

盐城九龙口湿地公园鸟类群落谱系和功能结构

袁思佳¹, 苗可儿¹, 孙婉¹, 钱汝恩¹, 王浩¹, 胡超超², 常青¹

(1.南京师范大学生命科学学院, 江苏 南京 210023)

(2.南京师范大学分析测试中心, 江苏 南京 210023)

[摘要] 研究以盐城九龙口湿地公园为样地, 从物种多样性、谱系多样性、功能多样性三个层次分析鸟类群落结构。经过一年期野外调查, 共记录鸟类 89 种, 隶属 15 目 37 科, 其中水域生境鸟类 60 种, 陆域生境鸟类 73 种, 两者共有鸟类 44 种。结果表明, 季节和生境类型对 α 多样性的物种、谱系和功能多样性的影响不同, Shannon-Wiener 指数和功能多样性的种间平均距离在季节间有显著差异, Simpson 多样性指数、Faith's 谱系多样性和谱系/功能多样性的最近种间谱系距离在生境间有显著差异; 谱系和功能 β 多样性与物种 β 多样性显著相关。标准化效应值检验结果揭示, 随机的生态过程主导九龙口湿地陆域和水域的鸟类群落构建。多维尺度分析结果表明, 群落间的谱系和功能差异较均匀, 物种组成的差异并没有导致九龙口鸟类群落谱系或功能的显著分化。鸟类指示种分析发现夏季有 7 种鸟类、冬季有 6 种鸟类与水域相关联, 而夏季有 4 种鸟类、冬季有 3 种鸟类与陆域相关联, 陆域和水域鸟类在越冬季和繁殖季都有一定数量的指示种重叠。研究发现九龙口湿地水域周边的陆域环境, 通过提供更多的取食和营养生态位, 支持更多的鸟类, 增加了湿地鸟类的谱系和功能多样性。

[关键词] 物种多样性, 谱系多样性, 功能多样性, 湿地

[中图分类号] X176 **[文献标志码]** A **[文章编号]** 1001-4616(2021)03-0112-11

Phylogenetic and Functional Structure of Bird Communities in Yancheng Jiulongkou Wetland Park

Yuan Sijia¹, Miao Keer¹, Sun Wan¹, Qian Ruen¹, Wang Hao¹, Hu Chaochao², Chang Qing¹

(1.School of Life Sciences, Nanjing Normal University, Nanjing 210023, China)

(2.Analytical and Testing Center, Nanjing Normal University, Nanjing 210023, China)

Abstract: To explore the avian diversity of water body and adjacent land, the taxonomic, phylogenetic and functional diversity of bird communities were studied in Jiulongkou Wetland Park, Yancheng, Jiangsu. Total of 89 species were recorded in this study, belonging to 15 orders and 37 families. Sixty species were found in water bodies and 73 species were found on land areas, in which 44 species were shared among them. Differences in taxonomic, phylogenetic and functional α diversity of bird communities were found between winter and summer, and between water body and land area, where Shannon-Wiener diversity index and FD.MPD had significant differences between seasons while Simpson diversity index, Faith's PD and MNTD had significant differences between habitats. The standard effect size (SES) test showed that stochastic processes dominated the community assembly of water body and adjacent land. Phylogenetic and functional β diversity was significantly correlated with taxonomic diversity, but multidimensional scaling showed that the phylogenetic and functional differences among different communities were generally even, indicating that differences in species composition did not lead to significant differentiation in phylogeny or function. Indicator species analysis showed that there were 7 species in summer and 6 species in winter associated with water body, while 4 species in summer and 3 species in winter associated with land habitat. Land habitat and water body had a certain overlap of indicator species. Comparing to water bodies, the adjacent land areas could support more birds through providing more feeding and trophic niches, although land areas and water bodies had no significant differences in multiple diversity indicators. They can increase the phylogenetic and functional diversity of wetland birds, and enrich the overall bird community in the wetland.

Key words: taxonomic diversity, phylogenetic diversity, functional diversity, wetland

收稿日期: 2021-04-26.

基金项目: 国家自然科学基金项目 (41271057)、江苏省高等学校自然科学研究项目 (20KJD180004).

通讯作者: 常青, 博士, 教授, 研究方向: 动物生态学. E-mail: changq@njnu.edu.cn

湿地拥有多样化的生物群落,具有多种生态系统服务功能^[1]。鸟类在湿地生态系统中发挥着关键的功能作用^[2],其多样性是监测湿地质量的重要指标之一^[3]。加强对湿地鸟类的调查和动态监测,有利于湿地保护和生态恢复等^[4]。

目前,对湿地鸟类的研究多集中在水体环境对鸟类群落的影响。对巴西南部巴拉那泛滥平原中 22 个湖泊鸟类的研究表明,环境特征对鸟类多样性具有重要影响^[5]。也有研究表明,在沼泽地专性筑巢的鸟类偏爱农村湿地,而伴人鸟种倾向于选择城市湿地,湿地周边的陆域环境对湿地鸟类群落结构有显著影响^[6]。在我国安徽升金湖,研究发现鹤类的种群数量由于湿地面积的减少而降低,栖息地的大小和质量对鹤类种群大小有显著影响^[7]。对白头鹤(*Grus monacha*)的研究也表明,如果湿地周围的陆域环境抵御人为干扰的能力较差,会导致湿地生态风险增加^[8]。可见,湿地周围的陆域环境与湿地生态功能息息相关,对于鸟类多样性有较大影响。

近年来对于群落多样性的研究越发深入,发展出从分类多样性(taxonomic diversity, TD)、谱系多样性(phylogenetic diversity, PD)和功能多样性(functional diversity, FD)多个层面来综合研究群落结构^[9]。谱系多样性测量群落中物种之间的进化差异^[10],可以从进化角度研究群落物种组成现状并分析成因,也能检验影响群落构建的生态过程,如生境过滤和种间竞争等^[11]。功能多样性测量与生态系统功能相关的物种性状的变异性,可以通过功能的多样程度表征物种的共存情况^[12]。

九龙口湿地位于盐城市建湖县西南部,2018 年正式成为“国家湿地公园”,具有丰富的野生动植物资源。本研究通过对九龙口湿地鸟类群落多样性的调查,探究以下问题:(1)基于物种多样性、谱系多样性和功能多样性,探究当地鸟类群落的谱系和功能结构,为湿地保护与管理提供基础资料;(2)分析湿地公园水域及其周围陆域的鸟类群落结构,探究其差异及形成原因。

1 研究区域概况

九龙口湿地位于盐城市建湖县西南部(119°34'28"E~119°36'59"E,33°23'23"N~33°25'12"N),面积约 129 km²,处于苏中里下河的腹地,是里下河地区射阳河上游的主要调蓄湖泊。受太阳辐射和季风环流的影响,该地区冬季低温少雨,夏季高温多雨,具有四季分明的亚热带季风气候。1 月份平均气温-0.3℃~1.3℃,7 月份平均气温 26.7℃~27.0℃,年平均气温为 13.7℃~14.4℃。年降水量 980 mm~1 100 mm,每年 6—9 月降水约占全年降水量的 50%,12 月至次年 2 月降水不足全年的 10%。九龙口日照充足,太阳能资源丰富,年平均日照时数为 2 171.7 h,年平均日照百分率为 49%,年无霜期为 214 d。九龙口湿地自然分布的植物以草本植物为主,存在于农田、河岸带等地,园林栽培树种中落叶阔叶树种为优势树种。

2 材料与方法

2.1 鸟类调查方法

研究覆盖江苏建湖九龙口国家湿地公园的全域,包括水域(含河道)和陆域两种生境。采用样点法对鸟类群落进行调查,其中在陆域沿湖堤/塘埂设置 7 个样点,在水域及内部 9 个河道设置 12 个样点(图 1)。

调查集中在鸟类繁殖期的夏季(2019 年 6—8 月)和越冬期的冬季(2019 年 12 月—2020 年 2 月),每月开展 1 次鸟类调查。调查选取晴朗无风的 2 d~4 d,在日出后 3 h 和日落前 3 h,记录鸟类种类、数量、生境类型、GPS 坐标等信息。鸟类物种鉴定参考《中国鸟类野外手册》^[13],居留类型参考《中国鸟类分类与分布名录(第三版)》^[14]。

2.2 物种累积曲线

物种累积曲线(species accumulation curve, SAC)描述调查次数的增加与物种数变化关系,可以判断调查充分性^[15]。本研究中物种累积曲线的单位为 1 个调查样点的单次调查。

2.3 α 多样性

物种多样性包括 Simpson 指数、Shannon-Wiener 指数和 Pielou 均匀性指数,计算公式具体如下:

$$\text{Simpson 指数: } D = 1 - \sum_{i=1}^n P_i^2, \quad (1)$$

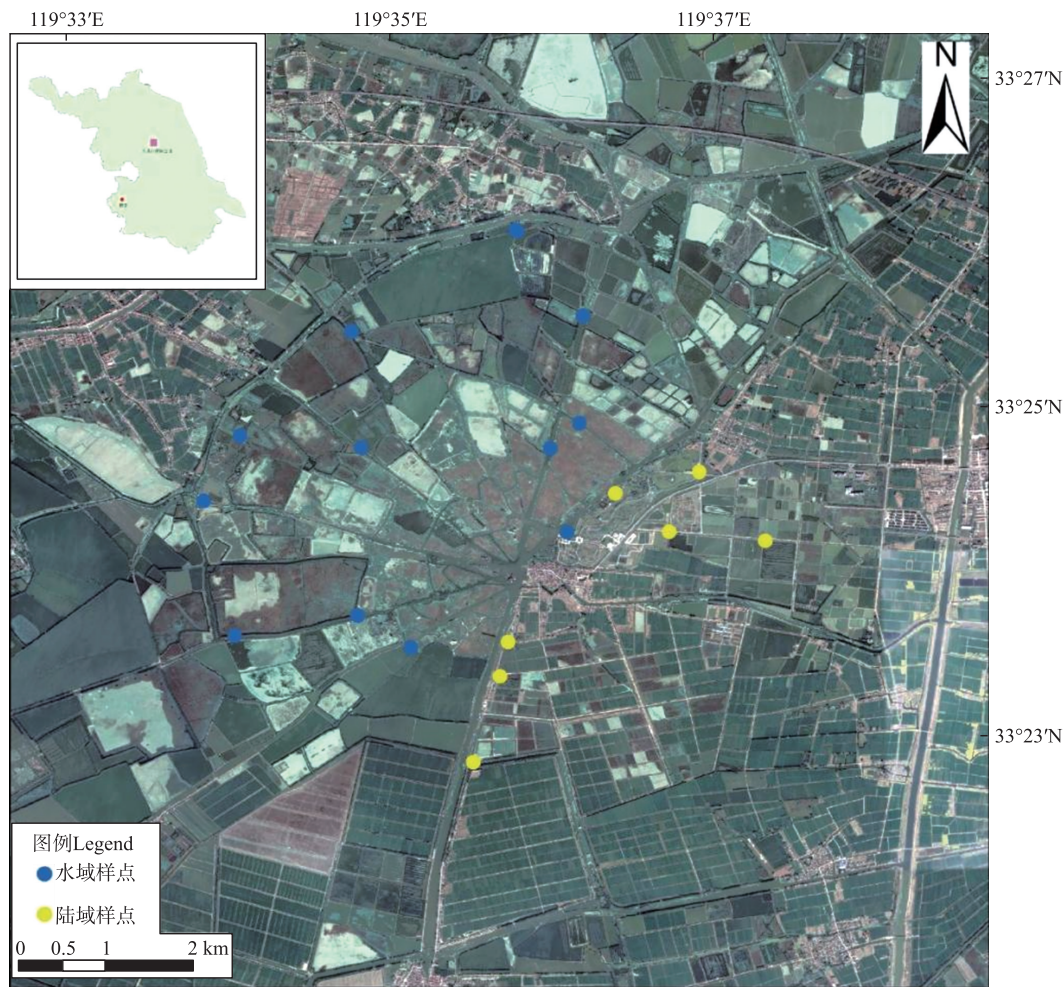


图 1 盐城九龙口湿地公园鸟类调查样点分布示意图

Fig. 1 Sampling sites of the avian survey in Jiulongkou Wetland Park

Shannon-Wiener 指数: $H' = - \sum_{i=1}^n P_i \ln P_i$, (2)

Pielou 均匀性指数: $J = H' / \ln n$. (3)

式中, P_i 为鸟类物种 i 的个体数占有所有鸟类物种个体总数的比例, n 为物种数.

谱系多样性首先根据调查结果建立物种库, 从 BirdTree 数据库 (<http://birdtree.org>) 中以 Ericson All Species 为建树资源, 下载包含调查发现所有物种的 2 000 棵随机树. 根据 50% 多数裁定原则 (50% majority rule), 使用 BEAST 中的 TreeAnnotator 2.4 软件 SumTrees 程序, 合成一致树 (consensus tree)^[16]. 根据谱系树计算 Faith's 谱系距离 (phylogenetic distance, Faith's PD), 统计物种间的总分支长度.

功能多样性选择体重、食性和取食层作为觅食和栖息生境选择有关的性状, 其中体重是连续变量, 食性和取食层是分类变量^[17]. 根据物种-性状矩阵, 计算 Gower 距离 (Gower dissimilarity), 使用非加权组平均法 (unweighted pair-group method with arithmetic means, UPGMA) 构建功能性状树 (functional dendrogram). 根据谱系树和功能性状树, 计算种间平均距离 (mean pairwise distance, MPD) 和最近种间谱系距离 (mean nearest taxon distance, MNTD), 分析谱系和功能多样性结构^[18]. 具体计算公式如下:

$$MPD = \frac{\sum_i^n \sum_j^n \delta_{ij} f_i f_j}{\sum_i^n \sum_j^n f_i f_j}, \quad (4)$$

$$MNTD = \frac{\sum_i^n \min_j \delta_{ij} f_i}{n}. \quad (5)$$

式中, n 为组成群落的物种数量, δ_{ij} 是物种 i 和物种 j 的谱系距离或功能性状距离, $\min \delta_{ij}$ 为最短距离, f_i 和 f_j 分别为物种 i 和 j 的相对多度。

检验群落内物种在谱系或功能上是否聚集, 研究使用独立的交换算法, 随机生成物种丰富度和发生频率与所观察到的群落相同的 999 个随机群落 (零模型, null model), 分别计算零模型 MPD 和 MNTD 的平均值。将观测到的 MPD 和 MNTD 与该平均值作比较, 计算两者的标准化效应值 (standard effect size, SES)。计算公式为:

$$SES = (M_{\text{obs}} - M_{\text{null}}) / SD_{\text{null}} \quad (6)$$

式中, M_{obs} 为 MPD 或 MNTD 的观测值, M_{null} 为随机产生的 999 个零模型 MPD 或 MNTD 的平均值, SD_{null} 为 999 个随机值的标准差。若 $SES < 0$, 表示群落谱系或功能聚集, 反之群落谱系或功能发散。当 $SES > 1.96$, 则认为 SES 值显著高于随机值 ($P < 0.05$), 表明种间竞争可能驱动着群落谱系或功能的发散; 当 $SES < -1.96$ 时, 则认为 SES 值显著低于随机值 ($P < 0.05$), 表明生境过滤可能驱动着群落谱系或功能的聚集; 当无显著差异 ($-1.96 < SES < 1.96, P > 0.05$) 时, 则认为随机的生态过程影响了群落谱系和功能的发散或聚集^[19]。

2.4 β 多样性

考虑到每个独立样本的物种种数和个体数, 使用基于独立样本的 Bray-Curtis 距离指数计算物种多样性的 β 多样性水平。计算公式如下:

$$D_{\text{Bray-Curtis}} = 1 - 2 \frac{\sum \min(S_{A,i}, S_{B,i})}{\sum S_{A,i} + \sum S_{B,i}} \quad (7)$$

式中, $S_{A,i}$ 和 $S_{B,i}$ 分别为物种 i 在 A, B 两个群落中的数量。

选择两个基于距离的多度加权指标 COMDIST 和 COMDISTNT, 计算谱系和功能多样性的 β 多样性水平^[20]。计算公式如下:

$$\text{COMDIST} = \frac{\sum_i^{n_1} \sum_j^{n_2} \delta_{ij}}{n_1 \times n_2}, \quad (8)$$

$$\text{COMDISTNT} = \frac{\sum_i^{n_1} \min \delta_{iB} + \sum_j^{n_2} \min \delta_{jA}}{n_1 + n_2}. \quad (9)$$

式中, n_1 和 n_2 分别是群落 A 和 B 中的物种数, δ_{ij} 是 A 群落中物种 i 和 B 群落中所有物种的谱系距离或功能性状距离, $\min \delta_{iB}$ 是群落 A 中物种 i 与群落 B 中所有物种之间的最小谱系距离或功能性状距离, $\min \delta_{jA}$ 是群落 B 中物种 j 与群落 A 中所有物种之间的最小谱系距离或功能性状距离。

2.5 数据处理

对数据进行正态检验和方差齐性检验。采用双因素方差分析对符合参数检验条件的 α 多样性数据进行显著性分析, 采用 Scheirer-Ray-Hare 非参数检验对不满足参数分析条件的 α 多样性数据进行显著性分析, 以探究生境类型和季节对多样性的影响。对 SES 做单组样本均值 t 检验 (One-sample t -test), 判断其是否显著区别于 0。使用 Mantel test 检验探究 Bray-Curtis 距离与 COMDIST 和 COMDISTNT 之间的相关性。使用多维尺度分析 (multidimensional scaling, MDS) 对不同生境和季节间 β 多样性指标进行排序, 以分析群落间的差异。以指示值 (indicator value index, IndVal) 为评价指标进行鸟类指示种分析 (indicator species analysis), 探究物种对生境类型和季节的特异性和保真度。研究所有计算和统计分析均在 R 4.0.2 中完成, 利用 vegan 软件包绘制物种累积曲线并计算物种多样性指数^[21], 使用 FD 软件包计算 Gower 距离^[22], 使用 picante 软件包计算谱系和功能多样性指数^[23], 使用 indicpecies 软件包计算 IndVal 以进行指示种分析^[24]。

3 结果与讨论

3.1 鸟类组成

调查共收集 71 个样本数据, 其中陆域 18 个样本, 水域 53 个样本。随着调查次数的增多, 物种累积曲

线上升趋势平稳并逐渐成为一条渐近线(图 2),表明本研究调查抽样量充分,达到分析的基本要求。

调查共发现鸟类 89 种,隶属 15 目 37 科。其中,在世界自然保护联盟(IUCN)“物种红色名录”中濒危(Endangered, EN)种类有 1 种,为东方白鹳(*Ciconia boyciana*);易危(Vulnerable, VU)的有 1 种,为红头潜鸭(*Aythya ferina*);近危(Near Threatened, NT)的鸟类有 3 种,分别是白眼潜鸭(*A. nyroca*)、凤头麦鸡(*Vanellus vanellus*)、震旦鸦雀(*Paradoxornis heudei*)。

从鸟类物种组成上看,雀形目鸟类物种数最多,共 18 科 35 种,占总物种数的 39.33%;其次为雁形目鸟类,1 科 14 种,占总物种数的 15.73%;然后依次为鸨形目鸟类 11 种,鹬形目鸟类 10 种,鹤形目、鸱形目和鹰形目鸟类均 3 种,鸛形目和鹳形目鸟类均 2 种,鸡形目、犀鸟目、翼形目、佛法僧目、鹳形目和鳾鸟目鸟类各 1 种。从地理型上来看,古北界鸟类最多,共有 43 种;其次为广布种,共有 26 种;东洋界鸟类最少,有 20 种。

在水域共发现 60 种鸟类,其中留鸟 23 种,冬候鸟 22 种,夏候鸟 12 种,旅鸟 3 种;在陆域共发现 73 种鸟类,其中留鸟 36 种,冬候鸟 16 种,夏候鸟 15 种,旅鸟 6 种。在九龙口湿地,水域和陆域两者共享的鸟类有 44 种。

3.2 鸟类群落结构的生境和季节差异

从表 1 可以看出,九龙口湿地鸟类群落结构在不同生境及季节间具有一定的差异,其中 Shannon-Wiener 指数、功能多样性的种间平均距离(FD.MPD)在两个季节间差异显著,Simpson 多样性指数、Faith's PD、谱系多样性的最近种间谱系距离(PD.MNTD)、功能多样性的最近种间谱系距离(FD.MNTD)在不同生境间差异显著。

陆域和水域的标准化效应值在两个季节间呈现出相似的模式,取值范围在 0 附近。单样本均值 *t* 检验表明仅冬季水域的 SES.MPD.PD 显著小于 0($P<0.001$),其余与 0 相比均无显著性差异($P>0.05$)。

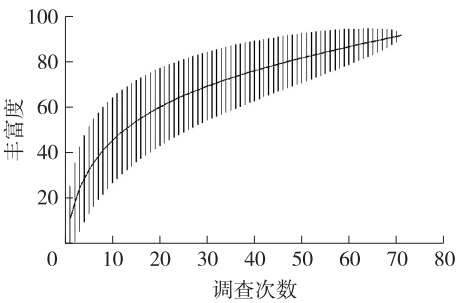


图 2 基于抽样次数的物种累计曲线(纵线表示标准差)
Fig. 2 Species accumulation curve based on the samples of survey, with vertical lines representing standard deviation

表 1 生境和季节对 α 多样性的影响分析

Table 1 Significance analysis of α-diversity in different habitats and seasons

α 多样性指标	平均值	标准差	统计检验方法	检验值	P 值
Shannon-Wiener 指数					
生境	陆 2.17; 水 1.07	陆 0.43; 水 0.57	双因素方差分析	$F_{1,67} = 2.30$	0.13
季节	夏 1.37; 冬 1.32	夏 0.67; 冬 0.77		$F_{1,67} = 4.98$	0.03 *
生境 * 季节	—	—		$F_{1,67} = 0.01$	0.91
Simpson 多样性指数					
生境	陆 0.81; 水 0.51	陆 0.10; 水 0.25	Scheirer-Ray-Hare 检验	$H_{1,67} = 24.18$	<0.001 ***
季节	夏 0.59; 冬 0.58	夏 0.25; 冬 0.26		$H_{1,67} = 0.14$	0.71
生境 * 季节	—	—		$H_{1,67} = 1.77$	0.18
Pielou 均匀性指数					
生境	陆 0.73; 水 0.60	陆 0.13; 水 0.28	Scheirer-Ray-Hare 检验	$H_{1,67} = 1.75$	0.19
季节	夏 0.62; 冬 0.65	夏 0.25; 冬 0.27		$H_{1,67} = 0.93$	0.34
生境 * 季节	—	—		$H_{1,67} = 1.16$	0.28
Faith's PD					
生境	陆 907.52; 水 410.70	陆 195.11; 水 178.26	Scheirer-Ray-Hare 检验	$H_{1,67} = 34.13$	<0.001 ***
季节	夏 575.63; 冬 494.24	夏 280.03; 冬 284.75		$H_{1,67} = 2.16$	0.14
生境 * 季节	—	—		$H_{1,67} = 0.03$	0.87
PD.MPD					
生境	陆 127.88; 水 137.73	陆 12.05; 水 12.49	双因素方差分析	$F_{1,67} = 0.19$	0.66
季节	夏 134.41; 冬 136.13	夏 9.67; 冬 16.01		$F_{1,67} = 1.10$	0.30
生境 * 季节	—	—		$F_{1,67} = 3.90$	0.05

续表 1 Table 1 continued

α 多样性指标	平均值	标准差	统计检验方法	检验值	<i>P</i> 值
PD.MNTD					
生境	陆 70.42;水 99.87	陆 13.85;水 29.79	Scheirer-Ray-Hare 检验	$H_{1,67} = 17.56$	<0.001 ***
季节	夏 92.41;冬 92.40	夏 22.02;冬 36.36		$H_{1,67} = 0.13$	0.72
生境 * 季节	—	—		$H_{1,67} = 0.17$	0.68
FD.MPD					
生境	陆 0.18;水 0.12	陆 0.01;水 0.02	Scheirer-Ray-Hare 检验	$H_{1,67} = 1.61$	0.20
季节	夏 0.18;冬 0.17	夏 0.02;冬 0.02		$H_{1,67} = 4.42$	0.04 *
生境 * 季节	—	—		$H_{1,67} = 2.01$	0.16
FD.MNTD					
生境	陆 0.09;水 0.13	陆 0.01;水 0.03	Scheirer-Ray-Hare 检验	$H_{1,67} = 23.79$	<0.001 ***
季节	夏 0.11;冬 0.12	夏 0.03;冬 0.04		$H_{1,67} = 0.39$	0.53
生境 * 季节	—	—		$H_{1,67} = 1.37$	0.24

注:“陆”表示陆域(公园部分)，“水”表示水域(河道部分);“夏”表示夏季，“冬”表示冬季。PD.MPD:谱系多样性的种间平均距离，PD.MNTD:谱系多样性的最近种间谱系距离，FD.MPD:功能多样性的种间平均距离，FD.MNTD:功能多样性的最近种间谱系距离。* 表示 $P<0.05$; *** 表示 $P<0.001$ 。

Mantel test 检验结果表明，PD.COMDIST ($r = 0.77, P < 0.001$)、PD.COMDISTNT ($r = 0.73, P < 0.001$)、FD.COMDIST ($r = 0.72, P < 0.001$) 及 FD.COMDISTNT ($r = 0.76, P < 0.001$) 均与 $D_{\text{Bray-Curtis}}$ 显著相关。

MDS 排序显示 PD/FD.COMDIST 和 PD/FD.COMDISTNT 均有重叠，点位分散较均匀，仅出现少量同组样本间的聚集现象(图 3)。

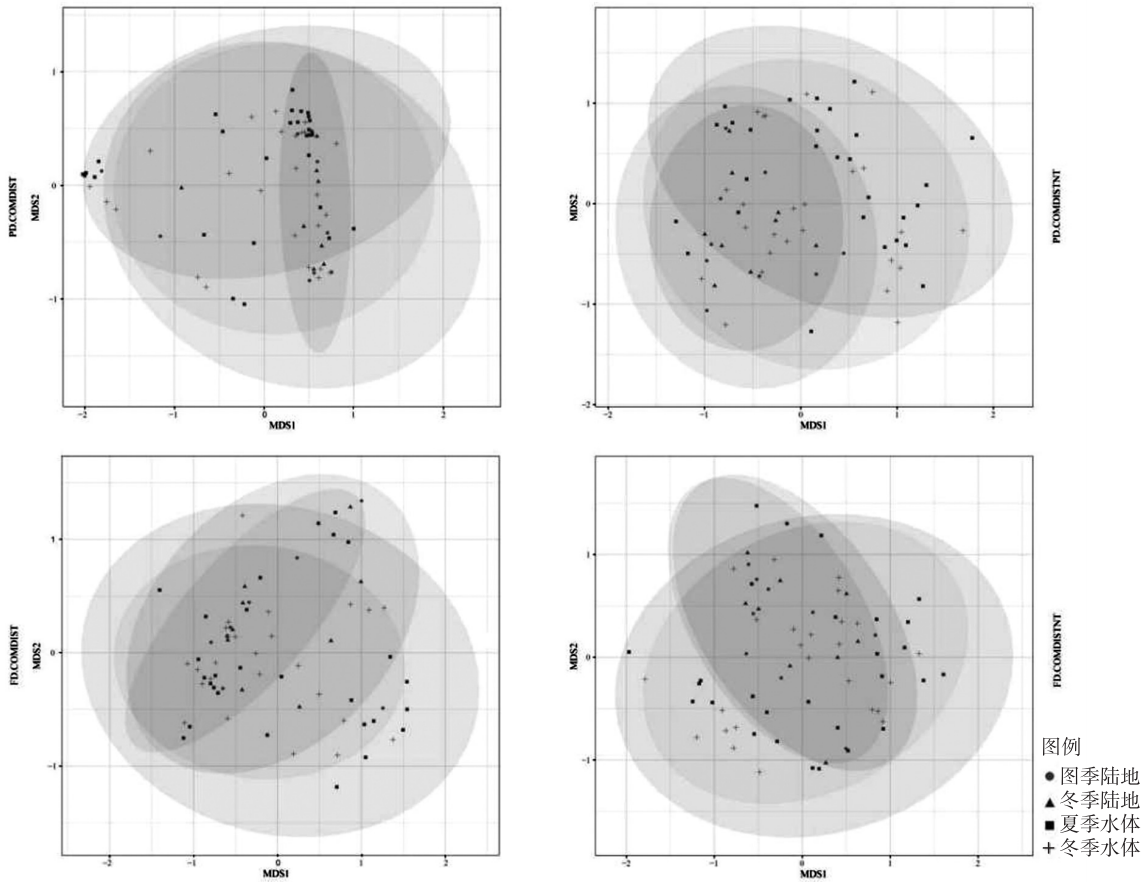


图 3 PD/FD.COMDIST 和 PD/FD.COMDISTNT 的 MDS 排序结果

Fig. 3 Multidimensional Scaling(MDS) ordination comparing β -diversity among different habitats and seasons

3.3 指示种分析

基于 IndVal 的指示种分析,结果表明在九龙口湿地夏季有 7 种鸟类、冬季有 6 种鸟类与水域相关联,夏季有 4 种鸟类、冬季有 3 种鸟类与陆域相关联(表 2)。

表 2 基于 IndVal 的指示种分析
Table 2 Indicator species analysis based on IndVal

	物种	学名	IndVal	<i>P</i> 值	
水域	夏季	须浮鸥	<i>Chlidonias hybrida</i>	0.91	<0.001 ***
		家燕	<i>Hirundo rustica</i>	0.86	0.003 **
		池鹭	<i>Ardeola bacchus</i>	0.71	0.004 **
		白鹭	<i>Egret garzetta</i>	0.68	0.018 *
		牛背鹭	<i>Bubulcus ibis</i>	0.57	0.003 **
		夜鹭	<i>Nycticorax nycticorax</i>	0.48	0.039 *
		黑卷尾	<i>Dicrurus macrocercus</i>	0.46	0.022 *
	冬季	斑嘴鸭	<i>Anas poecilorhyncha</i>	0.76	0.010 **
		绿头鸭	<i>Anas platyrhynchos</i>	0.57	0.005 **
		普通鸬鹚	<i>Phalacrocorax carbo</i>	0.49	0.008 **
		绿翅鸭	<i>Anas crecca</i>	0.45	0.016 *
		骨顶鸡	<i>Fulica atra</i>	0.45	0.035 *
		白琵鹭	<i>Platalea leucorodia</i>	0.40	0.035 *
陆域	夏季	须浮鸥	<i>Chlidonias hybrida</i>	1.00	<0.001 ***
		黑卷尾	<i>Dicrurus macrocercus</i>	0.94	<0.001 ***
		家燕	<i>Hirundo rustica</i>	0.88	0.004 **
		池鹭	<i>Ardeola bacchus</i>	0.86	0.010 **
	冬季	北红尾鸲	<i>Phoenicurus aureus</i>	0.94	<0.001 ***
		远东山雀	<i>Parus cinereus</i>	0.75	0.041 *
		普通鸬鹚	<i>Phalacrocorax carbo</i>	0.75	0.031 *

注: * 表示 $P<0.05$; ** 表示 $P<0.01$; *** 表示 $P<0.001$.

3.4 谱系和功能多样性分析对群落动态研究的意义

从不同维度分析生物多样性,对于研究群落结构和动态有重要意义^[25]. Frishkoff 等的研究表明,森林对于维持鸟类谱系结构至关重要,而多样化的农业生态系统有助于缓冲谱系多样性的极端丧失^[26]. 对亚马逊森林鸟类群落的研究发现,选择性伐木会造成鸟类谱系和功能多样性的下降^[27]. 可见,谱系和功能多样性可以反映生境变化对鸟类的影响. 本研究结果表明,九龙口湿地陆域生境的鸟类谱系距离远高于水域, MNTD 在生境间存在显著性差异. 九龙口陆域涵养了一些依赖于陆域的鸟种,其中分布有池塘等小微湿地为部分水鸟提供了微生境,导致陆域生境谱系树的分支多于水域. MNTD 在生境间存在显著性差异,这可能与水域中雀形目鸟种较少有关. 研究也发现 MPD 在生境间无显著性差异,这与陆域和水域的鸟类谱系或功能分布的模式较接近有关. 可见,通过对谱系和功能 α 多样性的分析,可以提供区域内鸟类群落亲缘关系和生态功能的信息,对群落的动态研究非常有意义.

研究群落谱系和功能多样性,需考虑鸟类的功能性状和可维持的生态位^[28]. 本研究发现,从鸟类的功能性状来看,九龙口湿地的陆域可以提供更多的取食和营养生态位. Smith 等发现在沼泽地专性筑巢的鸟类倾向于农村湿地而非城市湿地,毗邻水域的土地利用会影响水域鸟类群落^[6]. 本研究结果也表明在九龙口湿地陆域在一定程度上增加了湿地鸟类的谱系和功能多样性. 因此,在九龙口湿地的管理上,要注重陆域和水域的生境鸟类可利用的生态位的维持,加强对陆域内小微湿地的保护,建立多元化生态保护与补偿机制.

物种的组成差异会影响群落的谱系和功能多样性^[29], β 多样性可以解释物种组成的空间变化^[30]. 本研究发现,谱系和功能 β 多样性与物种 β 多样性显著相关,说明物种的组成差异影响了九龙口湿地公园鸟类群落谱系和功能 β 多样性的变化. 从 MDS 排序来看,九龙口湿地不同栖息地环境鸟类群落间的谱系和功能差异较均匀,且有一定的重叠,说明其群落结构在谱系或功能上较接近. 群落指示种分析可以反映某一特定物种对某种环境的依赖程度^[24]. 在九龙口湿地,陆域和水域鸟类有独立的指示种,在夏季和冬季有指示种的重叠,反映出该地区一些鸟种对特定环境的依赖. 九龙口湿地鸟类物种的组成差异虽然影响了鸟类谱系和功能 β 多样性的变化,但并没有导致鸟类群落谱系或功能的显著分化.

3.5 随机的生态过程主导了九龙口湿地鸟类群落构建

有研究表明,生态上的随机和非随机过程可以影响群落结构的构建,群落结构的特征分析能够揭示两者在不同尺度上的相对重要性,在局域尺度上量化群落的谱系和功能结构可以识别影响群落共存的因

广东雷州湾和汕头沿海两地越冬水鸟的群落构建^[33]. 对长江流域水鸟研究表明,生态上的随机过程可能是影响其群落结构的主要因素^[11]. 本研究中,标准化效应值的检验表明九龙口湿地随机的生态过程主导了该地区陆域和水域的鸟类群落构建,人为活动引起的生境变化则是引起了夏冬两季鸟类种类和数量的波动的主要原因.

Che 等通过对华南沿海湿地的水鸟群落研究,发现在 50 年间鸟类谱系和功能多样性变化趋势与物种多样性变化不同步^[34]. 本研究发现九龙口湿地鸟类谱系和功能多样性在生境和季节间的变化与物种多样性变化同步,这可能与研究时间尺度不同有关. 本研究是基于一年内的夏冬两季调查分析,在时间尺度上还不足以探讨其变化规律. 因此,后续需要加强九龙口湿地的鸟类群落动态监测,以探究鸟类多样性变化的规律.

4 结论

本研究通过对鸟类群落结构的分析,发现九龙口湿地鸟类物种的组成差异影响了谱系和功能多样性,这与物种多样性的变化同步. 在九龙口湿地,水体周边的陆域环境可以通过提供更多的取食和营养生态位来支持更多的鸟类,增加湿地鸟类的谱系和功能多样性. 随机的生态过程主导了九龙口湿地的鸟类群落构建,人为活动引起的生境变化则是引起夏冬两季鸟类种类和数量波动的主要原因. 在九龙口湿地的管理上,要注重陆域和水域的生境鸟类可利用的生态位的维持,加强对陆域内小微湿地的保护,建立多元化生态保护与补偿机制.

致谢: 本项工作得到了江苏省建湖县九龙口旅游度假区管理委员会的大力支持,野外调查中得到了课题组姚文佳、徐雪等同学的全力协助,特此致谢!

[参考文献]

- [1] LUO K, WU Z, BAI H, et al. Bird diversity and waterbird habitat preferences in relation to wetland restoration at Dianchi Lake, south-west China[J]. Avian research, 2019, 10(1): 1–12.
- [2] GREEN A J, ELMBERG J. Ecosystem services provided by waterbirds[J]. Biological reviews, 2014, 89(1): 105–122.
- [3] WANG Z, LI N, GAO S, et al. Response of wintering waterbird diversity to reclamation history and post-reclamation habitat along Yellow Sea coast[J]. Integrative zoology, 2020, 15(6): 595–602.
- [4] 柴子文, 雷维蟠, 莫训强, 等. 天津市北大港湿地自然保护区的鸟类多样性[J]. 湿地科学, 2020, 18(6): 667–678.
- [5] ARRUDA ALMEIDA B D, GREEN A J, SEBASTIÁN-GONZÁLEZ E, et al. Comparing species richness, functional diversity and functional composition of waterbird communities along environmental gradients in the neotropics[J]. PLoS one, 2018, 13(7): e0200959.
- [6] SMITH L A, CHOW-FRASER P. Impacts of adjacent land use and isolation on marsh bird communities[J]. Environmental management, 2010, 45(5): 1040–1051.
- [7] FANG L, DONG B, WANG C, et al. Research on the influence of land use change to habitat of cranes in Shengjin Lake wetland[J]. Environmental science and pollution research, 2020, 27(7): 7515–7525.
- [8] CHEN J, DONG B, LI H, et al. Study on landscape ecological risk assessment of Hooded Crane breeding and overwintering habitat[J]. Environmental research, 2020, 187: 109649.
- [9] SWENSON N G. The role of evolutionary processes in producing biodiversity patterns, and the interrelationships between taxonomic, functional and phylogenetic biodiversity[J]. American journal of botany, 2011, 98(3): 472–480.
- [10] SRIVASTAVA D S, CADOTTE M W, MACDONALD A A M, et al. Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems[J]. Ecology letters, 2012, 15(7): 637–648.
- [11] JIA Y, ZENG Q, WANG Y, et al. Processes shaping wintering waterbird communities in an intensive modified landscape: Neutral assembly with dispersal limitation and localized competition[J]. Ecological indicators, 2020, 114: 106330.
- [12] MOUCHET M A, VILLÉGER S, MASON N W, et al. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules[J]. Functional ecology, 2010, 24(4): 867–876.
- [13] 约翰·马敬能, 卡伦·菲利普斯, 何芬奇. 中国鸟类野外手册[M]. 长沙: 湖南教育出版社, 2000.
- [14] 郑光美. 中国鸟类分类与分布名录(第三版)[M]. 北京: 科学出版社, 2017.
- [15] BEVILACQUA S, UGLAND K I, PLICANTI A, et al. An approach based on the total-species accumulation curve and higher taxon richness to estimate realistic upper limits in regional species richness[J]. Ecology and evolution, 2018, 8(1): 405–415.
- [16] BOUCKAERT R, HELED J, KÜHNERT D, et al. BEAST 2: a software platform for Bayesian evolutionary analysis[J]. PLoS computational biology, 2014, 10(4): e1003537.
- [17] WILMAN H, BELMAKER J, SIMPSON J, et al. EltonTraits 1.0: Species-level foraging attributes of the world's birds and

mammals;Ecological Archives E095-178[J]. Ecology,2014,95(7):2027-2027.

[18] WEBB C O,ACKERLY D D,MCPEEK M A,et al. Phylogenies and community ecology[J]. Annual review of ecology and systematics,2002,33(1):475-505.

[19] 丁志锋,梁健超,冯永军,等. 澳门城市栖息地斑块中鸟类群落功能和谱系多样性[J]. 生态学杂志,2020,39(4):1238-1247.

[20] WEBB C O,ACKERLY D D,KEMBEL S W. Phylocom:software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution[J]. Bioinformatics,2008,24(18):2098-2100.

[21] OKSANEN J,BLANCHET F G,KINDT R,et al. vegan:Community Ecology Package[EB/OL]. R package version 2;5-6. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan/>.

[22] LALIBERTÉ E,LEGENDRE P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits[J]. Ecology,2010,91(1):299-305.

[23] KEMBEL S W,COWAN P D,HELMUS M R,et al. Picante;R tools for integrating phylogenies and ecology[J]. Bioinformatics,2010,26(11):1463-1464.

[24] CÁCERES M D,LEGENDRE P. Associations between species and groups of sites:indices and statistical inference[J]. Ecology,2009,90(12):3566-3574.

[25] GARCÍA-NAVAS V,THUILLER W. Farmland bird assemblages exhibit higher functional and phylogenetic diversity than forest assemblages in France[J]. Journal of biogeography,2020,47(11):2392-404.

[26] FRISHKOFF L O,KARP D S,M'GONIGLE L K,et al. Loss of avian phylogenetic diversity in neotropical agricultural systems[J]. Science,2014,345(6202):1343-1346.

[27] MESTRE L A M,COSSET C C P,NIENOW S S,et al. Impacts of selective logging on avian phylogenetic and functional diversity in the Amazon[J]. Animal conservation,2020,23(6):725-740.

[28] SCHÜTZ C,SCHULZE C H. Functional diversity of urban bird communities:effects of landscape composition,green space area and vegetation cover[J]. Ecology and evolution,2015,5(22):5230-5239.

[29] WINTER M,DEVICTOR V,SCHWEIGER O. Phylogenetic diversity and nature conservation:where are we? [J]. Trends in ecology & evolution,2013,28(4):199-204.

[30] KARP D S,FRISHKOFF L O,ECHEVERRI A,et al. Agriculture erases climate-driven β -diversity in Neotropical bird communities[J]. Global change biology,2018,24(1):338-349.

[31] GÓMEZ P J,BRAVO G A,BRUMFIELD R T,et al. A phylogenetic approach to disentangling the role of competition and habitat filtering in community assembly of Neotropical forest birds[J]. Journal of animal ecology,2010,79(6):1181-1192.

[32] SI X,CADOTTE M W,ZENG D,et al. Functional and phylogenetic structure of island bird communities[J]. Journal of animal ecology,2017,86(3):532-542.

[33] 张敏,车先丽,彭逸生,等. 广东雷州湾和汕头沿海湿地越冬水鸟多样性[J]. 生态与农村环境学报,2020,36(5):553-559.

[34] CHE X L,ZHANG M,ZHAO X B,et al. Long-term trends in the phylogenetic and functional diversity of Anatidae in South China coastal wetlands[J]. Ecological applications,2021,10.1002/eap.2344.

[责任编辑:黄 敏]

附表 1 九龙口湿地公园鸟类名录
Table 1 The lists of birds in Jiulongkou Wetland Park

分类地位	序号	中文名	学名	地理型	居留型	濒危等级	生境
鸡形目 GALLIFORMES							
雉科 Phasianidae	1	雉鸡	<i>Phasianus colchicus</i>	广	留	LC	陆域
雁形目 ANSERIFORMES							
鸭科 Anatidae	2	绿翅鸭	<i>Anas crecca</i>	古	冬	LC	陆域、水域
	3	针尾鸭	<i>Anas acuta</i>	古	冬	LC	水域
	4	斑嘴鸭	<i>Anas zonorhyncha</i>	东	留	LC	陆域、水域
	5	绿头鸭	<i>Anas platyrhynchos</i>	古	留	LC	陆域、水域
	6	赤颈鸭	<i>Anas penelope</i>	古	冬	LC	水域
	7	赤膀鸭	<i>Mareca strepera</i>	古	冬	LC	水域
	8	琵嘴鸭	<i>Spatula clypeata</i>	古	冬	LC	水域
	9	白眼潜鸭	<i>Aythya nyroca</i>	古	冬	NT	水域
	10	红头潜鸭	<i>Aythya ferina</i>	古	冬	VU	水域
	11	普通秋沙鸭	<i>Mergus merganser</i>	古	冬	LC	陆域
	12	白眉鸭	<i>Spatula querquedula</i>	古	冬	LC	水域
	13	豆雁	<i>Anser fabalis</i>	古	冬	LC	水域
	14	灰雁	<i>Anser anser</i>	古	冬	LC	水域
	15	鸳鸯	<i>Aix galericulata</i>	古	冬	LC	水域

续附表 1 Table 1 continued

分类地位	序号	中文名	学名	地理型	居留型	濒危等级	生境
犀鸟目 BUCEROTIFORMES							
戴胜科 Upupidae	16	戴胜	<i>Upupa epops</i>	古	留	LC	陆域
鸢形目 PICIFORMES							
啄木鸟科 Picidae	17	星头啄木鸟	<i>Dendrocopos canicapillus</i>	东	留	LC	陆域
佛法僧目 CORACIIFORMES							
翠鸟科 Alcedinidae	18	普通翠鸟	<i>Alcedo atthis</i>	古	留	LC	陆域、水域
鸽形目 COLUMBIFORMES							
鸠鸽科 Columbidae	19	山斑鸠	<i>Streptopelia orientalis</i>	东	留	LC	陆域、水域
	20	珠颈斑鸠	<i>Streptopelia chinensis</i>	东	留	LC	陆域、水域
	21	家鸽	<i>Columba livia</i>	广	留	LC	陆域
鹃形目 CUCULIFORMES							
杜鹃科 Cuculidae	22	大杜鹃	<i>Cuculus canorus</i>	广	夏	LC	陆域
	23	小鸦鹃	<i>Centropus bengalensis</i>	东	留	LC	陆域、水域
鸨形目 GRUIFORMES							
秧鸡科 Rallidae	24	黑水鸡	<i>Gallinula chloropus</i>	广	留	LC	陆域、水域
	25	白骨顶	<i>Fulica atra</i>	古	冬	LC	陆域、水域
	26	普通秧鸡	<i>Rallus indicus</i>	古	冬	LC	陆域
鹤形目 CHARADRIIFORMES							
反嘴鹬科 Recurvirostridae	27	黑翅长脚鹬	<i>Himantopus himantopus</i>	广	旅	LC	陆域、水域
	28	反嘴鹬	<i>Recurvirostra avosetta</i>	古	冬	LC	水域
水雉科 Jacanidae	29	水雉	<i>Hydrophasianus chirurgus</i>	东	夏	LC	水域
丘鹬科 Scolopacidae	30	白腰草鹬	<i>Tringa ochropus</i>	古	冬	LC	陆域、水域
	31	青脚鹬	<i>Tringa nebularia</i>	古	冬	LC	陆域
	32	针尾沙锥	<i>Gallinago stenura</i>	古	夏	LC	陆域
	33	泽鹬	<i>Tringa stagnatilis</i>	古	旅	LC	陆域、水域
	34	矶鹬	<i>Actitis hypoleucos</i>	古	留	LC	陆域、水域
鸻科 Charadriidae	35	凤头麦鸡	<i>Vanellus vanellus</i>	古	冬	NT	陆域、水域
	36	灰头麦鸡	<i>Vanellus cinereus</i>	广	夏	LC	陆域、水域
鸥科 Laridae	37	灰翅浮鸥	<i>Chlidonias hybrida</i>	广	夏	LC	陆域、水域
鹬形目 PODICIPEDIFORMES							
鹬科 Podicipedidae	38	小鹬	<i>Tachybapus ruficollis</i>	古	留	LC	陆域、水域
	39	凤头鹬	<i>Podiceps cristatus</i>	广	冬	LC	水域
鹳形目 CICONIIFORMES							
鹳科 Ciconiidae	40	东方白鹳	<i>Ciconia boyciana</i>	古	夏	EN	陆域
鸬形目 PELECANIFORMES							
鸬科 Threskiornithidae	41	白琵鹭	<i>Platalea leucorodia</i>	古	冬	LC	水域
鹭科 Ardeidae	42	白鹭	<i>Egret garzetta</i>	东	留	LC	陆域、水域
	43	夜鹭	<i>Nycticorax nycticorax</i>	广	留	LC	陆域、水域
	44	草鹭	<i>Ardea purpurea</i>	东	夏	LC	陆域、水域
	45	中白鹭	<i>Mesophoyx intermedia</i>	东	夏	LC	陆域、水域
	46	牛背鹭	<i>Bubulcus ibis</i>	东	夏	LC	陆域、水域
	47	池鹭	<i>Ardeola bacchus</i>	东	夏	LC	陆域、水域
	48	黄斑苇鹚	<i>Ixobrychus sinensis</i>	广	夏	LC	陆域、水域
	49	栗苇鹚	<i>Ixobrychus cinnamomeus</i>	广	夏	LC	陆域、水域
	50	苍鹭	<i>Ardea cinerea</i>	广	留	LC	陆域、水域
鳬鸟目 SULIFORMES							
鸬鹚科 Phalacrocoracidae	51	普通鸬鹚	<i>Phalacrocorax carbo</i>	广	冬	LC	陆域、水域
鹰形目 ACCIPITRIFORMES							
鹰科 Accipitridae	52	黑翅鸢	<i>Elanus caeruleus</i>	东	旅	LC	水域
	53	白尾鹫	<i>Circus cyaneus</i>	广	旅	LC	陆域
	54	普通鵟	<i>Buteo japonicus</i>	广	冬	LC	陆域
雀形目 PASSERIFORMES							
伯劳科 Laniidae	55	棕背伯劳	<i>Lanius schach</i>	东	留	LC	陆域、水域
	56	红尾伯劳	<i>Lanius collurio</i>	古	夏	LC	陆域、水域
卷尾科 Dicruridae	57	黑卷尾	<i>Dicrurus macrocerus</i>	东	夏	LC	陆域、水域
梅花雀科 Estrildidae	58	白腰文鸟	<i>Lonchura striata</i>	东	留	LC	陆域

续附表 1 Table 1 continued							
分类地位	序号	中文名	学名	地理型	居留型	濒危等级	生境
雀形目 PASSERIFORMES							
鸦科 Corvidae	59	灰喜鹊	<i>Cyanopica cyana</i>	古	留	LC	陆域
	60	喜鹊	<i>Pica pica</i>	广	留	LC	陆域、水域
莺鹟科 Sylviidae	61	棕头鸦雀	<i>Paradoxornis webbianus</i>	古	留	LC	陆域、水域
	62	震旦鸦雀	<i>Paradoxornis heudei</i>	古	留	NT	陆域、水域
鸫科 Turdidae	63	乌鸫	<i>Turdus merula</i>	东	留	LC	陆域、水域
鹟科 Muscicapidae	64	北红尾鹟	<i>Phoenicurus auroreus</i>	古	冬	LC	陆域、水域
棕鸟科 Sturnidae	65	八哥	<i>Acridotheres cristatellus</i>	东	留	LC	陆域
	66	灰棕鸟	<i>Sturnus cineraceus</i>	古	冬	LC	陆域、水域
	67	丝光棕鸟	<i>Spodiopsar sericeus</i>	东	留	LC	陆域
山雀科 Paridae	68	大山雀	<i>Parus cinereus</i>	广	留	LC	陆域、水域
	69	黄腹山雀	<i>Pardaliparus venustulus</i>	广	留	LC	陆域
长尾山雀科 Aegithalidae	70	银喉长尾山雀	<i>Aegithalos caudatus</i>	古	留	LC	陆域
	71	红头长尾山雀	<i>Aegithalos concinnus</i>	广	留	LC	陆域
鹎科 Pycnonotidae	72	白头鹎	<i>Pycnonotus sinensis</i>	广	留	LC	陆域、水域
	73	领雀嘴鹎	<i>Spizixos semitorques</i>	东	留	LC	陆域
燕科 Hirundinidae	74	家燕	<i>Hirundo rustica</i>	广	夏	LC	陆域、水域
	75	金腰燕	<i>Cecropis daurica</i>	广	留	LC	水域
柳莺科 Phylloscopidae	76	黄腰柳莺	<i>Phylloscopus proregulus</i>	古	旅	LC	陆域
	77	黄眉柳莺	<i>Phylloscopus inornatus</i>	古	旅	LC	陆域
扇尾莺科 Cisticolidae	78	纯色山鹧鸪	<i>Prinia inornata</i>	东	留	LC	陆域
雀科 Passeridae	79	麻雀	<i>Passer montanus</i>	广	留	LC	陆域、水域
鹨科 Motacillidae	80	树鹨	<i>Anthus hodgsoni</i>	古	冬	LC	陆域、水域
	81	白鹨	<i>Motacilla alba</i>	广	留	LC	陆域、水域
燕雀科 Fringillidae	82	燕雀	<i>Fringilla montifringilla</i>	广	旅	LC	陆域
	83	黑尾蜡嘴雀	<i>Eophona migratoria</i>	广	夏	LC	陆域
	84	金翅雀	<i>Chloris sinica</i>	古	留	LC	陆域
鹀科 Emberizidae	85	小鹀	<i>Emberiza pusilla</i>	古	冬	LC	陆域
	86	田鹀	<i>Emberiza rustica</i>	古	留	LC	陆域、水域
	87	黄眉鹀	<i>Emberiza chrysophrys</i>	古	冬	LC	陆域
	88	黄喉鹀	<i>Emberiza elegans</i>	古	冬	LC	陆域
	89	灰头鹀	<i>Emberiza spodocephala</i>	古	冬	LC	陆域、水域

注:表中“广”表示广布种,“古”表示古北界,“东”表示东洋界,“留”表示留鸟,“夏”表示夏候鸟,“冬”表示冬候鸟,“旅”表示旅鸟;濒危等级指世界自然保护联盟(IUCN)“物种红色名录”中的濒危等级,“LC”表示无危,“NT”表示近危,“EN”表示濒危;生境类型中“陆域”表示公园部分,“水域”表示河道部分。

附表 2 谱系和功能标准化效应值检验				
Table 2 One-sample <i>t</i> -test on standard effect size (SES) of phylogenetic and functional diversity				
	平均值	95%置信区间	<i>t</i> 值	<i>P</i> 值
夏季陆域				
SES.MPD.PD	-0.592	[-1.265,0.081]	2.030	0.077
SES.MNTD.PD	0.059	[-0.615,0.733]	0.203	0.844
SES.MPD.FD	-0.754	[-1.859,0.351]	1.574	0.154
SES.MNTD.FD	-0.074	[-0.831,0.684]	0.225	0.828
冬季陆域				
SES.MPD.PD	-0.087	[-0.495,0.321]	0.491	0.636
SES.MNTD.PD	0.316	[-0.166,0.798]	1.512	0.169
SES.MPD.FD	-0.329	[-1.400,0.743]	0.707	0.500
SES.MNTD.FD	-0.251	[-0.994,0.492]	0.779	0.458
夏季水域				
SES.MPD.PD	-0.719	[-1.447,0.010]	2.024	0.053
SES.MNTD.PD	0.143	[-0.167,0.452]	0.947	0.352
SES.MPD.FD	-0.415	[-0.888,0.059]	1.798	0.083
SES.MNTD.FD	0.224	[-0.096,0.545]	1.436	0.163
冬季水域				
SES.MPD.PD	-1.118	[-1.758,-0.479]	3.609	0.001 ***
SES.MNTD.PD	-0.282	[-0.808,0.243]	1.108	0.279
SES.MPD.FD	-0.591	[-1.553,0.371]	1.267	0.217
SES.MNTD.FD	0.214	[-0.251,0.678]	0.949	0.352

注:***表示 $P<0.001$ 。