

城市森林鸟类鸣声的季节动态与环境驱动机制

Seasonal Dynamics and Environmental Drivers of Avian Sounds in Urban Forests

黄可馨^{1,2} 秦新生¹ 裴有才² 高丙涛² 李乐² 廖媛柯² 曾伟³ 郝泽周^{2*}
HUANG Kexin^{1,2} QIN Xinsheng¹ PEI Nancai² GAO Bingtao² LI Le² LIAO Yuanke² ZENG Wei³ HAO Zezhou^{2*}

(1.华南农业大学林学与风景园林学院, 广州 510642; 2.中国林业科学研究院热带林业研究所, 广州 510520; 3.深圳市仙湖植物园, 深圳 518004)

(1. College of Forestry and Landscape Architecture, South China Agricultural University, Guangzhou, Guangdong, China, 510642; 2. Research Institute of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Guangzhou, Guangdong, China, 510520; 3. Fairy Lake Botanical Garden, Shenzhen, Guangdong, China, 518004)

文章编号: 1000-0283(2026)03-0033-11

DOI: 10.12193/j.laing.20251114001

中图分类号: TU986

文献标志码: A

收稿日期: 2025-11-14

修回日期: 2026-01-15

摘要

城市森林是维持城市生物多样性的关键生境, 其内部鸟类群落鸣声动态受季节变化与城市化干扰的双重影响。然而, 关于鸟类群落鸣声特征与城市森林物候及其周边环境之间的跨季节关系尚不清楚。为此, 采用被动声学监测技术, 对深圳市4个典型城市森林进行为期10个月的连续数据收集。通过计算声学复杂度指数 (Acoustic Complexity Index, ACI) 和归一化差异声景指数 (Normalized Difference Soundscape Index, NDSI) 以量化鸟类鸣声多样性, 进而探究不同季节和食性类型下鸟类鸣声多样性的动态变化, 评估城市森林植被物候及周边城市化强度等多尺度环境因子对鸟类鸣声多样性的影响。结果发现, 城市森林中鸟类声景存在显著的季节性与食性差异。杂食性鸟类表现出显著的季节性变化, 其ACI在夏季达到峰值; 食虫性鸟类全年维持高水平的鸣声复杂性; 食肉性鸟类的声学贡献则始终处于最低水平。不同食性类群的NDSI峰值时间存在错位, 杂食性与食虫性鸟类在春季主导声景, 而食肉-食虫性鸟类表现出独特的反向模式, 其声学活动高峰出现在夏季。交互作用证实, 季节对鸟类鸣声多样性的影响因食性功能群而异。广义线性混合效应模型的分析进一步明确了环境驱动因子。其中, 夜间灯光强度显著提升了ACI; 植物开花指数显著降低了ACI。而归一化植被指数对NDSI表现出边缘显著的负向影响趋势。此外, 季节效应表现为夏季显著提高ACI, 冬季导致了NDSI显著下降。食性效应证明了鸟类食性在声学贡献上高度分化, 与食虫性鸟类相比, 食肉性与食肉-食虫性鸟类的ACI显著偏低; 食肉性与食花性鸟类在NDSI指标上表现出极显著的正向贡献。研究结果为城市森林鸟类鸣声的生态化管理提供了科学依据, 强调了维持和恢复功能性食物网与优化城市森林内部结构是未来城市生物多样性保护规划的核心。

关键词

城市森林; 被动声学监测; 鸟类鸣声多样性; 食性类型; 季节性变化

Abstract

Urban forests are key habitats for maintaining urban biodiversity, and the vocal dynamics of their avian communities are influenced by both seasonal variation and urbanization disturbances. However, the cross-seasonal relationships between the acoustic characteristics of avian communities, urban forest phenology, and surrounding environments remain poorly understood. To address this, passive acoustic monitoring technology was employed to collect continuous data over a 10-month period in four typical urban forests in Shenzhen. By calculating the Acoustic Complexity Index (ACI) and the Normalized Difference Soundscape Index (NDSI) to quantify avian sound diversity, this study investigated dynamic changes in this diversity across seasons and dietary guilds, while assessing the influence of multi-scale environmental factors, including urban forest vegetation

基金项目:

中国林业科学研究院基本科研业务费专项资助项目“基于声信息的城市生态安全格局与鸟类栖息地关系研究”(编号: CAFYBB2023MA009); 国家重点研发计划项目(编号: 2021YFE0193200); 国家林草局林业生态站等监测运行项目“广东深圳城市森林生态系统国家定位观测研究站运行补助”(编号: 2024132101)

黄可馨

2000年生/女/江西赣州人/在读硕士研究生
/研究方向为野生动植物保护与利用、城市生物多样性

秦新生

1979年生/男/江西萍乡人/副教授、硕士生导师
/研究方向为野生动植物保护与利用、城市林业与园林绿化

郝泽周

1993年生/男/河北邢台人/副研究员/研究方向为城市生物多样性

*通信作者 (Author for correspondence)
E-mail: zezhouhao@caf.ac.cn

phenology and surrounding urbanization intensity. The results reveal significant seasonal variation and dietary differences in avian soundscapes within the urban forest. Omnivorous birds exhibited significant seasonal variation, with their ACI peaking in summer; insectivorous birds maintained high levels of vocal complexity throughout the year, whereas the acoustic contribution of carnivorous birds remained consistently low. Peak timing of the NDSI differed among dietary guilds: omnivorous and insectivorous birds dominated the soundscape in the spring, whereas carnivore-insectivore birds exhibited an inverse pattern, with peak acoustic activity occurring in the summer. Interaction effects confirmed that the influence of season on avian sound diversity varied by dietary guild. Analysis using Generalized Linear Mixed Models (GLMMs) further clarified the environmental drivers. Specifically, night light intensity (average radiance) significantly increased the ACI, while the flowering index (bloom) significantly reduced the ACI. Meanwhile, the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) showed a marginally significant negative trend on the NDSI. Furthermore, seasonal effects were evident: summer significantly increased the ACI, whereas winter significantly decreased the NDSI. Dietary effects indicated that avian diets differed markedly in their acoustic contributions: compared with insectivorous birds, the ACI of carnivorous and carnivore-insectivore birds was significantly lower, whereas carnivorous and nectarivorous birds exhibited highly significant positive contributions to the NDSI. The results provide a scientific basis for the ecological management of avian sounds in urban forests, emphasizing that maintaining and restoring functional food webs and optimizing the internal structure of urban forests are central to future urban biodiversity conservation planning.

Keywords

urban forest; passive acoustic monitoring; avian sound diversity; dietary guild; seasonal variation

随着城市化进程的加剧, 生物栖息地正在经历丧失、破碎化过程, 生态系统服务削弱, 城市生物多样性面临着严峻挑战。为应对这些挑战, 核心策略是优先落实城市生态资源的保护与管理。城市森林作为城市生态系统中不可或缺的一部分, 由连接或分散的树木群落、林地、公园绿地和沿街树木组成^[1]。鸟类作为城市生态系统中的重要指示物种, 其群落结构和行为是对城市化压力的明显响应^[2]。在快速的城市化背景下, 城市森林往往是鸟类维持生存和繁殖的关键避难所^[3], 然而, 它们同样面临着城市噪声、光污染和人类干扰等多重压力, 这些压力可能深刻影响了鸟类的鸣声行为和声学交流, 进而影响其生存和繁殖成功率^[4]。因此, 深入了解城市环境中以城市森林植被为代表的绿色基础设施的生态功能表征, 特别是其物候变化特征及其与城市化环境因子的相互作用对鸟类多样性的影响, 对于制定有效的生物多样性保护策略至关重要。

鸟类鸣声是其社会交流、觅食、领域防御和繁殖的主要手段, 其声学特征能够反映

鸟类群落的结构、健康状况以及对环境变化的响应^[5]。鸟类鸣声多样性是指在特定时空范围内, 由鸟类群落产生的鸣声信号在频率、节奏、强度、结构等方面体现出的丰富程度与变异性^[6]。传统的鸟类调查方法往往耗时耗力, 且可能对鸟类造成干扰。被动声学监测 (Passive Acoustic Monitoring, PAM) 作为一种非侵入性、高效的监测工具, 能够长时间、大规模地收集声学数据, 为评估鸟类多样性提供了独特视角。研究表明, 通过声学监测识别的物种数量可与传统鸟类调查结果相当, 但二者在具体物种组成上存在互补性差异, 这种差异本身反映了不同物种对城市环境的适应能力差异^[7]。声学指标在鸟类多度预测能力方面明显高于对物种丰富度的预测, 说明其在追踪种群动态方面具有特殊优势^[8]。例如, 声学复杂度指数 (Acoustic Complexity Index, ACI) 和归一化差异声景指数 (Normalized Difference Soundscape Index, NDSI) 常作为评估鸟类多样性的关键指标^[9]。研究表明, ACI与鸟类多样性之间存在正相关关系^[10], 主要反映声景的结构复杂性, 尤其与生物声

活动的丰富度相关。而NDSI则侧重于生物声与非生物声的相对强度, 是衡量生物声主导程度和人为干扰强度^[11], 以及评估生态健康的重要指标^[12]。这些指标能够有效表征城市森林声景中的生物多样性及其动态^[13]。此外, 不同食性鸟类具有不同的鸣声特征, 活动范围和发声范围也有所不同。例如, 食花性鸟类的活动范围高度依赖于开花植物的分布和花期, 其发声活动与觅食行为紧密相连。因此, 食物资源也是驱动其鸣声演化的重要选择压力之一。

尽管当前对城市绿地鸟类声景的研究日益增多, 但对不同食性鸟类在城市森林中鸣声多样性的季节性变化规律, 以及森林内部物候和外部城市化干扰对其影响的探究仍有待深入, 尤其在如深圳市这样快速城市化的典型区域, 进一步凸显了调查的必要性。为弥补上述研究的缺失, 聚焦深圳市的城市森林, 利用长达10个月的被动声学监测数据, 结合遥感大数据和实地调查数据, 深入探究以下两个核心科学问题: (1) 探究城市森林中不同季节、不同食性类型的鸟类鸣声多样

性的动态变化及其相互作用模式；(2) 基于对鸣声多样性动态变化的理解，进一步探究包括城市森林内部植被物候与周边城市化强度在内的多尺度环境因子如何影响城市森林中不同季节和食性类型的鸟类鸣声多样性。通过对上述科学问题的解答，本研究旨在揭示城市森林中鸟类鸣声多样性形成的深层生态驱动因素，评估城市化和植被物候对其影响。这些发现不仅将深化对城市森林生物声景动态的理解，也为快速城市化地区的城市森林规划者和管理者提供更为精准的科学依据，有助于制定更有效的城市森林鸟类多样性保护和声景管理策略，促进城市可持续发展和城市生物多样性保护。

1 材料与方法

1.1 研究区域

研究开展于深圳市。深圳地处南亚热带，地貌类型多样，综合了低山、丘陵、台地、阶地、平原，属于典型的亚热带季风气候，全年温暖湿润，光照与雨量充沛。研究样点具体设置于莲花山公园、福田红树林生态公园、仙湖植物园、观澜生态公园4个典型的城市森林公园，在每个公园中选择由本地树种组成、群落结构成熟且稳定的常绿阔叶林群落作为监测区域(图1)。深圳城市森林与建筑基质紧密交织，形成一种高度片段化且镶嵌分布的独特景观格局。各录音点之间的距离保持在500 m以上，避免相邻采样点之间的声音重叠，并确保了录音的独立性。

1.2 数据收集

1.2.1 声学监测

本研究中有4台Song Meter 4 (SM4) 用于被动声学监测。每个声学监测站均部署一台录音设备，并于2023年5月—2024年3月进行

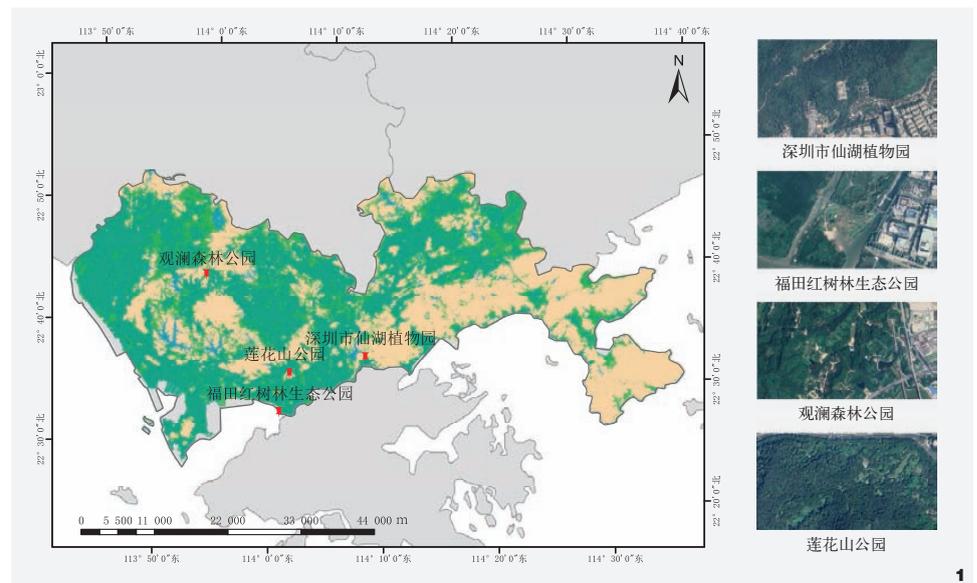


图1 研究区概况
Fig. 1 Overview of the study area

定点、同步、连续监测。为录制完整的自然声和人为声，将声纹设备配置为24 h模式录制(.wav格式)每10 min中取1 min声音数据，采样率和位深度分别为32 kHz、16 bits，以确保采样范围可以覆盖绝大部分鸟类鸣声和城市噪声。麦克风增益设为中档。记录保存在SD储存卡上。设备均由1.5 V碱性电池供电，每4个月维护一次声纹设备并更换电池及储存卡。根据前期研究，被动声学监测设备能够记录到的鸟类发声阈值距离因监测物种和研究区栖息地类型而异^[14]，林地中被动声学监测的最佳监测半径为200 m。

1.2.2 声学数据处理

使用卷积神经网络(Convolutional Neural Network, CNN)构建鸟类事件检测模型以评估生物声学数据^[15]。模型以原始音频信号的对数梅尔频谱图(log-Mel spectrogram)为输入特征，通过多层卷积与特征提取模块实现对声场景的自动识别与分类。原始声场景分类模型

包括鸟类、昆虫、鸟类-昆虫、鸟类-人、昆虫-人、人声、静音7种声学场景。在此基础上，初步筛选出了鸟鸣声、鸟类-人混合声和鸟类-昆虫混合声。

在声场景分类的基础上，进一步筛选出音频片段并进行降噪处理，以最大程度地分离和增强鸟鸣信号，最终获得纯净鸟声片段。根据Hao等^[4]的鸟类鸣声识别模型，识别与提取纯净鸟声片段中的具体鸣声信号。最终保留识别置信度高于0.8的鸟类发声数据作为后续进行食性分类与计算鸟类鸣声多样性指标的基础。

声学指数能快速评估声学群落的动态特征。NDSI是衡量生态健康标准的指标^[16]，通过计算人工声(1~2 kHz)与生物声(2~11 kHz)的比值来评估人类活动对声景观的影响程度，见公式(1)。

$$N_{DSI} = \frac{\beta - \alpha}{\beta + \alpha} \quad (1)$$

式中， N_{DSI} 为NDSI值， β 表示2~11 kHz时

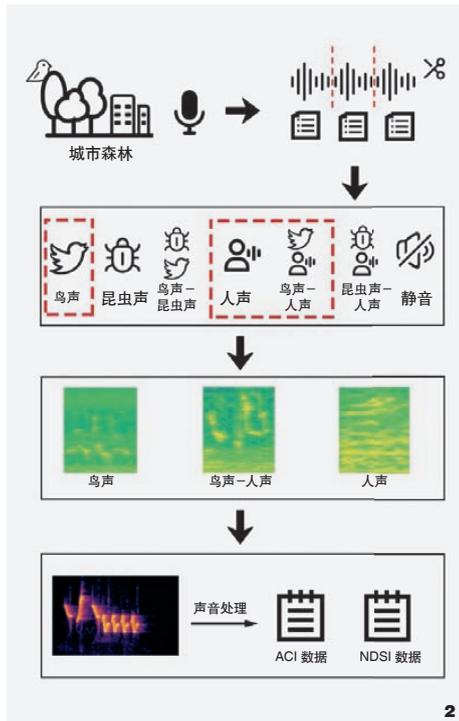


图2 声音数据处理的流程步骤
Fig. 2 Process steps for audio data processing

的生物声功率谱密度, α 表示1 ~ 2 kHz时的人工声功率谱密度。

NDSI值范围为-1 ~ 1, 其中接近-1的数值表示由低频占主导地位, 接近1的值则表示较高频率占主导地位。ACI用于测量相邻频率带之间振幅的变化, 反映声强的可变性和不规律性, 特别是鸟鸣声。研究表明, ACI与鸟类多样性有关, 且在不同栖息地类型中的表现不同。ACI计算见公式(2)。

$$A_{CI} = \frac{\sum_{k=1}^n |I_k - I_{k+1}|}{\sum_{k=1}^n I_k} \quad (2)$$

式中, A_{CI} 为ACI值, n 为频率区间的总数, k 为频率区间的索引, I_k 和 I_{k+1} 是指两个相邻频率区间的频谱振幅的大小。

ACI相对不受恒定强度或持续声音的影响^[17], 这为监测人类活动频繁的城市森林的生物多样性提供了机会(图2)。

1.2.3 环境变量

选取6类环境变量表征城市生态环境特征(表1)。遥感衍生变量包括:(1)归一化植被指数(Normalized Difference Vegetation Index, NDVI), 基于Google Earth Engine(GEE)平台处理的2023年5月—2024年2月Sentinel-2数据生成的10 m分辨率月最大值均值;(2)平均辐射强度, 珞珈一号(LJ1-01)130 m分辨率的月夜间灯光数据。道路密度通过处理OpenStreetMap(OSM)省级矢量数据获得。在监测点附近进行了20 m×20 m的样方调查, 记录了物种、树高、胸径等数据信息, 结合《中国植物志》^[18]检索各物种的花果期, 按照物种相对重要值加权计算月尺度物候指数中的开花指数和结果指数。在Fragstats 4.2中使用

通过GEE获取的2023年ESA Word Cover的10 m分辨率土地利用数据以计算香农多样性指数(Shannon's Diversity Index, SHDI)。所有栅格数据统一采用WGS 1984 UTM Zone 49N投影坐标系。时序数据对齐为2023年5月—2024年2月。

1.3 食性分类

根据鸟类的主要食物来源与食物类别, 将其划分为5个不同的食性类群(表2)。分类标准主要参考了鸟类集团分类相关文献^[19-20]。研究仅观察鸟类的主要食物类型, 以探讨不同食性策略的鸟类对环境变化的响应差异。在进行数据分析时, 每个鸟类物种都被明确划分至5个食性类群中的一个, 以确保分类的唯一性和准确性。

表1 环境变量的详细信息

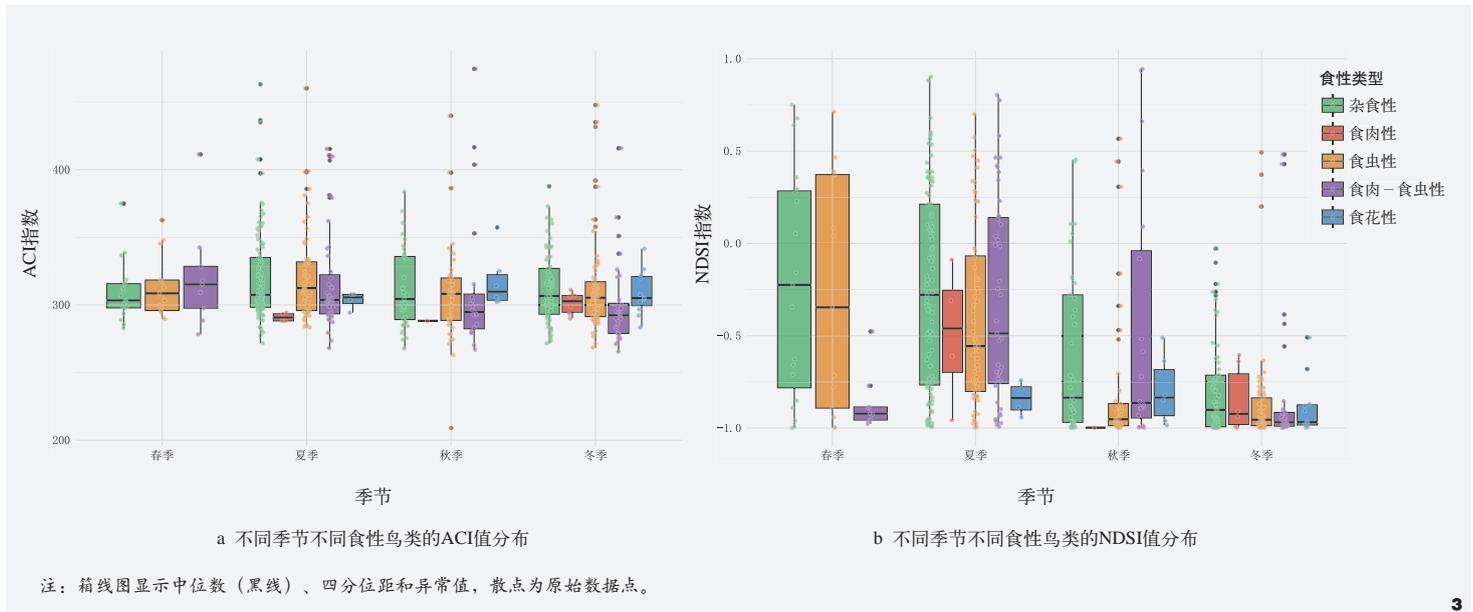
Tab. 1 Detailed information on environment variables

变量名称 Variable name	类型 Type	原始数据源 Original data source	分辨率 Resolution	时间范围 Time range
NDVI 值	植被覆盖	Sentinel-2	10 m	2023.5—2024.2
开花指数	植物物候	样方调查 + 中国植物志	样方尺度	2021.9—2021.12
结果指数	植物物候	样方调查 + 中国植物志	样方尺度	2021
道路密度	人为干扰	OpenStreetMap	10 m	2023
SHDI 值	景观格局	ESA WorldCover	10 m	2023
平均辐射强度	人类活动强度	珞珈一号	130 m	2018—2019

表2 食性类群分类定义

Tab. 2 Definitions of feeding habit categories

食性类型 Diet	定义 Definition
杂食性	该类群的鸟类食谱广泛, 其食物构成中植物性食物和动物性食物均占有相当的比例, 且没有绝对的优势食物类型
食肉性	主要以捕食脊椎动物为生的鸟类, 其食物来源包括但不限于小型哺乳动物、爬行动物、两栖动物、鱼类以及其他鸟类
食肉-食虫性	该类群鸟类的食物介于食肉性和食虫性之间, 其不仅捕食昆虫等无脊椎动物, 也会常规性地捕食小型脊椎动物, 该类群的界定强调了其在食物链中扮演的双重角色
食虫性	该类群的鸟类食物构成中, 昆虫和其他无脊椎动物占据了绝对主导地位
食花性	主要取食植物的花、花蜜、花粉或植物的其他营养器官的鸟类。在本研究中, 该类群主要指以花蜜和花部结构为主要食物来源的鸟类



3

图3 不同季节不同食性鸟类的ACI值和NDSI值分布
Fig. 3 Distribution of ACI and NDSI values for birds with different feeding habits across seasons

1.4 统计分析

为确定季节和食性与鸟类鸣声指数之间的关系，采用双因素方差分析 (Two-Way ANOVA) 框架。由于ACI符合方差齐性假设，使用广义最小二乘法 (Generalized Least Squares, GLS) 分析季节、食性类型及其交互作用，模型通过限制性最大似然估计 (REML) 优化，并对显著交互效应 ($p < 0.05$) 进行Tukey HSD事后检验。对于违反正态假设的NDSI (Shapiro-Wilk $p < 0.05$, Levene $p < 0.01$)，采用非参数方法，通过Kruskal-Wallis检验评估食性和季节的主效应，以食性与季节组合的组间差异替代交互作用分析，显著主效应 ($p < 0.05$) 通过Dunn检验与Bonferroni校正进行两两比较。使用R基础包中的`kruskal.test()`和“`rstatix`”包的`dunn_test()`函数完成。

为评估环境因子与不同季节、不同食性的鸟类鸣声特征的影响，采用了广义线性混合模型 (Generalized Linear Mixed Models, GLMM)。

其中，ACI符合Gamma分布，采用Log连接函数；NDSI符合高斯 (Gaussian) 分布，采用Identity连接函数。为消除不同变量的量纲影响，所有解释变量均进行了标准化处理 (Zscore)。构建模型前，对环境变量计算方差膨胀因子 (Variance Inflation Factor, VIF) 以检测多重共线性，并剔除 $VIF > 5$ 的高共线性环境因子。构建包含筛选后的环境因子、季节与食性 (及其交互作用) 作为固定效应，以采样点ID作为随机截距效应的全局模型，以控制采样点的空间异质性。基于信息论的多模型推断框架，对全局模型进行全子集筛选。依据小样本校正的赤池信息准则 (AICc) 对候选模型进行排序，鉴于部分候选模型间的AICc差异较小，存在模型选择的不确定性，本研究采用模型平均方法来估算置信区间。显著性检验基于Wald Z检验获取 p 值。主要使用“`lme4`”“`MuMIn`”“`car`”“`ggplot2`”等R包完成。所有统计分析均在R 4.5.1中进行。

2 结果

2.1 季节与食性差异下的鸣声差异

ACI值分布结果显示 (图3-a)，不同食性鸟类的ACI在各季节表现出不同的变化模式。总体而言，ACI值在春季分布相对集中，在夏、秋季的离散程度明显增大。其中，杂食性与食虫性鸟类的ACI值在全年维持相对稳定的高水平，其中位数值主要集中在300 ~ 315，但在夏季和秋季均出现了较高的异常值。食肉-食虫性鸟类的ACI值呈现出平缓的季节性递减趋势：其中位数值在春季最高 (约315) 至夏季略微回落 (约305)，秋季进一步降低至约295。此外，食花性鸟类在夏、秋、冬三季的ACI中位数相对稳定，波动较小 (305 ~ 310)。

季节与食性对ACI的交互作用显示 (图4-a)，从整体趋势来看，ACI值呈现出夏季略高、秋季回落的变化特征。具体而言，杂食性鸟类的ACI指数呈现出季节性上升，其

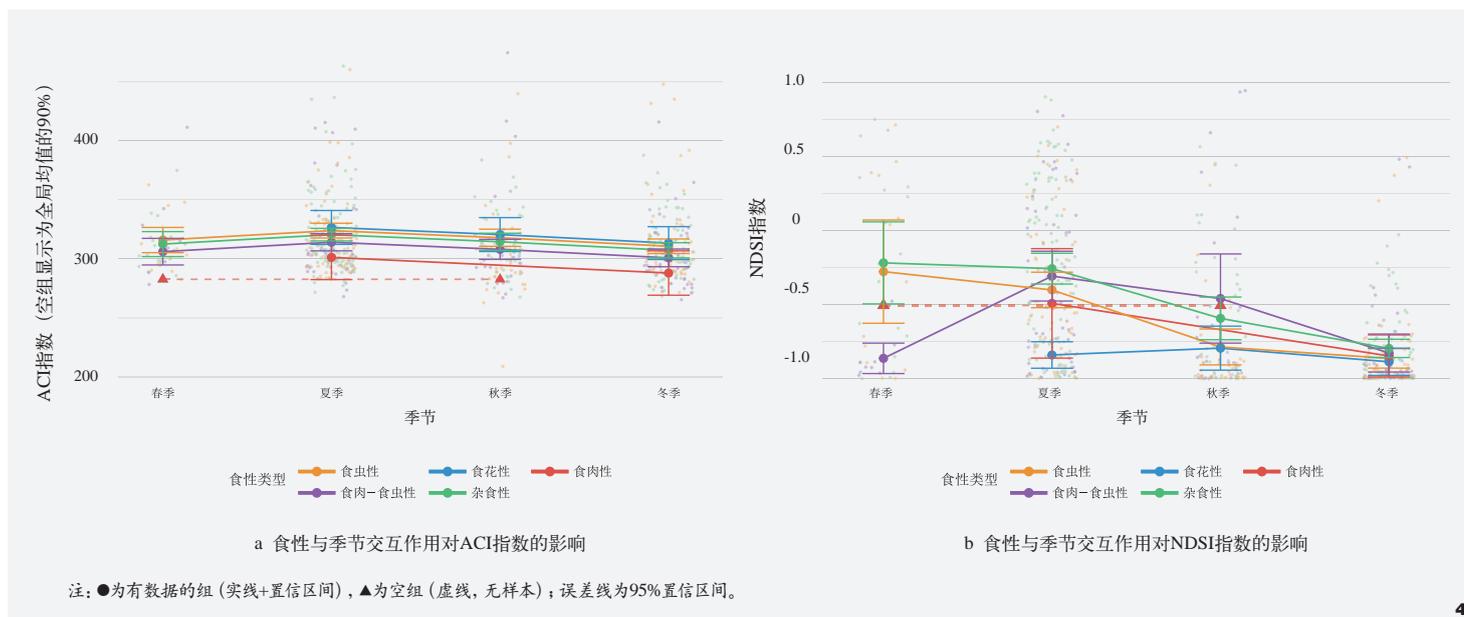


图4 ACI和NDSI指数的交互作用分析
Fig. 4 Interaction analysis of the ACI and NDSI index

均值从春季的约305上升至夏季的峰值(约320), 随后在秋冬季逐渐回落。食虫性与食花性鸟类则维持在较高的声学活动水平, 其均值主要波动在315 ~ 325, 季节性差异较小。食肉-食虫性鸟类的ACI表现平稳, 其均值在300 ~ 310的窄幅区间波动。食肉性鸟类的ACI值始终处于最低水平, 其夏季ACI均值约300, 显著低于同期杂食性和食虫性鸟类(图4-a)。

ANOVA主效应检验的结果显示(表3),

季节的主效应显著 ($F=2.72, p<0.05$), 表明不同季节之间因变量存在统计学差异。在环境因子中, SHDI ($F=42.51, p<0.001$) 与平均辐射强度 ($F=16.42, p<0.001$) 对因变量均具有极显著影响。为了进一步探究季节与食性对ACI的交互作用模式, 事后两两比较发现, 在相同季节内, 不同食性群体间的差异多数不显著 ($p>0.05$), 表明食性效应受季节背景调节; 在同一食性类别中, 不同季节

间的比较显示出强烈的时间效应, 特别是杂食性鸟类在夏季与其他季节之间均存在极显著差异 ($p<0.001$)。

图3-b显示, NDSI值表现出显著的季节性波动, 且不同食性鸟类的声景贡献度差异较大。其中, 春季的杂食性与食虫性鸟类为该季节声景的主要贡献者, 其中位数虽均值为负值(-0.2、-0.35), 但四分位距极大, 数据分布覆盖了-1.0 ~ 0.8的宽广范围。相比之下, 食肉-食虫鸟类在春季的NDSI中位数值低至-0.9且分布高度集中, 但其在夏季的分布范围从春季的集中状态扩大至全域(-1.0 ~ 0.8), 中位数回升至-0.5左右。食虫性鸟类的NDSI中位数出现下移(降至-0.55左右)。杂食性鸟类保持相对稳定(中位数约-0.3)。食肉性和食花性鸟类均处于较低水平(约-0.5 ~ -0.8)。秋冬季NDSI值呈现整体性回落。秋季食肉-食虫性鸟类虽仍有部分高值异常点, 但其中位数回落至-0.9左右;

表3 ANOVA主效应结果
Tab. 3 ANOVA main effect results

变量 Variable	自由度 NumDF	F 值 F-value	p 值 p-value
截距	1	49 833.873	< 0
食性	3	1.532	0.206
季节	3	2.720	0.044
SHDI_ 标准化	1	42.509	< 0.001
NDVI_ 标准化	1	0.026	0.872
道路密度_ 标准化	1	0.042	0.837
平均辐射强度_ 标准化	1	16.421	< 0.001

其他食性类群的中位数也多集中在-0.8 ~ -0.95的低值区间。冬季则进一步下降，所有食性类群的中位数均收敛至-0.9 ~ -1.0。

食性与季节对NDSI的交互作用结果显示(图4-b)，NDSI的季节性模式在不同食性群体间存在显著差异。食肉-食虫鸟类的变化最为剧烈，其NDSI均值在春季处于最低点(约-0.9)，随后在夏季显著回升至年度峰值(约-0.3)。进入秋季后数值回落至-0.5左右，并于冬季降低至约-0.8。杂食性与食虫性鸟类展现出相似的“春高冬低”季节性模式。两者在春季的NDSI均值最高(-0.2、-0.3)，随着季节推移，两者呈现阶梯式下降，至秋季分别降低至-0.6、-0.7附近，最终在跌至冬季的-0.8以下水平。食肉性与食花性鸟类群体的NDSI指数全年波动较小，始终维持在较低水平。食肉性鸟类的NDSI均值主要在-0.5 ~ -0.8；食花性鸟类的NDSI均值则稳定在-0.8 ~ -0.9，未表现出明显的季节性活跃峰值。

Kruskal-Wallis 检验结果显示(表4)，食性类群的主效应显著($\chi^2(4) = 18.743, p < 0.05$)，表明不同食性鸟类的NDSI值存在统计学差异。季节的主效应亦显著($\chi^2(3) = 131.550, p < 0.05$)，说明NDSI值随季节变化而具有显著差异。此外，食性类群与季节的交互作用达到显著水平($\chi^2(16) = 148.640, p < 0.05$)，表明季节对NDSI值的影响因食性类群的不同而有所差异。使用了Dunn检验(采用Bonferroni校正)以进一步明确各组别间的差异模式。其中，在食性类群的比较中，仅食虫性与杂食性两组之间差异显著($p < 0.05$)，其余组间差异均不显著($p > 0.05$)。在季节因素的比较中，除“春季-夏季”($p > 0.05$)及“春季-秋季”($p > 0.05$)外，其余季节两两比较均呈现极显著差异($p < 0.001$)，其中，“冬季-

夏季”差异尤为突出($p < 0.001$)。

2.2 环境驱动因子对鸟类鸣声的影响

基于AICc准则的模型筛选及模型平均结果显示(表5)，城市强度、植物物候、鸟类食性及季节均对ACI产生显著影响。食性方面，鸟类食性类群对ACI具有显著的预测作用，对比食虫性这一参照组，食肉性(Estimate = -0.067, $p = 0.019$)和食肉-食虫性(Estimate = -0.034, $p = 0.003$)鸟类的ACI值显著更低。季节变化同样显著影响ACI，其中

夏季表现为显著的正向效应(Estimate = 0.042, $p = 0.026$)，而冬季则表现为显著的负向效应(Estimate = -0.049, $p = 0.010$)。环境因子方面，平均辐射强度对ACI表现出显著的正向影响(Estimate = 0.022, $p = 0.005$)。相反，开花指数与ACI呈现出显著负相关(Estimate = -0.006, $p < 0.001$)。尽管SHDI和NDVI出现在多个优选模型中，但其统计检验均未达到显著水平。

标准化效应值的森林图进一步展示了各因子的效应方向与强度。图5显示，夏季、平均辐射强度位于0线右侧起促进作用(红色

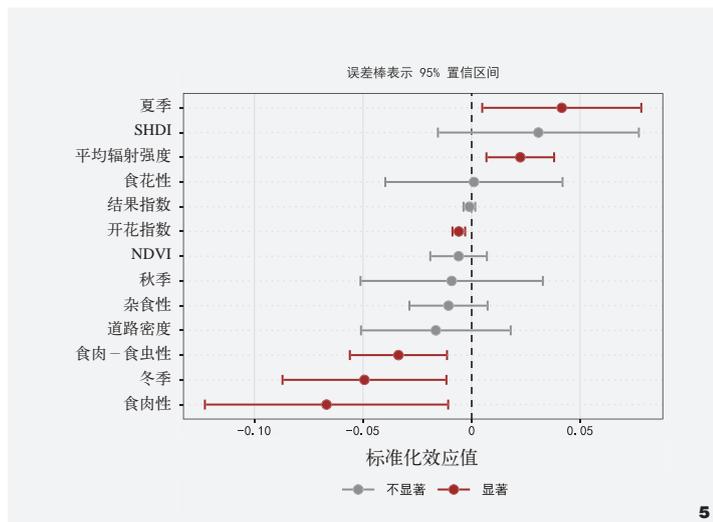
表4 Kruskal-Wallis 检验的主效应与交互因子统计结果
Tab. 4 Results of the Kruskal-Wallis test for main effects and interactions factors

统计因素 Statistical factor	χ^2 统计量 Kruskal-Wallis χ^2 statistic	自由度 Degrees of freedom	p 值 p -value
食性因素	18.743	4	< 0.05
季节因素	131.550	3	< 0.05
分组因素	148.640	16	< 0.05

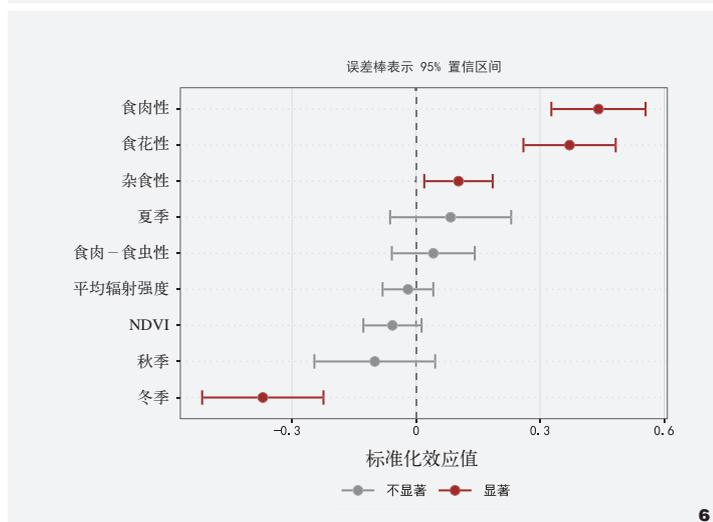
表5 基于模型平均的ACI广义线性混合模型(GLMM)结果
Tab. 5 Summary of model-averaged coefficients from GLMM predicting ACI

解释变量 Predictor	估计值 Estimate	标准误 SE	95% 置信区间 95% CI	z 值 z -value	p 值 p -value
截距	-5.801	0.021	[5.579, 5.843]	271.60	< 0.001
食性 (Ref: 食虫性)	—	—	—	—	—
食肉性	-0.067	0.029	[-0.123, -0.011]	2.34	0.019
食肉-食虫性	-0.034	0.011	[-0.056, -0.011]	2.95	0.003
杂食性	-0.011	0.009	[-0.029, 0.007]	1.15	0.249
食花性	0.001	0.021	[-0.040, 0.042]	0.05	0.958
季节 (Ref: 春季)	—	—	—	—	—
夏季	0.042	0.019	[0.005, 0.078]	2.22	0.026
秋季	-0.009	0.021	[-0.051, 0.033]	0.43	0.670
冬季	-0.049	0.019	[-0.087, -0.012]	2.56	0.010
环境因子	—	—	—	—	—
平均辐射强度	0.022	0.008	[0.007, 0.038]	2.82	0.005
SHDI 值	0.031	0.024	[-0.015, 0.077]	1.30	0.192
道路密度	-0.016	0.018	[-0.051, 0.018]	0.93	0.350
开花指数	-0.006	0.001	[-0.009, -0.003]	3.93	< 0.001
NDVI 值	-0.006	0.007	[-0.019, 0.007]	0.89	0.371
结果指数	-0.001	0.001	[-0.004, 0.002]	0.71	0.479

注：加粗数值表示具有统计学显著性($p < 0.05$)。



5



6

图5 基于模型平均的ACI广义线性混合模型 (GLMM) 标准化效应值森林图
Tab. 5 Forest plot of model-averaged standardized estimates from GLMM predicting ACI

图6 基于模型平均的NDSI广义线性混合模型 (GLMM) 标准化效应值森林图
Tab. 6 Forest plot of model-averaged standardized estimates from GLMM predicting NDSI

节点); 而食肉-食虫性、食肉性、冬季及开花指数位于0线左侧, 起抑制作用。虽然道路密度和NDVI效应值在方向上呈现负向趋势, SHDI效应值呈现正向趋势, 但其置信区间均跨越0线 (灰色节点), 表明当前模型中起影响不具有统计学显著性。

基于AICc准则的模型筛选及模型平均结果显示 (表6), 食性与季节是驱动NDSI变化的最主要因素。食性方面, 不同食性类型的鸟类对NDSI的影响差异显著。对照食虫性, 食肉性 (Estimate = 0.441, $p < 0.001$) 和食花性 (Estimate = 0.371, $p < 0.001$) 鸟类对NDSI具有极显著的正向影响; 杂食性鸟类也表现出显著的正向效应 (Estimate = 0.103, $p < 0.05$)。

表6 基于模型平均的NDSI广义线性混合模型 (GLMM) 结果
Tab. 6 Summary of model-averaged coefficients from GLMM predicting NDSI

解释变量 Predictor	估计值 Estimate	标准误 SE	95% 置信区间 95% CI	z 值 z-value	p 值 p-value
截距	-0.465	0.077	[-0.616, -0.314]	6.04	< 0.001
食性 (Ref: 食虫性)	—	—	—	—	—
食肉性	0.441	0.058	[0.327, 0.555]	7.59	< 0.001
食花性	0.371	0.057	[0.260, 0.483]	6.52	< 0.001
杂食性	0.103	0.042	[0.020, 0.185]	2.43	0.015
食肉-食虫性	0.042	0.051	[-0.059, 0.142]	0.82	0.415
季节 (Ref: 春季)	—	—	—	—	—
夏季	0.084	0.075	[-0.063, 0.230]	1.12	0.263
秋季	-0.100	0.075	[-0.246, 0.046]	1.34	0.180
冬季	-0.371	0.075	[-0.518, -0.224]	4.95	< 0.001
环境因子	—	—	—	—	—
NDVI 值	-0.057	0.036	[-0.128, 0.013]	1.59	0.112*
平均辐射强度	-0.020	0.031	[-0.081, 0.041]	0.63	0.530

注: 加粗数值表示具有统计学显著性 ($p < 0.05$)。*表示该变量在最佳模型及条件平均中表现为显著负相关 ($p < 0.001$), 但在全模型平均中不受该变量的模型影响, 仅呈边缘显著趋势。

季节尺度上, 冬季对NDSI具有显著的负向影响 (Estimate = -0.371, $p < 0.001$), 说明冬季声景由低频鸣声主导。环境因子方面, 模型平均结果显示, NDVI对NDSI表现出负向影响趋势 (Estimate = -0.057), 但在全模型平均中该效应未达到显著水平 ($p = 0.112$, 95% CI为 -0.128 ~ 0.013)。平均辐射强度对NDSI未产生显著影响 (Estimate = -0.020, $p > 0.05$)。

标准化效应值的森林图 (图6) 显示, 食肉性和食花性类群对NDSI的正向效应最大 (位于0线右侧较远位置), 杂食性类群对NDSI也表现为正向效应; 而冬季对NDSI的负向效应最为显著 (位于0线左侧)。平均辐射强度和NDVI的效应值较小且接近0线, 其95%置信区间跨越0线。

3 讨论

3.1 季节与食性对鸟类鸣声多样性的影响

研究结果表明, 城市森林中ACI和NDSI表现出显著的季节性与食性差异, 但两者的时空动态模式并不完全同步。总体而言, 春季是NDSI值最高的时期, 反映了生物声的主导地位; 而夏季则是ACI值的峰值期。这与全球范围内多数鸟类繁殖期鸣唱强度增高的普遍规律相符^[21], 而这一结果背后的核心驱动机制是季节性变化驱动下的、自上而下的食物网级联效应。

城市森林的生态节律由植物物候所主导^[22]。春夏季光周期和温度协同作用使植被集中进入展叶期和开花期,导致初级生产力爆发式增长,为整个食物网注入关键能量基础,并促使与之紧密同步的鳞翅目幼虫的数量高峰^[23]。这一关键节点与多数鸟类的繁殖期重叠,春季爆发的求偶鸣唱导致NDSI值升高,杂食性鸟类和食虫性鸟类的NDSI在此时达到年度峰值。随后在夏季,随着果实资源的丰富及昆虫活动的持续活跃,鸟类鸣声活动在结构上趋于复杂,最终表现为ACI值在夏季达到峰值。因此,鸟类鸣声从春季的高占比向夏季的高复杂转变,是鸟类群落对食物资源窗口及繁殖阶段变化的集体响应。

在物候驱动的资源背景下,不同食性鸟类群体的声学响应模式呈现出的显著差异,反映了其在利用季节性资源方面的生态策略差异。杂食性鸟类的ACI值呈现的夏季单峰模式,是其作为生态机会主义者的典型表征。其凭借高度的食性可塑性,能够充分利用夏季涌现的多样化资源,从而支持高强度的鸣声输出,主导了夏季复杂的声景。食虫性鸟类则表现出全年维持高位稳定的特征,是一种更为特化、与食物紧密耦合的响应。对其而言,稳定的高强度鸣声活动不仅是繁殖的信号,更是确保其在短暂的资源关键期内(尤其是在春夏季)成功占据繁殖领域的竞争策略^[24]。相比之下,食肉-食虫鸟类NDSI的峰值出现在了夏季,这种与杂食性及食虫性鸟类在错开春季高峰的模式,反映了鸟类群体中声学生态位的时域划分。当春季主要鸣唱群体的声学活动趋于饱和时,其他类群可能通过调整其鸣声活动时间以避免声学遮蔽,从而提高在复杂声学环境中进行声学交流的效率^[25]。而食花性和食肉性鸟类相对较

低且平稳的声景贡献度,也可能与其食物网结构的限制有关。食花性鸟类活动受限于特定花卉资源的斑块化时空分布^[26],而食肉性鸟类因其高营养级地位而采取另一种更为隐蔽、低耗的捕食策略,并非通过持续的鸣声来暴露自身,因此食肉性鸟类的声学足迹在非繁殖期会表现微弱。

此外,本研究发现季节与食性之间存在显著的交互作用,具体表现为杂食性鸟类的夏季脉冲与食虫鸟类的持续高能对比。杂食性鸟类的鸣声高峰与繁殖、邻域宣告等活动密切相关;而与前不同的是,食虫性鸟类并未表现出明显的季节性波动,其ACI值始终维持在高水平区间。这可能反映了该类群在繁殖、育雏阶段的巨大能量需求,而春、夏季正是其主要食物来源最丰富的时期。这种持续高能的ACI模式揭示了该功能群对春、夏季的关键繁育和育雏资源的精细追踪与高效利用能力。因此,这非简单的双峰或者单峰模式。而是展现出了不同功能群在资源利用和声学竞争上的策略差异。

3.2 城市森林环境因子对鸟类鸣声多样性的影响

本研究利用被动声学监测技术,在精细的时间尺度上解析了城市森林中鸟类鸣声多样性的驱动机制。研究表明,城市森林生境的声景格局并非仅受控于外部的城市化压力,而是鸟类自身的生物学特性与多尺度环境因子共同作用的结果。

生物内部节律是鸟类鸣声多样性波动的核心驱动力。季节性变化方面,夏季声学复杂性指数ACI值的显著升高反映了鸟类繁殖期鸣唱行为的活跃高峰,而冬季NDSI值的显著降低则表明冬季生物声的缺失使得低频环境噪声在声景中占据主导地位。食性类型

方面,与食虫性鸟类相比,食肉性鸟类ACI值显著降低,但NDSI值升高。从声学生态位角度分析,食虫性鸟类通常拥有复杂多变的鸣唱,贡献了高ACI值;而食肉性鸟类的鸣声往往单调、短促但频率较高、穿透力强,因此其NDSI值较高。不同食性功能群占据不同的声学频段和时序。因此,维持多样的食性类群结构是保障城市森林声景完整性的生物学基础。

此外,夜间灯光强度显著提升了ACI值,但对NDSI值无显著影响。这一矛盾结果揭示了城市森林在多尺度环境中的独特地位。夜间灯光对ACI的正向促进可能是因为光照诱导鸟类延长鸣唱时间^[27],或因环境噪声迫使鸟类采用更响亮、频率波动更大的鸣叫,从而增加了声音强度的瞬时波动率。但夜间灯光并未改变NDSI值,这说明城市森林斑块发挥了关键的“声学避难所”功能。尽管周边城市基质增加了强烈的光照和噪声压力,但城市森林斑块内部的植被结构有效缓冲了低频噪声的入侵,使得鸟类鸣声依然能主导声景的频率结构^[8]。因此,保留和维护城市森林斑块对于维护独立的生物声景至关重要。

本研究还发现,开花指数代表的植物物候与ACI呈显著负相关。开花期资源的集中可能导致鸟类行为模式从繁殖、保卫领域转向聚集觅食,而这种行为策略的转变在一定程度上可能会降低声景的复杂性。此外,NDVI对NDSI表现出负向影响趋势。但从物理声学传播机制来看,NDVI值的增加意味着茂密的树冠和高植被覆盖,而高频鸟类鸣声在穿越复杂植被结构时比低频的城市背景噪声更容易发生散射和衰减^[28]。因此,在NDVI值极高的林分中,尽管鸟类丰度可能较高,但被监测设备捕捉到的高频信号反而相对减少,导致声景指数下降。

3.3 局限性与展望

本研究在解释鸟类鸣声季节性动态时仍存在一定的局限性, 主要体现在时空取样策略与环境变量的匹配度上。首先, 受限于监测成本, 选取的4个样点虽然为深圳市的典型植被群落, 但难以覆盖高度异质化的城市景观, 且作为综合代理指标的声学指数无法直接提供具体的物种组成与丰度信息, 这在一定程度上限制了结论的广泛外推; 但被动声学监测的全天候监测带来的高时间分辨率有效弥补了空间上的不足, 精准捕捉了鸣声随物候变化的精细过程。其次, 部分环境因子数据存在时间不匹配的问题。鉴于城市森林生态系统的群落结构具有较高的稳定性, 且成熟城市的夜间光照空间格局在短期内变化较小, 因此使用上述数据作为生境特征的代理指标是合理的。特别是, 本研究通过结合与声学数据同期的高分辨率NDM数据, 有效弥补了捕捉植被实时动态方面的不足。然而, 后续研究仍建议采用高频次的实地物候观测及同期的夜间遥感数据以进一步提高模型对微环境变化的解释力。最后, 其他未被捕获的环境变量也塑造了城市鸟类的声景观动态。例如, 城市森林内部的背景噪声水平、人类游憩活动的具体强度与模式、森林内部的微气候条件等, 都可能是影响鸟类声学行为的重要因素, 因此, 该模型解释力仍有提升空间。

基于此, 未来研究应致力于构建长时序、大尺度的跨区域声学监测网络, 重点关注物候变化下“植物-昆虫-鸟类”潜在的物候错配风险。同时, 应将研究视角拓展至鸟类的非繁殖期与迁徙期, 通过深入解析不同食性功能群的声学行为, 并结合高频实地观测与同期遥感数据精细化量化内部干扰因素。这将有助于全面揭示城市化背景下森林鸟类

声景观变化的深层驱动机制, 也是理解城市鸟类群落全年适应性策略与生态系统功能的核心议题。

4 结论

本研究聚焦快速城市化典型区域, 利用被动声学监测技术, 系统揭示了城市森林鸟类鸣声多样性的季节动态及其对多尺度环境因子的响应机制。研究证明, 鸟类鸣声多样性表现出显著的季节性波动与食性依赖特征。ACI值在夏季达到年度峰值, 主要由杂食性与食虫性鸟类的高频次发声驱动, 反映了繁殖期社会交流与领域防御的活跃度; NDSI值在春、夏季较高, 冬季回落, 表明非繁殖期冬季声景观由低频环境噪声主导。不同食性类群占据了差异化的声学生态位, 其中杂食性与食虫性鸟类维持了声景观的高复杂性, 而食肉性与食花性鸟类在提升声景观高频生物声占比方面具有重要作用。针对多尺度环境因子与鸟类鸣声多样性的关系, 研究表明, 城市森林内部植被结构与物候比周边城市化强度更能影响声景观的健康程度。环境因子中, 夜间灯光显著提升了ACI值, 反映了城市环境如光污染对鸟类鸣唱行为的干扰效应; 但其未显著改变NDSI, 说明城市森林斑块内部结构有效缓冲了外部低频噪声的入侵。相反, 城市森林植被物候对声学指数呈现出负向影响趋势, 揭示了茂密植被结构对高频生物鸣声的物理衰减作用, 以及资源爆发期鸟类行为策略的转变。

此外, 本研究揭示了鸟类鸣声多样性的季节性变化模式以及内部生境质量在维持生物声景观方面优于外部城市化压力。在成熟城市森林中, 维持森林斑块的内部生境质量比控制周边城市化扩张更能有效维持健康的生物声景观。未来城市绿地规划中, 鉴于不同食

性鸟类的声学贡献差异, 建议城市管理者通过构建多层次植物群落, 通过配置蜜源、浆果植物等, 以支持更多食性功能群鸟类的生存与发声, 并特别关注冬季声景观的维护, 加强绿植斑块的维护, 管控林内人为低频噪声。在密度城市区域, 通过优化森林内部垂直结构抵御外部噪声干扰, 从而实现城市生物多样性保护与人居环境质量的协同提升。

综上, 本研究揭示了城市森林中不同季节下的不同食性鸟类鸣声指数的变化及其对关键环境因子的响应模式, 所建立的框架与方法为未来的精细化与长期动态研究奠定了基础。未来的工作应在扩大样本量、融合多源数据、延长时间序列上进一步深入, 以更全面、更动态地揭示城市生态系统中生物多样性的维持机制。

注: 图1卫星影像图来源于Google Earth Pro, 其余图表均由作者绘制。

参考文献

- [1] ALVEY A A. Promoting and Preserving Biodiversity in the Urban Forest[J]. *Urban Forestry & Urban Greening*, 2006, 5(4): 195-201.
- [2] EVANS K L, CHAMBERLAIN D E, HATCHWELL B J, et al. What Makes an Urban Bird?[J]. *Global Change Biology*, 2011, 17(1): 32-44.
- [3] HAO Z Z, ZHANG C Y, LI L, et al. Can Urban Forests Provide Acoustic Refuges for Birds? Investigating the Influence of Vegetation Structure and Anthropogenic Noise on Bird Sound Diversity[J]. *Journal of Forestry Research*, 2024, 35(1): 33.
- [4] HAO Z Z, ZHANG C Y, LI L, et al. Anthropogenic Noise and Habitat Structure Shaping Dominant Frequency of Bird Sounds Along Urban Gradients[J]. *iScience*, 2024, 27(2): 109056.
- [5] DEONIZIAK K, OSIEJUK T S. Habitat-related Differences in Song Structure and Complexity in a Songbird with a Large Repertoire[J]. *BMC Ecology*, 2019, 19(1): 40.
- [6] PIERETTI N, FARINA A. Application of a Recently Introduced Index for Acoustic Complexity to an Avian Soundscape with Traffic Noise[J]. *The Journal of the*

- Acoustical Society of America, 2013, 134(1): 891-900.
- [7] KUŁAGA K, BUDKA M. Bird Species Detection by an Observer and an Autonomous Sound Recorder in Two Different Environments: Forest and Farmland[J]. PLoS One, 2019, 14(2): e0211970.
- [8] ALLEN-ANKINS S, MCKNIGHT D T, NORDBERG E J, et al. Effectiveness of Acoustic Indices as Indicators of Vertebrate Biodiversity[J]. Ecological Indicators, 2023, 147: 109937.
- [9] BIAN Q, WANG C, CHENG H, et al. Exploring the Application of Acoustic Indices in the Assessment of Bird Diversity in Urban Forests[J]. Biodiversity Science, 2023, 31(1): 22080.
- [10] BRADFER-LAWRENCE T, BUNNEFELD N, GARDNER N, et al. Rapid Assessment of Avian Species Richness and Abundance Using Acoustic Indices[J]. Ecological Indicators, 2020, 115: 106400.
- [11] KASTEN E P, GAGE S H, FOX J, et al. The Remote Environmental Assessment Laboratory's Acoustic Library: An Archive for Studying Soundscape Ecology[J]. Ecological Informatics, 2012, 12: 50-67.
- [12] MUNRO J, WILLIAMSON I, FULLER S. Traffic Noise Impacts on Urban Forest Soundscapes in Southeastern Australia[J]. Austral Ecology, 2018, 43(2): 180-190.
- [13] BIAN Q, WANG C, SUN Z K, et al. Research on Spatiotemporal Variation Characteristics of Soundscapes in a Newly Established Suburban Forest Park[J]. Urban Forestry & Urban Greening, 2022, 78: 127766.
- [14] WINIARSKA D, SZYMAŃSKI P, OSIEJUK T S. Detection Ranges of Forest Bird Vocalisations: Guidelines for Passive Acoustic Monitoring[J]. Scientific Reports, 2024, 14: 894.
- [15] HAO Z Z, ZHAN H S, ZHANG C Y, et al. Assessing the Effect of Human Activities on Biophony in Urban Forests Using an Automated Acoustic Scene Classification Model[J]. Ecological Indicators, 2022, 144: 109437.
- [16] GAGE S H, AXEL A C. Visualization of Temporal Change in Soundscape Power of a Michigan Lake Habitat over a 4-year Period[J]. Ecological Informatics, 2014, 21: 100-109.
- [17] PIERETTI N, FARINA A, MORRI D. A New Methodology to Infer the Singing Activity of an Avian Community: The Acoustic Complexity Index (ACI)[J]. Ecological Indicators, 2011, 11(3): 868-873.
- [18] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志-第一卷-总论[M]. 北京: 科学出版社, 2004.
- [19] GRAY M A, BALDAUF S L, MAYHEW P J, et al. The Response of Avian Feeding Guilds to Tropical Forest Disturbance[J]. Conservation Biology, 2007, 21(1): 133-141.
- [20] LOPES L E, FERNANDES A M, MEDEIROS M C I, et al. A Classification Scheme for Avian Diet Types[J]. Journal of Field Ornithology, 2016, 87(3): 309-322.
- [21] HAO P P, RAO X D, LIANG W, et al. Temporal Patterns and Environmental Drivers of the Red Junglefowl Vocalization[J]. BMC Ecology and Evolution, 2025, 25(1): 54.
- [22] ZHOU Y Y. Understanding Urban Plant Phenology for Sustainable Cities and Planet[J]. Nature Climate Change, 2022, 12(4): 302-304.
- [23] DI CECCO G J, BELITZ M W, COOPER R J, et al. Phenology in Adult and Larval Lepidoptera from Structured and Unstructured Surveys Across Eastern North America[J]. Frontiers of Biogeography, 2023, 15(1): e56346.
- [24] LEWIS R N, WILLIAMS L J, GILMAN R T. The Uses and Implications of Avian Vocalizations for Conservation Planning[J]. Conservation Biology, 2021, 35(1): 50-63.
- [25] BRUMM H. Signalling Through Acoustic Windows: Nightingales Avoid Interspecific Competition by Short-term Adjustment of Song Timing[J]. Journal of Comparative Physiology A, 2006, 192(12): 1279-1285.
- [26] SCHMID B, NOTTEBROCK H, ESLER K J, et al. Responses of Nectar-feeding Birds to Floral Resources at Multiple Spatial Scales[J]. Ecography, 2016, 39(7): 619-629.
- [27] MARÍN GÓMEZ O H. Artificial Light at Night Drives Earlier Singing in a Neotropical Bird[J]. Animals, 2022, 12(8): 1015.
- [28] PADGHAM M. Reverberation and Frequency Attenuation in Forests—Implications for Acoustic Communication in Animals[J]. The Journal of the Acoustical Society of America, 2004, 115(1): 402-410.