

DOI: 10.20103/j.stxb.202409112196

吴敬,周美生,余大春,王光耀,余士龙,张婧,张保卫,李春林.天马国家级自然保护区鸟类群落对多尺度生境异质性的响应.生态学报, 2025, 45 (10): 5000-5011.

Wu J, Zhou M S, Yu D C, Wang G Y, Yu S L, Zhang J, Zhang B W, Li C L. Response of bird communities to multi-scale habitat heterogeneity in Tianma National Nature Reserve. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45 (10): 5000-5011.

天马国家级自然保护区鸟类群落对多尺度生境异质性的响应

吴 敬¹, 周美生², 余大春², 王光耀¹, 余士龙¹, 张 婧¹, 张保卫³, 李春林^{1,*}

1 安徽大学资源与环境工程学院, 合肥 230601

2 安徽天马国家级自然保护区管理局, 六安 237300

3 安徽大学生命科学学院, 合肥 230601

摘要: 探究不同尺度生境异质性对鸟类群落的影响, 对于保护实践至关重要。于 2023 年对安徽天马国家级自然保护区的鸟类群落进行 4 次季度调查, 并分析了多尺度生境异质性及相关环境因子对鸟类群落结构及 α 、 β 多样性的影响。野外调查共记录到鸟类 14593 只, 隶属于 10 目 37 科 126 种, 包括 20 种国家级重点保护物种和 3 种 IUCN 易危 (VU) 物种。鸟类个体数、物种数及多样性指数均与样线两侧 100 m 范围内生境异质性指数呈正相关; 距主道路距离越远, 鸟类个体数和物种数越少。不同食性集团鸟类的个体数对生境异质性的反应有所差异。 β 多样性由周转组分主导, 成对 β 多样性及其周转、嵌套组分均与生境异质性呈正相关。以上结果表明, 天马国家级自然保护区鸟类群落主要受不同尺度生境异质性的影响。建议增加鸟类栖息地的生境异质性, 以更好地保护鸟类多样性。

关键词: 鸟类群落; 生境异质性; β 多样性; 环境因子; 人类活动; 天马保护区

Response of bird communities to multi-scale habitat heterogeneity in Tianma National Nature Reserve

WU Jing¹, ZHOU Meisheng², YU Dachun², WANG Guangyao¹, YU Shilong¹, ZHANG Jing¹, ZHANG Baowei³, LI Chunlin^{1,*}

1 School of Resources and Environmental Engineering, Anhui University, Hefei 230601, China

2 Anhui Tianma National Nature Reserve Administration, Luan 237300, China

3 School of Life Sciences, Anhui University, Hefei 230601, China

Abstract: Exploring the effects of habitat heterogeneity at different scales on bird communities is crucial for conservation practices. This study conducted four seasonal surveys of bird communities in the Tianma National Nature Reserve, Anhui Province, in 2023, and tested the effects of multi-scale habitat heterogeneity and related environmental factors on bird community structure and α and β diversity. A total of 14,593 birds were recorded in the field, which belonged to 10 orders, 37 families, and 126 species, including 20 nationally protected species and 3 species classified as Vulnerable (VU) by the IUCN. The number of individuals, number of species, and Shannon-Wiener diversity index of birds were positively correlated with the 100 m habitat heterogeneity index, whereas the number of individuals and species exhibited a negative correlation with distance from the main road. The number of bird species feeding on invertebrates increased with the 500 m

基金项目: 安徽省自然科学基金优秀青年项目 (2108085Y09)

收稿日期: 2024-09-11; 网络出版日期: 2025-03-03

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lichunlin1985@163.com

habitat heterogeneity index, while the number of bird species feeding on vertebrates, fish and carrion exhibited a decrease with the same index. Conversely, the number of bird species feeding on vertebrates, fish and carrion demonstrated an increase with the 100 m building area index. The number of individuals of bird species feeding on plants and seeds, bird species feeding on fruits and nectar, and omnivorous birds exhibited an increase with the 100 m habitat heterogeneity index, while the number of individuals of bird species feeding on fruits and nectar and omnivorous birds demonstrated a rise with the 500 m water body area ratio. The number of bird species feeding on fruits and nectar and omnivorous birds exhibited an increase with the proportion of 500 m water body area and a decrease with distance from the main road. Different feeding guilds of birds showed varying responses to habitat heterogeneity. The overall β diversity was predominantly characterised by the turnover component. Pairwise β diversity increased with differences in the 100 m habitat heterogeneity index, the 500 m habitat heterogeneity index, and the distance from the main habitation, as well as with differences in the percentage of 100 m building area. The turnover component increased with differences in the 100 m habitat heterogeneity index, elevation, and distance from the main habitation. Additionally, the nested component increased. The nested component increased with differences in the 100 m habitat heterogeneity index, the 500 m habitat heterogeneity index and distance from the main habitation. These results indicate that the bird community in the Tianma National Nature Reserve is mainly influenced by habitat heterogeneity at different scales. It is recommended to increase habitat heterogeneity to better protect the bird diversity.

Key Words: avian communities; habitat heterogeneity; β diversity; environmental factors; human activities; Tianma Reserve

面对全球变化和生物多样性持续丧失的压力,阐明环境因子对生物群落的影响是制定相关保护对策的前提^[1]。鸟类是生态系统的关键组成部分之一,在食物链中占据着不同的营养级^[2]。作为数量庞大、分布广泛且行动活跃的脊椎动物群体,鸟类对环境变化和人为干扰十分敏感^[3-4]。鸟类群落及多样性的变化,能够在不同尺度上反映生态系统的健康状况^[5-6]。因此,揭示鸟类群落结构及其影响因子,有助于更好的掌握生物群落对栖息地环境变化的响应机制,对于生物多样性保护实践至关重要。

环境因子一直被认为是影响鸟类群落结构及多样性的重要因素,且不同的环境因子可能在不同的尺度上产生效应^[7-8]。在众多的环境因子中,生境异质性对维持不同水平的鸟类多样性具有重要作用。生境异质性的增加能够带来更多样化的生态位和资源,为具有特定需求的不同鸟类提供适宜的栖息地,使得更多物种共存^[9-10]。除了生境异质性,人为干扰也是影响鸟类群落的一个重要因素。不同鸟类对人为干扰的耐受能力存在差异,适应能力越强的鸟类越能在较强的人为干扰中生存^[11-12]。环境因子不仅会影响鸟类群落的 α 多样性,还会影响其 β 多样性,从而塑造了鸟类群落的空间格局^[13-14]。

大别山区地跨河南、安徽和湖北 3 省,是中国南北和东西物种交汇的桥梁^[15]。安徽天马国家级自然保护区位于安徽省西北部的大别山腹地,是中国东南部仅存的北亚热带次生林斑块。保护区植被以亚热带常绿-落叶阔叶混交林为主,复杂的自然环境和多样的植被类型为野生动物的栖息和繁衍提供了丰富资源^[16]。刘阳、王岐山等人对大别山区鸟类的资源监测、保护物种和群落的变化进行了相关研究,而关于多尺度生境异质性如何影响鸟类群落却鲜少研究^[17-19]。本研究在天马国家级自然保护区不同海拔区域进行鸟类季度调查,量化不同尺度生境异质性和人为干扰等环境因子,并采用基于距离矩阵的多元回归模型(MRM)分析不同尺度环境因子对鸟类群落 α 、 β 多样性的影响。本研究预期如下:(1)生境异质性越高, α 、 β 多样性越高;(2)人为干扰越强, α 多样性越高, β 多样性越低。本研究可以为大别山区鸟类多样性保护提供重要信息。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

安徽天马国家级自然保护区(31°10'—31°20'N, 115°20'—115°50'E)位于皖西边陲金寨县西南部,地处

鄂豫皖 3 省交界地带,总面积 28913.7 hm^2 (图 1)。保护区地形陡峭,地势由南向北呈阶梯状分布,坡度多在 10° — 30° 之间^[20]。保护区平均海拔在 800 m 左右,最高峰天堂寨海拔为 1729.18 m,相对高差最大达 1119 m。保护区属于北亚热带向南暖温带过渡地带,四季特征明显。年平均气温为 14.6°C ,年平均降水量为 2220 mm,年日照时数为 2225.5 h^[21]。保护区属于森林生态系统类型的自然保护区,植被类型以常绿-落叶阔叶混交林为主,植物覆盖度较高。在森林景观中散落分布着人口密度较低的村庄,村庄附近有斑块化的农田。村民们主要从事传统农业活动,主要经济来源为种植水稻、茶树和各种中药材等。

1.2 样线设置

以 $5\text{ km} \times 5\text{ km}$ 的网格覆盖研究区域,共有 36 个网格涉及到保护区。在保护区面积占比超过 25% 的网格内均布设一条样线,面积占比超过 70% 的区域再增设一条样线,以增加样线对保护区鸟类群落的代表性。共设置 30 条长度为 2 km 的固定样线,样线在网格内随机布设,且兼顾了不同土地覆被类型和海拔的梯度(图 1)。

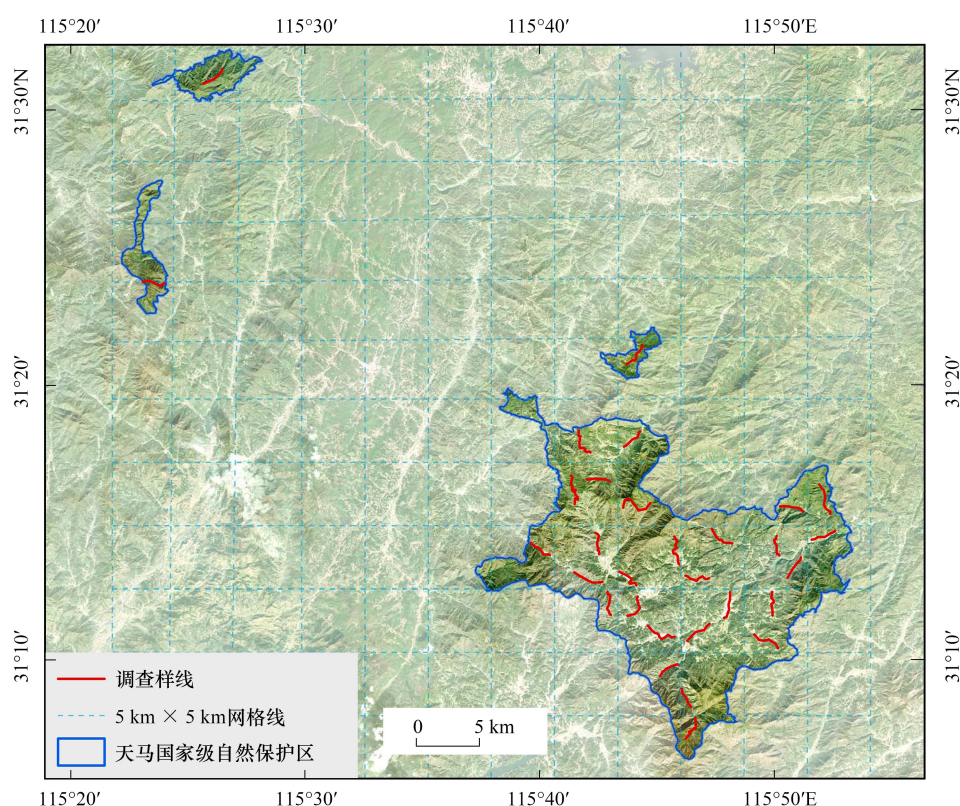


图 1 天马国家级自然保护区鸟类调查区域及样线分布

Fig.1 Study Area and Sample Lines Distribution of Bird Survey in Tianma National Nature Reserve

1.3 鸟类调查

于 2023 年 2 月至 11 月,采用样线法对鸟类群落进行 4 次季度调查。野外调查在晴朗无风或微风的天气进行,具体时间为鸟类较活跃的清晨和傍晚(日出后 3 小时和日落前 3 小时),在调查时间段之间平均分配所有样线。每次调查保证有至少两名野外经验丰富且受过专业培训的队员,调查时沿样线保持 2 km/h 匀速前进,一名队员主要负责识别鸟种及个体数量,另一名队员确认并记录。样线两侧 50 m 范围内停留或起飞以及通过声音辨别的鸟类都予以记录,而从后方飞过的鸟类不计在内。鸟类识别设备为双筒望远镜(Swarovski 10×42),鸟类分类和命名依照《中国鸟类分类与分布名录》(第四版)^[22]。

根据 Wilman 等人对鸟类觅食行为的研究^[23],将鸟类按照食性划分为 5 个觅食集团:食虫鸟类(主要取食昆虫及其幼虫等无脊椎动物)、食谷鸟类(主要取食植物种子和农作物)、食肉鸟类(主要取食鱼类、鸟类和哺

乳动物等脊椎动物)、食果鸟类(主要取食植物果实和花蜜)和杂食鸟类(兼食植物和昆虫)。

1.4 环境因子

选择并量化 9 种可能影响鸟类群落的环境变量,归为 3 组:土地覆被、海拔及人为干扰(表 1)。

1) 土地覆被:在 LocaSpace Viewer 4(version 4.3.6)软件中选择 2023 年 5 月 1 日的高分辨率天地图遥感影像(16 级,分辨率 2 m),对样线两侧 500 m 范围内土地覆被类型进行目视判读。将土地覆被类型划分为森林、农田、建筑物和水体 4 类,在样线两侧 100 m 和 500 m 范围内分别量化各土地覆被类型的面积占比,并计算生境异质性指数(H'_{100m} ; H'_{500m})。

$$H'_{100m} = - \sum_{i1=1}^n P_{i1} \log P_{i1}$$

$$H'_{500m} = - \sum_{i2=1}^k P_{i2} \log P_{i2}$$

式中, P_{i1} 和 P_{i2} 分别为样线两侧 100 m 和 500 m 范围内第 i 类土地覆被类型的占比; n 和 k 分别为每条样线两侧 100 m 和 500 m 范围内的土地覆被类型总数。

2) 海拔:量化样线的起点、中点及终点三个位置的海拔高度,计算其平均值作为该条样线的海拔。

3) 人为干扰:选择保护区核心区、主要道路(国道或省道)以及人口聚居区(聚居区面积 > 50 hm²) 距离样线中点的最短欧式距离来量化人类活动对鸟类群落的影响强度。

表 1 天马国家级自然保护区实测环境变量及相应描述

Table 1 Measured environmental variables and corresponding descriptions in Tianma National Nature Reserve

变量 Variable	描述 Description
土地覆被 Land cover	
100 m、500 m 森林面积占比 Percentage of 100 m, 500 m forested area	样线两侧 100 m 或 500 m 范围内森林(树林和灌丛)的面积占比(%)
100 m、500 m 农田面积占比 Percentage of 100 m, 500 m farmland area	样线两侧 100 m 或 500 m 范围内农田(种植农作物的水田和旱田)的面积占比(%)
100 m、500 m 建筑物面积占比 Percentage of 100 m and 500 m building area	样线两侧 100 m 或 500 m 范围内建筑物(居住地和交通用地)的面积占比(%)
100 m、500 m 水体面积占比 Percentage of 100 m and 500 m water body area	样线两侧 100 m 或 500 m 范围内水体(河流及水塘)的面积占比(%)
100 m、500 m 生境异质性指数 100 m, 500 m habitat heterogeneity index	样线两侧 100 m 或 500 m 范围内土地覆被类型的 Shannon-Wiener 多样性指数(H'_{100m} ; H'_{500m})
海拔 Altitude	样线起点、中点及终点三个位置的海拔高度,其平均值作为该条样线的海拔高度(km)
人为干扰 Human interference	
距主道路距离 Distance from major roads	样线与最近道路(省道或国道)之间的最短欧式距离(km)
距聚居区距离 Distance from populated areas	样线与最近人口聚居区(面积 > 50 hm ²)之间的最短欧式距离(km)
距核心区距离 Distance from core areas	样线与保护区核心区边缘的最短欧式距离(km)

1.5 数据分析

基于鸟类个体数,计算每个季节的物种累积曲线来评估样本量是否足够代表鸟类群落。对于每条样线,使用鸟类个体数、物种数、Shannon-Wiener 多样性指数(H')和 Pielou 均匀度指数(J)来量化鸟类群落物种多样性。其计算公式分别为:

$$H' = - \sum_{i=1}^S P_i \log P_i$$

$$J = H'/S$$

式中, P_i 为每条样线中第 i 个物种个体数占样线总个体数的比例, S 为每条样线记录到的物种数。

分别使用 Shapiro-Wilk 检验与 Levene 检验评估鸟类物种多样性数据分布的正态性和方差齐性。对不满足正态分布的个体数、Shannon-Wiener 多样性指数和 Pielou 均匀度指数进行 Box-Cox 转换以符合正态性和方差齐性。

采用多重响应置换法 (MRPP) 检验不同季节的鸟类物种组成是否存在显著差异^[24]。MRPP 是一组基于 Bray-Curtis 距离的统计检验, 用于判断组间数据是否存在显著差异。采用主坐标分析法 (PCoA), 可视化地展示不同季节鸟类群落组成的差异^[25]。PCoA 是一种基于距离矩阵产生排序的多变量统计分析方法。基于 Bray-Curtis 距离矩阵, 利用物种丰度构建 PCoA 排序图, 使用 Cailliez 校正排除各 PCoA 轴可能产生的负特征值的影响。在 PCoA 排序图中, 具有相似物种组成的样线 (群落) 被绘制得更近。

采用多元线性回归 (MLR) 检验鸟类群落多样性指数与环境因子和季节的关系。数据进行 Z-Score 标准化后, 以多样性指数作为响应变量, 环境因子和季节作为解释变量, 进行向后逐步回归模型拟合。当赤池信息准则 (AIC) 取最小值时表示模型拟合优度最佳。使用 R 包 *emmeans* 进行多重比较, 检验物种多样性在季节间的差异。此外, 使用 MLR 检验不同食性集团的鸟类个体数对环境因子和季节的响应。

基于物种存在与否的数据, 使用 Sørensen 相异性指数计算成对 β 多样性 (β_{sor}), 并将其分解为物种周转 (β_{sim}) 和嵌套 (β_{sne}) 两个组分^[26]。其计算公式为:

$$\beta_{\text{sor}} = \frac{b+c}{2a+b+c}$$

$$\beta_{\text{sim}} = \frac{\min(b, c)}{a + \min(b, c)}$$

$$\beta_{\text{sne}} = \beta_{\text{sor}} - \beta_{\text{sim}} = \frac{|b-c|}{2a+b+c} \times \frac{a}{a + \min(b, c)}$$

式中, a 为两条样线中共有的物种数, b 和 c 分别为样线 1 和 2 中各自独有的物种数。

总体 β 多样性 (β_{SOR}) 及其分解组分周转 (β_{SIM}) 与嵌套 (β_{SNE}) 计算公式为:

$$\beta_{\text{SOR}} = \frac{[\sum_{i < j} \min(b_{ij}, b_{ji})] + [\sum_{i < j} \max(b_{ij}, b_{ji})]}{2[\sum_i S_i - S_T] + [\sum_{i < j} \min(b_{ij}, b_{ji})] + [\sum_{i < j} \max(b_{ij}, b_{ji})]}$$

$$\beta_{\text{SIM}} = \frac{[\sum_{i < j} \min(b_{ij}, b_{ji})]}{[\sum_i S_i - S_T] + [\sum_{i < j} \min(b_{ij}, b_{ji})]}$$

$$\beta_{\text{SNE}} = \frac{[\sum_{i < j} \min(b_{ij}, b_{ji})] - [\sum_{i < j} \max(b_{ij}, b_{ji})]}{2[\sum_i S_i - S_T] + [\sum_{i < j} \min(b_{ij}, b_{ji})] + [\sum_{i < j} \max(b_{ij}, b_{ji})]} \times$$

$$\frac{[\sum_i S_i - S_T]}{[\sum_i S_i - S_T] + [\sum_{i < j} \min(b_{ij}, b_{ji})]}$$

式中, S_i 为样线 i 记录到的物种数, S_T 为所有样线记录到的物种数, b_{ij} 和 b_{ji} 分别为样线 i 和样线 j 中各自独有的物种数。

通过 β_{ratio} 判定哪一分解组分对总体 β 多样性 (β_{SOR}) 的贡献更大, 计算公式为:

$$\beta_{\text{ratio}} = \beta_{\text{SNE}} / \beta_{\text{SOR}}$$

当 $\beta_{\text{ratio}} < 0.5$ 时, 表明周转组分贡献更大; 当 $\beta_{\text{ratio}} > 0.5$ 时, 表明嵌套组分贡献更大。

使用基于距离矩阵的多元回归模型 (MRM) 检验不同季节成对 β 多样性及其周转和嵌套组分与环境因子距离矩阵之间的关系^[27]。MRM 是一种多变量空间分析, 它基于对象间相似或相异度矩阵来代替原始变量组分建立多元回归, 评估环境因子对群落组成的效应^[27]。采用后向移除法, 根据包含全部变量的模型拟合后结

果,将显示最大 P 值的变量删除后重新拟合直至所有变量达到显著水平。

在进行向后逐步回归分析和 MRM 分析之前,计算全部变量模型中的方差膨胀因子(VIF)来检验自变量之间的多重共线性程度。选择保留 VIF 值小于 10 的环境变量,剔除共线性较高的 100 m/500 m 森林面积占比、100 m/500 m 农田面积占比和距核心区距离等环境因子。筛选后的环境变量分别为 100 m/500 m 水体面积占比、100 m/500 m 建筑物面积占比、100 m/500 m 生境异质性指数、海拔、距主道路距离和距聚居区距离。

所有统计分析均在 R 4.3.2 版本中进行。使用 R 包 *Vegan* 进行物种多样性指数计算及多元回归分析,使用 R 包 *betapart* 和 *ecodist* 进行 β 多样性分析。所有统计分析显著水平均设为 $P<0.05$ 。

2 结果

2.1 鸟类群落

4 次野外调查共发现鸟类 14593 只,隶属于 10 目 37 科 126 种。每个季节的物种累积曲线都显示出清晰的渐进曲线,表明本研究样本量足以获得较完整的鸟类群落物种组成(图 2)。

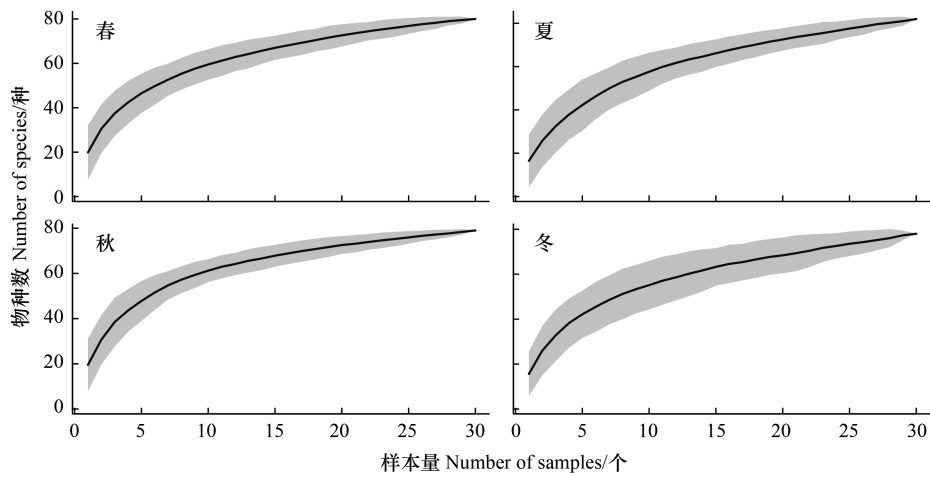


图 2 不同季节的物种累积曲线

Fig.2 Species accumulation curves in different seasons

图中灰色阴影区间表示置信水平为 95%

在所有调查到的鸟类中,留鸟有 64 种,夏候鸟有 26 种,旅鸟有 19 种,冬候鸟有 17 种,分别占总种数的 50.8%、20.6%、15.1%和 13.5%。鸟类个体数最多的是食虫鸟类,为 8876 只;最少的是食肉鸟类,为 370 只;鸟类物种数最多的是食虫鸟类,为 73 种;最少的是食果鸟类,为 4 种(表 2)。秋季鸟类数量最多,为 5551 只;春季数量最少,为 2596 只。夏季鸟类物种数最多,为 82 种;冬季物种数最少,为 78 种。

表 2 天马国家级自然保护区不同食性集团鸟类物种数和个体数

Table 2 Number of species and individuals of birds in different feeding groups in Tianma National Nature Reserve

食性集团 Feeding groups	个体数(只)/物种数(种) Number of Individuals/Species			
	春 Spring	夏 Summer	秋 Autumn	冬 Winter
食虫鸟类 Invertebrate birds	1586/44	1815/48	3517/43	1958/41
食谷鸟类 PlantSeed birds	130/10	275/7	605/13	439/12
食肉鸟类 VertFishScav birds	97/9	86/8	106/5	81/6
食果鸟类 FruiNect birds	148/4	404/4	278/3	63/3
杂食鸟类 Omnivore birds	635/13	532/15	1045/16	793/16
共计 Total	2596/80	3112/82	5551/80	3334/78

在记录到的物种中,国家一级重点保护野生动物有 1 种,为白冠长尾雉 (*Syrnaticus reevesii*);国家二级重点保护野生动物有 19 种,如红嘴相思鸟 (*Leiothrix lutea*)、红喉歌鸲 (*Calliope calliope*) 和黑鸢 (*Milvus migrans*) 等。列入世界自然保护联盟 (IUCN) 红色名录易危 (VU) 物种的有 3 种,为白冠长尾雉、白喉林鹑 (*Cyornis brunneatus*) 和白颈鸦 (*Corvus pectoralis*)。列入《濒危野生动植物种国际贸易公约》(CITES) 附录 II 的物种有 7 种,如领鸺鹠 (*Glaucidium brodiei*)、红角鸮 (*Otus sunia*) 和红隼 (*Falco tinnunculus*) 等。列入中国生物多样性红色名录濒危 (EN) 物种有 1 种,为白冠长尾雉;易危 (VU) 物种有 1 种,为白喉林鹑;近危 (NT) 物种有 10 种,如蓝鹇 (*Emberiza siemsseni*)、红脚隼 (*Falco amurensis*) 和白腹鹞 (*Circus spilonotus*) 等。

2.2 鸟类群落 α 多样性

秋季的鸟类个体数最多 ($P<0.001$),物种数和 Shannon-Wiener 多样性指数也表现出较高的水平 (物种数, $P=0.002$;Shannon-Wiener 多样性指数, $P=0.005$)。春季的 Shannon-Wiener 多样性指数和 Pielou 均匀度指数均大于夏季 (Shannon-Wiener 多样性指数, $P=0.001$;Pielou 均匀度指数, $P=0.012$) (图 3)。

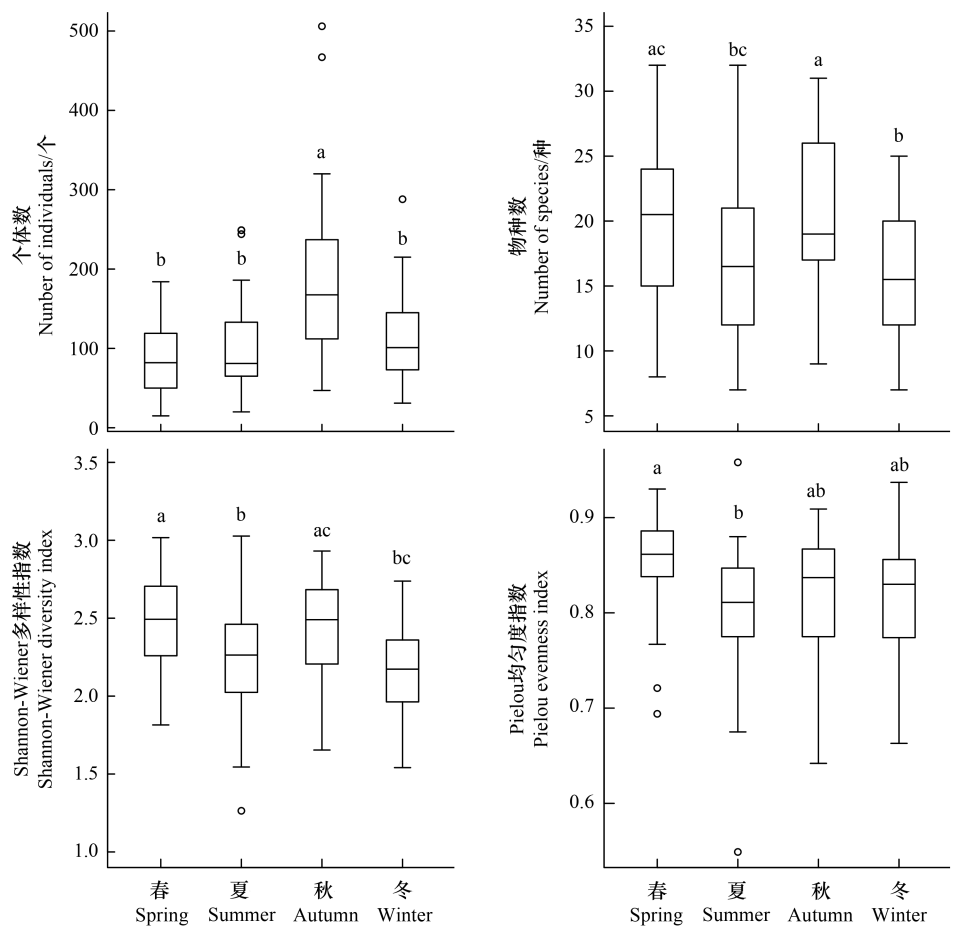


图 3 天马国家级自然保护区不同季节鸟类个体数、物种数及物种多样性比较

Fig.3 Comparison of the number of individuals, species and species diversity of birds in different seasons in Tianma National Nature Reserve

箱线图上方具有相同小写英文字母则表示两季节间差异不显著

鸟类个体数、物种数和 Shannon-Wiener 多样性指数均与 100 m 生境异质性指数呈正相关 (个体数, $P<0.001$;物种数, $P<0.001$;Shannon-Wiener 多样性指数, $P<0.001$),鸟类个体数、物种数还与距主道路距离呈负相关 (个体数, $P=0.005$;物种数, $P=0.033$) (表 3)。

表 3 天马国家级自然保护区鸟类群落 α 多样性与环境因子和季节的回归分析结果Table 3 Regression analyses of bird community α -diversity with environmental factors and seasons in Tianma National Nature Reserve

因变量 Dependent variable	自变量 Independent variable	回归系数 Regression coefficient	标准误差 Standard error	t 值 t value	P	AIC 值 AIC value	校正后 R^2 Adjusted R^2	F
个体数 Number of individuals	冬	0.419	0.194	2.154	0.033	-1.320	0.433	$F_{5,114}=19.190$
	秋	1.192	0.194	6.131	< 0.001			
	夏	0.217	0.194	1.117	0.266			
物种数 Number of species	100 m 生境异质性指数	0.459	0.069	6.655	<0.001	164.440	0.421	$F_{5,114}=18.300$
	距主道路距离	-0.194	0.069	-2.812	0.005			
	冬	-0.573	0.196	-2.917	0.004			
	秋	0.136	0.196	0.693	0.489			
	夏	-0.436	0.196	-2.220	0.028			
	100 m 生境异质性指数	0.575	0.069	8.243	< 0.001			
Shannon-Wiener 多样性指数 Shannon-Wiener diversity index	距主道路距离	-0.150	0.069	-2.156	0.033	115.790	0.388	$F_{5,114}=16.100$
	冬	-0.821	0.202	-4.065	< 0.001			
	秋	-0.144	0.202	-0.713	0.477			
	夏	-0.779	0.202	-3.859	< 0.001			
Pielou 均匀度指数 Pielou evenness index	100 m 生境异质性指数	0.511	0.071	7.123	< 0.001	-3.760	0.062	$F_{3,116}=3.627$
	距主道路距离	-0.115	0.071	-1.613	0.109			
	冬	-0.614	0.250	-2.458	0.015			
	秋	-0.528	0.250	-2.114	0.037			
	夏	-0.779	0.250	-3.115	0.002			

对多样性指数使用 Box-cox 法进行正态转换,再进行 Z-Score 标准化;AIC:赤池信息准则 Akaike Information Guidelines;AIC 值最小时表示模型拟合优度最佳

2.3 鸟类群落组成

不同季节的鸟类物种组成存在显著差异(表 4)。PCoA 排序图中显示鸟类群落不同季节间形成了较清晰的分组,春季和秋季之间尤为明显(图 4)。

表 4 天马国家级自然保护区不同季节鸟类群落的 MRPP 两两比较

Table 4 Pairwise comparisons of bird communities using MRPP in different seasons in Tianma National Nature Reserve

两两比较 Pairwise comparisons	A 值 A value	P	两两比较 Pairwise comparisons	A 值 A value	P
冬 vs 春 Winter vs Spring	0.038	0.001	春 vs 夏 Spring vs Summer	0.020	0.001
冬 vs 夏 Winter vs Summer	0.048	0.001	春 vs 秋 Spring vs Autumn	0.054	0.001
冬 vs 秋 Winter vs Autumn	0.029	0.001	夏 vs 秋 Summer vs Autumn	0.050	0.001

MRPP:多重响应置换分析 Multi-response permutation procedure; A 值用来评价组内与组间差异, $A>0$ 表示组间差异大于组内差异

秋季的食虫鸟类个体数最多($P<0.001$)(表 5),食谷和杂食鸟类个体数也表现较高的水平(食谷鸟类, $P=0.016$;杂食鸟类, $P=0.038$);冬季的食果鸟类个体数最少($P=0.028$),食肉鸟类个体数没有显著的季节差异。

表 5 天马国家级自然保护区不同季节每条样线各食性集团鸟类个体数平均值

Table 5 Mean number of bird individuals of each feeding group in each transect in different seasons in Tianma National Nature Reserve

食性集团 Feeding group	平均值±标准差 Mean±SD			
	春 Spring	夏 Summer	秋 Autumn	冬 Winter
食虫鸟类 Invertebrate birds	52.8±31.4b	60.5±46.7b	117.2±79.7a	65.2±38.8b
食谷鸟类 PlantSeed birds	4.3±5.2bd	9.1±11.7cd	20.1±24.4a	14.6±14.4ac
食肉鸟类 VertFishScav birds	3.2±2.6a	2.8±4.8a	3.5±4.3a	2.7±2.7a
食果鸟类 FruiNect birds	4.9±5.7bd	13.4±14.1a	9.2±14.4ab	2.1±4.6cd
杂食鸟类 Omnivore birds	21.1±12.2b	17.7±13.2b	34.8±28.1a	26.4±24.9ab

具有相同字母的季节之间不存在显著差异

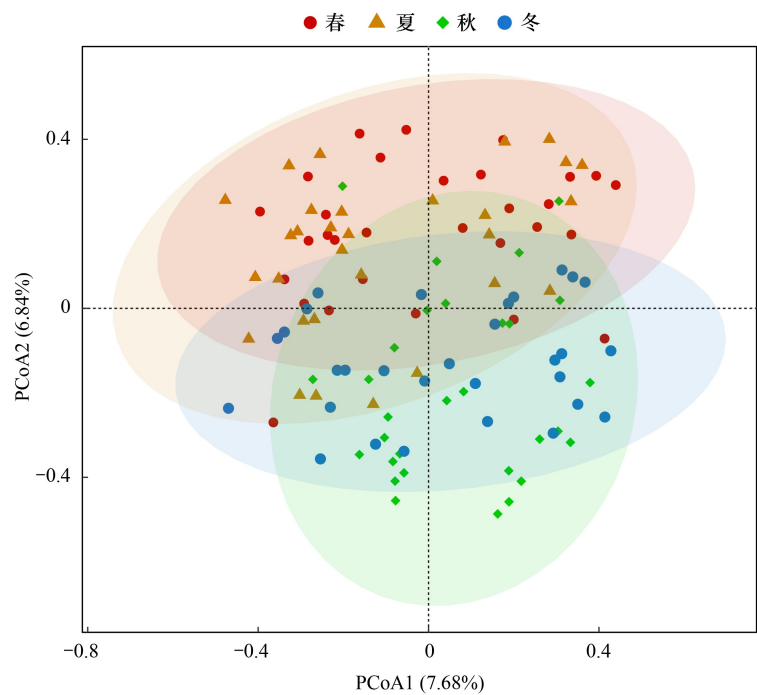


图 4 基于主坐标分析 (PCoA) 对不同季节鸟类群落的排序

Fig.4 Ordering of bird communities in different seasons based on Principal Coordinate Analysis (PCoA)

食虫鸟类个体数与 500 m 生境异质性指数呈正相关 ($P<0.001$); 食肉鸟类个体数与 500 m 生境异质性指数呈负相关 ($P=0.006$), 与 100 m 建筑物面积占比呈正相关 ($P=0.002$); 食谷鸟类、食果鸟类及杂食鸟类个体数均与 100 m 生境异质性指数呈正相关 (食谷鸟类, $P<0.001$; 食果鸟类, $P<0.001$; 杂食鸟类, $P=0.002$); 食果鸟类和杂食鸟类个体数均与 500 m 水体面积占比呈正相关 (食果鸟类, $P=0.005$; 杂食鸟类, $P=0.007$), 与距主道路距离呈负相关 (食果鸟类, $P=0.009$; 杂食鸟类, $P=0.037$); 此外, 食果鸟类个体数还与距聚居区距离呈正相关 ($P=0.011$)。

2.4 鸟类群落 β 多样性格局

不同样线之间的总体及成对 β 多样性在不同季节间均表现较高的水平, 表明鸟类群落组成差异较大 (表 6)。与嵌套组分相比, 物种周转组分对总体及成对 β 多样性的贡献更大, 表明群落的空间差异更可能是物种空间替换而不是丰富度差异的结果 ($\beta_{ratio}<0.5$)。

表 6 不同季节鸟类总体 β 多样性、成对 β 多样性及各自分解组分

Table 6 Overall β diversity, paired β diversity and their respective components in different seasons

总体 β 多样性 Multiple-site β diversity	春 Spring	夏 Summer	秋 Autumn	冬 Winter	成对 β 多样性 Paired β diversity	春 Spring	夏 Summer	秋 Autumn	冬 Winter
β_{SOR}	0.902	0.908	0.902	0.913	β_{sor}	0.545	0.567	0.542	0.596
β_{SIM}	0.860	0.861	0.863	0.877	β_{sim}	0.442	0.447	0.445	0.496
β_{SNE}	0.042	0.047	0.039	0.036	β_{sne}	0.103	0.120	0.097	0.100
β_{ratio}	0.047	0.052	0.043	0.039	β_{ratio}	0.189	0.212	0.179	0.168

β_{SOR} 表示总体 β 多样性, β_{SIM} 及 β_{SNE} 表示总体 β 多样性的周转及嵌套组分; β_{sor} 表示成对 β 多样性, β_{sim} 及 β_{sne} 表示成对 β 多样性的周转及嵌套组分; β_{ratio} 表示总体及成对 β 多样性中各自分解组分的贡献

春季鸟类群落的成对 β 多样性及其周转和嵌套组分均与 100 m 生境异质性指数的差异呈正相关, 成对 β 多样性还与 100 m 建筑物面积占比的差异呈负相关 (表 7)。夏季成对 β 多样性及其嵌套组分均与 100 m 生

境异质性指数的差异呈正相关,成对 β 多样性及其周转组分均与距主居住地距离的差异呈正相关。秋季成对 β 多样性与 500 m 生境异质性指数的差异呈正相关,其周转组分与 100 m 生境异质性指数的差异呈正相关,其嵌套组分与距主道路距离的差异呈正相关。冬季成对 β 多样性及其嵌套组分均与 100 m 生境异质性指数的差异呈正相关,其嵌套组分还与 500 m 生境异质性指数的差异呈正相关,其周转组分与海拔的差异呈正相关。

表 7 不同季节鸟类群落成对 β 多样性与环境因子的关系

Table 7 Relationship between paired β diversity of bird communities and environmental factors in different seasons

季节 Seasons	成对 β 多样性 Paired β diversity	环境因子 Environmental factor	回归系数 Regression coefficient	P	截距 Intercept	R^2	F
春 spring	β_{sor}	100 m 建筑物面积占比	-0.026	0.042	0.564	0.221	61.184
		100 m 生境异质性指数	0.055	< 0.001			
	β_{sim}	100 m 生境异质性指数	0.022	0.033	0.457	0.027	12.150
夏 Summer	β_{sne}	100 m 生境异质性指数	0.029	< 0.001	0.107	0.107	52.022
	β_{sor}	100 m 生境异质性指数	0.028	0.002	0.586	0.255	74.166
		距聚居区距离	0.047	0.004			
秋 Autumn	β_{sim}	距聚居区距离	0.053	0.001	0.462	0.129	63.936
	β_{sne}	100 m 生境异质性指数	0.017	0.023	0.124	0.028	12.433
	β_{sor}	500 m 生境异质性指数	0.038	< 0.001	0.560	0.132	65.861
冬 Winter	β_{sim}	100 m 生境异质性指数	0.031	0.004	0.460	0.054	24.913
	β_{sne}	距主道路距离	0.035	< 0.001	0.100	0.175	91.883
	β_{sor}	100 m 生境异质性指数	0.043	< 0.001	0.617	0.129	64.117
	β_{sim}	海拔	0.032	0.023	0.514	0.045	20.436
	β_{sne}	100 m 生境异质性指数	0.019	0.003	0.103	0.202	54.645
		500 m 生境异质性指数	0.025	< 0.001			

3 讨论

大别山区作为北亚热带鸟类多样性保护的典型区域,在维持鸟类多样性方面发挥着重要作用^[15]。本研究在天马国家级自然保护区中记录到大量的鸟类,其中不乏国家一、二级重点保护野生动物种及 IUCN 红色名录易危(VU)物种等。保护区的鸟类群落 α 和 β 多样性均表现出较高水平,表明该保护区在鸟类多样性保护方面取得了显著成效,这一保护效果对于维持北亚热带森林生态系统的生物多样性具有重要意义。

天马保护区鸟类群落 α 多样性在不同季节间存在显著差异。秋季的鸟类个体数最多,可能与鸟类的迁徙行为有关。在秋季迁徙期,北方鸟类逐渐向南迁徙的过程中,可能在途中停留和栖息。在此期间,到达保护区的旅鸟和冬候鸟的数量及种类逐渐增加,导致秋季鸟类个体数高于其他季节,物种数和多样性也较其他季节表现出较高的水平。春季鸟类多样性较高,可能是由于大量昆虫在春季开始活跃,鸟类食物资源的增加有助于支持更多的鸟类生存,使得鸟类多样性增加^[28]。此外,许多候鸟从越冬地返回繁殖地时过境保护区也可能会使鸟类多样性增加。

生境异质性对天马保护区鸟类群落 α 、 β 多样性均有显著影响。鸟类个体数、物种数和多样性指数均随 100 m 生境异质性升高而增加,这种正向的异质性-多样性关系在很多研究中已被证实^[9]。基于生态位分化理论,生态位异质性越强,物种数量越多^[29]。生态位空间的分化能够使更多的物种共存,不同鸟类可以占据不同的生态位,减少对资源的竞争,使物种多样性增加。在 100 m 尺度上,鸟类不仅可以从多样化的栖息地中获得资源,还能够从不同的土地覆被类型中获得更多的觅食和筑巢机会,这些都表明 100 m 生境异质性的增加有利于保护鸟类多样性。值得指出的是,生境异质性对鸟类群落 α 多样性的影响主要体现在较小尺度(100 m 范围),而 500 m 生境异质性对鸟类群落 α 多样性没有显著影响,这主要是由于鸟类的生存与较小尺

度的生境关联更直接^[30]。

相对于群落的嵌套,物种周转过程对本研究区域的鸟类群落 β 多样性的贡献更大,这与 Baselga 等人的研究结果一致^[31–32]。春、夏和冬季鸟类的成对 β 多样性及其嵌套组分,春、秋季鸟类的周转组分均随 100 m 生境异质性指数差异增大而增大,表明 100 m 生境异质性指数可能是保护区鸟类群落组成在空间上差异的主要影响因子。根据生境异质性假说,土地覆被类型复杂性的增加能够促进不同栖息地生态位和小环境异质性的增加,使得由不同土地覆被类型组合形成的生境之间差异进一步增大,鸟类物种在不同生境间逐渐发生替换现象,导致物种空间周转组分的增加^[10]。而嵌套组分的增加可能是由于生境嵌套导致。生境异质性差异的增加可能意味着不同区域之间出现生境的嵌套,导致物种组成差异变大,从而形成了嵌套组分。秋季成对 β 多样性与冬季成对 β 多样性的嵌套组分均随 500 m 生境异质性指数差异增大而增大,表明成对 β 多样性及其分解组分同样在 100 m/500 m 尺度上受到生境异质性的影响,并且随着生境异质性差异增大而增大。

不同食性集团鸟类的个体数量对生境异质性的反应也有所差异。食虫鸟类个体数随 500 m 生境异质性指数升高而增多,可能是因为多样的土地覆被类型能够提供更多的食物资源,包括丰富的谷类作物、无脊椎动物、植物果实和种子,满足了不同食性鸟类的生存需求。食谷、食果及杂食鸟类的个体数也均随 100 m 生境异质性指数升高而增多,表明生境异质性仍然是影响不同食性鸟类数量的主导因素。食肉鸟类个体数随 500 m 生境异质性指数升高而减少。觅食理论表明,决定食肉鸟类捕猎地点的不是猎物的数量,而是猎物的可获得性^[33]。多样化的生境为动物提供食物、筑巢和栖息的资源,同时也成为它们躲避食肉鸟类的庇护所,导致食肉鸟类无法从中获取更多的食物资源。

人为干扰和海拔因子也对天马保护区鸟类群落 α 、 β 多样性存在影响。距离主道路越远,鸟类个体数和物种数均减少。可能是由于道路两侧生境更为开阔,距离道路越远的区域植被郁闭度越大,林相较为单一,导致鸟类个体数和物种数减少^[34–35]。成对 β 多样性的嵌套组分随距主道路距离的差异增大而增大,可能是由于人为干扰导致了非随机性物种丧失^[36]。离主道路越近,干扰强度越高,对干扰适应性强的鸟类能够继续生存,而其他鸟类逐渐消失,导致出现嵌套结构。成对 β 多样性的周转组分随海拔的差异增大而增大。海拔可引起温度、水分和光照等因子的改变,从而对鸟类成对 β 多样性的周转组分产生显著影响,这与 Wang 等人研究的结果一致^[37–38]。物种趋向于在特定的海拔生活,而非存在整个海拔梯度^[39]。物种组成差异随海拔梯度升高呈现单调递增模式,可能归因于垂直的空间隔离减少了种间竞争,使得更多物种共存,表明栖息地海拔梯度的差异对鸟类群落组成的重要性^[40]。

4 结论

天马国家级自然保护区拥有丰富的鸟类多样性,鸟类群落 α 和 β 多样性均较高,表明保护区对鸟类多样性的保护卓有成效。本研究发现,天马保护区鸟类群落 α 多样性主要受到生境异质性和人为干扰的影响。 β 多样性由周转组分占主导,成对 β 多样性及其周转、嵌套组分均与生境异质性呈正相关。在影响鸟类群落的所有环境因子中,100 m/500 m 生境异质性指数对保护区鸟类群落 α 和 β 多样性格局的影响最为显著。不同食性集团鸟类的个体数对生境异质性的反应有所差异。在人类活动导致环境改变和全球生物多样性急剧下降的背景下,建议增加保护区的生境异质性,以更好的保护鸟类多样性。

致谢:安徽大学资源与环境工程学院梁玥、刘滕滕、袁明赞、路志如、朱阿平、朱强等参与调查,特此致谢。

参考文献 (References):

- [1] Dendup P, Wangdi L, Jamtsho Y, Kuenzang P, Gyeltshen D, Tashi T, Rigzin U, Jamtsho Y, Dorji R, Dorji R, Jamtsho Y, Lham C, Tshering B. Bird diversity and conservation threats in Jigme Dorji National Park, Bhutan. *Global Ecology and Conservation*, 2021, 30: e01771.
- [2] 洪咏怡, 卢训令, 赵海鹏. 黄淮平原农业景观不同生境鸟类多样性特征及年际动态. *生态学报*, 2021, 41(5): 2045–2055.
- [3] de Matos Sousa N O, Lopes L E, Costa L M, Motta-Junior J C, de Freitas G H S, Dornas T, de Vasconcelos M F, Nogueira W, de Magalhães Tolentino V C, De-Carvalho C B, Barbosa M O, Ubaid F K, Nunes A P, Malacco G B, Marini M Â. Adopting habitat-use to infer movement

- potential and sensitivity to human disturbance of birds in a Neotropical Savannah. *Biological Conservation*, 2021, 254: 108921.
- [4] Xu X, Xie Y J, Qi K, Luo Z K, Wang X R. Detecting the response of bird communities and biodiversity to habitat loss and fragmentation due to urbanization. *Science of the Total Environment*, 2018, 624: 1561-1576.
- [5] O'Connell T J, Jackson L E, Brooks R P. Bird guilds as indicators of ecological condition in the central Appalachians. *Ecological Applications*, 2000, 10(6): 1706.
- [6] Canterbury G E, Martin T E, Petit D R, Petit L J, Bradford D F. Bird communities and habitat as ecological indicators of forest condition in regional monitoring. *Conservation Biology*, 2000, 14(2): 544-558.
- [7] Rotenberry J T, Wiens J A. Temporal variation in habitat structure and shrubsteppe bird dynamics. *Oecologia*, 1980, 47(1): 1-9.
- [8] MacArthur R H, MacArthur J W, Preer J. On bird species diversity. II. Prediction of Bird Census from Habitat Measurements. *The American Naturalist*, 1962, 96(888): 167-174.
- [9] MacArthur R H. Environmental factors affecting bird species diversity. *The American Naturalist*, 1964, 98(903): 387-397.
- [10] Simpson E H. Measurement of diversity. *Nature*, 1949, 163(4148): 688.
- [11] Wang X, Zhu G, Ma H H, Wu Y, Zhang W W, Zhang Y, Li C L, de Boer W F. Bird communities' responses to human-modified landscapes in the southern Anhui Mountainous Area. *Avian Research*, 2022, 13: 100006.
- [12] Julliard R, Jiguet F, Couvet D. Common birds facing global changes: what makes a species at risk? *Global Change Biology*, 2004, 10(1): 148-154.
- [13] Lin Z W, Liu G H, Guo K, Wang K, Wijewardene L, Wu N C. Scales matter: regional environment factors affect α diversity but local factors affect β diversity of macroinvertebrates in Thousand Islands Lake catchment area. *Ecological Indicators*, 2024, 158: 111561.
- [14] Bhatt D, Joshi K K. Bird assemblages in natural and urbanized habitats along elevational gradient in Nainital district (western Himalaya) of Uttarakhand state, India. *Current Zoology*, 2011, 57(3): 318-329.
- [15] Liu Y, Zhang Z W, Li J Q, Zhang Y, Lu S S, Ruan X F. A survey of the birds of the Dabie Shan range, central China. *Forktail*, 2008, 24: 80-91.
- [16] 钟家堂. 安徽天马自然保护区生物资源特点与保护管理对策. 林业勘查设计, 2006(1): 38-41.
- [17] 王岐山, 邢庆仁, 胡小龙, 熊成培. 安徽大别山北坡鸟类. 野生动物, 1983, 55-57.
- [18] 周磊, 万雅琼, 洪欣, 张恒, 钱立富, 王陈成, 孔政, 赵凯, 李佳琦, 张保卫. 利用红外相机技术对安徽省鹞落坪国家级自然保护区大中型兽类及林下鸟类的调查. 生物多样性, 2018, 26(12): 1338-1342.
- [19] 周文良, 潘涛, 李斌, 陈锦云, 宋涛, 彭昭杰, 张国晨, 蒲发光, 张保卫. 利用红外相机对安徽天马国家级自然保护区鸟兽的初步调查. 生物多样性, 2014, 22(6): 776-778.
- [20] 赵贵宝. 天马保护区森林群落空间结构和物种多样性分析[D]. 合肥: 安徽农业大学, 2015.
- [21] 邢汉. 基于“3S”技术的天马自然保护区森林土壤涵养水源功能研究[D]. 合肥: 安徽农业大学, 2016.
- [22] 郑光美. 中国鸟类分类与分布名录. 4版. 北京: 科学出版社, 2023.
- [23] Wilman H, Belmaker J, Simpson J, de la Rosa C, Rivadeneira M M, Jetz W. EltonTraits 1.0: Species-level foraging attributes of the world's birds and mammals. *Ecology*, 2014, 95(7): 2027.
- [24] Mccune B, Grace J B. Analysis of ecological communities. MjM Software Design, 2002.
- [25] Gower J. Principal coordinates analysis. Wiley StatsRef: statistics reference online, 2014: 1-7.
- [26] Tang Z Y, Fang J Y, Chi X L, Feng J M, Liu Y N, Shen Z H, Wang X P, Wang Z H, Wu X P, Zheng C Y, Gaston K J. Patterns of plant beta-diversity along elevational and latitudinal gradients in mountain forests of China. *Ecography*, 2012, 35(12): 1083-1091.
- [27] Lichstein J W. Multiple regression on distance matrices: a multivariate spatial analysis tool. *Plant Ecology*, 2007, 188(2): 117-131.
- [28] Yang Y F, Chen Y X, Ye Z W, Song Z Q, Xiong Y. Springtime spatio-temporal distribution of bird diversity in urban parks based on acoustic indices. *Global Ecology and Conservation*, 2024, 53: e02995.
- [29] Amarasekare P. Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecology Letters*, 2003, 6(12): 1109-1122.
- [30] Heidrich L, Bae S, Levick S, Seibold S, Weisser W, Krzystek P, Magdon P, Nauss T, Schall P, Serebryanyk A, Willauer S, Ammer C, Bessler C, Doerfler I, Fischer M, Gossner M M, Heurich M, Hothorn T, Jung K, Kreft H, Schulze E D, Simons N, Thorn S, Müller J. Heterogeneity-diversity relationships differ between and within trophic levels in temperate forests. *Nature Ecology & Evolution*, 2020, 4(9): 1204-1212.
- [31] Baselga A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 2010, 19(1): 134-143.
- [32] Soininen J, Heino J, Wang J J. A meta-analysis of nestedness and turnover components of beta diversity across organisms and ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, 2018, 27(1): 96-109.
- [33] Stephens D W, Krebs J R. Foraging theory. Princeton: Princeton University Press, 1986.
- [34] Rosin Z M, Skórka P, Pärt T, Żmihorski M, Ekner-Grzyb A, Kwiecieński Z, Tryjanowski P. Villages and their old farmsteads are hot spots of bird diversity in agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 2016, 53(5): 1363-1372.
- [35] Lepczyk C A, Flather C H, Radeloff V C, Pidgeon A M, Hammer R B, Liu J G. Human Impacts on Regional Avian Diversity and Abundance. *Conservation Biology*, 2008, 22(2): 405-416.
- [36] Moore J W, Olden J D. Response diversity, nonnative species, and disassembly rules buffer freshwater ecosystem processes from anthropogenic change. *Global Change Biology*, 2017, 23(5): 1871-1880.
- [37] Wang J J, Meier S, Soininen J, Casamayor E O, Pan F Y, Tang X M, Yang X D, Zhang Y L, Wu Q L, Zhou J Z, Shen J. Regional and global elevational patterns of microbial species richness and evenness. *Ecography*, 2016, 40(3): 393-402.
- [38] Tang J T, Liu S L, Chunpi B M, Liu J, Liu P, Mtemi W M, Luo X, Duan Y B. Elevational patterns of bird alpha and beta diversity in Haba Snow Mountain, Southwestern China: Implication for conservation. *Global Ecology and Conservation*, 2024, 55: e03261.
- [39] Bishop T R, Robertson M P, van Rensburg B J, Parr C L. Contrasting species and functional beta diversity in montane ant assemblages. *Journal of Biogeography*, 2015, 42(9): 1776-1786.
- [40] May R M. The Search for Patterns in the Balance of Nature: Advances and Retreats. *Ecology*, 1986, 67(5): 1115-1126.