

## 青藏高原常见雀形目鸟类的筑巢特征

张晓爱<sup>1</sup>, 刘泽华<sup>2</sup>, 赵亮<sup>1,\*</sup>, 王爱真<sup>3</sup>, 雷富民<sup>3</sup>

(1. 中国科学院西北高原生物研究所, 青海 西宁 810001; 2. 青海师范大学 生命和地理资源学院, 青海 西宁 810008;  
3. 中国科学院动物研究所, 北京 100080)

**摘要:** 于 1990—2004 年的繁殖季节, 在青藏高原北部地区收集了 12 种常见的雀形目鸟类的巢, 并且对这些鸟巢的分布格局和结构特征进行了比较研究。所有鸟巢分布表现出草地、灌木丛和沼泽的水平分割和地上、地面及地下的垂直分割的空间分布模式, 其中地面杯状巢最普遍。巢结构特征, 存在从简单到复杂的系列谱变化, 主要表现: 巢形状从浅到深, 从开放到封闭; 巢材性质从单一的植物性到复合的动植物性; 巢材重从少到多。不管这些变化有多大, 都反映了所有鸟种选择巢址是在安全和隔热两种基本条件之间权衡。在变化谱上的每种鸟巢都有自己的利弊, 选择哪种类型的巢是由鸟本身的遗传和环境特征两方面的因素决定的。另外, 巢材的运输反映了亲鸟对筑巢活动的投资, 是繁殖投入的重要组成部分。因此, 巢材重与亲鸟体重之比可以反映出筑巢活动投资的高低。百灵科鸟的开放式地面巢材重大约是亲鸟体重的 1/2; 而褐背拟地鸦的地下封闭巢的巢材重约为亲鸟体重的 5 倍以上。其余种类都在两者之间变化。总之, 如此不同的投资差异是在捕食压力和种间竞争作用下以及亲鸟为满足鸟卵胚胎和雏鸟迅速生长发育的必要条件下, 各种生物学特征协调的结果。

**关键词:** 高寒草甸; 雀形目鸟; 巢结构; 筑巢生态学

中图分类号: Q959.739; Q958.1 文献标识码: A 文章编号: 0254–5853(2006)02–0113–08

## Nesting Ecology of the Passerines in Qinghai-Tibetan Plateau

ZHANG Xiao-ai<sup>1</sup>, LIU Ze-hua<sup>2</sup>, ZHAO Liang<sup>1,\*</sup>, WANG Ai-zheng<sup>3</sup>, LEI Fu-ming<sup>3</sup>

(1. Northwest Institute of Plateau Biology, the Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China;

2. College of Life and Geography, Qinghai Normal University, Xining 810008, China;

3. Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China)

**Abstract:** Nesting is an important component of parental effort in birds. During the breeding seasons from 1990 to 2004, we surveyed the nests of twelve passerines and compared the distribution patterns and architecture traits of nests in Tibetan Plateau. The nest sites of twelve passerines have obviously different spatial patterns and can be categorized into overground, ground and underground types, among which most passerines nestings are ground type. The architecture of nests diversifies from simple to complex spectrum, showing from shallow to deep shape, open to close nest, single and little plant materials to multiple material of animal and plant. Despite these differences, we suggest that the nest choice of passerine in alpine meadow based on the trade-off between security and heat insulation. Every nest type in spectrum has own advantages and disadvantages, and genetic and environmental factors confine what kind of nest type passerine adopts. In addition, carrying nest material, as a parental effort, is an important component of reproductive investment. The ratio between mass of nest material and parent reflects the extent of nesting investment. The nest material of larks, which have open and ground nests, accounts for half of parental mass, but nest material of *Pseudopodoces humilis*, nesting underground, is 5 times of parent mass. Rest ratios of passerine lie in this range. In general, those investment diversities are the results of interactions of many biological traits to meet embryo and nestling development under the predation pressure and interspecies competition.

**Key words:** Alpine meadow; Passerine; Nest architecture; Nesting ecology

鸟巢是鸟类为生“儿”育“女”临时搭建的“家”, 为鸟卵的发育和雏鸟的生长提供了适宜的微

\* 收稿日期: 2005–10–20; 接受日期: 2005–12–19

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30400058)

\* 通讯作者 (Corresponding author), E-mail: lzhaol@mail.nwipb.ac.cn

环境。它不仅要使亲-子安全,而且要有一定的保暖和隔热功能,因此,亲鸟在选择巢址时不仅要考虑其隐蔽性,还要考虑既能为胚胎和雏鸟的发育提供适宜温度,又要能遮风挡雨防止意外袭击。自然选择迫使亲鸟在这些条件和有限的能量和时间之间进行权衡。

鸟类的筑巢活动不仅是组成生活史策略的重要成分,而且可能是单配性鸟类婚配以后,性选择的选择信号:雌鸟可以根据雄性在巢的修建过程中的参与程度来评价其繁殖投资的积极性,从而调节它们的繁殖投入(如窝卵数),以符合自身和配偶的供应能力(Neve & Soler, 2002)。鸟类的繁殖投入包括性行为投入和双亲的育幼投入。筑巢投入是双亲育幼投入的重要成分(Lombardo, 1994),因此,筑巢特征与时间和能量的消耗直接反映繁殖活动和行为对环境的适应。鸟巢特征包括巢址、巢结构、形态、体积、巢材及隔热性能等。筑巢行为包括巢址选择、时间分配、雌雄分工、亲鸟年龄等。这些特征和行为的多样化是生活史上特征多样化的重要表型的特征之一。

关于鸟巢结构对鸟类繁殖活动的影响,国外已经作了许多报道,如巢大小与窝卵数的关系(Karisson & Nilsson, 1977; Møller, 1982; Slagsvold, 1987; Alatalo et al, 1988);巢穴半径、体积、高度,巢址和巢隔热的总量对繁殖活动和孵化能耗的影响(Mertens, 1977a, b; O'connor, 1978; Walsberg & King, 1978; Skowron & Kern, 1980; Robeertson & Rendell, 1990);巢寄生物对繁殖活动和巢材选择的影响(Moss & Camin, 1970; Brown & Brown, 1986; Clark, 1991);巢材缠绕的紧密度(Burt et al, 1991)和羽毛铺垫的数量(Møller, 1987; Rogers et al, 1991);雌鸟年龄对巢结构的影响(Lombardo, 1994);微栖息地结构和捕食风险(Mezquida & Marone, 2002)及筑巢活动对雌性繁殖投资的影响(Neve & Soler, 2002):以上研究已经取得了重要进展。然而,这些研究都集中在某个种的鸟巢构建特征和行为对繁殖成功的影响方面,而且研究或实验都在人工巢箱中完成,对同一地区共栖种类巢结构的统一认识和比较研究涉及很少(Martin, 1998)。国内目前只对巢址的选择有少数报道(Zhang, 1997; Ding & Zheng, 1997; Zhou & Fang, 2002; Gao et al, 2003; Zhao & Zhang, 2004)。关于高寒草甸常见的十几种雀形

目鸟类的繁殖特征及育幼行为,作者已作过多次报道(Zhang, 1982; Zhao et al, 2002, 2003; Zhao & Zhang, 2004, 2005; Zhao, 2005)。本文就高寒草甸常见的十几种雀形目鸟类巢的特征及与有关变量之间关系的分析作以下报道,对认识该地区鸟类的适应策略及同地域鸟类生活史的趋同和趋异进化有重要意义。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究地点

本项工作取材于中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站。研究地区处青藏高原东北隅,祁连山北支冷龙岭东段南麓的大通河河谷地区,地理位置为 $37^{\circ}37'N$ ,  $101^{\circ}19'E$ ,海拔3220 m。站区地形开阔,海拔在3200~3600 m;该地区位于亚洲大陆腹地,具明显的高原大陆性气候,东南季风及西南季风微弱。受高海拔条件的制约,气温极低,无明显四季之分,仅有冷暖二季之别,干湿季分明;空气稀薄,大气透明度高。区域年平均气温为 $-1.7^{\circ}C$ ,最暖月(7月)平均气温 $9.8^{\circ}C$ ,最冷月(1月)平均气温 $-14.8^{\circ}C$ ;年降水量约为580 mm左右,降水主要分布于暖季的5~9月,占年降水量的80%,冷季的10月到翌年4月仅为年降水量的20%。年内无绝对无霜期,相对无霜期为20天左右,在最热的7月仍可出现霜冻、结冰、降雪(雨夹雪)等冬季的天气现象(Li, 2005)。因此,整体表现出冷季寒冷、干燥、漫长;暖季凉爽、湿润、短暂。特殊的自然环境及青藏高原隆起过程,造就了适应在寒冷潮湿环境中生存的多年生草本植物群落,形成了以矮嵩草(*Kobresia tibetica*)草甸、金露梅灌丛(*Potentilla fruticosa*)草甸、小嵩草(*Kobresia pygmaea*)草甸、藏嵩草(*Kobresia tibetica*)沼泽草甸为主要建群种的不同植被类型。牧草生长低矮,约30~60 cm,初级生产力低。土壤以洪积-冲积物、坡积-残积及古冰水沉积母质在不同水热条件下,受植被改造发育而成,在滩地或山地阳坡为草毡寒冻雏形土(mat-cryic cambisols),山地阴坡为暗沃寒冻雏形土(mol-cryic cambisols),沼泽地为有机寒冻潜育土(organic-cryic gleysols),土壤具有发育年轻、土层浅薄、有机质含量丰富等特征(Li, 2001)。从5~8月底为当地的鸟类繁殖季节。低矮的灌丛是灌丛鸟类的主要栖木。由于草地长期退化形成许多鼠洞,为穴居鸟类提供了潜在

的巢址。

## 1.2 研究对象

本文研究种类包括角百灵 (*Eremophila alpestris*)、长嘴百灵 (*Melanocorypha maxima*)、小云雀 (*Alauda gulgula*)、鹁岩鹑 (*Prunella rubeculoides*)、朱鹀 (*Urocynchramus pylzowi*)、黄头鹌鹑 (*Motacilla citreola*)、粉红胸鹑 (*Anthus roseatus*)、黄腹柳莺 (*Phylloscopus affinis*)、*Phylloscopus trochiloides* (暗绿柳莺)、黄嘴朱顶雀 (*Carduelis flavirostris*)、赭红尾鹟 (*Phoenicurus ochruros*)、褐背拟地鸦 (*Pseudopodoces humilis*)、白腰雪雀 (*Onychostrathus taczaowskii*) 和棕颈雪雀 (*Pyrgilauda ruficollis*)。除了长嘴百灵个体较大 (平均体重约 80 g) 外, 其余种类体重都在 40 g 以下。它们是组成该地区鸟类群落的主要成分 (Zhang & Deng, 1986)。

## 1.3 研究方法

分析资料来源于 1990—2004 年的 15 年间, 以定位站为中心, 固定在约 50 km<sup>2</sup> 范围内每个繁殖季节发现的鸟巢的有效数据的汇总。这期间对发现的鸟巢进行标记和编号。鸟巢的量度在筑巢完成后直到幼鸟离开巢的任何时期测量。用精度为 0.02 的游标卡尺测量每种鸟巢的内外径、巢深及巢高。部分鸟巢从野外带回室内待自然干燥后用克秤 (精度 1 g) 称鸟巢材重。产卵开始后记录产卵日期, 每产用铅笔在卵壳上标记序号并及时称鲜卵重量 (用瑞士产梅特勒托里多野外用电子天平, 精确至 0.01 g)。孵化期末, 每天 2 次固定时间监视鸟巢, 以确定雏鸟出壳时间和顺序。

巢形状的定义: 依据巢内径与深度的关系, 将高寒草甸雀形目鸟类的巢形分为杯状、浅杯状、盘状、帽状及葫芦状等 5 种类型。杯状: 巢内径小于巢深; 浅杯状: 巢内径稍大于巢深; 盘状: 巢内径明显大于巢深; 帽状巢: 巢沿洞壁杯包裹, 巢向洞方向开放; 葫芦状: 巢型外高度大于巢宽度, 巢腹稍膨大, 巢口呈收缩状, 直径比巢腹小。

巢杯容积 ( $V_c$ )、卵体积大小 ( $V_e$ ) 及代表巢内拥挤程度的巢杯指数 ( $V_{CDI}$ ) 分别按 (Lombardo, 1994) 介绍的方法进行计算:

$$\text{巢杯容积} : V_c = (4/3) \cdot (\pi \cdot a^2 b / 2) \quad (1)$$

式中:  $a$  是巢内径半径;  $b$  是巢深。

$$\text{卵体积} : V_e = \pi \cdot l w^2 / 6 \quad (2)$$

式中:  $l$  是巢长径半径;  $w$  是卵短径半径。

$$\text{巢杯指数} : V_{CDI} = (C \cdot V_e) / V_c \quad (3)$$

式中:  $C$  是窝卵数。巢杯指数是指巢中内容物的拥挤程度, 也称作拥挤指数。指数值说明单位容积内的内容物的密度, 该值越高, 密度越大, 反之亦然。

## 1.4 数据分析

成体体重是指营造巢期间成鸟之体重的平均值, 初雏体重是指雏鸟出壳当天的重量。采用两个独立样本或多个独立样本非参数检验, 以确定巢体积大小在不同营巢地点、营巢类型和巢材中的差异显著性; 采用线性相关分析判断巢体积大小与卵大小、初雏体重与成体体重之间的关系。文中数据都用  $\bar{X} \pm SD$  表示, 所有检验都是双尾的。

## 2 结果与分析

高寒草甸雀形目 13 种鸟类的筑巢地点、筑巢类型、巢材性质及鸟巢大小等见表 1。

### 2.1 巢址的空间格局

按筑巢地点可将营巢空间划分为地面、地上及地下三层。地面、地上一般为开放巢或半开放巢, 地下为封闭巢。

2.1.1 地面巢 地面巢筑在草丛中或地势低凹处。杯状, 开放, 巢形小, 结构简单。该巢型又可分为两种, 一种是巢檐与地面平行, 巢口直接向上, 无隐蔽物或有少数小草遮挡, 如百灵科的鸟巢, 最为典型的是角百灵和长嘴百灵的巢; 另一种地面巢巢址选在低凹处, 也叫“穹窿”巢, 如鹁岩鹑、粉红胸鹑和黄头鹌鹑的巢。

2.1.2 地上巢 地上巢根据巢地点的不同分为灌丛巢和半洞穴巢。灌丛巢, 如黄嘴朱顶雀置于金露梅灌丛枝条间的巢, 杯状, 开放。巢壁为多层结构, 从外向里为“枝条—草茎—动物毛”组成, 易保暖、隐蔽, 类似于树栖鸟类的巢, 如朱鹀、黄嘴朱顶雀的鸟巢。半洞穴巢在墙洞或建筑物缝隙中筑巢。洞内光线暗, 不易被天敌破坏, 如赭红尾鹟、树麻雀的鸟巢。

2.1.3 地下巢 地下巢主要指筑在鼠穴中的洞穴巢, 该巢距洞口 1~2 m, 笔直或弯曲、洞口黑暗, 巢形盘状, 体积大; 巢材丰富, 为双层结构, 外层为草屑堆积, 内层多由羽毛和兽毛构成, 巢体庞大, 巢壁厚实保暖。褐背拟地鸦的鸟巢是为其典型的地下巢; 另外白腰雪雀和棕颈雪雀的巢也属这种类型, 但形如盘状, 巢体相对较小。这种巢的特

表 1 高寒草甸雀形目 13 种鸟类的巢特征  
Tab. 1 Nest characteristics of passerines in alpine meadow

种名 Species	筑巢地点 Nesting site	筑巢类型 Nest type	巢材 Nest material	内径 The largest radius of the top of cup (mm)	巢深 Cup depth (mm)	巢材重量 Weight of nest material (g)	巢杯体积 Nest-cup volume (cm <sup>-3</sup> )
长嘴百灵 <sup>1</sup> <i>Melanocorypha maxima</i>	地面	浅杯状	植物	40	60	15	50.3
角百灵 <i>Eremophila alpestris</i>	地面	线杯状	植物	62.18 ± 3.09	37.00 ± 9.74	21.00 ± 3.84	74.7 ± 20.05
小云雀 <i>Alauda gulgula</i>	地面， 穹隆	浅杯状	植物	66.70 ± 6.21	41.9 ± 9.92	14.00 ± 2.83	100.44 ± 36.09
鸫岩鹟 <i>Prunella rubeculoides</i>	地面， 穹隆	浅杯状	植物	66.80 ± 5.35	63.70 ± 16.69	22.00 ± 5.00	148.21 ± 41.18
粉红胸鹟 <i>Anthus roseatus</i>	地面， 穹隆	浅杯状	植物	67.00 ± 1.42	43.50 ± 2.12	11.5 ± 4.95	102.37 ± 9.30
黄头鹡鹑 <i>Motacilla citreola</i>	地面， 穹隆	浅杯状	植物	68.20 ± 4.32	52.00 ± 6.71	30.33 ± 17.21	125.64 ± 8.78
朱鹀 <i>Urocynchramus pylzowi</i>	地上， 灌丛	杯状	植物， 动物毛或羽毛	64.33 ± 9.29	45.67 ± 5.03	—	102.42 ± 41.87
黄嘴朱顶雀 <i>Carduelis flavirostris</i>	地上， 灌丛	杯状	植物， 动物毛或羽毛	53.00 ± 7.76	45.14 ± 6.28	13.3 ± 1.85	70.78 ± 36.65
黄腹柳莺 <i>Phylloscopus finis</i>	地上， 灌丛	葫芦状	植物， 动物毛或羽毛	51.00 ± 8.48	61.00 ± 8.48	25.25 ± 1.06	86.14 ± 39.35
赭红尾鹟 <i>Phoenicurus ochruros</i>	地上， 建筑物	杯状	植物， 动物毛或羽毛	77.00 ± 13.22	48.33 ± 5.13	—	156.50 ± 71.94
棕颈雪雀 <i>Montifringilla ruficollis</i>	地下， 鼠洞	盘状	植物， 动物毛或羽毛	62.5 ± 3.53	42.5 ± 3.53	38.50 ± 16.26	87.47 ± 17.07
白腰雪雀 <i>Pyrgilauda ruficollis</i>	地下， 鼠洞	盘状	植物， 动物毛或羽毛	80.00 ± 0.00	47.5 ± 17.67	59.00 ± 15.55	159.17 ± 59.24
褐背拟地鸦 <i>Onychostrathus taczawskii</i>	地下， 鼠洞	风雪帽状巢	植物， 动物毛或羽毛	105.71 ± 13.67	73.14 ± 11.65	213.00 ± 44.98	430.07 ± 109.02

<sup>1</sup>引自 Deng & Zhang, 1988 (From Deng & Zhang, 1988)。

点相比地面巢较为安全，但筑巢花费大，时间长，常有寄生虫侵袭幼鸟。

## 2.2 巢形状

地栖和树栖鸟类最常见的巢形为杯状和浅杯状(表 1)。三种百灵科鸟的巢为浅杯状；朱顶雀、朱鹀的巢为杯状；两种雪雀的巢为盘状；褐背拟地鸦的巢为帽状；黄腹柳莺的巢为葫芦状，是这几种鸟巢中最精细的一种。

## 2.3 巢材类型和结构

这些鸟使用的巢材主要分为植物性和动物性两种(表 1)。植物性巢材包括树枝、枯草、花絮等；动物性巢材包括家畜的毛和鸟羽等。

2.3.1 单一性巢材 有些种类的巢结构简单，只用植物性巢材——枯草缠绕，为单层结构，如云雀

和粉红胸鹟的巢。角百灵和长嘴百灵的巢为双层结构，外层为枯草，内层为花絮做垫铺，较云雀巢复杂一些，但只选择植物性巢材。

2.3.2 复合性巢材 巢是由植物和动物性两种巢材构成。两种巢材所占比例不同。动物性巢材所占比例较小。巢结构从外向里分别是枝条—草茎—毛发构成，一般为三层结构，如赭红尾鹟、地鸦、雪雀、黄嘴朱顶雀及朱鹀等的巢。

## 2.4 巢址、巢材类型的巢杯指数、巢杯容积及巢材重量差异

2.4.1 巢址、巢材类型的巢杯指数差异 3 种巢址类型的巢杯指数存在显著差异，地面巢的巢杯指数显著大于地上和地下巢 (Kruskal-Wallis  $H = 8.956$ ,  $df = 2$ ,  $P < 0.05$ ) (图 1a)；单一型巢材的巢杯指

数显著大于复合型巢材 (Kruskal-Wallis  $H = 8.925$ ,  $df = 1$ ,  $P < 0.01$ ) (图 2a)。

2.4.2 巢址、巢材类型的巢杯容积差异 从地上到地下巢址, 巢容积依次增大, 3 种巢址类型之间的巢杯容积也存在显著差异 (Kruskal-Wallis  $H = 15.18$ ,  $df = 2$ ,  $P < 0.01$ ) (图 1b), 说明高寒草甸雀形目鸟类的巢容积存在着空间变异。同样, 虽然复合型巢容积大于单一型, 但是差异不显著 (Kolmogorov-Smirnov  $Z = 1.182$ ,  $P > 0.05$ ) (图 2b)。

2.4.3 巢址、巢材类型的巢材重量差异 通过非

参数检验, 发现不同营巢地点之间的巢材重量存在显著差异 (Kruskal-Wallis  $H = 23.32$ ,  $df = 2$ ,  $P < 0.01$ ) (图 1c), 复合型巢的巢材重量大于单一型 (Kolmogorov-Smirnov  $Z = 1.38$ ,  $P < 0.05$ ) (图 2c)。

2.5 巢杯容积和巢材重量与几种繁殖参数的关系

巢杯容积、巢材重量在所有研究鸟类中的差异很大, 为了分析其原因, 我们把巢的这两种特征与窝卵数、卵大小和新生雏体重、成鸟体重进行了相关性分析, 其结果示于表 2。

巢杯容积除了与成体体重的相关性不显著外,

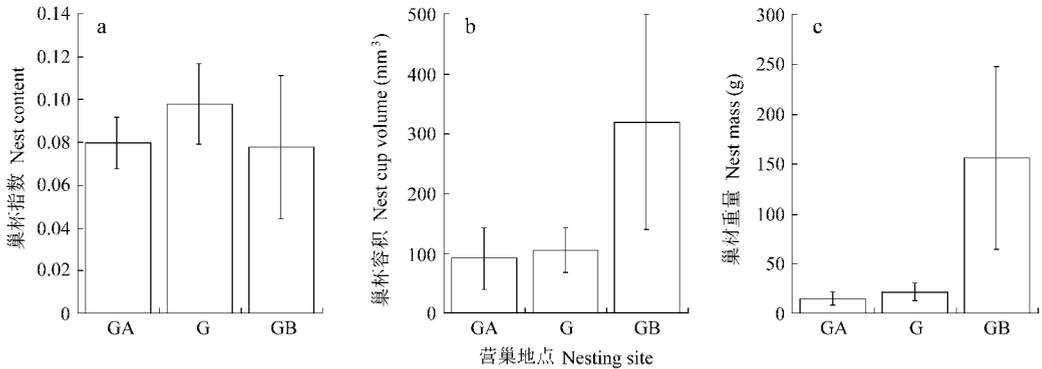


图 1 地上 (GA)、地面 (G) 和地下 (GB) 巢的巢杯指数 (a)、巢杯容积 (b) 和巢材重量 (c)

Fig. 1 Degree of crowding of nest contents (a), nest cup volume (b) and nest mass (c) of above-ground nest (GA), ground nest (G), and below-ground nest (GB)

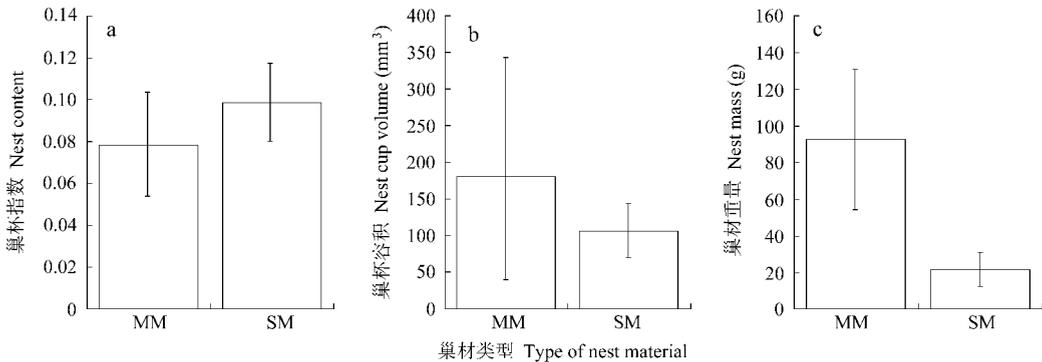


图 2 单一型 (SM) 和复合型 (MM) 巢材的巢杯指数 (a)、巢杯容积 (b) 和巢材重量 (c)

Fig. 2 Degree of crowding of nest contents (a), nest volume (b) and nest mass (c) in single material type (SM) and multiple material type (MM)

表 2 巢容积和巢材重量与 5 个变量的相关系数

Tab. 2 Correlations between nest volume, nest mass and five variables

变量 Variable	样本数 Sample	巢材重量 Nest mass (g)	巢杯容积 Nest volume (cm³)
窝卵数 Clutch size	9	0.500	0.6719 *
卵总体积 Total egg volume (cm³)	9	0.929 **	0.8278 **
幼鸟总重 Total young weight (g)	9	0.857 **	0.535 *
巢期 Nesting time	10	0.691 *	0.8458 **
成体体重 Adult mass (g)	12	0.429	0.5283

\*  $P < 0.05$ ; \*\*  $P < 0.01$ .

与其余 4 个繁殖参数均达到显著相关(表 2); 说明巢容积与窝卵数、卵总体积及幼鸟总重有关, 而与亲鸟的体重无关。在个体大小相差不大的情况下, 个体大的鸟其巢容积不一定就大。

巢材重量除了与成体体重、窝卵数相关性不显著外, 与其余 3 个繁殖参数均达到显著相关(表 2)。

### 3 讨论

#### 3.1 鸟巢的分布格局和巢址选择

无论鸟对巢址的选择由多少因素所决定, 但栖息条件是最为重要的。普遍认为雀形目鸟类一般在植被茂盛的树上筑巢, 即使在某些植被较稀疏的荒漠地区, 雀形目鸟类多也在密度较大的荆棘丛中筑巢, 因此, 人们把减少捕食压力确定为选择巢址的关键因子。然而, 最近一些鸟类学家 (Barnard & Markus, 1990; Marone et al, 1997; Mezquida & Marone, 2002) 的许多实验结果表明, 有些茂密的植物因缺少支撑鸟巢的物理学结构, 而不是因为脆弱的捕食压力不适合设置鸟巢。因此, 隐蔽或高密度的覆盖物并不是鸟类选择巢址的唯一条件。鸟类选择巢址根据当地的景观条件而定, 不仅把天敌的捕食压力降到最低, 而且要具备利于胚胎和雏鸟的生长和发育的热力学条件。我们研究区的高寒草甸一般在树线以上, 表现出平缓、开阔的地貌特征。常见的三种自然景观是低矮的灌丛、草甸及沼泽。草甸面积最大, 其次是灌丛, 沼泽最小。表 1 列举的 12 种鸟巢明显地表现出地上、地面及地下三层的空间分割格局。其中草地一般分为地面和地下二层, 而在沼泽和河流沿岸只有地面巢分布。地面筑巢鸟种最多, 约 6 种, 其巢从暴露到隐蔽有不同程度的变化; 地上和地下(洞穴)筑巢鸟各 3 种。这些鸟巢的分布格局表现出明显的水平和垂直空间分割趋势, 是捕食风险和种间竞争的结果 (Zhao & Zhang, 2004)。三种景观都占据有当地占优势的百灵科鸟类。它们是终年居留的杂食性鸟类, 食物来源丰富; 有强健的翅膀和双足, 善于飞翔和奔跑; 羽衣色泽、巢周围环境及卵色都极具有与环境一致的保护色。这些特征造就了它们极具竞争力。在退化草地最多的主要是角百灵的巢, 在恢复草地与灌丛地带最多的是小云雀的巢, 在沼泽地带主要分布长嘴百灵的巢。地下筑巢的鸟虽然是高原特有种, 如褐背拟地鸦及雪雀类, 但从种群数量上并不占优势 (Zhang, 1982; Zhang & Deng, 1986)。黄嘴朱

顶雀是金露梅灌丛中的优势种。其余种类的巢不论在那种景观都是零星分布, 没有竞争优势, 只是寻隙而就, 填补生态位空白。

#### 3.2 巢的一般特征

一个物种在某地区要生存、繁衍首先要解决如何使育幼成功的问题。筑巢是解决这一问题的首要步骤和有代价的行为, 每个鸟种都根据自身的遗传特征选择适当的巢址和筑巢方式。高寒草甸的雀型目鸟类在不同物种的巢之间由于暴露程度的不同, 从开放、半开放到封闭形成一个系列谱。在该谱上巢结构由单层到多层; 巢材从单一性到复合性; 巢体积从小到大; 巢材量从少到多; 巢杯指数从低到高变化。系列谱的形成主要是由于鸟本身的卵和胚胎发育条件和亲鸟能提供的食物来源和防御能力的不同共同决定的, 也就是自然选择在遗传和环境之间协调的结果, 也是捕食风险与热力学有利地点选择的权衡结果 (Zhao, 2004)。

每种巢都是在价-益之间权衡。最简单的巢, 如小云雀的巢, 全由枯草缠绕, 仅重 14 g, 2~3 天筑成, 这种巢有筑巢的能量和时间花费小的优点和面临相对高的捕食风险的缺点 (Zhao & Zhang, 2004)。又如褐背地鸦的巢位于洞穴深处、全封闭、巢体庞大、巢材重约 200 g 以上, 是这些鸟中最大的巢, 筑巢期近一月, 而且是双亲共同参与筑巢。这种巢的优点是安全, 热环境稳定, 但缺点是亲鸟投资大而且面临地下寄生物袭击的风险, 以及热环境的限制(洞温较低)。这种巢址的选择是在较低的捕食风险与热力学上有利地点选择之间的权衡, 其余的巢都是这两者之间的不同排列。

#### 3.3 巢结构与相关变量之间的关系

3.3.1 巢材重与亲鸟体重 巢材的运输是亲鸟投资的最重要项目。巢材重与亲鸟体重不但不相关(表 2), 而且差异很大。云雀和角百灵的巢材重是亲鸟体重的 1/2, 朱顶雀的巢材重与体重相当, 柳莺的巢材重是它自己重量的 4 倍, 褐背拟地鸦的巢材高达自身体重的 5 倍以上。该结果正好说明巢结构是由胚胎和雏鸟的发育条件和环境两方面原因决定的, 与鸟体大小没有关系(表 2)。其主要原因是我们研究的鸟种体重差异不大, 因此体重引起的变化可能被其他因素所掩盖。然而, 巢杯容积与巢址类型的关系明显(图 1b), 地上巢的巢杯容积比地面巢小, 可能与卵体积的微小差异有关。地下巢的巢杯容积最大, 与它们的窝卵数较多相一致

(Zhang, 1982)

3.3.2 筑巢投资 巢杯指数说明单位容积内容物的密度, 地面巢的巢杯指数显著地大于地上和地下巢的巢杯指数 ( $P < 0.05$ ); 单一型巢材的巢杯指数显著的大于复合型巢材 ( $P < 0.01$ )。地面巢的拥挤度较高, 散热性能较差, 巢温下降缓慢, 恒温时间长, 不易产生雏鸟体温过热; 亲鸟间断性孵卵, 即有较多的时间觅食, 又能及时逃避天敌侵袭。地下巢不受太阳辐射的影响, 拥挤度较小, 易散热, 但是由于地下温度较低, 波动不大, 所以亲鸟必须花费较多时间抱卵, 与此相适应的是雌性抱卵期间发生雄性亲鸟饲喂行为 (“情饲”)。地上巢拥挤度比地面巢低, 可能与卵体积小有关, 因为地上巢易受风的干扰, 对热流导强, 又因复合型巢材的隔热性能比单一的植物巢材好, 容易产生过热, 但是由于拥挤度较低, 为了权衡利弊, 亲鸟采取了雌性连续

坐巢, 雄性 “情饲” 的行为特征。

根据生活史权衡理论推断, 一种动物的繁殖投入与它自身的能力相适应, 一个阶段的投资增加, 必然引起另一阶段投资减少, 反之亦然。从以上对比来看, 这十余种鸟的巢结构的显著差异说明各种亲鸟在筑巢上的投资差异很大。地面营巢鸟在巢的投资上都最少, 为了争取同一繁殖季节能有第二次繁殖机会, 在育幼阶段加大了递食率, 以使雏鸟快生长和发育早熟 (高的生长率) (Zhao & Zhang, 2005)。而地上和地下洞穴筑巢鸟, 筑巢时间长, 巢材复杂且较重, 雏鸟生长发育较慢 (Zhao & Zhang, 2005), 只有一次繁殖的机会 (Zhang, 1982)。从而说明筑巢上的投资差异必然表现在其余繁殖阶段中, 以致影响总的繁殖对策, 这些问题将是进一步研究的方向。

## 参考文献:

- Alatalo RV, Carlson A, Lundberg A. 1988. Nest cavity size and clutch size of Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* breeding in natural tree holes [J]. *Ornis Scand*, **19**: 317 - 319.
- Barnard P, Markus MB. 1990. Reproductive failure and nest site selection of two estrildid finches in Acacia woodland [J]. *Ostrich*, **61**: 117 - 124.
- Brown CR, Brown MB. 1986. Ectoparasitism as a cost of coloniality in Cliff Swallows [J]. *Ecology*, **67**: 1206 - 1218.
- Burt EH, Chow JRW, Babbitt GA. 1991. Occurrence and demography of mites of Tree Swallow, House Wren, and Eastern Bluebird nests [A]. In: Loye JE, Zuk M. Bird-Parasite Interactions Nests: Ecology, Evolution, and Behaviour [M]. New York: Oxford Univ Press, 104 - 122.
- Clark L. 1991. The nest protection hypothesis: The adaptive use of plant secondary compounds in European Starlings [A]. In Loye JE, Zuk M. Bird-Parasite Interactions Nests: Ecology, Evolution, and Behaviour [M]. New York: Oxford Univ Press, 205 - 221.
- Deng HL, Zhang XA. 1988. Studies on breeding biology of the Long-billed Calandras Lark [J]. *Acta Biol Plateau Sin*, **8**: 51 - 58. [邓合黎, 张晓爱. 1988. 长嘴百灵繁殖生物学的研究. 高原生物学集刊, **8**: 51 - 58.]
- Ding CQ, Zheng GM. 1997. Nest selection of Yellow-bellied Tragopan [J]. *Acta Zool Sin*, **43**: 27 - 33. [丁长青, 郑光美. 1997. 黄腹角雉的巢址选择. 动物学报, **43**: 27 - 33.]
- Gao W, Wang HT, Sun DT. 2003. The habitat and nest-site selection of Jankowski's Bunting [J]. *Acta Ecol Sin*, **23**: 665 - 672. [高玮, 王海涛, 孙丹婷. 2003. 栗斑腹鹀的栖息地和巢址选择. 生态学报, **23**: 665 - 672.]
- Karisson J, Nilsson SG. 1977. The influence of nest-box area on clutch size in some hole-nesting passerines [J]. *Ibis*, **119**: 207 - 211.
- Li YN, Bao XK, Cao GM. 2001. Comparison of the earth temperature between fiborthic histosols and Mat-Cryic cambisols in Tibet Plateau [J]. *Acta Pedol Sin*, **38**: 145 - 152. [李英年, 鲍新奎, 曹广民. 2001. 青藏高原正常有机土与草毡寒冻锥形土地温观测的比较研究. 土壤学报, **38**: 145 - 152.]
- Li YN, Zhao XQ, Cao GM, Zhao L, Wang QX. 2005. Analysis of climate, vegetational productivity background and their correlation of Haibei Alpine Meadow Ecosystem Research Station [J]. *Plateau Meteorol*, **24**: 558 - 567. [李英年, 赵新全, 曹广民, 赵亮, 王勤学. 2005. 海北高寒草甸生态系统定位站气候、植被生产力背景的分析. 高原气象, **24**: 558 - 567.]
- Lombardo MP. 1994. Nest architecture and reproductive performance in Tree Swallows *Tachycineta Bicolour* [J]. *Auk*, **111**: 814 - 824.
- Marone L, de Casenave L, Cueto J. 1997. Patterns of habitat selection by wintering and breeding granivorous birds in the central monte desert, Argentina. *Revista Chilena de Historia [J]. Natural*, **70**: 73 - 81.
- Martin TE. 1998. Are microhabitat preferences of coexisting species under selection and adaptive [J]. *Ecology*, **79**: 656 - 670.
- Mezquida ET, Marone L. 2002. Microhabitat structure and avian nest predation risk in an open Argentinean woodland: An experimental study [J]. *Acta Oecol*, **23**: 313 - 320.
- Mertens JAI. 1977a. Thermal conditions for successful breeding in Great Tits *Parus major* [J]. *Oecologia*, **28**: 1 - 29.
- Mertens JAI. 1977b. Thermal conditions for successful breeding in Great Tits *Parus major*: II. Thermal properties of nests and nest boxes and their implications for the range of temperature tolerance of Great Tit broods [J]. *Oecologia*, **28**: 31 - 56.
- Moss WW, Camin JH. 1970. Nest parasitism, productivity, and clutch size in Purple Martins [J]. *Science*, **168**: 1000 - 1003.
- Møller AP. 1982. Clutch size in relation to nest size in the Swallow *Hirundo rustica* [J]. *Ibis*, **124**: 339 - 343.
- Møller AP. 1987. Nest lining in relation to the nesting cycle in the Swallow [J]. *Ornis Scand*, **18**: 148 - 149.
- Neve LD, Soler JJ. 2002. Nest-building activity and laying date influence female reproductive investment in magpies: An experimental study [J]. *Anim Behav*, **63**: 975 - 980.
- O'connor RJ. 1978. Nest box insulation and the timing of laying in Wytham woods population of Great Tits *Parus major* [J]. *Ibis*, **120**: 534 - 537.

- Robertson RJ, Rendell WB. 1990. A comparison of the breeding ecology of a secondary cavity nestling bird, the Tree Swallows, in nest boxes and natural cavities [ J ]. *Can J Zool*, **68**: 1046 - 1052.
- Rogers CA, Robertson RJ, Stutchbury BJ. 1991. Patterns and effects of parasitism by *Protocalliphora siala* on Tree Swallow nestlings [ A ]. In Loye JE & Zuk M. Bird-Parasite Interactions Nests: Ecology, Evolution, and Behaviour [ M ]. New York: Oxford Univ Press, 123 - 139.
- Skowron C, Kern M. 1980. The insulation in nests of selected North American Songbirds [ J ]. *Auk*, **97**: 816 - 824.
- Slagsvold T. 1987. Nest site preference and clutch size in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* [ J ]. *Ornis Scand*, **18**: 189 - 197.
- Walsberg GE, King JR. 1978. The energetic consequences of incubation for two passerines species [ J ]. *Auk*, **95**: 644 - 655.
- Zhang ZW, Liang W, Sheng G. 1997. Studies on the nest site selection of Daurian Partridge [ J ], *Zool Res*, **15**: 37 - 43. [ 张正旺, 梁伟, 盛刚. 1997. 斑翅山鹑巢址选择的研究. *动物学研究*, **15**: 37 - 43. ]
- Zhang XA. 1982. Studies on breeding biology of 10 species of passerine bird in alpine meadow [ J ]. *Acta Zool Sin*, **28**: 190 - 199. [ 张晓爱. 1982. 高寒草甸十种雀形目鸟类繁殖生物学的研究. *动物学报*, **28**: 190 - 199. ]
- Zhang XA, Deng HL. 1986. Seasonal variations of the avian community structure of the alpine meadow at the Haibei region [ J ]. *Acta Zool Sin*, **32**: 180 - 188. [ 张晓爱, 邓合黎. 1986. 青海省海北地区高寒草甸鸟类群落结构的季节变化. *动物学报*, **32**: 180 - 187. ]
- Zhao L, Zhang XA. 2004. Nest-site selection and competition coexistence of Horned Lark and Small Skylark [ J ]. *Zool Res*, **25**: 198 - 204. [ 赵亮, 张晓爱. 2004. 角百灵和小云雀的巢址选择与竞争共存. *动物学研究*, **25**: 198 - 204. ]
- Zhao L, Zhang XA, Li LX. 2002. Incubating behavior of the Horned Lark and Small Skylark [ J ]. *Acta Zool Sin*, **48**: 695 - 699. [ 赵亮, 张晓爱, 李来兴. 2002. 角百灵和小云雀的孵化行为. *动物学报*, **48**: 695 - 699. ]
- Zhao L, Liu ZH, Zhang XA, Yi XF, Li MC. 2003. Feeding nestling in twite *Acanthis flavirostris* in the Haibei Alpine Meadow, Qinghai [ J ]. *Zool Res*, **24**: 137 - 139. [ 赵亮, 刘泽华, 张晓爱, 易现峰, 李明. 2003. 青海海北高寒草甸地区的黄嘴朱顶雀的亲鸟递食率. *动物学研究*, **24**: 137 - 139. ]
- Zhao L, Zhang XA. 2005. Effects of nest type, nest predation and clutch size on growth period for passerine birds in alpine meadow [ J ]. *Zool Res*, **26**: 129 - 135. [ 赵亮, 张晓爱. 2005. 营巢类型、巢捕食和窝卵数对高寒草甸雀目雏鸟生长期的影响. *动物学研究*, **26**: 129 - 135. ]
- Zhao L. 2005. Behavioral responses of two species passerine to predation risk during breeding period [ J ]. *Zool Res*, **26**: 113 - 117. [ 赵亮. 2005. 繁殖期两种百灵科鸟类对捕食风险的行为响应. *动物学研究*, **26**: 113 - 117. ]
- Zhou F, Fang HL. 2002. On the interspecific niche relationship between two species of Wren Warbler [ J ]. *Zool Res*, **21**: 52 - 57. [ 周放, 房慧伶. 2002. 两种鹳莺的种间生态位关系研究. *动物学研究*, **21**: 52 - 57. ]

## 本刊主编张亚平院士简介



张亚平院士

张亚平(1965—),男,1986年毕业于复旦大学生物系,1991年获中国科学院昆明动物研究所博士学位。1992—1995年初在美国圣地亚哥动物协会做博士后研究,1995年回国任研究员。2003年当选为中国科学院院士。现任中国科学院昆明动物研究所所长、研究员、博士生导师;云南大学教授;中国遗传学会动物遗传专业委员会主任;《Cell Research》、《自然科学进展》、《遗传学报》、《科学通报》、《动物学报》、《生物多样性》等刊物编委。

从事灵长类、食肉类等一系列动物类群的研究,澄清了这些类群系统与演化中的一些重要问题。以线粒体基因组作为主要遗传标记研究东亚人群的遗传多样性,揭示了东亚人群进化的一些规律,并阐述了我国一些民族的演化历程。系统研究了野生动物和家养动物的遗传多样性,发现遗传多样性贫乏与物种濒危之间没有必然的对应关系。确定了狗的起源,证明东亚是家养动物驯化的重要区域。在脊椎动物中首次发现微进化时间范围内DNA异速进化的现象。对基因起源进化的研究,揭示了一些新基因的形成和基因的变异在生物适应进化中的意义。

先后获国际奖“生物多样性领导奖”(美国)、中国青年科学家奖、生物科学创新奖(2004全球华人生物科学家大会)、中国青年五四奖章等奖励。