

滨海人工湿地越冬鸟类混合群 结构及角色

李相林 谢 华* 杨瑞刚 余孟好

广西壮族自治区环境保护科学研究院 南宁 530022

摘要: 2013年12月至2014年2月冬季,采用样点法对广西防城港市防城区江山乡新基村虾塘的越冬鸟类混合群行为进行观察研究。鸟类混合群在深水虾塘与浅水虾塘生境持续的平均时间分别为 (51.6 ± 33.6) min/群与 (31.9 ± 13.3) min/群。平均水深15 cm的深水虾塘与平均水深5 cm的浅水虾塘中均分布有11种鸟类,深水虾塘的主要水鸟为体型中等的鹤鹑(*Tringa erythropus*)、青脚鹑(*T. nebularia*)、泽鹑(*T. stagnatilis*),浅水虾塘的主要水鸟是小型个体的金眶鸨(*Charadrius dubius*)、青脚滨鹑(*Calidris temminckii*)。深水虾塘鸟类混合群的平均物种数及个体数分别为 (5.48 ± 1.60) 种/群和 (18.75 ± 11.67) 只/群,浅水虾塘鸟类混合群则分别为 (3.93 ± 1.14) 种/群和 (11.65 ± 5.12) 只/群。深水虾塘的核心种鹤鹑以及跟随种青脚鹑、泽鹑在浅水虾塘属于加入种;而浅水虾塘的核心种金眶鸨以及跟随种青脚滨鹑在深水虾塘却属于加入种。研究结果表明,不同类型生境的鸟类混合群结构及其核心种和跟随种均存在明显差异。

关键词: 混合群; 结构; 角色

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2015) 02-194-10

The Composition and Role of Mixed-Species Flocks of Wintering Birds in Coastal Wetland

LI Xiang-Lin XIE Hua* YANG Rui-Gang YU Meng-Hao

Scientific Research Academy of Guangxi Environmental Protection, Nanning 530022, China

Abstract: In order to explore the mixed-species flocks' composition, role of a given bird species, and formula of the mixed-species flocks in Coastal Wetland in Guangxi, we selected fixed 3 deep water shrimp ponds and 3 shallow ponds in the coastal area of Fangchenggang City to observe the procedure from flock initiation until the birds dispersed after they ceased feeding at 7:00 - 10:00 a.m. or 4:00 - 6:00 p.m. We only investigated either 3 deep water ponds or 3 shallow water ponds one day. Two-person team was responsible to record the flock composition at each pond at the same times to avoid the repeated statistics. Each observation

基金项目 广西自然科学基金北部湾重大专项 (No. 2010GXNSFE013004, 2011GXNSFE018001), 广西壮族自治区环境保护科学研究院科研创新基金项目;

* 通讯作者, E-mail: huashiyanse@qq.com;

第一作者介绍 李相林, 男, 硕士研究生; 研究方向: 动物生态学; E-mail: ecologygreen@126.com.

收稿日期: 2014-06-06, 修回日期: 2014-09-16 DOI: 10.13859/j.cjz.201502005

round required 4 days, first day we made observation on 3 deep water shrimp ponds in the morning, next day we repeated the observation in the afternoon; the third and fourth day we repeated the observation procedure in the 3 shallow water shrimp ponds. Total of 15 round observations was completed in 60 days from December of 2013 to February of 2014 and 45 observations was conducted in 3 deep water shrimp ponds and shallow water shrimp ponds respectively. However, 10 set of the data were not meet the statistic due to the unidentifiable data or no any mixed-flock group available for both deep and shallow ponds. The data recorded were time of initiation, species of first arrived, species later joined individuals of each species, behavior of each bird in a mixed-species flocks including vigilance, rest, foraging at high frequency in small area and foraging in large area during observation period. We used the regression analysis to test the relationship between flock size and the number of species. Variation of the frequency of occurrence between two types shrimp pond was examined with chi-square analysis. Differences of the species and individuals between two types shrimp pond were analyzed with two-sample *t*-tests. The mean time of flock duration was 51.6 ± 33.6 min/flock and 31.9 ± 13.3 min/flock in the deep water shrimp ponds and shallow ponds. Eleven species distributed in both deep water and shallow water shrimp pond (Table 1). The major members of deep water shrimp pond were the medium-sized individuals of Spotted Redshank, Common Greenshank and Marsh Sandpiper. They were the small-sized individuals of Little Ringed Plover and Temminck's Stint in shallow water shrimp pond. The deep water shrimp pond's flocks averaged 5.48 ± 1.60 species and 18.75 ± 11.67 individuals, while in shallow pond there were 3.93 ± 1.14 species and 11.65 ± 5.12 individuals in average. The nuclear species were Spotted Redshank, Common Greenshank and Marsh Sandpiper were followers in deep water pond, then they became the joiner species in the shallow pond. However, the nuclear species of Little Ringed Plover and follower species of Temminck's Stint became the joiner species from the shallow water shrimp pond to deep pond. The results indicated the obvious differences existed in the composition and role of mixed-species flocks in different types of habitat.

Key words: Mixed-species flock; Composition; Role

鸟类混合群在鸟类群落中是较为普遍的一种行为 (Morse 1970, King et al. 2001)。鸟类混合群主要源于两种假说 (Morse 1977), 即避免被捕食 (predator avoidance) 假说和提高取食效率 (improved feeding efficiency) 假说。尽管对这两种假说, 许多学者做过了不少的研究 (Grubb 1987, Cimprich et al. 1994, Dolby 1998, Thiollay 1999, Beauchamp 2004, Sridhar et al. 2009, Beauchamp 2014), 但鸟类混合群的最终原因仍然存在着争论。我国对鸟类混合群行为的研究起步较晚, 主要是在森林鸟类混合群的物种组成、取食生态位等方面 (高玮 1987, 高玮等 1991, 1993) 进行过相关研究。近几年, Zou 等 (2011) 对森林鸟类混合群的组成、取

食地点变化进行过观察研究, Zhang 等 (2013) 则在混合群行为与森林演替的关系方面进行了较为深入的研究。国外对鸟类混合群行为研究较多, 且研究内容较为广泛, 主要有混合群的社会结构 (Greig-Smith 1978, Hutto 1994, Thomson et al. 2007)、取食行为 (Austin et al. 1972, Morse 1978, Metcalfe 1984)、生境利用 (Munn et al. 1979, Latta et al. 1996)、种间行为 (Millikan et al. 1985, Mönkkönen et al. 1996) 等方面。但对于各种类在混合群中的角色研究不多, 且研究对象主要集中在森林鸟类 (Munn 1979, Gram 1998, Goodale et al. 2005), 而对湿地鸟类的混合群角色研究较少 (Chilton et al. 1987)。因此, 本研究的主要目的在于探索湿地

越冬鸟类混合群的结构以及各类群的不同角色,力求找出湿地越冬鸟类混合群行为的一些基本规律,对湿地鸟类的保护、研究提供一些可供参考的科学依据。

1 研究区域概况

研究地点位于广西防城港市防城区江山乡新基村新角组(21°36' ~ 21°36'N, 108°15' ~ 108°15'E),该地区集中分布有 20 个面积相当的人工虾塘,每个虾塘面积约 0.8 hm²,共 15.8 hm²,各虾塘间的路基两旁长有较多五节芒(*Miscanthus floridulus*)、卤蕨(*Acrostichum aureum*)、白花鬼针草(*Bidentis pilosa*)、马唐(*Digitaria sanguinalis*)等草本植物,零星分布有簕仔树(*Mimosa sepiaria*)、单叶蔓荆(*Vitex rotundifolia*)、车桑子(*Dodonaea viscosa*)等灌木种类。每年 11 月份捕捞过后,各虾塘仍蓄有深浅不一的积水,常残留有未能捕获的小鱼、甲壳类生物以及一些底栖生物、浮水性昆虫等。对于迁徙到南方沿海地带越冬的部分候鸟而言,该地区的人工虾塘是它们理想的越冬地点,许多越冬鸟类常在虾塘取食、栖息。因此,根据当地虾塘残留积水的深浅特点以及鸟类在各虾塘混合群的明显程度,将进行调查的虾塘分为两种类型:(1)深水虾塘,平均水深约 15 cm,虾塘底部呈中间深四周逐渐变浅的形状,约超过 95%的面积被积水覆盖,其余 5%裸露的面积位于虾塘边缘区域;(2)浅水虾塘,有积水的区域平均水深约 5 cm,虾塘底部约超过 90%的面积处于裸露状态,其余 10%的塘底面积被零星的积水覆盖。

2 研究方法

2.1 混合群鸟类的结构

在一混合群鸟类中,它们是由两种或者两种以上的种类组成,彼此间的距离一般在 25 m 范围内,在取食的时候表现得相当的紧凑一致(Powell 1979, Hutto 1987)。同时,具有对潜在捕食威胁发出警戒声、在群内协同休息、梳

理羽毛、洗浴等行为,也是混合群鸟类较为明显的一些特征。当有混合群鸟类出现在虾塘时,研究人员随即开始记录下混合群开始的时间点,同时观察记录鸟类的种类,各种类的个体数量,各种类在混合群中的个体行为次数,具体包括小范围忙碌取食行为的次数、大范围活动取食的次数、鸣叫等警戒行为的次数、梳羽及洗浴等休息行为的次数,以及各种类加入及离开混合群的次数,直至该混合群鸟类逐渐消散或鸟类受到捕食威胁飞离原聚集地,最后记录下混合群消散的时间点。

根据鸟类在各虾塘混合群的明显程度,本研究在防城港市防城区江山乡新基村新角组的 20 个虾塘里,分别选取固定的 3 块深水虾塘和 3 块浅水虾塘作为研究对象。在所选定的 1 块虾塘中,从混合群鸟类形成直至消散即为 1 次完整的观察,并记录形成这 1 次混合群鸟类的统计数据。观察时间段为 7:00 ~ 10:00 时和 16:00 ~ 18:00 时。为避免重复统计,当天只调查同一类型的 3 块虾塘(3 块虾塘均各有 2 人同时进行调查),每 1 块虾塘当天仅作 1 次调查。每连续 4 d 进行 1 组集中调查,第 1 天只在上午对固定的 3 块深水虾塘各进行一次观察,次日只在下午对固定的 3 块深水虾塘各进行一次观察,第 3 天上午、第 4 天下午则对固定的 3 块浅水虾塘分别进行一次观察。本研究于 2013 年 12 月至 2014 年 2 月期间,累计共进行 60 d 的调查,即深水虾塘与浅水虾塘生境分别进行了 30 d 90 次的定点观察研究。在每种生境虾塘的观察过程中,由于同种集群现象,虾塘中各种类取食的时候各自独立、分散、未表现出相当紧凑的一致性,研究者被动逆光观察、光线阴暗而导致无法正确辨认物种的种类和数量,鸟类混合群未形成、形成过程中就受到人为惊扰而飞离原聚集地等多种原因,将不符合鸟类混合群定义的以及无法正确统计的 10 次观察数据不列入本次研究的统计范围。

2.2 混合群鸟类的角色

混合群鸟类的角色主要由以下因素决定:

(1) 该物种出现在混合群的频率, 即有该物种的混合群数量占所有混合群数量之百分比; (2) 该物种在混合群中的个体数量; (3) 该物种在群里的活跃程度以及对捕食风险的警觉程度;

(4) 该物种持续停留后离开混合群的次数 (指该物种进入专注的取食状态或休息状态后再离开混合群)、加入混合群后随即离开的次数 (指该物种在加入混合后仅作很短暂的停留) 以及持续留在混合群的次数 (指该物种在整个混合群期间持续停留在混合群中)。因此, 根据各物种在混合群的行为特点, 将混合群里各物种的角色分为以下 3 种: (1) 核心种 (nuclear species), 即该种在各混合群里的平均数量多于 3 只 (Winterbottom 1943), 出现在混合群里的频率大于 50% (McClure 1967), 在群里表现出显著的活跃行为 (Hutto 1994) 或者有鲜艳的羽毛 (Chipley 1976), 持续地留在混合群里。(2) 跟随种 (follower species), 即该种在各混合群里的平均数量少于核心种, 经常持续地留在混合群里。(3) 加入种 (joiner species), 即该物种不会持续地留在混合里, 在加入混合群后不久便离开。

2.3 数据分析

采用回归分析方法检验混合群物种数与混合群大小间的关系, 采用卡方分析方法检验各种类在深水虾塘与浅水虾塘出现频率的差异性, 采用 t 检验方法检验深水虾塘与浅水虾塘物种数以及个体数的差异性, 整个分析过程在 SPSS13.0 软件包中进行。

3 结果

3.1 混合群鸟类的结构

在对深水虾塘与浅水虾塘的混合群鸟类各进行的 80 次观察中, 总计观察时间分别为 4 128 min 与 2 558 min, 即鸟类混合群在上述两种虾塘生境持续的平均时间分别为 (51.6 ± 33.6) min/群与 (31.9 ± 13.3) min/群。两种生境均分布有 11 种鸟类, 除白鹡鸰 (*Motacilla alba*) 1 种留鸟外, 其余 10 种鸟类均为冬候鸟。

深水虾塘的混合群平均包含有 (5.48 ± 1.60) 种鸟类, 浅水虾塘混合群则平均包含有 (3.93 ± 1.14) 种鸟类, 二者存在显著差异 ($t = 4.986$, $P < 0.001$)。红嘴鸥 (*Larus ridibundus*) 只出现在深水虾塘生境, 扇尾沙锥 (*Gallinago gallinago*) 则只出现在浅水虾塘生境。环颈鸻 (*Charadrius alexandrinus*) ($\chi^2 = 0$, $P = 1$)、黄鹡鸰 (*Motacilla flava*) ($\chi^2 = 0.818$, $P = 0.366$)、白鹡鸰 ($\chi^2 = 1.195$, $P = 0.137$) 以及矶鹬 (*Actitia hypoleucos*) ($\chi^2 = 2.851$, $P = 0.091$) 这 4 种鸟类在两种虾塘生境出现频率差别不大, 其余物种出现在两种虾塘生境的频率均存在较大差异 (表 1)。深水虾塘混合群的主要成员为体型中等的鹤鹬 (*Tringa erythropus*)、青脚鹬 (*T. nebularia*)、泽鹬 (*T. stagnatilis*), 而浅水虾塘混合群的主要成员为小型个体的金眶鸻 (*Charadrius dubius*)、青脚滨鹬 (*Calidris temminckii*)。

在个体数量上, 深水虾塘混合群的平均个体数要明显高于浅水虾塘 ($t = 3.525$, $P = 0.001$)。在深水虾塘中, 平均个体数量最多的为鹤鹬 (6.32 只), 最少的为黄鹡鸰 (1.27 只); 在浅水虾塘中, 平均个体数量最多的为金眶鸻 (5.95 只), 最少的则是仅有 1 只的鹤鹬、青脚鹬、矶鹬以及扇尾沙锥。在物种数量与个体数量的相关性上, 经回归分析, 深水虾塘 ($r = 0.665$, $n = 80$, $P < 0.001$) 及浅水虾塘 ($r = 0.750$, $n = 80$, $P < 0.001$) 的物种数量与个体数量的关系均为显著相关。

3.2 混合群鸟类的角色

在深水虾塘中鹤鹬出现在混合群的频率 (95.0%) 远大于 50%, 是各种类中最高的; 其在混合群的平均个体数 (6.32 只) 也大于 3 只, 是各种类中最高的; 该种持续留在混合群的次数 (70 次) 仍是最高的; 鹤鹬红色的嘴部、腿部在混合群里是最为鲜艳显著的, 且其大范围活动取食的次数 (76 次) 明显多于混合群内主要成员青脚鹬 (9 次) 和泽鹬 (5 次); 最为主要的是鹤鹬警觉性 (166 次) 远远高于群内

表 1 混合群鸟类个体数量及出现频率

Table 1 The individuals and species frequency of occurrence in mixed-species flocks

种类 Species	深水虾塘 Deep water shrimp pond			浅水虾塘 Shallow water shrimp pond		
	出现在混合群的频率 (%) Frequency of occurrence	个体数量 (只/群) Number of individual (ind/flock)		出现在混合群的频率 (%) Frequency of occurrence	个体数量 (只/群) Number of individual (ind/flock)	
		范围 Range	平均值 ± 标准差 Mean ± SD		范围 Range	平均值 ± 标准差 Mean ± SD
鹤鹑 <i>Tringa erythropus</i>	95.0	1~15	6.32 ± 3.78	10.0	1	1.00 ± 0.00
青脚鹑 <i>T. nebularia</i>	70.0	1~12	3.93 ± 2.89	7.5	1	1.00 ± 0.00
泽鹑 <i>T. stagnatilis</i>	87.5	1~20	4.54 ± 4.58	5.0	1~2	1.50 ± 0.70
金眶鸻 <i>Charadrius dubius</i>	47.5	1~12	2.74 ± 2.47	92.5	2~15	5.95 ± 2.56
环颈鸻 <i>C. alexandrinus</i>	12.5	1~3	2.00 ± 0.71	12.5	1~4	2.60 ± 1.14
青脚滨鹑 <i>Calidris temminckii</i>	32.5	1~8	3.00 ± 2.04	62.5	1~7	3.48 ± 1.73
矶鹑 <i>Actitia hypoleucos</i>	40.0	1~4	1.69 ± 0.95	22.5	1	1.00 ± 0.00
黄鹡鸰 <i>Motacilla flava</i>	37.5	1~4	1.267 ± 0.80	47.5	1~2	1.21 ± 0.42
黄腹鹑 <i>Anthus rubescens</i>	12.5	1~2	1.60 ± 0.55	62.5	1~3	1.64 ± 0.64
白鹡鸰 <i>Motacilla alba</i>	85.0	1~3	1.53 ± 0.61	72.5	1~4	1.66 ± 0.67
红嘴鸥 <i>Larus ridibundus</i>	32.5	1~7	2.31 ± 1.65	0.0	0	0
扇尾沙锥 <i>Gallinago gallinago</i>	0.0	0	0	5.0	1	1.00 ± 0.00
每群的物种数 Number of species per flock		3~9	5.48 ± 1.60		2~7	3.93 ± 1.14
每群的个体数 Number of individuals per flock		4~52	18.75 ± 11.67		4~28	11.65 ± 5.12

红嘴鸥仅在深水虾塘出现，扇尾沙锥仅在浅水虾塘出现。

Black-headed Gull appeared in deep water shrimp pond only, Common Snipe appeared in shallow water shrimp pond only.

的其他物种，当有人类靠近混合群时，该物种便开始表现出警戒状态，并频繁“点头”发出警戒叫声，而群内其他物种却很少表现出警戒状态。因此，鹤鹑属于深水虾塘混合群中的核心种。

在深水虾塘中青脚鹑、泽鹑出现在混合群的频率（70.0%、87.5%）以及平均个体数（3.93只、4.54只）仅次于核心种鹤鹑（95.0%、6.32只）；二者持续留在混合群的次数（48次、61次）仍是除鹤鹑（70次）外最高的，且持续停留后离开混合群的次数、加入混合群后随即离

开的次数较群内其他物种要少很多；二者的活动区域相比鹤鹑较为集中，其小范围忙碌取食行为的比例分别占各自取食行为总数的86.15%和93.3%，且二者活跃程度以及警戒性远没有鹤鹑高（表2）。因此，深水虾塘混合群中的青脚鹑、泽鹑属于典型的跟随种。

在深水虾塘混合群内其余物种则属于加入种，这些物种除了出现在混合群的频率以及平均个体数均小于核心种以及跟随种外，将它们列为加入种的主要原因在于，它们中仅金眶鸻与青脚滨鹑偶有持续留在混合群的情况，此

表 2 鸟类在混合群中的个体行为

Table 2 Behaviors and occurrence frequency of bird species in mixed-species flocks

种类 Species	深水虾塘 Deep water shrimp pond				浅水虾塘 Shallow water shrimp pond			
	警戒 (次) Vigilance (number of times)	休息 (次) Rest (number of times)	小范围忙碌 取食 (次) Forging at high frequency in small range (number of times)	大范围 活动取 食 (次) Forging in large area (numb er of times)	警戒 (次) Vigilance (number of times)	休息 (次) Rest (number of times)	小范围忙碌 取食 (次) Forging at high frequency in small area (number of times)	大范围 活动取 食 (次) Forging in large area (numb er of times)
鹤鹑 <i>Tringa erythropus</i>	166	12	10	76	4	0	0	8
青脚鹑 <i>T. nebularia</i>	16	31	56	9	0	0	6	0
泽鹑 <i>T. stagnatilis</i>	12	36	70	5	0	0	4	0
金眶鸻 <i>Charadrius dubius</i>	5	0	38	0	153	18	11	74
环颈鸻 <i>C. alexandrinus</i>	2	0	10	0	2	4	8	2
青脚滨鹑 <i>Calidris temminckii</i>	0	0	26	0	3	28	50	0
矶鹑 <i>Actitis hypoleucos</i>	25	0	29	3	7	0	16	2
黄鹌鸪 <i>Motacilla flava</i>	0	0	28	2	0	0	36	2
黄腹鹌 <i>Anthus rubescens</i>	0	0	10	0	0	0	50	0
白鹌鸪 <i>Motacilla alba</i>	0	0	63	5	0	0	43	15
红嘴鸥 <i>Larus ridibundus</i>	4	8	4	22	0	0	0	0
扇尾沙锥 <i>Gallinago gallinago</i>	0	0	0	0	0	0	2	0

表中数据是指各物种在 80 次混合群中个体行为次数的累加值;警戒指该物种在面临捕食风险时表现出的鸣叫、快速奔跑、飞离混合群的行为;休息指该物种在混合群内休憩、梳理羽毛、洗浴的行为;小范围忙碌取食指该物种在小范围内以较高频率专注取食的行为;大范围活动取食指该物种在大范围内进行搜寻食物的行为。

The data were the sum of overall number of individual behavior per flock cross the 80 flocks observed; vigilance includes alarm calls, fast running, flying away the flocks; rest includes sleeping, combing plumage, bathing; forging at high frequency in small range means the individual concentrated its attention on forging at high frequency; forging in large area means the individual searched for food persistently.

外的其他物种均未发现有持续留在混合群的情况,且这些物种在加入混合群后不久便离开。

相比深水虾塘生境,各物种在浅水虾塘的混合群角色发生了较大变化。核心种已由鹤鹑变成了金眶鸻,该物种出现在混合群的频率

(92.5%)、平均个体数(5.95 只)、持续留在混合群的次数(67 次)均是各物种中最高的。另一重要原因在于,金眶鸻在混合群里表现得最为活跃,在混合群中大范围活动取食的次数(74 次)最高,且该物种与深水虾塘的鹤鹑一

样,警戒性最高(153次),绝大多数情况均处于边取食边抬头巡视周边动静的状态。相比核心种金眶鸻的高度警戒性,青脚滨鹬在混合群中的警戒行为很少(3次),其绝大多数情况都是处于忙碌的取食状态(50次),或是进行梳理羽毛、洗浴等(28次)。此外,青脚滨鹬出现在混合群的频率(62.5%)、平均个体数(3.48个)、持续留在混合群的次数(38次)仅次于金眶鸻,且持续停留后离开混合群的次数、加入混合群后随即离开的次数较少,因此将该物种列为浅水虾塘混合群中的跟随种。

由于浅水虾塘混合群中其余物种出现在混合群的频率、个体平均数均小于核心种和跟随种,且未有持续留在混合群的记录,大多在混合群停留的时间较短,在加入混合群不久后便会离开,因此根据上述观察结果,将这些物种列为浅水虾塘的加入种。

4 讨论

4.1 混合群鸟类的结构

调查发现,混合群鸟类的结构在两种虾塘生境中存在较大差异,这种差异主要是由物种身体结构以及资源分布差异引起的。在浅水虾塘生境中,塘底的裸露面积较多,积水较少,昆虫幼虫、蠕虫、蜘蛛、软体动物等小型水生无脊椎动物分布较多,跗跖(以雄性个体的平均值作比较)相对较短的金眶鸻(23.5 mm)、青脚滨鹬(17.2 mm)等小型鸻鹬类更倾向于在浅水虾塘取食。而在深水虾塘中,积水较深,鱼虾类、甲壳类等物种分布较多,跗跖相对较长的鹤鹬(54.4 mm)、青脚鹬(59.7 mm)、泽鹬(51.1 mm)等中型鸻鹬类则更倾向于在深水虾塘取食。

Gram(1998)在墨西哥东北部林地所做的研究发现,混合群的平均物种数与个体数存在显著相关关系($r = 0.83, n = 89, P < 0.001$);Chen等(2002)在台湾研究混合群鸟类时发现,混合群物种的数量在一定程度上影响着个体数量($r^2 = 0.42, n = 95, P < 0.0001$)。

经检验分析,本研究中的深水虾塘($r = 0.665, n = 80, P < 0.001$)与浅水虾塘($r = 0.75, n = 80, P < 0.001$)的物种数量与个体数量的关系均为显著相关。当深水虾塘与浅水虾塘的物种数(9种、7种)处于最高值时,其个体数量(52只、28只)也相对应地达到峰值。可见,当地虾塘生境混合群的规模大小与混合群中物种数量存在显著相关关系。

4.2 混合群鸟类的角色

Gram(1998)在墨西哥所做的研究表明,红玉冠戴菊(*Regulus calendula*)在干旱的松-栎林中属于核心种,但在热带半落叶林中,该物种却属于跟随种。而月胸森莺(*Parula superciliosa*)在湿润松-栎林中属于核心种,但在干旱的松-栎林中却属于跟随种。可见,混合群鸟类的角色在不同生境中会发生一定的变化。在本研究中,鹤鹬在深水虾塘属于核心种,但在浅水虾塘却很少出现在混合群中,个体数量也大为减少,从未持续留在混合群中,属于加入种。金眶鸻在浅水虾塘属于核心种,但在深水虾塘却属于混合群的加入种。混合群中各物种在不同生境中角色的变化可能是由于物种组成、丰富度、资源分布等多种因素引起的(Austin et al.1972)。可见,虾塘积水深浅以及资源分布的差异,决定了鸟类混合群结构在深水、浅水虾塘的不同。而混合群结构的不同则引起了各物种角色地位的变化。各物种在混合群角色的变化可能是次要的,群内成员能顺利度过食物稀缺的冬季可能才是混合群功能的主要体现(Gram 1998)。

表2的统计数据表明,深水虾塘混合群的主要成员青脚鹬以及泽鹬未被列为核心种,除了二者的平均个体数、出现在混合群的频率以及持续留在混合群的次数等参数均小于被列为核心种的鹤鹬外,其中很重要的一个原因在于,青脚鹬以及泽鹬的活跃程度以及警戒行为的次数均远远小于鹤鹬,二者大部分时间均在群里的小范围进行忙碌取食,少有大范围活动的取食行为且无法像鹤鹬一样能为混合群成员提供

警戒作用。尽管混合群中的跟随种作用可能没有核心种大，但跟随种持续留在混合群对维持整个混合群的稳定性起到了较为重要的作用，因为混合群持续的时间越长，混合群的成员从中获利才会越高。此外，白鹡鸰日常均在虾塘裸露面活动、取食，该物种出现在混合群的频率均在 70% 以上，基本与跟随种出现在混合群的频率相当，但并未将白鹡鸰列为跟随种，其最大原因在于，该物种多在混合群出现在其活动区域范围时才加入，且停留在混合群的时间较短，不到 1 min 后便从混合群离开，从未持续留在混合群中。该物种短暂出现在混合群，但出现频率又较高的原因，有待进一步深入研究。

4.3 混合群行为假说

在鸟类混合群行为研究领域，一直以来存在避免被捕食假说 (Herrera 1979, Gaddis 1980, Thiollay et al. 1998) 和提高捕食效率假说 (Croxall 1976, Macdonald et al. 1977, Herrera 1979)。在此我们探讨有关这两种假说在滨海虾塘生境的实际观察结果。

首先，深水虾塘的鹤鹑对捕食风险的警觉程度是最高的，该物种 166 次警戒次数远远高于混合群内的其他物种。可见鹤鹑作为深水虾塘核心种的作用最主要体现在该物种成为了一个哨兵的角色，为混合群的成员避免被捕食提供了重要的警戒作用。表 2 调查数据表明，鹤鹑的活动、分布范围也是混合群内所有物种中最大的，尤其是在混合群外围或虾塘的浅水岸边，常有几只鹤鹑高度警觉，不时“点头”关注周边的动态。当研究人员稍微靠近混合群时，鹤鹑便开始发出响亮的警戒声，一旦研究人员进入其安全警戒范围，该物种便发出急促的警戒声飞离混合群，警示混合群的其余物种。核心种通过其显著的取食行为以及警戒鸣叫声吸引其他成员加入并保持混合群的稳定性 (Austin et al. 1972, Hutto 1994)。Gaddis (1980) 在研究卡罗山雀 (*Parus carolinensis*) 和美洲风头山雀 (*P. bicolor*) 时发现，对它们周边的鸟

类来说，二者的报警鸣叫声是反捕食行为中最有吸引力的成分，因此它们能吸引许多跟随种加入到混合群里。本研究发现，浅水虾塘的核心种金眶鸻与鹤鹑不同的是，该物种虽然没有较为明显的哨兵角色在混合群周边警戒，但金眶鸻每一个体在混合群里都表现出高度的警觉状态，一旦察觉捕食风险，该物种常常是混合群内物种中第一个做出警戒反应的，并通过快速奔跑或是飞离混合群行为警示群内的其他物种。

其次，由于有核心种提供警戒作用，混合群内的其余物种便可将大部分时间专注于取食，进而提高取食效率。本研究中，深水虾塘中的青脚鹑、泽鹑以及浅水虾塘的青脚滨鹑多处于混合群的内部，它们大多时间均处于忙碌的取食状态，取食效率明显提高。而当这些跟随物种处于单独个体或者同种集群中时，由于需要对外界进行警戒，取食的时间大为减少，因此其取食效率受到影响 (Beauchamp 2014)。可见，加入混合群后，它们既能从核心种的警戒中提高避免被捕食风险的能力，同时亦能有效提高各自的取食效率 (Krebs et al. 1972, Krebs 1973, Sullivan 1984)。此外，Sridhar 等 (2009) 通过对混合群鸟类的研究发现，与跟随种高效的取食效率相比，核心种的取食效率并没有得到提高。本研究表明，相比同处一混合群内的其他物种，核心种鹤鹑更多的是在群内大范围活动搜寻食物，而小范围忙碌取食行为很少，仅占其取食行为总数的 11.65%，其取食效率远小于经常忙碌取食的青脚鹑 (86.15%) 和泽鹑 (93.3%)。可见，鸟类混合群中各物种获利的情况是有所变动的 (Beauchamp 2014)，并不是群内所有物种都能获得明显的利益 (Sridhar et al. 2009)，群内的核心种则会承受一定的损失 (Cimprich et al. 1994, Pomara et al. 2003)。此外，根据观察，加入种红嘴鸥未曾有独自在虾塘取食的记录，该物种加入混合群可能更多的是减少被捕食的风险。野外调查期间常可见到该物种在深水虾塘上空盘旋，一旦有混合群且

有核心种鹤鹑出现时，红嘴鸥才会加入到混合群中。

以鹤鹑和金眶鸫为核心种所组成的混合群，混合群成员通过减少独自取食所需要的警戒时间，从而有更多的时间在群内以较高的取食频率专注于取食，明显提高了自身的取食效率；同时通过核心种的警戒叫声，减小了被捕食的风险。加入混合群，一些物种可能更多是为了提高取食效率，一些可能更多是为了减小被捕食的风险，而其他物种则可能两种效应都有所利用。调查期间，研究人员几乎没有发现种间有相互攻击、驱逐等竞争行为，而绝大多数的驱逐争斗行为都是发生在种内，这一观察结果与 Morse (1970) 以及 Greenberg (2000) 关于混合群成员竞争关系的研究结论较为接近。因此，有什么原因支配着一个物种是否要加入到这个混合群中，同时又能避免不被群内成员驱逐，这一问题值得研究者去进一步深入探究。

参 考 文 献

- Austin G T, Smith E L. 1972. Winter foraging ecology of mixed insectivorous bird flocks in oak woodland in southern Arizona. *The Condor*, 74(1): 17–24.
- Beauchamp G. 2004. Reduced flocking by birds on island with relaxed predation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271(1543): 1039–1042.
- Beauchamp G. 2014. *Social Predation: How Group Living Benefits Predators and Prey*. New York: Academic Press, 205–227.
- Chen C C, Hsieh F S. 2002. Composition and foraging behaviour of mixed-species flocks led by the Grey-cheeked Fulvetta in Fushan experimental forest, Taiwan. *Ibis*, 144(2): 317–330.
- Chilton G, Sealy S G. 1987. Species roles in mixed-species feeding flocks of seabirds. *Journal of Field Ornithology*, 58(4): 456–463.
- Chipley R M. 1976. The impact of wintering migrant wood warblers on resident insectivorous passerines in a subtropical Colombian oak woods. *Living Bird*, 15(2): 119–141.
- Cimprich D A, Grubb T C Jr. 1994. Consequences for Carolina chickadees of foraging with tufted titmice in winter. *Ecology*, 75(6): 1615–1625.
- Croxall J P. 1976. The composition and behaviour of some mixed-species bird flocks in Sarawak. *Ibis*, 118(3): 333–346.
- Dolby A S, Grubb T C Jr. 1998. Benefits to satellite members in mixed-species foraging groups: an experimental analysis. *Animal Behaviour*, 56(2): 501–509.
- Gaddis P. 1980. Mixed flocks, accipiters, and antipredator behavior. *Condor*, 82(2): 348–349.
- Goodale E, Kotagama S W. 2005. Testing the roles of species in mixed-species bird flocks of a Sri Lankan rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 21(6): 669–676.
- Gram W K. 1998. Winter participation by neotropical migrant and resident birds in mixed-species flocks in northeastern Mexico. *The Condor*, 100(1): 44–53.
- Greenberg R. 2000. Birds of many feathers: the formation and structure of mixed-species flocks of forest birds // Boinski S, Gerber P A. *On the Move: How and Why Animals Travel in Groups*. Chicago: University of Chicago Press, 521–558.
- Greig-Smith P W. 1978. The formation, structure and function of mixed-species insectivorous bird flocks in West African savanna woodland. *Ibis*, 120(3): 284–297.
- Grubb T C. 1987. Changes in the flocking behaviour of wintering English titmice with time, weather and supplementary food. *Animal Behaviour*, 35(3): 794–806.
- Herrera C M. 1979. Ecological aspects of heterospecific flocks formation in a Mediterranean passerine bird community. *Oikos*, 33(1): 85–96.
- Hutto R L. 1987. A description of mixed-species insectivorous bird flocks in western Mexico. *The Condor*, 89(2): 282–292.
- Hutto R L. 1994. The composition and social organization of mixed-species flocks in a tropical deciduous forest in western Mexico. *The Condor*, 96(1): 105–118.
- King D I, Rappole J H. 2001. Mixed-species bird flocks in dipterocarp forest of north-central Burma (Myanmar). *Ibis*, 143(4): 380–390.
- Krebs J R. 1973. Social learning and the significance of mixed-species flocks of chickadees (*Parus* spp.). *Canadian Journal of Zoology*, 51(12): 1275–1288.
- Krebs J R, MacRoberts M H, Cullen J M. 1972. Flocking and feeding

- in the Great Tit *Parus major*-An experimental study. *Ibis*, 114(4): 507-530.
- Latta S C, Wunderle J M Jr. 1996. Ecological relationships of two species in *Hispaniola*: effects of habitat and flocking. *The Condor*, 98(4): 769-779.
- Macdonald D W, Henderson D G. 1977. Aspects of the behaviour and ecology of mixed-species bird flocks in Kashmir. *Ibis*, 119(4): 481-493.
- McClure H E. 1967. The composition of mixed species flocks in lowland and sub-montane forests of Malaya. *Wilson Bulletin*, 79(2): 131-154.
- Metcalfe N B. 1984. The effects of habitat on the vigilance of shorebirds: Is visibility important? *Animal Behaviour*, 32(4): 981-985.
- Millikan G C, Gaddis P, Pulliam H R. 1985. Interspecific dominance and the foraging behaviour of juncos. *Animal Behaviour*, 33(2): 428-435.
- Mönkkönen M, Forsman J T, Helle P. 1996. Mixed-species foraging aggregations and heterospecific attraction in boreal bird communities. *Oikos*, 77(1): 127-136.
- Morse D H. 1970. Ecological aspects of some mixed-species foraging flocks of birds. *Ecological Monographs*, 40(1): 119-168.
- Morse D H. 1977. Feeding behavior and predator avoidance in heterospecific groups. *BioScience*, 27(5): 332-339.
- Morse D H. 1978. Structure and foraging patterns of flocks of tits and associated species in an English woodland during the winter. *Ibis*, 120(3): 298-312.
- Munn C A, Terborgh J W. 1979. Multi-species territoriality in Neotropical foraging flocks. *The Condor*, 81(4): 338-347.
- Pomara L G, Cooper R J, Petit L J. 2003. Mixed-species flocking and foraging behavior of four Neotropical warblers in Panamanian shade coffee fields and forests. *The Auk*, 120(4): 1000-1012.
- Powell G V N. 1979. Structure and dynamics of interspecific flocks in a neotropical mid-elevation forest. *The Auk*, 96(2): 375-390.
- Sridhar H, Beauchamp G, Shanker K. 2009. Why do birds participate in mixed-species foraging flocks? A large-scale synthesis. *Animal Behaviour*, 78(2): 337-347.
- Sullivan K A. 1984. The advantages of social foraging in Downy Woodpeckers. *Animal Behaviour*, 32(1): 16-22.
- Thiollay J M, Jullien M. 1998. Flocking behaviour of foraging birds in a neotropical rain forest and the antipredator defence hypothesis. *Ibis*, 140(3): 382-394.
- Thiollay J M. 1999. Frequency of mixed species flocking in tropical forest birds and correlates of predation risk: an intertropical comparison. *Journal of Avian Biology*, 30(3): 282-294.
- Thomson R L, Ferguson J W H. 2007. Composition and foraging behaviour of mixed-species flocks in two adjacent African woodland habitats: a spatial and temporal perspective. *Ostrich*, 78(1): 65-73.
- Witerbottom J M. 1943. On woodland bird parties in northern Rhodesia. *Ibis*, 85(4): 437-442.
- Zhang Q, Han R C, Huang Z L, et al. 2013. Linking vegetation structure and bird organization: response of mixed-species bird flocks to forest succession in subtropical China. *Biodiversity and Conservation*, 22(9): 1965-1989.
- Zou F S, Chen G Z, Yang Q F, et al. 2011. Composition of mixed-species flocks and shifts in foraging location of flocking species on Hainan Island, China. *Ibis*, 153(2): 269-278.
- 高玮. 1987. 长白山陆地鸟类集群及年周期活动的研究. 东北师大学报: 自然科学版, (2): 63-72.
- 高玮, 冯贺林, 相桂权, 等. 1993. 山地次生林冬季鸟类集群的初步研究. 动物学报, 39(4): 385-391.
- 高玮, 杨志杰. 1991. 人工落叶松林中冬季鸟类混合群的相互关系研究. 动物学杂志, 26(4): 9-12.