

DOI: 10.5846/stxb202009302530

陈淑甜, 胡一鸣, 周智鑫, 丁志锋, 梁健超, 孙雯, 胡慧建, 戎可. 喜马拉雅山东段鸟类多度-垂直分布幅关系: 特有种与非特有种的对比. 生态学报, 2022, 42(8): 3267-3278.

Chen S T, Hu Y M, Zhou Z X, Ding Z F, Liang J C, Sun W, Hu H J, Rong K. Abundance-elevational range size relationship of bird in the eastern Himalayas: comparison of endemic species and non-endemic species. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(8): 3267-3278.

喜马拉雅山东段鸟类多度-垂直分布幅关系: 特有种与非特有种的对比

陈淑甜^{1,2}, 胡一鸣², 周智鑫², 丁志锋², 梁健超², 孙雯², 胡慧建², 戎可^{1,3,*}

1 东北林业大学野生动物与自然保护地学院, 哈尔滨 150040

2 广东省科学院动物研究所, 广东省动物保护与资源利用重点实验室, 广东省野生动物保护与利用公共实验室, 广州 510260

3 国家林草局野生动物保护学重点开放实验室, 哈尔滨 150040

摘要:物种多度与分布幅之间的正相关被认为是一种普遍的规律。但近年在热带山地和岛屿的研究发现多度-分布幅关系会出现不相关或负相关的现象;该现象可能是由于当地多度高且分布幅小的特有种比例较高所导致。在喜马拉雅山东段的勒布沟沿海拔 2350—4950 m 开展研究:1) 记录了当地鸟类多度垂直分布格局;2) 验证了该区繁殖鸟总体多度-垂直分布幅关系, 并对比了特有种和非特有种分组子集多度-垂直分布幅关系、平均多度和垂直分布中心的差异。研究发现勒布沟鸟类多度垂直分布格局为驼峰格局。该区繁殖鸟类与非特有种的多度-垂直分布幅关系均为正相关, 但特有种的多度-垂直分布幅关系为不相关。特有种的多度及海拔分布中心位置均高于非特有种。结果表明区域的鸟类特有性对多度-垂直分布幅关系存在着重要的影响;地理隔离导致的区域物种组成差异, 是造成多度-分布幅关系模式变化的重要原因之一。

关键词:多度;分布幅;垂直海拔梯度;鸟类;喜马拉雅山

Abundance-elevational range size relationship of bird in the eastern Himalayas: comparison of endemic species and non-endemic species

CHEN Shutian^{1,2}, HU Yiming², ZHOU Zhixin², DING Zhifeng², LIANG Jianchao², SUN Wen², HU Huijian², RONG Ke^{1,3,*}

1 College of Wildlife and Protected Area, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

2 Guangdong Key Laboratory of Animal Conservation and Resource Utilization, Guangdong Public Laboratory of Wild Animal Conservation and Utilization, Institute of Zoology, Guangzhou 510260, China

3 Key Laboratory of Conservation Biology, National Forestry and Grassland Administration, Harbin 150040, China

Abstract: The positive relationship between species abundance and range size is considered to be general. However, many studies focusing on tropical mountains and islands have found an irrelevant or negative abundance-range size relationship, probably caused by the high proportion of endemic species with high abundance and large range size. The aim of this study was to 1) explore the bird elevational abundance pattern; 2) test the abundance-range size relationship of overall breeding birds, endemic species, non-endemic species, and the difference between mean abundance and elevational range center of endemic species and non-endemic species along the elevation gradient (2350—4950 m) in Lebu Valley, eastern Himalayas. Our results showed that the bird elevational abundance pattern was a hump-shaped pattern. The abundance-range size relationship of breeding birds and non-endemic species was both positive. But the abundance-range size relationship of

基金项目:国家自然科学基金(31901109, 31901220);广东省科学院发展专项资金项目(2019GDASYL-0105044);广东省科学院科技发展专项(2018GDASCX-0107)

收稿日期:2020-09-30; 网络出版日期:2021-12-17

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: rongke@nefu.edu.cn

endemic species was not correlated. Besides, the abundance and elevational range center of endemic species were higher than those of non-endemic species. The result demonstrated that the endemism of regional birds influenced the abundance-range size relationship, and the differences of regional species composition caused by geographic isolation were one of the important reasons for the variations of pattern of the abundance-range size relationship.

Key Words: abundance; range size; elevation; bird; the Himalayas

沿海拔梯度探讨动物群落结构研究主要集中在生物多样性格局研究上^[1-2],验证物种多度垂直分布格局的文章相对较少^[3-4]。关于物种多度格局的讨论则集中在多度-分布幅关系上(Abundance-range size relationship)^[5]。过去大量研究表明物种多度和其分布幅(如地理分布面积、纬度或垂直海拔分布范围)之间通常存在着一种正相关关系。这种正相关的关系在许多类群中都得到了广泛的验证(例如:植物^[6-7]、昆虫^[8]、鸟类^[9-10]、兽类^[11-12])。总体上,支持正相关多度-分布幅关系的主要原因包括:1)资源的可利用性(能利用更广泛资源的物种具有更高的多度和更大的分布幅)^[13];2)扩散(扩散能力强的物种可以适应更多的生境类型,具有更广的分布幅,并具有更高的多度)^[13];3)存活率(高增长率的种群多度更高,分布幅更大)^[14]等。总体而言,发现正相关多度-分布幅关系的研究主要都集中在温带地区^[15-16]。

最近一些关注热带(亚热带)山地和岛屿的研究发现了不相关或负相关的多度-分布幅关系^[16-20],这些研究认为热带地区的山地和岛屿隔离程度相对较高,物种特化程度较高,这样的动物组合结构导致了多度-分布幅关系的改变,因为特有种往往具有较小的分布范围和较高的多度^[17]。另外,相对于纬度范围或者地理分布面积,多度-分布幅关系在海拔梯度上的验证相对较少^[12,16,21](即多度-海拔分布幅关系,Abundance-elevational range size relationship)。目前针对性验证物种特有性(Endemism)对多度-分布幅关系的影响的研究更为缺乏。据我们所知,仅有 Reif 等^[17]和 Sreekar 等^[22]对物种特有性的影响进行了初步的检验。Reif 等^[17]在非洲喀麦隆巴门达高原检验了鸟类特有性对多度-分布幅关系是否存在影响,其结果表明该区山地特有种、山地非特有种及非洲广布种的多度-分布幅关系均不相关。而 Sreekar 等^[22]发现斯里兰卡所有鸟类、特有鸟类以及非特有鸟类多度-分布幅均为正相关,但特有性确实影响着这种关系(分布幅较小的物种拥有较高的多度,会导致正相关关系变弱)。另外,根据密度补偿假说(Density compensation hypothesis)^[23]预测,在不同的海拔段物种的多度的总和是相似的^[16],高海拔处物种丰富度较低,物种可占据的生态位更广,从而导致该处的物种多度更高^[16]。并且在灭绝过滤(Extinction filter)^[11]的作用下,岛屿或山地物种个体流动受限^[24-25],分布幅小且多度低的物种更容易灭绝,所以容易导致负相关的多度-分布幅关系^[16]。Ferenc 等^[16]发现分布在喀麦隆山高海拔地区鸟类的多度要高于分布在低海拔地区鸟类的多度,并且中高海拔处特有化程度更高。Wen 等^[12]对中国西南山区(贡嘎山、白马雪山和色季拉山)非飞行小型哺乳动物进行了相关研究,其对比了该区特有种和非特有种的平均多度与垂直分布中心的差异,发现特有种比非特有种具有更高的多度以及垂直分布中心,这可能是由中国西南山区特有种的地理隔离程度随海拔升高而增加和生态特化程度提高所造成的。此外,Hu 等^[26]也发现喜马拉雅山-横断山区繁殖鸟的多度-垂直分布幅关系从温带到亚热带生境减弱,这个规律也与地理隔离度相关。了解特有种和非特有种的平均多度与垂直分布中心的差异有助于更好地认识多度-分布幅关系的潜在机制^[12]。

本研究区域位于全球 34 个生物多样性热点地区之一——喜马拉雅山地^[27],其南翼沟谷拥有极大的海拔落差,地理隔离程度较高,是验证多度-分布幅关系的理想之地。目前,在喜马拉雅山地开展的物种多样性研究主要集中在区系^[28-31]、物种丰富度垂直分布格局及其影响因子^[32-38]和物种分布幅的垂直变化及驱动因素^[39]方面,关于物种多度的研究极少^[26,40]。本研究的目标包括:1)描述鸟类多度沿海拔变化的趋势;2)记录该区鸟类物种多度-垂直分布幅关系的整体情况,并明确地检验特有性对该关系的影响,以及对比特有种与非特有种的平均多度及垂直分布中心是否有差异。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区域

勒布沟(27°49'—28°00'N, 91°41'—91°52'E)位于东喜马拉雅山脉,行政上隶属西藏自治区山南地区错那县(图1)。区域内海拔从最低处的勒乡(2350 m)至最高处的下拉山(5200 m),海拔落差达2850 m。错那县气候以喜马拉雅山为界,南麓属亚热带湿润半湿润气候,北麓属温带半干旱高原季风气候,年平均气温-0.6℃,全年无霜期42 d^[41]。错那县所在的山南市全年干湿分明,年降水200—500 mm,年日照数2600—3300 h^[41]。勒布沟植被垂直分带明显,沟内沿海拔梯度分布5种植被类型:落叶阔叶林(2300—2900 m);针叶阔叶混交林(2900—3400 m);暗针叶林(3400—3800 m);高山灌丛草甸(3800—4400 m);高寒草甸(4400—5000 m)^[42]。该区主要受印度洋季风影响,雨季为5月至9月。

1.2 调查方法

鸟类调查在勒布沟海拔2350—4950 m的海拔梯度上开展,该区覆盖了本地区从落叶阔叶林到高寒草甸的所有植被类型。以100 m海拔带为划分标准,将2600 m海拔区间划分为26个等高程海拔带,并在每个海拔带内布设1条样线。为保证在整个调查的海拔范围内样线取样强度是均匀的,将每条样线长度设置为2500 m左右,26条样线总长度约为65 km。调查时,调查人员沿样线以1—2 km/h速度步行,记录样线中心50 m范围内鸟类实体和叫声,对发现的个体均作记录,对难以辨认的物种进行照片拍摄,并依据手持式GPS(Magellan eXplorist 310)记录位置信息。为了充分调查该区域的鸟类分布情况,在2018年6—8月以及2019年6—7月分别对所有样线进行了两次调查(共4次重复调查,所有调查均在繁殖季进行,即5月份至8月份)。每条样线的4次调查均由对该区鸟类熟悉的专业人员完成。为了减少调查时间差异引起的误差,随机排列样线的调查顺序。此外,为减少因为不同鸟类在一天的不同时间段活跃度差异而造成的误差,对每条样线的四次调查中,有两次安排在日出后半小时至11:00点之间进行,另外两次安排在15:00点和日落前半小时进行。相关鸟类物种鉴定及分类参考《中国鸟类分类与分布名录(第二版)》^[43]。

1.3 多度、分布幅以及分布中心

鸟类的平均相对多度定义为研究区域内四次调查记录的个体数量的总和除以出现的海拔带数量^[12]。每个海拔段的鸟类总多度定义为出现在该海拔段的所有鸟类的平均相对多度之和^[4]。鸟类分布幅定义为物种出现的最低海拔与最高海拔之差;只在一个地点出现的物种以及分布幅不足100-m的物种调整其分布幅为100-m。鸟类分布中心计算公式为:

$$\sum_{i,n} E_i \times P_{Ai}$$

式中, i,n 是物种A出现的海拔带, E_i 是物种A出现地点*i*所在的海拔段中心(如第一海拔段为2350—2450 m,其中心为2400 m), P_{Ai} 是物种A在*i*点收集到的个体数占整个海拔梯度上物种A收集到的个体总数的比例^[45]。特有种定义为仅在喜马拉雅山分布的物种(物种的分布范围以世界自然保护联盟红色名录网站为准, <https://www.iucnredlist.org/>,访问时间为2020年7月)。

1.4 统计分析

通过多项式回归分析验证物种多度与海拔的关系,并根据修正赤池信息准则(the corrected Akaike's

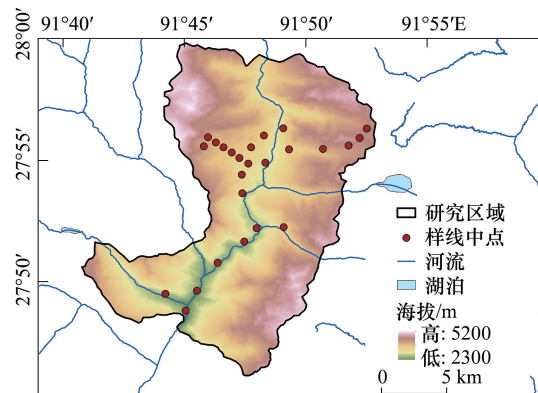


图1 研究区域示意图

Fig.1 Map of the study area

information criterion, AICc) 选择最佳拟合模型。对物种的平均相对多度进行 $\log 10$ 转换以增加数据的正态性。通过普通最小二乘 (OLS) 线性回归模型检验多度-分布幅关系 (平均多度为因变量, 垂直分布幅为自变量), 并使用独立样本 t 检验比较特有种和非特有种的平均多度及垂直分布中心。OLS 回归分析在 PAST 3.0 (<http://folk.uio.no/ohammer/past/>)^[45] 中进行。独立样本 t 检验在 SPSS Statistics 17.0 进行。由于本研究在繁殖季开展, 对于非繁殖鸟的海拔记录可能不完整, 因此会造成海拔分布幅记录上的偏差, 故仅对繁殖鸟 (包括留鸟、夏候鸟) 进行分析。

2 研究结果

2.1 鸟类组成

共记录鸟类 10 目 29 科 123 种 (附录 I): 雀形目 20 科 101 种, 以画眉科 (17 种)、鸫科 (15 种)、燕雀科 (14 种)、莺科 (14 种)、鹎科 (7 种) 以及鸦科 (6 种) 为主, 占总数的 60%; 隼形目、鸡形目和鸽形目均 1 科 4 种; 鸢形目 1 科 3 种; 鹃形目和雨燕目均 1 科 2 种; 鵒形目、佛法僧目以及戴胜目均 1 科 1 种。国家 I 级和 II 级重点保护动物分别为 2 种和 5 种, 其中国家 I 级重点保护野生动物为胡兀鹫 (*Gypaetus barbatus*) 和棕尾虹雉 (*Lophophorus impejanus*); 国家 II 级重点保护野生动物为高山兀鹫 (*Gyps himalayensis*)、雀鹰 (*Accipiter nisus*)、鹰雕 (*Spizaetus nipalensis*)、藏雪鸡 (*Tetraogallus tibetanus*) 和血雉 (*Ithaginis cruentus*)。

特有种和非特有种分别为 13 种和 110 种。特有种 2 目 6 科, 包括雪鹑 (*Lerwa lerwa*)、棕尾虹雉、光背地鸫 (*Zoothera mollissima*)、黑顶奇鹫 (*Heterophasia capistrata*)、红头噪鹛 (*Garrulax erythrocephalus*)、细纹噪鹛 (*Garrulax lineatus*)、杂色噪鹛 (*Garrulax variegates*)、红腹旋木雀 (*Certhia nipalensis*)、白眉朱雀 (*Carpodacus thura*)、红头灰雀 (*Pyrhula erythrocephala*)、淡黄腰柳莺 (*Phylloscopus chloronotus*)、金眶鸫莺 (*Seicercus burkii*) 和韦氏鸫莺 (*Seicercus whistleri*)。非特有种 10 目 29 科, 其中以雀形目鸫科 (14 种)、画眉科 (13 种)、燕雀科 (12 种) 和莺科 (11 种) 为主。

2.2 多度-垂直分布格局

根据最低的 AICc 值, 三次方程拟合最好 (一次方程 AICc 值为 47400, 二次方程 AICc 值为 21869, 三次方程 AICc 值为 17551)。勒布沟鸟类多度垂直分布格局为驼峰格局, 在海拔 2750 m 至 3450 m 之间到达峰值 ($R^2 = 0.88, P < 0.01$; 图 2)。

2.3 多度-垂直分布幅关系

勒布沟鸟类总体多度-分布幅关系正相关 ($R^2 = 0.23, P < 0.01, y = 0.0003x + 0.355$), 特有种多度-分布幅关系不相关 ($R^2 = 0.05, P = 0.47, y = 0.0002x + 0.5184$), 非特有种多度-分布幅关系正相关 ($R^2 = 0.25, P < 0.01, y = 0.0003x + 0.3411$; 图 3)。

2.4 特有种与非特有多度及垂直分布中心的比较

特有种的平均多度 (均值为 0.65, 标准差为 0.41) 大于非特有种 (均值为 0.56, 标准差为 0.39) ($P = 0.85$, 图 4)。特有种的分布中心 (均值为 3,577 m, 标准差为 648.86) 也高于非特有种 (均值为 3,433 m, 标准差为 651.20) ($P = 0.93$, 图 4)。

3 讨论

3.1 多度垂直分布格局

常见的多度垂直分布格局主要可以分为两种: 单调递减格局^[3,46] 和驼峰格局。根据驼峰所处位置的不

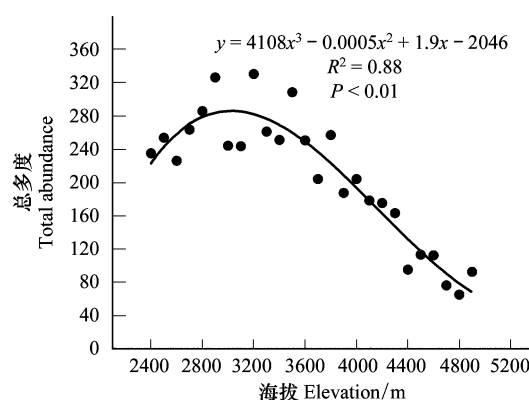


图 2 物种总多度-海拔关系拟合验证

Fig.2 Observed (black plots) and predicted elevational species abundance pattern by the best polynomial regression

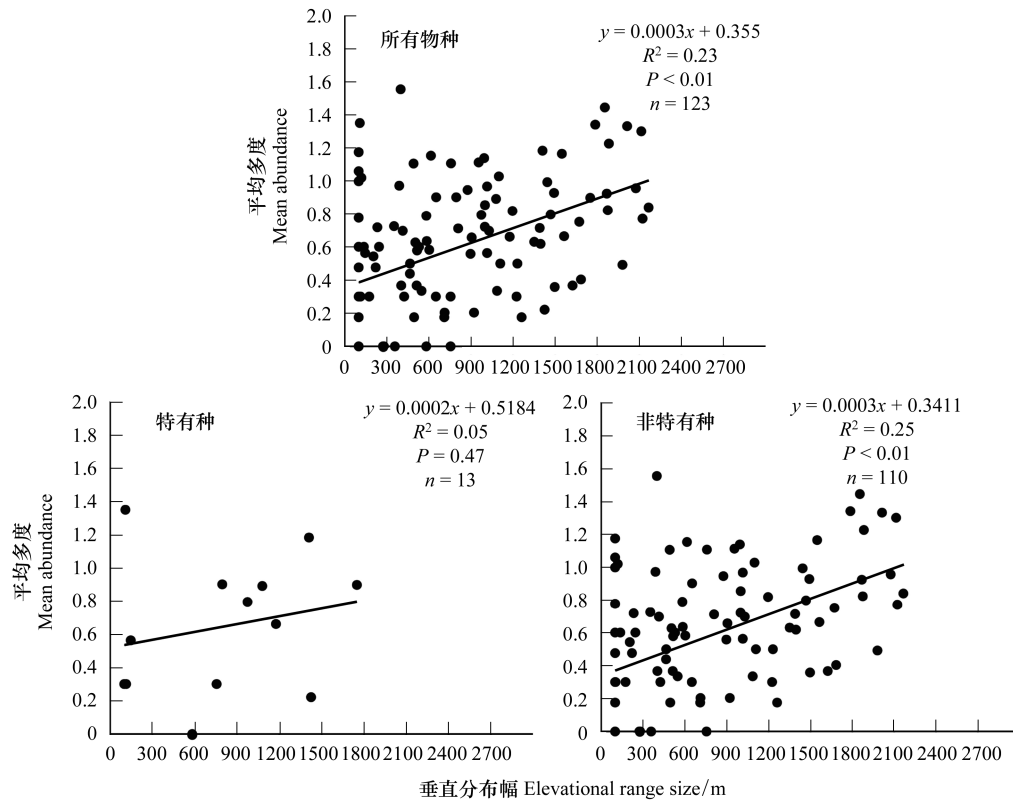


图3 所有物种、特有种以及非特有种平均多度-垂直分布幅关系拟合验证

Fig.3 Test of mean abundance and elevational range size of overall species, endemic species and non-endemic species
散点代表单个物种的平均多度-垂直分布幅关系

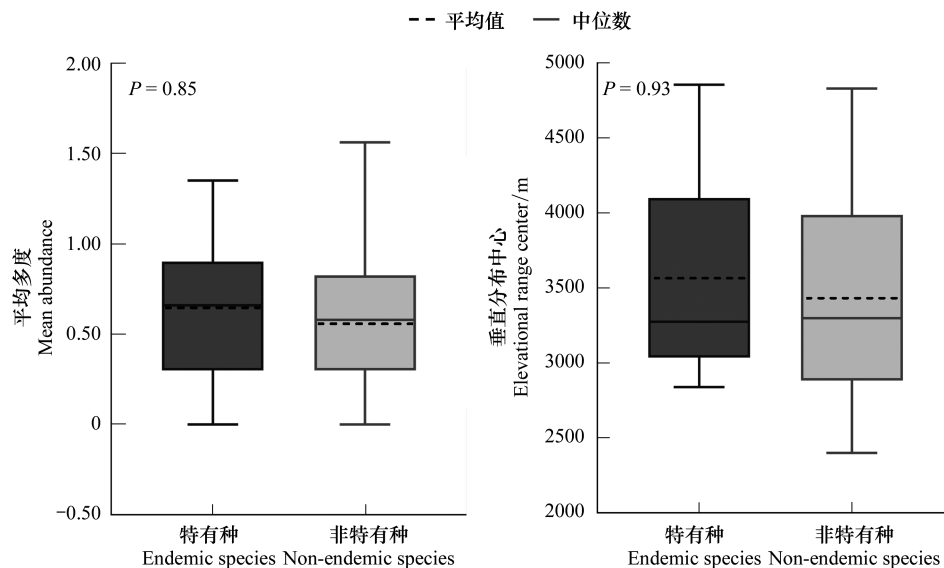


图4 特有种与非特有种平均多度以及垂直分布中心的比较

Fig.4 Comparison of mean abundance and elevational range center of endemic species and non-endemic species

同,驼峰格局可以分为中海拔处最高^[4,47-48],中偏高海拔处最高^[49],以及中偏低海拔处最高^[46]三种模式。本文所验证的勒布沟鸟类多度垂直分布格局符合中偏低海拔处最高的驼峰格局。生产力和植被结构可能是鸟

类多度垂直分布格局形成的重要原因;生产力高的区域,可以提供更多的资源,促进更多物种共存^[50];植被多样化的地区,可以吸引更多鸟类筑巢、也可以为鸟类提供庇护所,同时也增加了鸟类的食物资源(复杂的生境内昆虫的数量更多)^[40,51]。本研究的结果可以为后续鸟类多度格局的验证提供一定的依据。

3.2 特有性对多度-分布幅关系的影响

本调查发现了勒布沟当地鸟类特有性对多度-分布幅关系存在影响。所有物种与非特有多度-垂直分布幅关系正相关,但特有多度-垂直分布幅关系不相关。总体而言,勒布沟鸟类总体多度-分布幅关系与之前在温带地区进行的相关研究一致,即多度-分布幅关系为正相关的^[52-53]。但是,该区特有多度-分布幅关系却是不相关的。研究认为非正相关的关系是由当地较高的物种特有程度导致的,如印度-太平洋的珊瑚和鱼类^[54],鸟类^[15]、非洲喀麦隆火山的鸟类^[17,20]、澳大利亚昆士兰北部的脊椎动物^[19]等。

多度-分布幅关系在温带和热带地区的区别可能反映了两地群落结构上的差异^[15]。岛屿效应(Island effects)可以解释特有多度-分布幅不相关或负相关的结果。长期生活在隔离程度相对较高的地区可能会导致适应该地区的物种拥有较高的多度^[17]。而适应该地区的物种可能不能拓展它们的范围^[55],从而导致分布幅受限。喜马拉雅山构造的隆升造成了勒布沟山谷到山顶之间的海拔落差达 2600 m。在这个相当小的地理区域范围内,复杂的地形容易造成剧烈的生态分层(ecological stratification)以及较高的栖息地异质性^[56]。在地形和气候的相互作用下,高的栖息地异质性和稳定性在一定程度上造成特有多度数量多但分布幅窄的现象。值得注意的是,本研究区域位于我国喜马拉雅山东段,属于温带地区,虽然所有物种的多度-分布幅关系正相关,但该区的特有多度-分布幅关系为不相关;这表明某地区特有多度占有所有物种的比例的提高会减弱该区所有物种总体多度-分布幅的正相关关系。

调查结果发现特有多度和非特有多度的平均多度和分布中心存在着差异。特有多度的平均多度及分布中心均高于非特有多度。这可能与以下原因有关:1)喜马拉雅山沟谷与外界的地理隔离程度较高,而且在更新世冰期气候相对稳定^[56],栖息地环境稳定,这有利于当地特有多度维持稳定的种群,导致其生态特化程度比非特有多度高^[15];2)青藏高原可能位于很多非特有多度的分布边缘,预计它们的多度会由分布中心向边缘递减^[57-58],所以分布在喜马拉雅山的非特有多度相对较低;3)特有多度长期生活在喜马拉雅山,获得的竞争优势可能比非特有多度要大^[59]。这跟 Wen 等^[12]对中国西南山区非飞行小型哺乳动物其特有多度高于非特有多度的解释是相符的。另外,山地系统的地理隔离程度一般随着海拔上升而增加^[60],隔离程度越高,物种的特化程度也越高^[21]。Sánchez 对墨西哥南部啮齿动物的调查发现,其特有多度仅分布于中高海拔地区^[61]。猜测勒布沟中高海拔地区隔离程度相对较高,特有多度的比例会随着海拔上升而增加,容易导致其分布中心比非特有多度高。

4 结论

勒布沟鸟类多度垂直分布格局为驼峰格局。特有性对鸟类多度-垂直分布幅关系存在影响。对特有多度和非特有多度的多度与垂直分布中心差异的比较,有助于了解特有性对多度-分布幅关系的影响。地理隔离是造成差异的重要原因之一。但在验证多度-分布幅关系的研究中,关注特有多度和非特有多度差异的文章较少,相关的研究亟待进一步深入开展。

致谢:西藏自治区林业厅与错那县林业局对野外工作给予支持;董以帮助做图;广东省野生动物调查监测与生态恢复工程技术研发中心给予支持,特此致谢。

参考文献(References):

- [1] Rahbek C. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters*, 2005, 8(2): 224-239.
- [2] McCain C M. Global analysis of bird elevational diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 2009, 18(3): 346-360.
- [3] Torre I, Arizabalaga A. Species richness and abundance of small mammals along an elevational gradient of a Mediterranean mountain. *Vie et Milieu*, 2009, 59(2): 203-212.

- [4] Sam K, Koane B. Biomass, abundances, and abundance and geographical range size relationship of birds along a rainforest elevational gradient in Papua New Guinea. *PeerJ*, 2020, 8: e9727.
- [5] Gaston K J, Blackburn T M, Lawton J H. Interspecific abundance-range size relationships: an appraisal of mechanisms. *Journal of Animal Ecology*, 1997, 66(4): 579-601.
- [6] Thompson K, Hodgson J G, Gaston K J. Abundance-range size relationships in the herbaceous flora of central England. *Journal of Ecology*, 1998, 86(3): 439-448.
- [7] Guo Q F, Brown J H, Valone T J. Abundance and distribution of desert annuals: are spatial and temporal patterns related?. *Journal of Ecology*, 2000, 88(4): 551-560.
- [8] Conrad K F, Perry J N, Woiwod I P. An abundance-occupancy time-lag during the decline of an arctiid tiger moth. *Ecology Letters*, 2001, 4(4): 300-303.
- [9] Lacy R C, Bock C E. The correlation between range size and local abundance of some North American birds. *Ecology*, 1986, 67(1): 258-260.
- [10] Solonen T. Finnish bird fauna-Species dynamics and adaptive constraints. *Ornis Fennica*, 1994, 71(3): 81-94.
- [11] Johnson C N. Rarity in the tropics: latitudinal gradients in distribution and abundance in Australian mammals. *Journal of Animal Ecology*, 1998, 67(5): 689-698.
- [12] Wen Z X, Wu Y J, Cheng J L, Cai T L, Du Y B, Ge D Y, Xia L, Yang Q S. Abundance of small mammals correlates with their elevational range sizes and elevational distributions in the subtropics. *Ecography*, 2018, 41(11): 1888-1898.
- [13] Hanski I, Kouki J, Halkka A. Three explanations of the positive relationship between distribution and abundance of species//Ricklefs R E, Schluter D, eds. *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. Chicago: University of Chicago Press, 1993.
- [14] Holt R D, Lawton J H, Gaston K J, Blackburn T M. On the relationship between range size and local abundance: back to basics. *Oikos*, 1997, 78(1): 183-190.
- [15] Reeve A H, Borregaard M K, Fjelds  J. Negative range size - abundance relationships in Indo - Pacific bird communities. *Ecography*, 2016, 39(10): 990-997.
- [16] Ferenc M, Fjelds  J, Sedl  ek O, Motombi F N, Nana E D, Mudrov  K, Ho   k D. Abundance-area relationships in bird assemblages along an Afrotropical elevational gradient: space limitation in montane forest selects for higher population densities. *Oecologia*, 2016, 181(1): 225-233.
- [17] Reif J, Ho   k D, Sedl  ek O, Riegert J, Pe  ata M, Hr  zsk  Z, Jane  ek  , Storch D. Unusual abundance-range size relationship in an Afromontane bird community: the effect of geographical isolation?. *Journal of Biogeography*, 2006, 33(11): 1959-1968.
- [18] Carrascal L M, Seoane J, Palomino D, Polo V. Explanations for bird species range size: ecological correlates and phylogenetic effects in the Canary Islands. *Journal of Biogeography*, 2008, 35(11): 2061-2073.
- [19] Isaac J L, Vanderwal J, Johnson C N, Williams S E. Resistance and resilience: quantifying relative extinction risk in a diverse assemblage of Australian tropical rainforest vertebrates. *Diversity and Distributions*, 2009, 15(2): 280-288.
- [20] Nana E D, Sedl  ek O, Bayly N, Ferenc M, Albrecht T, Reif J, Motombi F N, Ho   k D. Comparison of avian assemblage structures in two upper montane forests of the Cameroon volcanic line: lessons for bird conservation. *Biodiversity and Conservation*, 2014, 23(6): 1469-1484.
- [21] Steinbauer M J, Field R, Grytnes J A, Trigas P, Ah-Peng C, Attorre F, Birks H J B, Borges P A V, Cardoso P, Chou C H, De Sanctis M, de Sequeira M M, Duarte M C, Elias R B, Fern  ndez-Palacios J M, Gabriel R, Gereau R E, Gillespie R G, Greimler J, Harter D E V, Huang T J, Irl S D H, Jeanmonod D, Jentsch A, Jump A S, Kueffer C, Nogu   S, Otto R, Price J, Romeiras M M, Strasberg D, Stuessy T, Svenning J C, Vetaas O R, Beierkuhnlein C. Topography-driven isolation, speciation and a global increase of endemism with elevation. *Global Ecology and Biogeography*, 2016, 25(9): 1097-1107.
- [22] Sreekar R, Sam K, Dayananda S K, Goodale U M, Kotagama S M, Goodale E. Endemicity and land-use type influence the abundance-range-size relationship of birds on a tropical island. *Journal of Animal Ecology*, 2021, 90(2): 460-470.
- [23] MacArthur R H, Diamond J M, Karr J R. Density compensation in island faunas. *Ecology*, 1972, 53(2): 330-342.
- [24] Fjelds  J, Bowie R C K. New perspectives on the origin and diversification of Africa's forest avifauna. *African Journal of Ecology*, 2008, 46(3): 235-247.
- [25] Fjelds  J, Kiure J, Daggart N, Hansen L A, Perkin A. Distribution of highland forest birds across a potential dispersal barrier in the Eastern Arc Mountains of Tanzania. *Steenstrupia*, 2010, 32(1): 1-43.
- [26] Hu Y M, Scheffers B, Pan X Y, Hu H J, Zhou Z X, Liang D, Wenda C, Wen Z X, Gibson L. Positive abundance-elevational range size relationship weakened from temperate to subtropical ecosystems. *Journal of Animal Ecology*, 2021, doi: 10.1111/1365-2656.13568.
- [27] Mittermeier R A, Turner W R, Larsen F W, Brooks T M, Gascon C. Global biodiversity conservation: the critical role of hotspots//Zachos F E, Habel J C, eds. *Biodiversity Hotspots: Distribution and Protection of Conservation Priority Areas*. Berlin, Heidelberg: Springer Publishers, 2011:

- 3-22.
- [28] 王祖祥. 喜马拉雅地区鸟类区系及其垂直分布. 动物学研究, 1982, 3(S1): 251-292.
- [29] 王斌, 彭波涌, 李晶晶, 普穷, 胡慧建, 马建章. 西藏珠穆朗玛峰国家级自然保护区鸟类群落结构与多样性. 生态学报, 2013, 33(10): 3056-3064.
- [30] 李晶晶, 韩联宪, 曹宏芬, 田园, 彭波涌, 王斌, 胡慧建. 珠穆朗玛峰国家级自然保护区鸟类区系及其垂直分布特征. 动物学研究, 2013, 34(6): 531-548.
- [31] 胡一鸣, 姚志军, 黄志文, 田园, 李海滨, 普琼, 杨道德, 胡慧建. 西藏珠穆朗玛峰国家级自然保护区哺乳动物区系及其垂直变化. 兽类学报, 2014, 34(1): 28-37.
- [32] Acharya B K, Sanders N J, Vijayan L, Chettri B. Elevational gradients in bird diversity in the Eastern Himalaya: an evaluation of distribution patterns and their underlying mechanisms. PLoS One, 2011, 6(12): e29097.
- [33] Hu Y M, Jin K, Huang Z W, Ding Z F, Liang J C, Pan X Y, Hu H J, Jiang Z G. Elevational patterns of non-volant small mammal species richness in Gyirong Valley, Central Himalaya: evaluating multiple spatial and environmental drivers. Journal of Biogeography, 2017, 44(12): 2764-2777.
- [34] Hu Y M, Ding Z F, Jiang Z G, Quan Q, Guo K J, Tian L Q, Hu H J, Gibson L. Birds in the Himalayas: what drives beta diversity patterns along an elevational gradient?. Ecology and Evolution, 2018, 8(23): 11704-11716.
- [35] Pan X Y, Ding Z F, Hu Y M, Liang J C, Wu Y J, Si X F, Guo M F, Hu H J, Jin K. Elevational pattern of bird species richness and its causes along a central Himalaya gradient, China. PeerJ, 2016, 4: e2636.
- [36] Ding Z F, Liang J C, Hu Y M, Zhou Z X, Sun H B, Liu L N, Liu H J, Hu H J, Si X F. Different responses of avian feeding guilds to spatial and environmental factors across an elevation gradient in the central Himalaya. Ecology and Evolution, 2019, 9(7): 4116-4128.
- [37] Liang J C, Ding Z F, Lie G W, Zhou Z X, Singh P B, Zhang Z X, Hu H J. Species richness patterns of vascular plants and their drivers along an elevational gradient in the central Himalayas. Global Ecology and Conservation, 2020, 24: e01279.
- [38] Ding Z F, Hu H J, Cadotte M W, Liang J C, Hu Y M, Si X F. Elevational patterns of bird functional and phylogenetic structure in the central Himalaya. Ecography, 2021, doi: 10.1111/ecog.05660.
- [39] Liang J C, Hu H J, Ding Z F, Lie G W, Zhou Z X, Singh P B, Zhang Z X, Ji S N. Climate-driven elevational variation in range sizes of vascular plants in the central Himalayas: a supporting case for Rapoport's rule. Ecology and Evolution, 2021, 11(14): 9385-9395.
- [40] Joshi K, Bhatt D. Avian species distribution along elevation at Doon Valley (foot hills of western Himalayas), Uttarakhand, and its association with vegetation structure. Journal of Asia-Pacific Biodiversity, 2015, 8(2): 158-167.
- [41] 西藏年鉴编委会. 西藏年鉴 2017. 西藏: 西藏人民出版社, 2018.
- [42] 王作波, 胡一鸣, 周智鑫, 梁健超, 黄志文, 郑舒扬, 周江, 胡慧建. 东喜马拉雅勒布沟非飞行小型兽类物种多样性垂直分布格局. 兽类学报, 2020, 40(5): 493-502.
- [43] 郑光美. 中国鸟类分类与分布名录(第二版). 北京: 科学出版社, 2011.
- [44] Menéndez R, González-Megías A, Jay-Robert P, Marqués-Ferrando R. Climate change and elevational range shifts: evidence from dung beetles in two European mountain ranges. Global Ecology and Biogeography, 2014, 23(6): 646-657.
- [45] Hammer Ø, Harper D A T, Ryan P D. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. Palaeontologia Electronica, 2001, 4(1): 4.
- [46] Werenkraut V, Ruggiero A. The richness and abundance of epigeic mountain beetles in north-western Patagonia, Argentina: assessment of patterns and environmental correlates. Journal of Biogeography, 2014, 41(3): 561-573.
- [47] Leksono A S, Yanuwadi B, Afandhi A, Farhan M, Zairina A. The abundance and diversity of grasshopper communities in relation to elevation and land use in Malang, Indonesia. Biodiversitas Journal of Biological Diversity, 2020, 21(12): 5614-5620.
- [48] Sirin D, Eren O, Çıplak B. Grasshopper diversity and abundance in relation to elevation and vegetation from a snapshot in Mediterranean Anatolia: role of latitudinal position in altitudinal differences. Journal of Natural History, 2010, 44(21/22): 1343-1363.
- [49] Röder J, Detsch F, Otte I, Appelhans T, Nauss T, Peters M K, Brandl R. Heterogeneous patterns of abundance of epigeic arthropod taxa along a major elevation gradient. Biotropica, 2017, 49(2): 217-228.
- [50] Currie D J, Mittelbach G G, Cornell H V, Field R, Guegan J F, Hawkins B A, Kaufman D M, Kerr J T, Oberdorff T, O'Brien E, Turner J R G. Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. Ecology Letters, 2004, 7(12): 1121-1134.
- [51] Joshi K, Bhatt D. Avian species distribution in different elevation zone forest (Sal, Pine Mixed And Oak) in nainital district of uttarakhand, India. Russian Journal of Ecology, 2013, 44(1): 71-79.
- [52] Gregory R D, Blackburn T M. Abundance and body size in British birds: reconciling regional and ecological densities. Oikos, 1995, 72(1): 151-154.

- [53] Sutherland W J, Baillie S R. Patterns in the distribution, abundance and variation of bird populations. *Ibis*, 1993, 135(2): 209-210.
- [54] Hughes T P, Bellwood D R, Connolly S R, Cornell H V, Karlson R H. Double jeopardy and global extinction risk in corals and reef fishes. *Current Biology*, 2014, 24(24): 2946-2951.
- [55] Gaston K J, Lawton J H. Effects of scale and habitat on the relationship between regional distribution and local abundance. *Oikos*, 1990, 58(3): 329-335.
- [56] Qu Y H, Ericson P G P, Quan Q, Song G, Zhang R Y, Gao B, Lei F M. Long-term isolation and stability explain high genetic diversity in the Eastern Himalaya. *Molecular Ecology*, 2014, 23(3): 705-720.
- [57] Brown J H. On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist*, 1984, 124(2): 255-279.
- [58] Hengeveld R, Haeck J. The distribution of abundance. I. Measurements. *Journal of Biogeography*, 1982, 9(4): 303-316.
- [59] Chase J M. Community assembly: when should history matter?. *Oecologia*, 2003, 136(4): 489-498.
- [60] Elsen P R, Tingley M W. Global mountain topography and the fate of montane species under climate change. *Nature Climate Change*, 2015, 5(8): 772-776.
- [61] Sánchez-Cordero V. Elevation gradients of diversity for rodents and bats in Oaxaca, Mexico. *Global Ecology and Biogeography*, 2001, 10(1): 63-76.

附录 I 西藏勒布沟鸟类名录

Appendix I Birds list in Lebu Valley, Tibet

目名 Order/科名 Family/ 中文名 拉丁名 Chinese & Scientific name	保护级别, 特有性 National protection grade, Endemism	多度 Abundance	分布幅 Species range size/m	垂直分布中心 Elevational range center/m
隼形目 FALCONIFORMES				
鹰科 Accipitridae				
高山兀鹫 <i>Gyps himalayensis</i>	II	2	273	3350
胡兀鹫 <i>Gypaetus barbatus</i>	I	1	100	4700
雀鹰 <i>Accipiter nisus</i>	II	1	100	3300
鹰雕 <i>Spizaetus nipalensis</i>	II	1	100	4400
鸡形目 GALLIFORMES				
雉科 Phasianidae				
藏雪鸡 <i>Tetraogallus tibetanus</i>	II	23	100	4830
雪鹑 <i>Lerwa lerwa</i>	E	45	108	4856
血雉 <i>Ichthyophaga cruentus</i>	II	78	955	4038
棕尾虹雉 <i>Lophophorus impejanus</i>	I, E	11	146	4036
鸽形目 CHARADRIIFORMES				
鹬科 Scolopacidae				
红脚鹬 <i>Tringa totanus</i>		4	100	4300
鸽形目 COLUMBIFORMES				
鸠鸽科 Columbidae				
点斑林鸽 <i>Columba hodgsonii</i>		43	1000	2986
山斑鸠 <i>Streptopelia orientalis</i>		66	1196	3320
雪鸽 <i>Columba leuconota</i>		62	876	4395
岩鸽 <i>Columba rupestris</i>		21	119	3405
鹃形目 CUCULIFORMES				
杜鹃科 Cuculidae				
大杜鹃 <i>Cuculus canorus</i>		6	175	4417
大鹰鹃 <i>Cuculus sparveroides</i>		2	280	2800
雨燕目 APODIFORMES				
雨燕科 Apodidae				
白腰雨燕 <i>Apus pacificus</i>		10	100	3500
小白腰雨燕 <i>Apus nipalensis</i>		361	2114	3580

续表

目名 Order/科名 Family/ 中文名 拉丁名 Chinese & Scientific name	保护级别, 特有性 National protection grade, Endemism	多度 Abundance	分布幅 Species range size/m	垂直分布中心 Elevational range center/m
佛法僧目 CORACIIFORMES				
佛法僧科 Coraciidae				
棕胸佛法僧 <i>Coracias benghalensis</i>		1	100	3800
戴胜目 UPUPIFORMES				
戴胜科 Upupidae				
戴胜 <i>Upupa epops</i>		1	100	3600
鴛形目 PICIFORMES				
啄木鸟科 Picidae				
赤胸啄木鸟 <i>Picoides cathpharius</i>		1	100	3100
黄颈啄木鸟 <i>Sylviparus modestus</i>		3	710	2633
棕腹啄木鸟 <i>Picoides hyperythrus</i>		1	100	3200
雀形目 PASSERIFORMES				
鹎科 Pycnonotidae				
黑短脚鹎 <i>Hypsipetes leucocephalus</i>		100	615	2609
伯劳科 Laniidae				
灰背伯劳 <i>Lanius tephronotus</i>		51	1429	3537
鸫科 Turdidae				
白顶溪鸫 <i>Chaimarrornis leucocephalus</i>		111	2166	3393
白颈鸫 <i>Turdus albocinctus</i>		93	1015	3233
光背地鸫 <i>Zoothera mollissima</i>	E	2	582	4400
红尾水鸫 <i>Rhyacornis fuliginosus</i>		127	2075	2814
红胁蓝尾鸫 <i>Tarsiger cyanurus</i>		12	245	3875
灰翅鸫 <i>Turdus boulboul</i>		6	221	2750
灰林鸫 <i>Saxicola ferreus</i>		3	495	2633
金色林鸫 <i>Tarsiger chrysaeus</i>		13	548	3954
蓝大翅鸫 <i>Grandala coelicolor</i>		47	389	4611
蓝额红尾鸫 <i>Phoenicurus frontalis</i>		107	1099	4334
栗腹矶鸫 <i>Monticola rufiventris</i>		16	1497	2888
乌鸫 <i>Turdus merula mandarinus</i>		28	1980	3882
小燕尾 <i>Enicurus scouleri</i>		1	100	3400
赭红尾鸫 <i>Phoenicurus ochruros</i>		12	137	4417
紫啸鸫 <i>Myophonus caeruleus</i>		77	2123	2849
花蜜鸟科 Nectariniidae				
火尾太阳鸟 <i>Aethopyga ignicauda</i>		25	1396	3448
蓝喉太阳鸟 <i>Aethopyga gouldiae</i>		33	1684	3152
绿喉太阳鸟 <i>Aethopyga nipalensis</i>		41	905	3229
画眉科 Timaliidae				
斑喉希鹟 <i>Minla strigula</i>		19	466	3295
纯色噪鹛 <i>Garrulax subunicolor</i>		2	100	3100
大噪鹛 <i>Garrulax maximus</i>		4	100	3400
黑顶奇鹛 <i>Heterophasia capistrata</i>	E	199	1410	2861
黑顶噪鹛 <i>Garrulax affinis</i>		374	1786	3461
红头穗鹛 <i>Stachyris ruficeps</i>		6	100	2700
红头噪鹛 <i>Garrulax erythrocephalus</i>	E	86	1079	3016
红嘴相思鸟 <i>Leiothrix lutea</i>		7	205	2614

续表

目名 Order/科名 Family/ 中文名 拉丁名 Chinese & Scientific name	保护级别,特有性 National protection grade, Endemism	多度 Abundance	分布幅 Species range size/m	垂直分布中心 Elevational range center/m
黄颈凤鹛 <i>Yuhina flavicollis</i>		138	994	2845
火尾希鹛 <i>Minla ignotincta</i>		4	100	3100
纹喉凤鹛 <i>Yuhina gularis</i>		13	1086	2923
细纹噪鹛 <i>Garrulax lineatus</i>	E	10	1425	2840
小鳞胸鹛 <i>Pnoepyga pusilla</i>		3	100	2567
眼纹噪鹛 <i>Garrulax ocellatus</i>		26	1390	3142
杂色噪鹛 <i>Garrulax variegates</i>	E	4	755	3825
棕颈钩嘴鹛 <i>Pomatorhinus ruficollis</i>		3	100	2700
棕臀凤鹛 <i>Yuhina occipitalis</i>		79	1444	3205
鹑科 Motacillidae				
白鹑 <i>Motacilla alba</i>		1	100	2400
粉红胸鹀 <i>Anthus roseatus</i>		19	1231	4416
树鹀 <i>Anthus hodgsoni</i>		68	1672	4335
鹪鹩科 Troglodytidae				
鹪鹩 <i>Troglodytes troglodytes</i>		8	712	4063
卷尾科 Dicruridae				
黑卷尾 <i>Dicrurus macrocercus</i>		37	582	2565
灰卷尾 <i>Dicrurus leucophaeus</i>		1	100	2600
雀科 Passeridae				
棕颈雪雀 <i>Pyrgilauda ruficollis</i>		1	100	4300
山椒鸟科 Campephagidae				
短嘴山椒鸟 <i>Pericrocotus brevirostris</i>		11	465	3364
粉红山椒鸟 <i>Pericrocotus roseus</i>		1	100	3400
长尾山椒鸟 <i>Pericrocotus ethologus</i>		29	897	3252
山雀科 Paridae				
大山雀 <i>Parus major</i>		4	103	3150
褐冠山雀 <i>Parus dichrous</i>		19	1109	3432
黑冠山雀 <i>Parus rubidiventris</i>		4	100	3975
绿背山雀 <i>Parus monticolus</i>		176	1548	2916
煤山雀 <i>Parus ater</i>		16	352	3975
扇尾鹀科 Rhipiduridae				
白喉扇尾鹀 <i>Rhipidura albicollis</i>		3	100	2567
鹀科 Muscicapidae				
北灰鹀 <i>Muscicapa dauurica</i>		31	809	2671
橙胸姬鹀 <i>Ficedula strophiate</i>		6	1261	3267
大仙鹀 <i>Niltava grandis</i>		2	100	3500
方尾鹀 <i>Culicicapa ceylonensis</i>		2	100	2700
铜蓝鹀 <i>Eumyias thalassina</i>		13	585	2469
乌鹀 <i>Muscicapa sibirica</i>		19	516	2705
棕腹仙鹀 <i>Niltava sundara</i>		21	1624	2895
旋木雀科 Certhiidae				
红腹旋木雀 <i>Certhia nipalensis</i>	E	2	100	3200
旋木雀 <i>Certhia familiaris</i>		3	100	3300
鸦科 Corvidae				
大嘴乌鸦 <i>Corvus macrorhynchos</i>		7	403	3657

续表

目名 Order/科名 Family/ 中文名 拉丁名 Chinese & Scientific name	保护级别, 特有性 National protection grade, Endemism	多度 Abundance	分布幅 Species range size/m	垂直分布中心 Elevational range center/m
红嘴山鸦 <i>Pyrhocorax pyrrhocorax</i>		262	2013	4598
黄嘴蓝鹊 <i>Urocissa flavirostris</i>		8	1225	2750
黄嘴山鸦 <i>Pyrhocorax graculus</i>		20	1029	3305
松鸦 <i>Garrulus glandarius</i>		2	755	3150
星鸦 <i>Nucifraga caryocatactes</i>		8	922	3188
鸦雀科 Paradoxornithidae				
褐鸦雀 <i>Paradoxornis unicolor</i>		2	100	3000
岩鹳科 Prunellidae				
领岩鹳 <i>Prunella collaris</i>		77	758	4671
棕胸岩鹳 <i>Prunella strophiata</i>		64	491	4283
燕科 Hirundinidae				
烟腹毛脚燕 <i>Delichon dasypus</i>		108	399	3243
岩燕 <i>Ptyonoprogne rupestris</i>		15	100	2800
燕雀科 Fringillidae				
暗胸朱雀 <i>Carpodacus nipalensis</i>		15	414	4333
白斑翅拟蜡嘴雀 <i>Mycerobas carnipes</i>		68	1492	3641
白眉朱雀 <i>Carpodacus thura</i>	E	56	795	4164
大朱雀 <i>Carpodacus rubicilla</i>		20	530	4215
高山金翅雀 <i>Carduelis spinoides</i>		88	1468	2938
红眉朱雀 <i>Carpodacus pulcherrimus</i>		7	513	4029
红头灰雀 <i>Pyrhula erythrocephala</i>	E	23	1176	3635
红胸朱雀 <i>Carpodacus puniceus</i>		4	424	4800
黄颈拟蜡嘴雀 <i>Mycerobas affinis</i>		1	100	2400
黄嘴朱顶雀 <i>Carduelis flavirostris</i>		2	100	4600
林岭雀 <i>Leucosticte nemoricola</i>		12	650	4467
普通朱雀 <i>Carpodacus erythrinus</i>		4	100	4300
血雀 <i>Haematospiza sipahi</i>		17	504	2871
棕朱雀 <i>Carpodacus edwardsii</i>		2	274	4150
莺科 Sylviidae				
暗绿柳莺 <i>Phylloscopus trochiloides</i>		120	1875	3238
橙斑翅柳莺 <i>Phylloscopus pulcher</i>		101	1868	3659
淡黄腰柳莺 <i>Phylloscopus chloronotus</i>	E	127	1750	3275
冠纹柳莺 <i>Phylloscopus reguloides</i>		321	1883	3233
黑脸鹟莺 <i>Abroscopus schisticeps</i>		11	1015	2836
黄腹柳莺 <i>Phylloscopus affinis</i>		30	1351	4059
灰喉柳莺 <i>Phylloscopus maculipennis</i>		37	999	3270
金眶鹟莺 <i>Seicercus burkii</i>	E	50	974	3058
栗头鹟莺 <i>Seicercus castaniceps</i>		21	233	2648
强脚树莺 <i>Cettia fortipes</i>		3	358	2567
韦氏鹟莺 <i>Seicercus whistleri</i>	E	4	113	3075
乌嘴柳莺 <i>Phylloscopus magnirostris</i>		503	1692	3090
烟柳莺 <i>Phylloscopus fulgiventis</i>		24	652	3650
棕顶树莺 <i>Cettia brunnifrons</i>		23	603	4022

I : 国家一级保护动物 National First-class Protected Animal; II : 国家二级保护动物 National Second-class Protected Species; E: 特有种
Endemic species