



天然次生林中小斑啄木鸟的取食偏好

荆媛¹, 魏爽¹, 史文辉¹, 马梓贺¹, 王德宇¹, 戎可^{1,2*}

(1. 东北林业大学野生动物与自然保护地学院, 哈尔滨, 150040;
2. 国家林业和草原局野生动物保护生物学重点实验室, 哈尔滨, 150040)

稿件运行过程

收稿日期: 2023-03-26

修回日期: 2023-03-30



关键词: 小斑啄木鸟;

取食偏好;

取食行为;

取食树木;

取食生境

Key words: Lesser spotted woodpecker

(*Dryobates minor*);

Foraging preferences;

Foraging behavior;

Foraging tree;

Foraging habitat

中图分类号: Q958.1

文献标识码: A

文章编号:

2310-1490(2024)-01-0084-11

DOI: 10.12375/ysdwxb.20240111

摘要

2022年3—6月,于黑龙江帽儿山森林生态系统国家野外科学观测研究站开展小斑啄木鸟(*Dryobates minor*)取食偏好的调查。采用样方结合样线与无线电追踪技术追踪小斑啄木鸟,采用基于“利用-可利用型”方法的Bailey's方法分析小斑啄木鸟取食树木与取食生境的偏好,采用主成分分析归纳影响选择取食地的主要因子,利用Fisher's精确检验、非参数检验和相关性检验探究性别在取食行为中及主要因子间的差异。结果显示:小斑啄木鸟偏好在活立木上,用轻啄的方式,在冠层处、侧枝上短时取食;株密度、取食树高度、坡度、优势种、最近人为干扰距离与样方内树的均高是影响小斑啄木鸟选择取食树木与取食生境的主要因子;小斑啄木鸟偏好在株密度适中、取食树的高度约15 m、平坡处、以春榆(*Ulmus davidiana* var. *japonica*)或胡桃楸(*Juglans mandshurica*)为优势种、靠近人为干扰和样方内树均高约13 m的生境内取食;与雌性相比,雄性还偏好在株密度较低、株高在3~5 m的树木上取食。

Foraging Preferences of Lesser Spotted Woodpecker in Natural Secondary Forest

JING Yuan¹, WEI Shuang¹, SHI Wenhui¹,
MA Zihe¹, WANG Deyu¹, RONG Ke^{1,2*}

(1. College of Wildlife and Protected Area, Northeast Forestry University,
Harbin, 150040, China;

2. Key Laboratory of Conservation Biology, National Forestry and Grassland
Administration, Harbin, 150040, China)

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(31970385)

第一作者简介: 荆媛(1998—),女,硕士研究生;主要从事野生动物保护研究。E-mail: jingyuanjy@nefu.edu.cn

*通信作者: 戎可, E-mail: rongke@nefu.edu.cn

Abstract: The foraging preferences of lesser spotted woodpeckers (*Dryobates minor*) was investigated in the National Field Scientific Observation and Research Station of Maershan Forest Ecosystem in Heilongjiang Province during March to June 2022. We tracked lesser spotted woodpecker by using quadrat combined with transect method and radio tracking technology. Foraging tree characteristics and foraging habitat preferences of lesser spotted woodpeckers were analyzed by Bailey's method based on utilization-availability method. The main factors influencing their choices of foraging tree and foraging habitat were analyzed by principal component analysis. The differences of sexes in foraging behavior and main influential factors of foraging selection were explored by Fisher's exact test, Mann-Whitney *U* test and Kendall's tau-b correlation analysis. The results are as follows. Lesser spotted woodpeckers preferred pecking on branches of the upper canopy of standing trees for a short time. The wood density, height of foraging trees, slope degree, dominant species, nearest distance of human disturbance, and the mean tree height in quadrat are the main factors affecting the selection of foraging trees and foraging habitats for lesser spotted woodpeckers. Both males and females preferred to forage on habitats with moderate density and trees of about 15 m height. They selected flat slope area as preferred foraging habitat. They preferred to foraging in the forest with *Ulmus davidiana* var. *japonica* or *Juglans mandshurica* as the dominant species, average tree height of 13 m, and near human disturbance. Compared with females, males also preferred to forage on habitats with low density and trees of 3–5 m height.

森林生态系统中的啄木鸟被认为是生态系统工程师与关键物种^[1],它们通过挖掘行为改变了群落林分的物理结构^[2],加快了林分的更新速率^[3],为巢洞利用网中的次级穴居者创造了新的栖息地^[4],为森林生态系统中物种丰富度的稳定做出了重要贡献^[5-6],但啄木鸟的栖息环境正遭受着自然或人为干扰的冲击,研究啄木鸟栖息地的特征开始成为热点^[7],其中,啄木鸟的取食特征偏好很好地反映了其对栖息地的要求^[8-9],但国内关于啄木鸟的取食研究^[10]还很少。

小斑啄木鸟(*Dryobates minor*)在森林生态系统中筑巢、食虫,因它们对栖息地环境变化具有高度的敏感性,已成为欧洲森林健康状况的指示物种之一^[11]。但近几十年,小斑啄木鸟的种群数量一直呈下降趋势^[12-13],目前国内鲜有小斑啄木鸟的相关研究。本研究拟以小斑啄木鸟的取食偏好作为出发点,研究小斑啄木鸟在适宜生存的栖息地内偏好的取食行为、取食树木特征及取食生境特征,探究影响小斑啄木鸟选择取食地的主要因子及性别在主要因子中造成的差异,掌握国内小斑啄木鸟的取食特征偏好及适宜其生存的林区特征,以期在日后应用到相应的森林维护与管理之中,为小斑啄木鸟种群的保护提供合理参考。

1 研究区概况

于黑龙江帽儿山森林生态系统国家野外科学观测研究站帽儿山实验林场(45°23'—45°25' N, 127°36'—127°41' E)开展研究,实验区海拔339~459 m,以低山丘陵为主。实验地为天然次生林,植被类型丰富,包括阔叶林、灌木丛、草甸、沼泽、水生植被和岩生植被等,常见树种有白桦(*Betula platyphylla*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、胡桃楸(*Juglans mandshurica*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、春榆(*Ulmus davidiana* var. *japonica*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、暴马丁香(*Syringa reticulata* subsp. *amurensis*)、红松(*Pinus koraiensis*)和落叶松(*Larix gmelinii*)^[14-15]。

2 研究方法

2.1 数据收集

2022年3—6月,调查小组在林中随机走样线,通过听觉(凿木声、鸣声)和视觉线索寻找小斑啄木鸟。在发现小斑啄木鸟频繁出现的地点附近架设雾网,在雾网处播放小斑啄木鸟的求偶鸣声,诱捕上网,捕到后佩戴信标,立即释放。在小斑啄木鸟取食时,记录取食行为特征。待小斑啄木鸟飞离视线后,将取食树作为中心树设置20 m×20 m的取食样方,

测量取食树木与取食生境特征,并设置对照样方。4项,取食生境因子15项,共收集134个取食样方,共收集24项数据,取食行为因子5项,取食树木特征207个对照样方(表1)。

表1 24项数据因子

Tab. 1 24 data factors

| 因子类别 Factor class | 因子名称 Factor name | 因子描述 Factor description |
|------------------------------------|---|---|
| 取食行为因子 Foraging behavior factor | 取食方式 Foraging type | 轻啄、凿击、扒皮和吸吮 |
| | 取食部位 Foraging site | 侧枝、主干和枯立草杆 |
| | 取食高度分组 Foraging height groups | 按取食高度/取食树的高度的比值划分:冠层(>0.8~1.0)、上部(>0.6~0.8)、中上部(>0.4~0.6)、中下部(>0.2~0.4)、下部(0~0.2) |
| | 取食高度 Foraging height | 取食所在位置距离地面的垂直高度(m) |
| | 单次取食时长 Single foraging duration | 在单株植物上用一种取食方式取食的时长(min) |
| 取食树木特征 Foraging tree feature | 取食树种类 Foraging tree species | 蒿属(<i>Artemisia</i> spp.)、白桦、白皮柳(<i>Salix pierotii</i>)、暴马丁香、春榆、红松、胡桃楸、臭冷杉(<i>Abies nephrolepis</i>)、蒙古栎、水曲柳、落叶松 |
| | 取食树状态 Foraging tree state | 活立木、半枯木、站杆、倒木、枯立草杆 |
| | 取食树高度 Foraging tree height | 取食时所在植物的高度(m) |
| | 取食树胸径 Foraging tree DBH | 距地面1.3 m处的树体直径(cm) |
| 取食生境因子 Foraging habitat factor | 优势种 Dominant species | 暴马丁香灌木林与蒿属、白桦、春榆、红松、胡桃楸、臭冷杉、蒙古栎、水曲柳、落叶松、樟子松(<i>Pinus sylvestris</i> var. <i>mongolica</i>)和紫椴 |
| | 林型 Forest type | 无林地、人工阔叶林与暴马丁香灌木林、人工落叶松林、人工落叶松林与无林地、人工针阔混交林、天然暴马丁香灌木林与蒿属、天然阔叶林和天然针阔混交林 |
| | 坡向 Slope aspect | 取食生境所在坡的朝向,以正东方向为0°,平坡(无坡度)、北坡(247.5°~292.5°)、东北坡(292.5°~337.5°);西北坡(202.5°~247.5°);东坡(337.5°~22.5°);西坡(167.5°~202.5°);东南坡(22.5°~67.5°);西南坡(112.5°~167.5°);南坡(67.5°~112.5°) ^[16] |
| | 坡度 Slope degree | 平坡(0°~5°)、缓坡(>5°~15°)、斜坡(>15°~25°)、陡坡(>25°~35°)和急坡(>35°~45°) ^[17] |
| | 海拔 Altitude | 中心树所处的海拔(m) |
| | 样方内树均高 Mean tree height in quadrat | 中心树周围5株优势乔木高度的均值(m) |
| | 样方内树平均胸径 Mean DBH in quadrat | 5株优势乔木的胸径均值(cm) |
| | 活立木密度 Live wood density | 样方内胸径≥10 cm的活立木的数量(株) |
| | 半枯木密度 Semi-dead wood density | 样方内胸径≥10 cm的半枯木的数量(株) |
| | 站杆密度 Snag density | 样方内胸径≥10 cm的直立枯木的数量(株) |
| | 倒木密度 Log density | 样方内胸径≥10 cm的倒木的数量(株) |
| | 株密度 Wood density | 样方内胸径≥10 cm的乔木数量(株) |
| | 郁闭度 Crown density | 在样方4个方位,2人分别目测后取均值(%) |
| | 最近水源距离 Nearest water distance | 中心树与最近水源的距离(m),雪化前不记录 |
| | 最近人为干扰距离 Nearest human disturbance distance | 中心树与最近公路或房屋等存在人类干扰地区的距离(m) |

2.2 数据分析

对取食行为因子的分类变量采取 Fisher's 精确检验,对连续变量采取单个样本 Shapiro-Wilk 正态性检验,因子均不服从正态分布,采取两个独立样本 *U* 检验(Mann-Whitney *U*-test),分析小斑啄木鸟的取食行为偏好。以对照样方为参照,对取食树木特征与取食生境因子的分类变量分别采用基于“利用-可利用型”方法的 Bailey's 方法^[18],进行选择偏好分析。

检验连续变量正态性,除试验组的海拔与株密度,其他所有连续变量均不服从正态分布,对海拔与株密度采用 Kendall's tau-b 等级相关性分析,对其他试验组和对照组,采用两个独立样本的 *U* 检验,判断差异显著性,分析小斑啄木鸟对取食树木特征和取食生境因子连续变量的偏好选择。采用主成分分析,判断影响小斑啄木鸟选择取食地的主要因子。以性别为自变量,对主要因子进行相关性分析,比较不同性

别选择取食地的差异。所有数据处理分析及绘图在 R 4. 1. 1 完成。数据以平均数±标准误(mean±SE)表示。统计检验显著性水平 $\alpha=0.05$ 。

3 结果

3.1 小斑啄木鸟的取食行为偏好

小斑啄木鸟最偏好轻啄的取食方式, 偏好在

树的侧枝、冠层处取食; 较偏好使用扒皮和凿击的取食方式, 较偏好在树的主干中上部及上部取食。它们较少使用吸吮的方式, 较少在枯立草秆、树的中下部或下部取食。在取食高度分组中, 雄性小斑啄木鸟更偏好在树的冠层处取食, 而雌性更偏好在树的中上部取食(表2)。

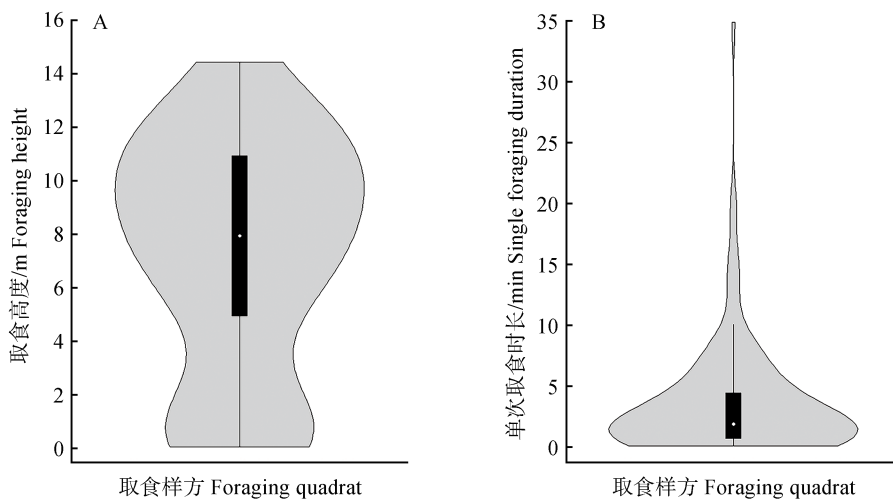
表2 小斑啄木鸟偏好的取食行为以及因子水平在两性中的占比

Tab. 2 Characteristics of preferred foraging behavior factors and ratio of each factor levels in both sexes of lesser spotted woodpeckers

| 行为因子 Behavior factor | 因子水平 Factors level | 因子水平占比(%) Factor level ratio | 雄性(%) Male(n=83) | 雌性(%) Female(n=51) | Fisher's 精确检验 Fisher's exact test | <i>p</i> |
|---------------------------------|-------------------------------------|---------------------------------|---------------------|-----------------------|--------------------------------------|----------|
| 取食方式 Foraging type | 轻啄 Pecking | 47.8 | 44.58 | 52.94 | 6.323, df=3 | 0.080 |
| | 凿击 Drilling | 23.1 | 28.92 | 13.73 | | |
| | 扒皮 Stripping bark | 26.9 | 22.89 | 33.33 | | |
| | 吸吮 Sucking | 2.2 | 3.61 | 0 | | |
| 取食部位 Foraging site | 侧枝 Branch | 68.7 | 65.06 | 74.51 | 4.052, df=2 | 0.124 |
| | 主干 Trunk | 26.9 | 27.71 | 25.49 | | |
| | 枯立草秆 Stems of dead herbaceous plant | 4.5 | 7.23 | 0 | | |
| 取食高度分组 Foraging height group | 冠层 Canopy | 33.6 | 37.35 | 27.45 | 30.817, df=4 | <0.001 |
| | 上部 Top | 21.6 | 26.51 | 13.73 | | |
| | 中上部 Middle upper | 24.6 | 9.64 | 49.02 | | |
| | 中下部 Middle lower | 7.5 | 7.23 | 7.84 | | |
| | 下部 Bottom | 12.7 | 19.28 | 1.96 | | |

小斑啄木鸟的取食高度为0.1~14.5 m, 平均值为(7.3±4.4)m, 偏好在约10.0 m的高度取食(图1A)。

单次取食时长为0.05~34.87 min, 平均值为(3.51±4.69)min, 单次取食活动多在9 min内结束(图1B)。



两个独立样本的 *U* 检验, 两性间取食高度, $Z=-1.318, U=1830.0, p=0.188$; 两性间单次取食时长, $Z=-1.356, U=1820.5, p=0.175$ 。

Mann-Whitney *U* test. Intersexual foraging height, $Z=-1.318, U=1,830.0, p=0.188$. Intersexual single foraging duration, $Z=-1.356, U=1,820.5, p=0.175$.

图1 小斑啄木鸟的取食高度与单次取食时长($n=134$)

Fig. 1 Foraging height and single foraging duration of lesser spotted woodpeckers($n=134$)

3.2 小斑啄木鸟的取食树木偏好

小斑啄木鸟偏好在胡桃楸或落叶松上取食,偏好在活立木上取食,回避在白桦、蒙古栎和水曲柳上取食,回避半枯木与倒木,随机利用其他种类的植物、站杆或枯立草杆(表3)。

对照组中心树的平均高度为(13.4±0.5)m,集中在10.0~20.0 m,小斑啄木鸟取食树的高度平均值为(10.7±5.3)m,更偏好在高度约15.0 m的树上取食(图2)。但取食树胸径与对照组无显著性差异($Z=-0.36, U=13\ 549, p=0.719$)。

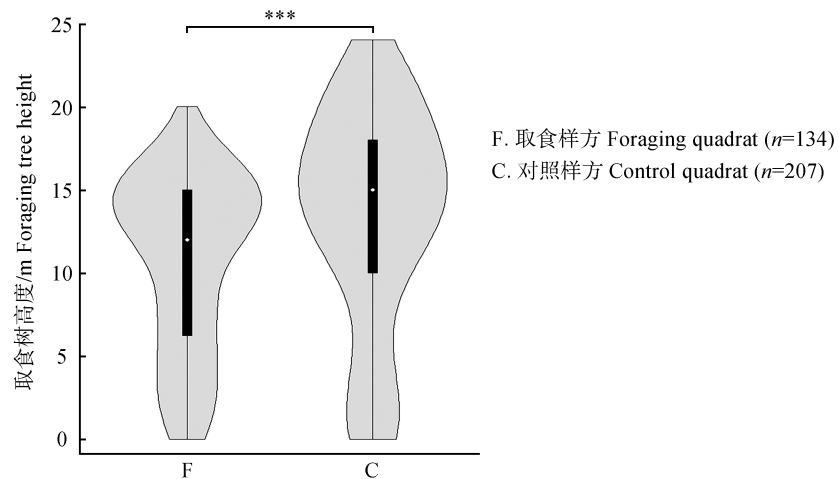
表3 小斑啄木鸟偏好的取食树木特征

Tab. 3 Characteristics of preferred foraging tree features of lesser spotted woodpeckers

| 植物因子 Plant factor | 因子水平 Factors level | 期望比例 Expected ratio (n=207) | 观察数 Observation numbers (n=134) | Bailey's 置信限 Bailey's intervals | | 选择性 Selectivity |
|--------------------------------|--|-----------------------------------|--|------------------------------------|-------------------|--------------------|
| | | | | 下限 Lower limit | 上限 Upper limit | |
| 取食树种类 Foraging tree species | 蒿属 <i>Artemisia</i> spp. | 0.082 | 6 | 0.008 | 0.117 | o |
| | 白桦 <i>Betula platyphylla</i> | 0.097 | 4 | 0.002 | 0.094 | - |
| | 白皮柳 <i>Salix pierotii</i> | 0.068 | 7 | 0.011 | 0.127 | o |
| | 暴马丁香 <i>Syringa reticulata</i> subsp. <i>amurensis</i> | 0.101 | 17 | 0.056 | 0.224 | o |
| | 春榆 <i>Ulmus davidiana</i> var. <i>japonica</i> | 0.111 | 23 | 0.088 | 0.277 | o |
| | 红松 <i>Pinus koraiensis</i> | 0.058 | 7 | 0.011 | 0.127 | o |
| | 胡桃楸 <i>Juglans mandshurica</i> | 0.126 | 30 | 0.128 | 0.336 | + |
| | 臭冷杉 <i>Abies nephrolepis</i> | 0.029 | 4 | 0.002 | 0.094 | o |
| | 蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i> | 0.111 | 4 | 0.002 | 0.094 | - |
| | 水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i> | 0.101 | 4 | 0.002 | 0.094 | - |
| 取食树状态 Foraging tree state | 落叶松 <i>Larix gmelinii</i> | 0.116 | 28 | 0.116 | 0.319 | + |
| | 活立木 Live tree | 0.372 | 95 | 0.593 | 0.801 | + |
| | 半枯木 Semi-dead tree | 0.188 | 7 | 0.013 | 0.120 | - |
| | 站杆 Snag | 0.150 | 24 | 0.100 | 0.276 | o |
| | 倒木 Log | 0.208 | 2 | 0.000 | 0.065 | - |
| | 枯立草杆 Stems of dead herbaceous plants | 0.082 | 6 | 0.010 | 0.110 | o |

注: +. 偏好选择; -. 避免选择; o. 随机利用。下同。

Note: +. Observed usage is significantly higher than expected; -. Observed usage is significantly lower than expected; o. Observed usage in proportion to its availability. The same as below.



***. $p < 0.001$. 两个独立样本的U检验, 取食树高度, $Z = -4.305, U = 10\ 050, p < 0.001$ 。

***. $p < 0.001$. Mann-Whitney U test. Foraging tree height, $Z = -4.305, U = 10\ 050, p < 0.001$ 。

图2 小斑啄木鸟取食树高度与对照组的差异

Fig. 2 Comparing foraging tree height of lesser spotted woodpeckers with control quadrat

3.3 小斑啄木鸟的取食生境偏好

小斑啄木鸟偏好在优势种为春榆或胡桃楸的生境内取食,倾向将天然针阔混交林、位于平坡或西南坡的地区作为取食生境;回避在优势种是蒙古栎的生

境内取食,较少在人工针阔混交林、天然暴马丁香灌木林与蒿属林型及北坡、东北坡或东南坡、斜坡、陡坡或急坡的生境内取食,对其他林型、坡向、坡度及优势种为其他种类的生境表现为随机利用(表4)。

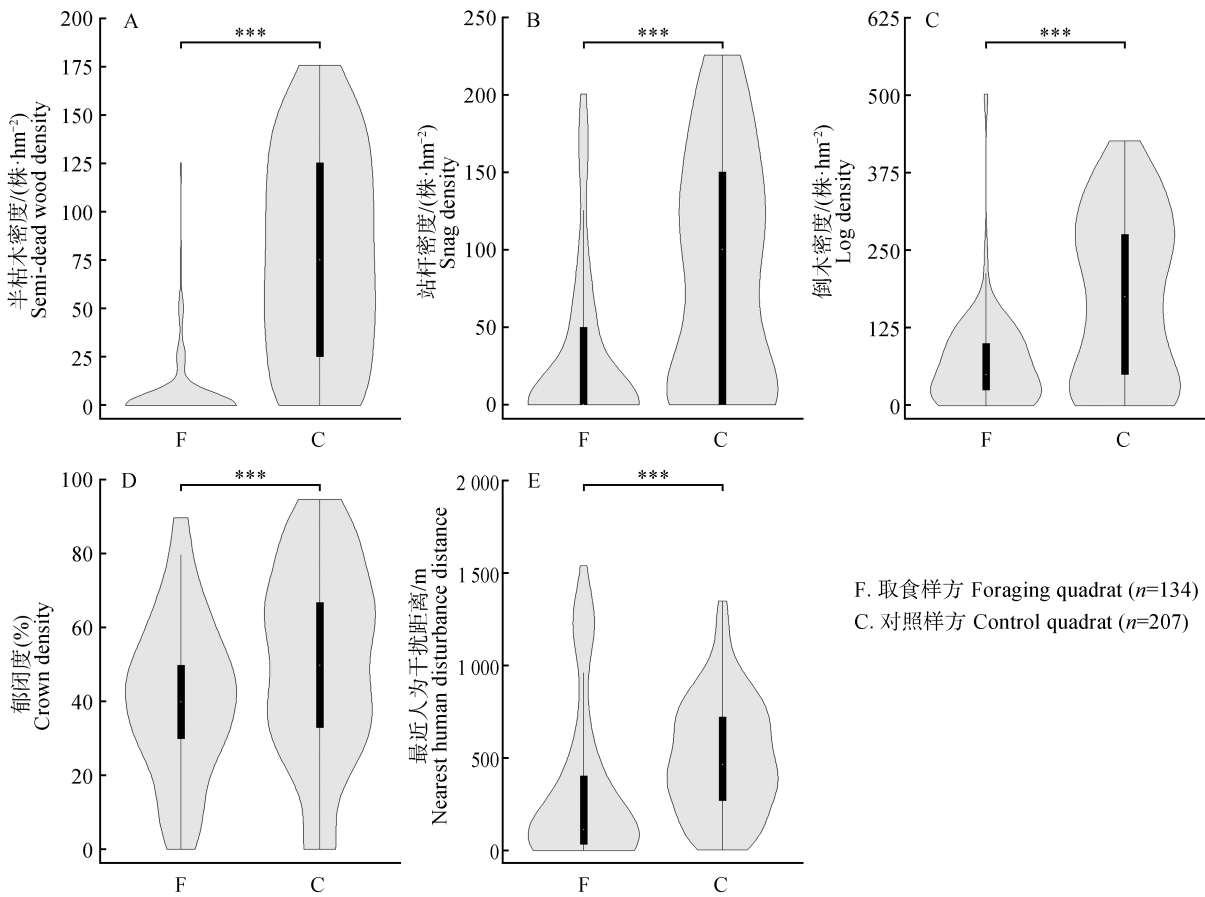
表 4 小斑啄木鸟偏好的取食生境特征

Tab. 4 Characteristics of preferred foraging habitat factors of lesser spotted woodpeckers

| 生境因子 Habitat factor | 因子水平 Factors level | 期望比例 Expected ratio (n=207) | 观察数 Observation numbers (n=134) | Bailey's 置信限 Bailey's intervals | | 选择性 Selectivity |
|---|--|-----------------------------------|---------------------------------------|------------------------------------|-------------------|--------------------|
| | | | | 下限 Lower limit | 上限 Upper limit | |
| 优势种 Dominant species | 暴马丁香灌木林与蒿属 <i>Syringa reticulata</i> subsp. <i>amurensis</i> and <i>Artemisia</i> spp. | 0.082 | 3 | 0.001 | 0.083 | o |
| | 白桦 <i>Betula platyphylla</i> | 0.121 | 16 | 0.050 | 0.215 | o |
| | 春榆 <i>Ulmus davidiana</i> var. <i>japonica</i> | 0.130 | 32 | 0.140 | 0.352 | + |
| | 红松 <i>Pinus koraiensis</i> | 0.063 | 6 | 0.008 | 0.117 | o |
| | 胡桃楸 <i>Juglans mandshurica</i> | 0.116 | 28 | 0.116 | 0.319 | + |
| | 臭冷杉 <i>Abies nephrolepis</i> | 0.034 | 4 | 0.002 | 0.094 | o |
| | 蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i> | 0.135 | 3 | 0.001 | 0.083 | - |
| | 水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i> | 0.126 | 9 | 0.018 | 0.148 | o |
| | 落叶松 <i>Larix gmelinii</i> | 0.101 | 25 | 0.099 | 0.294 | o |
| | 樟子松 <i>Pinus sylvestris</i> var. <i>mongolica</i> | 0.014 | 4 | 0.002 | 0.094 | o |
| 林型 Forest type | 紫椴 <i>Tilia amurensis</i> | 0.077 | 4 | 0.002 | 0.094 | o |
| | 无林地 Non-forest land | 0.039 | 3 | 0.001 | 0.080 | o |
| | 人工阔叶林与暴马丁香灌木林 Artificial broadleaf forest and <i>Syringa reticulata</i> subsp. <i>amurensis</i> bush | 0.039 | 2 | 0.000 | 0.068 | o |
| | 人工落叶松林 Artificial larch forest | 0.184 | 32 | 0.143 | 0.349 | o |
| | 人工落叶松林与无林地 Artificial larch forests and non-forest land | 0.048 | 2 | 0.000 | 0.068 | o |
| | 人工针阔混交林 Artificial conifer and broad-leaved mixed forest | 0.213 | 15 | 0.047 | 0.202 | - |
| | 天然暴马丁香灌木林与蒿属 Natural <i>Syringa reticulata</i> subsp. <i>amurensis</i> bush and <i>Artemisia</i> spp. | 0.082 | 0 | 0.014 | 0.039 | - |
| | 天然阔叶林 Natural broad-leaved forest | 0.169 | 34 | 0.155 | 0.365 | o |
| 天然针阔混交林 Natural conifer and broad-leaved mixed forest | 0.227 | 46 | 0.232 | 0.460 | + | |
| 坡向 Slope aspect | 平坡 Flat slope | 0.203 | 69 | 0.388 | 0.631 | + |
| | 北坡 North slope | 0.111 | 2 | 0.000 | 0.069 | - |
| | 东北坡 Northeast slope | 0.116 | 0 | 0.014 | 0.039 | - |
| | 西北坡 Northwest slope | 0.087 | 7 | 0.012 | 0.126 | o |
| | 东坡 East slope | 0.097 | 7 | 0.012 | 0.126 | o |
| | 西坡 West slope | 0.092 | 10 | 0.023 | 0.156 | o |
| | 东南坡 Southeast slope | 0.111 | 4 | 0.003 | 0.093 | - |
| | 西南坡 Southwest slope | 0.072 | 28 | 0.118 | 0.317 | + |
| | 南坡 South slope | 0.111 | 7 | 0.012 | 0.126 | o |
| 坡度 Slope degree | 平坡 Flat slope | 0.237 | 66 | 0.376 | 0.603 | + |
| | 缓坡 Gentle slope | 0.208 | 39 | 0.192 | 0.399 | o |
| | 斜坡 Slope | 0.217 | 11 | 0.031 | 0.160 | - |
| | 陡坡 Steep slope | 0.174 | 10 | 0.026 | 0.150 | - |
| | 急坡 Sharp slope | 0.164 | 8 | 0.017 | 0.130 | - |

小斑啄木鸟偏好在半枯木密度较低 $[(0\pm 1)$ 株, 对照组 (3 ± 0) 株]、站杆密度较低 $[(1\pm 2)$ 株, 对照组 (4 ± 0) 株]、倒木密度较低 $[(3\pm 3)$ 株, 对照组 (7 ± 0) 株]、郁闭度较低 $[(41\pm 21)\%$, 对照组 $(51\pm 2)\%$]的生境内取食, 与对对照样方相比, 小斑啄木鸟回避半枯木密度、站杆密度与倒木密度较高的林区, 回避郁闭度过低或过高的取食生境(图3A-D); 小斑啄木鸟有时会深入林中, 远离人为干扰进行取食活动, 但仍偏好在距离人为干扰较近 $[(318\pm 419)$ m, 对照组 $(499\pm$

$21)$ m]的生境内取食(图3E)。其余因子与对照组均无显著性差异: Kendall's tau-b 等级相关系数显示, 海拔 (391 ± 25) m, $\tau_b = -0.096$, $p = 0.103$; 株密度 (41 ± 18) 株, $\tau_b = 0.052$, $p = 0.383$ 。两个独立样本的 U 检验显示, 样方内树均高 (12.9 ± 3.9) m, $Z = -1.784$, $U = 12\,286.5$, $p = 0.074$; 样方内树的平均胸径 (22.84 ± 6.56) cm, $Z = -0.471$, $U = 13\,450.5$, $p = 0.638$; 活立木密度 (37 ± 16) 株, $Z = -1.729$, $U = 12\,332.5$, $p = 0.084$; 最近水源距离 (34 ± 64) m, $Z = -1.919$, $U = 12\,293.0$, $p = 0.055$ 。



***. $p < 0.001$ 。两个独立样本的 U 检验, 半枯木密度, $Z = -13.119$, $U = 2\,710.0$, $p < 0.001$; 站杆密度, $Z = -7.998$, $U = 7\,047.5$, $p < 0.001$; 倒木密度, $Z = -7.206$, $U = 7\,498.5$, $p < 0.001$; 郁闭度, $Z = -3.808$, $U = 10\,492.5$, $p < 0.001$; 最近人为干扰距离, $Z = -6.702$, $U = 7\,910.5$, $p < 0.001$ 。

***. $p < 0.001$ 。Mann-Whitney U test. Semi-dead wood density, $Z = -13.119$, $U = 2,710.0$, $p < 0.001$; Snag density, $Z = -7.998$, $U = 7,047.5$, $p < 0.001$; Log density, $Z = -7.206$, $U = 7,498.5$, $p < 0.001$; Crown density, $Z = -3.808$, $U = 10,492.5$, $p < 0.001$; Nearest human disturbance distance, $Z = -6.702$, $U = 7,910.5$, $p < 0.001$ 。

图3 小斑啄木鸟取食生境因子与对照组的差异

Fig. 3 Comparing foraging habitat factors of lesser spotted woodpeckers with control quadrat

3.4 影响小斑啄木鸟取食的主要因子

主成分1测量生境丰富度, 主成分2测量取食树木特征, 主成分3测量生境类型与地理特征, 主成分4测量生境优势种与衰老度, 主成分5测量生境与水源、最近人为干扰距离, 主成分6测量生境成熟度。

每个主成分载荷系数绝对值最大的因子分别为株密度、取食树高度、坡度、优势种、最近人为干扰距离和样方内树均高, 这6项因子较好地反映了小斑啄木鸟取食地的选择偏好, 是影响小斑啄木鸟选择取食树木与取食生境的主要因子(表5)。

表5 影响小斑啄木鸟选择取食树木与取食生境的主要因子

Tab. 5 Main factors influencing the selection of foraging tree and foraging habitat of lesser spotted woodpeckers

| 生境因子 Habitat factor | 主成分 Component | | | | | |
|---|---------------|--------|--------|--------|--------|--------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| 取食树种类 Foraging tree species | -0.087 | 0.650 | -0.336 | 0.455 | 0.099 | -0.003 |
| 取食树状态 Foraging tree state | -0.120 | -0.783 | -0.146 | 0.298 | -0.109 | -0.225 |
| 取食树高度 Foraging tree height | 0.158 | 0.925 | 0.082 | -0.113 | 0.019 | 0.081 |
| 取食树胸径 Foraging tree DBH | 0.154 | 0.807 | 0.124 | -0.076 | -0.219 | -0.073 |
| 优势种 Dominant species | -0.232 | -0.145 | 0.122 | 0.751 | -0.031 | 0.181 |
| 林型 Forest type | 0.109 | 0.094 | 0.507 | -0.474 | 0.347 | -0.371 |
| 坡向 Slope aspect | 0.032 | 0.109 | 0.731 | 0.118 | -0.171 | 0.191 |
| 坡度 Slope degree | 0.160 | -0.036 | 0.795 | 0.066 | 0.119 | -0.039 |
| 海拔 Altitude | 0.206 | 0.159 | 0.700 | -0.049 | 0.453 | 0.092 |
| 样方内树均高 Mean tree height in quadrat | 0.295 | 0.152 | -0.035 | -0.025 | -0.007 | 0.815 |
| 样方内树平均胸径 Mean DBH in quadrat | -0.304 | -0.006 | 0.386 | 0.159 | -0.154 | 0.686 |
| 活立木密度 Live wood density | 0.927 | 0.107 | 0.015 | -0.184 | 0.024 | 0.072 |
| 站杆密度 Snag density | 0.390 | -0.165 | 0.286 | 0.629 | 0.089 | -0.273 |
| 株密度 Wood density | 0.954 | 0.095 | 0.107 | -0.076 | 0.038 | 0.007 |
| 郁闭度 Crown density | 0.706 | 0.224 | 0.357 | 0.177 | 0.079 | 0.036 |
| 最近水源距离 Nearest water distance | -0.015 | -0.232 | -0.112 | 0.318 | 0.764 | -0.153 |
| 最近人为干扰距离 Nearest human disturbance distance | 0.106 | 0.122 | 0.276 | -0.311 | 0.784 | -0.006 |
| 特征值 Eigenvalue | 4.245 | 2.620 | 2.052 | 1.795 | 1.416 | 1.040 |
| 方差百分比(%) Variance | 24.970 | 15.414 | 12.070 | 10.561 | 8.329 | 6.116 |
| 累积解释量(%) Cumulative | 24.970 | 40.384 | 52.454 | 63.015 | 71.344 | 77.460 |

注：剔除半枯木密度与倒木密度两项因子后，Kaiser-Meyer-Olkin(KMO)检验系数为0.632，全部因子KMO检验系数均值为0.775，单项因子KMO检验系数大于0.6；Bartlett's检验， $p < 0.001$ 。

Note: After removing semi-dead wood density and log density, the Kaiser-Meyer-Olkin (KMO) test coefficient was 0.632, the average KMO test coefficient of all factors was 0.775, and the KMO test coefficient of single factor was greater than 0.6. Bartlett's test, $p < 0.001$.

3.5 主要因子在小斑啄木鸟两性间的差异

小斑啄木鸟两性在株密度($p=0.038$)与取食树高度($p < 0.001$)上存在显著差异。雄性偏好在株密度为20~60株的生境内取食,雌性更偏好在株密度约50株的生境内取食(图4A);在取食树的高度上,两性均偏好在高度约15.0 m的树上取食,雄性还偏好在低矮树木或枯立草杆上取食(图4B)。坡度($\tau_b=0.054, p=0.505$)、优势种($\tau_b=-0.134, p=0.078$)、最近人为干扰距离($\tau_b=-0.069, p=0.333$)、样方内树均高($\tau_b=0.091, p=0.221$)在两性间均无显著差异。

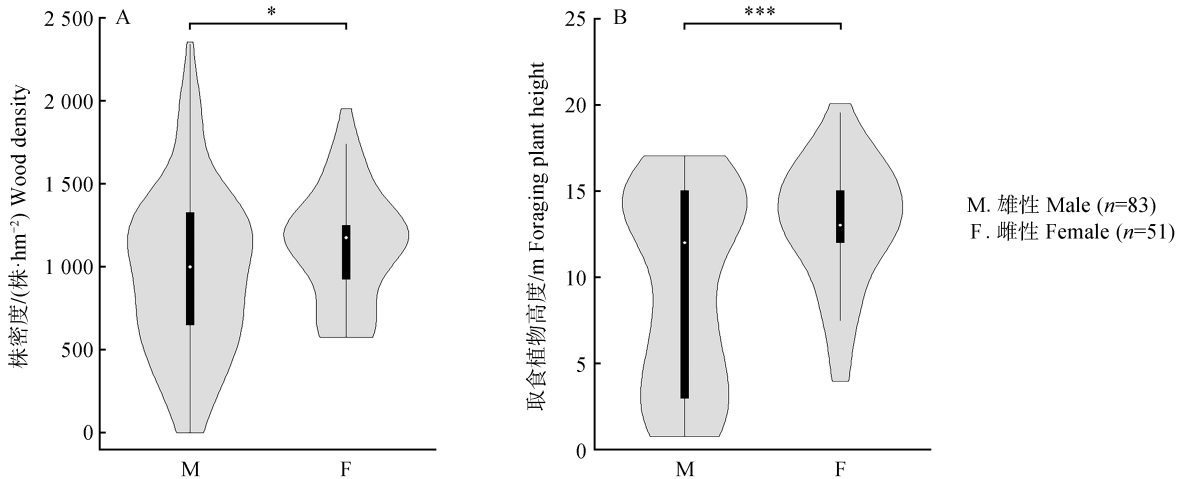
4 讨论

4.1 两性间的取食偏好差异

在繁殖期前后的小斑啄木鸟两性间,雌性个体偏好在高度更高的树的中上部取食,更偏好株密度适中的取食生境,而雄性更多在高度较低的树的冠层取食,取食生境的株密度范围更大(表2,图4)。Hogstad^[19]调查了小斑啄木鸟全年的取食情况,发现雌性在冬季与繁殖期的取食生态位比雄性广,两性间偏好的取食方式也存在差异。小斑啄木鸟出现了生态位分化的现象,这可能是两性中的

某一方占据了主导地位^[20],为了减少性别之间的资源竞争,向着利于种群发展的方向做出的策略选择。雌性小斑啄木鸟在株密度范围上的选择比雄性更加保守(图4),雄性个体虽然选择频率最高

的株密度也集中在50株附近,但对株密度较低的生境也有一定的包容性,可能是雌性动物更注重防御^[21],会优先选择隐藏策略,而雄性偏好逃跑策略。



*. $p < 0.05$; ***. $p < 0.001$. Kendall's tau-b 等级相关性分析, 株密度, $\tau_b = 0.149$, $p = 0.038$; 取食树高度, $\tau_b = 0.261$, $p < 0.001$.
 *. $p < 0.05$; ***. $p < 0.001$. Kendall's tau-b rank correlation, wood density, $\tau_b = 0.149$, $p = 0.038$; Foraging tree height, $\tau_b = 0.261$, $p < 0.001$.

图4 影响小斑啄木鸟取食的主要因子在两性别间的差异

Fig. 4 Differences between the sexes of the main factors affecting the foraging of lesser spotted woodpeckers

4.2 取食树木偏好与取食生境偏好

小斑啄木鸟偏好在高处取食,回避取食树的中下部,单次取食时长不会太长的现象(表2,图1),可能是为了保证安全性而做出的风险规避^[22],相对来说,所处高度越高,视野越开阔,遭遇天敌后能成功逃脱的概率就更大。小斑啄木鸟偏好在株密度适中、郁闭度较低的林区取食(图3),这很可能是同时采取隐藏策略和逃跑策略^[23-24]的结果;株密度过大,不利于及时发现危险并脱身,株密度过小则不利于隐蔽。

帽儿山的小斑啄木鸟偏好在活立木上取食,对站杆、枯立草杆表现为随机利用,回避在半枯木和倒木上取食(表3);挪威中部的小斑啄木鸟,在温暖季节,偏好在活立木上取食,冬季偏好在死树上取食^[19];在地中海附近的小斑啄木鸟偏好在站杆上取食^[25-26]。本研究的小斑啄木鸟偏好在天然针阔混交林内取食,并回避人工针阔混交林、天然暴马丁香灌木林与蒿属(表4)。有研究发现,繁殖期的小斑啄木鸟偏好在人工种植的杨树林和河岸林中取食,冬季更多地利用地中海森林与人工针叶林^[25]。本研究发现小斑啄木鸟偏好取食胡桃楸和落叶松,这两种树种是本研究区域的优势种,Camprodon等^[25]发现小

斑啄木鸟偏好取食杨树(*Populus* sp.)、意大利石松(*Pinus pinea*)与白柳(*Salix alba*),而这3种树也是当地林区的主要树种。综上所述,小斑啄木鸟的取食范围十分广泛,它们会根据当地的林分资源择优选择食物种类,对食物资源具有高度包容性,这很可能是各地的地理位置、气候条件、植被类型等栖息地资源不同,使小斑啄木鸟做出了适应当地资源的最佳取食策略,似食谱广泛的大斑啄木鸟(*Dendrocopos major*)^[27-28]。

在134次取样中,雪融化之前取样的取食样方有72个,雪融化后,小斑啄木鸟的取食生境与水源的最远距离不超过300 m。因此,水源是小斑啄木鸟选择生境的重要因素^[25],潮湿的环境可能加速树的衰退死亡,适于挖掘。

小斑啄木鸟偏好在平坡或西南坡的阳坡林区取食,避免将阴坡或半朝阳的东南坡林区作为取食生境(表4)。有报道表示,帽儿山阴坡的有机碳含量大于阳坡的^[29],而小斑啄木鸟仍偏好在平坡与阳坡处取食,可能是阳坡的水分蒸发量大^[30],微生境湿度小,在靠近水源的生境内选择相对干燥的微生境,可能会提高舒适度。小斑啄木鸟偏好在坡度低的地区取食而回避超过15°的坡度(表4),可能是帽儿山下

坡处的有机碳含量高于上坡的^[29],当坡度越陡,越高处的有机质流失可能越重,与平坡或下坡处相比,坡度过大的地区食物资源可能相对匮乏,不能满足取食要求。

有研究表明,体型越小的啄木鸟可能受到的人为干扰越小^[31]。帽儿山实验林场的小斑啄木鸟偏好在距离人为干扰较近的林区取食(图3),在追踪时,发现1只小斑啄木鸟沿着公路,在路边的枯立草杆上取食,对调查人员及过往车辆表现出较大的容忍性。另外,西班牙中部的部分小斑啄木鸟已融入到人类社会之中^[32]。这表示小斑啄木鸟对人类活动的敏感性不高,有人类活动踪迹的地区可能存在小斑啄木鸟更适宜取食的植物类型,如容易挖掘的草本植物、小灌木或胸径较小、木质部较薄的幼树。在取食这些植物时,小斑啄木鸟耗能更低、耗时更少。

4.3 建议与展望

建议林场合理实施砍伐,避免林区内株密度过高或过低,维持林区较低的(约40%)郁闭度,保留有较低密度的半枯木、站杆及倒木的天然针阔混交林,以期维护并扩展适宜小斑啄木鸟生存的取食生境范围,丰富其种群数量,以初级凿洞者的身份惠及更多物种,提高生物多样性^[33]。本研究所处林区为次生林,非原始林或过熟林,后续可以在次生林与原始林等不同林分中开展小斑啄木鸟取食偏好的对比调查,分析它们在更大景观中的偏好选择,明确其对不同栖息地的敏感程度。

参考文献:

- [1] PUVEREL C, ABOURACHID A, BÖHMER C, *et al.* This is my spot: What are the characteristics of the trees excavated by the black woodpecker? A case study in two managed French forests [J]. *Forest Ecology and Management*, 2019, 453: 117621.
- [2] HARDENBOL A A, PAKKALA T, KOUKI J. Persistence of a keystone microhabitat in boreal forests: cavities of Eurasian three-toed woodpeckers (*Picoides tridactylus*) [J]. *Forest Ecology and Management*, 2019, 450: 117530.
- [3] BARRY A M, HAGAR J C, RIVERS J W. Long-term dynamics and characteristics of snags created for wildlife habitat [J]. *Forest Ecology and Management*, 2017, 403: 145–151.
- [4] WALTERS J R. Cavities excavated by woodpeckers limit populations of other cavity-nesting birds [J]. *Journal of Animal Ecology*, 2022, 91(6): 1052–1055.
- [5] MIKUSIŃSKI G, GROMADZKI M, CHYLARECKI P. Woodpeckers as indicators of forest bird diversity [J]. *Conservation Biology*, 2001, 15(1): 208–217.
- [6] DREVER M C, MARTIN K. Response of woodpeckers to changes in forest health and harvest: implications for conservation of avian biodiversity [J]. *Forest Ecology and Management*, 2010, 259(5): 958–966.
- [7] MENON T, SHAHABUDDIN G. Assessing woodpeckers as indicators of bird diversity and habitat structure in managed forests [J]. *Biodiversity and Conservation*, 2021, 30(6): 1689–1704.
- [8] NAPPI A, DRAPEAU P, LEDUC A. How important is dead wood for woodpeckers foraging in eastern North American boreal forests? [J]. *Forest Ecology and Management*, 2015, 346: 10–21.
- [9] STAŃSKI T, STAŃSKA M, GOŁAWSKI A, *et al.* Foraging site selection of the middle spotted woodpecker (*Leiopicus medius* L.) in primeval oak-lime-hornbeam forest of the Białowieża National Park: comparison of breeding and non-breeding seasons [J]. *Forests*, 2021, 12(7): 837.
- [10] 戎可, 司雨蕙, 潘麒麟, 等. 同域分布3种啄木鸟冬季取食的生态位差异 [J]. *生态学报*, 2018, 38(23): 8314–8323.
RONG K, SI Y H, PAN Q Y, *et al.* Forage niche differentiation of three sympatric woodpecker species in winter [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(23): 8314–8323.
- [11] MIKUSIŃSKI G, ANGELSTAM P. European woodpeckers and anthropogenic habitat change: a review [J]. *Vogelwelt*, 1997, 118: 277–283.
- [12] Bird Life International. *Dryobates minor* [J/OL]. The IUCN Red List of Threatened Species, 2018: e. T22681076A130037386 [2023-03-21]. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2018-2.RLTS.T22681076A130037386.en>.
- [13] NILSSON S G, OLSSON O, SVENSSON S, *et al.* Population trends and fluctuations in Swedish woodpeckers [J]. *Ornis Svecica*, 1992, 2(1): 13–21.
- [14] 盛琪, 董灵波, 刘兆刚. 结合大斑啄木鸟生境适宜性的林分空间结构优化 [J]. *北京林业大学学报*, 2021, 43(5): 24–32.
SHENG Q, DONG L B, LIU Z G. Stand spatial structure optimization combined with habitat suitability of great spotted woodpecker [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2021, 43(5): 24–32.
- [15] 赵瑞, 王传宽, 全先奎, 等. 黑龙江省帽儿山温带阔叶树种不同器官的生态化学计量特征 [J]. *林业科学*, 2021, 57(2): 1–11.
ZHAO R, WANG C K, QUAN X K, *et al.* Ecological stoichiometric characteristics of different organs of broadleaf tree species in a temperate forest in Maershan area, Heilongjiang Province [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2021, 57(2): 1–11.
- [16] 张峰, 张金屯, 张峰. 历山自然保护区猪尾沟森林群落植被格局及环境解释 [J]. *生态学报*, 2003, 23(3): 421–427.
ZHANG F, ZHANG J T, ZHANG F. Pattern of forest vegetation and its environmental interpretation in Zhuweigou, Lishan Mountain Nature Reserve [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(3): 421–427.
- [17] 徐少君, 曾波, 苏晓磊, 等. 基于RS/GIS的重庆缙云山自然

- 保护区植被及碳储量密度空间分布研究[J]. 生态学报, 2012, 32(7): 2174-2184.
- XU S J, ZENG B, SU X L, *et al.* Spatial distribution of vegetation and carbon density in Jinyun Mountain Nature Reserve based on RS/GIS [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32 (7) : 2174-2184.
- [18] 戎可, 宗诚, 马建章. Bailey's方法在生境选择研究中的应用[J]. 动物学研究, 2009, 30(2): 215-220.
- RONG K, ZONG C, MA J Z. A method for analysis of habitat selection data; Bailey's interval [J]. *Zoological Research*, 2009, 30(2): 215-220.
- [19] HOGSTAD O. Sexual differences in foraging behaviour in the lesser spotted woodpecker *Dendrocopos minor* [J]. *Ornis Norvegica*, 2010, 33: 135-146.
- [20] PASINELLI G. Sexual dimorphism and foraging niche partitioning in the middle spotted woodpecker *Dendrocopos medius* [J]. *Ibis*, 2000, 142(4): 635-644.
- [21] SHEPHERD J K, FLORES T, RODGERS R J, *et al.* The anxiety/defense test battery: influence of gender and ritanserin treatment on antipredator defensive behavior [J]. *Physiology & Behavior*, 1992, 51(2): 277-285.
- [22] LIMA S L, DILL L M. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus [J]. *Canadian Journal of Zoology*, 1990, 68(4): 619-640.
- [23] SIH A. Optimal behavior: Can foragers balance two conflicting demands? [J]. *Science*, 1980, 210(4473): 1041-1043.
- [24] 鲁庆彬, 于江傲, 高欣, 等. 冬季清凉峰山区小鹿和野猪的生境选择及差异[J]. 兽类学报, 2007, 27(1): 45-52.
- LU Q B, YU J A, GAO X, *et al.* Winter habitat selection of Reeves's muntjac and wild boars in the Qingliangfeng Mountains [J]. *Acta Theriologica Sinica*, 2007, 27(1): 45-52.
- [25] CAMPRODON J, FAUS J, SALVANYÀ P, *et al.* Suitability of poplar plantations for a cavity-nesting specialist, the lesser spotted woodpecker *Dendrocopos minor*, in the Mediterranean mosaic landscape [J]. *Acta Ornithologica*, 2015, 50(2): 157-169.
- [26] PORRO Z, ODICINO M, BOGLIANI G, *et al.* Intensive forestry and biodiversity: use of poplar plantations by woodpeckers in a lowland area of northern Italy [J]. *Forest Ecology and Management*, 2021, 497: 119490.
- [27] BARRIENTOS R. Retention of native vegetation within the plantation matrix improves its conservation value for a generalist woodpecker [J]. *Forest Ecology and Management*, 2010, 260 (5): 595-602.
- [28] PASINELLI G. Genetic diversity and spatial genetic structure support the specialist-generalist variation hypothesis in two sympatric woodpecker species [J]. *Conservation Genetics*, 2022, 23 (4): 821-837.
- [29] 姜航, 高菲, 崔晓阳. 帽儿山次生林区土壤有机碳储量及地形因子的影响[J]. 森林工程, 2015, 31(3): 15-20.
- JIANG H, GAO F, CUI X Y. Soil organic carbon storage and effects of topographical factors of the secondary forest region of Mao'er Mountains [J]. *Forest Engineering*, 2015, 31 (3) : 15-20.
- [30] 郭红, 龚文峰, 孔达. 基于DEM的帽儿山地区土壤侵蚀定量分析[J]. 自然灾害学报, 2009, 18(3): 139-145.
- GUO H, GONG W F, KONG D. DEM-based quantitative analysis of soil erosion: a case study of Maoershan region [J]. *Journal of Natural Disasters*, 2009, 18(3): 139-145.
- [31] KUMAR R, SHAHABUDDIN G, KUMAR A. How good are managed forests at conserving native woodpecker communities? A study in sub-Himalayan dipterocarp forests of northwest India [J]. *Biological Conservation*, 2011, 144(6): 1876-1884.
- [32] CATALINA-ALLUEVA P, MARTÍN C A. The role of woodpeckers (family: Picidae) as ecosystem engineers in urban parks: a case study in the city of Madrid (Spain) [J]. *Urban Ecosystems*, 2021, 24(5): 863-871.
- [33] PAKKALA T, TIAINEN J, PIHA M, *et al.* Hole life: Survival patterns and reuse of cavities made by the lesser spotted woodpecker *Dendrocopos minor* [J]. *Ardea*, 2019, 107 (2) : 173-181.