变量之间的等级相关性进行分析,筛选相关系数大于 0.6 的因子进入后续回归模型。为了减少不同量纲数据对模型估计的影响,对各备选解释变量进行标准化处理,转化为以 0 为均值,标准差为 1 的数组。

以巢址样方(1)和对照样方(0)为因变量,以标准化的各备选巢址因子为解释变量,使用二项分布的逻辑斯蒂回归(Binomial Logistic Regression)分析影响震旦鸦雀巢址选择的关键因子。模型构建中分别以巢址微生境因子、巢域斑块因子和全模型 3 个水平进行。采用 Akaike's Information Criterion (AIC) 进行模型筛选,分别计算各个模型的 AIC 值、AIC_c(小样本下的校正 AIC 值)、ΔAIC_c(每个候选模型的 AIC_c 和最小 AIC_c 的差值)

和 Akaike Weights (w_i , 成为备选模型中最好模型的概率), 并根据三者对模型进行排序, 选取 $\Delta AICc \leq 2$ 为模型筛选标准, 同时逐一对模型进行最大似然比卡方检验以判断其拟合优度^[21]。

2 研究结果

本研究共记录到 141 个震旦鸦雀巢, 分别为 2008 年 92 个, 2011 年 27 个和 2012 年 22 个。其中, 滩涂芦苇生境 40 个, 淡水芦苇生境 101 个。震旦鸦雀繁殖期为 5—7 月, 繁殖高峰在 6 月中上旬。主要筑巢在新旧芦苇混合生境 (78.7%, $n=141$), 筑巢于新、旧两种芦苇茎秆之上 (53.2%, $n=111$), 其中, 22.3% 的巢的支撑芦苇中旧芦苇比例在一半以上, 每巢旧芦苇的平均株数为 (2.0 ± 1.0) 株 (1—5, $n=53$)。震旦鸦雀对支撑芦苇中旧芦苇的需求具有一定的时间变化, 在繁殖前中期, 其比例较大, 随后逐渐下降 (图 1)。但震旦鸦雀的巢高 (0.65 ± 0.17) m ($n=83$) 具有随筑巢日期的延迟而明显升高的趋势 (图 1)。相比两种生境, 淡水芦苇生境中震旦鸦雀的巢高 ($Z=-2.5, P=0.012$) 与支撑芦苇中旧芦苇的比例 ($Z=-2.0, P=0.049$) 均显著大于滩涂芦苇生境。

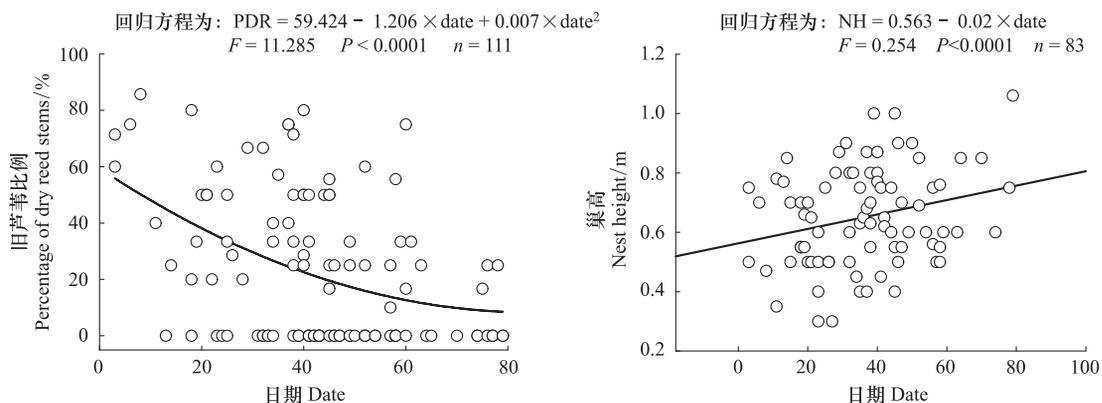


图 1 震旦鸦雀筑巢芦苇中旧芦苇的比例和巢高随繁殖日期的变化 (Day 0 为 4 月 25 日)

Fig.1 Change in the percentage of dry reed stems used as nest substrate and the nest height of reed parrotbills following the breeding season (Day 0 as 25th April)

2.1 巢址微生境水平

由于巢址和对照样方在 DR1 (Kruskal Wallis Test: $\chi^2 = 17.37, df=2, P<0.0001$)、GR3 ($\chi^2 = 11.28, df=2, P=0.004$)、V ($\chi^2 = 11.62, df=2, P=0.003$)、VH ($\chi^2 = 34.68, df=2, P<0.0001$) 和 WC ($\chi^2 = 92.14, df=2, P<0.0001$) 因子间存在显著性的年际 (YR) 差异, 在 DR1 (Mann-Whitney U: $Z=-2.7, P=0.007$)、GR2 ($Z=-5.295, P<0.0001$)、GR3 ($Z=-5.569, P<0.0001$)、DT ($Z=-4.788, P<0.0001$)、V ($Z=-3.619, P<0.0001$)、VH ($Z=-7.000, P<0.0001$) 和 VC ($Z=-4.605, P<0.0001$) 间存在显著的生境类型 (HT) 间差异, 因此在模型构建中均考虑到年际和生境类型两个因素的影响。

在 9 个备选因子中, 有 6 个因子在巢址生境与对照样方之间存在显著性差异 (表 2)。其中, DR1 与 DR2 存在极显著的正相关关系 ($r=0.709, P<0.001$), 由于 DR2 的方差较大, 因此保留进入模型构建。同时加入 YR 和 HT 两个因素, 共计 7 个因子构建 64 个全候选模型。依据 $\Delta AICc \leq 2$ 的标准, 共 3 个模型进入最优模型子集 (表 3), 其中, DR2、GR3 和 V 3 个因子同时出现在 3 个模型, GR2 和 DT 分别出现在两个不同的模型。根据 w_i 值排序, 模型 1 的解释度最好, 预测率为 81.5%。震旦鸦雀对 DR2、GR3、DT 和 V 巢址微生境因子具有明显的选择, 其倾向于在 1.5—2.5 m 高度旧芦苇密度较高, 2.5 m 高度以上新芦苇密度、香蒲密度和巢可见度较低的芦苇生境中筑巢 (图 2)。实际上, 震旦鸦雀 78.7% 巢的巢址微生境由新旧芦苇组成, 其中, 36.9% 巢的巢址微生境中旧芦苇的比例在一半以上。

表 2 震旦鸦雀巢址 ($n=141$) 与对照样方 ($n=141$) 生境因子比较Table 2 Comparison of the differences in habitat variables between the reed parrotbills nest-sites ($n=141$) and control plots ($n=141$)

| 变量 Variables | 巢址 Nest sites | 对照样方 Control plots | U | Z | P |
|---------------------|------------------|-----------------------|---------|--------|-------|
| 0.5 m 旧芦苇密度 DR1 | 8.55±8.80 | 3.99±4.15 | 9841.50 | -3.454 | 0.001 |
| 1.5—2.5 m 旧芦苇密度 DR2 | 8.84±7.75 | 3.38±3.66 | 6002.00 | -5.774 | 0.000 |
| 2.5 m 旧芦苇密度 DR3 | 0.89±1.81 | 0.53±1.33 | 9727 | -0.378 | 0.705 |
| 0.5 m 新芦苇密度 GR1 | 11.09±6.68 | 11.30±6.29 | 9841.5 | -0.145 | 0.885 |
| 1.5—2.5 m 新芦苇密度 GR2 | 14.66±9.37 | 10.70±6.64 | 7525.00 | -3.529 | 0.000 |
| 2.5 m 新芦苇密度 GR3 | 0.99±2.97 | 1.62±2.96 | 7534.50 | -4.123 | 0.000 |
| 香蒲密度 DT | 0.29±1.17 | 0.85±2.21 | 7890.00 | -4.361 | 0.000 |
| 水深 WD | 0.16±0.15 | 0.14±0.13 | 9601.50 | 0.497 | 0.619 |
| 可见度 V | 2.92±1.37 | 3.86±0.91 | 6062.50 | -5.704 | 0.000 |
| 植被高度 VH | 1.88±0.35 | 1.72±0.38 | 7062.50 | -4.214 | 0.000 |
| 植被盖度 VC | 23.10±29.82 | 14.22±18.33 | 7408.50 | -3.710 | 0.000 |
| 水面比例 WC | 33.43±44.77 | 31.49±41.29 | 8920 | -1.540 | 0.123 |
| 旧芦苇斑块比例 PDR | 18.28±14.23 | 7.90±7.10 | 6022.00 | -5.739 | 0.000 |
| 距水面距离 DW | 7.17±17.60 | 4.69±14.47 | 9123.5 | -1.195 | 0.232 |
| 距开阔水面距离 DOW | 6.78±10.22 | 9.70±19.11 | 9497.5 | -0.648 | 0.517 |
| 距芦苇边界的距离 DRE | 3.88±3.04 | 3.78±3.27 | 9802.5 | -0.202 | 0.840 |
| 距道路的距离 DRO | 31.85±54.15 | 22.60±34.28 | 8849.00 | -1.596 | 0.110 |
| 距栖枝的距离 DP | 77.52±101.71 | 80.34±181.80 | 8573.00 | -1.995 | 0.046 |

DR1: density of dry reed stems at 0.5—1.5 m; DR2: density of dry reed stems at 1.5—2.5 m; DR3: density of dry reed stems at 2.5 m; GR1: density of green reed stems at 0.5—1.5 m; GR2: density of green reed stems at 1.5—2.5 m; GR3: density of green reed stems at 2.5 m; DT: density of *Typha orientalis*; V: visibility; VH: vegetation height; VC: vegetation cover; WC: water cover; PDR: percentage of dry reed patch; DW: distance to water; DOW: distance to open water; DRE: distance to reed edge; DRO: distance to road; DP: distance to perch

表 3 影响震旦鸦雀巢址选择的模型选择及检验

Table 3 Models for predicting nest-site selection by reed parrotbills

| 模型类型 Model types | 编号 ID | 方程 Equation | 参数 k | AIC 值 AIC value | 校正 AIC 值 AICc value | 校正 AIC 值差值 $\Delta AICc$ value | AIC 权重 w_i , weight | 拟合优度检验 Likelihood ratio χ^2 test | |
|-----------------------|----------|-----------------------------------|-----------|--------------------|------------------------|-----------------------------------|--------------------------|--|-------------|
| | | | | | | | | 卡方值 χ^2 χ^2 value | P |
| 巢址微生境 Microhabitat | 1 | $Y=DR2 + GR3 + DT + V$ | 5 | 292.15 | 292.37 | 0.00 | 0.44 | 108.79 | $p < 0.001$ |
| nest-site | 2 | $Y=DR2 + GR2 + GR3 + DT + V$ | 6 | 292.48 | 292.79 | 0.42 | 0.36 | 110.45 | $p < 0.001$ |
| | 3 | $Y=DR2 + GR3 + V$ | 4 | 293.91 | 294.05 | 1.69 | 0.19 | 105.03 | $p < 0.001$ |
| 巢域斑块 Territorial | 4 | $Y=DR2 + V$ | 3 | 301.01 | 301.10 | 8.73 | 0.01 | 95.93 | $p < 0.001$ |
| | 1 | $Y=HT + VC + PDR$ | 4 | 332.79 | 332.93 | 0.00 | 0.41 | 66.141 | $p < 0.001$ |
| patch | 2 | $Y=HT + VC + WC + PDR$ | 5 | 333.33 | 333.55 | 0.61 | 0.30 | 63.543 | $p < 0.001$ |
| | 3 | $Y=VC + PDR$ | 3 | 335.12 | 335.21 | 2.27 | 0.13 | 61.819 | $p < 0.001$ |
| 全模型 Full model | 1 | $Y=DR2 + GR3 + DT + V + VC$ | 6 | 282.99 | 283.30 | 0.00 | 0.34 | 119.95 | $p < 0.001$ |
| | 2 | $Y=DR2 + GR3 + DT + V + VC + PDR$ | 7 | 283.36 | 283.77 | 0.47 | 0.27 | 121.57 | $p < 0.001$ |
| | 3 | $Y=DR2 + GR3 + V + VC$ | 5 | 284.06 | 284.28 | 0.98 | 0.21 | 116.87 | $p < 0.001$ |

模型依据 Akaike's Information Criterion (AICc) 进行筛选, 并使用卡方拟合优度进行检验

2.2 巢域斑块水平

依据上述方法, 在 9 个巢域斑块因子中, 共 5 个因子 (VH、VC、WC、DP、PDR) 满足模型筛选的要求 (all $r \leq 0.385$; 表 2)。同时考虑 YR 和 HT 两个因素, 共有 7 个因子构建 64 个全候选模型, 其中, 两个模型符合 $\Delta AICc \leq 2$ 标准 (表 3)。根据 w_i 值排序, 模型 1 的解释度最好, 预测率为 75.5%, HT、VC 和 PDR 对震旦鸦雀的巢址选择影响最大。HT 对震旦鸦雀的影响主要表现在滩涂芦苇生境中巢的密度 (88.9 个/ km^2) 明显高于淡

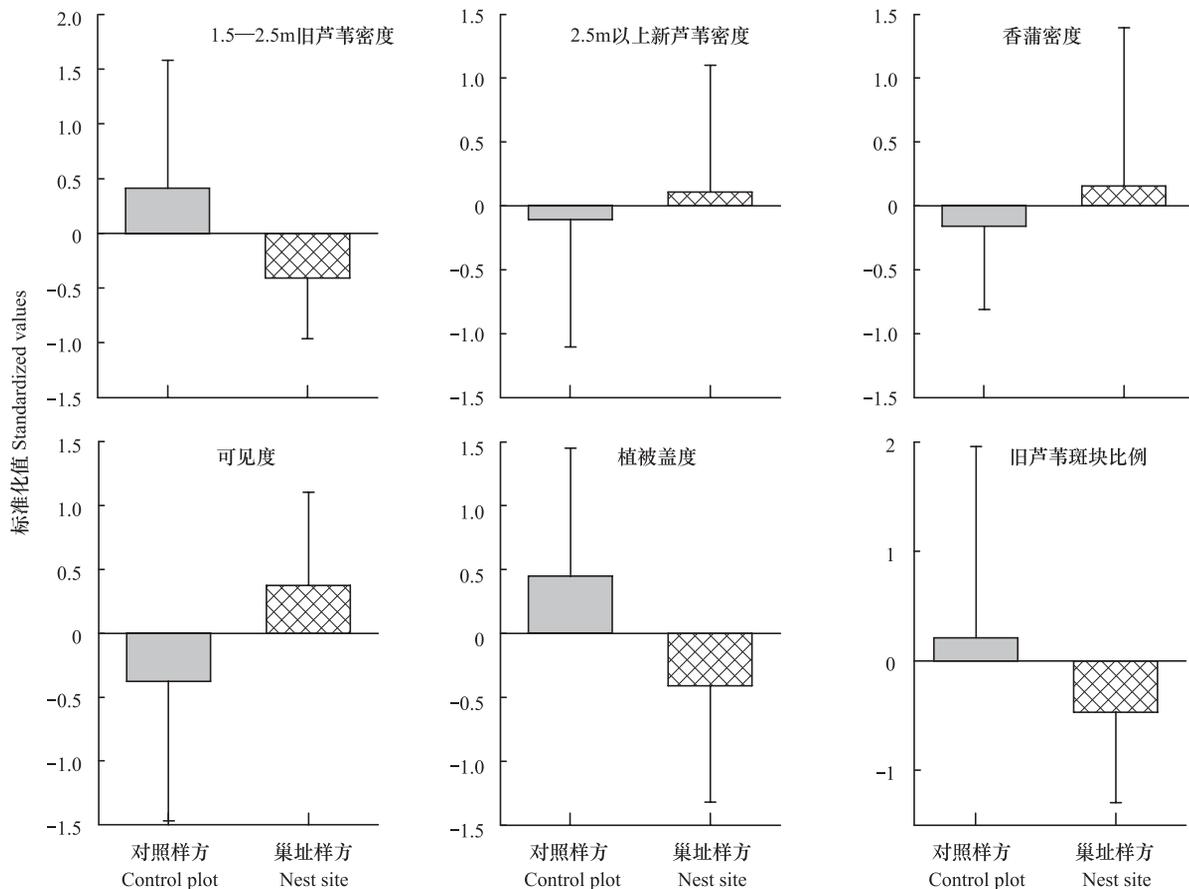


图2 震旦鸦雀巢址样方与对照样方具有明显差异的巢址特征比较

Fig.2 Comparisons of some habitat characteristics that show significant differences between nest and control plots

水芦苇 (38.0 个/ km^2 ; Chi-square: $\chi^2 = 7.88$, $df = 1$, $P = 0.005$)。另外,在巢域斑块上,震旦鸦雀偏好植被盖度 ($(23.10 \pm 29.82)\%$) 和旧芦苇面积比例 ($(18.28 \pm 14.23)\%$) 较高的生境斑块(图2)。因此,在冬季芦苇的镶嵌型收割过程,保留20%以上面积的旧芦苇斑块可以更好地为震旦鸦雀的繁殖提供筑巢生境。

2.3 双水平综合模型

综合巢址微生境和巢域斑块两个水平的11个因子和两个分组变量(YR和HT),共13个因子构建378个全候选模型,其中,3个模型符合 $\Delta AICc \leq 2$ 标准进入最优模型子集(表3)。其中,模型1的 w_i 值最高,预测率为89.6%。震旦鸦雀的巢址选择主要是受DR2、GR3、DT、V和VC等多重因素的影响,但旧芦苇斑块面积的比例(PDR)在综合模型中的效应较小。

3 讨论

鸟类的巢址选择与巢捕食风险及繁殖成效等适合度因素密切相关^[4]。越来越多的研究认为,鸟类的巢址选择反映在不同的空间水平上,其中,在微生境水平上主要与筑巢条件、隐蔽度及微气候环境等有关^[3];在大尺度上主要与栖息地的植被状况、适宜性、食物丰富度及被捕食风险大小等有关^[1,21]。随着栖息地的日趋破碎化,鸟类的巢址选择受生境斑块水平因素的影响越来越大,有时甚至会高于巢址微生境水平的效应^[2],因为在破碎化的景观格局中,适宜的大尺度巢域斑块要远比一个微尺度的筑巢生境更为稀缺^[5]。本研究结果表明,震旦鸦雀的巢址选择受巢址微生境和巢域斑块水平双重因子的影响,但巢址微生境的影响程度高于斑块水平,这可能与震旦鸦雀的筑巢特点有关。震旦鸦雀通常筑巢于芦苇之上,巢址微生境的芦苇组成和结构对营巢环境、营巢成功率影响较大^[13]。有研究认为恶劣的气候条件引起的巢倾覆是导致震旦鸦雀繁殖失败

的一个重要原因,而巢倾覆与芦苇的密度或直径密切相关^[22]。巢址斑块水平的影响在综合模型中得到较好体现,使模型的预测率提高近 10%。这说明巢域水平上的各因素在震旦鸦雀巢址选择中也具有重要影响。

芦苇收割对苇丛鸟类的影响已备受关注^[8, 11]。过度的收割不仅会破坏鸟类的越冬栖息地,降低食物供给^[9, 23],也会对芦苇繁殖鸟类的繁殖活动和巢址选择造成影响^[10-12, 18]。有研究认为,芦苇收割可推迟鸟类特别是留鸟的繁殖时间^[11-12];甚至有研究认为某些鸟类无法在收割后的芦苇地中筑巢,如芦鹀(*Emberiza schoeniclus*) 仅在未收割的芦苇斑块内筑巢^[24]。芦苇收割的直接后果是导致旧芦苇比例的下降或完全消失。尽管镶嵌型芦苇收割逐渐被采用,但在实际的芦苇收割过程中,高大的芦苇斑块通常被优先收割,剩下的多为稀疏矮小的芦苇。这些稀疏的芦苇通常无法完全满足鸟类的筑巢需要^[8]。本研究发现,在微生境水平上 1.5—2.5 m 高度旧芦苇的密度对震旦鸦雀的巢址选择的影响较大,巢址样方的密度显著高于对对照样方,这反映了震旦鸦雀对高大旧芦苇的筑巢需求。特别是在繁殖早期,震旦鸦雀对旧芦苇的依赖程度更高。Boulord 等在崇明东滩的研究发现,在芦苇完全收割区域内震旦鸦雀巢的密度明显低于未收割区域^[18]。本研究发现,震旦鸦雀可以在芦苇收割后形成的新旧芦苇斑块中筑巢,但对斑块中 1.5—2.5 m 高度旧芦苇密度具有较高的依赖性,其倾向于在 1.5—2.5 m 高度旧芦苇密度较高的生境内筑巢。同时,在巢域斑块水平上,震旦鸦雀对巢址区域内旧芦苇斑块面积的比例也具有正选择性,其比例是对照样方的两倍以上。因此,在芦苇收割中,保留 20% 以上具有较高密度的高大旧芦苇斑块面积是为震旦鸦雀提供较好筑巢生境的必需条件。旧芦苇比例在巢址选择中的重要作用还可能与震旦鸦雀繁殖期的食物资源有关^[9, 13]。早期的研究发现,这种鸟类主要以芦苇叶鞘内的介壳虫和鳞翅目幼虫为食,而其虫卵或蛹主要在旧芦苇中越冬^[13]。芦苇收割会极大地降低新生芦苇斑块中震旦鸦雀食物的丰富度^[9]。然而,在综合模型中仅 1.5—2.5 m 高度旧芦苇的密度进入模型,说明震旦鸦雀对芦苇收割影响的响应强度可能在巢址微尺度水平上更为敏感。

芦苇收割除了影响旧芦苇斑块的分布,对新生芦苇的生长和发育也有影响^[8]。有研究认为芦苇收割可促进新芦苇的生长,然而也有研究认为芦苇收割与否对植被盖度的影响通常没有显著差别^[18]。本研究发现,影响震旦鸦雀巢址选择的新芦苇因素有巢址微生境 2.5 m 高度以上新芦苇的密度(GR3)、巢的可见度(V)和巢址斑块的植被盖度(VC)。震旦鸦雀巢址生境内 2.5 m 以上新芦苇的密度要显著低于对照样方,说明震旦鸦雀对特别高的芦苇具有负选择。这与前人在上海奉贤县对震旦鸦雀的观察结果一致^[13]。震旦鸦雀较少选择 2.5 m 以上高度的芦苇筑巢的原因可能是高层芦苇抑制了中下层芦苇的生长,降低了底层植被的隐蔽度。对 1.5—2.5 m 新芦苇的分析发现,巢址样方显著高于对照样方,但未出现在选择模型中,可能是与巢可见度具有较明显的相关性有关。震旦鸦雀对巢可见度的选择与被巢捕食风险假说相一致,较低的巢可见度可以降低被捕食风险。震旦鸦雀对植被盖度的选择也符合鸟类对食物资源、隐蔽场所等巢址选择的需求^[4, 25]。

水因子通常是影响湿地繁殖鸟类巢址选择的重要因素^[6-7]。本研究共选取了 4 个与水相关的因子,但均未发现对震旦鸦雀的巢址选择有明显的作用。震旦鸦雀主要筑巢于 0.1—0.5m 的浅水芦苇生境中,几乎不在干涸或较深水区芦苇上筑巢。这一方面可能是与不同水文条件下芦苇的长势有关,芦苇是典型的浅水生长植物,在 0.3 m 水深中生长最好^[26]。本研究中对对照样方香蒲的密度明显高于巢址样方,也说明深水区香蒲密度的增加不利于震旦鸦雀的筑巢;另一方面,在浅水生境中筑巢既可以降低被水淹的风险,也可以调节小环境气候,增加空气湿度。本研究还发现 4 个距离因子对震旦鸦雀的巢址选择也没有显著影响。震旦鸦雀主要在距芦苇边界为 3 m (Q25%: 2 m, Q75%: 5 m) 距离的地方筑巢,可见震旦鸦雀对生境的破碎化有一定的适应性。但关于生境破碎化导致的边界效应对震旦鸦雀巢被捕食风险的影响等问题还有待进一步研究。

致谢: 山东黄河三角洲国家级自然保护区刘月良、吕卷章、朱书玉、单凯、张树岩、毕作林、杜相海、王立东等对野外工作给予协助;北京师范大学崔保山教授对本项工作提供支持;陈思杭、关磊、吴巧等同学协助收集野外数据;Alan Chung 教授帮助撰写,特此致谢。

参考文献 (References):

- [1] Chalfoun A D, Thompson F R, Ratnaswamy M J. Nest predators and fragmentation: a review and meta-analysis. *Conservation Biology*, 2002, 16 (2): 306-318.
- [2] Stephens S E, Koons D N, Rotella J J, Willey D W. Effects of habitat fragmentation on avian nesting success: a review of the evidence at multiple spatial scales. *Biological Conservation*, 2004, 115(1): 101-110.
- [3] Kolbe J J, Janzen F J. Impact of nest-site selection on nest success and nest temperature in natural and disturbed habitats. *Ecology*, 2002, 83(1): 269-281.
- [4] Martin T E. Nest predation and nest sites. *BioScience*, 1993, 43(8): 523-532.
- [5] Pasinelli G, Schiegg K. Fragmentation within and between wetland reserves: the importance of spatial scales for nest predation in reed buntings. *Ecography*, 2006, 29(5): 721-732.
- [6] Poulin B, Lefebvre G, Mauchamp A. Habitat requirements of passerines and reedbed management in southern France. *Biological Conservation*, 2002, 107(3): 315-325.
- [7] Martínez-Vilalta J, Bertolero A, Bigas D, Paquet J Y, Martínez-Vilalta A. Habitat selection of passerine birds nesting in the Ebro Delta reedbeds (NE Spain): management implications. *Wetlands*, 2002, 22(2): 318-325.
- [8] Hawke C J, José P V. Reedbed Management for Commercial and Wildlife Interests. Sandy, UK: Royal Society for the Protection of Birds, 1999: 212-220.
- [9] 熊李虎, 吴翔, 高伟, 周洁, 陆健健. 芦苇收割对震旦鸦雀觅食活动的影响. *动物学杂志*, 2007, 42(6): 41-47.
- [10] Poulin B, Lefebvre G. Effect of winter cutting on the passerine breeding assemblage in French Mediterranean reedbeds. *Biodiversity and Conservation*, 2002, 11(9): 1567-1581.
- [11] Baldi A, Moskat C. Effect of reed burning and cutting on breeding bird communities//Bissonette J A, Krausman P R, eds. *Integrating People and Wildlife for a Substantial Future*. Bethesda, Maryland: The Wildlife Society, 1995: 637-642.
- [12] Graveland J. Effects of reed cutting on density and breeding success of Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* and Sedge Warbler *A. schoenobaenus*. *Journal of Avian Biology*, 1999, 30(4): 469-482.
- [13] 马世全. 震旦鸦雀种群生态的研究. *动物学研究*, 1988, 9(3): 217-224.
- [14] 王子玉, 周元生. 连云港震旦鸦雀的习性和繁殖. *动物学研究*, 1988, 9(3): 216-216.
- [15] 雷富民, 卢汰春. 中国鸟类特有种. 北京: 科学出版社, 2006, 516-522.
- [16] BirdLife International. *Paradoxornis heudei*//IUCN 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.2. 2012. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 13 April 2014.
- [17] 董斌, 吴迪, 宋国贤, 谢一民, 裴恩乐, 王天厚. 上海崇明东滩震旦鸦雀冬季种群栖息地的生境选择. *生态学报*, 2010, 30(16): 4351-4358.
- [18] Boulord A, Wang T H, Wang X M, Song G X. Impact of reed harvesting and Smooth Cordgrass *Spartina alterniflora* invasion on nesting Reed Parrotbill *Paradoxornis heudei*. *Bird Conservation International*, 2011, 21(1): 25-35.
- [19] 朱书玉, 吕卷章, 于海玲, 单凯, 张安峰, 王玉珍, 杜相海, 董新华, 王立冬, 宋守旺. 震旦鸦雀在山东黄河三角洲自然保护区的分布与数量研究. *山东林业科技*, 2001, (5): 34-35.
- [20] Moskat C, Honza M. Effect of nest and nest site characteristics on the risk of cuckoo *Cuculus canorus* parasitism in the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*. *Ecography*, 2000, 23(3): 335-341.
- [21] Burnham K P, Anderson D R. *Model Selection and Multi-model Inference: a Practical Information-theoretic Approach*. 2nd ed. New York: Springer-Verlag, 2002.
- [21] Chase M K. Nest site selection and nest success in a Song Sparrow population: the significance of spatial variation. *Condor*, 2002, 104(1): 103-116.
- [22] Boulord A, Zhang M, Wang T H, Wang X M, Jiguet F. Reproductive success of the threatened Reed Parrotbill *Paradoxornis heudei* in non-harvested and harvested reedbeds in the Yangtze River estuary, China. *Bird Conservation International*, 2012, 22(3): 339-347.
- [23] Schmidt M H, Lefebvre G, Poulin B, Tschamtké T. Reed cutting affects arthropod communities, potentially reducing food for passerine birds. *Biological Conservation*, 2005, 121(2): 157-166.
- [24] Surmacki A. Habitat use by Reed Bunting *Emberiza schoeniclus* in an intensively used farmland in Western Poland. *Ornis Fennica*, 2004, 81(3): 137-143.
- [25] Götmark F, Blomqvist D, Johansson O C, Bergkvist J. Nest site selection: a trade-off between concealment and view of the surroundings? *Journal of Avian Biology*, 1995, 26(4): 305-312.
- [26] 崔保山, 赵欣胜, 杨志峰, 唐娜, 谭学界. 黄河三角洲芦苇种群特征对水深环境梯度的响应. *生态学报*, 2006, 26(5): 1533-1541.