

## 瓦屋山 2 种山雀的生态位分化和共存

杨小农<sup>①②</sup> 朱磊<sup>①</sup> 郝光<sup>①②</sup> 温安祥<sup>②</sup> 孙悦华<sup>①\*</sup>

① 中国科学院动物研究所 北京 100101; ② 四川农业大学生命科学与理学学院 雅安 625014

**摘要:**黑冠山雀(*Parus rubidiventris*)和煤山雀(*P. ater*)在瓦屋山同域分布,生态位相似,是潜在的竞争者。在垂直分布上,煤山雀的生态位宽度为 5.237,显著高于黑冠山雀的 2.792,而在水平分布和活动基质 2 个维度上,二者的生态位宽度值相当。尽管 3 个维度上 2 种山雀生态位重叠值均大于 0.7,但是它们对 3 个维度上的资源利用分别存在不同的偏好和侧重。2 种山雀的身体量度除了喙宽外均有极显著差异,这应该是 2 种山雀对环境适应的结果。这 2 种山雀在巢址选择上各项参数差异均不显著,表明适宜的洞巢可能是它们种间竞争的主要对象。2 种山雀的种群数量可能与居留类型有关。空间生态位或食物生态位的分离及适宜的种群数量和比例是它们得以共存的几个重要因素。

**关键词:**黑冠山雀;煤山雀;生态位;竞争;共存;瓦屋山

中图分类号:Q958 文献标识码:A 文章编号:0250-3263(2012)04-11-08

## Niche Separation and Coexistence of Two Species of Tits at Wawushan

YANG Xiao-Nong<sup>①②</sup> ZHU Lei<sup>①</sup> HAO Guang<sup>①②</sup> WEN An-Xiang<sup>②</sup> SUN Yue-Hua<sup>①\*</sup>

① Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101;

② College of Life and Basic Sciences, Sichuan Agricultural University, Ya'an 625014, China

**Abstract:** Being potential rivals, the two similar tits, Rufous-vented Tit (*Parus rubidiventris*) and Coal Tit (*P. ater*) are occurred in the same habitat at the plateau of Wawushan in Sichuan, China. During the breeding seasons of 2010 and 2011, we studied the mechanism of their niche separation and coexistence. For vertical distribution, the niche width of Coal Tit (5.237) was significantly higher than that of Rufous-vented Tit (2.792), however, there was no significant difference for horizontal distribution and active matrix, with the total value of niche overlap over 0.7 in three dimensions. But the two species of tits showed preferences and focused on resource utilization of all these three dimensions. The parameters of most body's measurements for these two tits are significantly different, except for the bill width, which might be the results from environmental adaptations. There was no significant difference for all the parameters of the nest-site selection of the two species, indicating that appropriate cavity nest sites might be their main competition factor. The population size of these two species may vary with their residence types. We suggest that the separation of spatial niche and food niche, appropriate population size and ratio might be the important factors for their coexistence.

**Key words:** Rufous-vented Tit (*Parus rubidiventris*); Coal Tit (*Parus ater*); Niche; Competition; Coexistence; Wawushan

基金项目 国家自然科学基金项目(No. 30870305);

\* 通讯作者, E-mail: sunyh@ioz.ac.cn;

第一作者介绍 杨小农,男,硕士研究生;研究方向:濒危动物保护;E-mail: muyanglin@yahoo.cn。

收稿日期:2012-01-06,修回日期:2012-02-25

同域分布的近似物种之间的竞争及影响因素是生态学研究的一个重要方面<sup>[1]</sup>。食物、巢址、鸣唱位置和栖息地资源是引起同域分布的小型雀形目鸟类竞争的潜在因素<sup>[2]</sup>,物种间可通过生态位的分化来减少对资源的竞争。由于生境的不同以及资源的特征和鸟类适应环境的多样性,生态位的分化表现出多种形式。已有研究从物种在空间分布<sup>[3]</sup>、资源利用<sup>[4]</sup>、行为<sup>[5-7]</sup>、巢址选择<sup>[8-11]</sup>等方面对生态位分化进行了探讨,有些研究还从进化时间尺度和生态时间尺度<sup>[12]</sup>方面,以及通过雏鸟交叉抚育实验等手段来探讨鸟类个体行为的形成和行为进化<sup>[13]</sup>,从而研究生态位分化的形成。

导致生态位分化的前提是物种间具有对有限资源或相同资源的竞争<sup>[14]</sup>。同域分布且亲缘关系较近的物种由于在身体结构、行为、资源需求上极为相似,往往是潜在的竞争者。这类物种在竞争过程中通过生态位分离,例如,利用不同资源或者扩展可利用资源的宽度,从而减少种间的竞争压力,以达到共存。同域分布的物种对资源需求的差异通常与自身身体结构密切相关,身体结构的差异将有助于避免生态位重叠<sup>[15]</sup>。关于欧洲山雀属鸟类解剖学上的差异对身体结构和取食生态位重叠的关系的研究发现,喙形状的差异能避免其在取食生态位上的重叠<sup>[16]</sup>,这些身体特征差异的形成是对不同生境条件的适应,有利于生态位分化状态的持续。已有大量同域分布的山雀种间生态位分化与身体结构差异的关系方面的研究。不同山雀身体大小、脚爪等身体特征的差异使其在取食树种、位置和高度<sup>[17-19]</sup>、取食方法<sup>[18]</sup>和资源偏好<sup>[2]</sup>等方面表现出不同,这也是对不同资源环境的适应<sup>[5]</sup>。如山雀喙的大小与食性<sup>[2]</sup>和食物选择<sup>[20]</sup>有关,北美白眉山雀(*Parus gambel*)的喙比黑顶山雀(*P. atricapillus*)的长且细,前者喜欢在针叶林中活动,后者喜欢低盖度的生境和落叶树<sup>[2]</sup>;煤山雀(*P. ater*)的喙比青山雀(*P. caeruleus*)的长且薄,适于在针叶林上取食<sup>[21]</sup>。体型较小的青山雀主要在叶芽和细枝部位取食,而体型较大的大山雀(*P. major*)在树

的较粗部分,取食方法和偏好的差异使得青山雀能利用很多大山雀难以获得的食物资源<sup>[14]</sup>;较小的煤山雀在树木的最外层取食,较大的褐头山雀(*P. montanus*)和凤头山雀(*P. cristatus*)在靠近树干的内侧取食<sup>[22]</sup>。

黑冠山雀(*P. rubidiventris*)和煤山雀属雀形目山雀科。从分布上看瓦屋山地区的黑冠山雀应为西南亚种(*P. r. beavani*),罕见于海拔2 500 m至针叶林上线<sup>[23]</sup>,分布于陕西南部、甘肃西部、青海东南部、西藏南部和东南部、云南西北部和四川<sup>[24]</sup>。煤山雀分布广泛,并有多个亚种,瓦屋山地区的应为西南亚种(*P. a. aemodius*),分布于陕西南部、宁夏、甘肃南部和西南部、西藏、湖北、云南北部、贵州西部和四川<sup>[24]</sup>。2种山雀的形态、大小和羽饰在野外不易区分,它们都具有长的黑色羽冠、黑色胸兜、白色的脸颊、颈背部具有白斑、灰色的上体。二者差异表现在:黑冠山雀体长约12 cm,特征为无翼斑,下体灰,肩部和臀棕色;煤山雀体长约11 cm,特征为下体白色或皮黄色,翼上具两道白色翼斑<sup>[23]</sup>。

作为分类地位相近的洞巢鸟,煤山雀和黑冠山雀的生态需求相似,在瓦屋山高原面狭小的空间范围内同域分布,具有潜在的竞争关系。目前,关于煤山雀和黑冠山雀共存的现象未见报道,其中黑冠山雀各方面的研究资料较少,仅有1巢繁殖参数的报道<sup>[25]</sup>;而煤山雀的研究报道较多,包括形态与行为的关系<sup>[21,26]</sup>、喙的大小与生态位宽度的关系<sup>[27]</sup>、身体大小与种间竞争及取食地点的关系<sup>[28]</sup>以及迁徙行为<sup>[29]</sup>等。本研究主要针对分布于四川省瓦屋山高原面的煤山雀和黑冠山雀的空间生态位或取食生态位及巢址选择进行了研究,探讨二者的生态位分离情况以及共存的机制,包括:(1)阐述黑冠山雀和煤山雀是否存在生态位的分离;(2)2种山雀的形态差异和生态位分化的关系;(3)2个物种共存的限制因素。

## 1 研究地自然概况

瓦屋山自然保护区位于四川省眉山市洪雅

县,东经  $102^{\circ}49' \sim 103^{\circ}00'$ ,北纬  $29^{\circ}25' \sim 29^{\circ}34'$ 。该区属于中亚热带季风湿润气候,雨量充沛,年均降水量 2 000 mm。年均温  $16.8^{\circ}\text{C}$ ,1 月平均气温  $6.6^{\circ}\text{C}$ ,极端最低温  $-3.3^{\circ}\text{C}$ ;7 月平均气温  $25.7^{\circ}\text{C}$ ,极端最高温  $36.2^{\circ}\text{C}$ 。瓦屋山的四面为几乎陡直的绝壁,使瓦屋山与其他山脉相隔离,形成孤岛状。我们的工作地点在瓦屋山顶的高原面平台,高原面上地势平坦,平均海拔 2 750 m,面积约 15  $\text{km}^2$ ,属于亚高山针叶林地,建群树种为峨眉冷杉(*Abies fabri*),林下落叶树种少,不足以形成亚层,主要树种为糙皮桦(*Betula utilis*);灌木层以冷箭竹(*Bashania faberi*)占绝对优势,其次是问客杜鹃(*Rhododendron ambiguum*)、麻花杜鹃(*R. maculiferum*)等<sup>[30]</sup>。

## 2 研究方法

**2.1 山雀活动维度的划分** 于 2010~2011 年对 2 种山雀繁殖季节的行为进行了观察,从其在森林中的垂直分布、水平分布和取食基质 3 个维度来量化它们的活动情况。在垂直分布(定义为第一维)上划分为 7 个高度区间,即树冠层(25~30 m)、上层(20~25 m)、中上层(15~20 m)、中层(10~15 m)、中下层(5~10 m)、下层(0~5 m)和地面层(0 m);水平分布(定义为第二维)包括乔木树干以及横枝基部、中部和前端 4 个资源等级;取食基质(定义为第三维)分别为杉树、枯树、杜鹃、箭竹和灌丛。

**2.2 行为观察** 2010 年 5~7 月和 2011 年 4~7 月对瓦屋山黑冠山雀和煤山雀在繁殖期的取食、鸣唱和搜寻巢材等行为进行了观察。经过长期的观察,可以通过翅斑的有无和羽色的差异快速区分 2 种山雀,通过鸣声和行为的差异也可以区分二者。每次见到山雀后,记录觅食、鸣唱、衔巢材等行为,并记录活动的高度、位置和取食基质等。

**2.3 山雀种群数量调查、身体特征和巢址参数测量** 2011 年 4~7 月,以瓦屋山高原的步道为样线进行种群数量调查,并观察活动情况。样线共 4 条,长度为 1.15~2.88 km,宽度为样

线两侧各 25 m。选择天气良好、可见度高的时间进行调查,每次调查时间为 7:00~12:00 时,采用 11×42 双筒望远镜(SYNOPTIC)观察,结合对山雀鸣声的辨识,记录山雀的数量、活动情况和活动位置等。

利用雾网并结合鸣声回放,在不同样线分别捕捉 2 种山雀各 10 只。录制和回放鸣声均采用日本 ZOOM 公司的 Handy recorder H4n 型录音笔。采用小型电子秤对鸟称重,精确到 0.1 g,采用游标卡尺测量其体长、翅长和跗跖长等。

用皮尺测量巢距路的距离、巢距水源的距离、巢树胸径,用测高仪测量树高、巢高(巢距地面高度)、最矮枝高(巢树上距离地面最近的树枝的高度)和坡度。

**2.4 植被调查** 采用样线法调查植被的密度和盖度,仍采用山雀种群调查的样线。计数与路两侧直接接触的乔木和灌木数量,从而计算植被的密度。由于瓦屋山高原上的乔木和灌木极其稀疏,可以直接计数 4 条样线上的树木数量。记录每种树的个体接触样线的长度(即树冠垂直投影在地面上时,阴影覆盖样线的长度),并计算其占样线总长度的百分数,从而得到每个树种的盖度<sup>[31]</sup>。

**2.5 数据处理** 生态位宽度采用公式  $B = 1 / \sum P_{ij}^2$ <sup>[32]</sup> 计算;以公式  $O = 1 - 1/2 \sum |P_{ij} - P_{ik}|$ <sup>[33]</sup> 计算生态位重叠程度;其中, $B$  表示生态位宽度, $i$  表示不同维度的资源等级, $P_{ij}$  和  $P_{ik}$  分别代表物种  $j$  和物种  $k$  对不同资源等级  $i$  的利用占各自所利用资源总量的比例; $O$  为两物种利用资源的重叠值,其取值范围是 0~1,0 表示物种间对资源的利用完全不重叠,1 表示完全重叠。2 种山雀身体量度和巢址选择的比较用 SPSS 13.0 for Windows 计算,经单样本 Kolmogorov-Smirnov 检验后,数据符合正态分布,故采用两独立样本  $t$ -检验,检验种间身体结构差异和巢址选择差异的显著性(95%置信度),数据用 Mean  $\pm$  SD 表示。

## 3 结果

**3.1 生态位的分化和重叠** 在垂直分布上,煤

山雀的生态位宽度为 5.237, 黑冠山雀为 2.792; 煤山雀在中层以上活动频次达 36.2%, 黑冠山雀为 12.7%; 在中层以下煤山雀为 47.8%, 黑冠山雀为 74.2% (表 1)。

水平方向上黑冠山雀与煤山雀的生态位宽度分别为 3.865 和 2.859。黑冠山雀在树干和横枝基部的活动频次达 45.0%, 煤山雀为 22.8%; 在横枝中部和端部, 黑冠山雀为 55.0%, 煤山雀为 77.3% (表 2)。

在取食基质分布上, 黑冠山雀与煤山雀的生态位宽度分别为 2.900 和 1.622。在杜鹃和灌丛上黑冠山雀的活动频次达 38.0%, 煤山雀为 12.1%。在冷杉上煤山雀的活动频次为 77.4%, 黑冠山雀的活动频次达到了 50.4% (表 3)。

### 3.2 山雀数量调查和身体量度的比较

调查期间有 76 d 的有效调查记录, 记录黑冠山雀 233 次, 煤山雀 393 次。黑冠山雀和煤山雀的数量累积记录分别是 482 只和 798 只, 黑冠山雀种群密度为 18.08 只/km<sup>2</sup>, 煤山雀为 29.87 只/km<sup>2</sup>; 黑冠山雀遇见率为 6.34 只/d, 煤山雀为 10.5 只/d。

身体量度的比较结果表明, 2 种山雀的喙宽 ( $t = -2.147, P = 0.047 < 0.05$ ) 差异显著, 其余 9 项量度均具有极显著差异 (表 4)。

### 3.3 植被组成

在研究区域内冷杉占总植被数量的 29.2%, 杜鹃为 29.9%; 冷杉的盖度为 12.7%, 大于杜鹃的 5.1%, 其他树种的数量较少, 符合瓦屋山高原的针叶和阔叶植被覆盖特征 (表 5)。冷杉平均高度 30 m 以上, 杜鹃平均高度小于 10 m。

表 1 2 种山雀在垂直方向的活动频次

Table 1 Percentages of activity frequency of the two tits in different height of tree or ground

种类 Species	观察次数 Numbers of observation	活动频次 Activity frequency (%)							B	O
		冠层 Crown	上层 Upper layer	中上层 Above middle layer	中层 Middle layer	中下层 Below middle layer	下层 Lower layer	地面 Ground		
黑冠山雀 <i>Parus rubidiventris</i>	275	4.4	5.8	2.5	13.1	6.2	56.4	11.6	2.792	0.720
煤山雀 <i>P. ater</i>	417	18.0	12.0	6.2	16.3	4.0	30.9	12.9	5.237	

B = 生态位宽度, O = 生态位重叠值。B = Niche breadth, O = Niche overlap.

表 2 2 种山雀在水平方向的活动频次

Table 2 Percentages of activity frequency of the two tits in horizontal direction

种类 Species	观察次数 Numbers of observation	活动频次 Activity frequency (%)				B	O
		树干 Trunk	横枝基部 Inner of branch	横枝中部 Middle of branch	横枝端部 Outer of branch		
黑冠山雀 <i>Parus rubidiventris</i>	40	25.0	20.0	22.5	32.5	3.865	0.778
煤山雀 <i>P. ater</i>	68	16.7	6.1	28.8	48.5	2.859	

B = 生态位宽度, O = 生态位重叠值。B = Niche breadth, O = Niche overlap.

表 3 2 种山雀在不同取食基质的活动频次

Table 3 Percentage of activity frequency of two tits in different matrix

种类 Species	观察次数 Numbers of observation	活动频次 Activity frequency (%)					B	O
		冷杉 <i>Abies sp.</i>	箭竹 <i>Bashania faberi</i>	枯木 Dead tree	杜鹃 <i>Rhododendron sp.</i>	灌丛 Bush		
黑冠山雀 <i>Parus rubidiventris</i>	250	50.4	8.0	3.6	11.6	26.4	2.900	0.713
煤山雀 <i>P. ater</i>	380	77.4	9.7	0.8	4.5	7.6	1.622	

B = 生态位宽度, O = 生态位重叠值。B = Niche breadth, O = Niche overlap.

**3.4 巢位选择** 调查期间共发现黑冠山雀 3 巢,煤山雀 5 巢。2 种山雀均营巢于冷杉树皮开裂处,均为裂洞,7 个巢位于活树上,1 巢黑冠山雀位于枯树上。观察发现在相同时间段内,

黑冠山雀和煤山雀均具有巢址选择、寻找巢材、育雏等行为,幼鸟出飞时间也相近。比较 2 种山雀与巢位相关的 7 个因素,结果均无显著差异(表 6)。

表 4 黑冠山雀和煤山雀的身体量度

Table 4 Body measurements of the Rufous-vented Tit and Coal Tit

	黑冠山雀 <i>Parus rubidiventris</i>	煤山雀 <i>P. ater</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
体重 Body mass(g)	10.32 ± 0.50 (10)	7.84 ± 0.48 (10)	11.293	0.000
体长 Body length(mm)	105.15 ± 1.19 (9)	94.08 ± 3.37 (10)	9.324	0.000
喙长 Bill length(mm)	9.70 ± 0.48 (9)	8.43 ± 0.40 (9)	6.078	0.000
喙宽 Bill width(mm)	4.18 ± 0.31 (9)	3.90 ± 0.23 (9)	2.147	0.047
喙厚 Bill thickness(mm)	3.97 ± 0.20 (9)	3.09 ± 0.20 (9)	9.519	0.000
尾长 Tail length(mm)	50.96 ± 1.76 (9)	43.09 ± 2.34 (10)	8.264	0.000
翅长 Wing length(mm)	66.23 ± 1.77 (9)	57.89 ± 1.61 (10)	10.757	0.000
跗跖长 Tarsus length(mm)	18.92 ± 0.99 (10)	16.65 ± 0.44 (10)	6.641	0.000
中趾 Middle toe length(mm)	9.51 ± 0.22 (10)	7.90 ± 0.46 (10)	9.991	0.000
中爪 Middle claw length(mm)	5.19 ± 0.27 (10)	4.57 ± 0.20 (10)	5.740	0.000

括号内为样本数。Sample size shown in parentheses.

表 5 瓦屋山高原植被组成情况

Table 5 The composition of vegetation structure at Wawushan plateau

	冷杉 <i>Abies</i> sp.	枯树 Dead tree	倒木 Fallen trunk	树桩 Stump	杜鹃 <i>Rhododendron</i> sp.	枫树 <i>Liquidambar</i> sp.	花楸 <i>Sorbus</i> sp.	樱桃 <i>Prunus</i> sp.	桦树 <i>Betula</i> sp.	其他 Other species
总量 Total(棵)	186	39	47	86	190	29	30	14	10	5
不同树种的比例 Ratio of different tree species(%)	29.2	6.1	7.4	13.5	29.9	4.6	4.7	2.2	1.6	0.8
盖度 Coverage(%)	12.7	0.0	0.0	0.0	5.1	1.8	1.2	1.1	0.7	0.2

表 6 黑冠山雀和煤山雀的巢址特征

Table 6 Nest characteristics of the Rufous-vented Tit and Coal Tit

	黑冠山雀( <i>n</i> = 3) <i>Parus rubidiventris</i>	煤山雀( <i>n</i> = 5) <i>P. ater</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
巢树高 Height of nest tree (m)	31.33 ± 2.36	35.64 ± 3.80	1.741	0.132
树径 Diameter at breast height of nest tree (m)	0.76 ± 0.09	0.75 ± 0.27	-0.039	0.970
最矮枝高 Branches closest to the ground (m)	6.43 ± 3.39	14.40 ± 5.13	2.361	0.056
巢高 Nest height to the ground (m)	10.00 ± 3.91	11.62 ± 2.97	0.671	0.527
距路距离 Distance to path (m)	3.27 ± 2.83	17.80 ± 14.94	1.616	0.157
距水距离 Distance to water (m)	35.00 ± 22.91	23.40 ± 27.05	-0.617	0.560
坡度 Slope (°)	11.00 ± 9.85	4.80 ± 7.16	-1.041	0.338

## 4 讨论

**4.1 2 种山雀的生态位分化与共存** 2 种山雀在 3 个维度的生态位有较大的重叠程度,重叠

值均大于 0.7,表明二者的活动空间有较高的重叠,这与 2 种山雀经常混群活动的观察结果是相符的。但生态位具有较高的重叠不能说明这 2 种山雀对资源有激烈的竞争,因为在 3 个

维度上,2种山雀在活动高度、水平分布和基质的选择方面都有不同的侧重,表现出一定程度上的生态位分离。在垂直分布上黑冠山雀偏好在杉树下部(74.2%)活动,而煤山雀偏好在杉树的上部(36.2%)活动(表1),这与宋榆钧<sup>[34]</sup>对煤山雀的观察结果相似;在水平分布上,黑冠山雀在树干和横枝基部的活动频次(45.0%)大于煤山雀(22.8%),而煤山雀在横枝端部和中部活动的频次(77.3%)大于黑冠山雀(55.0%)(表2),说明在这2个维度上它们具有一定的生态位分化。在活动基质这个维度,煤山雀在冷杉上活动频次达77.4%,这和Hino等<sup>[4]</sup>报道的煤山雀偏好在杉树上活动的研究结果相似,这可能与针叶林冠层具有煤山雀所喜食的昆虫有关。黑冠山雀在冷杉上的活动频次为50.4%(表3),说明冷杉是2种山雀主要的利用对象。但通过对黑冠山雀在一维和二维的分布情况及实际观察,这个维度上冷杉下部是黑冠山雀主要活动的场所,即在这个维度上,2种山雀仍然存在清晰的生态位分化。因此,瓦屋山这2种山雀的活动空间和食物生态位确实存在分离,实际也并未观察到2种山雀在各个维度有直接的冲突。

2种山雀在各项身体量度上的显著差异(表4)与上述生态位的分化有密切关系,表现在取食基质、活动空间的不同。黑冠山雀较大的喙和脚爪适于抓握较粗的树枝、树干,在较矮的杜鹃上和灌丛取食,啄击杜鹃枝干和剥开花苞搜寻虫子;而煤山雀较小的喙和脚适于在冷杉上部细枝间及针叶上活动。因此从形态对环境的适应方面可以看出,煤山雀是适于在针叶树和树木外层活动的鸟类,而黑冠山雀适于在森林下部阔叶树上活动。以前的研究发现,煤山雀分布广泛,体型较小,具有多变的觅食技能<sup>[26,35]</sup>,身体特征适于在针叶林活动<sup>[21]</sup>,取食多偏好在树木的外层<sup>[22,28]</sup>,与其同域分布的其他山雀相对适应于在阔叶树上活动<sup>[28,36]</sup>,种间在生态位上有不同程度的分化。这与瓦屋山的2种山雀在生态位分化和活动基质偏好方面的情况相似。

**4.2 2种山雀对巢址资源的竞争** 煤山雀及黑冠山雀身体特征的差异可能是对不同空间和食物资源利用的适应分化,使得活动空间或食物生态位表现出一定程度的分离,从而得以共存。对巢址特征的统计分析表明,与2种山雀巢位相关的7个因素无显著差异(表6)。我们观察到2种山雀具有争夺巢址的现象,且2种山雀对巢材选择有共同的偏好,如均选择香烟过滤嘴中的棉质物,兽类粪便中的动物绒毛等。而且作为洞巢鸟类,对洞巢的竞争者不单来自种间,还来自种内<sup>[37]</sup>,这使得可利用的巢址变得更加宝贵。因此,来自有限巢址的竞争压力将大于对活动空间和食物的争夺,成为限制这2种山雀共存的主要因素。

对大山雀和青山雀的研究发现,在有限区域内,适当比例的2种山雀个体将有助于二者的共存,任一种山雀的数量波动都会影响另一种山雀的繁殖成功率,从而影响种群数量<sup>[38]</sup>。这种物种间种群数量的相互制约使得大山雀和青山雀得以在一定的区域内以适当的比例共存<sup>[39]</sup>。因此,我们推测有限的巢址资源限制了瓦屋山黑冠山雀和煤山雀种群的数量,且由于竞争能力的不同,植被结构决定的活动空间大小的差异等因素(表5)使得2种山雀的数量维持适宜的比例,适宜的种群数量和比例可能是2种山雀得以在瓦屋山高原面共存的一个重要因素。通过在10月份和3月份的观察发现,黑冠山雀可能为瓦屋山的留鸟,而煤山雀具有迁徙的特性<sup>[34]</sup>,环志调查发现其能进行长距离的迁徙<sup>[40]</sup>。通常迁徙鸟比留鸟具有高的取食速率,并且具有多变的取食策略,如环境发生变化时,迁徙的鸟可以改变取食方式,而留鸟不能<sup>[41]</sup>。煤山雀具有复杂多变的取食行为<sup>[36]</sup>,且煤山雀比与其同域分布的山雀具有更多的取食技能<sup>[18]</sup>。调查发现,瓦屋山高原地区黑冠山雀种群密度为18.08只/km<sup>2</sup>,煤山雀为29.87只/km<sup>2</sup>,煤山雀的种群数量显著高于黑冠山雀,这是否与煤山雀的迁徙特性及多样的取食技巧有关,还需要更多的研究和关注。

**致谢** 感谢四川省瓦屋山象尔山庄的何超夫妇等工作人员在野外工作中给予的大力帮助!感谢吕楠在本文写作过程中给予的重要建议和帮助!

### 参 考 文 献

- [ 1 ] MacArthur R H. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology*, 1958, 39(4): 599-619.
- [ 2 ] Hill B G, Lein M R. Ecological relations of sympatric black-capped and mountain chickadees in southwestern Alberta. *Condor*, 1988, 90(4): 875-884.
- [ 3 ] 陈俊豪, 黄晓凤, 鲁长虎, 等. 白颈长尾雉与白鹇秋冬季空间生态位比较. *生态学杂志*, 2009, 28(12): 2546-2552.
- [ 4 ] Hino T, Unno A, Nakano S. Prey distribution and foraging preference for Tits. *Ornithological Science*, 2002, 1(1): 81-87.
- [ 5 ] Sturman W A. The foraging ecology of *Parus atricapillus* and *P. rufescens* in the breeding season, with comparisons with other species of *Parus*. *Condor*, 1968, 70(4): 309-322.
- [ 6 ] Franzreb K E. Foraging habits of Ruby-crowned and Golden-crowned Kinglets in an Arizona montane forest. *Condor*, 1984, 86(2): 139-145.
- [ 7 ] 高玮, 相桂权, 冯贺林, 等. 次生阔叶林中大山雀和沼泽山雀取食行为的研究. *生态学杂志*, 1996, 15(5): 1-5.
- [ 8 ] 邓秋香, 高玮, 赵虹. 两种山雀巢地选择的比较研究. *吉林林学院学报*, 1997, 13(2): 154-167.
- [ 9 ] Buckley N J. Interspecific competition between Vultures for preferred roost positions. *The Wilson Bulletin*, 1998, 110(1): 122-125.
- [ 10 ] 赵亮, 张晓爱. 角百灵和小云雀的巢址选择与竞争共存. *动物学研究*, 2004, 25(3): 198-204.
- [ 11 ] 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. *四川动物*, 2008, 27(2): 178-182.
- [ 12 ] Dhondt A A. Ecological and evolutionary effects of interspecific competition in Tits. *The Wilson Bulletin*, 1989, 101(2): 198-216.
- [ 13 ] Slagsvold T, Wiebe K L. Learning the ecological niche. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2007, 274(1606): 19-23.
- [ 14 ] Dhondt A A. Interspecific competition between Great and Blue Tit. *Nature*, 1977, 268(5620): 521-523.
- [ 15 ] Smith S M. An ecological study of winter flocks of Black-capped and Chestnut-backed Chickadees. *The Wilson Bulletin*, 1967, 79(2): 200-207.
- [ 16 ] Snow D W. The habitats of Eurasian Tits (*Parus* spp.). *Ibis*, 1954, 96(4): 565-585.
- [ 17 ] Alatalo R V. Interspecific competition in tits *Parus* spp. and the Goldcrest *Regulus regulus*: foraging shifts in multispecific flocks. *Oikos*, 1981, 37(3): 335-344.
- [ 18 ] Salewski V, Bairlein F, Leisler B. Niche partitioning of two Palearctic passerine migrants with Afrotropical residents in their West African winter quarters. *Behavioral Ecology*, 2003, 14(4): 493-502.
- [ 19 ] Richards S A, Nisbet R M, Wilson W G, et al. Grazers and diggers: exploitation competition and coexistence among foragers with different feeding strategies on a single resource. *American Naturalist*, 2000, 155(2): 266-279.
- [ 20 ] Schooner T W. The evolution of bill size differences among sympatric congeneric species of birds. *Evolution*, 1965, 19(2): 189-213.
- [ 21 ] Partridge L. Some aspects of the morphology of Blue Tits (*Parus caeruleus*) and Coal Tits (*Parus ater*) in relation to their behaviour. *Journal of Zoology*, 1976, 179: 121-133.
- [ 22 ] Alatalo R V, Eriksson D, Gustafsson L, et al. Exploitation competition influences the use of foraging sites by tits: experimental evidence. *Ecology*, 1987, 68(2): 284-290.
- [ 23 ] 约翰·马敬能, 卡伦·菲利普斯, 何芬奇. 中国鸟类野外手册. 长沙: 湖南教育出版社, 2000.
- [ 24 ] 郑光美. 中国鸟类分类与分布名录. 北京: 科学出版社, 2005: 324-325.
- [ 25 ] 吴逸群, 王修华, 陈有顺, 等. 黑冠山雀 *Parus rubidiventris* 的巢址特征与繁殖行为. *甘肃林业科技*, 2007, 32(4): 1-8.
- [ 26 ] Gustafsson L. Foraging behaviour of individual Coal Tits, *Parus ater*, in relation to their age, sex and morphology. *Animal Behaviour*, 1988, 36(3): 696-704.
- [ 27 ] Gosler A G, Carruthers T D. Bill size and niche breadth in the Irish Coal Tit *Parus ater hibernicus*. *Journal of Avian Biology*, 1994, 25(3): 171-177.
- [ 28 ] Alatalo R V, Moreno J. Body size, interspecific interactions, and use of foraging sites in tits (Paridae). *Ecology*, 1987, 68(6): 1773-1777.
- [ 29 ] Komer-Nievergelt F, Komer-Nievergelt P, Bader E, et al. Between-species correlations in the number of migrants at Ulmethöchi (Switzerland). *Journal of Ornithology*, 2008,

- 149(4): 579–586.
- [30] 蒋迎昕, 孙悦华, 毕中霖. 四川瓦屋山金色林鸫的繁殖生态及孵卵节律. *动物学杂志*, 2005, 40(2): 6–10.
- [31] Sutherland W J; 张金屯, 译. 生态学调查方法手册. 科学技术出版社, 1993.
- [32] MacArthur R H. *Geographical Ecology*. New York: Harper and Rowe, 1972.
- [33] Schoener T W. The anolis lizards of bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology*, 1968, 49(4): 704–726.
- [34] 宋榆钧. 煤山雀繁殖与食性的研究. *生态学报*, 1983, 3(4): 399–407.
- [35] Gibb J. Feeding ecology of tits, with notes on Treecreeper and Golderest. *Ibis*, 1954, 96(4): 513–543.
- [36] Partridge L. Field and laboratory observations on the foraging and feeding techniques of Blue Tits (*Parus caeruleus*) and Coal Tits (*P. Ater*) in relation to their habitats. *Animal Behaviour*, 1976, 24(3): 534–544.
- [37] Minot E O, Perrins C M. Interspecific interference competition-nest sites for Blue and Great Tits. *The Journal of Animal Ecology*, 1986, 55(1): 331–350.
- [38] Kosenko S M, Fry C H. Competition and coexistence of the European Bee-eater *Merops apiaster* and the Blue-cheeked Bee-eater *Merops persicus* in Asia. *Ibis*, 1998, 140(1): 2–13.
- [39] Török J Á, Tóth L Á. Asymmetric competition between two tit species: a reciprocal removal experiment. *Journal of Animal Ecology*, 1999, 68(2): 338–345.
- [40] 李显达, 吕晓平, 方克艰, 等. 黑龙江省嫩江高峰林区2004年度鸟类环志监测报告. *四川动物*, 2006, 25(3): 570–576.
- [41] Veistola S, Lehtikoinen E, Eeva T. Weather and breeding success at high latitudes—the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* and the Siberian Tit *Parus cinctus*. *Ornis Fennica*, 1997, 74(2): 89–98.