

普达措国家公园越冬期鸟类群落 功能空间及驱动机制

张兰^{①②} 和正华^③ 邓云^{②④} 杜杰次旦^③
闫兴富^{①*} 和雪莲^{②④*} 林露湘^{②④}

① 北方民族大学生物科学与工程学院, 黄河流域农牧交错区生态保护国家民委重点实验室 银川 750021;

② 中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室 勐腊 666303; ③ 香格里拉普达措国家公园管理局

香格里拉 674400; ④ 云南西双版纳森林生态系统国家野外科学观测研究站 勐腊 666303

摘要: 解析群落中生物多样性维持的决定因素是生态学研究的一个重要目标。为了获得普达措国家公园碧塔海-属都湖片区鸟类物种多样性, 2021年8月至2022年7月, 设置8条总长17 km的鸟类调查样线, 并于2021年11月至2022年10月在片区24个位点布设红外相机进行辅助调查。为了重点研究越冬期鸟类群落功能多样性格局及其驱动机制, 2021年11月至2022年3月, 对碧塔海-属都湖片区内高原湖泊、高山草甸、针阔混交林和针叶林4种生境共30个样点进行了越冬期鸟类群落的调查。利用15个鸟类功能性状计算群落功能丰富度(FRic)和平均最近邻接功能距离(MNND), 并构建零模型, 探讨环境过滤和极限相似性作用对越冬期鸟类群落构建的相对重要性。结果表明, 本研究在普达措国家公园碧塔海-属都湖片区共记录13目42科114种鸟类, 与该区域前期野外记录相比新增了74个野外记录鸟种。该片区不同生境类型的鸟类物种组成差异明显, 针阔混交林和针叶林物种组成相似, 但未完全重合。在该区域高原湖泊和高山草甸越冬的16种鸟类显著扩大了越冬期鸟类群落的功能空间, 但同时显著减小了功能空间中物种的平均最近邻接功能距离。4种生境鸟类群落功能空间随物种丰富度增加而增大, 但零模型分析发现功能空间的观察值总体上小于期望值; 功能空间中物种间平均最近邻接功能距离随物种丰富度增加变得更近, 限制性零模型分析结果显示, 其观察值整体趋势上大于期望值。综上, 本研究更新了对普达措国家公园鸟类物种多样性的认知, 可为该区域鸟类保护和管理提供最新数据支持。越冬鸟的迁入使片区越冬期鸟类群落在功能结构上更紧凑、更稳定; 群落功能多样性研究结果表明, 环境过滤限制了该区域越冬期鸟类群落功能空间随物种丰富度的增大, 同时极限相似性对物种在功能空间中的分布起着重要作用, 即环境过滤和极限相似性对片区越冬期鸟类群落的构建过程具有双重重要性。

关键词: 碧塔海-属都湖片区; 越冬鸟类群落; 功能性状; 驱动机制; 零模型

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2023) 05-703-31

基金项目 2021年中央财政林草生态保护恢复资金项目(No. WNLY-2022-06-018), 云南省基础研究专项-面上项目(No. 202001AT070111);

* 通讯作者, E-mail: xffyan@126.com, hexuelian@xtbg.ac.cn;

第一作者简介 张兰, 女, 硕士研究生; 研究方向: 群落生态学; E-mail: zhanglan@xtbg.ac.cn。

收稿日期: 2022-12-08, 修回日期: 2023-05-29 DOI: 10.13859/j.cjz.202305006

Functional Trait Space and the Driving Mechanism of Wintering Bird Community in Potatso National Park, Southwestern China

ZHANG Lan^{①②} HE Zheng-Hua^③ DENG Yun^{②④} Dujiecidan^③
YAN Xing-Fu^{①*} HE Xue-Lian^{②④*} LIN Lu-Xiang^{②④}

① *College of Biological Science and Engineering / Key Laboratory of Ecological Protection of Agro-pastoral Ecotones in the Yellow River Basin, National Ethnic Affairs Commission of the People's Republic of China, North Minzu University, Yinchuan 750021;*

② *Chinese Academy of Sciences Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Xishuangbanna, Mengla 666303;* ③ *Potatso National Park Administration, Shangri-La 674400;*

④ *National Forest Ecosystem Research Station at Xishuangbanna, Xishuangbanna, Mengla 666303, China*

Abstract: [Objectives] The determinant of biodiversity maintenance of natural communities is important in ecological research. In this study, we aim to survey the bird species diversity of Bita Lake-Shudu Lake region of Potatso National Park, and further explore the functional trait diversity pattern and the underlying mechanism of the wintering bird communities of this region. **[Methods]** We used line transect method in this study from August 2021 to July 2022. Specifically, eight transects with a total of 17 km long were selected in Bita Lake-Shudu Lake region of Potatso National Park. Besides, we set up twenty-four infrared cameras from November 2021 to October 2022 to obtain bird species diversity in this region. From November 2021 to March 2022, we surveyed bird composition of 30 wintering bird communities belongs to four habitat types: plateau lakes, alpine meadows, mixed coniferous and broad-leaved forests, and coniferous forests in the region (Fig. 1 and Appendix 1). We selected 15 functional traits of bird in the database (Appendix 5), including four morphological traits (mass, beak width, wing length, tail length) (Appendix 2), six traits of diet (vertebrate, invertebrate, scavenger, nectar & fruit, seed, plant), and five traits of foraging strata (canopy or aerial, midhigh, understory, ground, water). Based on bird functional traits, functional richness (FRic) is used to measure the volume of functional space, and mean nearest neighbor functional distance (MNND) is used to measure species distribution in functional space, then use “Picante” package in R to build unconstrained null model and constrained null model by using “independentswap” method. The standardized effect size (SES) generated by the null model was used to infer the dominant drive mechanism of wintering bird community assembly. Finally, the paired *t*-test was used to compare whether the functional richness (FRic) and mean nearest neighbor functional distance (MNND) of the community were significantly different before and after the removal of wintering birds, and then combined with the null model results to explore the influence of wintering bird community on the functional structure. **[Results]** A total of 114 bird species belong to 13 orders, 42 families were recorded, 74 birds have been added to the previous field record of this region (Appendix 6). Five and fourteen species were listed as National Class I (Appendix 7) and II protection bird in China respectively. The four habitat types held different bird species composition, with overlap for the two forest habitat types (Fig. 2), however, there is no complete overlap in the survey points. Sixteen wintering birds recorded in plateau lakes and alpine meadows significantly expanded the functional trait space of the community ($P < 0.05$), meanwhile significantly reduced the mean nearest neighbor functional distance ($P <$

0.05) between species in the functional space (Fig. 4). The functional richness of the wintering bird community increased with the increase of species richness (Fig. 3), but the null model analysis found that the observed functional richness was generally smaller than expected (Fig. 5), that is, the functional space increased with the increase of species richness, but its increase was limited by environmental filtering. The mean nearest neighbor functional distance of species in functional space became closer with the increase of species richness (Fig. 3), while the constrained null model showed that the standardized effect size was almost greater than zero (Fig. 6), in other words, with the increase of species richness, species are packed more closely in the functional space, but limited by the effect of limiting similarity, species will not gather indefinitely. **[Conclusion]** This study updated field records of bird species of the Bita Lake-Shudu Lake region of Potatso National Park, which can provide a new data basis for the conservation and management of bird diversity in the region. The migration of wintering birds filled the gap of niche and made the functional structure of wintering bird community more compact and stable. More importantly, our results showed that the functional space of the wintering bird communities was constrained by environmental filtering, meanwhile, the distribution of bird within the functional trait space was affected by the limiting similarity, that is, environmental filtering and limiting similarity are doubly important for wintering bird community assembly.

Key words: Bita Lake-Shudu Lake region; Wintering bird community; Functional traits; Drive mechanism; Null model

生物多样性包括物种多样性 (species diversity)、功能多样性 (functional diversity) 和系统发育多样性 (phylogenetic diversity) 等多个维度, 其中功能多样性作为群落集群过程的指示器 (Cornwell et al. 2006), 可以揭示群落生物多样性形成的模式和过程 (Mouchet et al. 2010), 并检验生态功能是否存在冗余 (Petchey et al. 2007, Hillebrand et al. 2009, Schleuter et al. 2010)。生物多样性的形成和维持机理 (即群落构建机制, community assembly mechanism) 一直是生态研究的热点论题 (Rosindell et al. 2011, Swenson et al. 2014), 生态位理论和中性理论是群落构建中两大主要争论点, 但越来越多的研究证明群落中各物种在生态功能上并非等价, 基于功能多样性的生态位分化和种间相互作用才是群落构建和多样性维持的主导驱动力 (Harpole et al. 2006, Kraft et al. 2008)。这种以具体机制为对象的研究方法在一定程度上促进了当代物种共存理论框架的形成, 当代物种共存理论认为, 群落组成由物种间的适合度差异和生态位差异共同决定, 取决于均等化

机制和稳定化机制之间的权衡 (Chesson 2000, HilleRisLambers et al. 2012)。

群落构建规则 (community assembly rules) (Diamond 1975) 将群落构建定义为, 物种经过多层环境过滤和生物相互作用, 从大区域物种库筛选入小局域的过程 (Webb et al. 2002), 环境过滤 (environmental filtering) 和极限相似性 (limiting similarity) 两个主要的作用力是局域群落构建的基本驱动力 (Webb 2000)。环境过滤作用将适宜物种筛入相同的生态位, 使功能性状趋同聚集 (trait convergence) (Lavorel et al. 2002, Cornwell et al. 2006); 而群落内物种间的相互作用导致功能相似的物种产生竞争排斥, 使功能性状趋异分散 (trait divergence), 即物种共存中的极限相似性作用 (Ackerly et al. 2006, Grime 2006)。

探究环境过滤和极限相似性作用在群落构建过程中相对重要性的经典方法之一是研究群落功能空间的总体积和该功能空间内的物种分布随物种丰富度增加的变化趋势 (Ricklefs et al. 1975, Roy et al. 2000)。环境过滤会限制功能

空间随物种丰富度的增加而增大,从而维持一种饱和状态,同时导致物种在功能空间内包装得更紧凑(MacArthur et al. 1967)。然而,在极限相似性作用下,物种在功能空间的包装程度是有限的,其功能空间可能会随着物种丰富度的提高而增大(MacArthur et al. 1967, Ricklefs et al. 1975)。

群落生态学者一般通过构建零模型(null model)来探讨环境过滤和极限相似性对生物多样性形成及维持的相对重要性。然而,非限制性零模型,即把所有区域物种作为局域群落物种库构建零模型,容易在环境过滤作用掩盖下低估极限相似性作用(Swenson et al. 2014, Benavides et al. 2019)。有研究认为,环境过滤和极限相似性作用存在层级关系,群落中的物种首先要面对非生物环境对其功能空间的过滤限制,其次要面对与其他物种间的相互作用而实现功能空间的分化,或通过功能空间的重叠而实现与群落其他物种间的共存(Laliberté et al. 2010, Swenson et al. 2014)。忽略这种生态学过程间的层级关系可能会导致群落物种更为聚集的假象(Kraft et al. 2015),从而忽略极限相似性在群落中的作用。Swenson 等(2014)提出了分层概念零模型,强调了非生物因子和生物间相互作用(极限相似性)对物种群落结构和功能多样性的双重重要性,同时通过构建限制性零模型降低了低估生物相互作用的可能性。

鸟类是生态环境的重要组成部分和指示类群,在维持和丰富生物多样性、维持生态系统功能完整性等方面有着关键作用(郑光美 2012)。功能多样性的提出使鸟类群落可以从功能特征方面解释其集群规律,不仅仅局限于物种多样性,例如Klingbeil等(2016)利用鸟类功能特征探究温带森林鸟类群落的研究发现,在候鸟到达之前,种间相互作用和环境过滤是栖息鸟种聚集的主要驱动力等;同时鸟类功能多样性变化指示生态系统功能,如鸟类物种功能多样性的丧失,很可能表明生态系统功能的

下降,城市公园面积减少等(Schütz et al. 2015)。总之,鸟类功能多样性使鸟类能够适应各种环境,很好地履行其生态角色,这是生物多样性保护和环境管理工作的重要组成部分,也是许多生物学研究的热点。零模型在鸟类群落研究中也占有重要地位,限制性零模型的提出在一定程度上避免了部分统计学问题,之后的鸟类群落构建机制的研究中注重考虑了非生物和生物对群落构建的双重作用(如He et al. 2021)。在探究鸟类群落聚集规律中发现,环境异质性是影响鸟类群落多样性格局的重要因素(Barlow et al. 2004, Menger et al. 2017, Borges et al. 2021),同时,也有研究表明,局域鸟类群落构建过程中,物种间的竞争和资源可获得性比环境异质性更重要(Braga et al. 2022)。另外,不同生态过程对鸟类群落构建的相对作用具有时效性,比如,繁殖期物种间相互作用和对资源的竞争可能占主要作用,而非繁殖期,如越冬期,与物种生存相关的环境因子可能对群落构建更重要(Forsman et al. 2001, Jia et al. 2020)。

普达措国家公园为全球 34 个生物多样性热点地区之一,园区植物 4 550 余种,动物 392 种,其中鸟类占比 76%(杨双娜等 2021)。碧塔海-属都湖片区内除少量农耕区外,主要分布有森林、沼泽性草甸和湖泊 3 种自然生态系统,其中沼泽性草甸和湖泊是游禽和涉禽等鸟类迁徙途中停留休息的驿站和越冬地,也是一些水鸟的繁殖地,每年来普达措国家公园内短暂停留或越冬的鸟类可达 60 余种(韩联宪等 2016)。典型的越冬鸟类有黑鹳(*Ciconia nigra*)、黑颈鹤(*Grus nigricollis*)、灰鹤(*G. grus*)、斑头雁(*Anser indicus*)、白尾海雕(*Haliaeetus albicilla*)等,据《云南碧塔海自然保护区》(周伟等 2010)记载,每年 10 月底至 11 月中旬越冬鸟类大量迁入,停留至次年 3 月底。普达措国家公园所在的香格里拉地区鸟类研究主要集中于纳帕海湿地(如刘学先等 2008,肖琳娜等 2020),或将其和普达措国家

公园作为一个整体（如周伟等 2010），且仅局限于鸟类物种多样性的调查。目前还没有对普达措国家公园内的鸟类群落做过单独的调查和群落生态学相关研究。

本研究采用鸟类调查样线法和红外相机监测法对普达措国家公园碧塔海-属都湖片区的鸟类进行物种多样性监测。利用鸟类功能性状，进一步度量该区域越冬期鸟类群落的功能多样性格局，探讨物种丰富度与功能多样性的关系，以及局域尺度越冬期鸟类群落构建的主要驱动力，本研究将为动物群落物种共存机制研究提供实证，并为该区域鸟类多样性保护和管理提供参考。

1 研究方法

1.1 研究区地理环境概况

1.1.1 普达措国家公园 普达措国家公园（99°54'13" ~ 100°11'42" E，27°43'42" ~ 28°04'33" N）地处云南省香格里拉市，距市区 25 km，位于青藏高原东南缘“三江并流”世界自然遗产中心地带。园区属中亚热带气候区，高寒山地气候特征明显，年均气温 5.9 °C，年均降雨量 633.6 mm（张赟等 2018），海拔为 2 333 ~ 4 576 m，垂直带谱明显，拥有丰富的生物多样性。园区占地 60 210 hm²，保存了发育良好的湖泊、森林、草甸等生态系统，其中森林面积 508.36 km²，草地面积 58.68 km²，湖泊、河流和沼泽等湿地面积约为 5.44 km²。

1.1.2 碧塔海-属都湖片区 碧塔海-属都湖片区位于普达措国家公园内偏西部，海拔范围为 3 441 ~ 4 158 m，该片区囊括了森林、湖泊、草甸这三种自然生态系统。研究区域主要有 4 种生境组成：一是以碧塔海和属都湖为主的高原湖泊，湖区主要植被群落有水甜茅（*Glyceria maxima*）群落、茭草（*Zizania latifolia*）群落、水茅茛（*Batrachium bungei*）群落等；二是以弥里塘和洛茸（地名）为主的高山草甸，主要植被有华扁穗草（*Blysmus sinocompressus*）、矮羊茅（*Festuca coelestis*）、锡金报春（*Primula*

sikkimensis）等（周伟等 2010）；三是以云杉（*Picea asperata*）和长苞冷杉（*Abies georgei*）为代表的针叶林，在片区内均有分布；四是以大果红杉（*Larix potaninii* var. *australis*）和黄背栎（*Quercus guyavifolia*）混交为主的针阔混交林，主要分布在碧塔海片区，属都湖片区分布有云杉和白桦（*Betula platyphylla*）混交林。

1.2 野外数据获取

1.2.1 鸟类物种多样性调查 利用鸟类调查样线法和红外相机监测法获得碧塔海-属都湖片区的鸟类物种多样性。

2021 年 8 月至 2022 年 7 月在片区布设 8 条总长 17 km 的样线，相邻样线之间距离 400 m 以上（图 1），调查分别在 5 个时间段内进行：2021 年 8 月下旬至 9 月上旬、2021 年 11 月下旬至 12 月初、2022 年 1 月上旬、2022 年 3 月下旬、2022 年 6 月下旬至 7 月上旬。平均每条样线进行 9 次重复调查，总调查日为 45 d。

2021 年 11 月 29 日至 2022 年 10 月 28 日在片区共布设 24 台红外相机（型号：CANGLU CL-T1，青岛野趣自然科技有限公司）（图 1，附录 1），相邻相机位点间距 400 m 以上，相机设置在距离地面 0.8 ~ 1.2 m 的树干上，不设置诱饵。对每个相机进行编号，设置正确的日期、时间及拍摄参数（中等灵敏度，拍照模式，连拍 5 张）。所有相机均使用 16 GB Sandisk SDHC 记忆卡存储照片，由 12 节 AA 碱性电池供电。单台红外相机在 30 min 内拍摄的同一种动物的连续照片作为 1 次独立有效照片（independent image），用于统计本研究物种多样性（O'Connell et al. 2011）。

1.2.2 越冬期鸟类群落调查 2021 年 11 月至 2022 年 3 月，在碧塔海-属都湖片区内针叶林（coniferous forest）、针阔混交林（mixed coniferous and broad-leaved forest）、高山草甸（alpine meadow）、高原湖泊（plateau lake）4 种典型生境类型中分别设 7、6、11、6 个样点，共选取 30 个研究样点（图 1，附录 1），相邻样点之间距离 300 m 以上。采取可变半径样点法

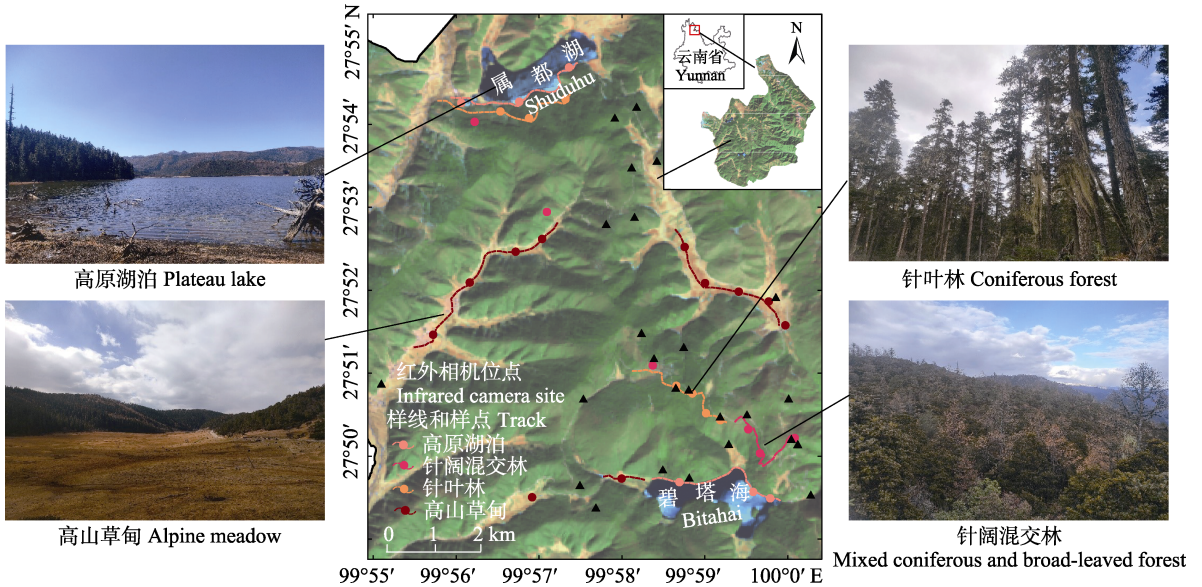


图 1 碧塔海-属都湖片区鸟类调查示意图

Fig. 1 Distribution of bird survey sites in the Bitaha Lake-Shudu Lake region in Potatso National Park

进行越冬期鸟类群落调查，观察半径分别为：针叶林及针阔混交林 25 m，高山草甸 75 m，湖泊 400 m (Billy et al. 1998, Fontana et al. 2018)。在观察者到达观测点 5 min 后，记录 15 min，调查分别在天气晴朗的每个调查日的 9:00 到 17:00 时间段内进行，每个样点进行跨越整个调查时间段且重复次数之间间隔时间相同的 5 次重复调查，总调查日 35 d，调查时记录物种、个体数和栖息/取食点离样点的距离。

鸟类物种鉴定主要参考《中国鸟类观察手册》(刘阳等 2021) 和《中国鸟类野外观察手册》(约翰·马敬能等 2000)；鸟类编目系统依照 *HBW and BirdLife Taxonomic Checklist v5* (HBW and BirdLife International 2020)；物种保护等级 (<http://www.forestry.gov.cn>)、世界自然保护联盟濒危物种红色名录 (IUCN, <http://www.iucnredlist.org/>)、濒危野生动植物国际贸易公约 (CITES, <https://www.cites.org/>) 均以官方网站为准。

1.3 功能性状数据获取

本研究选取了 15 个鸟类功能性状计算功

能多样性，选用了 4 个形态学性状：体重 (mass)、喙宽 (beak width)、翼长 (wing length) 和尾长 (tail length) (附录 2)，此部分数据来源于“AVONET 数据集”(Tobias et al. 2022)；6 个食性 (diet) 相关的性状：脊椎动物 (vertebrate)、无脊椎动物 (invertebrate)、腐 (scavenger)、花/果 (nectar & fruit)、种子 (seed) 和植物体 (plant)；5 个取食基层 (foraging strata) 相关的性状：林冠层或空中 (canopy or aerial)、林中层 (midhigh)、林下层 (understory)、地面 (ground) 和水中/水面 (water)。食性和取食基层相关的性状均来自于 Elton Traits 1.0 (Wilman et al. 2014)。其中，体重与物种的环境适应性、能量需求、代谢率 (Luck et al. 2013)、领地大小 (Ernest 2003, Speakman 2005) 及竞争强弱 (高玮等 1997) 等相关，因为体重大的物种更有能力对抗捕食者，同时更有能力与其他物种竞争同种资源；喙宽与食物资源利用有直接关系，更宽的喙会增加咬合力，能更加适应多样化的食物类型 (Hespenheide 1973, Lederer 1975)；翼长与鸟

类迁徙距离、飞行性能、捕食条件等有关，如鸟翼越长迁徙距离越远，同时长翼不适合在杂乱的生境中捕食等（Pennycuik 1972, 1989, Fiedler 2005, Telleria et al. 2013）；尾长与鸟类居留情况、飞行能力等有关，如候鸟的尾较短，飞行时的阻力更小（Winkler et al. 1992, Thomas 1993）。食物资源是影响鸟类数量和分布的决定因素（Crampton et al. 2011），食性和取食基层的百分比表明物种消耗的主要资源以及它们在哪里获得，与种群控制、繁殖扩散、营养循环等功能有关，因此食性和取食基层方面的功能性状对鸟类选择适宜生存的生境有很大影响，二者是与生态系统功能和生态位利用相关的功能性状，并且不相互排斥（Greenberg et al. 2000, Şekercioğlu et al. 2004）。

1.4 数据分析

本研究涉及 4 种生境，其中高山草甸和高原湖泊由于生境开阔，在观察点半径范围内无遮挡物，所以认为观察的物种丰富度为绝对物种丰富度。针阔混交林和针叶林共记录 13 个物种，观察样点的物种丰富度为 0~6，物种累积曲线显示，11 个样点中有 8 个样点在调查重复 4 次后保持稳定（附录 3），因此认为物种丰富度调查较全面。4 种生境类型下样点观测的空间范围不同，考虑到样点之间的可比性，将观测到的越冬期鸟类物种多度统一到湖泊样点观察范围后的个体数，作为每个样点的物种多度，用于后续分析。对越冬期鸟类群落进行以下分析时，都采用多度加权的方式。

1.4.1 群落物种组成 通过非度量多维尺度分析（non-metric multidimensional scaling, NMDS）可视化越冬期 4 种生境类型鸟类群落物种组成，用 R 的“vegan”包（Oksanen et al. 2013）中 metaMDS 函数进行排序，并通过“ggplot2”包（Wickham 2016）作图。

1.4.2 群落功能多样性 对所有性状数据进行标准化处理并做相关性分析（pearson correlation analysis）（Casanoves et al. 2011），最终选取 15 个功能性状进行后续研究（附录 4，

附录 5）。利用功能丰富度（functional richness, FRic）衡量越冬期鸟类群落功能空间（Villéger et al. 2008），功能丰富度（FRic）越高意味着群落功能空间越大，群落中资源利用率、生产率越高（Petchey 2003），同时也表征群落的抵抗力水平越高，因为在生态位空间中的空隙越小，被入侵者利用的可能性越小（Dukes 2001）；用 R 的“FD”包计算功能丰富度（Laliberté et al. 2010, 2022）。将物种在空间中的分布量化为功能空间内物种间平均最近邻接功能距离（mean nearest neighbor functional distance, MNND），越小的平均最近邻接功能距离（MNND）表示物种在功能空间中的聚集程度越高，可能会导致更多的生态位分化或重叠现象（Webb et al. 2008）；通过 R 的“picante”包中 mntd 函数计算获得（Kembel et al. 2010）。利用“ggtrendline”包比较不同模型下物种丰富度和功能丰富度（FRic）与平均最近邻接功能距离（MNND）的关系，根据赤池信息准则（Akaike information criterion, AIC）获得最优模型，并绘制拟合曲线（Mei et al. 2022）。

为探讨越冬期典型越冬鸟类对群落功能空间的贡献，对存在越冬鸟的调查点计算观察群落与去除越冬鸟后群落的功能丰富度（FRic）与平均最近邻接功能距离（MNND），用 R 中 t.test 函数做配对 T 检验，比较去除越冬鸟前后功能丰富度（FRic）与平均最近邻接功能距离（MNND）是否有显著差异。

1.4.3 零模型构建 零模型（null model）被用来确定观察群落的功能丰富度（FRic）与平均最近邻接功能距离（MNND）是否与随机群落不同。我们利用“independentswap”方法来构建零模型（Manly 1995），这种构建零模型的方法能够保证群落物种出现的频率和物种丰富度不变。用 R 的“picante”包构建零模型，在给定物种丰富度的条件下随机 999 次，并在每次随机中重新计算每个组合的功能丰富度（FRic）与平均最近邻接功能距离（MNND），形成一个 999 个值的随机群落（Swenson

2014), 利用观察值和随机值计算标准效应值 (standardized effect size, SES), 公式如下:

$$S_{ES} = \frac{X_{obs} - \text{mean}(X_{null})}{S_{d-null}}$$

S_{ES} 表示标准效应值, X_{obs} 表示功能丰富度 (FRic) 与平均最近邻接功能距离 (MNND) 的观测值, X_{null} 表示零模型的功能丰富度 (FRic) 与平均最近邻接功能距离 (MNND) 的期望值, S_{d-null} 表示零模型 999 次随机值的标准差。当标准效应值为正值时, 即功能丰富度 (FRic) 与平均最近邻接功能距离 (MNND) 的观察值高于期望值, 表示群落中的物种在功能性状结构上发散, 极限相似性占主导; 为负值时, 功能丰富度 (FRic) 与平均最近邻接功能距离 (MNND) 的观察值低于期望值, 表明群落中的物种在功能性状结构上聚集, 环境过滤过程占主导; 当标准效应值等于零时, 表示群落中的物种在功能结构上是随机的 (Swenson et al. 2014, Song et al. 2017, van de Perre et al. 2020)。构建功能丰富度 (FRic) 与平均最近邻接功能距离 (MNND) 非限制性零模型的物种库为碧塔海-属都湖片区 30 个观测样点的所有物种; 构建平均最近邻接功能距离 (MNND) 限制性零模型的物种库为功能性状值在该观察群落范围内的物种。

考虑到不同生境类型具有不同的植被景观, 为鸟类物种提供不同的食物资源和栖息环境, 且生境类型和食物资源是越冬期鸟类生存至关重要的环境因子, 所以分别对针叶林、针阔混交林、高原湖泊和高山草甸 4 种生境的鸟类群落构建了功能丰富度与平均最近邻接功能距离零模型。

2 结果

2.1 碧塔海-属都湖片区鸟类物种多样性

调查期间人工观测到 109 种鸟类, 在 7 526 个总工作日内红外相机共记录到鸟类 17 种, 仅被红外相机记录到的鸟类有 5 种 (附录 6), 总共记录到 114 种鸟类, 属 13 目 42 科。黄喉雉

鹑 (*Tetraophasis szechenyii*)、斑尾榛鸡 (*Bonasa sewerzowi*)、黑颈鹤 (*Grus nigricollis*)、黑鹳 (*Ciconia nigra*) 和白尾海雕 (*Haliaeetus albicilla*) 是国家一级重点保护鸟类 (附录 7); 血雉 (*Ithaginis cruentus*)、高山兀鹫 (*Gyps himalayensis*) 和红交嘴雀 (*Loxia curvirostra*) 等 14 种是国家二级重点保护鸟类。在 IUCN 中被记录为近危级 (near threatened, NT) 的鸟类有黑颈鹤、滇鹇 (*Sitta yunnanensis*) 等 6 种, 仅有红头潜鸭 (*Aythya ferina*) 被记录为易危级 (vulnerable, VU)。在 CITES 中被记录在附录 I 和附录 II 中的物种分别有 3 种和 6 种。数量等级最高的 3 种鸟类为绿头鸭 (*Anas platyrhynchos*)、白鹡鸰 (*Motacilla alba*) 和红嘴山鸦 (*Pyrhhorcorax pyrrhhorcorax*); 有 19 种鸟类在整个调查期间仅观测到 1 只。与《云南碧塔海自然保护区》(周伟等 2010) 在碧塔海-属都湖片区野外记录的鸟类相比, 本研究新增了 74 种鸟类记录 (附录 6)。

2.2 碧塔海-属都湖片区越冬期 4 种生境的鸟类群落物种组成

针阔混交林生境中的两个样点 (野外记录编号为 ZKHJ01 和 ZKHJ02) 未记录到鸟种, 因此, 基于 28 个样点分析 4 种生境鸟类物种组成, 4 种生境中的物种丰富度 (物种数) 由高到低依次为, 高山草甸 (物种丰富度为 27, 下同)、高原湖泊 (18)、针阔混交林 (11)、针叶林 (8), 其中, 位于高原湖泊生境中的 GYHP02 样点上的物种丰富度最高, 为 16。非度量多维尺度分析 (NMDS) 显示, 4 种生境的鸟类群落组成存在明显差异, 其中, 针叶林与针阔混交林范围有重叠, 但各调查点物种组成上并无完全重合 (图 2)。

2.3 碧塔海-属都湖片区越冬期鸟类群落功能多样性格局

2.3.1 功能丰富度和平均最近邻接功能距离计算群落功能丰富度 (FRic) 需要 3 个及以上物种, 剔除不符合要求的样点后剩余 18 个样点进行后续分析。群落功能丰富度 (FRic) 随物

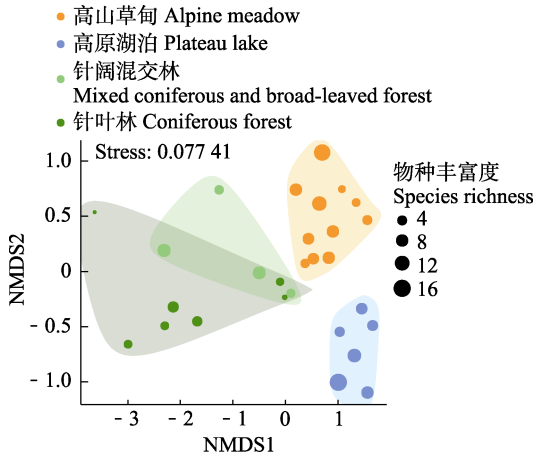


图2 越冬期4种生境鸟类群落的非度量多维尺度分析(NMDS)排序

Fig. 2 Ordination plot of non-metric multidimensional scaling (NMDS) of wintering bird communities of four habitat types

Stress 是衡量样本在降维后形成的空间距离与其在原多维空间距离差值的标准, 当 $Stress < 0.1$, 认为有较好的代表性。

Stress is a standard to measure the difference between the spatial distance formed by the sample after dimensionality reduction and its distance in the original multidimensional space. When Stress is less than 0.1, it is considered to have good representativeness.

种丰富度的增加而增加(图3), 平均最近邻接功能距离(MNND)随物种丰富度的增加而减

小, 两者与物种丰富度的关系均显著, 但是随着物种丰富度增加, 群落功能丰富度(FRic)增加和平均最近邻接功能距离(MNND)减小的速率逐渐变缓(图3)。

越冬期总共记录到37种留鸟和16种越冬鸟(附录5)。记录到越冬鸟的调查点有11个, 且仅在高原湖泊与高山草甸两种生境中。越冬鸟的存在极显著扩大了群落功能丰富度(FRic), 高山草甸生境中编号为GSCD02的样点在去除越冬鸟后剩余2个物种, 无法计算功能空间(FRic), 因此其功能丰富度值为空; 而群落物种间的平均最近邻接功能距离(MNND)显著降低(图4)。

2.3.2 越冬期鸟类群落功能性状结构 功能丰富度(FRic)和平均最近邻接功能距离(MNND)的非限制性零模型分析显示(图5): 功能丰富度的标准效应值(SES.FRic)、平均最近邻接功能距离的标准效应值(SES.MNND)与物种丰富度呈负相关但不显著($P > 0.05$)。有83%的功能丰富度的标准效应值(SES.FRic)与94%的平均最近邻接功能距离的标准效应值(SES.MNND)为负值(图5), 即在整体趋势上, 功能丰富度(FRic)和平均最近邻接功能距离(MNND)的观测值小于预期。

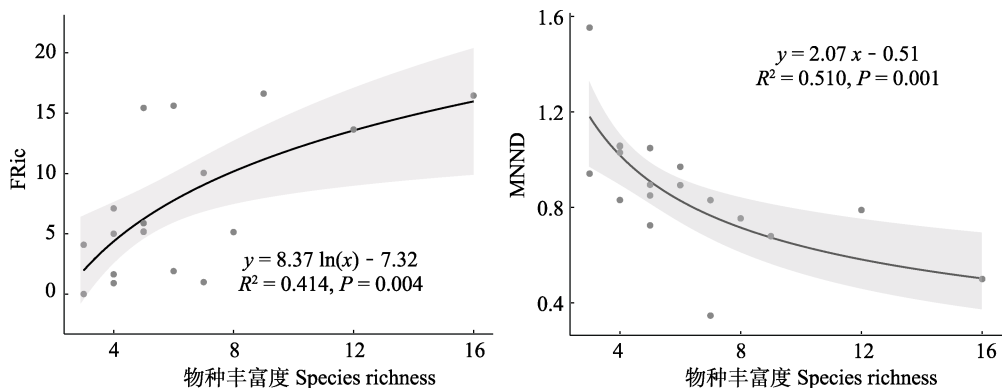


图3 越冬期鸟类群落物种丰富度与功能丰富度(FRic, 左)和平均最近邻接功能距离(MNND, 右)的关系($n = 18$)

Fig. 3 Relationship between the bird species richness and functional richness (FRic, left) and mean nearest neighbor functional distance (MNND, right) of the wintering bird communities

R^2 值为拟合度。 R^2 value is goodness of fit.

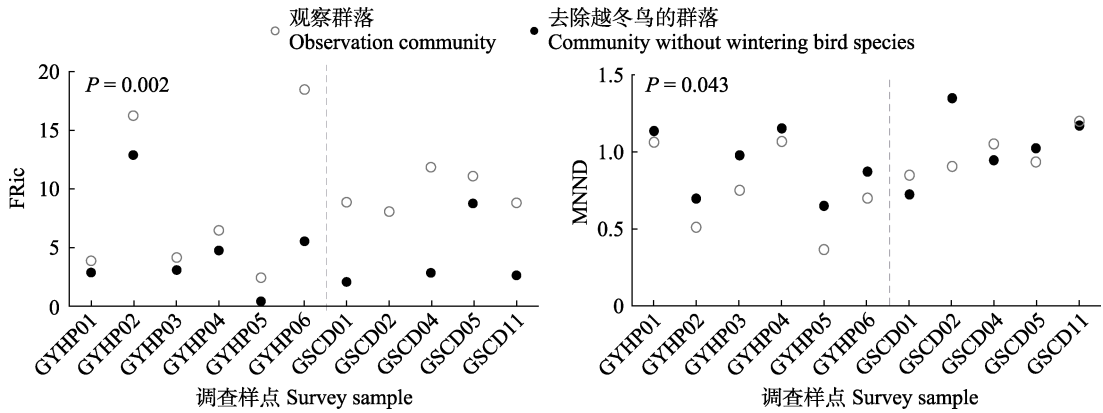


图4 观察群落与无越冬鸟群落功能空间 (FRic, 左) 以及平均最近邻接功能距离 (MNND, 右)

Fig. 4 Functional trait space (FRic, left) and mean nearest neighbor distance (MNND, right) of the observed bird communities and communities without wintering bird species

GYHP. 高原湖泊生境; GSCD. 高山草甸生境; 图中虚线左边是高原湖泊 (GYHP) 生境, 右边是高山草甸 (GSCD) 生境。

GYHP. Plateau lake; GSCD. Alpine meadow; Habitat type of bird communities on the left of the dotted line is plateau lake (GYHP) and alpine meadow (GSCD) on the right.

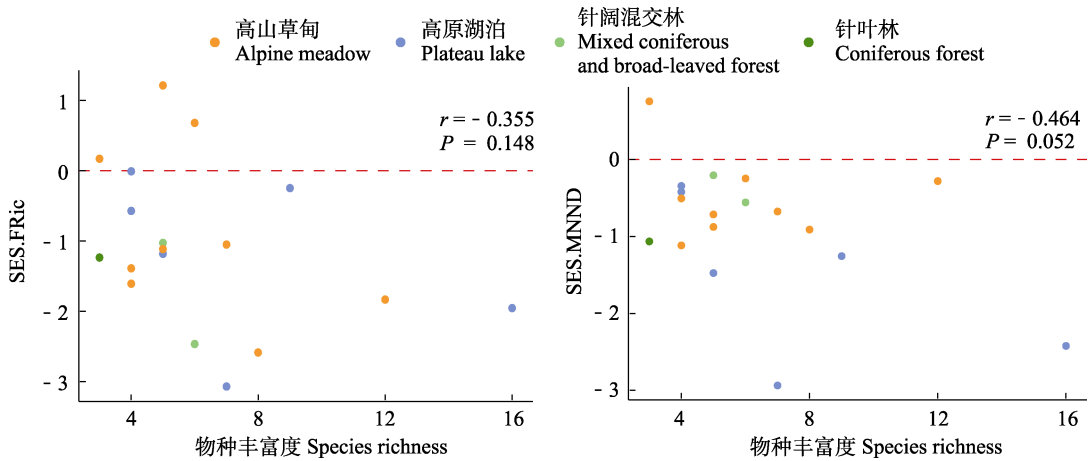


图5 非限制性零模型下越冬期鸟类群落功能丰富度 (FRic, 左) 和平均最近邻接功能距离 (MNND, 右) 标准效应值

Fig. 5 The standardized effect size of the functional trait space (SES.FRic, left) and the mean nearest neighbor functional distance (SES.MNND, right) of the wintering bird communities on unconstrained null model

r 为 Pearson 相关系数。r is Pearson correlation coefficient.

非限制性平均最近邻接功能距离 (MNND) 零模型分析的随机化不受观察的功能空间限制, 为了避免高估物种在特征空间中的聚集程度, 对平均最近邻接功能距离 (MNND) 进行限制性零模型构建, 限制随机

化只从观察到的功能空间中提取。当用观测到的功能体积约束零模型时, 83%的群落观测的平均最近邻接功能距离 (MNND) 比预期的要高 (图 6), 这与非限制性平均最近邻接功能距离 (MNND) 零模型的分析结果呈鲜明对比,

其标准效应值 (SES.MNND) 仍然与观察到的物种丰富度呈不显著的负相关 (图 6)。

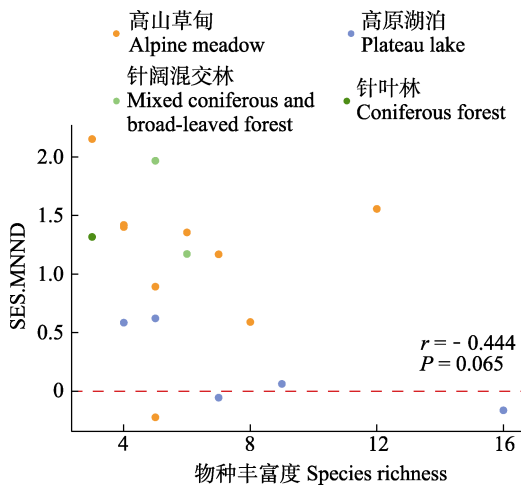


图 6 限制性零模型下越冬期鸟类群落平均最近邻接功能距离 (MNND) 的标准效应值

Fig. 6 The standardized effect size of the mean nearest neighbor functional distance (SES.MNND) of the wintering bird communities on constrained null models

r 为 Pearson 相关系数。 r is Pearson correlation coefficient.

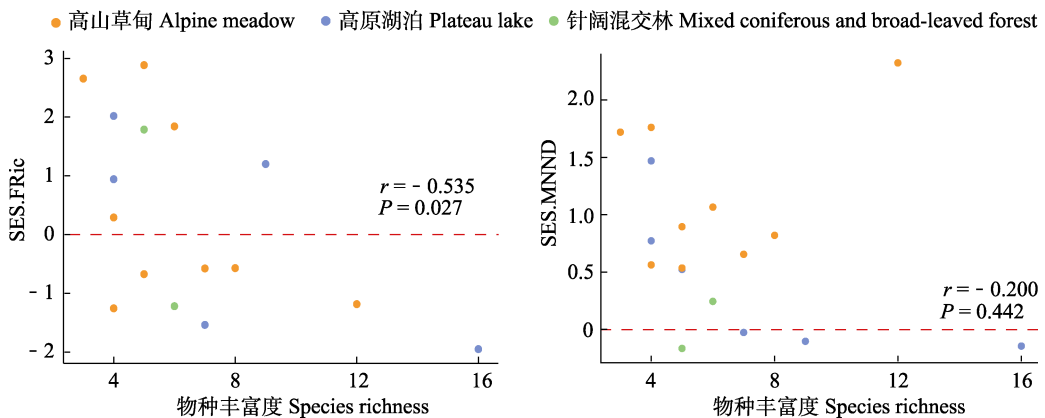


图 7 不同生境类型越冬期鸟类群落分别构建功能丰富度 (FRic) 非限制性零模型 (左) 和平均最近邻接功能距离 (MNND) 限制性零模型 (右) 下的标准效应值

Fig. 7 The standardized effect size of the functional trait space (FRic) on unconstrained null model (left) and the mean nearest neighbor functional distance (MNND) (right) on constrained null models of the wintering bird communities for different habitat types

针叶林由于物种丰富度低未构建零模型, r 值为 Pearson 相关系数。

Null model was not be constructed for communities located in coniferous forests as low bird species richness, r is Pearson correlation coefficient.

针阔混交林、高原湖泊和高山草甸 3 种生境的鸟类群落分别构建的零模型结果显示, 只有 52.94% 的功能丰富度标准效应值 (SES.FRic) 低于预期 (图 7), 同时无论哪个生境, 功能丰富度标准效应值 (SES.FRic) 小于零的群落 (图 7) 均少于以全部鸟类为物种库构建的零模型中功能丰富度标准效应值小于零的群落 (图 5)。限制性平均最近邻接功能距离 (MNND) 零模型结果显示, 3 种生境中有 76.5% 的鸟类群落的平均最近邻接功能距离标准效应值 (SES.MNND) 高于预期 (图 7), 高山草甸生境中限制性平均最近邻接功能距离标准效应值 (SES.MNND) 大于零的群落 (图 7) 均多于以全部鸟类为物种库构建的零模型中限制性平均最近邻接功能距离标准效应值 (SES.MNND) 大于零的群落 (图 6)。

3 讨论

3.1 碧塔海-属都湖片区鸟类物种多样性

据《云南碧塔海自然保护区》(周伟等 2010), 1996 至 2001 年间香格里拉地区共记录鸟类 228 种, 除调查访问和标本记录外, 碧塔

海-属都湖片区通过野外观测共记录 66 种。本次片区内共调查到 114 种鸟类,包括 19 种国家级重点保护鸟类,在前期野外观测基础上新添了 74 种,但仍然有 26 种未被记录到,包括金雕 (*Aquila chrysaetos*)、雕鸮 (*Bubo bubo*)、藏雪鸡 (*Tetraogallus tibetanus*)、红腹角雉 (*Tragopan temminckii*) 等国家级保护鸟类。原因可能是本次布设的调查样线和红外相机在片区的设置范围有限,考虑到该地区地形和调查可行性,调查样线均布设在步道和小径上;红外相机仅在碧塔海、弥里塘区域布设,属都湖和洛茸区域未布设红外相机。另一个可能的原因是,实验设计虽然每 2 个月进行了至少 1 次的样线调查,但可能未记录到某些临时过境的鸟种。虽然如此,本研究结果也为普达措国家公园物种保护提供了数据支持,今后可以针对部分具有代表性的珍稀濒危种和特有种,如黑颈鹤、黑鹳等,深入研究其种群分布范围、行为节律等生态学问题。

3.2 碧塔海-属都湖片区越冬期鸟类群落功能空间及驱动机制

基于碧塔海-属都湖片区越冬期鸟类群落,研究表明 4 种生境中鸟类群落物种多样性的增加也伴随着功能空间的显著增加,虽然还不能确定功能空间随物种丰富度的增加能否达到饱和,但群落功能空间增大暗示极限相似性发挥作用。物种之间的平均最近邻接功能距离用来衡量物种在功能空间中的填充程度,其随物种丰富度增加而显著减小的变化趋势表示物种在功能空间中的填充更加紧密,暗示鸟类迁入到群落中更趋向于在功能空间内更紧密的包装。这样的格局是随机作用造成的还是某个生态学过程导致的还不能定论 (Ricklefs et al. 1975, Swenson et al. 2014)。

本研究中大部分的越冬期鸟类群落功能空间观察值小于预期,说明群落功能空间虽然随物种丰富度的增加而增加,但环境过滤作用限制了群落功能空间的增大。环境过滤作用下局域群落内共存物种的性状趋同,加剧了种间相

互作用 (Abrams 1983, Mayfield et al. 2010),同时限制性零模型显示,平均最近邻接功能距离观察值整体趋势上高于期望值,即极限相似性作用在物种聚集同时会阻止物种过度聚集的发生 (Pigot et al. 2016),说明片区鸟类群落中的物种同时受非生物环境过滤和生物间相互作用达到稳定共存 (Weiher et al. 1995)。

通过以上结论可知,16 种越冬鸟通过环境过滤进入片区,随后与其他具有相似生态位的鸟类通过极限相似性作用共存于群落中。功能丰富度和空间内的物种聚集程度均与物种丰富度正相关,因此越冬鸟的迁入显著增大了高原湖泊和高山草甸生境中越冬期鸟类群落的功能空间体积,即提高了群落功能丰富度,很显然更多的物种会带来更高的功能丰富度,同时也使得功能空间中物种聚集程度越高。功能丰富度高的群落在生态位中留有的空白少,不容易被其他种入侵 (张金屯等 2011),同时也表明越冬鸟占据并利用了可用的空白功能空间,根据其自身功能特征开发未使用的资源 (Malpica et al. 2017)。一般认为,功能丰富度高的群落其稳定性更高,且功能丰富度越高意味着群落中资源能被更充分的利用 (资源竞争比较强) (Mokany et al. 2008)。

在野外调查中发现针叶林和针阔混交林中的松果内存在蛋白质丰富的昆虫幼虫,这可为越冬期森林生境鸟类提供主要食物来源,且森林生境可为大部分食虫鸟提供庇护所;研究区域所涉及到的沼泽性草甸上都有溪流,且草甸腐殖质层有休眠的草本植物体、草本植物种子、菌类及家畜粪便等,为越冬期高山草甸生境中的鸟类提供食物来源,并且 11 个草甸生境调查点中有 9 个样点周边都点缀着腹毛柳 (*Salix delavayana*)、高山柳 (*S. cupularis*) 或者灰背杜鹃 (*Rhododendron hippophaeoides*) 灌丛,这也为高山草甸生境中的鸟类提供了很好的栖息地。沼泽湿地和水域环境中丰富的天然鱼虾贝类及无脊椎动物等资源成为了水鸟 (主要为雁鸭类) 重要的食物来源 (Horváth et al. 2021),

这也是 16 种越冬鸟类只在高山草甸和高原湖泊两种生境中进行觅食等活动的主要原因。如上所述, 碧塔海-属都湖片区不同生境类型具有不同的植被结构, 可为鸟类提供不同的食物资源和不同的栖息地, 同时食物资源是影响鸟类分布的决定因素 (Crampton et al. 2011)。通过对不同生境越冬期鸟类群落分别构建零模型说明, 在同种生境类型下的越冬期鸟类群落环境过滤作用相对减弱, 而高山草甸生境下极限相似性作用发挥更明显, 进一步说明对于普达措国家公园碧塔海-属都湖片区越冬期鸟类群落, 生境类型是重要的一个环境过滤因子, 而局域群落内, 生物间相互作用往往可能是占主导的 (Carrara et al. 2015, García-Girón et al. 2020); 另外, 功能空间随物种丰富度饱和, 可能需要在更大的尺度上去探究, 如 Swenson 等 (2016) 探究欧洲到北美东部大尺度物种丰富度异常原因时发现, 随着物种丰富度的增加, 两大洲树木功能空间趋于饱和, 功能空间的填充均趋于紧密。

综上所述, 本研究在普达措国家公园碧塔海-属都湖片区一共调查到 13 目 42 科 114 种鸟类, 更新了对该区域鸟类物种多样性的认知, 为公园开展后续的物种保护和管理提供了最新数据支持。其次, 越冬期鸟类群落功能空间和物种在该空间内的聚集程度都随物种丰富度的增加而增加, 但功能空间的增大受环境过滤限制, 对于片区的越冬期鸟类群落, 栖息生境类似于过滤器, 允许具有相似功能的物种共存于同一功能空间, 同时鸟类物种在该空间内的分布受极限相似性作用限制。

致谢 感谢香格里拉普达措国家公园管理局和香格里拉高山植物园对本工作的支持。感谢袁盛东、胡源、姜凌生、顾荣、马小花参加红外相机布设工作。

参 考 文 献

- Abrams P. 1983. The theory of limiting similarity. *Annual Review of Ecology Systematics*, 14: 359–376.
- Ackerly D D, Schilck D W, Webb C O. 2006. Niche evolution and adaptive radiation: Testing the order of trait divergence. *Ecology*, 87(supple 7): 50–61.
- Barlow J, Peres C A. 2004. Avifaunal responses to single and recurrent wildfires in Amazonian forests. *Ecological Applications*, 14(5): 1358–1373.
- Benavides R, Scherer-Lorenzen M, Valladares F. 2019. The functional trait space of tree species is influenced by the species richness of the canopy and the type of forest. *Oikos*, 128(10): 1435–1445.
- Bibby C, Jones M, Marsden S. 1998. *Expedition Field Techniques: Bird Surveys*. London: BirdLife International, Expedition Advisory Center, Royal Geographical Society (with the Institute of British Geographers).
- Borges S H, Tavares T R S, Crouch N M A, et al. 2021. Successional trajectories of bird assemblages in amazonian secondary forests: Perspectives from complementary biodiversity dimensions. *Forest Ecology and Management*, 483(1): 118731.
- Braga P L M, Borges S H, Peres C A, et al. 2022. Connecting Amazonian historical biogeography and local assemblages of understory birds: Recurrent guild proportionality within areas of endemism. *Journal of Biogeography*, 49(2): 324–338.
- Carrara F, Giometto A, Seymour M, et al. 2015. Inferring species interactions in ecological communities: A comparison of methods at different levels of complexity. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(8): 895–906.
- Casanoves F, Pla L, Di Rienzo J A, et al. 2011. FDiversity: A software package for the integrated analysis of functional diversity. *Methods in Ecology Evolution*, 2(3): 233–237.
- Chesson P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31(1): 343–366.
- Cornwell W K, Schilck D W, Ackerly D D. 2006. A trait-based test for habitat filtering: Convex hull volume. *Ecology*, 87(6): 1465–1471.
- Crampton L H, Longland W S, Murphy D D, et al. 2011. Food abundance determines distribution and density of a frugivorous bird across seasons. *Oikos*, 120(1): 65–76.
- Diamond J M. 1975. *Assembly of species communities* // Diamond J M, Cody M L. *Ecology and Evolution of Communities*. Boston:

- Harvard University Press, 342–344.
- Dukes J S. 2001. Biodiversity and invasibility in grassland microcosms. *Oecologia*, 126(4): 563–568.
- Ernest S K M, Enquist B J, Brown J H, et al. 2003. Thermodynamic and metabolic effects on the scaling of production and population energy use. *Ecology Letters*, 6(11): 990–995.
- Fiedler W. 2005. Ecomorphology of the external flight apparatus of blackcaps (*Sylvia atricapilla*) with different migration behavior. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1046(1): 253–263.
- Fontana C S, Chiarani E, Menezes L da S, et al. 2018. Bird surveys in grasslands: Do different count methods present distinct results? *Revista Brasileira de Ornitologia*, 26(2): 116–122.
- Forsman J T, Mönkkönen M, Hukkanen M. 2001. Effects of predation on community assembly and spatial dispersion of breeding forest birds. *Ecology*, 82(1): 232–244.
- García-Girón J, Heino J, García-Criado F, et al. 2020. Biotic interactions hold the key to understanding metacommunity organisation. *Ecography*, 43(8): 1180–1190.
- Greenberg R, Bichier P, Angon A C, et al. 2000. The impact of avian insectivory on arthropods and leaf damage in some Guatemalan coffee plantations. *Ecology*, 81(6): 1750–1755.
- Grime J P. 2006. *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*. Hoboken: John Wiley and Sons.
- Harpole W S, Tilman D. 2006. Non-neutral patterns of species abundance in grassland communities. *Ecology Letters*, 9(1): 15–23.
- HBW and BirdLife International. 2020. Handbook of the Birds of the World and BirdLife International Digital Checklist of the Birds of the World. version 5. [M/OL]. [2021-11-01]. http://datazone.birdlife.org/userfiles/file/Species/Taxonomy/HBW–BirdLife_Ch_ecklist_v5_Dec20.zip.
- He X, Swenson N G, Lin L. 2021. Functional trait space of forest passerine bird assemblages along a latitudinal gradient in China. *Trees Forests and People*, 5(10): 100096.
- Hespenheide H A. 1973. Ecological inferences from morphological data. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4(1): 213–229.
- Hillebrand H, Matthiessen B. 2009. Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional biodiversity research. *Ecology Letters*, 12(12): 1405–1419.
- HilleRisLambers J, Adler P B, Harpole W S, et al. 2012. Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 43(1): 227–248.
- Horváth Z, Ferenczi M, Móra A, et al. 2021. Invertebrate food sources for waterbirds provided by the reconstructed wetland of Nyirkai-Hany, northwestern Hungary. *Hydrobiologia*, 697(1): 59–72.
- Jia Y, Zeng Q, Wang Y, et al. 2020. Processes shaping wintering waterbird communities in an intensive modified landscape: Neutral assembly with dispersal limitation and localized competition. *Ecological Indicators*, 114: 106330.
- Kembel S W, Cowan P D, Helmus M R, et al. 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26(11): 1463–1464.
- Klingbeil B T, Willig M R. 2016. Community assembly in temperate forest birds: Habitat filtering, interspecific interactions and priority effects. *Evolutionary Ecology*, 30(4): 703–722.
- Kraft N J B, Adler P B, Godoy O, et al. 2015. Community assembly, coexistence, and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*, 29(5): 592–599.
- Kraft N J B, Valencia R, Ackerly D D. 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, 322(5901): 580–582.
- Laliberté E, Legendre P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1): 299–305.
- Laliberté E, Legendre P, Shipley B. 2022. FD: Measuring functional diversity (FD) from multiple traits, and other tools for functional ecology. Package ‘FD’, Version 1.0-12.1, 3-10. [R/OL]. [2022-05-03]. <https://cran.r-project.org/web/packages/FD/FD.pdf><https://mirrors.vcea.wsu.edu/r-cran/web/packages/FD/FD.pdf>.
- Lavelle S, Garnier É. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16(5): 545–556.
- Lederer R J. 1975. Bill size, food size, and jaw forces of insectivorous birds. *The Auk*, 92(2): 385–387.

- Luck G W, Carter A, Samalbone L, et al. 2013. Changes in bird functional diversity across multiple land uses: Interpretations of functional redundancy depend on functional group identity. *PLoS ONE*, 8(5): e63671.
- MacArthur R, Levins R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101(921): 377–385.
- Malpica A, Covarrubias S, Villegas-Patracá R, et al. 2017. Ecomorphological structure of avian communities changes upon arrival of wintering species. *Basic and Applied Ecology*, 24: 60–67.
- Manly B F J. 1995. A note on the analysis of species co-occurrences. *Ecology*, 76(4): 1109–1115.
- Mayfield M M, Bonser S P, Morgan J W, et al. 2010. What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. *Global Ecology and Biogeography*, 19(4): 423–431.
- Mei W, Yu G, Greenwell B. 2022. ggrendline: Add Trendline and Confidence Interval to 'ggplot'. R package version 1.0.3. [R/OL]. [2022-04-13]. <https://CRAN.R-project.org/package=ggrendline>.
- Menger J, Magnusson W E, Anderson M J, et al. 2017. Environmental characteristics drive variation in Amazonian understory bird assemblages. *PLoS ONE*, 12(2): e0171540.
- Mokany K, Ash J, Roxburgh S. 2008. Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *Journal of Ecology*, 96(5): 884–893.
- Mouchet M A, Villéger S, Mason N W H, et al. 2010. Functional diversity measures: An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24(4): 867–876.
- O'Connell A F, Nichols J D, Karanth K U. 2011. *Camera Traps in Animal Ecology: Methods and Analyses*. New York: Springer.
- Oksanen J, Blanchet F G, Kindt R, et al. 2013. Package 'vegan'. Community ecology package, version 2.4-3. [R/OL]. [2022-03-21]. Software <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Pennycook C J. 1972. *Animal Flight*. London: Edward Arnold.
- Pennycook C J. 1989. *Bird Flight Performance: A Practical Calculation Manual*. Oxford: Oxford University Press.
- Petchev O L, Evans K L, Fishburn I S, et al. 2007. Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. *Journal of Animal Ecology*, 76(5): 977–985.
- Petchev, O L. 2003. Integrating methods that investigate how complementarity influences ecosystem functioning. *Oikos*, 101(2): 323–330.
- Pigot A L, Trisos C H, Tobias J A. 2016. Functional traits reveal the expansion and packing of ecological niche space underlying an elevational diversity gradient in passerine birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1822): 20152013.
- Ricklefs R E, O'Rourke K. 1975. Aspect diversity in moths: A temperate-tropical comparison. *Evolution*, 29(2): 313–324.
- Rosindell J, Hubbell S P, Etienne R S. 2011. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography at age ten. *Trends in Ecology and Evolution*, 26(7): 340–348.
- Roy K, Jablonski D, Valentine J W. 2000. Dissecting latitudinal diversity gradients: Functional groups and clades of marine bivalves. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 267(1440): 293–299.
- Schleuter D, Daufresne M, Massol F, et al. 2010. A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs*, 80(3): 469–484.
- Schütz C, Schulze C H. 2015. Functional diversity of urban bird communities: Effects of landscape composition, green space area and vegetation cover. *Ecology and Evolution*, 5(22): 5230–5239.
- Şekercioğlu Ç H, Daily G C, Ehrlich P R. 2004. Ecosystem consequences of bird declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(52): 18042–18047.
- Song Y, Chen S, Wang W, et al. 2017. Effects of negative density dependence and habitat filtering on the functional diversity of seedlings in the subtropical forest of Gutianshan. *Biodiversity Science*, 25(9): 959–965.
- Speakman J R. 2005. Body size, energy metabolism and lifespan. *Journal of Experimental Biology*, 208(9): 1717–1730.
- Swenson N G. 2014. *Functional and Phylogenetic Ecology in R*. New York: Springer.
- Swenson N G, Weiser M D. 2014. On the packing and filling of

- functional space in eastern North American tree assemblages. *Ecography*, 37(11): 1056–1062.
- Swenson N G, Weiser M D, Mao L, et al. 2016. Constancy in functional space across a species richness anomaly. *The American Naturalist*, 187(4): E83–E92.
- Telleria J L, De La Hera I, Perez-Tris J. 2013. Morphological variation as a tool for monitoring bird populations: A review. *Ardeola*, 60(2): 191–224.
- Thomas A L R. 1993. On the aerodynamics of birds' tails. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 340(1294): 361–380.
- Tobias J A, Sheard C, Pigot A L, et al. 2022. AVONET: Morphological, ecological and geographical data for all birds. *Ecology Letters*, 25(3): 581–597.
- van de Perre F, Willig M R, Presley S J, et al. 2020. Functional volumes, niche packing and species richness: Biogeographic legacies in the Congo Basin. *Royal Society Open Science*, 7(3): 191582.
- Villéger S, Mason N W H, Mouillot D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8): 2290–2301.
- Webb C O. 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *American Naturalist*, 156(2): 145–155.
- Webb C O, Ackerly D D, McPeck M A, et al. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology Systematics*, 33(1): 475–505.
- Webb C O, Ackerly D D, Kembel S W. 2008. Phylocom: Software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics*, 24(18): 2098–2100.
- Weiherr E, Keddy P A. 1995. Assembly rules, null models, and trait dispersion: New questions from old patterns. *Oikos*, 74(1): 159–164.
- Wickham H. 2016. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. New York: Springer-Verlag.
- Wilman H, Belmaker J, Simpson J, et al. 2014. EltonTraits 1.0: Species-level foraging attributes of the world's birds and mammals. *Ecology*, 95(7): 2027.
- Winkler H, Leisler B. 1992. On the ecomorphology of migrants. *Ibis*, 134(supple 1): 21–28.
- 高玮, 李万超, 吕杰娣. 1997. 三种啄木鸟的生态位和竞争. *东北师大学报: 自然科学版*, (1): 85–88.
- 韩联宪, 丁文东. 2016. 普达措国家公园观鸟手册. 北京: 中国大百科全书出版社.
- 刘学先, 冯理, 韩联宪, 等. 2008. 纳帕海湿地冬季水鸟种类与数量监测初报. *林业调查规划*, 33(1): 66–69.
- 刘阳, 陈水华. 2021. 中国鸟类观察手册. 长沙: 湖南科学技术出版社.
- 肖琳娜, 刘强, 李杰, 等. 2020. 云南纳帕海湿地迁徙停歇斑头雁在缅甸越冬. *动物学杂志*, 55(2): 275–276.
- 杨双娜, 丁德永, 朱贵青, 等. 2021. “两山理论”融入普达措国家公园的实践探析. *西南林业大学学报: 社会科学*, 5(5): 43–45.
- 约翰·马敬能, 卡伦·菲利普斯, 何芬奇. 2000. 中国鸟类野外观察手册. 长沙: 湖南教育出版社.
- 张金屯, 范丽宏. 2011. 物种功能多样性及其研究方法. *山地学报*, 29(5): 513–519.
- 张赞, 尹定财, 张卫国, 等. 2018. 普达措国家公园 2 个针叶树种径向生长对温度和降水的响应. *生态学报*, 38(15): 5383–5392.
- 郑光美. 2012. 鸟类学. 2 版. 北京: 北京师范大学出版社.
- 周伟, 陈宝昆. 2010. 云南碧塔海自然保护区/西南林学院. 昆明: 云南科技出版社.

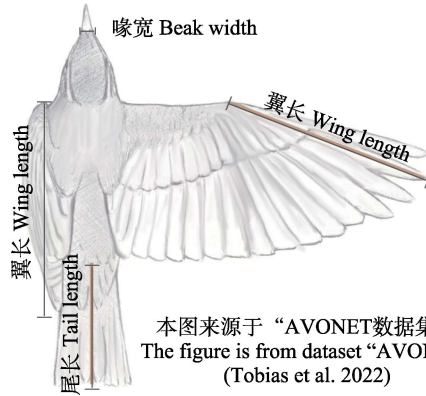
附录 1 30 个观测样点和 24 个红外相机位点信息

Appendix 1 Information of 30 survey points and 24 infrared camera sites

观测样点 Survey points	经度 Longitude (E)	纬度 Latitude (N)	海拔 Altitude (m)	红外相机位点 Infrared camera sites	经度 Longitude (E)	纬度 Latitude (N)	海拔 Altitude (m)
ZYL01	99°58'38.9"	27°50'45.8"	3 871	10	99°58'22.0"	27°51'10.0"	3 884.7
ZYL02	99°58'47.3"	27°50'37.8"	3 861	28	99°58'43.6"	27°51'18.1"	3 756.1
ZYL03	99°59'0.8"	27°50'31.0"	3 877	36	99°58'12.9"	27°51'28.2"	3 905.6
ZYL04	99°59'7.3"	27°50'21.9"	3 860	50	99°57'39.9"	27°49'22.1"	3 671.8
ZYL05	99°56'42.9"	27°53'56.0"	3 664	51	99°58'28.4"	27°49'49.6"	3 628.0
ZYL06	99°56'59.4"	27°53'53.5"	3 706	52	99°58'47.5"	27°49'43.7"	3 611.7
ZYL07	99°57'21.7"	27°54'2.1"	3 693	53	99°59'16.2"	27°50'8.1"	3 596.0
ZKHJ01	99°58'21.4"	27°50'50.9"	3 894	54	99°58'47.1"	27°50'47.4"	3 874.4
ZKHJ02	99°59'29.7"	27°50'10.8"	3 818	55	99°57'47.4"	27°52'47.1"	3 778.8
ZKHJ03	99°59'48.4"	27°49'51.3"	3 742	56	99°57'28.4"	27°49'38.4"	3 675.5
ZKHJ04	100°00'9.2"	27°49'57.8"	3 746	57	99°57'30.9"	27°50'40.8"	3 773.2
ZKHJ05	99°57'19.6"	27°52'46.7"	3 565	58	99°58'37.8"	27°50'48.7"	3 897.1
ZKHJ06	99°56'11.3"	27°53'57.2"	3 643	59	99°59'29.3"	27°50'29.4"	3 831.1
GYHP01	99°56'14.2"	27°54'6.6"	3 621	60	100°00'1.4"	27°50'11.7"	3 745.2
GYHP02	99°56'24.3"	27°54'3.1"	3 603	61	99°59'59.5"	27°50'40.9"	3 768.4
GYHP03	99°57'18.0"	27°54'14.1"	3 647	62	100°0'15.5"	27°49'31.3"	3 512.1
GYHP04	99°59'56.5"	27°49'16.6"	3 541	63	99°58'7.9"	27°52'52.2"	3 772.5
GYHP05	99°59'41.0"	27°49'20.7"	3 535	64	99°58'5.9"	27°53'28.0"	3 790.4
GYHP06	99°58'36.3"	27°49'29.7"	3 545	65	99°58'9.4"	27°54'11.8"	3 803.8
GSCD01	99°58'45.8"	27°52'27.4"	3 670	66	99°57'53.7"	27°54'3.9"	3 833.2
GSCD02	99°59'3.5"	27°51'54.5"	3 611	67	99°59'9.9"	27°50'27.9"	3 830.4
GSCD03	99°59'31.6"	27°51'44.7"	3 642	68	100°00'6.1"	27°50'7.8"	3 726.5
GSCD04	99°59'54.6"	27°51'39.9"	3 628	69	100°00'6.1"	27°50'7.8"	3 725.3
GSCD05	100°00'0.7"	27°51'17.6"	3 646	70	99°59'50.2"	27°51'54.3"	3 640.6
GSCD06	99°57'1.9"	27°49'17.8"	3 548				
GSCD07	99°57'14.7"	27°52'30.4"	3 528				
GSCD08	99°56'50.7"	27°52'14.4"	3 509				
GSCD09	99°56'15.2"	27°51'54.3"	3 498				
GSCD10	99°55'58.9"	27°51'23.8"	3 460				
GSCD11	99°58'0.8"	27°49'29.4"	3 535				

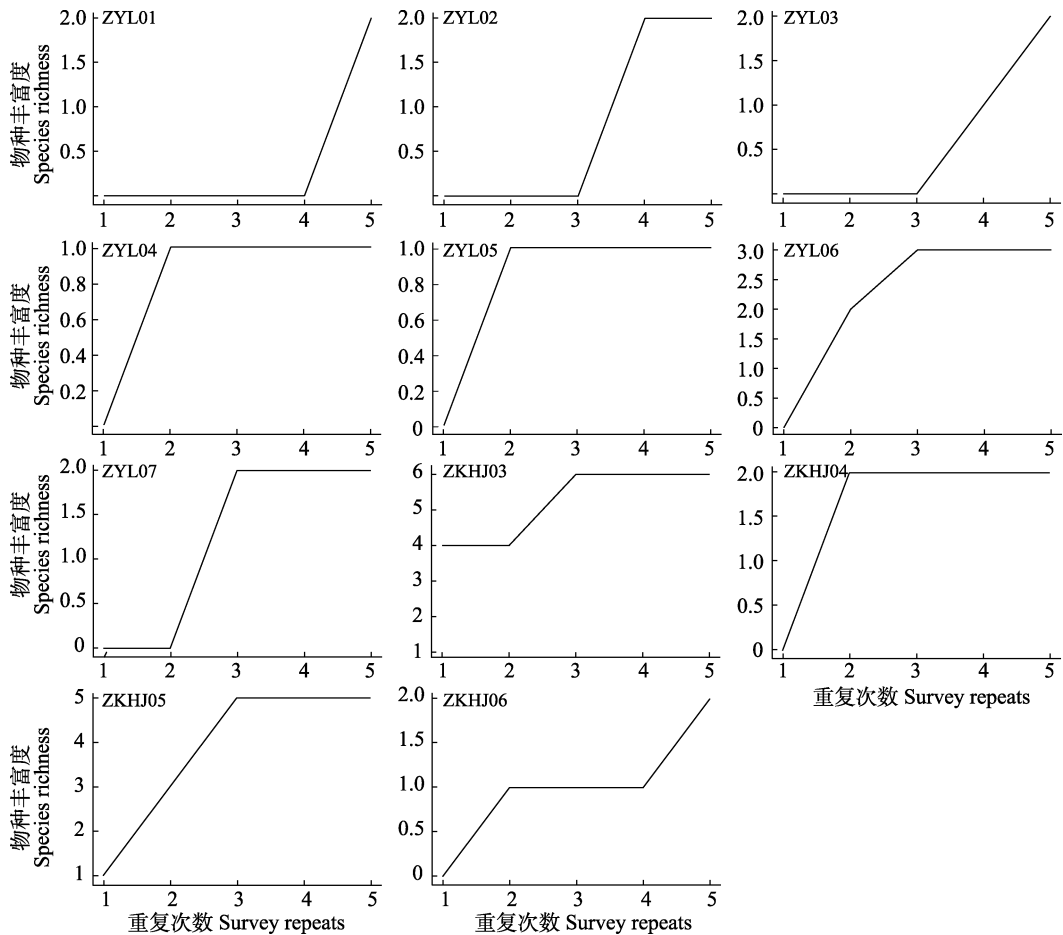
ZYL 表示针叶林；ZKHJ 表示针阔叶混交林；GYHP 代表高原湖泊；GSCD 代表高山草甸。

ZYL stands for coniferous forest; ZKHJ stands for mixed coniferous broad-leaved forest; GYHP stands for plateau lake; GSCD stands for alpine meadow.



附录 2 鸟类 4 种形态学性状测量图

Appendix 2 Diagram of four morphological traits of birds

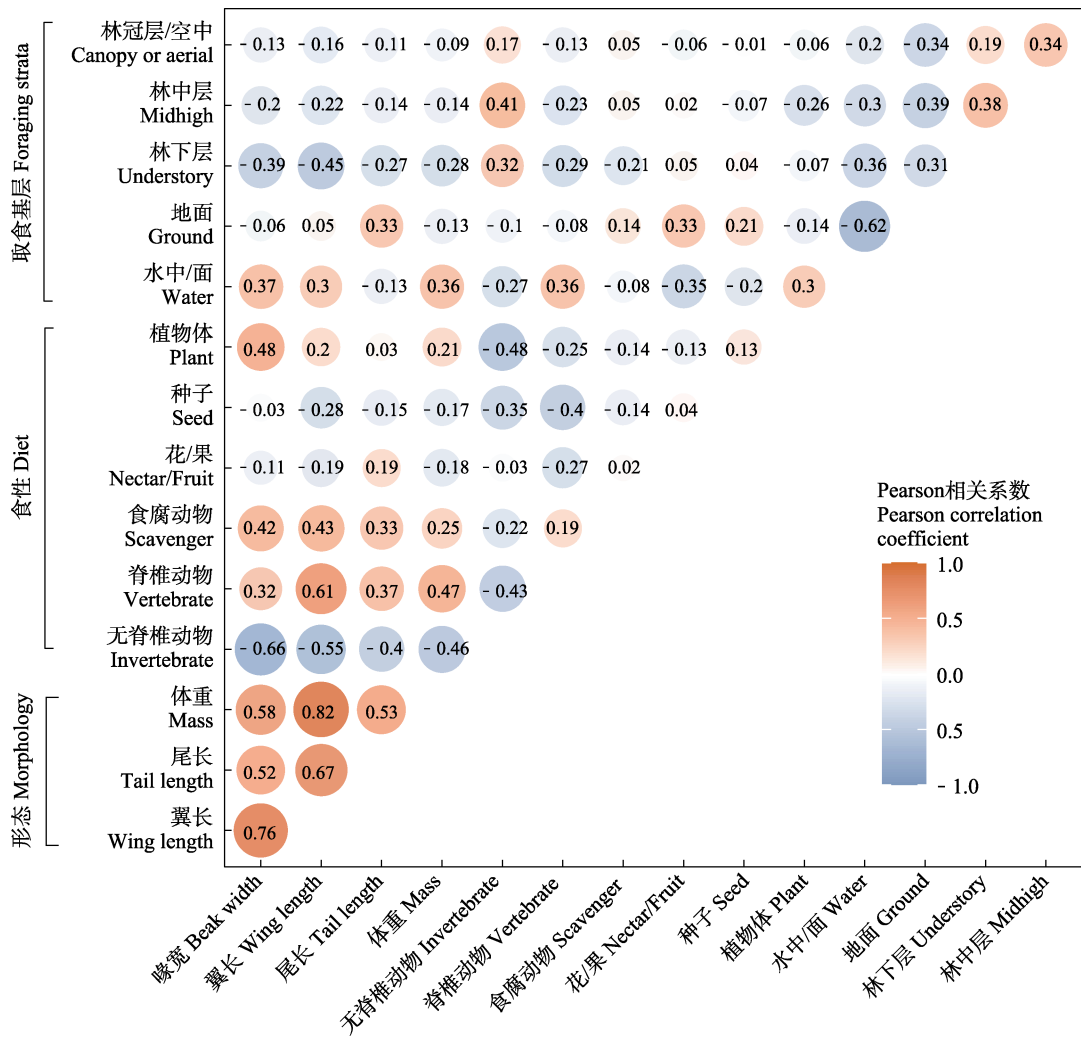


附录 3 两种森林生境中越冬期鸟类群落物种累积曲线

Appendix 3 Species accumulation curve of wintering season bird communities belong to two forest habitat

ZYL01 ~ ZYL07 表示针叶林中的 7 个样点, ZKHJ03 ~ ZKHJ06 表示针阔混交林中 4 个样点。

ZYL01 - ZYL07 represents seven sample sites in coniferous forest, and ZKHJ03 - ZKHJ06 represents four sample sites in mixed coniferous and broad-leaved forest.



附录 4 15 个功能性状的 Pearson 相关系数

Appendix 4 Pearson correlation coefficient of the 15 functional traits

图中橙色系代表各功能特征两两之间存在正相关关系，蓝色系代表负相关关系；圆圈内的数据是 Pearson 相关性系数，指数两两之间的相关性强弱用圆圈大小表示。

In the figure, orange indicates that there is a positive correlation between each functional trait, while blue indicates a negative correlation. The data in the circle is Pearson correlation coefficient, and the correlation between the two index pairs is represented by the size of the circle.

附录 5 越冬期 53 种鸟类的 15 个功能性状
Appendix 5 Raw data of the 15 functional traits of 53 wintering season birds

物种 Species	形态学相关的性状 Morphology					食性相关的性状 Diet (%)					取食基层相关的性状 Foraging strata (%)				
	喙宽 Beak width (mm)	翼长 Wing length (mm)	尾长 Tail length (mm)	体重 Mass (g)	无脊椎 动物 Invertebrate	脊椎动物 Vertebrate	腐 Scavenger	花果 Nectar & fruit	种子 Seed	植物体 Plant	水中 Water	地面 Ground	林下层 Understory	林中层 Midhigh	林冠层、 空中 Canopy & aerial
苍鹰 <i>Accipiter gentilis</i> ^w	11.6	337.6	241.1	866.0	0	100	0	0	0	0	0	100	0	0	0
黑眉长尾山雀 <i>Aegithalos bonvaloti</i>	2.3	54.8	53.0	7.0	70	0	0	0	30	0	0	0	50	0	50
小云雀 <i>Alauda gulgula</i>	4.3	86.4	52.2	26.3	50	0	0	50	0	0	100	0	0	0	0
云雀 <i>A. arvensis</i> ^w	4.4	106.7	67.6	37.3	40	0	0	40	20	0	100	0	0	0	0
绿头鸭 <i>Anas platyrhynchos</i>	20.8	263.4	86.9	843.4	40	20	0	0	20	80	20	0	0	0	0
斑头雁 <i>Anser indicus</i> ^w	19.8	437.8	132.6	2 212.6	0	0	0	0	100	20	80	0	0	0	0
白眼潜鸭 <i>Aythya nyroca</i> ^w	18.4	182.5	53.0	574.0	10	20	0	0	50	100	0	0	0	0	0
大鸨 <i>Buteo hemilasius</i> ^w	14.7	467.2	251.4	1 358.9	10	90	0	0	0	0	100	0	0	0	0
红眉朱雀 <i>Carpodacus pulcherrimus</i>	6.3	75.5	64.6	19.2	0	0	0	0	50	0	50	50	0	0	0
白眉朱雀 <i>C. thura</i>	6.9	82.0	71.8	31.0	0	0	0	30	30	0	100	0	0	0	0
曙红朱雀 <i>C. waltoni</i>	6.0	71.0	61.5	27.0	0	0	0	0	100	0	100	0	0	0	0
河乌 <i>Cinclus cinclus</i>	3.4	88.9	50.1	61.5	80	20	0	0	0	80	20	0	0	0	0
白尾鸢 <i>Circus cyaneus</i> ^w	9.7	352.4	131.7	393.0	10	80	10	0	0	0	100	0	0	0	0
小嘴乌鸦 <i>Corvus corone</i>	15.1	323.9	179.6	570.0	30	40	20	0	10	0	90	0	0	0	10
达乌里寒鸦 <i>C. dauuricus</i>	11.0	232.3	128.6	208.0	60	0	0	0	40	0	50	20	20	10	10
大嘴乌鸦 <i>C. smacrorhynchos</i>	17.4	318.6	182.9	513.1	20	20	30	20	10	0	100	0	0	0	0
大斑啄木鸟 <i>Dendrocopos major</i>	9.3	136.2	88.0	74.9	50	10	10	0	30	0	0	0	20	40	40
灰岩鹀 <i>Emberiza godlewskii</i>	4.4	83.6	89.2	19.0	30	0	0	0	60	10	100	0	0	0	0
白骨顶 <i>Fulica atra</i>	5.6	198.2	53.9	717.1	10	30	0	0	30	100	0	0	0	0	0
白眉雀鹀 <i>Fulvetta vinipectus</i>	2.7	56.7	50.8	12.0	80	0	0	10	10	0	0	0	70	30	0

续附录 5

物种 Species	形态学相关的性状 Morphology				食性相关的性状 Diet (%)						取食基层相关的性状 Foraging strata (%)				
	喙宽 Beak width (mm)	翼长 Wing length (mm)	尾长 Tail length (mm)	体重 Mass (g)	无脊椎 动物 Invertebrate	脊椎动物 Vertebrate	腐 Scavenger	花果 Nectar & fruit	种子 Seed	植物体 Plant	水中 Water	地面 Ground	林下层 Understory	林中层 Midhigh	林冠层、 空中 Canopy & aerial
大噪鹱 <i>Garrulax maximus</i>	7.0	132.8	175.5	120.5	80	0	0	0	0	20	0	80	10	10	0
松鸦 <i>Garrulus glandarius</i>	9.0	181.1	150.2	159.5	40	10	0	30	20	0	0	60	20	20	0
黑颈鹤 <i>Grus nigricollis</i> ^w	11.7	579.2	217.0	6 000.0	20	40	0	0	20	20	50	50	0	0	0
白尾海雕 <i>Haliaeetus albicilla</i> ^w	22.9	599.5	294.2	4 729.3	0	70	30	0	0	0	50	20	0	20	10
红嘴鸥 <i>Larus ridibundus</i> ^w	4.0	291.2	109.8	284.0	70	20	0	0	10	0	50	50	0	0	0
棕头鸥 <i>L. brunicephalus</i> ^w	5.6	333.9	125.7	569.3	30	50	10	0	0	10	50	50	0	0	0
褐冠山雀 <i>Lophophanes dichrous</i>	3.2	68.2	47.4	13.8	100	0	0	0	0	0	0	0	20	80	0
赤膀鸭 <i>Mareca strepera</i>	16.5	251.3	83.0	915.6	0	0	0	0	30	70	80	20	0	0	0
普通秋沙鸭 <i>Mergus merganser</i> ^w	10.4	270.8	107.2	1 451.0	10	90	0	0	0	0	100	0	0	0	0
白鹇 <i>Motacilla alba</i>	3.4	87.0	86.8	23.9	100	0	0	0	0	0	100	0	0	0	0
赤嘴潜鸭 <i>Netta rufina</i> ^w	21.1	258.3	69.3	1 118.0	0	0	0	0	30	70	100	0	0	0	0
煤山雀 <i>Parus ater</i>	3.0	61.1	46.4	9.2	40	0	10	10	20	20	0	100	0	0	0
绿背山雀 <i>P. monticolus</i>	3.5	66.2	55.2	14.0	50	0	0	20	20	10	0	0	30	30	40
山麻雀 <i>Passer cinnamomeus</i>	6.2	69.0	50.0	18.5	30	0	0	10	60	0	0	50	0	0	0
黑冠山雀 <i>Periparus rubidiventris</i>	3.7	69.6	50.5	11.8	80	0	0	0	20	0	0	0	0	40	60
普通鸚鵡 <i>Phalacrocorax carbo</i> ^w	13.2	340.2	148.2	2 529.0	10	90	0	0	0	0	100	0	0	0	0
雉鸡 <i>Phasianus colchicus</i>	12.9	237.7	449.8	1 120.3	10	0	0	30	30	30	0	100	0	0	0
白喉红尾鸲 <i>Phoenicurus schisticeps</i>	3.1	80.6	73.6	18.1	60	0	0	20	20	0	0	20	40	40	0
灰头绿啄木鸟 <i>Picus canus</i>	7.9	146.6	106.7	137.0	70	0	0	20	10	0	100	0	0	0	0
凤头鹞 <i>Podiceps cristatus</i>	6.6	183.6	40.7	731.0	30	70	0	0	0	0	100	0	0	0	0
黑颈鹞 <i>P. nigricollis</i> ^w	5.5	127.2	28.0	412.4	80	20	0	0	0	0	100	0	0	0	0

续附录 5

物种 Species	形态学相关的性状 Morphology				食性相关的性状 Diet (%)						取食基层相关的性状 Foraging strata (%)				
	喙宽 Beak width (mm)	翼长 Wing length (mm)	尾长 Tail length (mm)	体重 Mass (g)	无脊椎 动物 Invertebrate	脊椎动物 Vertebrate	腐 Scavenger	花果 Nectar & fruit	种子 Seed	植物体 Plant	水中 Water	地面 Ground	林下层 Understory	林中层 Midhigh	林冠层、 空中 Canopy & aerial
棕胸岩鸲 <i>Prunella strophiata</i>	3.9	63.1	57.4	18.1	60	0	0	20	20	0	0	100	0	0	0
红嘴山鸦 <i>Pyrrhonorax pyrrhonorax</i>	12.2	284.5	133.3	276.7	50	0	20	10	20	0	0	70	0	30	0
戴菊 <i>Regulus regulus</i>	2.2	52.9	39.3	5.5	100	0	0	0	0	0	0	0	50	50	0
灰头麦鸡 <i>Vanellus cinereus</i> ^w	5.9	239.8	102.6	270.0	100	0	0	0	0	0	0	100	0	0	0
黑喉石鹇 <i>Saxicola torquatus</i>	3.5	67.3	48.3	14.1	70	0	10	10	10	0	0	100	0	0	0
栗臀鹀 <i>Sitta nagaensis</i>	3.7	79.3	45.2	14.7	70	0	0	0	30	0	0	60	20	20	0
小鹈鹕 <i>Tachybaptus ruficollis</i>	4.4	100.0	29.1	169.4	80	20	0	0	0	0	100	0	0	0	0
赤麻鸭 <i>Tadorna ferruginea</i>	18.6	355.5	124.7	1 235	10	0	10	0	20	60	100	0	0	0	0
白腰草鹀 <i>Tringa ochropus</i> ^w	2.7	137.8	59.5	71.4	70	20	0	0	0	10	50	40	10	0	0
橙翅噪鹛 <i>Trochalopteron ellioti</i>	4.4	96.6	130.7	45.0	80	0	0	0	0	20	0	50	50	0	0
鹧鸪 <i>Troglodytes troglodytes</i>	2.5	48.5	30.5	9.7	60	20	0	10	10	0	0	50	50	0	0
棕背黑头鹀 <i>Turdus kessleri</i>	5.5	149.7	124.2	76.3	50	0	0	50	0	0	0	100	0	0	0

物种栏中右上角标注 w 的物种为越冬鸟种；以上数据库中的特征值均为所有物种水平上的平均值；表中与食性和取食基层相关的功能特征用各鸟类物种食用某食物或在某地取食所占的百分比表示。

The species marked w in the upper right corner are wintering birds; The eigenvalues in the above database are averages at all species levels; The functional traits associated with diet and foraging strata in the table are expressed as the percentage of each bird species that consumes a food or feeds in a given area.

附录 6 本研究记录的普达措国家公园碧塔海-属都湖片区鸟类

Appendix 6 Bird species recorded in the Bita Lake-Shudu Lake area of Potatso National Park in this study

物种 Species	生境 Habitat type					数据来源于 Source				IUCN	CITES	
	针叶林 Coniferous forest	针阔混交 Mixed coniferous and broad- leaved forest	高山草甸 Alpine meadow	高原湖泊 Plateau lake	其他 Other	居留类型 Residence type	区系 Fauna	数量等级 Quantity grade	国家保护 等级 National protection level			红外 相机 Infrared camera
一、鸡形目 Galliformes												
(1) 雉科 Phasianidae												
1 黄喉雉鹑 <i>Tetraophasis szechenyii</i> *	√					R	E	++ (12)	I	√		LC
2 血雉 <i>Ithaginis cruentus</i>	√	√				R	E	++++ (140)	II	√		LC APP. II
3 勺鸡 <i>Pucrasia macrolopha</i> *	√					R	OP	++ (12)	II	√		LC
4 雉鸡 <i>Phasianus colchicus</i>			√			R	OP	+ (3)		√		LC
5 白马鸡 <i>Crossoptilon crossoptilon</i> *	√	√				R	E	++++ (98)	II	√		NT APP. I
6 斑尾榛鸡 <i>Bonasa sewerzowi</i>	√					R	E	++ (18)	I	√		NT
二、雁形目 Anseriformes												
(2) 鸭科 Anatidae												
7 斑头雁 <i>Anser indicus</i> *						W	OP	++ (6)		√		LC
8 普通秋沙鸭 <i>Mergus merganser</i>			√			W	OP	+++ (159)		√		LC
9 赤麻鸭 <i>Tadorna ferruginea</i>			√			R	OP	+++ (50)		√		LC
10 赤嘴潜鸭 <i>Netta rufina</i> *			√			W	OP	+++ (38)		√		LC
11 红头潜鸭 <i>Aythya ferina</i> *			√			W	OP	+ (2)		√		VU
12 白眼潜鸭 <i>A. nyroca</i>			√			W	OP	+++ (28)		√		NT
13 赤膀鸭 <i>Mareca strepera</i> *			√			R	OP	++++ (90)		√		LC
14 绿头鸭 <i>Anas platyrhynchos</i>			√			R	OP	++++ (764)		√		LC
三、鸱鹟目 Podicipediformes												
(3) 鸱鹟科 Podicipedidae												
15 小鸱鹟 <i>Tachybaptus ruficollis</i>						R	OP	++++ (51)		√		LC

续附录 6

物种 Species	生境 Habitat type					居留类型 Residence type	区系 从属 Fauna	数量等级 Quantity grade	国家保护等级 National protection level	数据来源 Source			IUCN	CITES
	针叶林 Coniferous forest	针阔混交 Mixed coniferous and broad-leaved forest	高山草甸 Alpine meadow	高原湖泊 Plateau lake	其他 Other					红外相机 Infrared camera	人工观测 Manual observation			
25 灰头麦鸡 <i>Vanellus cinereus</i> *		√		√		W	OP	+(3)			√		LC	
(11) 鹈科 Scolopacidae											√			
26 白腰草鹨 <i>Tringa ochropus</i> *			√			W	OP	+(1)			√		LC	
27 红脚鹧 <i>Tringa totanus</i>				√		M	OP	++(12)			√		LC	
(12) 鸥科 Laridae														
28 棕头鸥 <i>Larus brunnecephalus</i> *			√			W	OP	+(1)			√		LC	
29 红嘴鸥 <i>L. ridibundus</i>				√		W	OP	+(2)			√		LC	
十、鹰形目 Accipitriformes														
(13) 鹰科 Accipitridae														
30 高山兀鹫 <i>Gyps himalayensis</i> *			√			R、W	E、P	+(1)	II		√		NT	APP.II
31 白尾鹫 <i>Circus cyaneus</i> *			√			W	OP	+(2)	II		√		LC	APP.II
32 苍鹰 <i>Accipiter gentilis</i> *			√			W	OP	+(1)	II		√		LC	APP.II
33 白尾海雕 <i>Haliaeetus albicilla</i> *						W	OP	++(7)	I		√		LC	APP.I
34 大鸮 <i>Buteo hemilasius</i> *			√			W	OP	+(2)	II		√		LC	APP.II
十一、犀鸟目 Bucerotiformes														
(14) 戴胜科 Upupidae														
35 戴胜 <i>Upupa epops</i> *							OP	+(1)			√		LC	
十二、啄木鸟目 Piciformes														
(15) 啄木鸟科 Picidae														
36 灰头绿啄木鸟 <i>Picus canus</i>		√	√			R	OP	+(4)					LC	
37 三趾啄木鸟 <i>Picoides tridactylus</i> *		√				R	OP	+(1)	II				LC	
38 棕腹啄木鸟 <i>Dendrocoptes hyperythrus</i>			√			R	OP	+(1)					LC	
39 大斑啄木鸟 <i>D. major</i> *		√	√			R	OP	++(14)					LC	

续附录 6

物种 Species	生境 Habitat type					居留类型 Residence type	区系 从属 Fauna	数量等级 Quantity grade	国家保护等级 National protection level	数据来源 Source			IUCN CITES
	针叶林 Coniferous forest	针阔混交 Mixed coniferous and broad-leaved forest	高山草甸 Alpine meadow	高原湖泊 Plateau lake	其他 Other					红外相机 Infrared camera	人工观测 Manual observation		
(16) 鵙鹟科 Campephagidae													
40 长尾山椒鸟 <i>Pericrocotus ethologus</i> *	√			√		S	OP	+(4)			√		LC
(17) 伯劳科 Laniidae													
41 灰背伯劳 <i>Lanius tephronotus</i> *			√			R	OP	++(9)			√		LC
(18) 鸦科 Corvidae													
42 红嘴山鸦 <i>Pyrrhocorax pyrrhocorax</i> *	√		√	√		R	P	++++(223)			√		LC
43 松鸦 <i>Garrulus glandarius</i> *	√	√	√	√		R	OP	++(11)			√		LC
44 喜鹊 <i>Pica pica</i> *					√	R	OP	+(3)			√		LC
45 达乌里寒鸦 <i>Corvus dauuricus</i> *			√	√		R、S	OP	++(14)			√		LC
46 小嘴乌鸦 <i>C. corone</i>	√	√	√	√		R、M	OP	++++(72)			√		LC
47 大嘴乌鸦 <i>C. macrorhynchos</i>	√	√	√	√		R	OP	++++(201)			√		LC
十三、雀形目 Passeriformes													
(19) 山雀科 Paridae													
48 煤山雀 <i>Pariparus ater</i>		√				R	OP	+(3)			√		LC
49 黑冠山雀 <i>P. rubidiventris</i>	√	√	√	√		R	E	++++(73)			√		LC
50 褐冠山雀 <i>Lophophanes dichrous</i>	√	√	√	√		R	E	++++(62)			√		LC
51 沼泽山雀 <i>Poecile palustris</i> *			√	√		R	OP	+(1)			√		LC
52 褐头山雀 <i>P. montanus</i> *	√	√	√			R	P	++(10)			√		LC
53 绿背山雀 <i>Parus monticolus</i> *	√					R	O	+(2)			√		LC
54 大山雀 <i>P. major</i>			√			R	OP	+(2)			√		LC
(20) 百灵科 Alaudidae													
55 云雀 <i>Alauda arvensis</i> *			√			W	OP	++(20)	II		√		LC
56 小云雀 <i>A. gulgula</i>			√			R	O	+++ (27)			√		LC

续附录 6

物种 Species	生境 Habitat type					居留类型 Residence type	区系 从属 Fauna	数量等级 Quantity grade	国家保护等级 National protection level	数据来源 Source				
	针叶林 Coniferous forest	针阔混交 Mixed coniferous and broad-leaved forest	高山草甸 Alpine meadow	高原湖泊 Plateau lake	其他 Other					红外相机 Infrared camera	人工观测 Manual observation	IUCN	CITES	
(21) 燕科 Hirundinidae														
57 烟腹毛脚燕 <i>Delichon dasypus</i> *					√	M, S	OP	+++ (27)			√		LC	
(22) 柳莺科 Phylloscopidae														
58 橙斑翅柳莺 <i>Phylloscopus pulcher</i>				√		R	E	+(2)			√		LC	
59 西南冠纹柳莺 <i>P. reguloides</i>	√	√				S	O	+++ (29)			√		LC	
(23) 长尾山雀科 Aegithalidae														
60 黑眉长尾山雀 <i>Aegithalos bonvaloti</i>	√	√	√	√		R	O	+++ (30)			√		LC	
(24) 鸢鹞科 Sylviidae														
61 白眉雀鹞 <i>Fulvetta vinipectus</i>		√	√	√		R	E	+++ (40)			√		LC	
62 褐头雀鹞 <i>F. cinereiceps</i> *				√		R	OP	+(1)			√		LC	
(25) 绣眼鸟科 Zosteropidae														
63 白颈凤鹛 <i>Yuhina diademata</i> *		√				R	E	+(2)			√		LC	
64 棕臀凤鹛 <i>Y. occipitalis</i> *		√				R	E	++ (6)			√		LC	
(26) 林鹞科 Timaliidae														
65 斑胸钩嘴鹛 <i>Erythrogenys gravivox</i> *		√				R	O	++ (6)			√		LC	
(27) 噪鹛科 Leiotrichidae														
66 大噪鹛 <i>Garrulax maximus</i>			√			R	E	++ (34)			√		LC	
67 矛纹草鹛 <i>G. lanceolatus</i>			√			R	O	+(4)			√		LC	
68 橙翅噪鹛 <i>Trochalopteron elliotii</i>	√	√	√	√		R	E	+++ (29)			√		LC	
69 斑喉希鹛 <i>Minla strigula</i> *		√				R	O	+(2)			√		LC	
(28) 旋木雀科 Certhiidae														
70 高山旋木雀 <i>Certhia himalayana</i> *				√		R	O	+(3)			√		LC	
71 霍氏旋木雀 <i>C. hodgsoni</i> *	√			√		R	OP	+(2)			√		LC	

续附录 6

物种 Species	生境 Habitat type					居留类型 Residence type	区系 Fauna	数量等级 Quantity grade	国家保护等级 National protection level	数据来源 Source			IUCN CITES
	针叶林 Coniferous forest	针阔混交 Mixed coniferous and broad-leaved forest	高山草甸 Alpine meadow	高原湖泊 Plateau lake	其他 Other					红外相机 Infrared camera	人工观测 Manual observation		
												人工观测 Manual observation	
(29) 鹀科 Sittidae													
72 栗臀鹀 <i>Sitta nagaensis</i> *	√	√		√		R	OP	+++ (22)			√		LC
73 滇鹀 <i>S. yunnanensis</i>			√			R	O	+(2)	II		√		NT
74 白脸鹀 <i>S. leucopsis</i> *			√			R	OP	+(1)			√		LC
(30) 鹡鹑科 Troglodytidae													
75 鹡鹑 <i>Troglodytes troglodytes</i>	√			√		R	OP	+++ (24)			√		LC
(31) 河乌科 Cinclidae													
76 河乌 <i>Cinclus cinclus</i> *			√			R	P	++ (5)			√		LC
(32) 椋鸟科 Sturnidae													
77 灰椋鸟 <i>Spodiopsar cineraceus</i> *					√	W	OP	+(1)			√		LC
(33) 鸫科 Turdidae													
78 长尾地鸫 <i>Zoothera dixonii</i>	√		√			R	E	+(11)			√		LC
79 棕背黑头鸫 <i>Turdus leucotis</i> *			√			R	E	+(1)			√		LC
80 灰头鸫 <i>T. rubrocanus</i>			√			R	E	+(18)			√		LC
(34) 玉鹡鹑科 Stenostiridae													
81 黄腹扇尾鹡鹑 <i>Chelidoneryx hypoxanthus</i> *			√			R	E	+(1)			√		LC
(35) 鹡鹑科 Muscipapidae													
82 乌鹡鹑 <i>Muscicapapa sibirica</i> *	√		√			S	OP	++ (9)			√		LC
83 蓝眉林鹡鹑 <i>Tarsiger rufilatus</i> *		√				R	OP	+(2)			√		LC
84 红胁蓝尾鹡鹑 <i>T. cyanurus</i> *				√		M	OP	+(1)			√		LC
85 白额燕尾 <i>Enicurus leschenaulti</i> *	√					R	O	+(1)			√		LC
86 棕胸蓝姬鹡鹑 <i>Ficedula hyperythra</i>				√		R	O	+(2)			√		LC

续附录 6

物种 Species	生境 Habitat type					居留类型 Residence type	区系 从属 Fauna	数量等级 Quantity grade	国家保护等级 National protection level	数据来源 Source		IUCN CITES
	针叶林 Coniferous forest	针阔混交 Mixed coniferous and broad-leaved forest	高山草甸 Alpine meadow	高原湖泊 Plateau lake	其他 Other					红外相机 Infrared camera	人工观测 Manual observation	
87 蓝额红尾鸲 <i>Phoenicurus frontalis</i> *		√				R	OP	+(1)			√	LC
88 白喉红尾鸲 <i>P. schisticeps</i>	√	√	√	√		R	E	++++ (65)			√	LC
89 白顶溪鸲 <i>P. leucocephalus</i> *		√				R	OP	+(4)		√	√	LC
90 红尾水鸲 <i>P. fuliginosus</i> *				√	√	R	OP	+(3)		√	√	LC
91 北红尾鸲 <i>P. aureoreus</i>		√	√	√		R	OP	++ (17)		√	√	LC
92 黑喉石鸲 <i>Saxicola torquatus</i> *		√				R	OP	+++ (25)		√	√	LC
(36) 戴菊科 Reguliidae												
93 戴菊 <i>Regulus regulus</i> *	√			√		R	OP	+++ (8)			√	LC
(37) 太阳鸟科 Nectariniidae												
94 蓝喉太阳鸟 <i>Aethopyga gouldiae</i> *		√				R	O	+(2)			√	
(38) 岩鸲科 Prunellidae												
95 栗背岩鸲 <i>Prunella immaculata</i> *		√				R	E	+(2)		√	√	LC
96 棕胸岩鸲 <i>P. strophhiata</i>			√	√		R	E	++ (11)			√	LC
(39) 雀科 Passeridae												
97 山麻雀 <i>Passer cinnamomeus</i> *		√	√	√	√	R	OP	++++ (80)			√	LC
98 麻雀 <i>P. montanus</i>					√	R	OP	++ (12)			√	LC
(40) 鹡鴒科 Motacillidae												
99 树鹡 <i>Anthus hodgsoni</i>	√	√				M, W	OP	++ (5)			√	LC
100 黄鹡 <i>Motacilla flava</i> *			√			M	OP	+(1)			√	LC
101 黄头鹡 <i>M. citreola</i> *				√		S	OP	+(1)			√	LC
102 白鹡 <i>M. alba</i>	√	√	√	√		R	OP	+++ (246)			√	LC

续附录 6

物种 Species	生境 Habitat type				居留类型 Residence type	区系 Fauna	数量等级 Quantity grade	国家保护等级 National protection level	数据来源 Source		IUCN	CITES
	针阔混交 Mixed coniferous and broad-leaved forest	高山草甸 Alpine meadow	高原湖泊 Plateau lake	其他 Other					红外相机 Infrared camera	人工观测 Manual observation		
(41) 燕雀科 Fringillidae												
103 黄颈拟蜡嘴雀 <i>Mycerobas affinis</i> *	√				R	E	+(4)		√			LC
104 白斑翅拟蜡嘴雀 <i>M. carripes</i> *		√			R	E	+(2)			√		LC
105 普通朱雀 <i>Carpodacus erythrinus</i> *		√			R	OP	+(2)			√		LC
106 曙朱雀 <i>C. waltoni</i> *		√			R	E	+(3)			√		LC
107 红眉朱雀 <i>C. pulcherrimus</i> *		√	√		R	P	++(18)			√		LC
108 淡腹点翅朱雀 <i>C. verreauxii</i> *	√				R	E	+(1)			√		LC
109 白眉朱雀 <i>C. thura</i>	√				R	E	++(11)			√		LC
110 灰头灰雀 <i>Pyrrhula erythaca</i>	√				R	E	++(14)			√		LC
111 林岭雀 <i>Leucosticte nemoricola</i> *			√		R	P	++(20)			√		LC
112 红交嘴雀 <i>Loxia curvirostra</i> *	√				R	P	+(3)	II		√		LC
113 藏黄雀 <i>Spinus tibetanus</i> *	√				R	E	++(5)			√		LC
(42) 鹀科 Emberizidae												
114 灰眉岩鹀 <i>Emberiza godlewskii</i> *		√			R	OP	++(12)			√		LC

* 在《云南碧塔海自然保护区》野外调查的基础上新增的鸟类记录; 生境、数据来源列中的“√”分别表示某种鸟类在哪种生境中被记录到以及以何种方式被记录到; 居留类型: R. 留鸟, S. 夏候鸟, W. 冬候鸟, M. 旅鸟; 区系从属: E. 特有种 (仅见于或最常见于横断山区), O. 东洋种, P. 古北种, OP. 广布种; 数量等级: 根据调查过程中所记录的鸟类数量的多寡划分, “+”为罕见种 (< 5 ind), “++” 稀有种 (5 ~ 20 ind), “+++” 常见种 (21 ~ 50 ind), “++++” 优势种 (> 51 ind), 此列括号中的数据为调查过程中鸟类物种个体总数; 国家保护等级: I、II 分别表示国家一级、二级重点保护野生动物; IUCN: LC. 无危级, NT. 近危级, VU. 易危级; CITES: APP. I 和 APP. II 分别表示附录中的附录 I 和附录 II。

* Additional bird records based on the field survey in Bitahai Nature Reserve, Yunnan; The “√” in the habitat type and source columns respectively indicate in which habitat and how a bird has been recorded; Residence types: R is resident bird, S is summer migrant bird, W is wintering bird, M is traveller bird; Floristic affiliations: E is endemic species (found only or most commonly in Hengdian Mountain), O is oriental species, P is palearctic species, OP is widespread species; Quantity grade: according to the number of birds recorded during the survey, “+” is rare species (< 5 ind), “++” is infrequent species (5 - 20 ind), “+++” is common species (21 - 50 ind), “++++” is dominant species (> 51 ind), the data in parentheses are the total number of bird species during the survey; National protection levels: I, II means Class I, II national protected wildlife in China; IUCN: LC. is least concern, NT. means Near Dangerous, VU. means Vulnerable; CITES: APP. I and APP. II represent appendices I and II in the appendix, respectively.



斑尾榛鸡 *Bonasa sewerzowi*



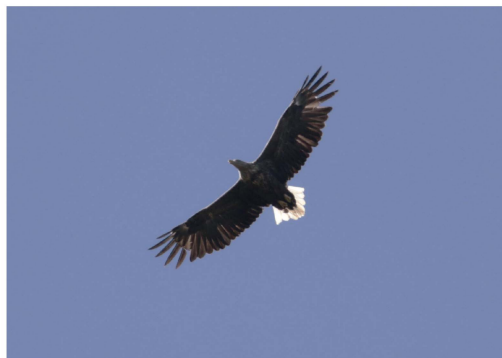
黄喉雉鹑 *Tetraophasis szechenyii*



黑颈鹤 *Grus nigricollis*



黑鹳 *Ciconia nigra*



白尾海雕 *Haliaeetus albicilla*

附录 7 普达措国家公园碧塔海-属都湖片区 5 种国家一级重点保护鸟类

Appendix 7 Photographs of the five National Class I protection birds recorded in Bitu Lake-Shudu Lake region of Potatso National Park