

鸟类群落研究进展

崔鹏 邓文洪*

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

摘要 :鸟类群落的研究一直是鸟类生态学研究的重要领域,研究内容主要集中在以下几个方面:群落的组成结构、集团结构、生态位与种间关系、动态与演替、群落与栖息地关系以及城市化对鸟类群落影响。群落的组成与结构、动态与演替以及群落与栖息地关系的研究是过去 20 年间的研究热点,但有关城市化对鸟类群落影响的研究还比较少。本文在总结国内外鸟类群落生态学研究的基础上,重点讨论了目前的研究热点和今后的发展趋势,以期促进我国鸟类群落生态学的研究。

关键词 :鸟类群落,组成结构,集团,生态位与种间关系,栖息地,动态与演替,城市化

中图分类号:Q958 文献标识码:A 文章编号:0250-3263(2007)04-149-10

Review on the Status and Development of Bird Community Research

CUI Peng DENG Wen-Hong*

(Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering,
College of Life Science, Beijing Normal University, Beijing 100875, China)

Abstract :The research on avian community has always been one of the major fields of ecological study. Studies on avian community mainly focus on community composition and structure, guild, niche and inter-specific relationship, dynamic and succession, habitat of the community, effects of urbanization to the bird communities. During the past twenty years, most investigations on avian community have been concentrated on composition and structure, dynamic and succession, habitat relationship. However, only a small proportion of researches on effects of urbanization to the community have been conducted. Based on the reviews of studies on bird community worldwide, we discuss the research currently focused on and the future trends in this paper with the purpose of accelerating bird community research in China.

Key words :Bird community, Composition and structure, Guild, Niche and inter-specific relationship, Habitat, Dynamic and succession, Urbanization

群落生态学是生态学研究中的重要组成部分,是研究生态系统的基础。由于鸟类区系、进化、分布、系统分类、种群和行为等方面研究的深入程度在动物学研究中居于前列,以及鸟类活动相对较容易被观察,所以鸟类一直是群落生态学工作者的重要研究对象。鸟类群落生态学研究成果对整个群落生态学的概念与理论的形成和发展起着非常重要的作用^[1]。在自然生态系统中,鸟类处于能量金字塔的中上层。因此,鸟类常能迅速感受到环境条件的恶化,所

以鸟类对生态平衡及自然环境质量起着指示剂的作用^[2,3],也将鸟类视作预测环境变化的平衡种^[4]。以上这些因素都推动了鸟类群落研究的深入。

鸟类群落是指某一特定区域或栖息地内,

基金项目 国家自然科学基金项目(No.30470300);

* 通讯作者, E-mail: DengWH@bnu.edu.cn;

第一作者介绍 崔鹏,男,硕士研究生;研究方向:鸟类生态学, E-mail: cuipeng1126@tom.com

收稿日期 2006-09-20,修回日期 2007-05-10

由资源因素(如食物、巢址)所决定的,通过各种相互作用而共存的鸟类集合体。国际上早在20世纪50年代开始对鸟类群落进行研究。研究内容主要集中在以下几个方面(1)群落组成和结构,主要是对群落的多样性、丰富度、均匀性和相似性的分析,以及对群落组成影响因素的研究,还包括群落现存生物量的研究(2)群落的集团结构、生态位及种间关系(3)群落与栖息地关系的研究^[5-8](4)群落动态与演替;(5)城市化对鸟类群落的影响^[9,10]。鸟类群落的研究内容广泛,涉及不同的生境类型,包括城市鸟类群落^[11]、荒漠鸟类群落、湿地鸟类群落^[12]、森林鸟类群落^[13]及草原鸟类群落^[14]。随着近年来景观生态学的发展,从不同的景观水平对鸟类群落进行了研究^[15]。

1 研究现状

分析1985~2006年国内《动物学报》、《生态学报》、《动物学研究》和《动物学杂志》等专业期刊及各主要大学学报,以及各种学术会议论文集集中发表的鸟类群落的代表性论文220篇,并比较1985~2006年在Auk、Condor、Wilson Bulletin、Oikos、Biological Conservation、Ecology、Conservation Biology、Biodiversity and Conservation、Forest Ecology and Management等刊物上发表的论文368篇(表1)。在国内刊物上,群落组成结构方面的基础研究论文占48.5%,集团结构和生态位与种间关系、动态与演替以及群落与栖息地的关系各占13.8%、10.4%、19.2%;城市化对鸟类群落影响的论文比较少,仅占6.2%。在国外刊物上发表的论文,组成结构的基础研究论文占27.6%,仅约为国内同类论文的一半,而动态与演替和群落与栖息地关系的论文与国内相比比例较高,分别占20.7%和26.3%。集团结构和生态位与种间关系的研究占14.3%,国内外比例相当。但关于城市化对鸟类群落影响的研究论文比例也比较少,仅占5.4%。

综合看来,群落的组成结构、动态与演替以及群落与栖息地关系的研究是过去20年间

的研究热点。有关城市化对鸟类群落影响的研究还比较少。国内的论文基础性研究较多,与国外相比,论文的总体水平不高。为了使人们对鸟类群落的现状与特点有更全面的了解,现对鸟类群落研究的主要内容进行进一步分析。

表1 1985~2006年间鸟类群落主要研究内容
论文所占比例统计分析

Table 1 Summary on publications related to avian community studies from 1985 to 2006

研究内容 Research aspect	国内 Domestic		国外 Overseas	
	论文数 Number of papers	比例 Rate (%)	论文数 Number of papers	比例 Rate (%)
组成结构 Composition and structure	126	48.5	127	27.6
集团、生态位与 种间关系 Guild niche and inter- specific relationship	36	13.8	66	14.3
动态与演替 Dynamic and succession	27	10.4	95	20.7
群落与栖息地关系 Habitat relationship	50	19.2	121	26.3
城市化 Urbanization	16	6.2	25	5.4
其他 Others	5	1.9	26	5.7
总计 Total	260	100	460	100

1.1 群落的组成结构及现存生物量 群落的物种组成、种的优势度、群落多样性等简称群落结构^[16]。群落结构的研究分为静态研究和动态研究两个方面。静态研究主要是指群落的空间格局,即垂直结构与水平结构,而动态研究主要是群落的时间格局,即季节变化与年变化以及群落的演替。这里主要介绍静态研究。

群落空间格局研究的主要内容包括:群落的物种组成、丰富度、均匀性和多样性以及群落的相似性。群落空间格局是鸟类群落研究的早期工作,也是进一步研究的基础。对群落结构变化的分析是了解群落动态与演替的基础,还可以了解环境的变化对自然界生物群落的影响。由于在繁殖期鸟类群落的结构比较稳定,因此鸟类群落的调查多在繁殖期开展^[12,17]。

1.1.1 群落组成结构 群落物种组成的研究是进行群落研究的第一步。物种多样性的研究也是群落生态学研究的核心之一。在鸟类群落的物种丰富度和多样性的研究中发现:物种的丰富度和多样性与栖息地的结构及环境多样性有一定的关系。鸟类多样性与环境多样性成正比关系。多样性高的环境可以为鸟类提供多样化的食物类型和栖息条件,所以鸟类的多样性也较高。对群落相似性的研究多是对不同类型的生境,或是对同一类型生境不同高度或不同水平分布区域之间的相似性进行研究,在研究中一般通过计算群落的重叠度得出群落相似性的高低。特征相似的生境类型,群落的相似性较高。对演替过程中的鸟类群落,相衔接的演替阶段的群落相似性程度较高。

在对鸟类的密度和多度(物种的个体数目)的研究中发现:①在边缘生境,鸟类的密度和多度较高^[18]。边缘生境的环境多样性高,多样化的生境能支持更多的鸟类物种生存。②对一些喜好特定生境的鸟类,在它们的喜好生境内有较高的密度。Schiecka 等^[6]的研究发现对喜欢开阔生境的鸟类,在砍伐区(较多灌丛、少树木和障碍)有较高的密度,而对森林生境的鸟类,在有较多树木残留(特别是落叶树)的地方较多。随着城市化程度的提高,有些鸟类的密度和多度也随着上升^[9]。Shochat 等^[19]认为城市化带来的密度增加是由于捕食压力的减少,但这仅局限在巢捕食的研究,另一种解释是城市有丰富的资源。

此外,许多研究也就群落空间格局的研究中存在的问题进行了分析。主要包括以下两个方面:①研究的全面性^[20]。当前群落多样性研究中多数研究者只注意到一个群落的某些部分或单个营养层次的物种,忽略分布在不同营养层次物种之间的相互作用,而且把物种作为一个基本的生态元来测定群落多样性是不够的,因为物种的生活方式及其在生活史中的不同阶段经常具有各自的生态位,并在群落中起不同的作用。②尺度效应^[21, 22]。研究发现在不同的尺度对鸟类群落的物种丰富度进行研究结果是

有差异的,在样区(plot)、斑块(patch)和景观(landscape)3个等级中,样区(plot)最能反应群落的结构特征。在群落多样性的研究中同样发现空间尺度是非常重要的,大尺度的研究多样性增加,而在小尺度的研究多样性减少。

1.1.2 群落组织——群落结构影响因素 群落中的物种如何共存是群落生态学的核心问题之一^[23]。影响群落结构的因素有竞争、捕食、干扰、空间异质性以及气候因素、生物入侵等,也有物种的形态学特征对群落组织结构形成的影响的研究^[24]。关于空间异质对群落结构的影响,将在鸟类群落与栖息地关系部分详细讲述,这里主要介绍竞争、捕食、干扰等因素对群落结构的影响,以及当前对群落组织结构形成的理论研究。

在群落生态学的研究中,竞争、捕食和干扰是3个影响群落结构的主要因素。①竞争,在鸟类群落中,对有限资源的竞争被认为是影响鸟类群落组成的第一因素^[25]。对资源的竞争主要是指对食物和巢址以及栖息地资源的竞争。但是在食物、巢址等资源比较丰富的条件下,竞争就不再是最主要的因素了,而捕食或干扰就有可能成为最主要的因素。②捕食,主要是兽类和猛禽对鸟类的捕食的研究^[26, 27]。尤其是在鸟类的繁殖期,对成鸟和卵的捕食作用使得鸟类的繁殖成功率下降。猛禽有时会捕食在其巢附近筑巢繁殖的小型鸟类,但这种捕食作用对被捕食鸟类繁殖成功率的影响并不都是负面的,它在保护其领域的同时也保护了领域内没有被其捕食的鸟类,从而提高了这些鸟类的繁殖成功率。此外,捕食者的活动还可以对在其周围繁殖的鸟类群落的物种丰富度、密度以及空间分布都产生影响。③干扰,干扰因素主要是由于人类活动造成的。当前对森林的采伐,比如,火烧、皆伐、间伐等,以及其他不同的土地管理方法对其中的鸟类群落都有很大影响。干扰强度是影响鸟类群落结构的主要因子之一^[28, 29]。④影响群落结构的其他因素。食物资源、气候、生物入侵和鸟类的形态学特征等因素也可以影响鸟类群落的结构。关于食物资源

对鸟类群落结构的影响在鸟类的集团结构部分作详细介绍。气候变化和生物入侵对鸟类群落的影响都是间接的,异常的降雨和降雪等可以影响鸟类的食物资源丰富度,进而影响鸟类群落的结构。生物入侵对鸟类群落影响的研究都是对植物进行的,植物的入侵改变了原来的生境,从而影响了鸟类群落的结构^[30]。在鸟类的形态学特征方面,Forstmeier 等^[24]研究发现形态相似的物种常倾向于利用相似的栖息地,认为鸟类的形态学特征也是影响群落组成的因子之一。

在鸟类群落组织结构形成的研究方面贡献最大的是 David Lack 和 Robert MacArthur,尤其是 Robert MacArthur。Lack 对鸟类群落的观点在 20 世纪 40 年代的早期开始形成,他强调种间竞争在形成群落结构中的重要性,认为种间竞争通过影响共存种的生态进化过程和形态差别而起作用。MacArthur 同 Lack 一样都强调种间的相互作用和相互依赖在形成群落结构模式中的重要性,但他的一个坚定的观点是:群落的形成并不是简单的独立种的集合,它们的共同出现是因为具有生态相似性。这一观点在目前的鸟类群落生态研究中仍占主导地位。在研究手段上,MacArthur 超出了 Lack 的描述性和定性研究,大量地引入数学方法进行定量研究。

鸟类群落的物种组成并不是随机的,有许多因素都影响群落的结构组织。关于群落中物种共存的机制,目前有许多理论和假说,如更新生态位理论(regeneration niche theory)、竞争共存理论(competitive coexistence theory)、资源比率/异质性假说(resource ratio/heterogeneity hypothesis),以及基于生态漂变的中性理论(neutral theory)等。这些假说从不同的方面解释了物种共存的机制,竞争与共存的关系是这些理论的焦点。更新生态位理论、资源比率/异质性假说和竞争共存理论从生态位分化及竞争的角度,即从生态尺度上解释了群落中物种共存的机制。然而,传统的生态位理论在解释热带雨林的物种多样性时遇到了困难:热带雨林的物种多样性太高,无法用传统的生态位分化

观点来解释。与此同时,Hubbell^[31]提出了基于生态漂变的中性理论,该理论假定在同一营养级物种构成的群落中不同物种的不同个体在生态学上可看成是完全等同的,物种的多度随机游走,共存的物种数量取决于物种分化(或迁入)和随机绝灭之间的平衡。该理论第一次从基本生态学过程(出生、死亡、迁移、物种分化)出发,给出了群落物种多度分布的机理性解释,同时其预测的物种多度分布格局在实际群落中也得到了广泛的印证。但是这一理论并没有完全成熟,尚有许多争论。它的确包含了其他理论所忽略的成分,强调了随机性的重要作用,把发生在局域尺度上的生态学过程和发生在区域大尺度上的进化及生物地理学过程(比如物种分化和谱系地理学)联系起来。在今后的研究中,生态位理论和群落中性理论的争论还将继续。

在群落组织结构理论研究的发展过程中,鸟类群落的研究是其中的一大热点。比如,Robert^[32]对迁徙鸟类与留鸟两种类群组成的群落进行了研究,发现不仅仅是物种之间的竞争影响鸟类群落的物种组成,它们之间的异种吸引作用也是影响鸟类群落物种组成的重要因素之一。Kenneth^[33]对鸟类群落组织结构的几种模型进行了检验,包括种群结构模型(size structure)、同资源种团比例模型(guild proportionality)、钻石模型(diamond's assembly rules)和嵌套模型(nestedness)。在中性理论的论证中,人们也采用鸟类群落调查的数据对中性理论进行了验证。McGil^[34]用来自北美的鸟类调查(BBS)以及 BCI 的数据对中性理论进行验证。结果表明,对数正态分布比 Hubbell 的中性理论预测的分布更吻合实际数据。Robert^[35]也采用欧洲繁殖鸟类群落的调查数据对中性理论进行了检验。

我国的鸟类生态学家也对鸟类群落的群落组织理论进行了相关研究。邓秋香等^[36]对落叶阔叶林中初级洞巢鸟在鸟类群落组织结构形成中的作用进行了研究,认为初级洞巢鸟是落叶阔叶林中鸟类群落组织结构形成中的“关键

类群”。陈水华等^[37]对杭州园林鸟类群落的研究,以及邓文洪等^[38]对温带次生林的岛屿化对鸟类物种多样性及密度的影响的研究,都对岛屿物种地理学的相关理论进行了验证。

1.1.3 群落现存生物量 群落的现存生物量是鸟类群落的特征参数之一,当前对群落生物量的研究多是对影响群落生物量因素的探讨。

群落生物量一般依 Wiens^[39]的公式进行计算。食物资源是否丰富和植被结构的多样性是群落现存生物量高低的决定因素。群落中大型物种的密度对鸟类群落的现存生物量起决定作用,群落密度的高低也是决定群落现存生物量的因素之一。群落中的物种数和数量、密度分布的大小、个体体重的大小,对群落的生物量都有影响,但起决定作用的是生境资源的丰富度以及鸟类群落对生境的适应性。

1.2 群落的集团结构、生态位和种间关系 集团(guild)可认为是群落下的一子集合,在这个子集合中所有的个体以相似的方式利用相似的资源^[40]。换句话说集团就是以相似方式利用相同等级环境资源的种类的一个类群。集团是群落的功能单位,群落的集团结构反映了整个群落的营养结构和功能,同时也反映了群落内的种间相互作用。集团内部鸟类对栖息基层、繁殖地条件或食物条件要求不同,造成集团内部进一步的生态分隔,集团内部更为细致的生态分隔以及竞争激烈种对之间的生态位重叠,对形成相对稳定的鸟类群落有重要意义。

集团划分的主要依据是资源位的利用情况。鸟类利用资源的宽度和重叠,在群落结构的分析中是非常重要的,前者表示了物种生态特化的程度,后者表示的是种间潜在的相互作用水平。集团结构的划分可以分为预划分法和后划分法^[1]。预划分主要是根据观察鸟类的取食方式和食性来划分,往往含有一定的主观性;后划分是采用统计过程来确定集团的成员,常用聚类分析(cluster analysis)、主分量分析(PEA)、经典的相关分析(canonical correlation)和判别函数分析(DPA)等。例如,周放^[41]依据取食方法、取食基层和取食高度,使用聚类分析和

主分量分析将群落划分为 8 个不同的取食集团。另外,栖位高度、食性、取食频率、筑巢类型等都可以作为划分鸟类集团的依据。

对亲缘关系较近鸟类的研究是集团结构研究的主要内容。亲缘关系较近的鸟类栖息空间、取食行为最相近,种间竞争也最激烈,这些鸟类通过两种方式实现共存:通过加剧生态位重叠而得以共存,或通过各自扩展生态位宽度来减少重叠,从而达到减少竞争压力以利于共存的目的^[42]。有些集团中的鸟类生态位重叠较大,但是由于它们的栖息环境可以为它们提供充足的资源,因此,它们之间不需要产生生态位的分离就可以共存。集团中鸟类的生理指标(体重、体形等)也是决定竞争强度的重要因素。高玮等^[43]对大斑啄木鸟(*Dendrocopos major*)、小斑啄木鸟(*D. minor*)和绿啄木鸟(*Picus canus*) 3 种亲缘关系较近的鸟类进行研究,认为在亲缘关系相近的情况下,体重是决定其竞争强度的关键因素。

群落组织结构形成是目前的一个研究热点,而由于不同鸟类群落集团间的生态分隔,使得从属于不同集团的鸟类的种间生态差异较大,所以研究种间相互作用应着重考虑集团内部,考察它们在一个集团内是如何对资源空间进行更为细致的分割,如何竞争和共存的。进一步加强对鸟类群落集团结构的研究,可以帮助我们在群落组织结构形成的理论探索道路上走得更远。

1.3 群落与栖息地关系 群落与栖息地关系的研究是过去 20 年间鸟类群落研究的重点内容。以前的鸟类群落与栖息地关系的研究多是针对自然栖息地的研究,而随着社会发展和城市化进程的加剧,也逐步开展了对城市栖息地的研究。

1.3.1 群落与栖息地结构和植被结构的关系

研究发现 ① 鸟类群落结构与栖息地结构、植被多样性及植被的水平与垂直层次的复杂性密切相关。在森林群落,植被垂直结构的复杂性对鸟类群落的结构有很大影响,植被的垂直结构一般用簇叶高度多样性来衡量。许多研究证

明簇叶高度多样性与鸟类的多样性密切相关, 植被的垂直结构越复杂, 鸟类多样性就越高。而对灌丛和草原的鸟类群落产生影响的则更多是斑块面积和镶嵌性。②在荒漠地区, 栖息环境空间的多少是限制鸟类种类和数量的主要因子之一。③人类活动引起的植物空间异质性的增加, 对鸟类物种多样性的增加具有显著影响。

总之, 鸟类多样性与栖息环境的多样性及环境资源的丰富程度密切相关, 它们之间是相互作用协同发展的。

1.3.2 鸟类群落与边缘效应 自边缘效应的概念提出以来, 国内外学者对边缘生境鸟类群落进行了大量的研究。Gates 等^[44]认为边缘效应这一概念尤其适合于鸟类群落。在研究中, 多数研究验证了边缘效应的存在^[18 45 48 49], 即在边缘生境鸟类的物种数和密度呈增加趋势。研究发现在森林生境的边缘, 由林缘至林内 50 m 宽的地带为鸟类高密度带。但也有少数研究没有发现边缘效应的存在^[46 47]。Baker 等^[47]对石楠丛和树林边缘生境的研究中, 发现边缘生境的鸟类群落是石楠丛和树林生境的中间类型, 但是没有发现在边缘生境密度和物种丰富度增加的现象。

1.3.3 生境破碎化对鸟类群落的影响 生境破碎化的问题是近年来生态学研究中的热门话题, 是导致近年来野生动物加速绝灭的主要原因之一。破碎化生境的斑块大小、隔离度、斑块年龄、栖息地结构、质量和植被类型对鸟类群落都有很大的影响。

研究发现: ①鸟类物种数随着斑块面积的增大而增多。不同鸟类对斑块面积的反应并不相同, 耐边缘种偏爱面积较小的斑块, 而非边缘种偏爱在大面积的斑块中繁殖^[26]。同时, 相邻斑块的距离也是鸟类群落的重要影响因子。②斑块栖息地质量也是影响鸟类群落结构的重要因素, 质量好的斑块包容的鸟类物种较多^[13]。③在破碎化的生境中或是在经历严重干扰的生境中, 斑块的年龄对鸟类群落的结构有重要影响^[50]。④植被类型是鸟类群落的决定性因子, 在决定鸟类群落的组成方面斑块层次的属性比

景观层次的属性看起来更为重要^[51]。

1.3.4 森林采伐对鸟类群落的影响 森林采伐时不同的采伐方法会对鸟类群落产生不同的影响, 喜好不同生境的鸟类对不同的采伐方法产生不同的反应。演替早期的鸟类喜好刚砍伐后的生境, 演替晚期的鸟类喜好有较高盖度和植被结构复杂的森林^[52]。关于森林采伐对鸟类群落的影响, 大体上有以下几种类型: ①择伐维持了大部分的森林生境物种, 提高了鸟类的多样性^[53]。但研究还发现, 不同的地理纬度择伐对鸟类群落的影响不同, 在低纬度的热带和亚热带森林, 择伐对鸟类的影响很明显, 而在温带则不明显^[54]。②虽然人们在直觉上认为皆伐不利于生境保护, 但实际上, 皆伐为演替早期的鸟类提供了栖息地, 而且皆伐是有效的树种更替和为部分野生动物提供栖息地的方法, 择伐虽然保留了大部分的森林鸟类和为演替早期的鸟类提供了有限的栖息地, 但是择伐会造成大尺度上鸟类多样性的逐渐减少^[55]。③在研究中注意时间(采伐森林的斑块年龄)和空间(采伐斑块大小)的尺度性, 不同尺度的研究会产生不同的结论。

森林采伐对鸟类群落影响的研究已比较深入, 但是在实际的应用中, 应因地制宜, 采用适宜的采伐办法, 才能更好的维持鸟类的物种丰富性和多样性。

1.4 群落的动态与演替

1.4.1 群落的动态 对群落动态的研究, 是指对群落的时间动态及导致群落动态变化的因素的研究。对季节变化和年变化的研究较多^[56 57]。在许多研究中鸟类群落都表现出了明显的季节差异。在同年的不同季节变化显著, 但在不同年份的同一季节几乎没有差异。研究发现群落的季节差异多是由于鸟类的季节迁徙造成的。在我国, 鸟类一般是夏季的密度较高, 而冬季的密度较低。在研究中还要注意时间尺度。选取不同的时间尺度, 结果是不同的。Hyrenbacha 等^[58]在研究海洋变暖对鸟类群落的影响时发现, 在 1~8 年间的动态和在 8~12 年间的动态是不一样的。

关于引起鸟类群落动态变化的因素归结起来主要有以下几点:①环境结构的改变。景观结构可以在局部尺度上影响群落中鸟的总数及群落组成的临时性变化。由于近些年来人类开发自然活动的加剧,生境破碎化的问题不断加剧,这样随着生境破碎化的加剧,物种的局域绝灭和替代也增多。这造成了鸟类群落物种组成的较大时间变异性。②食物资源因素。随着鸟类喜食食物资源丰富度的变化,相应的鸟类丰富度也发生改变,而且在不同年度间随食物资源丰富度的不同,鸟类的数量也表现出不同的年度间动态。Malizia 等^[59]研究发现群落中的食果鸟类和食蜜鸟类随着植物果实和花的数量而变化。③气候及种间相互作用等。Virkkala 等^[60]研究结果表明,冬季的温度对洞巢的山雀类留鸟数量的影响是呈正相关的,随着温度的变化,山雀类留鸟的数量也发生变化。

全球气候变化是当前全球生态学研究的重要问题之一,而且全球气候变化对鸟类群落产生的影响也十分显著。因此,大尺度上全球气候变化对鸟类群落动态影响的研究,应该是以后的研究热点之一。

1.4.2 群落的演替 对鸟类群落演替的研究,一般是研究演替不同阶段的鸟类群落的组成和多样性、鸟类群落的演替规律以及影响鸟类群落演替的关键因子。概括起来主要有以下几点:①一般鸟类群落的演替随植被的演替而发生,而且随着演替的进行鸟类的多样性增加,在演替的中期鸟类多样性最高,然后在到达演替顶极后又略有降低^[18],但有些群落也出现到演替顶极鸟类的多样性最高的现象^[50]。②植被群落的发展是鸟类群落发展的关键因子。随着演替的进行,由于植被的空间分层发生变化,鸟类群落的空间结构也发生变化,鸟类的种类也随着发生变化。刘喜悦等^[18]研究发现在森林群落的演替中,随着森林植被不断向顶极群落的演替,鸟类的种类也随之由草地灌丛鸟类、林缘疏林鸟类向森林鸟类演替。

鸟类群落的演替与植被群落的演替是紧密相关的,鸟类群落演替的研究可以为退化生态

系统恢复的研究提供相关的理论依据。

1.5 城市化对鸟类群落的影响 城市化对鸟类群落影响的研究是城市鸟类生态学研究的重要内容。城市栖息地有其不同于自然栖息地的特点:异质性程度高、人类的干扰频繁等,这就决定了城市鸟类群落生态学研究具有其特定的内容。由于城市化是一个逐渐变化的过程,所以对城市化的研究主要是在一个连续的梯度上选取特定的点来进行。例如,对同一地点的不同城市化阶段的鸟类群落进行研究,或是在同一时间对城市化程度不同的几个地点进行研究,以确定如何在城市化的进程中保护当地的鸟类多样性^[10]。集团结构的分析方法也被应用到城市鸟类群落的研究中^[61]。

城市化对鸟类群落的影响主要有以下的 4 个方面:①改变鸟类群落的组成。城市化的栖息地提供了有别于自然栖息地的生存环境,食物资源和巢址资源等都发生了改变,所以鸟类群落的物种组成也随之发生改变。②对鸟类群落的物种丰富度和多样性产生影响。一般随着城市化的加剧,鸟类群落的物种丰富度和多样性下降,但也有研究证明,适度的城市化可以使物种丰富度和多样性增加,Mills 等^[10]在对城市化对鸟类群落影响的研究中提出了特定资源需求假说,认为鸟类需要特定的资源,研究发现鸟类的丰富度与当地的植被数量呈正相关,所以在城市化的进程中要适当保留一些当地的植被。③改变鸟类群落的密度和多度^[9],鸟类的密度和多度随城市化的提高而上升。

由于城市环境的异质性程度较高,因此强调景观水平异质性的景观生态学的方法在当今城市鸟类群落生态学的研究中得到了广泛的应用,成为当今城市鸟类群落生态学的研究热点。主要是对异质效应、连通效应和干扰效应等几种景观效应的研究。随着全球城市化步伐的加剧,对城市鸟类群落的研究也必须随着深入,以便为全球城市规划和设计提供重要依据。

2 研究展望

经过半个多世纪的发展,鸟类群落生态学

的研究在各个方面已经取得了显著的成果,研究的内容也比较完善。但我国鸟类群落研究与国际相比还比较落后。在以后的研究中还需要注意以下几个方面。

2.1 大尺度的研究 景观生态学中提出了尺度的概念,尺度同样可以应用在鸟类群落的研究中。以前多是小尺度的研究,进行大尺度的研究可以帮助我们更好地了解全球的鸟类群落动态。比如对于群落形成的影响因素的研究,以前的群落生态学研究通常限定在一个较小的空间范围内,主要探讨群落内部局域生态过程(如竞争、捕食、干扰等)对局域多样性的影响。而对不同群落之间的区域生物地理过程(如长距离扩散、物种分化、物种大范围内的绝灭等)的作用基本没有进行研究^[62]。全球气候变化的问题已经引起人们的广泛关注,已成为当今生态学的热点之一。因此,进行全球气候变化对鸟类群落影响的研究势在必行。

2.2 深入城市化对鸟类群落的影响 随着经济的发展,城市化成为摆在每一个人面前的问题,加强不同地区、不同类型的城市化对鸟类群落影响的研究,为在城市化的进程中保护好生态环境提出好的建议。由于城市园林的岛屿化结构,对城市园林鸟类群落研究的同时可以为岛屿化结构对鸟类群落影响的研究提供资料。

2.3 退化生态系统的恢复 这是当前生态学研究的一大热点,应该加强对退化生态系统恢复期的鸟类群落的研究。

2.4 加强理论性研究和研究方法的改进 在群落多样性的研究中,对多样性指数给予了足够的重视,但对物种多度格局的研究却并不多见。我国关于群落物种共存机制的研究在鸟类群落方面还需要深入。在这方面国内的研究只涉及其中很小的一部分,尤其是当前被热烈讨论的群落中性理论的研究,在我国鸟类群落研究中尚未涉及。同时,新提出的研究方法对促进未来的鸟类群落研究非常重要。比如,Keith^[63]用稳定同位素对不同海拔的鸟类群落分布进行了研究,而我国的研究方法还比较落后。

2.5 长期系统的研究 只有进行长期系统的研究,才能得出有影响的研究成果,才能深层次地发现和解决问题,从而提高研究论文的层次。这也就是要求我们在时间尺度上进行大尺度的研究。我国鸟类群落的研究,在国内外的权威刊物发表的论文很少,要进一步促进我国鸟类群落的研究必须提高研究论文的层次。

参 考 文 献

- [1] 郑光美主编. 鸟类学. 北京: 北京师范大学出版社, 1995, 366 ~ 367.
- [2] Emilio P D, Marco B, Renato M, *et al.* Bird communities as bioindicators: The focal species concept in agricultural landscapes. *Ecological Indicators* 2006 **6**: 83 ~ 93.
- [3] Forbese P F, Kening E C, Toh C L, *et al.* Monitoring of Kilum-Ijim forest bird communities: initial findings. *Bird Conservation International* 2003 **13**(3): 255 ~ 271.
- [4] Tramer E J. Bird species diversity: components of Shannon's Formula. *Ecology* 1969 **50**(5): 927 ~ 929.
- [5] Boulinier T, Nichols J D, Hines J E, *et al.* Forest fragmentation and bird community dynamics: inference at regional scales. *Ecology* 2001 **82**(4): 1159 ~ 1169.
- [6] Schiecka J, Stuart-Smith K, Norton M. Bird communities are affected by amount and dispersion of vegetation retained in mixed-wood boreal forest harvest areas. *Forest Ecology and Management* 2000 **126**: 239 ~ 254.
- [7] Tubelis D P, Cowling A, Donnelly C. Landscape supplementation in adjacent savannas and its implications for the design of corridors for forest birds in the central Cerrado, Brazil. *Biological Conservation* 2004 **118**: 353 ~ 364.
- [8] Thompson I D. Avian communities of mature balsam fir forests in new found land: age-dependence and implications for timber harvesting. *The Condor* 1999 **101**(2): 301 ~ 323.
- [9] 陈水华, 丁平, 郑光美等. 城市鸟类群落生态学研究展望. *动物学研究* 2000 **21**(2): 165 ~ 169.
- [10] Mills S G, Dunning J B, Bates J M. Effects of urbanization on breeding bird community structure in southwestern desert habitats. *The Condor* 1989 **91**(2): 416 ~ 428.
- [11] Murgui E, Valentin A. Relationships between the characteristics of the urban landscape and the introduced bird community in the city of Valencia (Spain). *Ardeola* 2003 **50**(2): 201 ~ 214.
- [12] 李枫, 鲁长虎, 杨红军等. 扎龙芦苇沼泽繁殖鸟类群落多样性研究. *东北林业大学学报* 1998 **20**(5): 68 ~ 72.
- [13] 邓文洪, 赵匠, 高玮. 破碎化次生林斑块面积及栖息地质量对繁殖鸟类群落结构的影响. *生态学报* 2003 **23**

- (6) 87 ~ 94.
- [14] Mikami O K , Kawata M . The effects of individual interactions and habitat preferences on spatial structure in a grassland bird community . *Ecography* 2002 **25** (2) : 200 ~ 214 .
- [15] Shriver W G , Hodgman T P , Gibbs J P , et al . Landscape context influences salt marsh bird diversity and area requirements in New England . *Biological Conservation* , 2004 , **119** : 545 ~ 553 .
- [16] Tilman D . A consumer resource approach to community structure . *Amer Zool* , 1986 **26** : 5 ~ 22 .
- [17] Davis M A , Peterson D W , Reich P B , et al . Restoring savanna using fire : impact on the breeding bird community . *Restoration Ecology* 2000 **8** (1) : 30 ~ 40 .
- [18] 刘喜悦 , 季世纯 , 孙悦华等 . 长白山次生林的繁殖鸟的群落结构 . *动物学报* , 1998 **44** (1) : 11 ~ 19 .
- [19] Shochat E , Lerman S B , Katti M , et al . Linking optimal foraging behavior to bird community structure in an urban-desert landscape : field experiments with artificial food patches . *The American Naturalist* 2004 **164** (2) : 232 ~ 243 .
- [20] James F C , Rathbun S . Rarefaction , relative abundance , and diversity of avian communities . *The Auk* , 1981 **98** : 785 ~ 800 .
- [21] Cushman S A , McGarigal K . Hierarchical analysis of forest bird species - environment relationships in the Oregon Coast Range . *Ecological Applications* 2004 **14** (4) : 1090 ~ 1105 .
- [22] Hennings L A , Edge W D . Riparian bird community structure in Portland , Oregon : Habitat , urbanization , and spatial scale patterns . *The Condor* 2003 **105** (2) : 288 ~ 302 .
- [23] Painc R T . Food web complexity and species diversity . *American Naturalist* , 1966 **100** : 65 ~ 75 .
- [24] Forstmeier W , Bourski O V , Leisler B . Habitat choice in Phylloscopus warblers : the role of morphology , phylogeny and competition . *Oecologia* 2001 **128** (4) : 566 ~ 576 .
- [25] Wesłowski T . Bird community dynamics in a primeval forest - is interspecific competition important ? *Ornis Hung* , 2003 **12** (13) : 51 ~ 62 .
- [26] Halme P , Hakkila M , Koskela E . Do breeding Ural owls *Strix uralensis* protect ground nests of birds ? an experiment using dummy nests . *Wildlife Biology* 2004 **10** (2) : 145 ~ 148 .
- [27] Forsman J T , Monkkonen M , Hukkanen M . Effects of predation on community assembly and spatial dispersion of breeding forest birds . *Ecology* 2001 **82** (1) : 232 ~ 244 .
- [28] Soderstrom B , Kiema S , Reid R S . Intensified agricultural land-use and bird conservation in Burkina Faso . *Agriculture Ecosystem & Environment* 2003 **99** (3) : 113 ~ 124 .
- [29] Kohler P , Reinhard K , Huth A . Simulating anthropogenic impacts to bird communities in tropical rain forests . *Biological Conservation* 2002 **108** (1) : 35 ~ 47 .
- [30] Scheiman D M , Bollinger E K , Johnson D H . Effects of leafy spurge infestation on grassland birds . *Journal of Wildlife Management* 2003 **67** (1) : 95 ~ 121 .
- [31] Hubbell S P . The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography . Princeton : Princeton University Press , 2001 .
- [32] Robert L , Thomson J T , Forsman M M . Positive interactions between migrant and resident birds : testing the heterospecific attraction hypothesis . *Oecologia* 2003 **134** (3) : 431 ~ 438 .
- [33] Kenneth F . Analysis of avian communities in Lake Guri , Venezuela , using multiple assembly rule models . *Oecologia* , 2003 **137** (1) : 104 ~ 113 .
- [34] McGill B J . A test of unified neutral theory of biodiversity . *Nature* 2003 **422** : 881 ~ 885 .
- [35] Ricklefs R E . The unified neutral theory of biodiversity : do the numbers add up ? *Ecology* 2006 **87** (6) : 1424 ~ 1431 .
- [36] 邓秋香 , 周彤 , 高玮 . 落叶阔叶林中初级洞巢鸟在群落组织结构形成中的作用 . *东北林业大学学报* , 2006 **34** (6) : 58 ~ 60 .
- [37] 陈水华 , 丁平 , 郑光美等 . 岛屿栖息地鸟类群落的丰富度及其影响因子 . *生态学报* 2002 **22** (2) : 140 ~ 148 .
- [38] 邓文洪 , 高玮 . 温带次生林的岛屿化对鸟类物种多样性及密度的影响 . *生物多样性* 2005 **13** (3) : 204 ~ 212 .
- [39] Wiens J A , Innis G S . Estimation of energy flow in bird communities : a population bioenergetics model . *Ecology* , 1974 , **55** : 730 ~ 746 .
- [40] Root R B . The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatchers . *Ecol Mono* , 1967 **37** : 317 ~ 350 .
- [41] 周放 . 鼎湖山森林鸟类群落的集团结构 . *生态学报* , 1987 **7** (1) : 176 ~ 184 .
- [42] 周放 , 房慧伶 . 两种鹪莺的种间生态位关系研究 . *动物学研究* 2000 **21** (1) : 52 ~ 57 .
- [43] 高玮 , 李万超 , 吕杰娣 . 三种啄木鸟的生态位和竞争 . *东北师大学报 (自然科学版)* , 1997 (1) : 78 ~ 81 .
- [44] Gates J E , Gysel J W . Avian nest dispersion and fledging success in field forest ecotone . *Ecology* , 1989 **59** (5) : 871 ~ 833 .
- [45] Borgmann K L , Pearson S F , Levey D J , et al . Wintering yellow-rumped warblers (*Dendroica coronata*) track manipulated abundance of *Myrica cerifera* fruits . *The Auk* , 2004 **122** (1) : 74 ~ 87 .
- [46] Baldi A . Edge effects in tropical versus temperate forest bird communities : three alternative hypothesis for the explanation of difference . *Acta Zool Acad Sci Hung* , 1996 **42** (3) : 163 ~ 172 .
- [47] Baker J , French K , Whelan R J . The edge effect and ecotonal species : Bird communities across a natural edge in southeastern Australia . *Ecology* 2002 **83** (11) : 3048 ~ 3059 .
- [48] 邓文洪 , 高玮 . 次生林不同类型森林边缘的鸟类物种丰

- 富度及个体多度比较. *生态学报*, 2005, **25**(11): 2 804 ~ 2 810.
- [49] Deng W H ,Gao W. Edge effects on nesting success of cavity-nesting birds in fragmented forests. *Biological Conservation* , 2005 ,**126**(1) 363 ~ 370.
- [50] Laiolo P ,Rolando A ,Valsania V. Avian community structure in sweet chestnut coppiced woods facing natural restoration. *Revue D 'écologie* 2004 **59**(3) 453 ~ 463.
- [51] Major R E ,Christie F J ,Gowing G. Influence of remnant and landscape attributes on Australian woodland bird communities. *Biological Conservation* 2001 ,**102** :47 ~ 66.
- [52] Hanowski J ,Danz N ,Lind J ,*et al.* Breeding bird response to riparian forest harvest and harvest equipment. *Forest Ecology and Management* 2003 ,**174** :315 ~ 328.
- [53] Lance A N ,Phinney M. Bird responses to partial retention timber harvesting in central interior British Columbia. *Forest Ecology and Management* 2001 ,**142** :267 ~ 280.
- [54] Robinson W D ,Robinson S K. Effects of selective logging on forest bird populations in a fragmented landscape. *Conservation Biology* ,1999 **13**(1) 58 ~ 66.
- [55] Costelloa C A ,Yamasakib M ,Pekinsc P J ,*et al.* Songbird response to group selection harvests and clear-cuts in a New Hampshire northern hardwood forest. *Forest Ecology and Management* 2000 ,**127** :41 ~ 54.
- [56] Colwell M A. Shorebird community patterns in a seasonally dynamic estuary. *The Condor* ,1993 **95** :104 ~ 114.
- [57] Bo M S ,Maceira N O ,Demaria M R ,*et al.* Composition and seasonal changes of the bird community in the west pampa grasslands of Argentina. *Journal of Field Ornithology* 2003 **74** (1) 59 ~ 65.
- [58] Hyrenbacha D K ,Veit R R. Ocean warming and seabird communities of the southern California Current System (1987-1998): response at multiple temporal scales. *Deep-Sea Research* 2003 **50** 2 :537 ~ 2 565.
- [59] Malizia L R. Seasonal fluctuations of birds ,fruits ,and flowers in a subtropical forest of Argentina. *The Condor* ,2001 ,**103** (1) 45 ~ 61.
- [60] Virkkala R. Bird species dynamics in a managed southern boreal forest in Finland. *Forest Ecology and Management* , 2004 ,**195** :151 ~ 163.
- [61] Lindsaya A R ,Gillum S S ,Meyer M W. Influence of lakeshore development on breeding bird communities in a mixed northern forest. *Biological Conservation* 2002 **107** :1 ~ 11.
- [62] 张大勇 姜新华. 群落内物种多样性发生与维持的一个假说. *生物多样性* ,1997 **5**(3) :161 ~ 167.
- [63] Keith A H ,Len I W ,Borja M ,*et al.* Stable isotopes as indicators of altitudinal distributions and movements in an Ecuadorean hummingbird community. *Oecologia* ,2003 ,**136** (2) 302 ~ 308.