

DOI: 10.19741/j.issn.1673-4831.2018.0086

李旺明 梅水珍 邹发生. 亚热带林下混种群鸟巢生态位分化与共存[J]. 生态与农村环境学报, 2019, 35(3): 339-344.

LI Wang-ming, MEI Shui-zhen, ZOU Fa-sheng. Nest Niche Separation and Coexistence of Understory Mixed-Species Flocks Birds in Subtropical Forest [J]. Journal of Ecology and Rural Environment, 2019, 35(3): 339-344.

亚热带林下混种群鸟巢生态位分化与共存

李旺明^{1,2,3}, 梅水珍⁴, 邹发生^{3①} (1. 中国科学院华南植物园, 广东 广州 510650; 2. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 广东省生物资源应用研究所/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, 广东 广州 510260; 4. 广东郁南同乐大山省级自然保护区管理处, 广东 郁南 527100)

摘要: 鸟类混种群在热带、亚热带森林普遍存在, 华南地区的集群鸟类以画眉科鸟类为主, 这些集群种大小类似, 食性相近, 它们的生态位如何分化、共存机制如何是生态学研究的重要问题。于 2016—2017 年繁殖期, 用鸟巢统计法对广东鼎湖山国家级自然保护区和广东郁南同乐大山省级自然保护区林下鸟类繁殖生态位进行调查, 通过筑巢林地、筑巢基质和筑巢高度 3 个生态维度, 比较 7 种林下鸟的生态位宽度和重叠程度。结果表明: 灰眶雀鹛 (*Alcippe morrisonia*) 在 3 个维度上的生态位宽度均最大, 这可能是它成为混种群优势种的原因; 在鼎湖山和同乐大山, 筑巢林地的生态位重叠值分别为 0.85 ± 0.01 ($n = 10$) 和 0.76 ± 0.02 ($n = 10$), 筑巢基质生态位重叠值分别为 0.20 ± 0.08 ($n = 10$) 和 0.23 ± 0.12 ($n = 10$), 筑巢高度生态位重叠值分别为 0.26 ± 0.09 ($n = 10$) 和 0.35 ± 0.20 ($n = 10$); 虽然鸟类在筑巢林地上的生态位重叠较高, 但在筑巢基质和筑巢高度上有较大的生态位分离, 生态位的分离促使鸟类可以在混种群共存而避免竞争。

关键词: 生态位; 物种共存; 鼎湖山; 同乐大山; 灰眶雀鹛; 繁殖

中图分类号: Q958 文献标志码: A 文章编号: 1673-4831(2019)03-0339-06

Nest Niche Separation and Coexistence of Understory Mixed-Species Flocks Birds in Subtropical Forest. LI Wang-ming^{1,2,3}, MEI Shui-zhen⁴, ZOU Fa-sheng^{3①} (1. South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. Guangdong Institute of Applied Biological Resources/ Guangdong Key Laboratory of Animal Conservation and Resource Utilization/ Guangdong Public Laboratory of Wild Animal Conservation and Utilization, Guangzhou 510260, China; 4. Guangdong Yunan Tongledashan Provincial Nature Reserve, Yunan 527100, China)

Abstract: Mixed-species flocks of birds are common in tropical and subtropical forest worldwide. In South China, babblers (Timaliidae) are the main members of these flocks. Most of babblers are small-bodied insectivores. Niche separation and coexistence of these species within the mixed-species flocks are hot ecological issues. A study of the nesting niche of understory birds at Guangdong Dinghushan National Nature Reserve (DNR) and Guangdong Yunan Tongledashan Provincial Nature Reserve (TNR) was carried out by systematically searching for bird nests during the breeding seasons of 2016 and 2017. Niche width and niche overlap of nesting habitat types, nesting substrate and nesting height were compared for 7 species. The grey-cheeked fulvetta (*Alcippe morrisonia*) was found to have the largest niche breadth in all three variables. This may explain why grey-cheeked fulvetta is the dominant species in mixed-species flocks in South China. The niche overlap values were 0.85 ± 0.01 ($n = 10$) in DNR, 0.76 ± 0.02 ($n = 10$) in TNR for nesting habitat types, 0.20 ± 0.08 ($n = 10$) in DNR, 0.23 ± 0.12 ($n = 10$) in TNR for nesting substrates, and 0.26 ± 0.09 ($n = 10$) in DNR, 0.35 ± 0.20 ($n = 10$) in TNR for nesting heights. There was high niche overlap for nesting habitat types, but lower niche overlap for nesting substrates and nesting heights. This implies that niche separation of nesting substrate and nesting height may decrease competition for resources between species in the same flocks. This study of breeding niche overlap helps to explain how species in mixed-species flocks can coexist.

Key words: niche; species coexistence; Dinghushan; Tongledashan; grey-cheeked fulvetta; breeding

收稿日期: 2018-03-01

基金项目: 国家自然科学基金(31672265); 广东省林业自然保护区多样性监测体系建设项目(0877-16GZTP01D060, 1210-1741YDZB0401)

① 通信作者 E-mail: zoufs@giabr.gd.cn

生态相似种的竞争与共存是群落生态学的核心研究内容之一^[1],基于生态位分化的物种共存理论是过去几十年研究的重要成果,对群落生态学的发展起到了重要作用^[2]。有研究认为,生态位分化是同域分布物种共存的关键^[3]。对北美针叶林中 5 种林莺属鸟类空间生态位的研究发现,尽管它们的栖息地相同,食性也类似,但它们在针叶林的不同部位取食和营巢,存在空间生态位分离^[1];而对四川南充太和几种鹭科鸟类在繁殖期的生态位研究发现,它们在繁殖时期能共存的主要原因是繁殖时间上相互错开^[4]。对鸟类食性生态位^[5]、空间分布生态位^[1,6]和巢址选择生态位^[4,7]等方面的研究成果促进了对鸟类如何分配资源、避免竞争的理解;但对鸟类混种群间生态位的研究目前还较少。

鸟类混种群(mixed-species flocks)是热带、亚热带森林中一种常见的鸟类集群结构^[8],在中国南方森林生态系统中,以灰眶雀鹛(*Alcippe morrisonia*)为核心种的混合群是华南森林地区最常见的鸟类混种群形式^[9],混种群中的常见种,如红头穗鹛(*Stachyris ruficeps*)、红嘴相思鸟(*Leiothrix lutea*)和栗耳凤鹛(*Yuhina castaniceps*)等与核心种灰眶雀鹛之间不仅亲缘关系较近,而且形态相似,食性相近,是生态位上极为相近的种^{[10]361-481}。因此,鸟类混种群这一特殊物种共存形式是研究鸟类共存的良好载体,尤其是关于繁殖生态位的研究对理解形态相近、生态需求相似物种的竞争与共存具有重要意义^[2]。笔者以亚热带森林中林下常见混种群鸟类为研究对象,尤其关注常见混种群核心种灰眶雀鹛与其他鸟类在筑巢栖息地、筑巢基质和筑巢高度上的生态位分离情况,为阐明混种群鸟类如何共存提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

选择广东鼎湖山国家级自然保护区(以下简称鼎湖山)和广东同乐大山省级自然保护区(以下简称同乐大山)作为研究地。鼎湖山位于广东省肇庆市,地理坐标为 23°09'21"~23°11'30" N,112°30'39"~112°33'41" E,总面积约为 1 155 hm²。地形为起伏的山地丘陵,整个山体呈东北—西南走向。该区属南亚热带季风湿润气候区,年平均气温为 20.9 °C,年降水量为 1 955 mm,年均相对湿度为 80.80%,年均蒸发量为 1 115 mm,4 月到 9 月为雨季,11 月至翌年 1 月为旱季,干湿季明显。鼎湖山自然植被类型多样,最典型的是已有 400 a 保护历史的南亚热带季

风常绿阔叶林,另外还包括针阔混交林、常绿针叶林、河岸林、少量成片竹林和常绿灌丛等类型^[11]。

同乐大山位于广东省云浮市郁南县东北部,地理坐标为 22°57'48"~23°09'45" N,111°37'10"~111°43'12" E,总面积为 7 453 hm²,区内最高海拔为 814 m,属丘陵低山区。同乐大山属南亚热带季风气候区,季风较明显,气候温和,雨量充沛;年均气温为 21.4 °C,年均降水量为 1 433 mm,年均相对湿度高达 87.00%,区内植物类型丰富,以南亚热带常绿阔叶林为主,并有针阔混交林、常绿针叶林和常绿灌丛类型^[12]。

1.2 研究方法

根据周放^[13]的研究,灰眶雀鹛在鼎湖山的繁殖期为 4—6 月,笔者的研究时间为 2016 年 3 月 1 日至 6 月 28 日(共 120 d)和 2017 年 3 月 5 日至 6 月 25 日(共 113 d),连续调查 2 a。采用系统搜寻对林下草本、藤本、灌木和低矮乔木等生境进行搜寻,同时通过亲鸟衔巢材、携食回巢及突然惊飞等相关行为确定鸟巢位置。发现鸟巢时,如不能通过巢内雏鸟或鸟卵判定为何种鸟巢或为空巢时,在距巢 0.5~1.2 m 的低矮乔木或灌木上安放摄像机(Ecustomers BV01 微型摄像机,最高分辨率为 1 920×1 080),通过摄像机进行 24 h 跟踪,此次研究共用摄像机 15 台。另外,记录所处的繁殖阶段、筑巢林地、筑巢基质和筑巢高度等相关信息,并用 GPS 定位。由于在鼎湖山灰眶雀鹛最大筑巢高度为 1.46 m^[13],广西弄岗灰眶雀鹛筑巢高度也在 2.0 m 以下^[14],所以,此次研究只记录筑巢高度在 2.5 m 以下的鸟巢,偶尔有在高大乔木、树洞、石缝和溪流边等基质发现的鸟巢不纳入统计分析对象。

1.3 生态位维度划分

根据林下鸟繁殖期筑巢利用的资源类型,将繁殖生态位分为筑巢林地、筑巢基质和筑巢高度 3 个维度,每个生态维度有不同的资源谱(resource spectrum),记录林下鸟类在每种资源中出现的次数。两地生态环境及群落组成的差异导致资源等级数存在差异。两地生态位参数组成情况如下:

(1) 筑巢林地:在鼎湖山,筑巢林地常有常绿阔叶林、针阔混交林、常绿针叶林和其他林型(如河岸林和竹林等,在这些林型中发现的鸟巢少,全部归并在一起);同乐大山只有常绿阔叶林、针阔混交林和常绿针叶林 3 个资源等级数。

(2) 筑巢基质:在鼎湖山和同乐大山,林下鸟类筑巢基质有地面、草本、灌木、低矮乔木和其他类型(主要是竹本和蕨类)等,共 5 个资源等级数。

(3) 筑巢高度: 两地筑巢高度均分为 0(地面筑巢鸟类)、>0~1.0、>1.0~2.0 和 >2.0 m 共 4 个资源等级数。

1.4 数据处理

生态维度的利用频次指鸟类在某种资源类型上的筑巢数量与在所有资源类型上的筑巢总数之比。在计算林下鸟繁殖生态位宽度和重叠指数时, 为了排除偶然因素的影响, 对于鸟巢个数只有 1 的鸟种, 不计算其繁殖生态位宽度及与其他鸟种的生态位重叠值。白喉短翅鸫 (*Brachypteryx leucophris*)、橙头地鸫 (*Zoothera citrina*) 和画眉 (*Garrulax canorus*) 均只记录到 1 巢, 不列为分析对象。采用以香农-威纳多样性指数为基础的生态位宽度指数公式计算鸟类在每个维度上的生态位宽度^[15], 公式如下:

$$B_i = \frac{\lg \sum N_{ij} - (1/\sum N_{ij}) (\sum N_{ij} \lg N_{ij})}{\lg r} \quad (1)$$

式(1)中 B_i 为第 i 个鸟种的生态位宽度; N_{ij} 为第 i 种鸟在 j 资源位筑巢的个数; r 为生态位资源等级数, 生态位宽度指数范围为 0~1, 该指数越接近 1 表明生态位越宽, 越接近 0 表明利用的资源等级数越少。生态位重叠值计算采用 Schoener 公式^[16]:

$$O_{ik} = 1 - \frac{1}{2} \sum_{j=1}^r |P_{ij} - P_{kj}| \quad (2)$$

式(2)中 O_{ik} 为 2 个鸟种的生态位重叠值, 取值范围为 0~1, 0 表示不同物种对资源利用完全不重叠, 1 表示完全重叠, P_{ij} 和 P_{kj} 分别表示 i 和 k 鸟种利用 j 资源占利用总资源等级的比例。

2 结果与分析

2.1 鸟巢种类

于 2016—2017 年繁殖期, 在鼎湖山和同乐大山自然保护区共发现林下繁殖鸟类 11 种, 共计鸟巢 98 个, 其中, 鼎湖山记录到 7 种 68 巢; 同乐大山记录到 7 种 30 巢; 两地鸟巢数最多的鸟种同为林下优势种灰眶雀鹛, 分别记录到 56 和 16 巢(表 1), 两地优势种灰眶雀鹛平均巢密度分别为 1.65 和 3.43 巢·hm⁻²。

2.2 生态位宽度

在筑巢林地上鸟类的生态位平均宽度为 0.49±0.06 ($n=10$), 其中, 生态位宽度最大的鸟种是灰眶雀鹛, 在鼎湖山和同乐大山它的生态位宽度值分别为 0.66 和 0.71; 在鼎湖山, 生态位宽度最窄的鸟是

绿翅短脚鹛 (*Hypsipetes mccllellandii*) 和红嘴相思鸟, 其值均为 0.46; 在同乐大山, 生态位宽度最窄的鸟是栗耳凤鹛, 它只在针阔混交林中筑巢。在两个研究地, 针阔混交林是灰眶雀鹛繁殖期筑巢使用频率最大的林地, 在鼎湖山达到 66.07%, 在同乐大山达 68.75%; 而常绿针叶林是灰眶雀鹛繁殖期筑巢使用频次最低的林地, 在鼎湖山和同乐大山分别为 1.79% 和 6.25% (表 2~3)。

表 1 广东鼎湖山和同乐大山林下鸟类记录的繁殖巢数
Table 1 The number of nests of understory bird in Dinghushan and Tongledashan, Guangdong

鸟种名称	鸟种代码	繁殖巢数	
		鼎湖山	同乐大山
绿翅短脚鹛 (<i>Hypsipetes mccllellandii</i>)	HM	3	
白喉短翅鸫 (<i>Brachypteryx leucophris</i>)	BL		1
白尾蓝地鸫 (<i>Cinclidium leucurum</i>)	CL		2
橙头地鸫 (<i>Zoothera citrina</i>)	ZC	1	
画眉 (<i>Garrulax canorus</i>)	GC		1
棕颈钩嘴鹛 (<i>Pomatorhinus ruficollis</i>)	PR	2	
红头穗鹛 (<i>Stachyris ruficeps</i>)	SR	2	3
红嘴相思鸟 (<i>Leiothrix lutea</i>)	LL	3	5
褐顶雀鹛 (<i>Alcippe brunnea</i>)	AB	1	
灰眶雀鹛 (<i>Alcippe morrisonia</i>)	AM	56	16
栗耳凤鹛 (<i>Yuhina castaneiceps</i>)	YC		2

空白处表示无数据。

在筑巢基质上鸟类的生态位平均宽度为 0.36±0.08 ($n=10$), 其中, 生态位宽度最大的鸟还是灰眶雀鹛, 在鼎湖山和同乐大山其生态位宽度值分别为 0.59 和 0.82, 它喜欢在常绿灌木基质筑巢; 在鼎湖山, 生态位宽度最窄的鸟是棕颈钩嘴鹛 (*Pomatorhinus ruficollis*), 它只利用地面筑巢; 在同乐大山, 生态位宽度最窄的鸟是白尾蓝地鸫 (*Cinclidium leucurum*) 和栗耳凤鹛, 两者均只利用地面筑巢。红嘴相思鸟喜欢在竹林和蕨类植物上筑巢, 红头穗鹛喜欢在草本植物上筑巢, 绿翅短脚鹛喜欢在低矮乔木上筑巢(表 2~3)。

在筑巢高度上鸟类的生态位平均宽度为 0.34±0.10 ($n=10$), 其中, 生态位宽度最大的鸟仍然是灰眶雀鹛, 在鼎湖山和同乐大山其生态位宽度值分别为 0.67 和 0.62, 它的筑巢高度多在 1 m 以下, 其次是 >1.0~2.0 m 高度; 绿翅短脚鹛多在 1 m 以上高度筑巢, 棕颈钩嘴鹛、白尾蓝地鸫和栗耳凤鹛在地面筑巢, 在筑巢高度上, 与灰眶雀鹛存在竞争的是红头穗鹛和红嘴相思鸟(表 2~3)。

表 2 鼎湖山林下鸟巢生态位宽度及利用频次

Table 2 The niche breadth and percentages of nest-building utilization frequency of understory bird at Dinghushan ,Guangdong

鸟种	生态位宽度	筑巢林地				
		利用频次 /%				
		常绿阔叶林	针阔混交林	常绿针叶林	其他	
绿翅短脚鹬	0.46	33.33(1)	66.67(2)	0	0	
棕颈钩嘴鹛	0.50	50.00(1)	50.00(1)	0	0	
红头穗鹛	0.50	50.00(1)	50.00(1)	0	0	
红嘴相思鸟	0.46	33.33(1)	66.67(2)	0	0	
灰眶雀鹛	0.66	21.43(12)	66.07(37)	1.79(1)	10.72(6)	

鸟种	生态位宽度	筑巢基质				
		利用频次 /%				
		地面巢	草本	灌木	低矮乔木	其他
绿翅短脚鹬	0.39	0	0	33.33(1)	66.67(2)	0
棕颈钩嘴鹛	0	100.00(2)	0	0	0	0
红头穗鹛	0.43	0	50.00(1)	0	0	50.00(1)
红嘴相思鸟	0.39	0	0	0	33.33(1)	66.67(2)
灰眶雀鹛	0.59	0	3.57(2)	48.22(27)	44.64(25)	3.57(2)

鸟种	生态位宽度	筑巢高度			
		利用频次 /%			
		0 m	>0~1.0 m	>1.0~2.0 m	>2.0 m
绿翅短脚鹬	0.46	0	0	66.67(2)	33.33(1)
棕颈钩嘴鹛	0	100.00(2)	0	0	0
红头穗鹛	0	0	100.00(2)	0	0
红嘴相思鸟	0.46	0	33.33(1)	66.67(2)	0
灰眶雀鹛	0.67	0	51.79(29)	39.29(22)	8.92(5)

括号中数据为巢数量。

表 3 同乐大山林下鸟巢生态位宽度及利用频次

Table 3 The niche breadth and percentages of nest-building utilization frequency of understory bird at Tongledashan ,Guangdong

鸟种	生态位宽度	筑巢林地		
		利用频次 /%		
		常绿阔叶林	针阔混交林	常绿针叶林
白尾蓝地鸫	0.63	50.00(1)	50.00(1)	0
红头穗鹛	0.58	33.33(1)	66.67(2)	0
红嘴相思鸟	0.46	20.00(1)	80.00(4)	0
灰眶雀鹛	0.71	25.00(4)	68.75(11)	6.25(1)
栗耳凤鹛	0	0	100.00(2)	0

鸟种	生态位宽度	筑巢基质				
		利用频次 /%				
		地面巢	草本	灌木	低矮乔木	其他
白尾蓝地鸫	0	100.00(2)	0	0	0	0
红头穗鹛	0.39	0	66.67(2)	0	0	33.33(1)
红嘴相思鸟	0.59	0	0	20.00(1)	20.00(1)	60.00(3)
灰眶雀鹛	0.82	0	12.50(2)	37.50(6)	25.00(4)	25.00(4)
栗耳凤鹛	0	100.00(2)	0	0	0	0

鸟种	生态位宽度	筑巢高度			
		利用频次 /%			
		0 m	>0~1.0 m	>1.0~2.0 m	>2.0 m
白尾蓝地鸫	0	100.00(2)	0	0	0
红头穗鹛	0.46	0	66.67(2)	33.33(1)	0
红嘴相思鸟	0.69	0	60.00(3)	20.00(1)	20.00(1)
灰眶雀鹛	0.62	0	56.25(9)	37.50(6)	6.25(1)
栗耳凤鹛	0	100.00(2)	0	0	0

括号中数据为巢数量。

2.3 生态位重叠

在筑巢林地上, 鼎湖山林下 5 种鸟类相互间的生态位重叠指数平均值为 0.85 ± 0.01 ($n = 10$), 生态位重叠最大的是绿翅短脚鹀与红嘴相思鸟以及红头穗鹀与棕颈钩嘴鹀, 重叠较小的是灰眶雀鹀与红头穗鹀以及灰眶雀鹀与棕颈钩嘴鹀; 同乐大山林下 5 种鸟类种间生态位重叠指数平均值为 0.76 ± 0.02 ($n = 10$), 生态位重叠最大的是红头穗鹀与灰眶雀鹀, 最小的是白尾蓝地鸫与栗耳凤鹀(表 4~5)。

表 4 广东鼎湖山鸟类繁殖生态位重叠指数

Table 4 The breeding niche overlap index of avian at Dinghushan, Guangdong

生态维度	鸟种	HM	PR	SR	LL
筑巢林地	PR	0.83	1.00		
	SR	0.83	1.00	1.00	
	LL	1.00	0.83	0.83	1.00
	AM	0.88	0.71	0.71	0.88
筑巢基质	PR	0	1.00		
	SR	0	0	1.00	
	LL	0.33	0	0.50	1.00
	AM	0.77	0	0.07	0.37
筑巢高度	PR	0	1.00		
	SR	0.33	0	1.00	
	LL	0.66	0	0.33	1.00
	AM	0.48	0	0.33	0.72

HM 为绿翅短脚鹀, PR 为棕颈钩嘴鹀, SR 为红头穗鹀, LL 为红嘴相思鸟, AM 为灰眶雀鹀。空白处表示无数据。

表 5 广东同乐大山鸟类繁殖生态位重叠指数

Table 5 The breeding niche overlap index of avian at Tongledashan, Guangdong

生态维度	鸟种	CL	SR	LL	AM
筑巢林地	SR	0.83	1.00		
	LL	0.70	0.87	1.00	
	AM	0.75	0.91	0.89	1.00
	YC	0.50	0.67	0.80	0.69
筑巢基质	SR	0	1.00		
	LL	0	0.33	1.00	
	AM	0	0.37	0.65	1.00
	YC	1.00	0	0	0
筑巢高度	SR	0	1.00		
	LL	0	0.80	1.00	
	AM	0	0.89	0.82	1.00
	YC	1.00	0	0	0

CL 为白尾蓝地鸫, SR 为红头穗鹀, LL 为红嘴相思鸟, AM 为灰眶雀鹀, YC 为栗耳凤鹀。空白处表示无数据。

在筑巢基质上, 鼎湖山林下 5 种鸟类相互间的生态位重叠指数平均值为 0.20 ± 0.08 ($n = 10$), 生态位重叠最大的是灰眶雀鹀与绿翅短脚鹀, 而棕颈钩嘴鹀与灰眶雀鹀、红嘴相思鸟、红头穗鹀及绿翅短

脚鹀不存在生态位重叠, 红头穗鹀与绿翅短脚鹀亦不存在生态位重叠; 同乐大山林下 5 种鸟类种间生态位重叠指数平均值为 0.23 ± 0.12 ($n = 10$), 生态位重叠最大的是白尾蓝地鸫和栗耳凤鹀, 两者均在地面筑巢, 白尾蓝地鸫分别与红头穗鹀、红嘴相思鸟、灰眶雀鹀没有重叠, 栗耳凤鹀分别与红头穗鹀、红嘴相思鸟、灰眶雀鹀也没有重叠(表 4~5)。

在筑巢高度上, 鼎湖山林下 5 种鸟类相互间的生态位重叠指数平均值为 0.26 ± 0.09 ($n = 10$), 生态位重叠最大的是灰眶雀鹀与红嘴相思鸟, 棕颈钩嘴鹀分别与灰眶雀鹀、红嘴相思鸟、红头穗鹀和绿翅短脚鹀不存在生态位重叠; 同乐大山林下 5 种鸟类种间生态位重叠指数平均值为 0.35 ± 0.20 ($n = 10$), 生态位重叠最大的是白尾蓝地鸫和栗耳凤鹀, 白尾蓝地鸫分别与红头穗鹀、红嘴相思鸟、灰眶雀鹀没有重叠, 栗耳凤鹀分别与红头穗鹀、红嘴相思鸟、灰眶雀鹀也没有重叠(表 4~5)。

3 讨论

为了避免竞争, 同域分布的共存物种需要在生态维度上分离^[17]。然而, 是在所有生态位上分离, 还是在某些生态位上分离, 需要更多研究^[18]。在笔者所研究的 7 种鸟类中, 灰眶雀鹀、红头穗鹀、栗耳凤鹀、红嘴相思鸟和棕颈钩嘴鹀 5 种鸟是混种群的常见种, 在一起觅食^[9], 并且均以昆虫为主要食物^{[10]361-481}, 它们间的生态位关系很值得研究。通过对广东鼎湖山和同乐大山两地林下鸟类的研究发现, 虽然它们在筑巢林地上的生态位重叠程度高, 但几种鸟在筑巢基质和筑巢高度两个维度上的生态位重叠较低。从鸟类的筑巢基质上看, 灰眶雀鹀分别与棕颈钩嘴鹀和白尾蓝地鸫的生态位完全没有重叠, 灰眶雀鹀利用常绿灌木, 红头穗鹀利用草本植物, 红嘴相思鸟利用竹林, 而棕颈钩嘴鹀和栗耳凤鹀利用地面。从鸟类的筑巢高度上看, 灰眶雀鹀多利用 2.0 m 以下高度, 红头穗鹀对 1 m 以下高度的利用频次最高, 棕颈钩嘴鹀和栗耳凤鹀在地面筑巢, 它们与灰眶雀鹀在筑巢高度生态位上重叠很小。蒋德梦等^[14]在广西的研究发现, 灰眶雀鹀筑巢在大叶朴树(*Celtis koraiensis*)上, 巢高平均为 95 cm, 鸟常常用草或者藤将巢固定在树上。生态位重叠指数反映了不同物种对资源利用的相似程度, 也在一定程度上反映了它们之间潜在的竞争程度^[5]。混种群核心种灰眶雀鹀与其他鸟种间的筑巢林地、筑巢基质和筑巢高度等繁殖生态位重叠程度小, 这反映了从表面上看这类混种群的几个种均以昆虫

为食且多在林下活动,但事实上其繁殖生态位的种间竞争并不强。这就不难理解在以灰眶雀鹛为核心种的混种群中,灰眶雀鹛可以与棕颈钩嘴鹛、红头穗鹛等鸟类共存。

至于生态位宽度,无论是在鼎湖山还是在同乐大山,在 7 种鸟类中,灰眶雀鹛的筑巢林地和筑巢基质生态位宽度最大(表 2~3)。在鼎湖山灰眶雀鹛的筑巢高度生态位宽度也最大,在同乐大山灰眶雀鹛的筑巢高度生态位宽度仅小于红嘴相思鸟。这说明作为混种群中的核心种,灰眶雀鹛在筑巢林地、筑巢基质和筑巢高度上要求不严。生态位宽度代表着物种对资源利用的多样化程度,一定程度上也反映该物种的适应能力^[4-5],从筑巢林地、筑巢基质和筑巢高度上看,灰眶雀鹛的繁殖适应能力是很强的。

对海南尖峰岭热带森林鸟类混种群生态位的研究发现,鸟类还可以通过组成混种群来扩展生态位,即与不混群的同种鸟相比,混种群中的鸟觅食生态位可以向水平生态位和垂直生态位上扩展^[9]。笔者研究结果还表明灰眶雀鹛的繁殖生态位较宽,它与混种群中其他物种的繁殖生态位重叠小。综合这些研究结果,认为华南森林林下鸟类混种群物种间可以通过生态位分化来避免竞争,从而更大地提高觅食效率,发挥混种群的优势,以此共存^[9]。

致谢:感谢广东鼎湖山国家级自然保护区和广东同乐大山省级自然保护区对于该项研究的大力支持和协助,尤其感谢鼎湖山树木园范宗骥、程德洪、张德昌等几位老师在野外工作中的帮助。感谢广东省生物资源应用研究所张强、赵岩岩等同志在野外工作中给予的帮助,感谢广东省生物资源应用研究所 Daniel R. Gustafsson 博士帮助修改英文摘要!

参考文献:

- [1] MACARTHUR R H. Population Ecology of Some Warblers of Northeastern Coniferous Forests [J]. *Ecology*, 1958, 39 (4): 599-619.
- [2] LEIBOLD M A. The Niche Concept Revisited: Mechanistic Models and Community Context [J]. *Ecology*, 1995, 76 (5): 1371-1382.
- [3] LUSH L, WARD A I, WHEELER P. Dietary Niche Partitioning Between Sympatric Brown Hares and Rabbits [J]. *Journal of Zoology*, 2017, 303 (1): 36-45.
- [4] 王维奎, 周材权, 龙帅, 等. 四川南充太和鹭科鸟类群落空间生态位和种间关系 [J]. *四川动物*, 2008, 27 (2): 178-182. [WANG Wei-kui, ZHOU Cai-quan, LONG Shuai, et al. Spatial Niche and Interspecific Relationships of Ardeidae Birds in Nanchong Taihe Little Egret Nature Reserve [J]. *Sichuan Journal of Zoology*, 2008, 27 (2): 178-182.]
- [5] 周放, 房慧伶. 两种鹛的种间生态位关系研究 [J]. *动物学研究*, 2000, 21 (1): 52-57. [ZHOU Fang, FANG Hui-ling. On the Interspecific Niche Relationship Between Two Species of Wren Warbler [J]. *Zoological Research*, 2000, 21 (1): 52-57.]
- [6] MANSOR M S, RAMLI R. Niche Separation in Flycatcher-Like Species in the Lowland Rainforests of Malaysia [J]. *Behavioural Processes*, 2017, 140: 121-126.
- [7] DIN N A. Resource Sharing and Niche Overlap in Some Weaver Birds of the Genus *Ploceus* and *Malimbus* at Ife, Nigeria [J]. *African Journal of Ecology*, 1991, 29 (1): 43-53.
- [8] ZOU F S, JONES H, COLORADO Z G J, et al. The Conservation Implications of Mixed-Species Flocking in Terrestrial Birds: a Globally-Distributed Species Interaction Network [J]. *Biological Conservation*, 2018, 224: 267-276.
- [9] ZOU F S, CHEN G Z, YANG Q F, et al. Composition of Mixed-Species Flocks and Shifts in Foraging Location of Flocking Species on Hainan Island, China [J]. *Ibis*, 2011, 153 (2): 269-278.
- [10] 赵正阶. 中国鸟类志: 下(雀形目) [M]. 长春: 吉林科学技术出版社, 2001.
- [11] 张强. 鼎湖山森林演替不同阶段鸟类群落及混合群研究 [D]. 北京: 中国科学院大学, 2011. [ZHANG Qiang. Avian Communities and Mixed-Species Bird Flocks Associated With Successional Stands in Subtropical Forest in Dinghushan [D]. Beijing: Graduate School of the Chinese Academy of Science, 2011.]
- [12] 徐永福, 喻勋林, 朱志平. 广东郁南同乐大山自然保护区植被类型调查 [J]. *亚热带植物科学*, 2007, 36 (4): 48-50. [XU Yong-fu, YU Xun-lin, ZHU Zhi-ping. Investigation on Vegetation Types of Tongledashan Nature Reserve in Yunan, Guangdong Province [J]. *Subtropical Plant Science*, 2007, 36 (4): 48-50.]
- [13] 周放. 灰眶雀鹛的繁殖生态研究 [J]. *野生动物*, 1989, 52 (6): 54-57. [ZHOU Fang. On the Reproductive Ecology of Common Quaker Babbler [J]. *Chinese Journal of Wildlife*, 1989, 52 (6): 54-57.]
- [14] 蒋德梦, 周放, 蒋爱伍, 等. 桂西南石灰岩地区部分鸟类繁殖资料记述 [J]. *动物学杂志*, 2013, 48 (4): 597-604. [JIANG De-meng, ZHOU Fang, JIANG Ai-wu, et al. Breeding Notes on 18 Bird Species in Limestone Area of Southwestern Guangxi [J]. *Chinese Journal of Zoology*, 2013, 48 (4): 597-604.]
- [15] 戈峰. 现代生态学 [M]. 2 版. 北京: 科学出版社, 2008: 332-333.
- [16] SCHOENER T W. The Anolis Lizards of Bimini: Resource Partitioning in a Complex Fauna [J]. *Ecology*, 1968, 49 (4): 704-726.
- [17] SCHOENER T W. Resource Partitioning in Ecological Communities [J]. *Science*, 1974, 185 (4145): 27-39.
- [18] PIANKA E R. Niche Overlap and Diffuse Competition [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1974, 71 (5): 2141-2145.

作者简介: 李旺明(1989—), 男, 江西上饶人, 硕士, 研究方向为鸟类生态学。E-mail: liwm1918@163.com

(责任编辑: 李祥敏)