

高寒草甸常见雀形目鸟类共存机制的生态形态学解释

刘力华^{1,2}, 陈晓澄¹, 褚 晖^{1,2}, 孙嘉辰^{1,2}, 张晓爱¹, 赵 亮^{1,*}

1. 中国科学院西北高原生物研究所 高原生物适应与进化重点实验室, 青海 西宁 810001;
2. 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 生态形态学特征是生物在选择压力下长期进化的结果, 对生物的生存和繁衍具重要影响。为使种间竞争最小化, 同质环境中关系密切的物种一般具有不同的生态形态学特征, 以实现有限资源的分割。1983—2012年, 对高寒草甸生态系统中常见的9种雀形目鸟类的生态形态学特征所进行的研究结果表明: 9种雀形目鸟类的各个生态形态学特征指标均具有显著差异; ~92.0%的个体被正确归类, 除小云雀 (*Eremophila alpestris*, 79.2%)外, 其余各物种判别正确率均较高 (84.5%~100%), 9个物种被分成5个集团 (guild)。各集团独特的生态形态学特征与集团内物种的栖息地环境和取食行为相关, 最终解释了各个物种如何在高寒草甸生态系统中实现共存。

关键词: 高寒草甸; 雀形目鸟类; 生态形态学; 集团; 共存

中图分类号: Q143; Q959.7⁺39 文献标志码: A 文章编号: 0254-5853-(2013)03-0160-06

Ecomorphological explanations of passerines coexistence in alpine meadow

Li-Hua LIU^{1,2}, Xiao-Cheng CHEN¹, Hui CHU^{1,2}, Jia-Chen SUN^{1,2}, Xiao-Ai ZHANG¹,
Liang ZHAO^{1,*}

1. Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biota, Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China
2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: Species ecomorphological characteristics are the evolutionary results of selective pressures that have enabled individuals of a given species to survive and reproduce. Closely related species co-occurring in homogeneous environments should be morphologically distinct to partition limited resources, so as to minimize interspecific competition. From 1983 to 2012, we studied the ecomorphological characteristics of nine passerine species in alpine meadow. Results showed six ecomorphological characteristics of the nine species were significantly different. Approximately, 92.0% of samples were correctly classified and the correct rates ranged from 84.5% to 100.0%, except for the Oriental Skylark (*Eremophila alpestris*), which was 79.2%. Accordingly, the nine species were divided into five guilds based on their characteristics. Results indicated that the niches of all species were divergent, and the ecomorphological characteristics of the specific species in each guild were related to their habitats and foraging behaviors. These results also explained the possible mechanisms of different species coexistence in alpine meadow.

Keywords: Alpine meadow; Passerines; Ecomorphology; Guild; Coexistence

生态形态学特征是保证机体生存和繁殖的表型特征的集中体现 (Miles & Ricklefs, 1984), 这些特征贯穿于个体的整个生活史。某一生态形态学特征与特定行为相关 (Block et al, 1991; Miles et al, 1987), 是长期进化中对多个选择压力权衡的结果 (Zeffert et al, 2003)。相同大生境中共存的鸟类, 依据自身的生态形态学特征利用不同小生境的资源

(Eckhardt, 1979; Noon, 1981)。鸟类群落中的不同物种对栖息地环境 (Carrascal et al, 1990)、食物资源 (Miles & Ricklefs, 1984; Miles et al, 1987) 和繁殖条件等的要求不同, 因此, 生态形态学特征不同的物种具有相互分离的生态位 (Brown & Bowers, 1985), 减弱了种间竞争 (Cui & Deng, 2007; Guillemain et al, 2002), 最终实现共存。许多生态

收稿日期: 2012-11-02; 接受日期: 2013-01-09

基金项目: 国家自然科学基金 (30400058)

*通信作者 (Corresponding author), E-mail: lzhaol@nwipb.ac.cn

第一作者简介: 刘力华, 男, 硕士研究生; 研究方向: 鸟类生态学; E-mail: flowersliulihua@163.com

学家将资源分割的决定性因素集中于栖息地结构复杂性和物种多样性 (Diamond, 1988), 这些理论的提出都依据同一假说, 即潜在的生态位数量与栖息地环境结构多样性正相关 (Willson, 1974), 但个体生态形态学特征与其行为相关, 特殊的生态形态学特征是对高效搜索资源能力的适应 (Schluter & Smith, 1986)。这种适应在鸟类群落中以何种方式实现一直是关注的焦点, 因此, 我们试图用生态形态学特征来解释鸟类的共存机制。

极端环境 (高纬度、高海拔等地区) 资源匮乏, 生态相似物种间竞争激烈 (Lu et al, 2011; Zeng & Lu, 2009)。高寒草甸生态系统环境条件严酷, 气候恶劣, 太阳辐射强, 昼夜温差大 (Li et al, 2004), 适合鸟类繁殖的季节短, 牧草生长低矮, 初级生产力低, 群落结构简单 (Zhao, 2009)。生活在该环境中的鸟类选择以何种方式去适应, 是鸟类生态学家一直关注的理论问题。已有的研究已经从群落结构 (Zhang, 1982; Zhang & Deng, 1986)、巢址选择 (Lu et al, 2011; Zhang et al, 2006; Zhao & Zhang, 2004)、窝卵数 (Zhang et al, 2003)、繁殖生产力 (Zhang et al, 2000a)、幼鸟的生长发育 (Zhao & Zhang, 2005; Zhao et al, 2002c)、孵化行为 (Zhao et al, 2002a; Zhao et al, 2002b) 和育幼行为 (Li et al, 2003; Zhao et al, 2003) 等方面解释了高寒草甸雀形目鸟类共存的机制, 但还未见关于鸟类生态形态学特征与其共存机制关系的报道。本文对高寒草甸生态系统中常见的 9 种雀形目鸟类的生态形态特征进行比较研究, 分析这一鸟类群落中不同物种的生态形态特征差异, 解释它们实现资源分割的机制, 进而探究生态形态学特征与其共存的关系。

1 材料与方法

1.1 研究地点

1983—2012 年, 该项研究在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站进行。研究区域地处青藏高原东北隅, 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 N37°37', E101°19', 海拔 3 200 m。气候类型为高原大陆性气候, 夏季凉爽多雨, 冬季寒冷干燥多风。年均温 -1.7 °C, 最高温 (7 月) 和最低温 (1 月) 分别为 9.8 °C 和 -14.8 °C。年均降水量 580 mm, 5—9 月降水占年降水量的 80% (Zhou, 2001)。主要植被类型有矮蒿草 (*Kobresia humilis*) 草甸、金露梅 (*Potentilla fruticosa*) 灌丛草甸和藏嵩

草 (*Kobresia tibetica*) 沼泽化草甸等, 牧草生长低矮, 群落结构简单 (Zhou & Li, 1982)。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, 低矮的灌丛是灌丛鸟类的主要栖木, 沼泽化草甸为喜水鸟类提供了良好的栖息环境。

1.2 研究对象

本文研究涉及的角百灵 (*Eremophila alpestris*)、长嘴百灵 (*Melanocorypha maxima*)、小云雀 (*Alauda gulgula*)、粉红胸鹀 (*Anthus roseatus*)、黄头鹡鸰 (*Motacilla citreola*)、鹁岩鹀 (*Prunella rubeculoides*)、朱鹀 (*Urocynchramus pylzowi*)、黄嘴朱顶雀 (*Carduelis flavirostris*) 和地山雀 (*Pseudopodoces humilis*) 等 9 个物种是该地区鸟类群落的主要成分 (Zhang & Deng, 1986)。它们的栖息地选择和繁殖策略不尽相同, 繁殖期巢环境类型主要包括地下洞穴巢、地面穹窿巢和地上灌丛巢 (Zhang et al, 2006) 等, 繁殖策略包括高窝卵数、低生长率, 低窝卵数、高生长率和居于二者之间的中间类型等 (Zhang et al, 2000b)。

1.3 研究方法

本研究涉及的所有研究对象均为鸟类成体, 部分数据为青藏高原标本馆的馆藏记录。分别用电子天平 (Acculab ALC210.2 电子天平, 精度 0.01 g) 和游标卡尺 (Mitutoyo 游标卡尺 CD-12'CS 500-173, 精度 0.01 mm) 测量了每个个体的体重 (BW)、体长 (BL)、翅长 (WL)、尾长 (TL)、跗蹠长 (TML) 和喙峰长 (CL) 等生态形态学特征指标。

1.4 数据分析

统计检验前, 用 Kolmogorov-Smirnov 和 Levene 统计量 (SPSS 17.0) 分别检验所有数据的正态性和方差同质性, 满足方差齐性时采用 Duncan-test 进行多重比较, 不满足时采用 Dunnett's T3 法进行多重比较。以物种为因子的单因素方差分析 (one-way ANOVA) 比较物种间各个生态形态学指标的差异。以 6 个生态形态特征指标为自变量对各个物种进行判别分析 (discriminant analysis DA), 估计物种间相似程度的大小, 进而预测其栖息地资源分割和生态位重叠。为消除体型大小对其他指标的影响, 判别分析中用体重的三次方根对体长、翅长、尾长和跗蹠长等进行标准化, 并定义为相对长度 ($L' = L/BW^{1/3}$) (Amadon, 1943), 且由于喙峰长与鸟类食物的大小有关 (Hespenheide, 1973), 故未对其进行标准化。所有数据在进一步分析前均进行对数转换 ($z' = \log z$, z : 体重、喙峰长和各相对长度指标), 以避免伴随

多元分析出现的与比例相关指标问题($\log(a/b)=\log a-\log b$)(Atchley et al, 1976)。数据以 $\text{mean}\pm\text{SE}$ 表示, $\alpha=0.05$ 为差异显著, 均为 two-tailed-test。

2 结果

2.1 物种间生态形态学特征的差异分析

单因素方差分析结果表明, 9 种高寒草甸雀形

目鸟类的体重 ($F_{8,992}=3823.9, P<0.05$)、体长 ($F_{8,992}=496.8, P<0.05$)、翅长 ($F_{8,992}=2265.9, P<0.05$)、尾长 ($F_{8,992}=194.0, P<0.05$)、跗蹠长 ($F_{8,992}=685.6, P<0.05$)和嘴峰长 ($F_{8,992}=1829.2, P<0.05$)等均具显著差异。除朱鹀的翅长和地山雀的尾长最小外, 长嘴百灵的各项生态形态学指标均为最大, 黄嘴朱顶雀为最小(表 1)。

表 1 高寒草甸 9 种雀形目鸟类生态形态学特征的比较

Table 1 Comparison of ecomorphological characteristics of passerines in alpine meadow

物种 Species	样本数 N	体重(g) Body weight	体长(mm) Body length	翅长(mm) Wing length	尾长(mm) Tail length	跗蹠长(mm) Tarsus-metatarsus length	嘴峰长(mm) Culmen length
地山雀 <i>Pseudopodoces humilis</i>	112	37.758±0.2678 ^b	149.138±0.8141 ^{de}	84.913±0.3375 ^d	60.564±0.4769 ^f	30.459±0.1680 ^b	24.169±0.1380 ^b
粉红胸鹀 <i>Anthus roseatus</i>	52	21.813±0.3237 ^f	153.787±1.1698 ^{cd}	86.613±0.5717 ^d	67.335±0.8400 ^d	23.170±0.1816 ^d	12.301±0.1480 ^e
角百灵 <i>Eremophila alpestris</i>	234	34.452±0.1973 ^c	162.551±0.6514 ^b	109.198±0.3520 ^b	76.739±0.4841 ^c	23.320±0.0998 ^d	14.532±0.0768 ^c
长嘴百灵 <i>Melanocorypha maxima</i>	122	84.945±0.6964 ^a	203.997±1.3645 ^a	144.561±0.8541 ^a	85.095±0.8222 ^a	31.653±0.1670 ^a	25.101±0.1890 ^a
朱鹀 <i>Urocynchramus pylzowi</i>	36	18.448±0.3122 ^h	152.944±1.1622 ^{ede}	71.720±0.6266 ^h	81.051±0.9626 ^{ab}	23.868±0.2757 ^d	11.319±0.1404 ^f
鹀岩鹀 <i>Prunella rubeculoides</i>	110	23.446±0.3673 ^c	148.527±1.0400 ^e	76.457±0.3688 ^f	66.770±0.5267 ^d	23.448±0.1894 ^d	11.827±0.1149 ^{ef}
小云雀 <i>Alauda gulgula</i>	106	32.692±0.2526 ^d	155.359±0.8610 ^c	102.900±0.4372 ^c	67.465±0.4822 ^d	25.155±0.1627 ^c	14.711±0.1159 ^c
黄嘴朱顶雀 <i>Carduelis flavirostris</i>	112	13.090±0.0834 ⁱ	126.065±0.5052 ^f	74.422±0.2108 ^e	64.166±0.3862 ^d	17.031±0.1239 ^e	9.828±0.1009 ^e
黄头鹡鹑 <i>Motacilla citreola</i>	117	20.434±0.2018 ^g	165.034±0.9379 ^b	82.209±0.3957 ^c	78.701±0.4922 ^{bc}	25.753±0.2240 ^c	13.194±0.1250 ^d

数据以 $\text{Mean}\pm\text{SE}$ 表示, 标有相同字母的平均值差异不显著。

Values are $\text{Mean}\pm\text{SE}$, means with the same letter are not significantly different.

2.2 生态形态学特征对物种的判别分析

利用 6 个生态形态学指标对本研究涉及的 9 种雀形目鸟类进行判别分析, 前两个判别函数的特征值均 >1 , 累积贡献率达 94.3% (表 2)。判别分析共得出 6 个典型判别函数, 其中典型判别函数 1 的 BW' 变量的因子负荷系数绝对值最大, 说明函数 1 主要反映了个体体重的大小; 而典型判别函数 2 的 WL' 和 CL' 两个变量的因子负荷系数绝对值较大, 说明函数 2 主要反映了个体相对翅长和嘴峰长的大小 (表 3)。虽然典型判别函数 5 和 6 的 TL' 、 TML' 和 BL' 三个变量的因子负荷系数绝对值最大 (表 3), 但这两个函数的特征值均 <1 , 贡献率也很小 (表 2), 对结果影响也相对较弱。因此, 本文主要考虑第 1 和 2 两个判别函数。

判别分析结果表明, $\sim 92.0\%$ 的样本被正确归类, 共产生 5 个集团: a 集团包括角百灵和小云雀, b 集团包括朱鹀、黄头鹡鹑、鹀岩鹀和粉红胸鹀等,

其争 3 个集团均仅包含一个物种, 分别为长嘴百灵、黄嘴朱顶雀和地山雀等(图 1)。除小云雀的判别分析正确率略低外 (76.4%), 其他物种的正确率均较高 (84.5%~100.0%)(表 4)。被错误归类的样本全

表 2 典型判别函数特征值

Table 2 Eigenvalues of canonical discriminant function

函数 Function	特征值 Eigenvalues	贡献率 Proportion of variance (%)	累积贡献率 Cumulative proportion (%)	正则相关性 Canonical correlation
1	41.222	77.3	77.3	0.988
2	9.066	17.0	94.3	0.949
3	2.086	3.9	98.2	0.822
4	0.506	0.9	99.2	0.579
5	0.390	0.7	99.9	0.530
6	0.057	0.1	100.0	0.233

表 3 标准化的典型判别函数系数
Table 3 Standardized canonical discriminant function coefficients

生态形态学特征 Ecomorphological Characteristics	函数 Function					
	1	2	3	4	5	6
BW'	0.950	-0.138	0.619	-0.310	0.014	0.093
BL'	0.085	0.292	0.608	0.186	0.328	-0.974
WL'	0.669	-0.970	-0.226	0.437	0.450	0.162
TL'	-0.493	0.032	0.468	0.093	-0.970	0.599
TML'	0.070	0.499	0.452	0.078	0.637	0.522
CL'	0.247	0.613	-0.493	0.553	-0.332	-0.163

函数中所有的变量都经过正态分布标准化。

All variables in the canonical discriminant function are standardized based on normal distribution.

部集中在集团 a、b 中，其中角百灵和小云雀的相互误判率分别为 7.7%和 20.8%，黄头鹡鸰和鹁岩鹡的相互误判率分别为 6.8%和 10.9%，鹁岩鹡和粉红胸鹡的相互误判率分别为 3.6%和 9.6%。其他物种的误判率相对较小 (表 4)。

表 4 高寒草甸雀形目鸟类生态形态学特征判别分析正确率

Table 4 Percentages of species classified by discriminant analysis of the ecomorphological characteristics of passerines in alpine meadow

物种 Species	预测结果 Classified (%)									
	地山雀 <i>Pseudopodoces humilis</i>	长嘴百灵 <i>Melanocorypha maxima</i>	黄嘴朱顶雀 <i>Carduelis flavirostris</i>	角百灵 <i>Eremophila alpestris</i>	小云雀 <i>Alauda gulgula</i>	朱鹀 <i>Urocynchramus pylzowi</i>	黄头鹡鸰 <i>Motacilla citreola</i>	鹁岩鹡 <i>Prunella rubeculoides</i>	粉红胸鹡 <i>Anthus roseatus</i>	
地山雀 <i>Pseudopodoces humilis</i>	100.0									
长嘴百灵 <i>Melanocorypha maxima</i>		100.0								
黄嘴朱顶雀 <i>Carduelis flavirostris</i>			100.0							
角百灵 <i>Eremophila alpestris</i>				92.3	7.7					
小云雀 <i>Alauda gulgula</i>				20.8	79.2					
朱鹀 <i>Urocynchramus pylzowi</i>						94.4	2.8	2.8		
黄头鹡鸰 <i>Motacilla citreola</i>						1.7	88.0	6.8	3.4	
鹁岩鹡 <i>Prunella rubeculoides</i>						0.9	10.9	84.5	3.6	
粉红胸鹡 <i>Anthus roseatus</i>							3.8	9.6	86.5	

表中只给出对角线数据及其它部分数据，其余数据对结果影响较小已省略。

Data on diagonal and other parts of the table are shown, but those with little influence on the results have been omitted.

3 讨论

生态位理论认为栖息地的同质性阻碍了不同物种的共存 (Block et al, 1991)，为了减小种间竞

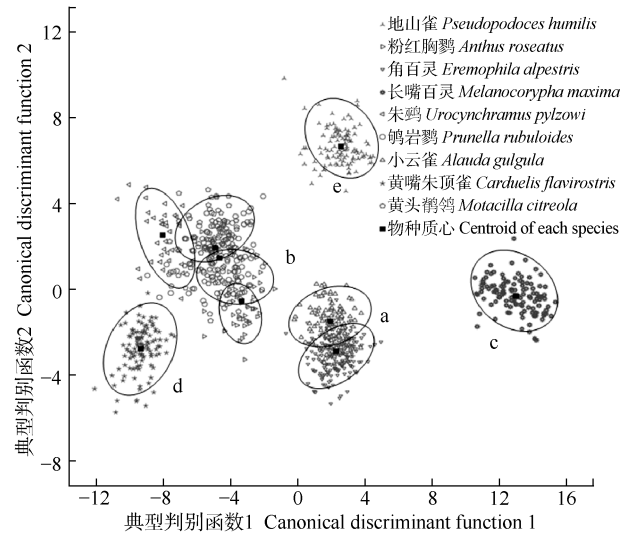


图 1 高寒草甸雀形目鸟类生态形态学特征判别分析分布
Figure 1 Ordination of passerines in alpine meadow along the first two discriminant functions resulting from discriminant analysis of ecomorphological characteristics

图中的椭圆包含了所有观测值的 95%。Ellipses include 95% of all observations.

争，同质环境中关系密切的物种一般具有不同的生态形态学特征，以实现有限资源的分割 (Lu et al, 2011; Zeng & Lu, 2009)，最终达到共存，我们的研究结果也支持这一理论。

本研究区域群落结构简单,垂直分层不明显,所研究的9种雀形目鸟类包括了高寒草甸生态系统中一系列的生态相似物种,其各生态形态学指标均

具有显著差异。9个物种在栖息地的利用上具有一定的重叠,被划分为5个集团,且每个集团均具有其独特的生态形态学特征(表5)。

表5 不同集团雀形目鸟类的生态形态学特征及其生活习性

Table 5 Ecomorphological characteristics and life habits of passerines in different guilds

集团 Guild	包括的物种 Species included	生态形态学特征 Ecomorphological characteristics	与其生态形态学特征相适应的生活习性 Life habits related to ecomorphological characteristics
a	角百灵、小云雀	各指标均处于中间水平	分布生境类型多样化,杂食
b	朱鹀、黄头鹡鸰、鸫岩鹀、粉红胸鹀	尾长相对较大	灌丛草甸筑巢,多分布于金露梅灌丛
c	长嘴百灵	体型最大	沼泽草甸筑巢*
d	黄嘴朱顶雀	体型较小,嘴峰长最小	灌丛筑巢,食草籽
e	地山雀	跗蹠长和嘴峰长较大,尾长较小	跳跃行进,食虫,穴居

* 研究对象中,只有长嘴百灵在沼泽草甸筑巢。

* Only long-billed Calandra lark nested in swampy meadow among birds studied.

a 集团包括角百灵和小云雀两个物种,其各项生态形态学指标差异相对较小,均具有相对较长的翅膀,繁殖时期均在矮嵩草草甸地表筑巢繁殖(Zhang et al, 2006)。其巢内、外温度日变化差异较小(Zhao et al, 2002b),繁殖强度的季节变化基本一致,育雏食物高度重叠(Zhao & Zhang, 2004)。虽然两者均在矮嵩草草甸筑巢繁殖,且育雏食物高度重叠,但研究表明其巢址微环境、巢开放度及取食方式的差异可能是其共存的机制(Zhao & Zhang, 2004; Cody, 1968)。虽然两者同在地面筑巢,生态位可能存在较大的重叠,但高寒草甸生态系统能够为其提供充足的资源,因此,它们之间不需要产生生态位的完全分离,也能很好地共存(Cui & Deng, 2007)。b 集团包括朱鹀、黄头鹡鸰、鸫岩鹀和粉红胸鹀等4个物种多分布于金露梅灌丛草甸(Zhang, 1982),其相对较长的体长和尾长有利于其在栖木上停留时保持身体的平衡。其它3个集团物种的生态形态学特征和栖息地环境也各不相同,长嘴百灵体型最大,在潮湿的藏嵩草沼泽化草甸营巢繁殖(Zhang et al, 2006);黄嘴朱顶雀体型最小,在金露梅灌丛上营巢繁殖(Zhang et al, 2006),较小的嘴峰与其取食草籽的食性相关(Zhang, 1982);体型适中的地山雀在鼠洞内营巢繁殖(Zhang et al, 2006),较长的跗蹠长与其跳跃行进行为有关,较长的嘴峰与

其食虫的食性相适应(Zhang, 1982),而短小的尾羽推测与其穴居习性有关。综上所述,不同集团的鸟类通过各种方式实现共存,而同一集团内,不同物种间存在的错判则说明了相关物种较为激烈的种间竞争,且这些竞争可能作为新的选择压力,为物种进化提供动力。

性状替换(character displacement)假说认为,为促进资源分割,同域分布时,亲缘关系越相近的物种在生态形态学上的差异越显著。在本研究涉及的3种百灵科鸟类中,长嘴百灵与角百灵和小云雀的生态形态学特征具有显著差异(表1),与性状替换理论吻合。

不同物种的生态形态学特征,不仅受栖息地生境特征的影响,也是系统发育长期进化的结果(Bock, 1994)。如果考虑到物种进化过程中的部分选择压力也来自环境条件和种间竞争,那么,栖息地环境对生态形态学特征的影响便是无可争议的。不同集团间各物种利用的栖息地略有不同,同一集团内不同物种通过不同的策略开发特定的资源,因此,所有物种都具有其特定的生态位。综上所述,高寒草甸雀形目鸟类的生态形态学特征差异阐明了其资源分割的方式,最大程度降低了种间竞争,解释了其共存机制。

参考文献:

Amadon D. 1943. Bird weights as an aid in taxonomy. *The Wilson Bulletin*, **55**(3): 164-177.

Atchley WR, Gaskins CT, Anderson D. 1976. Statistical properties of ratios. I. Empirical results. *Systematic Zoology*, **25**(2): 137-148.

Block WM, Brennan LA, Gutiérrez RJ. 1991. Ecomorphological relationships of a guild of ground-foraging birds in Northern California, USA. *Oecologia*, **87**(3): 449-458.

Bock WJ. 1994. Concepts and methods in ecomorphology. *Journal of Biosciences*, **19**(4): 403-413.

- Brown JH, Bowers MA. 1985. Community organization in hummingbirds: relationships between morphology and ecology. *The Auk*, **102**(2): 251-269.
- Carrascal LM, Moreno E, Telleria JL. 1990. Ecomorphological relationships in a group of insectivorous birds of temperate forests in winter. *Ecography*, **13**(2): 105-111.
- Cody ML. 1968. On the methods of resource division in grassland bird communities. *The American Naturalist*, **102**(924): 107-147.
- Cui P, Deng HW. 2007. Review on the status and development of bird community research. *Chinese Journal of Zoology*, **42**(4): 149-158. [崔鹏, 邓文洪. 2007. 鸟类群落研究进展. *动物学杂志*, **42**(4): 149-158.]
- Diamond J. 1988. Factors controlling species diversity: overview and synthesis. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **75**(1): 117-129.
- Eckhardt RC. 1979. The adaptive syndromes of two guilds of insectivorous birds in the Colorado rocky mountains. *Ecological Monographs*, **49**(2): 129-149.
- Guillemain M, Fritz H, Guillon N, Simon G. 2002. Ecomorphology and coexistence in dabbling ducks: the role of lamellar density and body length in winter. *Oikos*, **98**(3): 547-551.
- Hespenheide HA. 1973. Ecological inferences from morphological data. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **4**(1): 213-229.
- Li MC, Zhao L, Li LX, Zhang XA, Yi XF. 2003. Effect of nestling positions in nests on the parental feeding rates in robin accentor (*Prunella Rubeculoides*). *Chinese Journal of Zoology*, **38**(6): 28-32. [李明才, 赵亮, 李来兴, 张晓爱, 易现峰. 2003. 巢中的位置对鸫岩鹑亲鸟递食率的影响. *动物学杂志*, **38**(6): 28-32.]
- Li YN, Zhao XQ, Cao GM, Zhao L, Wang QX. 2004. Analyses on climates and vegetation productivity background at Haibei alpine meadow ecosystem research station. *Plateau Meteorology*, **23**(4): 558-567. [李英年, 赵新全, 曹广民, 赵亮, 王勤学. 2004. 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*, **23**(4): 558-567.]
- Lu X, Gong GH, Ma XY. 2011. Niche segregation between two alpine rosefinches: to coexist in extreme environments. *Evolutionary Biology*, **38**(1): 79-87.
- Miles DB, Ricklefs RE. 1984. The correlation between ecology and morphology in deciduous forest passerine birds. *Ecology*, **65**(5): 1629-1640.
- Miles DB, Ricklefs RE, Travis J. 1987. Concordance of ecomorphological relationships in three assemblages of passerine birds. *The American Naturalist*, **129**(3): 347-364.
- Noon BR. 1981. The distribution of an avian guild along a temperate elevational gradient: the importance and expression of competition. *Ecological Monographs*, **51**(1): 105-124.
- Schluter D, Smith JNM. 1986. Natural selection on beak and body size in the song sparrow. *Evolution*, **40**(2): 221-231.
- Willson MF. 1974. Avian community organization and habitat structure. *Ecology*, **55**(5): 1017-1029.
- Zeffer A, Johansson LC, Marmebro Å. 2003. Functional correlation between habitat use and leg morphology in birds (*Aves*). *Biological Journal of the Linnean Society*, **79**(3): 461-484.
- Zeng XH, Lu X. 2009. Interspecific dominance and asymmetric competition with respect to nesting habitats between two snowfinch species in a high-altitude extreme environment. *Ecological Research*, **24**(3): 607-616.
- Zhang XA. 1982. On the structure of bird communities in an alpine meadow area. In: Xia WP. Alpine Meadow Ecosystem Fasc. 1. Lanzhou: Gansu People's Publishing House, 117-129. [张晓爱. 1982. 高寒草甸繁殖鸟类的群落结构. 见: 夏武平. 高寒草甸生态系统 第1集. 兰州: 甘肃人民出版社, 117-129.]
- Zhang XA, Deng HL. 1986. Seasonal variations of the avian community structure of the alpine meadow at the haibei region. *Acta Zoologica Sinica*, **32**(2): 180-187. [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**(2): 180-187.]
- Zhang XA, Zhao L, Liu ZH. 2000a. Breeding productivity of passerine birds in alpine meadow in Northern Qinghai. *Acta Zoologica Sinica*, **46**(3): 265-270. [张晓爱, 赵亮, 刘泽华. 2000a. 青海省海北地区高寒草甸雀形目鸟类的繁殖生产力. *动物学报*, **46**(3): 265-270.]
- Zhang XA, Zhao L, Liu ZH. 2000b. The quantitative analysis of reproductive pattern of passerine birds in alpine meadow // Zheng GM, Yan CW. Studies on Chinese Ornithology-Proceedings of the 4th Ornithological Symposium of Mainland & Taiwan, China. Beijing: China Forestry Publishing House, 248-252. [张晓爱, 赵亮, 刘泽华. 2000b. 高寒草甸雀形目鸟类繁殖方式的定量分析. 见: 中国鸟类学会. 中国鸟类学研究——第四届海峡两岸鸟类学术研讨会文集. 北京: 中国林业出版社, 248-252.]
- Zhang XA, Zhao L, Liu ZH, Yi XF. 2003. Manipulating brood size experiments of two species passerine birds-testing lack's hypothesis. *Acta Ecologica Sinica*, **23**(4): 657-664. [张晓爱, 赵亮, 刘泽华, 易现峰. 2003. 两种雀形目鸟类的窝雏数处理实验: 检验 Lack 假说. *生态学报*, **23**(4): 657-664.]
- Zhang XA, Liu ZH, Zhao L, Wang AZ, Lei FM. 2006. Nesting ecology of the passerines in Qinghai-Tibetan plateau. *Zoological Research*, **27**(2): 113-120. [张晓爱, 刘泽华, 赵亮, 王爱真, 雷富民. 2006. 青藏高原常见雀形目鸟类的筑巢特征. *动物学研究*, **27**(2): 113-120.]
- Zhao L, Zhang XA. 2004. Nest-site selection and competition coexistence of horned larks and small skylarks. *Zoological Research*, **25**(3): 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**(3): 198-204.]
- Zhao L, Zhang XA. 2005. Effects of nest type, nest predation and clutch size on growth period for passerine birds in alpine meadow. *Zoological Research*, **26**(2): 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形目雏鸟生长期的影响. *动物学研究*, **26**(2): 129-135.]
- Zhao L, Li LX, Zhang XA. 2002a. Effects of hatching behavior on offspring quality in two species passerines. *Zoological Research*, **23**(1): 25-30. [赵亮, 李来兴, 张晓爱. 2002a. 两种雀形目鸟类孵化行为对子代质量的影响. *动物学研究*, **23**(1): 25-30.]
- Zhao L, Zhang XA, Li LX. 2002b. Incubating behavior of the horned lark (*Eremophila alpestris*) and small skylark (*Alauda gulcula*). *Acta Zoologica Sinica*, **48**(5): 695-699. [赵亮, 张晓爱, 李来兴. 2002b. 角百灵和小云雀的孵化行为. *动物学报*, **48**(5): 695-699.]
- Zhao L, Zhang XA, Li MC. 2002c. Effects on nestling growth by brood manipulation in two passerine birds. *Chinese Journal of Zoology*, **37**(3): 6-8. [赵亮, 张晓爱, 李明才. 2002c. 窝雏数处理对两种雀形目幼鸟生长的影响. *动物学杂志*, **37**(3): 6-8.]
- Zhao L, Liu ZH, Zhang XA, Yi XF, Li MC. 2003. Feeding nestling in twite *Acanthis flavirostris* at the Haibei alpine meadow, Qinhai. *Zoological Research*, **24**(2): 137-139. [赵亮, 刘泽华, 张晓爱, 易现峰, 李明才. 2003. 青海海北高寒草甸黄嘴朱顶雀亲鸟递食率. *动物学研究*, **24**(2): 137-139.]
- Zhao XQ. 2009. Alpine Meadow Ecosystem and Global Change. Beijing: Science Press. [赵新全. 2009. 高寒草甸生态系统与全球变化. 北京: 科学出版社.]
- Zhou XM. 2001. The Kobresia Meadow of China. Beijing: Science Press. [周兴民. 2001. 中国嵩草草甸. 北京: 科学出版社.]
- Zhou XM, Li JH. 1982. The principal vegetation types and their geographical distribution at the Haibei research station of alpine meadow ecosystem, Menyuan County, Qinghai Province. In: Xia WP. Alpine Meadow Ecosystem Fasc. 1. Lanzhou: Gansu People's Publishing House, 9-18. [周兴民, 李建华. 1982. 海北高寒草甸生态系统定位站的主要植被类型及地理分布规律. 见: 夏武平. 高寒草甸生态系统 第1集. 兰州: 甘肃人民出版社, 9-18.]