

# 贡嘎山东坡繁殖季与非繁殖季 鸟类多样性变化

刘正惟<sup>①</sup> 何兴成<sup>①</sup> 冯凯泽<sup>①</sup> 成宇文<sup>①</sup>  
王浩森<sup>②</sup> 王宇<sup>②</sup> 吴永杰<sup>①\*</sup>

① 四川大学生命科学学院, 生物资源与生态环境教育部重点实验室, 四川省濒危动物保护生物学  
重点实验室 成都 610065; ② 四川贡嘎山国家级自然保护区管理局 康定 626000

**摘要:** 为了解贡嘎山东坡鸟类群落垂直多样性格局在繁殖季与非繁殖季的变化, 本研究分别在繁殖季(2012年3至6月、2016年3至5月及2017和2018年两年的3至6月)、非繁殖季(2012年9和10月、2017及2018年两年的11和12月)用样线法对贡嘎山东坡海拔1200~4400 m区域开展了鸟类多样性调查。结果表明, 繁殖季与非繁殖季的鸟类 $\alpha$ 多样性指数具有明显差异, 季节变化对鸟类 $\alpha$ 多样性垂直分布格局有重要影响, 且夏候鸟的迁徙、气温和植物花果期的季节性变化可能是影响鸟类 $\alpha$ 多样性分布格局的重要因子。尽管贡嘎山的山地季节性气候明显, 但繁殖季和非繁殖季鸟类 $\beta$ 多样性的垂直格局比较稳定, 并与植被群落的垂直多样性格局有极显著正相关性, 表明植被群落多样性是影响贡嘎山东坡鸟类 $\beta$ 多样性的重要因子。繁殖季鸟类多样性热点在中海拔, 而非繁殖季鸟类多样性热点则出现在中低和中高海拔。因此, 山区不同季节的鸟类多样性变化与全海拔段的栖息地保护状况需要在今后的多样性研究和保护管理中引起重视。

**关键词:** 鸟类多样性; 贡嘎山; 季节;  $\alpha$ 多样性;  $\beta$ 多样性

中图分类号: Q958 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263 (2022) 06-810-11

## Bird Diversity Change during the Breeding and Non-breeding Seasons of the Gongga Mountains

LIU Zheng-Wei<sup>①</sup> HE Xing-Cheng<sup>①</sup> FENG Kai-Ze<sup>①</sup> CHEN Yu-Wen<sup>①</sup>  
WANG Hao-Sen<sup>②</sup> WANG Yu<sup>②</sup> WU Yong-Jie<sup>①\*</sup>

① *Key Laboratory of Bio-Resource and Eco-Environment of Ministry of Education, College of Life Sciences, Sichuan University, Sichuan Key Laboratory Conservation Biology on Endangered Wildlife, Chengdu 610065;* ② *Gongga Mountain National Nature Reserve Administration Bureau, Kangding, Sichuan Province 626000, China*

**基金项目** 第二次青藏高原综合科学考察研究项目 (No. 2019QZKK0501), 生态环境部生物多样性调查评估项目 (No. 2019HJ2096001006);

\* 通讯作者, E-mail: wuyongjie@scu.edu.cn;

**第一作者介绍** 刘正惟, 男, 硕士研究生; 研究方向: 动物生态学; E-mail: scu\_liucw@qq.com。

收稿日期: 2021-11-29, 修回日期: 2022-08-21 DOI: 10.13859/j.cjz.202206002

**Abstract: [Objectives]** Research on elevational diversity patterns of birds has always been an important subject in the ecology of bird communities. Seasonal change was thought to influence the elevational diversity patterns of bird communities in the mountainous regions. The bird diversity of Gongga Mountains is abundant, but research on seasonal diversity change is still insufficient. Therefore, our study aims to understand the seasonal changes of elevational diversity pattern of birds at the eastern slope of Gongga Mountains. **[Methods]** We mainly used line transect method to survey the bird diversity in every 400 m elevational band between 1 200 - 4 400 m at the eastern slope of Gongga Mountains (Fig. 1) in breeding seasons (March to June in 2012, 2017, 2018 and March to May in 2016) and non-breeding seasons (September to October in 2012 and November to December in 2017, 2018). We added up all resident/migration types of species numbers and individuals in the breeding and non-breeding seasons every 400 m elevational bands from 1 200 - 4 400 m, then calculated the Shannon-Weiner diversity index, Simpson's diversity index, Pielou evenness index, Berger-Parker dominance index (alpha diversity), Cody diversity and Bray-Curtis dissimilarity index (beta diversity). We furthermore used the Cody diversity index of the birds' community and species richness of plant community at each elevational band to calculate their Spearman correlation. We defined dominant species by the percentage of all individual numbers at every 400 m elevational bands during the breeding and non-breeding seasons to check whether these dominant and common species shifted their elevational distribution during the breeding and non-breeding seasons. **[Results]** 1. Our results show that 36 species of summer visitors reduced during the non-breeding seasons, and the component of dominant species changed significantly during the breeding and non-breeding seasons except for middle elevations (Table 1). 2. There were 4 types of elevational distribution shifts, including a downward shift during the non-breeding seasons, wider distribution during the breeding season than non-breeding seasons, wider distribution during the non-breeding seasons than breeding seasons, and no shifts happened during both seasons. Besides there were more omnivores than insectivores which had wider elevational distribution during the non-breeding seasons than breeding seasons (Fig. 2). 3. Species richness and abundance were highest during the breeding seasons at 2 000 - 2 400 m and during the non-breeding seasons at 1 600 - 2 000 m. The Shannon-Weiner index and the Simpson's index had a similar pattern, both were unimodal with the highest value at 1 600 - 2 000 m during the breeding seasons, and bimodal with the highest value at 1 600 - 2 000 m and 2 800 - 3 200 m during the non-breeding season. The Pielou evenness index had the highest value at 3 200 - 3 600 m during the breeding seasons, but had the highest value at 1 600 - 2 000 m and 3 600 - 4 000 m during the non-breeding season. The Berger-Parker dominance index was monotonically increased with elevation during both seasons (Fig. 3). 4. The Cody diversity and Bray-Curtis dissimilarity index (beta diversity) showed similar patterns, both declined with increasing elevation, and both had the lowest beta diversity at 3 600 - 4 400 m (Fig. 4 and Fig. 5). Besides, the Cody diversity index had a significantly positive correlation with the elevational diversity of plant community. **[Conclusion]** The diversity hotspot of birds during the breeding seasons was located at the middle elevations, while it occurred at both low-middle and middle-high elevations during the non-breeding seasons. This seasonal diversity change caused by the migration of birds and the phenology of plants has important impact on the elevational  $\alpha$ -diversity patterns of birds. On the other hand, although the seasonal temperature change in the Gongga mountains is significant, the elevational  $\beta$ -diversity patterns of birds during the breeding and non-breeding seasons were relatively stable. This phenomenon has an extremely significant

positive correlation with the elevational diversity of plant community, which demonstrate that the component of plant species at each elevational vegetation zones is probably an important factor for the  $\beta$ -diversity pattern of birds. The significant difference of elevational diversity patterns of bird communities in different seasons indicates that we need to pay more attention to the changing of bird diversity, controlling the human activities and protecting the habitats for birds in different seasons in mountainous areas in future diversity research and conservation management.

**Key words:** Bird diversity; Gongga Mountains; Season;  $\alpha$ -diversity;  $\beta$ -diversity

鸟类的垂直多样性研究一直是鸟类群落生态学研究中的热点领域, 对于推动鸟类群落生态学概念的形成与发展起着至关重要的作用 (McCain 2009, Quinterol et al. 2018, Liang et al. 2021)。目前国内外有许多关于鸟类垂直多样性季节变化的研究 (Santillan et al. 2018, 陈雪等 2019, Liang et al. 2021), 而贡嘎山地区相关的研究还比较缺乏。贡嘎山位于横断山脉中部, 海拔落差极大, 山地垂直植被带谱明显 (唐志尧等 2004), 季节变化明显, 鸟类资源极为丰富, 是研究季节变化对鸟类垂直多样性影响的理想地点。

鸟类的垂直多样性受到气候和空间等多种因素影响 (McCain 2009)。其中, 季节变化是亚热带、温带和寒带的重要气候特征, 不同季节的温度、降雨和生产力变化对于动植物的海拔分布格局有着强烈的影响, 尤其是对迁徙能力较强的鸟类多样性格局影响较大 (McCain 2009, 吴永杰等 2013, 刘开明等 2017)。而空间因素包含面积假说, 通常山地面积减小, 物种多样性亦降低; 中域假说则表明, 由于边界对物种分布限制, 使不同物种的分布范围在中海拔有更多的重叠, 形成中海拔多样性较高的格局。

不同季节的调查可以加深我们对鸟类分布时空格局的认识, 并更好地制定生物多样性保护策略。吴永杰等 (2017) 虽记录了贡嘎山地区的鸟类分布与多样性状况, 但并未分析季节变化对鸟类垂直多样性的影响。本文整合了贡嘎山 2012 至 2018 年各海拔繁殖季与非繁殖季的调查资料, 并从  $\alpha$  和  $\beta$  多样性指数对比分析

季节性多样性的变化趋势及海拔范围变化与鸟类食性的相关性, 以完善贡嘎山山地生态系统鸟类多样性的研究, 为山地生物多样性保护和管理提供参考。

## 1 研究方法

### 1.1 调查地点

贡嘎山位于横断山脉中部大渡河与雅砻江之间的大雪山脉中段, 海拔 7 556 m, 为横断山区的最高峰。调查区域位于贡嘎山国家级自然保护区内, 涵盖贡嘎山东坡海螺沟、燕子沟、湾东沟、雅家梗和磨子沟。该区主要为高山峡谷地貌, 属于亚热带温暖湿润季风区, 冰川发育广泛且活跃, 季节间冰川消融强烈, 是现代冰川较完整的区域 (曹真堂 1995, Thomas 1997)。从贡嘎山东坡大渡河河谷至主峰顶水平距离 29 km, 相对高差达 6 400 m, 气候条件随海拔垂直变化剧烈, 垂直植被带谱自下而上包含亚植被带, 可细分为干旱河谷灌草丛、常绿阔叶林、山地常绿落叶阔叶混交林、山地针阔混交林、亚高山暗针叶林、亚高山灌丛、高山草甸和高寒流石坡稀疏植被带 (沈泽昊等 2004), 具有世界罕见的亚热带高山生态景观。

### 1.2 野外调查及统计分析

本研究以样线法为主, 辅以网捕法与样方法, 分别于繁殖季 (2012 年 3 至 6 月、2016 年 3 至 5 月及 2017 和 2018 年两年的 3 至 6 月)、非繁殖季 (2012 年 9 和 10 月、2017 及 2018 年两年的 11 和 12 月) 进行了 7 次鸟类多样性调查。在东坡海拔 1 200 ~ 4 400 m 内每 400 m 设置一个样地, 共 8 个样地, 每个样地设置 1

条长度 2 km 的样线(图 1), 调查时间为 6:00 ~ 11:00 时和 15:00 ~ 19:00 时, 并且每个样地设置 1 个 200 m × 250 m 的样方, 样方涵盖该海拔段主要植被类型, 每日上午记录样方内观察到的鸟类。网捕法在每个样方依地形植被设置 5 个雾网, 网长 8 m、宽 2 m, 网间隔约 5 ~ 20 m, 每 1 ~ 2 h 巡网 1 次, 19:00 时至第二日 7:00 时关闭雾网。虽然 2012 年非繁殖季调查月份和 2017 年与 2018 年不一致, 但本研究将 2012 年 9 和 10 月与 2017 及 2018 年 11 和 12 月各海拔的辛普森多样性进行了独立样本  $t$  检验, 差异不显著 ( $P > 0.05$ ), 因此认为 2012 年非繁殖季的调查月份和其他年调查月份之间的差异, 并不会对调查结果产生显著影响。

本文依照调查月份分别把繁殖季与非繁殖季各海拔区间的所有居留型物种数目与物种个体数进行合并, 并运用  $\alpha$  多样性和  $\beta$  多样性两个不同多样性维度对 2012 年至 2018 年间总共

7 次鸟类调查数据进行计算。同时按物种个体数在不同季节各海拔的百分比  $P_i$  ( $P_i > 10\%$  为优势种、 $1\% < P_i \leq 10\%$  为常见种) 来确定优势种及常见物种(张晶等 2018)。将优势及常见种鸟类两季节海拔分布范围依照食性进行分类后分析繁殖季与非繁殖季的不同食性鸟类海拔分布范围的变化。2012 年至 2018 年历年的调查方法会略有不同, 但各海拔的样线长度保持一致, 因此合并后的数据也能确保每个海拔段的样线调查强度基本一致。鸟类分类系统、名录与食性数据依照世界鸟类名录 *IOC World Bird List 12.2* (Donsker et al. 2022)、国家重点保护野生动物名录(国家林业和草原局 2021)与中国鸟类的生活史和生态学特征数据集(王彦平等 2021)进行整理。各多样性指数的计算公式如下。

$\alpha$  多样性指数包括以下几类。香农-威纳指数(Shannon-Weiner index,  $H$ ) 计算公式为

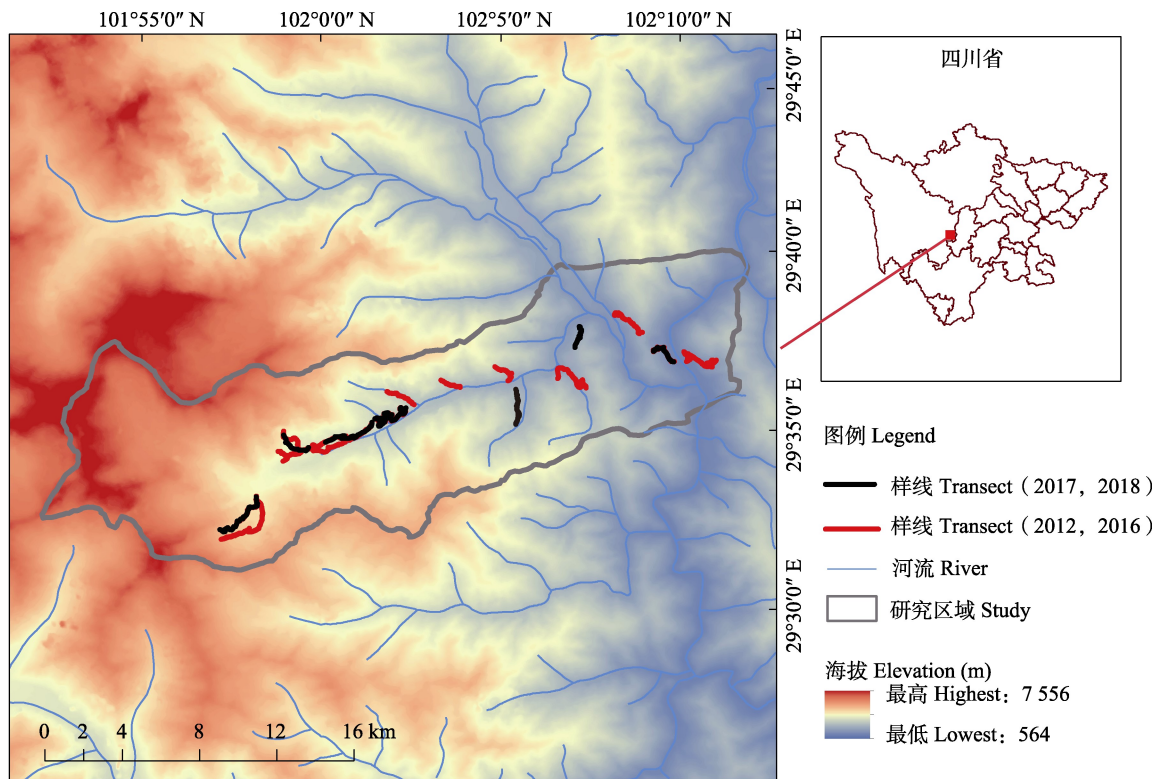


Fig. 1 Line transects on the eastern slope of Gongga Mountains

$H = -\sum_{i=1}^S (P_i) \ln P_i$ , 辛普森多样性指数 (Simpson's

diversity index,  $D$ ) 计算公式为  $D = 1 - \sum_{i=1}^S P_i^2$ ,

式中,  $S$  为样地内所有物种数目,  $P_i$  为物种  $i$  的个体占群落中所有个体的比例。Berger-Parker 优势度指数 (Berger-Parker dominance index,  $M$ ) 计算公式为  $M = N_{\max} / N$ , 式中,  $N_{\max}$  为最优势种的个体数,  $N$  为样地内所有物种个体总数。Pielou 均匀度指数 (Pielou's evenness index,  $E$ ) 计算公式为  $E = H / \ln S$ , 式中,  $H$  为香农-威纳指数计算出的值。

$\beta$  多样性指数包括 2 类。Cody 多样性指数 (Cody index,  $\beta_c$ ) 计算公式为  $\beta_c = [g(H) + l(H)]/2 = (a + b - 2c)/2$ , 式中,  $g(H)$  和  $l(H)$  分别代表沿生境  $H$  增加和减少的物种数,  $a$  和  $b$  分别代表两个相邻样地的物种数目,  $c$  为两个相邻样地共同拥有的物种数目, Cody 多样性指数是常见且计算简明的二元属性数据测定法反映样方物种组成沿环境梯度的替代速率, 值越大代表样地群落之间物种组成变化越大。

Bray-Curtis 相异度 (Bray-Curtis dissimilarity,

$$d^{BCD}(i, j) = \frac{\sum_{i=1}^k |y_{i,k} - y_{j,k}|}{\sum_{i=1}^k (y_{i,k} + y_{j,k})} \quad \text{式中, } k \text{ 是物种数,}$$

$y$  表示物种多度,  $i$  和  $j$  表示相比较的两个样地的编号。Bray-Curtis 相异度不仅考虑两样地物种的增加、减少, 还同时考虑增加、减少物种的个体数量, 可反映不同样地物种组成差异的程度, 值越大代表两样地的物种组成差异越大。

根据贡嘎山东坡植物垂直多样性的文献 (沈泽昊等 2001), 本研究使用繁殖季与非繁殖季鸟类 Cody 多样性指数与各海拔梯度对应的植被物种数值进行 Spearman 相关性分析。以上分析在 R、SPSS 软件中完成。

## 2 结果

### 2.1 贡嘎山东坡鸟类物种组成

2018 年调查新增加 2 种贡嘎山地区鸟类新

记录, 三趾鸦雀 (*Cholornis paradoxus*) 和红交嘴雀 (*Loxia curvirostra*), 皆为国家 II 级重点保护野生鸟类。结合 2012 年至 2017 年野外调查数据与文献记录, 贡嘎山东坡共有鸟类 16 目 57 科 341 种。繁殖季实际调查到的 212 种鸟类中, 留鸟 122 种 (57.5%)、夏候鸟 74 种 (34.9%)、冬候鸟 7 种 (3.3%); 非繁殖季实际调查到 153 种鸟类中, 留鸟 101 种 (66.0%)、夏候鸟 38 种 (24.8%)、冬候鸟 7 种 (4.6%)。

海拔 2 000 ~ 2 400 m 和 2 800 ~ 3 200 m 鸟类优势种皆为灰冠鹩莺 (*Phylloscopus tephrocephalus*) 和四川柳莺 (*P. forresti*), 其他海拔区间在繁殖季与非繁殖季皆有较大差异 (表 1), 其中, 四川柳莺和橙斑翅柳莺 (*P. pulcher*) 在繁殖和非繁殖季高海拔都为优势物种, 表明部分柳莺科物种对高海拔具有较好适应性。

### 2.2 不同食性优势及常见种鸟类海拔范围变化

49 种优势及常见种鸟类在繁殖季和非繁殖季的海拔分布变化 (图 2), 可分为 4 种不同海拔分布变化模式。(1) 非繁殖季海拔分布下降, 包含 2 种杂食性鸟类, 矛纹草鹛 (*Pterorhinus lanceolatus*) 和金色林鹀 (*Tarsiger chrysaesus*), 以及 3 种食虫性鸟类, 红头穗鹛 (*Cyanoderma ruficeps*)、金胸雀鹛 (*Lioparus chrysotis*) 和鹪鹩 (*Troglodytes troglodytes*); (2) 22 种鸟类表现出繁殖季分布海拔上限较非繁殖季高, 或分布范围较非繁殖季广, 其中, 杂食性和食虫性物种各占 11 种; (3) 13 种鸟类表现出非繁殖季较繁殖季海拔分布范围广, 其中, 9 种为杂食性、4 种为食虫性鸟类; (4) 另有 9 种表现出繁殖季和非繁殖季海拔分布范围不变, 其中, 8 种为杂食性、1 种为食虫性。

### 2.3 鸟类群落垂直多样性

不同季节海拔格局的  $\alpha$  多样性指数有明显差异 (图 3)。繁殖季海拔 2 000 ~ 2 400 m 物种丰富度、多度最高; 非繁殖季海拔 1 600 ~ 2 000 m 物种丰富度、多度最高。香农威纳指数在繁殖季为单峰模型, 最高值在海拔 1 600 ~ 2 000 m; 非繁殖季呈双峰状, 高峰分别在海拔 1 600 ~ 2 000 m 和海拔 2 800 ~ 3 200 m; 两季最小值

表 1 贡嘎山繁殖季和非繁殖季每个海拔段的鸟类优势种

Table 1 The dominant species of birds at different elevational band in the breeding and non-breeding seasons of Gongga Mountains

海拔 Elevation (m)	繁殖季 Breeding seasons		非繁殖季 Non-breeding seasons	
	物种 Species	占比 Ratio (%)	物种 Species	占比 Ratio (%)
1 200	长尾山椒鸟 <i>Pericrocotus ethologus</i>	9.8	棕头鸦雀 <i>Sinosuthora webbiana</i>	26.2
			暗绿绣眼鸟 <i>Zosterops japonicus</i>	16.0
1 600	长尾山椒鸟 <i>P. ethologus</i>	9.5	棕头鸦雀 <i>S. webbiana</i>	16.9
2 000	灰冠鹟莺 <i>Phylloscopus tephrocephalus</i>	8.3	灰冠鹟莺 <i>Phylloscopus tephrocephalus</i>	11.8
2 400	乌嘴柳莺 <i>P. magnirostris</i>	7.7	灰头鹟 <i>Turdus rubrocanus</i>	20.5
2 800	四川柳莺 <i>P. forresti</i>	14.8	四川柳莺 <i>P. forresti</i>	9.8
3 200	橙斑翅柳莺 <i>P. pulcher</i>	11.0	黑冠山雀 <i>Periparus rubidiventris</i>	10.6
			四川柳莺 <i>Phylloscopus forresti</i>	11.7
			暗绿柳莺 <i>P. trochiloides</i>	20.5
3 600	双斑绿柳莺 <i>P. plumbeitarsus</i>	24.5	暗绿柳莺 <i>P. trochiloides</i>	20.0
			橙翅噪鹛 <i>Trochalopteron elliotii</i>	12.9
4 000	棕胸岩鹟 <i>Prunella strophiatea</i>	21.6	橙斑翅柳莺 <i>P. pulcher</i>	20.8
			暗绿柳莺 <i>P. trochiloides</i>	26.2
			灰鹡鹑 <i>Motacilla cinerea</i>	19.0

优势种为个体数占比接近或超过该海拔发现个体总数 10% 的物种。

Dominant species: The ratio of individual number for one species to the individual number of all species at one elevational band is over 10% or close to 10%.

皆出现在 4 000 ~ 4 400 m，表明不同季节高海拔多样性都较差。辛普森指数与香农威纳指数相似，且两季最小值都出现在高海拔。Berger-Parker 优势度指数在繁殖季明显随海拔呈现递增模式，在海拔 3 600 ~ 4 000 m 有最大值；非繁殖季高峰值则出现在海拔 1 200 ~ 1 600 m 与海拔 4 000 ~ 4 400 m。Pielou 均匀度指数在两季的中海拔都较低，繁殖季在海拔 3 200 ~ 3 600 m 有最大值；非繁殖季在海拔 1 600 ~ 2 000 m 和 3 600 ~ 4 000 m 有最大值。

繁殖季与非繁殖季的鸟类  $\beta$  多样性在海拔 1 600 ~ 2 000 m 与海拔 2 000 ~ 2 400 m 常绿阔叶林与落叶阔叶混交林中的鸟类群落组成差异最大。海拔 2 000 m 以上，Cody 多样性指数随海拔增高而降低。在海拔 3 600 ~ 4 000 m 的亚高山灌丛、高山草甸带与海拔 4 000 ~ 4 400 m 的高山寒带草甸、流石坡带有最小值（图 4）。并且贡嘎山东坡繁殖季和非繁殖季的 Cody 多

样性指数和植被垂直多样性格局具有极显著正相关（繁殖季： $r = 0.893$ ， $P = 0.007$ ；非繁殖季： $r = 0.929$ ， $P = 0.003$ ）。

$\beta$  多样性的 Bray-Curtis 相异度结果见图 5。随着海拔高度差的增加，物种组成的差异越大。

### 3 讨论

#### 3.1 贡嘎山鸟类垂直分布格局变化

本研究发现，优势物种在繁殖季和非繁殖季中海拔以外有明显差异，且夏候鸟在非繁殖季占比明显较繁殖季减少，表明夏候鸟是影响鸟类  $\alpha$  多样性的一个重要原因。根据四川贡嘎山森林生态系统国家野外科学观测研究站 2018 年贡嘎山的气温数据（杨阳等 2020），繁殖季（4 至 9 月）海拔 1 600 m 的气温平均为 22.2 °C、海拔 3 000 m 的气温平均为 13.2 °C；非繁殖季（10 至翌年 3 月）海拔 1 600 m 的气温平均为 10.8 °C、海拔 3 000 m 的气温平均为

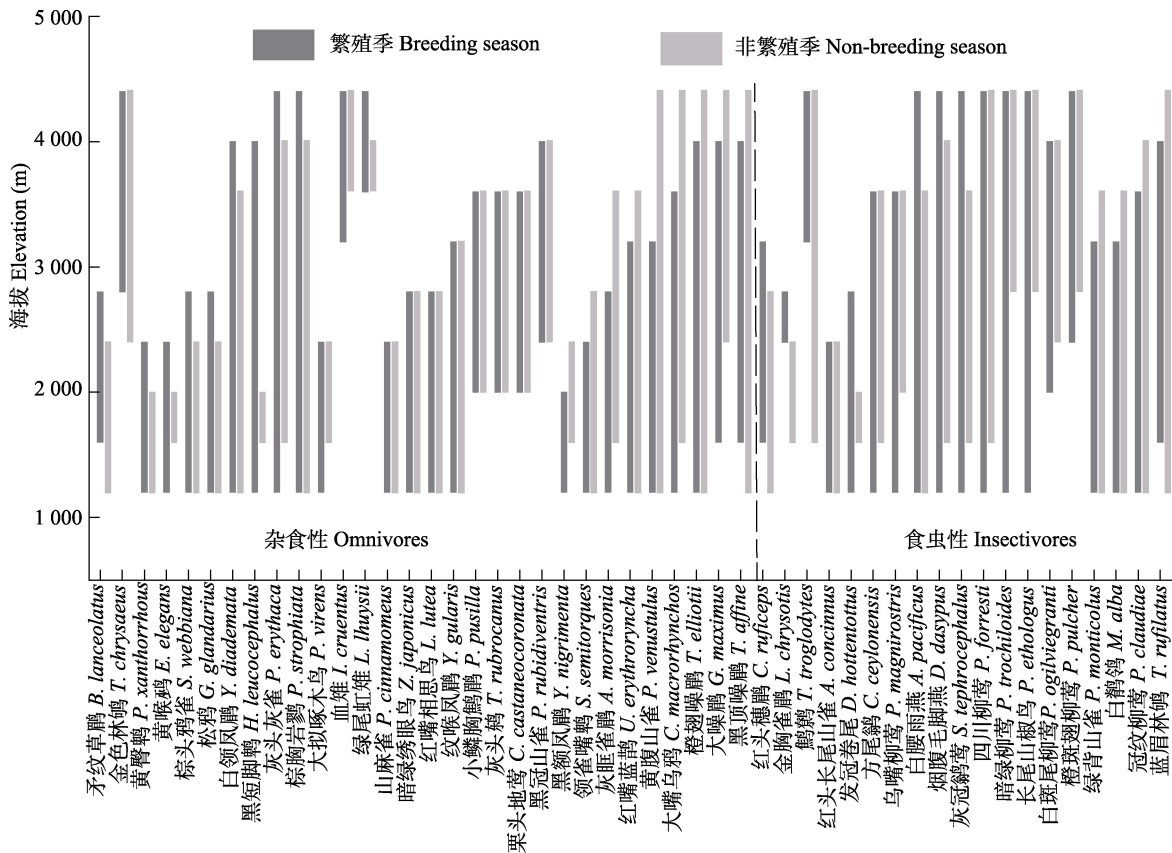


图2 贡嘎山东坡鸟类繁殖季与非繁殖季的海拔分布变化

Fig. 2 Elevational distribution changes of birds during the breeding and non-breeding seasons on the eastern slope of Gongga Mountains

1.6 °C, 相同海拔在不同季节的平均温差约 9 °C。且海拔 3 000 m 以上从 10 月开始就进入雪季, 直至翌年 4 月初气温依然偏低, 导致高海拔食物资源减少, 预测鸟类的海拔分布范围会往中低海拔移动 (Hsiung et al. 2018)。但有多种杂食性鸟类在繁殖和非繁殖两季节的海拔分布范围不变或非繁殖季海拔分布范围反而较繁殖季更高或更广; 而海拔分布范围在繁殖季较非繁殖季更高或更广的物种, 食虫性和杂食性鸟类占比相近。根据贡嘎山东坡土壤动物研究显示, 海拔 3 000 m 以上暗针叶林繁殖季和非繁殖季的土壤动物密度和生物量差异显著, 栖息于暗针叶林的土壤动物在非繁殖季期间显著减少 (李萌等 2015)。因此, 非繁殖季高海拔食物资源的减少可能是造成食虫性鸟类往低海拔迁

移, 并最终导致海拔分布范围缩小的一个主要原因。而杂食性鸟类食物来源相较食虫性鸟类多元, 可能是其在繁殖季和非繁殖季海拔分布较广的原因。本文认为, 部分鸟类物种在非繁殖季海拔分布范围发生变化的原因与鸟类的垂直迁移行为有关 (Barcante et al. 2017), 有待进一步研究。

### 3.2 鸟类多样性的季节变化

香农-威纳和辛普森多样性指数非繁殖季出现两个峰值(海拔 1 600 ~ 2 000 m 和 2 800 ~ 3 200 m)的情况, 可能因为气温下降, 部分物种或个体由中高海拔 (2 000 ~ 3 200 m) 迁往海拔较低的 1 600 ~ 2 000 m, 由此形成了非繁殖季出现 1 600 ~ 2 000 m 的峰值。而由于海拔 2 800 ~ 3 200 m 植被类型包含许多温带、寒温带暗针

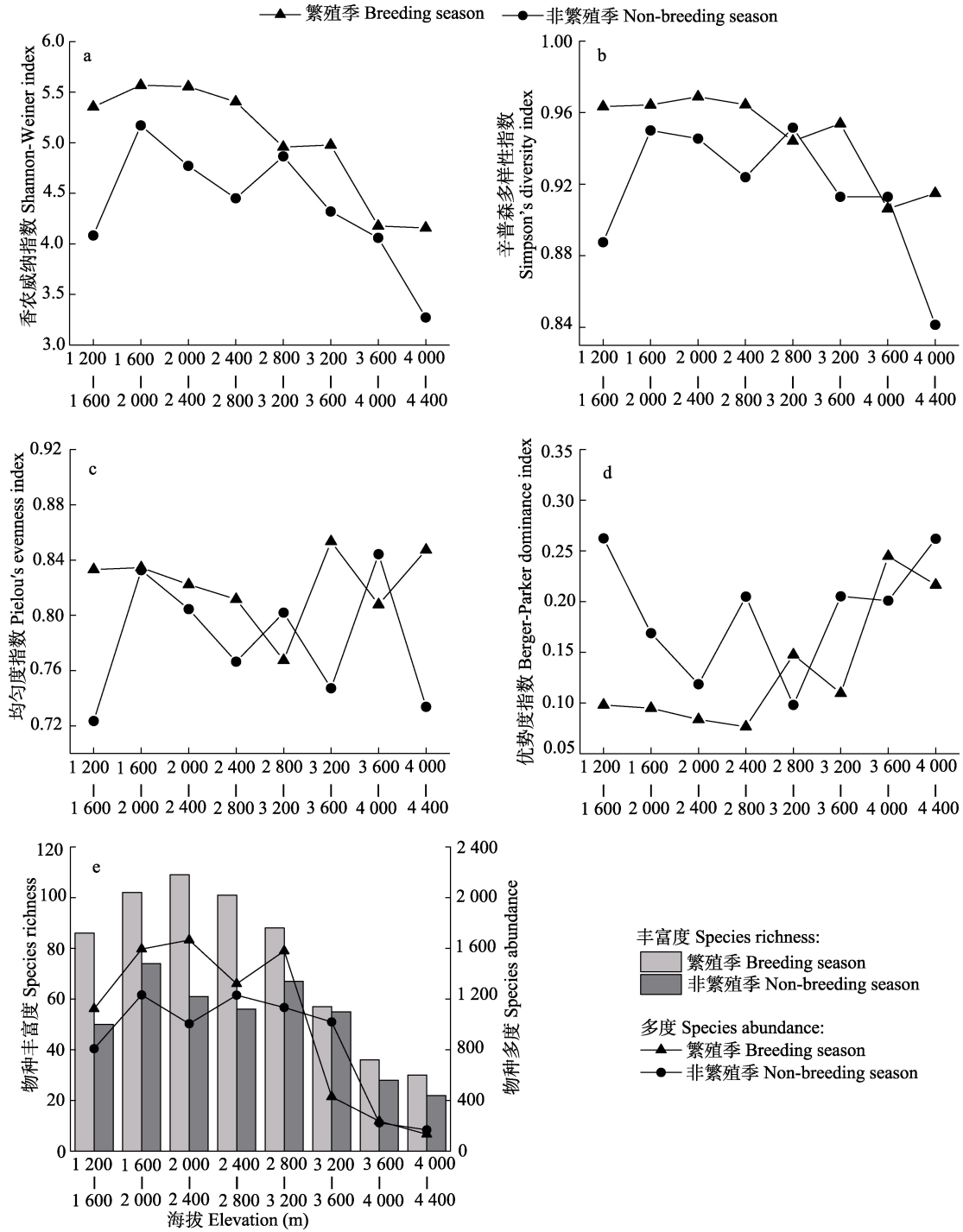


图 3 贡嘎山东坡鸟类繁殖季与非繁殖季的  $\alpha$  多样性格局

Fig. 3 Alpha diversity pattern of birds during the breeding and non-breeding seasons on the eastern slope of Gongga Mountains

a. 香农威纳指数; b. 辛普森多样性指数; c. 均匀度指数; d. 优势度指数; e. 物种丰富度和多度。

a. Shannon-Weiner index; b. Simpson's diversity index; c. Pielou evenness index; d. Berger-Parker dominance index; e. Species richness and Species abundance.



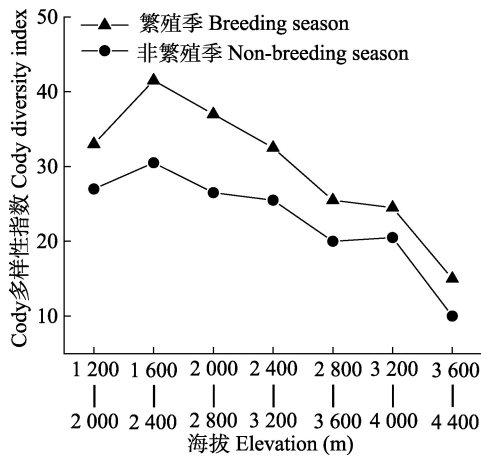


图4 贡嘎山东坡的鸟类β多样性垂直分布  
Fig. 4 The β-diversity pattern of birds on the eastern slope of Gongga Mountains

叶林，如冷杉 (*Abies fabri*) 和云杉 (*Picea asperata*)，其球果通常在 9~10 月成熟，食物资源的时空变化有可能让原栖息于更高海拔的部分植食性和杂食性鸟类在非繁殖季选择迁移至这里 (Hsiung et al. 2018)。Berger-Parker 优势度指数在非繁殖季高海拔还是维持较高，而低海拔 1 200~1 600 m 亦有最大值出现，表示部分物种在非繁殖季可能受到气温下降影响，大量个体垂直迁移至低海拔避寒 (Barcante et al. 2017)。

本研究发现，季节变化对于鸟类 α 多样性在垂直时空分布格局有重要影响。与繁殖季和非繁殖季 α 多样性格局在不同海拔段的剧烈变化不同，尽管非繁殖季的 β 多样性均低于繁殖季，但两季节 β 多样性在不同海拔区间的分布格局基本稳定，季节变化对 β 多样性垂直格局的影响较小。不同海拔之间植被群落组成差异是影响鸟类 β 多样性格局的重要因子。因此，尽管鸟类 α 多样性或 β 多样性的垂直多样性格局都受到多种因素的影响，如气候、植被、食物可获得性以及种间竞争等因素 (MacCain et al. 2009, 吴永杰等 2013)，但本研究进一步表明，α 多样性或 β 多样性受这些因子影响的程度是不同的。除了上述因子，山体的空间结构亦会影响 α 多样性和 β 多样性。空间结构对鸟类垂直多样性的影响可用面积效应假说与中域效应假说来说来阐释。以面积效应假说来讲，贡嘎山东坡海拔 3 200 m 以上空间较中、低海拔小，可能是造成鸟类 α 多样性在高海拔有最低值的原因之一 (Bravo et al. 2008, He et al. 2019)。另外，中域效应也可能是影响繁殖季或非繁殖季多样性指数在中海拔都较其他海拔高的一个原因 (Colwell et al. 2000)。贡嘎山东坡各海拔植被带在不同季节都各自有不同的花期、

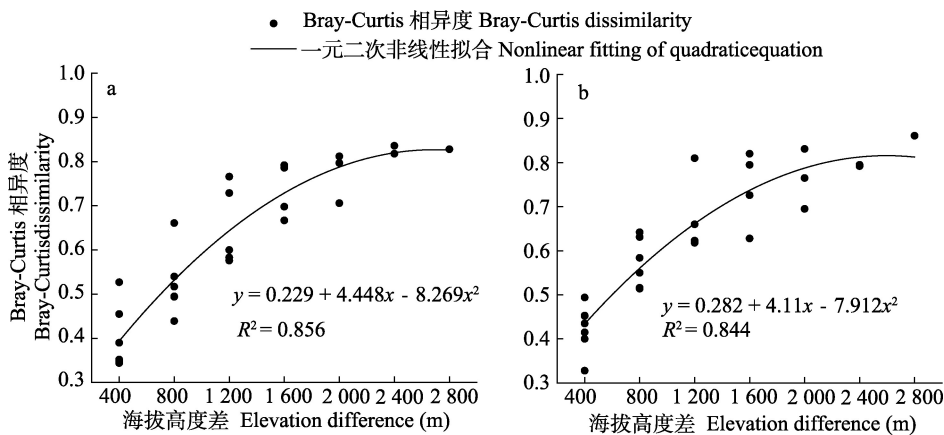


图5 繁殖季 (a) 和非繁殖季 (b) Bray-Curtis 相异度与海拔差关系

Fig. 5 The relationship between the Bray-Curtis dissimilarity and the elevational difference during the breeding (a) and non-breeding (b) seasons

结果期, 花果期主要集中在气温较高的 5~9 月份。与此相适应, 大量的昆虫也在这个季节繁殖, 这会进一步影响鸟类的季节分布和多样性。

### 3.3 保护应用

长期在生物多样性热点地区调查当地不同季节鸟类种群数量、群落组成及变化趋势是了解多样性时空格局的重要基础 (Liang et al. 2021), 也是制定保护对策和评价保护成效的重要依据, 对科学应对某个地区的气候和环境变化至关重要。鸟类在生态系统的食物网中扮演重要的角色, 对景观的塑造和维持生态系统稳定具有重要作用 (Deng et al. 2020), 因此要有效地保护鸟类多样性, 应该关注不同季节不同海拔段的鸟类活动与栖息地状况。由于鸟类  $\beta$  多样性与不同植被带间群落组成的复杂度成正比, 因此保护贡嘎山东坡植被群落组成多样性有助于维持整体鸟类群落组成的多样性 (崔鹏等 2007)。繁殖季中海拔鸟类资源丰富, 可更持续深入地对海拔区域的鸟类多样性开展监测和调查; 而非繁殖季, 中低海拔是垂直迁移能力较强鸟类重要的避寒栖息地 (Wu et al. 2016), 再加上中低海拔地区因气候适宜, 大多数区域都被人类开发为农耕地和居民区, 人类活动干扰剧烈。因此, 横断山区中低海拔地区退耕还林政策的延续和适宜栖息地的保留, 对全面保护山地鸟类的物种多样性具有重要意义。

**致谢** 四川大学生命科学学院朱博伟、张凯、薛嘉祈等人在研究过程中给予了热心帮助, 特此致谢!

### 参 考 文 献

- Barcante L, Vale M M, Alves M S. 2017. Altitudinal migration by birds: a review of the literature and a comprehensive list of species. *Journal of Field Ornithology*, 88(4): 321–335.
- Bravo D N, Araujo M B, Romdal T, et al. 2008. Scale effects and human impact on the elevational species richness gradients. *Nature*, 453(7192): 216–219.
- Colwell R K, Lees D C. 2000. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, 15(2): 70–76.
- Deng G T, Yimam I A. 2020. Ecosystem roles of birds: A review on birds' conservation insight. *International Journal of Zoology and Animal Biology*, 3(4): 1–7.
- Donsker G F, Rasmussen P. 2022. IOC World Bird List. Version 12.2. [DB/OL]. [2022-08-11]. <https://www.worldbirdnames.org>.
- He X C, Wang X Y, DuBay S G, et al. 2019. Elevational patterns of bird species richness on the eastern slope of Mt. Gongga, Sichuan Province, China. *Avian Research*, 10(1): 3–14.
- Hsiung A C, Boyle W A, Cooper R J. 2018. Altitudinal migration: ecological drivers, knowledge gaps, and conservation implications. *Biological Reviews*, 93(4): 2049–2070.
- Liang D, Pan X Y, Luo X, et al. 2021. Seasonal variation in community composition and distributional ranges of birds along a subtropical elevation gradient in China. *Diversity and Distributions*, 27(12): 1–15.
- McCain C M. 2009. Global analysis of bird elevational diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 18(3): 346–360.
- Quintero I, Jetz W. 2018. Global elevational diversity and diversification of birds. *Nature*, 555(7695): 246–250.
- Santillan V, Quitian M, Tinoco B A, et al. 2018. Spatio-temporal variation in bird assemblages is associated with fluctuations in temperature and precipitation along a tropical elevational gradient. *PLoS One*, 13(5): e0196179.
- Thomas A. 1997. The climate of the Gongga Shan Range, Sichuan Province, PR China. *Arctic and Alpine Research*, 29(2): 226–232.
- Wu Y J, DuBay S G, Colwell R K, et al. 2016. Mobile hotspots and refugia of avian diversity in the mountains of south-west China under past and contemporary global climate change. *Journal of Biogeography*, 44(3): 615–626.
- 曹真堂. 1995. 贡嘎山地区的冰川水文特征. *冰川冻土*, 17(1): 73–83.
- 陈雪, 张塔星, 罗概, 等. 2019. 四川美姑大风顶国家级自然保护区鸟类物种及垂直多样性研究. *四川动物*, 38(4): 445–451.
- 崔鹏, 邓文洪. 2007. 鸟类群落研究进展. *动物学杂志*, 42(4): 149–158.
- 国家林业和草原局. 2021. 国家重点保护野生动物名录. [DB/OL].

- [2021-02-05]. <http://www.forestry.gov.cn/main/3954/index.html>.
- 李萌, 吴鹏飞, 王永. 2015. 贡嘎山东坡典型植被类型土壤动物群落特征. *生态学报*, 35(7): 2295–2307.
- 刘开明, 郑智, 龚大洁. 2017. 物种丰富度的垂直分布格局及其形成机制. *生态学杂志*, 36(2): 541–554.
- 沈泽昊, 方精云, 刘增力, 等. 2001. 贡嘎山东坡植被垂直带谱的物种多样性格局分析. *植物生态学报*, 25(6): 721–732.
- 沈泽昊, 刘增力, 伍杰. 2004. 贡嘎山东坡植物区系的垂直分布格局. *生物多样性*, 12(1): 89–98.
- 唐志尧, 方精云. 2004. 植物物种多样性的垂直分布格局. *生物多样性*, 12(1): 20–28.
- 王彦平, 宋云枫, 钟雨茜, 等. 2021. 中国鸟类的生活史和生态学特征数据集. *生物多样性*, 29(9): 1149–1153.
- 吴永杰, 何兴成, DuBay S G, 等. 2017. 贡嘎山东坡的鸟类多样性和区系. *四川动物*, 36(6): 601–615.
- 吴永杰, 雷富民. 2013. 物种丰富度垂直分布格局及影响机制. *动物学杂志*, 48(5): 797–807.
- 杨阳, 王可琴, 胡兆永等. 2020. 1998–2018 年中国科学院贡嘎山高山生态系统观测试验站气象数据集. *中国科学数据*, 5(2): 26–35.
- 张晶, 赵成章, 任悦, 等. 2018. 张掖国家湿地公园优势鸟类种群生态位研究. *生态学报*, 38(6): 2213–2220.