

• 研究报告 •

千岛湖陆桥岛屿繁殖鸟类的扩散能力差异 对群落动态的影响

吴奕如 斯幸峰 陈传武 曾 頔 赵郁豪 李家琦 丁 平*

(浙江大学生命科学学院, 杭州 310058)

摘要: 岛屿生物地理学理论的核心过程是岛屿物种的周转, 包括迁入与灭绝。本研究旨在探讨扩散能力差异对岛屿繁殖鸟类群落动态的影响。2007年4月至2013年6月, 采用样线法调查了千岛湖36个陆桥岛屿的繁殖鸟类, 依据扩散能力强弱将其划分为两类, 结合陆桥岛屿参数, 并运用逻辑斯蒂回归模型和最大似然法, 来研究鸟类扩散能力的不同对其周转率的影响。结果表明, 千岛湖繁殖鸟类扩散能力强的物种具有较高周转率且受岛屿参数约束较小, 而扩散能力弱的物种周转率较低且对岛屿参数变化更敏感。因此, 千岛湖陆桥岛屿繁殖鸟类的扩散能力显著影响其群落动态。

关键词: 周转率; 迁入率; 灭绝率; 群落动态; 繁殖鸟类; 千岛湖

Effects of dispersal abilities on community dynamics of breeding birds on the land-bridge islands in the Thousand Island Lake, China

Yiru Wu, Xingfeng Si, Chuanwu Chen, Di Zeng, Yuhao Zhao, Jiaqi Li, Ping Ding*

College of Life Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058

Abstract: Island biogeography theory is an important part of community ecology, and its core process is species turnover, which is determined by species colonization and extinction. A large number of studies have shown that community dynamics of many biotic taxa can be affected by their dispersal abilities. Our study explored the effects of dispersal abilities on community dynamics of breeding birds. Between April 2007 and June 2013, we surveyed bird communities using line-transects on 36 land-bridge islands during breeding seasons in the Thousand Island Lake, China. We divided breeding birds into two types according to their dispersal abilities. We then used multivariate logistic regression and the maximum likelihood method to estimate the biogeographical parameters and to analyze community dynamics of these breeding birds. Results showed that birds with strong dispersal abilities have been less affected by island parameters than others, with a higher turnover rate. Therefore, the difference of dispersal abilities of breeding birds has significant effects on their community dynamics on the land-bridge islands in the Thousand Island Lake, China.

Key words: turnover rate; colonization rate; extinction rate; community dynamics; breeding birds; Thousand Island Lake

MacArthur和Wilson经典岛屿生物地理学理论 (Island Biogeography Theory, IBT) (MacArthur & Wilson, 1963, 1967)认为, 物种丰富度由物种迁入和物种灭绝两个过程共同决定, 其中迁入率随着岛屿

隔离度的增大而减小(距离效应, distance effect), 灭绝率则随岛屿面积的增大而减小(面积效应, area effect) (Manne et al, 1998; Krauss et al, 2003; Si et al, 2014)。由此, 可以推断面积大、隔离度小的岛屿会

收稿日期: 2016-07-30; 接受日期: 2016-09-02

基金项目: 国家自然科学基金(31210103908; 31500453)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: dingping@zju.edu.cn

比面积小、隔离度大的岛屿拥有更多的物种(Diamond, 1975; Diamond & Marshall, 1977; Rosenzweig, 1995; Spengler et al, 2011)。同时, 该理论认为岛屿或片断化生境中的物种丰富度存在动态平衡, 但物种组成会随时间而变化(Morrison, 2010)。尽管岛屿生物地理学理论提出于50多年前, 但它始终是群落生态学研究的核心理论(Burns & Neufeld, 2009; Losos & Ricklefs, 2010)。

物种周转指随着时间发展, 一个区域持续发生的某些物种局部灭绝和其他物种迁入的两个过程(Panitsa et al, 2008)。目前已有大量的研究(Diamond, 1969; Nilsson & Nilsson, 1982; Cody, 2006; Si et al, 2014)。例如, Husté和Boulinier (2007)通过对巴黎郊区生境斑块中鸟类群落的研究, 发现候鸟的周转率高于留鸟; 候鸟的周转率与生境斑块的大小呈负相关, 而留鸟的周转率与其距城市中心的距离呈负相关。又如, Foufopoulos和Mayer (2007)对爱琴海中5个岛屿上的雀形目鸟类进行研究后, 得到面积最小的岛屿拥有最高年际相对周转率, 而候鸟周转率高于其他鸟类的结论。尽管有关物种周转的研究很多, 但是基于岛屿生物地理学理论, 探讨物种扩散能力的不同对物种周转的影响的研究仍然鲜有报道。

扩散能力是建立和保持较大物种丰富度的一个主要驱动因素(Lowry & Lester, 2006; Patiño et al, 2014)。有关扩散能力的研究多与物种分布、群落组成变化相关。一些研究已经指出扩散能力不同会致使种-面积关系产生显著差异(Drakare et al, 2006; Franzén et al, 2012; Aranda et al, 2013)。Gaston (2003)研究发现, 后生动物(metazoan species)中扩散能力强的物种常具有更宽广的地理分布范围, 而扩散能力弱的物种占据的地理范围相对有限。Heiser等(2014)对古北界西部的蜻蜓目进行调查, 发现束翅亚目和差翅亚目间扩散能力的差别使岛屿、海峡隔离对物种产生筛选作用, 从而导致物种分布模式不同。Pitta等(2014)研究发现有扩散能力弱物种分布的岛屿间差距比有扩散能力强物种分布的岛屿间差距大。因此, 岛屿中物种扩散能力的差别会在局域和区域尺度上影响物种的迁入率、灭绝率和群落物种组成等方面(Rosenzweig, 1995; Kisel et al, 2011; Ricklefs & Renner, 2012; Patiño et al, 2014)。

千岛湖作为陆桥岛屿系统, 是研究群落动态的极佳平台。首先, 所有岛屿都拥有相同的生态背景

和明确的地理边界(Whittaker & Fernández-Palacios, 2007); 其次, 陆桥岛屿相对较小, 岛屿上的物种易于全面调查(Si et al, 2014); 最后, 所有岛屿发生片断化的时间相同, 岛屿所受人为干扰较少。本文以千岛湖陆桥岛屿繁殖鸟类为对象, 尝试研究: (1)物种丰富度与岛屿面积、隔离度之间有何关系; (2)不同扩散能力鸟类的迁入率、灭绝率是否分别随岛屿面积、隔离度的变化而变化; 以及(3)不同扩散能力鸟类物种的周转率有何不同等问题, 进而了解扩散能力的不同对鸟类群落动态的影响。

1 研究地概况

千岛湖位于浙江省淳安县境内(29°22'–29°50' N, 118°34'–119°15' E), 地处浙江省西部, 是1959年因建造新安江水力发电站而形成的人工湖泊。当水位达到108 m时, 水域面积为573 km², 并形成1,078个面积大于0.25 ha的陆桥岛屿(Wang et al, 2009)。千岛湖地处亚热带季风气候区的北缘, 夏季高温多雨, 冬季温和少雨, 春暖秋凉, 四季分明。湖中岛屿的地带性植被类型为亚热带常绿林, 现有森林植被以天然次生马尾松(*Pinus massoniana*)林为主(张竞成等, 2008)。

2 研究方法

2.1 调查岛屿设置

2007–2013年夏季, 在千岛湖选取36个人为干扰少的岛屿作为研究区域(图1)。所选岛屿面积在0.57–1,300 ha之间, 岛屿距陆地最近距离在20 m和3.71 km之间(Si et al, 2016)。依据岛屿面积从大到小的顺序依次标记为1–36号。

2.2 鸟类物种调查方法

2007–2013年的4–6月(繁殖季), 在无雨、无雾和无风的晴好天气, 采用样线法对选定岛屿的鸟类进行调查。对于面积较大的岛屿, 根据面积大小设置不同数量的调查样线(面积大于1,000 ha的岛屿设置8条样线, 面积在100–1,000 ha间的岛屿设置4条样线, 面积在10–100 ha间的岛屿设置2条样线), 每条样线长度约400 m; 对于面积较小(10 ha以内)的岛屿, 沿岛屿山脊部设置样线, 贯通全岛进行调查(Wang et al, 2009)。调查期间, 调查者每天早晨(日出后开始至10点左右)和日落前2小时, 以约1.5 km/h的速度沿样线前进, 记录距离样线25 m范围内

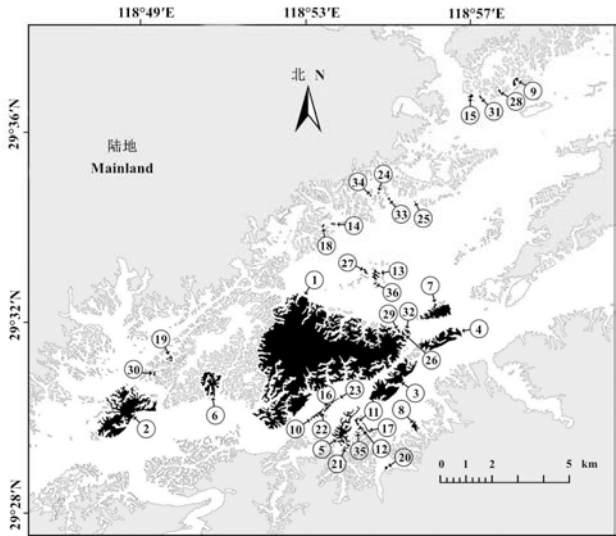


图1 千岛湖36个研究岛屿分布图
Fig. 1 Maps of the 36 studied islands in the Thousand Island Lake, China.

见到或听到的鸟类, 飞过样线但未在样线内停留的不计(张竞成等, 2008)。2007–2010年, 每个月对每个岛屿重复调查5次; 2011–2013年, 每个月对每个岛屿重复调查3次。所有调查数据合并处理, 即某种鸟类在某一岛屿上出现 (presence) 记为1, 不出现 (absence) 记为0。所有调查岛屿一天内不进行重复调查, 并避免在相邻两天调查同一岛屿。本文研究对象为繁殖鸟类, 所以调查者需要对具有繁殖行为 (筑巢、抚育雏鸟、领域行为等) 的鸟类进行标注, 方便分析研究中的数据筛选。

2.3 栖息地特征参数

栖息地特征参数包括调查岛屿面积(Area, A)、隔离度(Isolation, I)。目前常用的隔离度计算方法主要有3种: 岛屿边缘距最近大陆直线最短距离(distance to the nearest mainland)、岛屿边缘距最近岛屿直线最短距离(distance to nearby nearest island)、岛屿边缘距最近较大岛屿直线最短距离(distance to nearby larger island) (Si et al, 2014)。这3种不同的隔离度计算方法所计算出的格局均相似(图2, 附录1), 因此选取了其中适合本研究数据的隔离度计算方法, 即岛屿边缘距最近大陆距离(Wang et al, 2010, 2011)。岛屿面积(ha)、隔离度(m)均使用ArcView 3.2对千岛湖地区景观地形参数图

表1 千岛湖36个调查岛屿的各项参数
Table 1 Characteristics of 36 studied islands in the Thousand Island Lake, China

| 岛屿编号 Island code | 面积 Area (ha) | 隔离度 Isolation (m) | 样线长度 Total length of transects (m) |
|---------------------|-----------------|----------------------|---------------------------------------|
| 1 | 1,289.23 | 897 | 3,200 |
| 2 | 143.19 | 1,415 | 1,600 |
| 3 | 109.03 | 965 | 1,600 |
| 4 | 55.08 | 954 | 800 |
| 5 | 46.37 | 730 | 800 |
| 6 | 35.64 | 2,110 | 800 |
| 7 | 32.29 | 1,937 | 800 |
| 8 | 5.69 | 22 | 375 |
| 9 | 3.42 | 583 | 300 |
| 10 | 2.90 | 1,785 | 275 |
| 11 | 2.83 | 1,238 | 150 |
| 12 | 2.29 | 974 | 300 |
| 13 | 2.23 | 3,262 | 400 |
| 14 | 2.00 | 1,042 | 300 |
| 15 | 1.93 | 888 | 250 |
| 16 | 1.74 | 2,293 | 300 |
| 17 | 1.54 | 711 | 375 |
| 18 | 1.52 | 850 | 250 |
| 19 | 1.40 | 1,760 | 375 |
| 20 | 1.26 | 55 | 200 |
| 21 | 1.20 | 658 | 225 |
| 22 | 1.20 | 2,129 | 225 |
| 23 | 1.17 | 2,453 | 250 |
| 24 | 1.15 | 847 | 275 |
| 25 | 1.03 | 1,459 | 250 |
| 26 | 1.01 | 2,104 | 250 |
| 27 | 0.96 | 3,134 | 250 |
| 28 | 0.91 | 1,340 | 275 |
| 29 | 0.86 | 2,322 | 225 |
| 30 | 0.83 | 2,299 | 275 |
| 31 | 0.83 | 1,099 | 250 |
| 32 | 0.80 | 2,098 | 300 |
| 33 | 0.67 | 1,140 | 325 |
| 34 | 0.59 | 641 | 225 |
| 35 | 0.59 | 1,018 | 250 |
| 36 | 0.57 | 3,712 | 200 |

(1:10000)测量所得(张竞成等, 2008)。

2.4 鸟类扩散能力

在片断化生境中, 鸟类扩散能力常用鸟类的平均翅长(mm)与其平均体重(g)的立方根的比值来计算(Woinarski, 1989; Fischer & Lindenmayer, 2005), 其中鸟类的翅长、体重数据均参考《中国鸟类志》(赵正阶, 2001)。

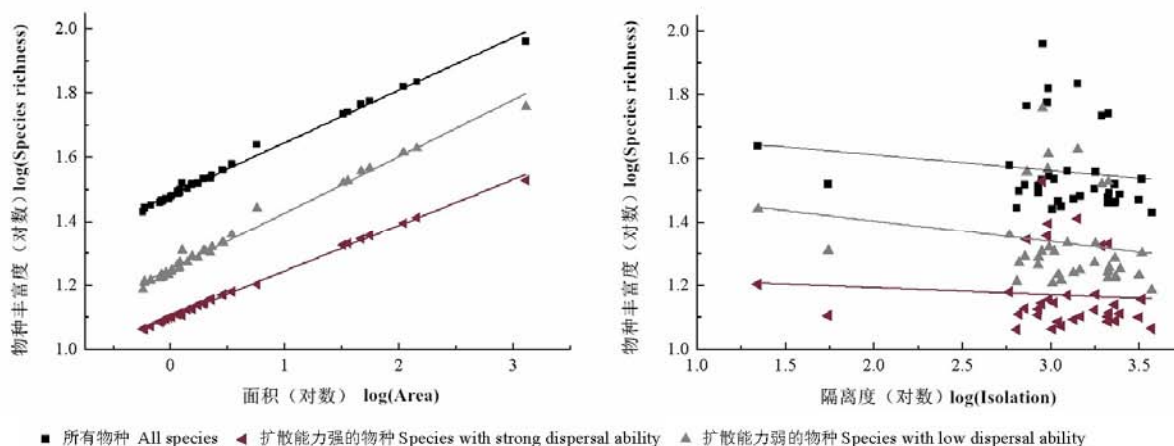


图2 三类物种丰富度与岛屿参数关系图

Fig. 2 The relationship of species richness of three kinds of bird group and island parameters

2.5 岛屿生物地理学参数

本研究使用以下生物地理学参数(Russell et al, 2006; Si et al, 2014):

迁入率(colonization rate, λ): 指物种 t 年时未出现在某一岛屿, 而 $t+1$ 年时出现在该岛并进行繁殖的概率。

灭绝率(extinction rate, μ): 指物种 t 年时在某一岛屿繁殖, 而 $t+1$ 年时未出现在该岛的概率。

观察灭绝率(observed extinction rate, δ): 指物种 t 年时在某一岛屿繁殖, 而 $t+1$ 年时却未出现在该岛, 且未发生营救效应(rescue effect), 即局部灭绝事件可能会被再迁入事件所掩盖(Brown & Kodric-Brown, 1977)的概率。因此, 可得 $\delta = \mu \times (1 - \lambda)$ 。

物种丰富度(species richness, S): 指某年某一岛屿上的物种数量。

周转率(turnover rate, T): 指 t 至 $t+1$ 年, 某岛屿迁入的物种数、观察到的灭绝物种数之和与两年间出现在该岛屿的物种数的比值。

2.6 数据分析

首先, 将鸟类物种的扩散能力大小与扩散能力中值进行比较, 比中值大的划分为扩散能力强(strong dispersal ability)的一类(附录2), 小于中值的则为扩散能力弱(low dispersal ability)的一类(附录3), 再进行数据的分析计算。

2.6.1 物种丰富度与岛屿参数关系

将物种丰富度分为3种: 总物种丰富度、扩散能力强的鸟类物种丰富度、扩散能力弱的鸟类物种丰

富度。主要的岛屿参数为岛屿面积和岛屿隔离度。对其分别进行对数转换后, 通过作图以及构建二元线性模型, 分析物种丰富度与岛屿参数之间的关系, 同时对不同扩散能力的鸟类物种丰富度与岛屿参数间关系进行斜率、系数、相关性等方面的对比研究。

2.6.2 模型构建

假设在 $t-1$ 年到 $t+1$ 年期间, 物种在某岛屿繁殖用P (presence)表示, 未繁殖用A (absence)表示, 则相邻两年内可能发生的周转事件可表示为: AA、AP、PA、PP, 对应的概率分别为 $1-\lambda$ 、 λ 、 δ 、 $1-\delta$ 。因为存在营救效应, 各周转事件并非相互独立, 需进行模型拟合。本文采用多变量逻辑斯蒂回归模型(multivariate logistic regression model)对岛屿参数(A , I)及系数(α_0 , α_1 , α_2 , β_0 , β_1 , β_2)进行拟合(Si et al, 2014)。

对于岛屿 i , 各周转事件的概率(probabilities, Pr)分别为:

$$Pr(AA) = 1 - \lambda_i \quad (1)$$

$$Pr(AP) = \lambda_i = \frac{1}{1 + e^{-(\alpha_0 + \alpha_1 A_i + \alpha_2 I_i)}} \quad (2)$$

$$Pr(PA) = \delta_i = \mu_i \times (1 - \lambda_i) = \frac{1}{1 + e^{-(\beta_0 + \beta_1 A_i + \beta_2 I_i)}} \times (1 - \lambda_i) \quad (3)$$

$$Pr(PP) = 1 - \delta_i \quad (4)$$

设岛屿 i 所有鸟类的各周转事件数(AA、AP、PA、PP)分别为 a_i 、 b_i 、 c_i 、 d_i , 对于数据整体而言, 该

似然函数(likelihood function, L)为:

$$L = \prod_{i=1}^n (1 - \lambda_i)^{a_i} \lambda_i^{b_i} \delta_i^{c_i} (1 - \delta_i)^{d_i} \quad (5)$$

利用最大似然法(maximum likelihood)对所有数据进行拟合, 即可求得模型各参数。

2.6.3 模型选择与多模型推断

推导所得似然函数含有4个回归参数 α_1 、 α_2 、 β_1 、 β_2 , 则共有16个备选模型。继而使用赤池信息准则(Akaike's Information Criterion, AIC)对模型进行选择。同时, 利用模型权重(model weighting, w)和模型平均(model averaging)对所有备选模型进行校正。

由于该方法选择的是所有备选模型中AIC值最小的模型, 容易忽略具有相似权重的备选模型, 从而产生偏差(Burnham & Anderson, 2002), 因此需要继续采用模型平均法(如下步骤)进行进一步的模型推断。

置信模型集的确定: 按照AIC值大小将所有备选模型进行排序, 再将模型权重 w_i 累积相加, 直至其恰好大于0.95; 或者, 选择所有 ΔAIC 值小于2 (即模型权重类似)的备选模型(Anderson, 2008)。

岛屿参数相对重要值的计算: 分别对含有岛屿参数 A 、 I 的所有模型的权重值进行相加, 即可得到岛屿参数 A 、 I 的相对重要值(Burnham & Anderson, 2002)。

生物地理学参数的计算: 需使用的生物地理学参数包括迁入率(λ)和观察灭绝率(δ), 应分别计算包含两者的模型中权重 w_i 的加权平均, 公式如下:

$$\hat{Y} = \sum_{i=1}^R w_i \hat{Y}_i \quad (6)$$

其中, \hat{Y} 为加权平均的预测值, \hat{Y}_i 为模型 i 的预测值。通过计算加权平均后的迁入率(λ)和观察灭绝率(δ), 即可进一步计算出周转率的值。

模型平均后的预测回归系数: 计算包含该系数的模型中权重 w_i 的加权平均。

本文的统计分析均使用R语言(R Development Core Team, 2014), 及maxLik包(Toomet & Henningsen, 2012)、MuMIn包(Bartoń, 2013)、vegan包(Oksanen et al, 2014)进行。

3 结果

3.1 物种丰富度与岛屿参数的关系

鸟类物种总丰富度、扩散能力强的鸟类物种丰富度、扩散能力弱的鸟类物种丰富度都随着岛屿面积的增加而增加, 符合种-面积关系曲线(species-area relationship, SAR) (Arrhenius, 1921; Scheiner, 2003)。由图2, 表2可知, 随着岛屿面积增大, 扩散能力弱的鸟类物种丰富度增加的速度快于扩散能力强的鸟类。

同时, 鸟类物种总丰富度、扩散能力强的鸟类物种丰富度、扩散能力弱的鸟类物种丰富度都随着岛屿隔离度的增加而减少(图2, 表2)。其中, 减少最快的是扩散能力弱的鸟类, 其次是所有鸟类物种, 而扩散能力强的鸟类物种丰富度下降的速率较为缓慢。

3.2 不同扩散能力鸟类的生物地理学参数

由于岛屿是根据面积从大到小进行排序编号, 由图3和表3可知, 对于扩散能力强的鸟类, 迁入率随着面积的增大而增大, 灭绝率对面积变化的敏感度远不如迁入率, 物种周转率随面积的增加而小幅度减小。

扩散能力弱的鸟类的迁入率随着面积的增大而增大, 灭绝率随着面积的减小而迅速上升, 物种周转率随面积的增加呈倍数性减小。

3.3 模型选择结果与岛屿地理参数的相对重要值

对于扩散能力强的鸟类, 由AIC值确定的最优模型仅包括面积, 不包括隔离度(附录4)。面积对于迁入率的相对重要值为1, 对于灭绝率的相对重要值为0.63; 隔离度对于迁入率的相对重要值为0.27, 对于灭绝率的相对重要值为0.31 (表4)。

对于扩散能力弱的鸟类, 由AIC值确定的最优模型也仅包括面积, 不包括隔离度(附录5)。面积对于迁入率和灭绝率的相对重要值皆为1; 隔离度对于迁入率的相对重要值为0.44, 对于灭绝率的相对重要值为0.38 (表4)。

4 讨论

4.1 物种丰富度

岛屿生物地理学理论预测面积越大、隔离度越小的岛屿将会拥有更多的物种(Diamond, 1975; Burns & Neufeld, 2009)。我们的结果显示, 无论是

表2 三类物种丰富度与岛屿参数关系
Table 2 Relationship of species richness of three kinds of bird group and island parameters

| 物种丰富度 Species richness | 系数 Coefficient | | | | |
|---|----------------|---------------|--------------|-------|-----------|
| | 面积 Area | 隔离度 Isolation | 截距 Intercept | R^2 | F |
| 鸟类物种 All birds | 0.699*** | -0.140 | 39.548*** | 0.534 | 18.896*** |
| 扩散能力强的鸟类 Birds with strong dispersal ability | 0.709*** | -0.097 | 15.408*** | 0.530 | 18.606*** |
| 扩散能力弱的鸟类 Birds with low dispersal ability | 0.693*** | -0.163 | 24.140*** | 0.536 | 19.053*** |

*** $P < 0.001$

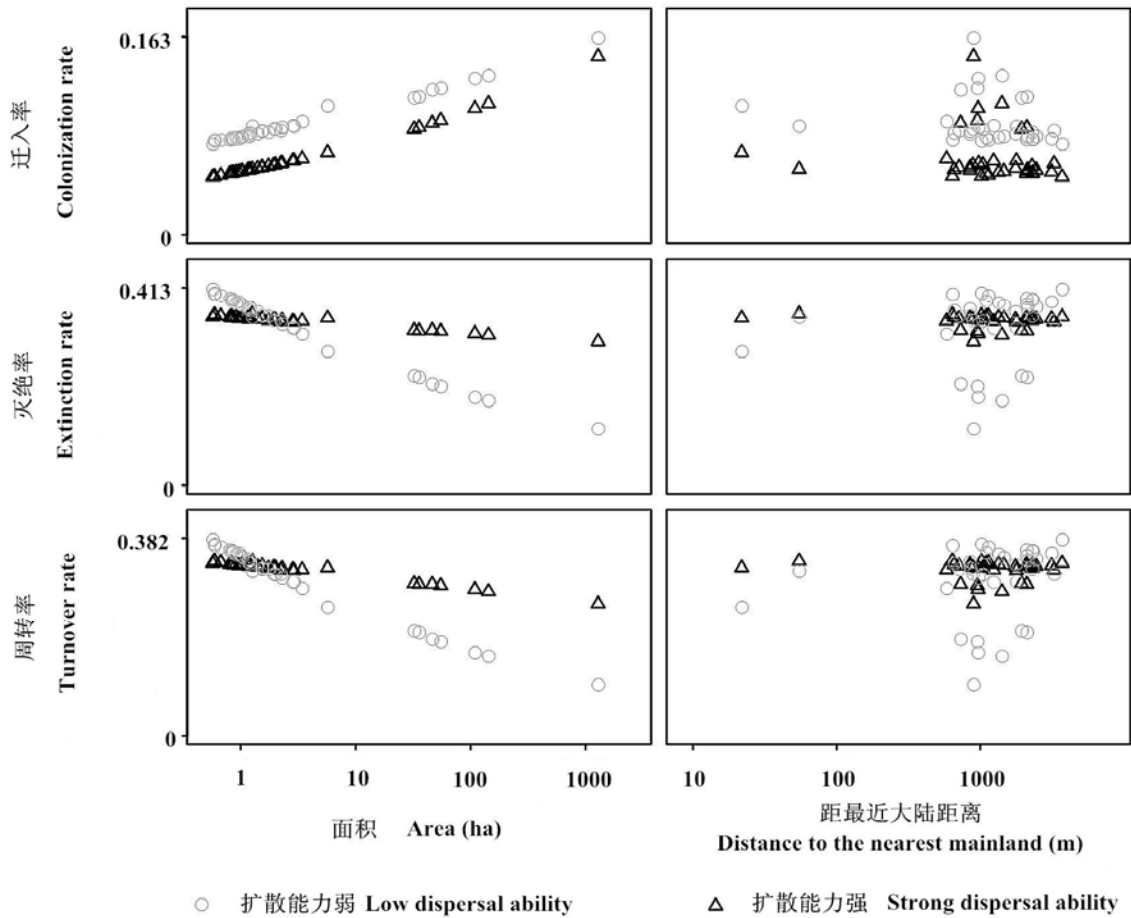


图3 千岛湖36个岛屿繁殖鸟类生物地理学参数预测结果
Fig. 3 Predicted biogeographical parameters of breeding birds on 36 studied islands in the Thousand Island Lake

总物种丰富度，还是根据扩散能力分类后的物种丰富度，都随着面积的增大而明显地增加，且都随着隔离度的增加而缓慢减小，故支持岛屿生物地理学理论的预测。同时，该结果与此前有关千岛湖鸟类种-面积关系的所有研究结论亦保持一致，比如，张竞成等(2008)研究得到千岛湖雀形目鸟类物种丰富度与岛屿面积呈显著线性正相关；Wang等(2012)

利用4种回归模型对千岛湖鸟类物种的种-面积关系进行研究，发现任一模型中鸟类物种丰富度皆随面积增大而增大；Si等(2014)发现千岛湖繁殖鸟类物种丰富度与岛屿面积呈正相关关系。然而，以往关于岛屿隔离度对物种丰富度影响的研究却有不

符合岛屿生物地理学理论预测的例外，如李必成(2007)的研究表示体型较小和中等的鸟类物种丰富

表3 千岛湖36个岛屿不同扩散能力繁殖鸟类生物地理学参数预测结果
Table 3 Predicted biogeographical parameters of breeding birds on 36 studied islands in the Thousand Island Lake

| 岛屿 Island | 迁入率 | | 灭绝率 | | 周转率 | | 物种丰富度 | |
|--------------|---------------------------------|----------|---------------------------|----------|-----------------------|----------|--------------------------|----------|
| | Colonization rate (λ) | | Extinction rate (μ) | | Turnover rate (T) | | Species richness (S) | |
| | 强 Strong | 弱 Low | 强 Strong | 弱 Low | 强 Strong | 弱 Low | 强 Strong | 弱 Low |
| 1 | 0.146 | 0.163 | 0.300 | 0.120 | 0.256 | 0.101 | 33.85 | 57.41 |
| 2 | 0.108 | 0.132 | 0.313 | 0.179 | 0.280 | 0.156 | 25.88 | 42.62 |
| 3 | 0.104 | 0.129 | 0.316 | 0.187 | 0.283 | 0.162 | 24.91 | 41.26 |
| 4 | 0.094 | 0.121 | 0.321 | 0.209 | 0.291 | 0.184 | 22.72 | 37.02 |
| 5 | 0.092 | 0.120 | 0.323 | 0.214 | 0.293 | 0.188 | 22.15 | 36.24 |
| 6 | 0.088 | 0.115 | 0.322 | 0.227 | 0.294 | 0.201 | 21.50 | 33.72 |
| 7 | 0.087 | 0.114 | 0.323 | 0.231 | 0.295 | 0.204 | 21.19 | 33.23 |
| 8 | 0.068 | 0.107 | 0.349 | 0.282 | 0.325 | 0.252 | 15.99 | 27.74 |
| 9 | 0.063 | 0.094 | 0.343 | 0.318 | 0.321 | 0.288 | 15.15 | 22.90 |
| 10 | 0.061 | 0.090 | 0.341 | 0.331 | 0.320 | 0.301 | 14.88 | 21.46 |
| 11 | 0.061 | 0.091 | 0.342 | 0.330 | 0.321 | 0.300 | 14.79 | 21.60 |
| 12 | 0.059 | 0.089 | 0.344 | 0.339 | 0.324 | 0.309 | 14.30 | 20.90 |
| 13 | 0.059 | 0.087 | 0.341 | 0.346 | 0.321 | 0.316 | 14.36 | 20.05 |
| 14 | 0.058 | 0.088 | 0.345 | 0.345 | 0.325 | 0.315 | 14.01 | 20.33 |
| 15 | 0.057 | 0.085 | 0.346 | 0.346 | 0.326 | 0.316 | 13.92 | 20.29 |
| 16 | 0.056 | 0.087 | 0.344 | 0.356 | 0.325 | 0.326 | 13.79 | 19.32 |
| 17 | 0.055 | 0.086 | 0.348 | 0.356 | 0.329 | 0.325 | 13.42 | 19.57 |
| 18 | 0.055 | 0.084 | 0.348 | 0.358 | 0.329 | 0.327 | 13.41 | 19.41 |
| 19 | 0.055 | 0.090 | 0.346 | 0.365 | 0.327 | 0.334 | 13.31 | 18.69 |
| 20 | 0.054 | 0.085 | 0.357 | 0.353 | 0.338 | 0.321 | 12.78 | 20.41 |
| 21 | 0.053 | 0.082 | 0.350 | 0.368 | 0.332 | 0.337 | 12.91 | 18.70 |
| 22 | 0.053 | 0.082 | 0.347 | 0.373 | 0.328 | 0.343 | 13.01 | 18.04 |
| 23 | 0.053 | 0.082 | 0.347 | 0.375 | 0.328 | 0.345 | 12.97 | 17.87 |
| 24 | 0.053 | 0.084 | 0.350 | 0.371 | 0.331 | 0.340 | 12.84 | 18.41 |
| 25 | 0.052 | 0.082 | 0.349 | 0.379 | 0.331 | 0.348 | 12.67 | 17.72 |
| 26 | 0.052 | 0.081 | 0.348 | 0.382 | 0.330 | 0.351 | 12.66 | 17.46 |
| 27 | 0.052 | 0.080 | 0.348 | 0.386 | 0.330 | 0.355 | 12.60 | 17.08 |
| 28 | 0.051 | 0.081 | 0.350 | 0.385 | 0.332 | 0.353 | 12.42 | 17.35 |
| 29 | 0.051 | 0.080 | 0.349 | 0.390 | 0.332 | 0.359 | 12.36 | 16.88 |
| 30 | 0.051 | 0.079 | 0.350 | 0.392 | 0.332 | 0.361 | 12.29 | 16.77 |
| 31 | 0.051 | 0.081 | 0.352 | 0.388 | 0.334 | 0.357 | 12.22 | 17.15 |
| 32 | 0.050 | 0.079 | 0.350 | 0.393 | 0.333 | 0.362 | 12.21 | 16.70 |
| 33 | 0.049 | 0.079 | 0.353 | 0.399 | 0.336 | 0.368 | 11.82 | 16.45 |
| 34 | 0.048 | 0.079 | 0.356 | 0.402 | 0.339 | 0.371 | 11.54 | 16.34 |
| 35 | 0.048 | 0.078 | 0.355 | 0.405 | 0.338 | 0.373 | 11.58 | 16.11 |
| 36 | 0.048 | 0.076 | 0.351 | 0.413 | 0.334 | 0.382 | 11.62 | 15.37 |

度与岛屿隔离度无关, 产生该结果的原因或许是因为其调查岛屿的隔离度变化范围较窄, 不足以引起物种丰富度的改变(Watling & Donnelly, 2006), 或者体型较小的鸟类物种对隔离度不敏感(Bellamy et al, 1996)。尽管如此, 鸟类体型对岛屿隔离度与物种丰富度关系存在影响的结论却与本研究相类似。

通过扩散能力不同的鸟类物种的结果对比, 我

们发现扩散能力弱的鸟类物种丰富度随面积增加而增加的速率大于扩散能力强的鸟类, 且高于所有鸟类物种丰富度的增速水平。该结果表明, 面积对扩散能力弱的鸟类物种更为重要, 因为面积越小, 岛屿上的生存资源就相对越少(Laurance, 2008; LaManna et al, 2015), 而由于扩散能力的限制, 面积较小的岛屿上扩散能力弱的鸟类生存概率也越

表4 岛屿地理参数的相对重要值与不同扩散能力的鸟类模型平均后的迁入率和灭绝率的系数估计
Table 4 Relative importance and weighted average parameter estimates for area and isolation as predictors of colonization (α) and extinction (β) rates across 36 islands

| 岛屿参数 Island parameter | 迁入率 Colonization rate | | | | 灭绝率 Extinction rate | | | |
|--------------------------|-----------------------|-------|----------------|----------------|---------------------|-------|----------------|-----------------|
| | 重要值 Importance | | α | | 重要值 Importance | | β | |
| | 强 Strong | 弱 Low | 强 Strong | 弱 Low | 强 Strong | 弱 Low | 强 Strong | 弱 Low |
| 面积 Area | 1.00 | 1.00 | 0.159 ± 0.050* | 0.107 ± 0.049* | 0.63 | 1.00 | -0.053 ± 0.060 | -0.208 ± 0.058* |
| 隔离度 Isolation | 0.27 | 0.44 | -0.002 ± 0.103 | -0.057 ± 0.091 | 0.31 | 0.38 | -0.042 ± 0.129 | 0.055 ± 0.109 |

* $P < 0.05$.

小, 即不同鸟类物种存在不同的适宜生存的面积阈值(Spengler et al, 2011)。

我们同时发现, 扩散能力弱的鸟类物种丰富度随隔离度增加而减少的速率远远大于扩散能力强的鸟类, 这说明对于扩散能力强的鸟类, 隔离度并不能对其造成显著影响(Spengler et al, 2011)。千岛湖所有调查岛屿距大陆直线距离的最大值为3,712 m, 该距离对大多数扩散能力强的鸟类而言可能并不存在地理隔离障碍(Si et al, 2014)。而对于扩散能力弱的鸟类, 如强脚树莺(*Cettia fortipes*)、白腰文鸟(*Lonchura striata*)等, 隔离度达到一定距离之后, 确实会对其产生扩散限制作用。这与Heiser等(2014)的研究不谋而合: 水域距离对不同扩散能力的物种产生了筛选作用, 扩散能力强的物种可以跨越该距离, 而扩散能力弱的物种则被该距离所限制。在3种不同的隔离度计算方法中, 产生的格局均类似, 也印证了该结论。

4.2 迁入率与灭绝率

根据计算结果, 面积对扩散能力强的物种迁入率、扩散能力弱的物种迁入率和灭绝率的相对重要值均为1, 说明面积是影响鸟类迁入—灭绝动态的重要因素, 对扩散能力强的物种迁入率、扩散能力弱的物种迁入率及灭绝率都至关重要。

面积对扩散能力弱的物种灭绝率的相对重要值大幅度高于扩散能力强的鸟类物种, 说明面积对于扩散能力弱的物种的灭绝率是决定性的, 但是对于扩散能力强的物种并非决定性因素。其原因可能是面积小的岛屿只能支持较少的物种(Burns & Neufeld, 2009), 扩散能力弱的物种若无法在所处岛屿继续生存, 扩散能力又有限制, 则可能造成灭绝率的上升。

隔离度对扩散能力弱的物种迁入率的相对重要值接近扩散能力强的物种的两倍, 说明隔离度对扩散能力弱的物种的迁入限制较大(Spengler et al,

2011), 表明部分岛屿的隔离度可能已经超过扩散能力弱的物种的扩散能力范围。

同时, 隔离度对扩散能力不同的鸟类物种的迁入率、灭绝率的影响均不如面积对其影响显著, 可能是因为目前仍没有统一完善的计算生物学上的隔离度的方法(Lomolino, 1996)。本研究所采用的隔离度是指岛屿距最近大陆的直线距离, 而千岛湖岛屿林立, 岛屿边缘间的复杂布局很可能会影响该方法计算出的隔离度的生物学意义(Si et al, 2014)。

4.3 周转率

陆生动植物的周转率一般在10%以内(Schoener, 1983; Diamond & May, 1997; Panitsa et al, 2008), 本研究得到的扩散能力不同的鸟类物种周转率均高于30% (分别为32.1%和30.4%), 说明千岛湖繁殖鸟类的周转率大幅度高于一般动植物的周转水平。该结果产生的原因或可归纳为以下两点: 一是千岛湖岛屿植被在建造新安江大坝之前进行过全面的砍伐, 目前仍处于次生演替阶段(Si et al, 2014), 且马尾松作为优势种所占据的比例较高, 整体生境类型不够丰富, 这些因素均可能导致物种因为无法获取适宜生存条件而增加岛屿间的转移或提高灭绝率(Russell et al, 2006); 二是千岛湖属于陆桥岛屿系统, 可能会存在“物种释放”(species relaxation)的过程(Laurance, 2008), 即随时间发展物种会发生缓慢丧失的现象(Mikkelsen, 1993), 导致灭绝率上升, 从而提高周转率。

对于不同扩散能力的鸟类, 扩散能力强的物种周转率高于扩散能力弱的物种周转率, 可能有以下两种解释: (1)扩散能力强的物种受到扩散限制的影响相对较小(Spengler et al, 2011), 因此当所处岛屿无法满足其需求时即可转移至其他岛屿, 而扩散能力弱的物种则由于受到距离限制而难以转移(Burns & Neufeld, 2009); (2)根据最佳觅食理论(optimal forage theory), 岛屿间的转移对于扩散能力弱的鸟

类所需代价较大, 这使其倾向于选择留在原地 (Russell et al, 2006)。

5 结论

千岛湖繁殖鸟类物种丰富度随面积、隔离度的变化符合岛屿生物地理学理论的预测: 扩散能力弱的物种丰富度更易受岛屿面积与隔离度的影响; 岛屿面积对不同扩散能力的鸟类的迁入率、扩散能力弱的鸟类的灭绝率影响程度皆大, 而隔离度对扩散能力弱的鸟类影响相对较大; 扩散能力强的鸟类物种较扩散能力弱的鸟类物种具有更高的周转率。因此, 鸟类扩散能力影响其物种丰富度、迁入率、灭绝率和周转率, 从而进一步影响其群落动态。

致谢: 浙江省淳安县林业局和千岛湖国家森林公园管理部门对研究给予支持, 当地渔民为本研究提供了合作与帮助, 特此致谢!

参考文献

- Anderson DR (2008) Model-Based Inference in the Life Sciences: a Primer on Evidence. Springer-Verlag, New York.
- Aranda SC, Gabriel R, Borges PA, Santos A, Hortal J, Baselga A, Lobo JM (2013) How do different dispersal modes shape the species-area relationship? Evidence for between-group coherence in the Macaronesian flora. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 483–493.
- Arrhenius O (1921) Species and area. *Journal of Ecology*, 9, 95–99.
- Bartoń K (2013) MuMIn: multi-model inference. <http://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>. (accessed on 2015-12-06)
- Bellamy RE, Hinsley SA, Newton I (1996) Factors influencing bird species number in small woods in south-east England. *Journal of Applied Ecology*, 33, 249–262.
- Brown JH, Kodric-Brown A (1977) Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology*, 58, 445–449.
- Burnham KP, Anderson DR (2002) Model Selection and Multi-model Inference: A Practical Information-theoretic Approach, 2nd edn. Springer-Verlag, New York.
- Burns KC, Neufeld CJ (2009) Plant extinction dynamics in an insular metacommunity. *Oikos*, 118, 191–198.
- Cody ML (2006) Plants on Islands: Diversity and Dynamics on a Continental Archipelago. University of California Press, Oakland.
- Diamond JM (1969) Avifaunal equilibria and species turnover rates on the Channel Islands of California. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 64, 57–63.
- Diamond JM (1975) The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biological Conservation*, 7, 129–146.
- Diamond JM, Marshall AG (1977) Distributional ecology of New Hebridean birds: a species kaleidoscope. *Journal of Animal Ecology*, 46, 703–727.
- Diamond JM, May RM (1977) Species turnover rates on islands: dependence on census interval. *Science*, 197, 266–270.
- Drakare S, Lennon JJ, Hillebrand H (2006) The imprint of the geographical, evolutionary and ecological context on species-area relationships. *Ecology Letters*, 9, 215–227.
- Fischer J, Lindenmayer DB (2005) Nestedness in fragmented landscapes: a case study on birds, arboreal marsupials and lizards. *Journal of Biogeography*, 32, 1737–1750.
- Foufopoulos J, Mayer GC (2007) Turnover of passerine birds on islands in the Aegean Sea (Greece). *Journal of Biogeography*, 34, 1113–1123.
- Franzén M, Schweiger O, Betzholtz PE (2012) Species-area relationships are controlled by species traits. *PLoS ONE*, 7, e37359.
- Gaston KJ (2003) The Structure and Dynamics of Geographic Ranges. Oxford University Press, Oxford.
- Heiser M, Dapporto L, Schmitt T (2014) Coupling impoverishment analysis and partitioning of beta diversity allows a comprehensive description of Odonata biogeography in the Western Mediterranean. *Organisms Diversity & Evolution*, 14, 203–214.
- Husté A, Boulinier T (2007) Determinants of local extinction and turnover rates in urban bird communities. *Ecological Applications*, 17, 168–180.
- Kisel Y, McInnes L, Toomey NH, Orme CDL (2011) How diversification rates and diversity limits combine to create large-scale species-area relationships. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 366, 2514–2525.
- Krauss J, Steffan-Dewenter I, Tscharnkte T (2003) Local species immigration, extinction, and turnover of butterflies in relation to habitat area and habitat isolation. *Oecologia*, 137, 591–602.
- LaManna JA, Hemenway AB, Boccadori V, Martin TE (2015) Bird species turnover is related to changing predation risk along a vegetation gradient. *Ecology*, 96, 1670–1680.
- Laurance WF (2008) Theory meets reality: how habitat fragmentation research has transcended island biogeographic theory. *Biological Conservation*, 141, 1731–1744.
- Li BC (2007) Occurrence Patterns of Bird Community and Breeding Ecology of White-eared Night-heron (*Gorsachius magnificus*) in Thousand Island Lake, China. PhD dissertation, Zhejiang University, Hangzhou. (in Chinese with English abstract) [李必成 (2007) 千岛湖岛屿鸟类多样性格局与海南鸛繁殖生态学研究. 博士学位论文, 浙江大学, 杭州.]
- Lomolino MV (1996) Investigating causality of nestedness of insular communities: selective immigrations or extinc-

- tions? *Journal of Biogeography*, 23, 699–703.
- Losos JB, Ricklefs RE (2010) *The Theory of Island Biogeography Revisited*. Princeton University Press, Princeton.
- Lowry E, Lester SE (2006) The biogeography of plant reproduction: potential determinants of species' range sizes. *Journal of Biogeography*, 33, 1975–1982.
- MacArthur RH, Wilson EO (1963) An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17, 373–387.
- MacArthur RH, Wilson EO (1967) *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Manne LL, Pimm SL, Diamond JM, Reed TM (1998) The form of the curves: a direct evaluation of MacArthur & Wilson's classic theory. *Journal of Animal Ecology*, 67, 784–794.
- Mikkelsen GM (1993) How do food webs fall apart? A study of changes in trophic structure during relaxation on habitat fragments. *Oikos*, 67, 539–547.
- Morrison LW (2010) Disequilibrium island turnover dynamics: a 17-year record of Bahamian ants. *Journal of Biogeography*, 37, 2148–2157.
- Nilsson IN, Nilsson SG (1982) Turnover of vascular plant species on small islands in Lake Möckeln, South Sweden 1976–1980. *Oecologia*, 53, 128–133.
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Wagner H (2014) *Vegan: Community Ecology Package*. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>. (accessed on 2015-12-06)
- Panitsa M, Tzanoudakis D, Sfenthourakis S (2008) Turnover of plants on small islets of the eastern Aegean Sea within two decades. *Journal of Biogeography*, 35, 1049–1061.
- Patiño J, Weigelt P, Guilhaumon F, Kreft H, Triantis KA, Naranjo-Cigala A, Solymos P, Vanderpoorten A (2014) Differences in species–area relationships among the major lineages of land plants: a macroecological perspective. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 1275–1283.
- Pitta E, Kassara C, Tzanatos E, Giokas S, Sfenthourakis S (2014) Between-island compositional dissimilarity of avian communities. *Ecological Research*, 29, 835–841.
- R Development Core Team (2014) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. <http://www.r-project.org>. (accessed on 2015-12-06)
- Ricklefs RE, Renner SS (2012) Global correlations in tropical tree species richness and abundance reject neutrality. *Science*, 335, 464–467.
- Rosenzweig ML (1995) *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Russell GJ, Diamond JM, Reed TM, Pimm SL (2006) Breeding birds on small islands: island biogeography or optimal foraging? *Journal of Animal Ecology*, 75, 324–339.
- Scheiner SM (2003) Six types of species–area curves. *Global Ecology and Biogeography*, 12, 441–447.
- Schoener TW (1983) Rate of species turnover decreases from lower to higher organisms: a review of the data. *Oikos*, 41, 372–377.
- Si X, Baselga A, Leprieux F, Song X, Ding P (2016) Selective extinction drives taxonomic and functional alpha and beta diversities in island bird assemblages. *Journal of Animal Ecology*, 85, 409–418.
- Si X, Pimm SL, Russell GJ, Ding P (2014) Turnover of breeding bird communities on islands in an inundated lake. *Journal of Biogeography*, 41, 2283–2292.
- Spengler A, Hartmann P, Buchori D, Schulze CH (2011) How island size and isolation affect bee and wasp ensembles on small tropical islands: a case study from Kepulauan Seribu, Indonesia. *Journal of Biogeography*, 38, 247–258.
- Toomet O, Henningsen A (2012) *MaxLik: Maximum Likelihood Estimation*. <http://CRAN.R-project.org/package=maxLik>. (accessed on 2015-12-06)
- Wang Y, Bao Y, Yu M, Xu G, Ding P (2010) Nestedness for different reasons: the distributions of birds, lizards and small mammals on islands of an inundated lake. *Diversity and Distributions*, 16, 862–873.
- Wang Y, Chen S, Ding P (2011) Testing multiple assembly rule models in avian communities on islands of an inundated lake, Zhejiang Province, China. *Journal of Biogeography*, 38, 1330–1344.
- Wang Y, Zhang J, Feeley KJ, Jiang P, Ding P (2009) Life-history traits associated with fragmentation vulnerability of lizards in the Thousand Island Lake, China. *Animal Conservation*, 12, 329–337.
- Wang Y, Zhang M, Wang S, Ding Z, Zhang J, Sun J, Li P, Ding P (2012) No evidence for the small-island effect in avian communities on islands of an inundated lake. *Oikos*, 121, 1945–1952.
- Watling JI, Donnelly MA (2006) Fragments as islands: a synthesis of faunal responses to habitat patchiness. *Conservation Biology*, 20, 1016–1025.
- Whittaker RJ, Fernández-Palacios JM (2007) *Island Biogeography: Ecology, Evolution, and Conservation*, 2nd edn. Oxford University Press, Oxford.
- Woinarski JCZ (1989) Some life history comparisons of small leaf-gleaning bird species of south-eastern Australia. *Corella*, 13, 73–80.
- Zhang JC, Wang YP, Jiang PP, Li P, Yu MJ, Ding P (2008) Nested analysis of passeriform bird assemblages in the Thousand Island Lake region. *Biodiversity Science*, 16, 321–331. (in Chinese with English abstract) [张竞成, 王彦平, 蒋萍萍, 李鹏, 于明坚, 丁平 (2008) 千岛湖雀形目鸟类群落嵌套结构分析. *生物多样性*, 16, 321–331.]
- Zhao ZJ (2001) *A Handbook of the Birds of China*. Jilin Science and Technology Press, Changchun. (in Chinese) [赵正阶 (2001) *中国鸟类志*. 吉林科学技术出版社, 长春.]

(责任编辑: 李义明 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 千岛湖36个岛屿繁殖鸟类生物地理学参数计算结果

Appendix 1 Predicted biogeographical parameters of breeding birds on 36 studied islands in the Thousand Island Lake, China
[http:// www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016209-1.pdf](http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016209-1.pdf)

附录2 千岛湖扩散能力强的鸟类物种名录

Appendix 2 The list of birds with strong dispersal ability in the Thousand Island Lake, China
[http:// www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016209-2.pdf](http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016209-2.pdf)

附录3 千岛湖扩散能力弱的鸟类物种名录

Appendix 3 The list of birds with low dispersal ability in the Thousand Island Lake, China
[http:// www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016209-3.pdf](http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016209-3.pdf)

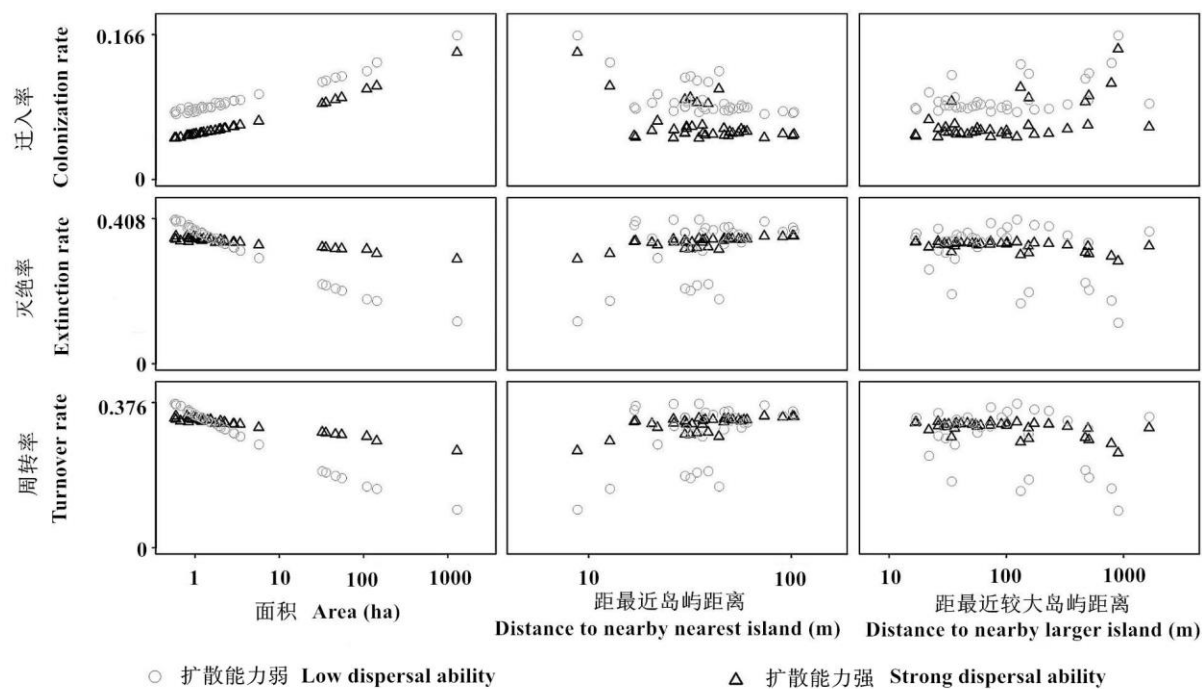
附录4 36个岛屿扩散能力强的繁殖鸟类基于 ΔAIC 的迁入率和灭绝率的备选模型与模型选择结果

Appendix 4 All candidate models for predicting colonization and extinction rates of birds with strong dispersal ability simultaneously according to ΔAIC on 36 islands
[http:// www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016209-4.pdf](http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016209-4.pdf)

附录5 36个岛屿扩散能力弱的繁殖鸟类基于 ΔAIC 的迁入率和灭绝率的备选模型与模型选择结果

Appendix 5 All candidate models for predicting colonization and extinction rates of birds with low dispersal ability simultaneously according to ΔAIC on 36 islands
[http:// www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016209-5.pdf](http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2016209-5.pdf)

吴奕如, 斯幸峰, 陈传武, 曾頔, 赵郁豪, 李家琦, 丁平. 千岛湖陆桥岛屿繁殖鸟类的扩散能力差异对群落动态的影响. 生物多样性, 2016, **24** (10): 1143–1153.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2016209>



附录1 千岛湖36个岛屿繁殖鸟类生物地理学参数计算结果
Appendix 1 Predicted biogeographical parameters of breeding birds on 36 studied islands in the Thousand Island Lake, China

吴奕如, 斯幸峰, 陈传武, 曾頔, 赵郁豪, 李家琦, 丁平. 千岛湖陆桥岛屿繁殖鸟类的扩散能力差异对群落动态的影响. 生物多样性, 2016, **24** (10): 1143–1153.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2016209>

附录2 千岛湖扩散能力强的鸟类物种名录

Appendix 2 The list of birds with strong dispersal ability in the Thousand Island Lake, China

| 物种 Species | 体重 Mass (g) | 翅长 Length of the wing (mm) | 扩散能力 Dispersal ability |
|---------------------------------------|-------------|----------------------------|------------------------|
| 红尾伯劳 <i>Lanius cristatus</i> | 33.00 | 87.50 | 27.28 |
| 珠颈斑鸠 <i>Streptopelia chinensis</i> | 161.25 | 149.75 | 27.51 |
| 大山雀 <i>Parus major</i> | 14.33 | 67.50 | 27.79 |
| 黄腹山雀 <i>Parus venustulus</i> | 11.30 | 62.40 | 27.81 |
| 棕脸鹟莺 <i>Abroscopus albogularis</i> | 4.25 | 46.00 | 28.40 |
| 丝光椋鸟 <i>Sturnus sericeus</i> | 75.00 | 120.00 | 28.46 |
| 小黑领噪鹛 <i>Garrulax monileger</i> | 82.00 | 124.50 | 28.66 |
| 黑领椋鸟 <i>Gracupica nigricollis</i> | 159.75 | 159.25 | 29.35 |
| 栗背短脚鹬 <i>Hemixos castanonotus</i> | 39.00 | 99.75 | 29.41 |
| 金翅雀 <i>Carduelis sinica</i> | 18.25 | 77.80 | 29.55 |
| 白额燕尾 <i>Enicurus leschenaulti</i> | 45.75 | 107.00 | 29.92 |
| 灰树鹊 <i>Dendrocitta formosae</i> | 97.50 | 141.75 | 30.80 |
| 大斑啄木鸟 <i>Dendrocopos major</i> | 69.13 | 127.25 | 31.01 |
| 山斑鸠 <i>Streptopelia orientalis</i> | 242.50 | 193.75 | 31.07 |
| 绿翅短脚鹬 <i>Hypsipetes maclellandii</i> | 39.00 | 106.13 | 31.29 |
| 灰喉山椒鸟 <i>Pericrocotus solaris</i> | 16.50 | 80.25 | 31.52 |
| 黑短脚鹬 <i>Hypsipetes leucocephalus</i> | 53.75 | 119.25 | 31.60 |
| 小灰山椒鸟 <i>Pericrocotus cantonensis</i> | 21.00 | 88.50 | 32.08 |
| 乌鸫 <i>Turdus merula</i> | 96.50 | 149.00 | 32.48 |
| 喜鹊 <i>Pica pica</i> | 221.50 | 202.00 | 33.39 |
| 松鸦 <i>Garrulus glandarius</i> | 155.00 | 181.75 | 33.83 |
| 噪鹛 <i>Eudynamys scolopacea</i> | 211.75 | 202.75 | 34.02 |
| 红嘴蓝鹊 <i>Urocissa erythrorhyncha</i> | 176.75 | 191.75 | 34.17 |
| 星头啄木鸟 <i>Dendrocopos canicapillus</i> | 26.75 | 104.75 | 35.03 |
| 灰卷尾 <i>Dicrurus leucophaeus</i> | 50.25 | 140.25 | 38.01 |
| 黑卷尾 <i>Dicrurus macrocercus</i> | 51.00 | 141.00 | 38.02 |
| 发冠卷尾 <i>Dicrurus hottentottus</i> | 87.50 | 169.25 | 38.12 |
| 四声杜鹃 <i>Cuculus micropterus</i> | 118.50 | 198.50 | 40.41 |
| 金腰燕 <i>Cecropis daurica</i> | 23.50 | 118.00 | 41.20 |
| 小杜鹃 <i>Cuculus poliocephalus</i> | 57.75 | 159.75 | 41.33 |
| 中杜鹃 <i>Cuculus saturatus</i> | 104.25 | 200.00 | 42.50 |
| 家燕 <i>Hirundo rustica</i> | 17.75 | 111.00 | 42.55 |
| 大杜鹃 <i>Cuculus canorus</i> | 119.75 | 213.25 | 43.26 |
| 普通夜鹰 <i>Caprimulgus indicus</i> | 94.75 | 206.00 | 45.19 |

吴奕如, 斯幸峰, 陈传武, 曾頔, 赵郁豪, 李家琦, 丁平. 千岛湖陆桥岛屿繁殖鸟类的扩散能力差异对群落动态的影响. 生物多样性, 2016, **24** (10): 1143–1153.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2016209>

附录3 千岛湖扩散能力弱的鸟类物种名录

Appendix 3 The list of birds with low dispersal ability in the Thousand Island Lake, China

| 物种 Species | 体重 Mass (g) | 翅长 Length of the wing (mm) | 扩散能力 Dispersal ability |
|---|-------------|----------------------------|------------------------|
| 灰胸竹鸡 <i>Bambusicola thoracicus</i> | 277.25 | 125.75 | 19.28 |
| 环颈雉 <i>Phasianus colchicus</i> | 1,196.00 | 222.00 | 20.91 |
| 棕褐短翅莺 <i>Bradypterus luteoventris</i> | 12.75 | 51.00 | 21.83 |
| 纯色山鹧鸪 <i>Prinia inornata</i> | 9.00 | 46.38 | 22.29 |
| 白腰文鸟 <i>Lonchura striata</i> | 12.00 | 51.18 | 22.35 |
| 斑文鸟 <i>Lonchura punctulata</i> | 14.25 | 54.45 | 22.46 |
| 斑胸钩嘴鹛 <i>Pomatorhinus erythrocnemis</i> | 61.25 | 90.00 | 22.83 |
| 白鹇 <i>Lophura nycthemera</i> | 1,491.25 | 261.75 | 22.91 |
| 画眉 <i>Garrulax canorus</i> | 60.50 | 90.50 | 23.05 |
| 灰翅噪鹛 <i>Garrulax cineraceus</i> | 50.25 | 86.00 | 23.31 |
| 红嘴相思鸟 <i>Leiothrix lutea</i> | 22.50 | 67.00 | 23.73 |
| 棕扇尾莺 <i>Cisticola juncidis</i> | 8.50 | 48.75 | 23.89 |
| 红头穗鹛 <i>Stachyris ruficeps</i> | 9.75 | 51.50 | 24.11 |
| 斑姬啄木鸟 <i>Picumnus innominatus</i> | 13.50 | 57.50 | 24.15 |
| 强脚树莺 <i>Cettia fortipes</i> | 10.25 | 52.50 | 24.17 |
| 暗绿绣眼鸟 <i>Zosterops japonicus</i> | 11.00 | 54.00 | 24.28 |
| 棕背伯劳 <i>Lanius schach</i> | 67.75 | 100.25 | 24.59 |
| 灰眶雀鹛 <i>Alcippe morrisonia</i> | 17.00 | 63.25 | 24.60 |
| 麻雀 <i>Passer montanus</i> | 20.18 | 67.25 | 24.70 |
| 棕颈钩嘴鹛 <i>Pomatorhinus ruficollis</i> | 26.00 | 73.25 | 24.73 |
| 黑脸噪鹛 <i>Garrulax perspicillatus</i> | 118.00 | 121.50 | 24.77 |
| 棕头鸦雀 <i>Paradoxornis webbianus</i> | 8.50 | 50.75 | 24.87 |
| 大拟啄木鸟 <i>Megalaima virens</i> | 187.50 | 143.00 | 24.98 |
| 黑领噪鹛 <i>Garrulax pectoralis</i> | 146.75 | 132.50 | 25.12 |
| 栗耳凤鹛 <i>Yuhina castaniceps</i> | 12.75 | 58.75 | 25.15 |
| 山麻雀 <i>Passer rutilans</i> | 20.25 | 68.83 | 25.25 |
| 领雀嘴鹛 <i>Spizixos semitorques</i> | 42.25 | 89.75 | 25.77 |
| 红头长尾山雀 <i>Aegithalos concinnus</i> | 6.25 | 47.75 | 25.92 |
| 灰头鸦雀 <i>Paradoxornis gularis</i> | 28.00 | 80.25 | 26.43 |
| 红尾水鹩 <i>Rhyacornis fuliginosa</i> | 21.00 | 73.50 | 26.64 |
| 白头鹎 <i>Pycnonotus sinensis</i> | 34.00 | 86.75 | 26.78 |
| 三道眉草鹀 <i>Emberiza cioides</i> | 23.88 | 77.25 | 26.83 |
| 黄臀鹎 <i>Pycnonotus xanthorrhous</i> | 34.25 | 87.75 | 27.02 |
| 凤头鹀 <i>Melophus lathami</i> | 25.50 | 80.25 | 27.26 |

吴奕如, 斯幸峰, 陈传武, 曾頔, 赵郁豪, 李家琦, 丁平. 千岛湖陆桥岛屿繁殖鸟类的扩散能力差异对群落动态的影响. 生物多样性, 2016, **24** (10): 1143–1153.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2016209>

附录4 36个岛屿扩散能力强的繁殖鸟类迁入率和灭绝率的备选模型与模型选择结果

Appendix 4 All candidate models for predicting colonization and extinction rates of birds with strong dispersal ability simultaneously according to ΔAIC on 36 islands

| 模型 Models | 对数似然系数 Log(L) | 模型中的参数个数 K | 与最小AIC模型值差值 ΔAIC | 权重 w | 逻辑斯蒂回归的迁入率系数 a_0 a_1 a_2 | | | 逻辑斯蒂回归的灭绝率系数 β_0 β_1 β_2 | | | 各系数标准误差 Se(a_0) Se(a_1) Se(a_2) Se(β_0) Se(β_1) Se(β_2) | | | | | |
|----------------|------------------|---------------|-----------------------------|---------|-----------------------------------|-------|--------|---|--------|--------|--|-------|-------|-------|-------|-------|
| Ac, Ae | -2,138.75 | 4 | 0.00 | 0.31 | -2.901 | 0.157 | — | -0.586 | -0.053 | — | 0.065 | 0.026 | — | 0.081 | 0.031 | — |
| Ac | -2,140.25 | 3 | 0.98 | 0.19 | -2.907 | 0.163 | — | -0.669 | — | — | 0.065 | 0.025 | — | 0.066 | — | — |
| Ac, Ae, Ie | -2,138.53 | 5 | 1.55 | 0.14 | -2.901 | 0.157 | — | -0.281 | -0.054 | -0.044 | 0.064 | 0.026 | — | 0.458 | 0.031 | 0.065 |
| Ac, Ic, Ae | -2,138.75 | 5 | 2.00 | 0.12 | -2.895 | 0.157 | -0.001 | -0.586 | -0.053 | — | 0.364 | 0.026 | 0.051 | 0.081 | 0.031 | — |
| Ac, Ie | -2,140.08 | 4 | 2.66 | 0.08 | -2.907 | 0.163 | — | -0.411 | — | -0.037 | 0.064 | 0.025 | — | 0.492 | — | 0.070 |
| Ac, Ic | -2,140.25 | 4 | 2.98 | 0.07 | -2.905 | 0.163 | 0.000 | -0.669 | — | — | 0.380 | 0.025 | 0.053 | 0.066 | — | — |
| Ac, Ic, Ae, Ie | -2,138.52 | 6 | 3.54 | 0.05 | -2.874 | 0.157 | -0.004 | -0.279 | -0.054 | -0.044 | 0.382 | 0.026 | 0.053 | 0.453 | 0.031 | 0.064 |
| Ac, Ic, Ie | -2,140.08 | 5 | 4.65 | 0.03 | -2.888 | 0.163 | -0.003 | -0.409 | — | -0.038 | 0.409 | 0.026 | 0.057 | 0.424 | — | 0.061 |
| Ae | -2,155.66 | 3 | 31.81 | 0.00 | -2.712 | — | — | -0.567 | -0.071 | — | 0.053 | — | — | 0.082 | 0.030 | — |
| Ae, Ie | -2,155.42 | 4 | 33.34 | 0.00 | -2.712 | — | — | -0.258 | -0.072 | -0.044 | 0.053 | — | — | 0.463 | 0.030 | 0.066 |
| Ic, Ae | -2,155.50 | 4 | 33.50 | 0.00 | -2.506 | — | -0.029 | -0.567 | -0.071 | — | 0.360 | — | 0.051 | 0.082 | 0.030 | — |
| Ic, Ae, Ie | -2,155.23 | 5 | 34.96 | 0.00 | -2.484 | — | -0.032 | -0.234 | -0.072 | -0.048 | 0.352 | — | 0.050 | 0.487 | 0.030 | 0.069 |
| — | -2,158.55 | 2 | 35.60 | 0.00 | -2.712 | — | — | -0.686 | — | — | 0.053 | — | — | 0.066 | — | — |
| Ic | -2,158.39 | 3 | 37.27 | 0.00 | -2.502 | — | -0.030 | -0.685 | — | — | 0.374 | — | 0.053 | 0.066 | — | — |
| Ie | -2,158.40 | 3 | 37.29 | 0.00 | -2.712 | — | — | -0.437 | — | -0.036 | 0.053 | — | — | 0.457 | — | 0.065 |
| Ic, Ie | -2,158.21 | 4 | 38.92 | 0.00 | -2.485 | — | -0.032 | -0.415 | — | -0.039 | 0.344 | — | 0.049 | 0.456 | — | 0.065 |

吴奕如, 斯幸峰, 陈传武, 曾頔, 赵郁豪, 李家琦, 丁平. 千岛湖陆桥岛屿繁殖鸟类的扩散能力差异对群落动态的影响. 生物多样性, 2016, **24** (10): 1143–1153.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2016209>

附录5 36个岛屿扩散能力弱的繁殖鸟类迁入率和灭绝率的备选模型与模型选择结果

Appendix 5 All candidate models for predicting colonization and extinction rates of birds with low dispersal ability simultaneously according to ΔAIC on 36 islands

| 模型 Models | 对数似然系数 Log(L) | 模型中的 参数个数 K | 与最小AIC模 型差值 ΔAIC | 权重 w | 逻辑斯蒂回归的迁入率系数 | | | 逻辑斯蒂回归的灭绝率系数 | | | 各系数标准误差 | | | | | |
|----------------|------------------|-------------------|--------------------------------|---------|--------------|------------|------------|--------------|-----------|-----------|------------------|------------------|------------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| | | | | | α_0 | α_1 | α_2 | β_0 | β_1 | β_2 | Se(α_0) | Se(α_1) | Se(α_2) | Se(β_0) | Se(β_1) | Se(β_2) |
| Ac, Ae | -2,704.77 | 4 | 0.00 | 0.34 | -2.415 | 0.109 | — | -0.495 | -0.209 | — | 0.055 | 0.025 | — | 0.068 | 0.030 | — |
| Ac | -2,703.96 | 5 | 0.37 | 0.28 | -1.995 | 0.105 | -0.059 | -0.494 | -0.209 | — | 0.329 | 0.025 | 0.046 | 0.068 | 0.030 | — |
| Ac, Ae, Ie | -2,704.19 | 5 | 0.83 | 0.22 | -2.415 | 0.109 | — | -0.902 | -0.207 | 0.058 | 0.055 | 0.025 | — | 0.388 | 0.030 | 0.055 |
| Ac, Ic, Ae | -2,703.53 | 6 | 1.50 | 0.16 | -2.034 | 0.106 | -0.054 | -0.850 | -0.207 | 0.051 | 0.339 | 0.025 | 0.047 | 0.404 | 0.030 | 0.057 |
| Ac, Ie | -2,712.18 | 4 | 14.81 | 0.00 | -1.753 | — | -0.078 | -0.478 | -0.223 | — | 0.311 | — | 0.044 | 0.068 | 0.029 | — |
| Ac, Ic | -2,713.66 | 3 | 15.76 | 0.00 | -2.303 | — | — | -0.480 | -0.223 | — | 0.047 | — | — | 0.068 | 0.029 | — |
| Ac, Ic, Ae, Ie | -2,711.79 | 5 | 16.04 | 0.00 | -1.788 | — | -0.073 | -0.814 | -0.222 | 0.048 | 0.322 | — | 0.046 | 0.385 | 0.029 | 0.054 |
| Ac, Ic, Ie | -2,713.07 | 4 | 16.60 | 0.00 | -2.303 | — | — | -0.885 | -0.222 | 0.058 | 0.047 | — | — | 0.399 | 0.029 | 0.056 |
| Ae | -2,730.91 | 4 | 52.27 | 0.00 | -2.442 | 0.141 | — | -1.339 | — | 0.079 | 0.055 | 0.025 | — | 0.396 | — | 0.056 |
| Ae, Ie | -2,731.96 | 3 | 52.36 | 0.00 | -2.442 | 0.141 | — | -0.791 | — | — | 0.055 | 0.025 | — | 0.056 | — | — |
| Ic, Ae | -2,731.27 | 4 | 52.98 | 0.00 | -2.56 | 0.138 | -0.055 | -0.790 | — | — | 0.333 | 0.025 | 0.047 | 0.056 | — | — |
| Ic, Ae, Ie | -2,730.39 | 5 | 53.23 | 0.00 | -2.106 | 0.139 | -0.047 | -1.298 | — | 0.073 | 0.323 | 0.025 | 0.045 | 0.402 | — | 0.057 |
| — | -2,745.21 | 3 | 78.86 | 0.00 | -1.748 | — | -0.079 | -0.814 | — | — | 0.318 | — | 0.045 | 0.055 | — | — |
| Ic | -2,744.39 | 4 | 79.23 | 0.00 | -1.794 | — | -0.072 | -1.308 | — | 0.071 | 0.306 | — | 0.043 | 0.387 | — | 0.055 |
| Ie | -2,745.65 | 3 | 79.76 | 0.00 | -2.303 | — | — | -1.372 | — | 0.080 | 0.047 | — | — | 0.401 | — | 0.057 |
| Ic, Ie | -2,746.72 | 2 | 79.89 | 0.00 | -2.303 | — | — | -0.816 | — | — | 0.047 | — | — | 0.056 | — | — |