

# 云南大理古城牛背鹭与其竞争种的巢空间生态位分化动态研究

高宇琪<sup>①</sup> 谭坤<sup>①②</sup> 李娜<sup>①②</sup> 房以好<sup>①②</sup>  
张淑霞<sup>①②\*</sup> 肖文<sup>①②</sup>

① 大理大学东喜玛拉雅研究院 大理 671003; ② 中国三江并流区域生物多样性协同创新中心 大理 671003

**摘要:** 牛背鹭 (*Bubulcus ibis*) 作为入侵物种由非洲向美洲的扩散得到了广泛关注, 然而牛背鹭与其竞争物种之间的巢空间生态位分化动态尚不明确。为了解牛背鹭与其他混群繁殖鹭类的巢空间生态位分化动态, 2012、2016 和 2021 年春季, 对中国云南大理古城繁殖鹭类的群落结构和巢空间分布进行了调查。结果表明, 2012 和 2016 年中国云南大理古城繁殖鹭类群落的组成物种均为牛背鹭、夜鹭 (*Nycticorax nycticorax*) 和白鹭 (*Egretta garzetta*), 其中夜鹭为优势鸟种; 2021 年繁殖群落增加了中白鹭 (*Ardea intermedia*), 且牛背鹭变为优势鸟种。从 2016 年到 2021 年群落巢密度增加, 其中牛背鹭的巢密度明显增加, 夜鹭和白鹭巢密度均减少。对比 2016 和 2021 年牛背鹭、夜鹭和白鹭 3 种鹭的巢空间生态位宽度数值的变化, 发现牛背鹭利用的巢空间生态位更泛化, 而夜鹭和白鹭更特化; 巢空间生态位重叠值变化表明, 2021 年牛背鹭对夜鹭、白鹭的巢址竞争比 2016 年的更激烈, 而且 2021 年牛背鹭与夜鹭之间的巢址竞争比牛背鹭与白鹭之间的更激烈。研究表明, 在 2012、2016 和 2021 年, 在大理古城鹭类繁殖地中, 牛背鹭在与比自身个体大的夜鹭的竞争中胜出, 群落优势鸟种由夜鹭变为牛背鹭, 繁殖鹭类的群落结构和生态位分化均发生了明显变化。

**关键词:** 集群繁殖地; 种间竞争; 生态位宽度; 生态位重叠

中图分类号: Q958 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263 (2022) 06-836-09

## Nest Space Niche Partitioning Dynamics among Cattle Egret (*Bubulcus ibis*) and Its Competitive Species in Dali Old Town, Yunnan, China

GAO Yu-Qi<sup>①</sup> TAN Kun<sup>①②</sup> LI Na<sup>①②</sup> FANG Yi-Hao<sup>①②</sup>  
ZHANG Shu-Xia<sup>①②\*</sup> XIAO Wen<sup>①②</sup>

① Institute of Eastern-Himalaya Biodiversity Research, Dali University, Dali 671003; ② Collaborative Innovation Center for Biodiversity and Conservation in the Three Parallel Rivers Region of China, Dali University, Dali 671003, China

**Abstract: [Objectives]** The Cattle Egret (*Bubulcus ibis*) dispersed from Africa to the Americas and became

**基金项目** 云岭滇金丝猴云南省野外科学观测研究站项目 (No. 202105AM070008);

\* 通讯作者, E-mail: Zhangsx@eastern-himalaya.cn;

**第一作者介绍** 高宇琪, 女, 硕士研究生; 研究方向: 鸟类生态学; E-mail: gaoyuqi429@126.com。

收稿日期: 2021-10-15, 修回日期: 2022-10-07 DOI: 10.13859/j.cjz.202206004

an invasive species raising the attention of ecologists worldwide. However, the dynamics of nest space niche partitioning among Cattle Egret and its competitive species is unclear. In order to understand the dynamics of nest space niche partitioning among Cattle Egret and other mixed-species of breeding heron community, the community composition was investigated together with the nest space pattern in Dali old town, Yunnan, China, during the springs and summers of 2012, 2016 and 2021. **[Methods]** The study site is located in the forest belt (100°09'36" E, 25°42'14" N) along Zhonghe River in Dali old town, Yunnan Province. It is composed of two forest patches, namely old breeding sites (A, the breeding sites used by herons in 2012, but not used by herons in 2016 and 2021) and new breeding sites (B, the breeding sites not used by herons in 2012, respectively) (Fig. 1). The number, location and owner of nests were determined by direct observation. The east – west and north – south distribution of nests was assessed using markers set up during the preliminary survey. The distance between nests and the main trunk were estimated using the arm length and step length of the investigator. The height of nests was estimated using a 5 m fishing pole. The niche widths of each heron species were calculated based on Shannon–Wiener diversity index and the niche overlap index formula of Schoener (1968) was used to calculate the niche overlap between two heron species. **[Results]** The results showed that in 2012 and 2016, the heronry hosted individuals of Cattle Egret, Little Egret (*Egretta garzetta*) and Black-crowned Night Heron (*Nycticorax nycticorax*), with Black-crowned Night Heron being the dominant species (Fig. 2). In 2021, the Intermediate Egret (*Ardea intermedia*) was added in the community and the Cattle Egret became the dominant species (Fig. 2). From 2016 to 2021, the nest density of Cattle Egret increased significantly, while those of Black-crowned Night Heron and Little Egret decreased (Table 1). By comparing the changes of nest space niche widths of the three species occurring both in 2016 and 2021, it was found that Cattle Egret was more generalized in nest site use, while the Black-crowned Night Heron and Little Egret were more specialized (Table 2). The values of nest niche overlap indicated a more intense competition for nesting sites in 2021 between Cattle Egrets and the other two species, with the one against the Black-crowned herons being more pronounced (Table 3). **[Conclusion]** Our study showed that, during the period 2012, 2016 and 2021, the Cattle Egrets outcompeted the primary dominant and bigger Black-crowned Night Herons in Dali old town of Yunnan Province, China, restructuring the community composition and nest space niche partitioning of the colonial ardeid.

**Key words:** Colony breeding sites; Interspecific competition; Niche breadth; Niche overlap

生态位 (ecological niche) 是指有机体对生境条件的耐受性以及对其生境资源需求的综合 (Begon 等 2016), 研究生态位的分化是揭示物种间生态影响的有效手段。由于生境的不同以及资源的特征和鸟类适应环境的多样性, 生态位分化表现出多种形式 (杨小农等 2012)。目前, 同域分布的鸟类竞争物种之间生态位分化研究集中在空间生态位 (王维奎等 2008, 陈俊豪等 2009, Quillfeldt et al. 2013)、营养生态位 (Mohammadi et al. 2016, Correia et al. 2018,

冯晨晨等 2019) 和多维生态位 (杨小农等 2012, Friedemann et al. 2016, Wang et al. 2020, Ye et al. 2021) 等方面, 上述研究均通过生态位分化揭示了同域分布竞争物种的共存机制。然而, 由于物种之间的相互作用受到不断变化的资源可用性 or 环境压力的影响 (Werner et al. 2009), 生态位分化是一个动态过程, 因此在不同的时期物种对资源的利用也会有差异。如 Zhao 等 (2013) 对升金湖越冬早、中和晚期白头鹤 (*Grus monacha*) 及 3 种雁的生境利用和

资源分割进行了研究,发现在越冬不同时期,白头鹤种群与雁群对各种生境的利用程度和空间生态位会随时间发生变化。王军馥等(2012)发现,森林鸟类随季节变化在植物群落垂直方向的分布也呈动态变化。而现在大多数鸟类生态位分化的研究是基于静态过程的研究,这使我们在深入了解同域分布鸟类竞争时缺乏足够的基础数据。

鹭科鸟类是典型的林栖混群繁殖鸟类(文祯中等 1998),它们形态和亲缘关系相近,在繁殖资源有限的情况下存在竞争关系(Dami et al. 2006),因此可作为研究物种生态位分化的理想选择。牛背鹭(*Bubulcus ibis*)作为鹭科鸟类的一种,它的分布区在 20 世纪发生了全球性的大规模扩张,引起了很多鸟类生态学家的关注和研究兴趣,尤其是其指名亚种 *B. i. ibis* 由非洲扩散至欧洲(Voisin 1991)和美洲(Telfair 2020)。扩张中的牛背鹭通常利用现有的鹭类集群繁殖地与其他鹭类混群繁殖,由于其更加好斗的行为,牛背鹭在与其它鹭类进行巢材、优质巢址的竞争中常常胜出,其繁殖成功率也常高于与之混群繁殖的其他鹭类(Burger 1978, Dami et al. 2006)。已有研究从不同角度来揭示牛背鹭与其竞争种之间的生态位差异,表明牛背鹭在觅食(Ashoori et al. 2017, Ye et al. 2021)、繁殖开始时间(Liang et al. 2006, 2010)、巢址选择(朱曦等 1998, Hilaluddin et al. 2003, Dami et al. 2006)上与其竞争种有明显的生态位分化,但相对缺乏巢空间生态位分化的动态研究。

牛背鹭、夜鹭(*Nycticorax nycticorax*)和白鹭(*Egretta garzetta*)长期混群繁殖于中国西南地区云南省大理古城内(赵俊松等 2015, 沈建新等 2018),并表现出较强的栖息地忠实度。我们分别在 2012、2016 和 2021 年春季,对该繁殖地混群繁殖鹭类开展了群落组成和巢空间生态位分化调查。前两次调查发现该繁殖地牛背鹭、夜鹭和白鹭 3 个物种的巢数均在 100 个以上(赵俊松等 2015, 沈建新等 2018),这

为我们提供了在长时间尺度上首次描述牛背鹭与其竞争物种在巢空间生态位上分化动态的可能。本研究将通过调查比较 2012 年、2016 年和 2021 年间大理古城混群繁殖鹭类的群落组成和巢空间生态位分化的动态变化,揭示牛背鹭与其混群繁殖物种的竞争过程,其中 2012 年和 2016 年的数据分别来源于赵俊松等(2015)和沈建新等(2018)。

## 1 研究地点与方法

### 1.1 研究地点

研究地点位于云南省大理市古城解放军第六十医院北围墙的林带中(100°09'36" E, 25°42'14" N),由老繁殖地(A,指 2012 年被鹭类利用,2016 年和 2021 年未被鹭类利用的繁殖地)和新繁殖地(B,指 2012 年未被鹭类利用,2016 年和 2021 年被鹭类利用的繁殖地)两片林区组成(图 1)。老繁殖地植被主要为圆柏(*Juniperus chinensis*),面积 2 091 m<sup>2</sup>;新繁殖地植被有圆柏、蓝桉(*Eucalyptus globulus*)、合欢(*Albizia julibrissin*)和大青树(*Ficus hookeriana*),面积 2 822 m<sup>2</sup>。老繁殖地和新繁殖地均为狭长形,沈建新等(2018)在 2016 年对新繁殖地繁殖鹭类进行调查时,根据鹭类当年进入新繁殖地的顺序和林下围墙的有无将其分为 3 个片区,分别为 B1、B2 和 B3;B1 区和 B2 区为开始繁殖较早的鹭类混合营巢区,有围墙相隔,B3 区为开始繁殖较晚的夜鹭繁殖区(图 1)。为了方便进行年际间的数据比较,本研究延续使用了沈建新等(2018)对新繁殖地的划分方法。繁殖地紧邻中和溪,四周为建筑区所围绕;繁殖地距洱海湖滨带 3~4 km(赵俊松等 2015)。

### 1.2 研究方法

**1.2.1 巢位坐标确定** 2021 年在正式调查前以中和溪靠近中和路的河道与叶榆路的交点为坐标原点(0, 0),同时沿中和溪的河道划分东西水平坐标(X 轴),并借助卷尺每隔 10 m 用油漆进行标记,沿叶榆路划分南北水平坐标(Y

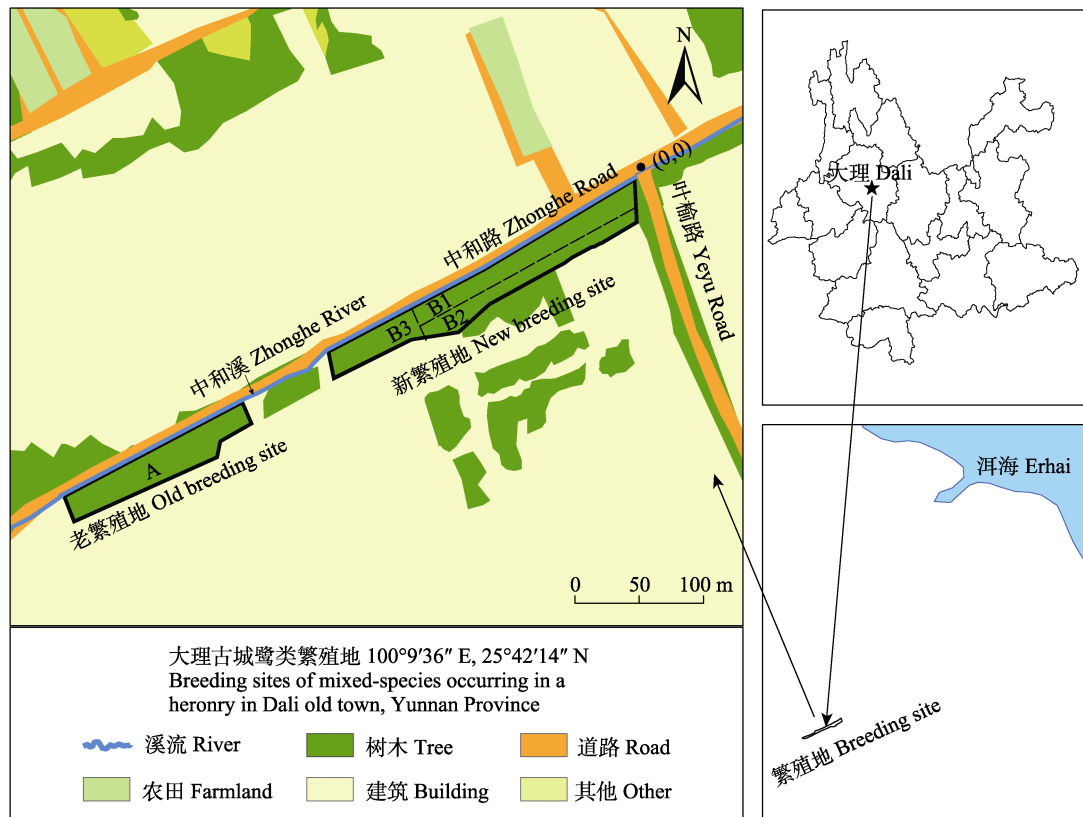


图 1 云南大理古城鹭类繁殖地

Fig. 1 Breeding sites of mixed-species occurring in a heronry in Dali old town, Yunnan Province

轴) (图 1); 然后, 通过预先做好的标记确定营巢树所在的水平坐标 (X, Y); 最后, 通过营巢树的水平坐标确定鹭巢的水平坐标。东西方向上以 20 m 为单位, 将 0 ~ 140 m 划分为 7 个资源等级; 南北方向上以 3 m 为单位, 将 3 ~ 18 m 划分为 5 个资源等级。2012 年和 2016 年均用类似方法确定巢坐标 (赵俊松等 2015)。

**1.2.2 调查方法** 2021 年 5 至 8 月在新繁殖地对繁殖鹭类的群落组成和巢空间生态位分化进行调查, 调查期间由 1 ~ 3 名调查人员进入研究区域, 手持双筒望远镜在树下对繁殖鹭类群体进行监测, 同时记录每个巢的巢主物种、巢高、巢距主干距离、巢坐标; 巢高以 5 m 长的鱼竿为参照物进行估计, 巢距主干距离利用人在巢的下方以臂长和步长来估计。垂直高度以 5 m 为单位, 将 0 ~ 15 m 划分为 3 个资源等级;

巢距主干的距离以 0.5 m 为单位, 将 0 ~ 4 m 划分为 9 个资源等级。5 和 6 月为筑巢期, 巢数不稳定, 因此每周调查 2 次, 每次调查约 7 h, 调查过程中主要记录每个鹭巢的巢主物种及新增鹭巢的各项参数; 7 和 8 月为幼鸟出巢期, 巢数稳定, 因此每周调查 1 次, 每次调查约 3 h, 调查过程中主要确定筑巢期未确定的巢主物种。2021 年 5 至 8 月对新繁殖地的繁殖鹭类群体共调查 25 次。2016 年 2 至 8 月对新繁殖地的繁殖鹭类群体共调查 25 次 (沈建新等 2018); 2012 年 2 至 5 月对老繁殖地的繁殖鹭类群体共调查 69 次 (赵俊松等 2015)。

**1.2.3 数据分析方法** 我们以调查到每个鹭巢的 X 坐标作为东西水平方向生态位宽度及生态位重叠计算的数据, Y 坐标作为南北水平方向计算的数据, 巢高作为垂直方向计算的数

据,巢距主干的距离作为巢距主干距离计算的数据。

生态位宽度采用基于 Shannon-Wiener 多样性指数的生态位宽度 (孙儒泳 2001) 计算:

$$B_i = \frac{\lg \sum N_{ij} - \left( \frac{1}{\sum N_{ij}} \right) (\sum N_{ij} \lg N_{ij})}{\lg r}$$

式中,  $B_i$  为  $i$  物种的生态位宽度,  $N_{ij}$  为  $i$  物种利用  $j$  资源等级的数值,  $r$  为生态位资源等级数。

两物种间生态位重叠采用 Schoener(1968) 的生态位重叠指数公式计算:

$$C_{ih} = 1 - \frac{1}{2} \sum \left| \frac{N_{ij}}{N_i} - \frac{N_{hj}}{N_h} \right| = 1 - \frac{1}{2} |P_{ij} - P_{hj}|$$

式中,  $C_{ih}$  为  $i$  物种和  $h$  物种之间的生态位重叠指数,  $N_{ij}$  为  $i$  物种在  $j$  资源等级中出现的数值,  $N_i$  为  $i$  物种在所有资源等级中出现的数值,  $N_{hj}$  为  $h$  物种在  $j$  资源等级中出现的数值,  $N_h$  为  $h$  物种在所有资源等级中出现的数值,  $P_{ij}$  和  $P_{hj}$  分别是  $i$  物种和  $h$  物种在  $j$  资源等级中的出现数占各自个体总数的比例。  $\left| \frac{N_{ij}}{N_i} - \frac{N_{hj}}{N_h} \right|$  为绝对值, 反映  $i$  和  $h$  两个物种之间利用资源比例之差。

由于 B2 和 B3 区缺乏年际间可对比的巢空间生态位数据, 因此仅基于 B1 区的巢位水平坐标数据、巢高及巢距主干距离, 进行了 2016 年和 2021 年物种间的生态位宽度和生态位重叠值的比较。

## 2 结果

### 2.1 群落组成动态

2012 和 2016 年中国云南大理古城繁殖鹭类群落的组成物种均为牛背鹭、夜鹭和白鹭, 其中夜鹭为优势鸟种; 2021 年繁殖群落由牛背鹭、白鹭、夜鹭、中白鹭 (*Ardea intermedia*) 4 种组成, 牛背鹭为优势鸟种。上述 3 个年度群落巢总数分别为 439、394 和 546 个, 牛背鹭的巢总数有明显增加, 夜鹭和白鹭的均减少, 但夜鹭减少的数量更多 (图 2)。

### 2.2 巢密度变化

与 2012 年老繁殖地相比, 新繁殖地的繁殖鹭类巢密度在 2016 年明显降低, 而在 2021 年又有所回升 (表 1)。从 2016 年到 2021 年, 新繁殖地 B1 区的巢密度略有增加, 而 B2 区的巢密度有明显增加。牛背鹭在新繁殖地的巢密度从 0.090 只/m<sup>2</sup> 增加至 0.252 只/m<sup>2</sup>, 夜鹭的从 0.116 只/m<sup>2</sup> 减少至 0.061 只/m<sup>2</sup>, 白鹭的从 0.075 只/m<sup>2</sup> 减少至 0.065 只/m<sup>2</sup>。牛背鹭在 B1 和 B2

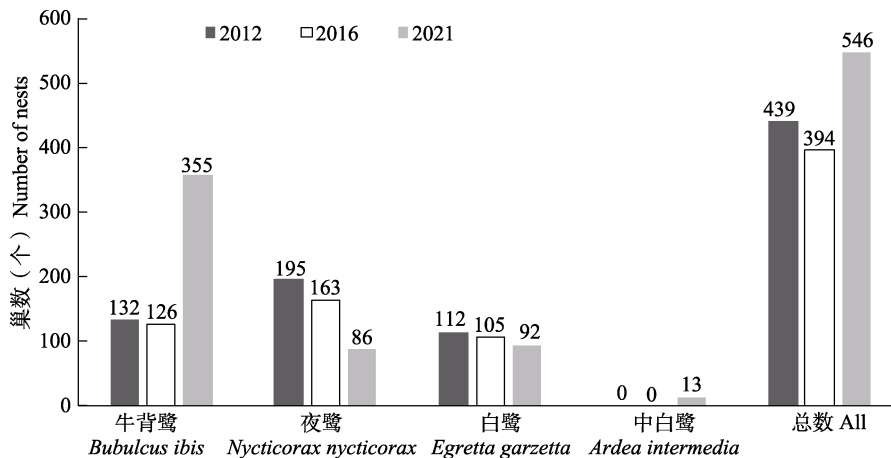


图 2 大理古城鹭类繁殖地 2012、2016 和 2021 年繁殖鹭类巢数量

Fig. 2 Nest number of breeding egrets in Dali old town in 2012, 2016 and 2021

表 1 大理古城鹭类繁殖地 2012、2016 和 2021 年间不同区域的各种巢密度 (只/m<sup>2</sup>)Table 1 Nesting density of herons in different areas in 2012, 2016 and 2021 (ind/m<sup>2</sup>)

年 Year	区域 Region	牛背鹭 <i>Bubulcus ibis</i>	夜鹭 <i>Nycticorax nycticorax</i>	白鹭 <i>Egretta garzetta</i>	中白鹭 <i>Ardea intermedia</i>	所有物种 All species
2012	A	0.107	0.187	0.127	—	0.430
2016	B	0.090	0.116	0.075	—	0.280
	B1	0.131	0.176	0.121	—	0.428
	B2	0.175	0.060	0.119	—	0.351
	B3	—	0.078	—	—	0.078
2021	B	0.252	0.061	0.065	0.009	0.388
	B1	0.280	0.100	0.071	0.007	0.458
	B2	0.694	0.097	0.183	0.034	1.010

A 为老繁殖地, B 为新繁殖地, B1、B2 和 B3 为新繁殖地不同区域, “—” 表示物种在该区域没有营巢。

A is the old breeding site, B is the new breeding site, B1, B2 and B3 are different areas of the new breeding site, “—” means that the species do not nest in this area.

区的巢密度均增加, B2 区的密度增加尤其明显, 从 0.175 只/m<sup>2</sup> 增加至 0.694 只/m<sup>2</sup>; 夜鹭的巢密度在 B1 区有所下降, 在 B2 区略有增加, 白鹭的巢密度变化与夜鹭一致 (表 1)。

### 2.3 巢空间生态位分化变化

**2.3.1 生态位宽度变化** 对比 2016 和 2021 年 B1 区鹭巢空间生态位宽度数值变化, 发现牛背鹭在东西水平方向、南北水平方向、垂直方向和巢距主干距离上的生态位宽度值均增加; 夜鹭在东西水平方向、南北水平方向、垂直方向和巢距主干距离上的生态位宽度值均降低; 白鹭除了在巢距主干距离上生态位宽度值增

加, 在其他 3 个方向上生态位宽度值均降低 (表 2)。

**2.3.2 生态位重叠变化** 对比 2016 和 2012 年 B1 区两两物种间的生态位重叠值的变化 (表 3), 发现牛背鹭和夜鹭之间的生态位重叠值在东西水平方向、南北水平方向、垂直方向和巢距主干距离上均变大; 牛背鹭和白鹭之间的在东西水平方向、垂直方向、巢距主干的距离上亦变大, 仅在南北水平方向上生态位重叠值变小; 夜鹭与白鹭之间在东西水平方向、在垂直方向重叠值变小, 而在南北水平方向、巢距主干距离上重叠值变大。

表 2 2016 年和 2021 年大理古城鹭类新繁殖地 B1 区 3 种繁殖鹭类的巢空间生态位宽度值变化

Table 2 Changes in nest niche width of three breeding egrets in area B1 of Dali old town between 2016 and 2021

生态位 Niche	年 Year	生态位宽度 Niche width			
		牛背鹭 <i>Bubulcus ibis</i>	夜鹭 <i>Nycticorax nycticorax</i>	白鹭 <i>Egretta garzetta</i>	中白鹭 <i>Ardea intermedia</i>
东西水平方向 East-west distribution	2016	0.592	0.944	0.853	
	2021	0.667	0.658	0.714	0.534
南北水平方向 North-south distribution	2016	0.745	0.971	0.858	
	2021	0.834	0.833	0.843	0.431
垂直方向 Vertical stratification	2016	0.404	0.669	0.646	
	2021	0.570	0.410	0.631	0
巢距主干距离 Distance from the trunk	2016	0.642	0.878	0.580	
	2021	0.715	0.622	0.774	0.631

表 3 2016 年和 2021 年大理古城鹭类新繁殖地 B1 区两物种间的巢空间生态位重叠值变化

Table 3 Changes of nest space niche overlap between two species in area B1 of heron breeding ground in Dali old town between 2016 and 2021

	年 Year	牛背鹭和夜鹭 <i>Bubulcus ibis</i> & <i>Nycticorax nycticorax</i>	牛背鹭和白鹭 <i>Bubulcus ibis</i> & <i>Egretta garzetta</i>	夜鹭和白鹭 <i>Nycticorax nycticorax</i> & <i>Egretta garzetta</i>
东西水平方向 East-west distribution	2016	0.385	0.701	0.609
	2021	0.742	0.732	0.576
南北水平方向 North-south distribution	2016	0.670	0.919	0.737
	2021	0.870	0.807	0.826
垂直方向 Vertical stratification	2016	0.761	0.806	0.820
	2021	0.847	0.808	0.655
巢距主干距离 Distance from the trunk	2016	0.754	0.792	0.713
	2021	0.792	0.852	0.794

### 3 讨论

#### 3.1 牛背鹭代替夜鹭成为群落优势鸟种

通过 2012、2016 和 2021 年对中国云南大理古城鹭类繁殖群落的巢数量调查,发现集群繁殖鹭类群落的优势鸟种发生了变化,牛背鹭替代夜鹭成为群落新的优势鸟种,并新增加了中白鹭。

大理古城繁殖鹭类群落优势鸟种的变化可能与牛背鹭和夜鹭之间强烈的种间竞争有关。在北美和欧洲的相关研究表明,牛背鹭在抢夺优质巢址资源和驱赶入侵者方面显示出明显的竞争优势 (Burger 1978, Dami et al. 2006)。基于长期连续的巢数量调查监测, Giammarino 等 (2021) 的研究也认为,由于牛背鹭进入集群营巢地,夜鹭开始突然放弃营巢地,而白鹭逐渐放弃营巢地。

大理古城繁殖鹭类群落优势鸟种的改变,也可能与各种鹭类的食物资源变化有关。已有的研究表明,夜鹭和白鹭的觅食地往往以湿地为主,以鱼类等水生生物为食 (Ye et al. 2021, 赵天天等 2021),而牛背鹭的觅食地较为广泛,但偏好陆地草地,食物以鞘翅目和直翅目昆虫为主 (文祯中 1995, Ye et al. 2021)。同样依赖湿地觅食的白鹭在研究时段内并没有表现出明显的种群数量下降趋势,而夜鹭的种群数量

却下降明显,说明营巢地的夜鹭数量减少可能与食物资源变化的关系不大,而可能与牛背鹭的巢址竞争有关。

#### 3.2 牛背鹭的巢密度增加以夜鹭和白鹭的巢密度减少为代价

分析新繁殖地 2016 年和 2021 年的巢密度变化,发现新繁殖地总体巢密度在变大,但是仅有牛背鹭的巢密度变大,夜鹭和牛背鹭的巢密度变小。在新繁殖地 B1 区,仅有牛背鹭的巢密度变大,夜鹭和白鹭的巢密度均变小。在新繁殖地 B2 区,牛背鹭的巢密度从 0.175 只/m<sup>2</sup> 增加至 0.694 只/m<sup>2</sup>,夜鹭和白鹭的巢密度虽然较 2016 年的有所增加,但 2021 年的巢密度仅为 0.097 只/m<sup>2</sup> 和 0.183 只/m<sup>2</sup>,远远低于同年牛背鹭的巢密度。

在繁殖时间分化上,不管在老繁殖地还是新繁殖地,鹭类进入大理古城繁殖地的顺序均为夜鹭最早开始繁殖,其次是白鹭,最后为牛背鹭 (赵俊松等 2015, 沈建新等 2018)。在北美和中国,牛背鹭的繁殖时间迟于混群的其他鹭类 (Burger 1978, Ye et al. 2021)。牛背鹭虽然进入繁殖地的时间较晚,但其具较强的竞争力,可能会抢占部分已经在繁殖的夜鹭和白鹭的巢址,从而减少夜鹭和白鹭的巢数,所以牛背鹭巢数的增加可能是以夜鹭和牛背鹭的巢数减少为代价的;另一方面,在法国开展的研究

发现，牛背鹭的确能够取代白鹭而占领群落中的高质量巢址，例如处于繁殖地中心位置的巢址 (Dami et al. 2006)。

### 3.3 牛背鹭对繁殖生态位利用更加泛化，夜鹭和白鹭更加特化

生态位宽度表示物种生态特化的程度 (高玮 1993)，能够较好地解释群落中物种对环境资源的利用程度 (胡成业等 2016)，对比 2016 和 2021 年新繁殖地 B1 区鹭巢空间生态位宽度值的变化，发现 2021 年牛背鹭可以利用更广泛的生态位，而夜鹭和白鹭则利用了更加狭窄的生态位。牛背鹭生态位宽度变大可能是种内个体间竞争程度增加所致，夜鹭和白鹭的生态位宽度变小可能是它们与牛背鹭的种间竞争程度增加，生态位被挤压所致。

### 3.4 牛背鹭与夜鹭的竞争

在自然巢址有限时，夜鹭和牛背鹭均会选择城市中的巢址 (Parkes et al. 2012, Hunt 2016)，大理古城地处旅游闹市区，说明大理地区的繁殖鹭类已经处于较大的繁殖压力下而被迫选择城市繁殖地。夜鹭个体比牛背鹭大 (刘阳等 2021)，体重也大于牛背鹭 (杨岚 2004)，被认为不太可能与牛背鹭构成竞争关系，已有研究也认为牛背鹭仅与白鹭、雪鹭 (*E. thula*) 等个体大小相近的物种之间存在竞争关系 (Dami et al. 2006, Ye et al. 2021)。本研究发现，与 2016 年相比，2021 年牛背鹭与夜鹭之间在所有 4 个巢空间生态位上重叠值均变大，牛背鹭和白鹭之间亦在东西水平方向、垂直方向和巢距主干距离 3 个巢空间生态位上重叠值变大，说明牛背鹭与夜鹭和白鹭均具有较大的生态位相似度，其中牛背鹭与夜鹭之间的生态位相似度更高。较高的生态位重叠意味着物种间对环境资源具相似的生态需求，从而可能产生资源利用性竞争 (贾呈鑫卓等 2014)。

### 3.5 未来研究方向

研究表明，在 2012 至 2021 年间，在大理古城鹭类集群繁殖地中，牛背鹭在与比自身个体大的夜鹭的竞争中胜出，群落优势鸟种由

夜鹭变为牛背鹭，繁殖鹭类的群落结构和生态位分化发生了明显变化。研究虽然反映出该地区牛背鹭的种群扩张趋势，但缺乏对其与竞争种的竞争机制阐明；同时研究受限于单个研究地点，结论是否能够外推至其他研究地点的种群还有待多个地点的研究来证实。竞争在生态和进化理论中居于核心地位 (Gurevitch et al. 1992)，后续在本地区开展的牛背鹭及其竞争种的巢址竞争、食物资源竞争等研究将有助于弥补本研究的不足。

**致谢** 感谢大理大学杨学俊、魏雪婷、孙海林、卢玲、甘惜淼、曾智同学在数据收集中的帮助。

### 参 考 文 献

- Ashoori A, Moradi H V, Rezaiee H R, et al. 2017. Dietary segregation of four ardeid species breeding in Anzali International Wetland, Northern Iran. *Waterbirds*, 40(4): 377–389.
- Burger J. 1978. Competition between cattle egrets and native North American herons, egrets, and ibises. *Condor*, 80(1): 15–23.
- Correia J, Halkin S L. 2018. Potential winter niche partitioning between Tufted Titmice (*Baeolophus bicolor*) and Black-capped Chickadees (*Poecile atricapillus*). *The Wilson Journal of Ornithology*, 130(3): 684–695.
- Dami L, Bennetts R E, Hafner H. 2006. Do cattle egrets exclude little egrets from settling at higher quality sites within mixed-species colonies? *Waterbirds*, 29(2): 154–162.
- Friedemann G, Leshem Y, Kerem L, et al. 2016. Multidimensional differentiation in foraging resource use during breeding of two sympatric top predators. *Scientific Reports*, 6(1): 1–13.
- Giammarino M, Quatto P, Renna M. 2021. Impacts of great cormorant and cattle egret nesting on other waterbirds in a shared breeding site in Piedmont (NW Italy). *Acta Ornithologica*, 56(1): 39–50.
- Gurevitch J, Morrow L L, Wallace A, et al. 1992. A meta-analysis of competition in field experiments. *The American Naturalist*, 140(4): 539–572.
- Hilaluddin, Shah J N, Shawl T A. 2003. Nest site selection and breeding success by cattle egret and little egret in Amroha, Uttar Pradesh, India. *Waterbirds*, 26(4): 444–448.



- Hunt V M. 2016. Reproductive success and habitat selection in Black-crowned Night-Herons (*Nycticorax nycticorax*) in a city park. *The American Midland Naturalist Journal*, 175(2): 168–182.
- Liang W, Wong J Y P, Wong L C, et al. 2010. Ardeid nesting colonies in central Guizhou, Southwestern China. *Chinese Birds*, 1(3): 198–203.
- Liang W, Wong L C, Wong J Y P. 2006. Ardeid nesting colony survey in Hainan, China. *Waterbirds*, 29(1): 69–75.
- Mohammadi A, Kaboli M, Ashrafi S, et al. 2016. Trophic niche partitioning between two Rock Nuthatches (*Sitta tephronota* & *Sitta neumayer*) in a contact zone in Iran. *Journal of Zoology*, 299(2): 116–124.
- Parkes M L, Mora M A, Feagin R A. 2012. Using scale, cover type and GIS to evaluate nuisance cattle egret colony site selection. *Waterbirds*, 35(1): 56–63.
- Quillfeldt P, Masello J, Navarro J, et al. 2013. Year-round distribution suggests spatial segregation of two small petrel species in the South Atlantic. *Journal of Biogeography*, 40(3): 430–441.
- Schoener T W. 1968. The Anolis lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology*, 49(4): 704–726.
- Telfair II R C. 2020. Cattle Egret (*Bubulcus ibis*). version 1.0. // Billerman S M. *Birds of the World*. Ithaca, NY, USA: Cornell Lab of Ornithology. [DB/OL]. [2022-07-26]. <https://doi.org/10.2173/bow.categr.01>.
- Voisin C. 1991. *The Herons of Europe*. London: T. & A. Poyser, 170–185.
- Wang B, Xu Y, Price M, et al. 2020. Niche partitioning among three montane ground-dwelling pheasant species along multiple ecological dimensions. *Ibis*, 163(1): 171–182.
- Werner C, Zumkier U, Beyschlag W, et al. 2009. High competitiveness of a resource demanding invasive acacia under low resource supply. *Plant Ecology*, 206(1): 83–96.
- Ye Y, Hu C, Jiang Y, et al. 2021. Three-dimensional niche partitioning between two colonially nesting ardeid species in central China. *Avian Research*, 12(1): 338–345.
- Zhao F, Zhou L, Xu W. 2013. Habitat utilization and resource partitioning of wintering hooded cranes and three goose species at Shengjin Lake. *Chinese Birds*, 4(4): 281–290.
- Begon M, Townsend C R, Harper J L: 李博, 张大勇, 王德华, 等, 译. 2016. 生态学——从个体到生态系统. 4 版. 北京: 高等教育出版社, 32.
- 陈俊豪, 黄晓凤, 鲁长虎, 等. 2009. 白颈长尾雉与白鹇秋冬季空间生态位比较. *生态学杂志*, 28(12): 2546–2552.
- 冯晨晨, 张守栋, 刘文亮, 等. 2019. 丹东鸭绿江口湿地春季 5 种迁徙鹈类的食物组成. *复旦学报: 自然科学版*, 58(4): 497–505.
- 高玮. 1993. 鸟类生态学. 长春: 东北师范大学出版社, 261.
- 胡成业, 水玉跃, 田阔, 等. 2016. 浙江七星列岛海洋特别保护区主要鱼类功能群划分及生态位分析. *生物多样性*, 24(2): 175–184.
- 贾呈鑫卓, 李帅锋, 苏建荣, 等. 2014. 择伐对思茅松天然林乔木种间与种内关系的影响. *植物生态学报*, 38(12): 1296–1306.
- 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, 102, 104.
- 沈建新, 李如雪, 徐芳, 等. 2018. 营巢树修枝对鹭类繁殖活动的影响. *大理大学学报*, 3(6): 84–89.
- 孙儒泳. 2001. 动物生态学原理. 3 版. 北京: 北京师范大学出版社, 334–348.
- 王军馥, 陈宇, 张航, 等. 2012. 浙江天童国家森林公园鸟类生态位格局. *复旦学报: 自然科学版*, 51(4): 523–528.
- 王维奎, 周材权, 龙帅, 等. 2008. 四川南充太和鹭科鸟类群落空间生态位和种间关系. *四川动物*, 27(2): 178–182.
- 文祯中. 1995. 牛背鹭种群扩张析. *生态学杂志*, 14(6): 54–56.
- 文祯中, 王庆林, 孙儒泳. 1998. 鹭科鸟类种间关系的研究. *生态学杂志*, 17(1): 28–35.
- 杨岚. 2004. 云南鸟类志 上卷 非雀形目. 昆明: 云南科技出版社, 102, 108.
- 杨小农, 朱磊, 郝光, 等. 2012. 瓦屋山 2 种山雀的生态位分化和共存. *动物学杂志*, 47(4): 11–18.
- 赵俊松, 李廷野, 房以好, 等. 2015. 云南大理古城 3 种繁殖鹭类的巢空间隔离. *四川动物*, 34(3): 357–363.
- 赵天天, 邝粉良, 袁晓, 等. 2021. 上海青浦地区 3 种鹭科鸟类活动性和栖息地利用的卫星追踪. *复旦学报: 自然科学版*, 60(2): 231–237.
- 朱曦, 章立新, 梁峻, 等. 1998. 鹭科鸟类群落的空间生态位和种间关系. *动物学研究*, 19(1): 45–51.