

青海省海北地区高寒草甸雀形目 鸟类的繁殖生产力*

张晓爱 赵亮 刘泽华

(中国科学院西北高原生物研究所, 810001 西宁)

摘要 通过对高寒草甸 10 种雀形目鸟类繁殖生产力研究表明: 高寒草甸鸟类的繁殖生产力与鸟类栖息地所处的地理环境、营巢类型和繁殖方式密切相关, 其中繁殖季节长度和窝卵数是影响高寒草甸鸟类繁殖生产力的两个最重要的因子 ($P < 0.05$)。鸟类平均繁殖生产力为 2.80 (只/对·年)。

关键词 高寒草甸 雀形目鸟类 繁殖生产力

生产力是生活史特征与环境因子相互作用的结果, 也是组成生命表的依据, 因而是种群生态学研究的重要内容之一 (Gadgil, 1970; Snow, 1974)。研究决定鸟类生产力的各参数间的关系将对窝卵数的进化原因作出进一步的解释。然而, 由于鸟类繁殖生产力是由多个因子决定的, 并且种内和种间的变化极大, 直接测定非常困难, 因此在讨论鸟类生产力的决定因子上存在着很大的地区差异。Ricklefs (1977) 设计出一种通过鸟类的窝卵数、繁殖成功率、营巢周期和繁殖季节长度, 间接地测定生产力的模型作为地区间比较的基础。本文在基本采用这种方法的基础上, 将高寒草甸雀形目鸟类的生产力作一计算和分析。

1 材料和方法

本研究是在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站进行的。其自然环境已多次提及 (杨福国, 1982; 张晓爱等, 1999), 本文不再赘述。部分数据来自 1976 ~ 1989 年逐年累积资料, 部分数据是 1997 ~ 1998 年观察统计的。生产力模型参考 Ricklefs (1977) 的方法构造, 所用变量介绍如下:

繁殖生产力 (p) 是指一对成鸟一年产生飞出幼鸟数, 简称生产力, 按下面公式计算:

$$p = F \cdot B \quad (1)$$

式中: F = 在一个大的种群中幼鸟生产率 (幼子产量/对·天);

B = 繁殖季节长度 (天)。

繁殖季节长度 (B) 是从发现第一对鸟筑巢开始到最后一只幼鸟出窝时的总天数。它的计算是通过信息理论方程得出:

$$B = 30 \exp(-\sum P_i \ln P_i) \quad (2)$$

式中: \ln = 自然对数; P_i = 种群在繁殖季节第 i 月营巢的概率。

1998-08-02 收稿, 2000-01-14 修回

*国家自然科学基金资助项目 (No. 39670126)

第一作者简介 张晓爱, 女, 57 岁, 研究员。研究方向: 鸟类生态学及生态系统生态学。

幼鸟飞出率 (F) 是出窝幼鸟数与孵出幼鸟数之比。按下式计算:

$$F = C \cdot S \cdot I \quad (3)$$

式中: C = 窝卵数; S = 繁殖成功率 (个体飞出的概率); I = 营巢率 (窝数/对·天)

在高寒草甸地区, 大部分雀形目鸟类一年只繁殖一次, 少数种类, 如百灵科鸟类一部分有两次繁殖记录 (张晓爱, 1982)。因此, 对营巢率 (I) (是指种群在一个繁殖季节每天筑巢的概率) 分两种情况:

对一年只繁殖一次的种类, 由 (4) 式计算:

$$I = p_s / B \quad (4)$$

对有两次繁殖的种类, 由 (5) 式计算:

$$I = \frac{m}{p_f + m(p_s r_s + p_f r_f)} \quad (5)$$

两式中: m = 营巢失败率 (每天营巢失败的概率);

p_s = 营巢成功率 (至少有一幼鸟飞出);

p_f = 营巢失败率 ($P_f = 1 - P_s$);

r_s = 繁殖成功后到下一次再繁殖的天数;

r_f = 繁殖失败后到下一次再繁殖的天数;

营巢成功率 (p_s) 通过营巢失败率 (m) 可得到:

$$p_s = \exp(-mT) \quad (6)$$

式中: T = 营巢周期, 是指一对鸟从开始筑巢到幼鸟出窝的一次繁殖的时间长度 (天)

曲线拟合应用下面式子:

$$P = \frac{aC^w B^x S^y}{T^z} \quad (7)$$

式中: a 是常数; w 、 x 、 y 和 z 分别是 C (窝卵数)、 B (繁殖季节长度)、 S (繁殖成功率) 和 T (营巢周期) 的指数。

2 结果分析

2.1 繁殖参数之间的变化关系分析

现将生产力模型中的所有参数及其结果列于表 1。为了检验独立参数 [繁殖季节长度 (B)、窝卵数 (C)、营巢周期 (T)、繁殖成功率 (S)] 之间变化关系及每个参数与每个繁殖季节生产力 (P) 的变化关系, 将每个种的参数用自然对数进行转化, 求出每参数之间的相关系数列于表 2。

2.1.1 各参数之间相关分析

由表 2 可知, 该地区鸟类的窝卵数与营巢周期和繁殖成功率都是显著相关。繁殖季节长度与生产力显著正相关 ($r = 0.80$, $P < 0.01$)。但是, 生产力与种群密度 (张晓爱和邓合黎, 1986) 相关性不显著 ($r = 0.34$)。

2.1.2 生产力与其它参数之间的偏相关分析

避开各个独立参数之间相关混乱原因, 求出高寒草甸鸟类生产力 (P) 与每个参数之间的偏相关系数列于表 2, 即每个参数与它们的一对繁殖鸟的生产力之间的变化关系。该地区的繁殖生产力与窝卵数与繁殖季节长度是显著正相关 ($P < 0.05$, $P < 0.01$)。可见, 在高寒草甸中, 繁殖季节长度和窝卵数是制约鸟类繁殖生产力的两个非常重要的因子。

表 1 鸟类繁殖参数
Table 1 Parameters of breeding productivity

种名 Species	季节长度 (月, B) Season length (months)	窝卵数 (卵, C) Clutch size (eggs)	营巢死亡率 (M) Nest mortality	营巢周期 (T) Nest cycle (day)	繁殖成功率 (S) Breeding success	生产力 (p) Productivity (i/p.y)	种群密度 (只/公顷) Population density (indiv./ha)
角百灵 <i>Eremophila alpestris</i>	4.33	2.36	0.0047	26.5	0.5766	3.13	2.72
长嘴百灵 <i>Melanocorypha maxima</i>	2.50	2.77	0.0065	32	0.5158	2.01	0.30
小云雀 <i>Alauda gulgula</i>	3.50	2.98	0.0087	26.5	0.3939	2.85	1.53
鹀岩鹀 <i>Prunella rubeculoides</i>	3.40	3.16	0.0041	27	0.6897	2.81	0.16
黄头鹀 <i>Motacilla citreola</i>	3.00	4.30	0.0045	34.5	0.8132	2.99	0.54
黄嘴朱顶雀 <i>Acanthis flavirostris</i>	2.80	4.50	0.0054	38.5	0.7289	2.66	0.27
赭红尾鹀 <i>Phoenicurus ochruros</i>	3.00	4.52	0.0061	39	0.7273	2.59	0.23
白腰雪雀 <i>Montifringilla taczanowskii</i>	4.00	4.08	0.0033	46	0.8077	2.83	0.27
棕颈雪雀 <i>Montifringilla ruficollis</i>	3.50	4.14	0.0032	47.5	0.7273	2.59	0.10
褐背拟地鸦 <i>Pseudopodoces humilis</i>	4.00	5.86	0.0034	75	0.7822	3.55	0.26
平均 (Mean)	3.40	3.85	0.0051	39.3	0.68	2.80	0.64
标准差 (SD)	0.59	1.01	0.0017	14.7	0.14	0.40	0.84

Note: i/p.y = indiv./pair.year

表 2 高寒草甸雀形目鸟类各繁殖参数之间的相关系数
Table 2 Correlation coefficients logarithms of independent variables that contribute to annual breeding productivity of Passerine birds

	参 数 Variable				
	窝卵数 (Clutch size)	营巢周期 (Nest cycle)	繁殖成功率 (Breeding success)	生产力 (Productivity)	生产力 [*] (Productivity)
季节长度 (Season length)	0.01	0.29	0.09	0.74**	(0.87)***
窝卵数 (Clutch size)		0.86***	0.72**0.43	(0.71)**	
营巢周期 (Nest cycle)			0.56	0.48	(-0.53)
繁殖成功率 (Breeding success)				0.31	(-0.35)
种群密度 (Population density)				0.34	

* 高寒草甸各个参数与生产力之间的偏相关系数 (Values in parentheses are partial relative coefficients between parameters obtained from alpine meadow and productivity)

** $P < 0.05$ *** $P < 0.01$

2.1.3 曲线回归分析

将 (7) 中的各参数转化成自然对数, 然后进行多元曲线回归分析。各个参数的指数和常数 a 的自然对数等结果列于表 3。因为繁殖季节长度和窝卵数是影响鸟类生产力非常明显的因子, 所以我们希望其指数 x , w 等于 1。但是, 得到值都小于 1, 原因是繁殖季节长度和窝卵数指数与其它独立参数是相关的。常数 a 的值为 1.06, 比 Ricklefs 等 (1977) 报道的两个温带地区的 a 值都小, 而比其中一个热带地区的大。

表 3 关于繁殖生产力各因子间的回归分析结果

Table 3 Summary of a stepwise multiple regression analysis of factors contributing to breeding productivity

	参 数 Variable					
	lna	B	C	T	S	r
回归系数 [*] Coefficients	0.06	0.65	0.42	- 0.02	- 0.72	0.90

lna: 常数 a 的自然对数 (Logarithm of the constant a)

B: 繁殖季节长度 (Season length) C: 窝卵数 (Clutch size) T: 营巢周期 (Nest cycle) S: 繁殖成功率 (Breeding success)

* (7) 式各个参数指数 (The coefficients represent the exponents w , x , y and z in equation 7)

2.2 10 种雀形目鸟的生产力之间的比较

从表 1 可以看出, 角百灵 (*Eremophila alpestris*) 和褐背拟地鸦 (*Pseudopodoces humilis*) 的繁殖生产力较高, 角百灵仅次于褐背拟地鸦。角百灵的营巢周期短, 窝卵数小, 而褐背拟地鸦的营巢周期长, 窝卵数大。这就说明了在繁殖季节长度制约下, 为了提高繁殖生产力, 前者在短营巢周期下, 减小窝卵数, 增加繁殖次数, 从而提高了繁殖生产力。后者在长的营巢周期下, 通过增加窝卵数来提高繁殖生产力。

3 讨论

Ricklefs 等 (1977) 比较了分别属于热带和温带的 4 个地区及北极的雀形目鸟类繁殖生产力及其组分间的关系。他们分析了不同地区窝卵数、种群繁殖季节长度、繁殖成功率及营巢周期等因子对生产力的影响, 认为不同地区起主要作用的因子不尽相同。随着纬度的升高, 一方面, 窝卵数增加, 繁殖周期延长, 倾向于高的生产力; 另一方面, 繁殖季节长度却随之缩短, 倾向低的生产力。因此认为地区间繁殖生产力的变化是以上两种相反趋势折衷的结果。

与 Ricklefs 等 (1977) 的分析结果相比, 青海省高寒草甸地处温带, 10 种鸟的平均窝卵数为 3.85, 属温带地区的相应范围。平均生产力为 2.80, 又比温带地区的相应值低 (图 1), 其决定因子是种群繁殖季节长度和窝卵数。高寒草甸海拔高、气候严酷, 可利用的食物资源有严格的时间限制, 因此大部分鸟类一年只繁殖一次。其次, 窝卵数存在着两种趋势: 一方面筑地面开放巢的种类, 易遭天敌袭击, 所以产低的窝卵数, 短营巢周期, 争取第 2 次繁殖机会和提高幼鸟存活率; 另一方面筑洞穴或半洞穴巢鸟类, 巢相对安全, 营巢周期长, 只有一次繁殖机会, 所以产较大窝卵数。较低的平均生产力则是低繁殖率和高存活率与高繁殖率和低存活率这两种趋势共同作用的结果。

此外, 本文根据 Ricklefs 等 (1977) 的方法建立的生产力模型所得到的实验结果与

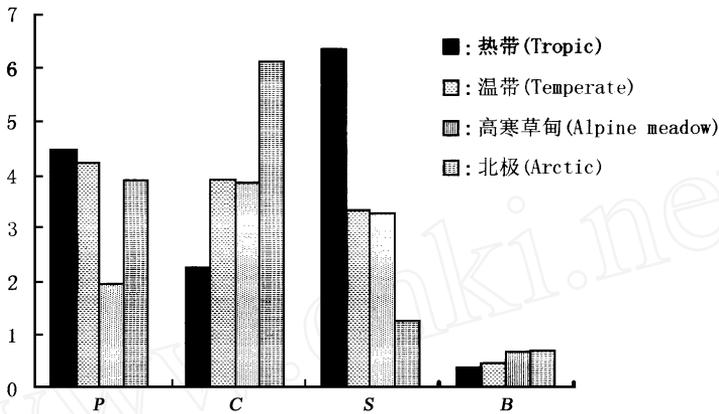


图 1 不同地区繁殖生产力及其组分间的比较

Fig. 1 Comparisons of breeding productivity with its components for the different localities

其中: 热带、温带和北极的各个参数值引自 Ricklefs 等 (1977)

[The data of tropical, temperate and arctic localities are cited from Ricklefs *et al.* (1977)]

P: 生产力 (Productivity) C: 窝卵数 (Clutch size) S: 季节长度 (Season length) B: 繁殖成功率 (Breeding success)

该地区百灵科鸟类的高密度 (张晓爱和邓合黎, 1986) 并不相关 (表 2), 这说明决定生产力的因子与决定种群密度的因子并不完全一致。由于该模型缺乏对未来年成体与幼体死亡率估计, 因此, 把生产力与种群密度关联起来是需要进一步研究的问题。

参 考 文 献 (References)

- Gadgil, M. and W. H. Bossert 1970 Life historical consequences of natural selection. *Amer. Natura.* **106** : 14 ~ 31.
- Ricklefs, R. E. and B. George 1977 Components of avian breeding productivity. *The Auk* **94** : 86 ~ 96.
- Snow, D. W. and A. Lill 1974 Longevity records for some neotropical land birds. *Condor* **76** : 262 ~ 267.
- Yang, F. T. 1982 A general view of the natural geography in the region of the research station of alpine meadow ecosystem. *Alpine Meadow Ecosystem* **1** : 1 ~ 8. [杨福国 1982 高寒草甸生态系统定位站自然概况. 高寒草甸生态系统 **1** : 1 ~ 8.]
- Zhang, X. A. 1982 Studies on breeding biology of 10 species of Passerine birds in alpine meadow. *Acta Zool. Sin.* **28** (2) : 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** (2) : 190 ~ 199.]
- Zhang, X. A. and H. L. Deng 1986 Seasonal variations of the avian community structure of the alpine meadow at the Haibei region. *Acta Zool. Sin.* **32** (2) : 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** (2) : 180 ~ 188.]
- Zhang, X. A., L. Zhao and Z. H. Liu 1999 The characters of environmental heterogeneity of alpine meadow ecosystem. *Acta Biologica Plateau Sinica* **14** : 142 ~ 149. [张晓爱, 赵亮, 刘泽华 1999 高寒草甸生态系统环境的异质性特征. 高原生物学集刊 **14** : 142 ~ 149.]

外 文 摘 要 (Abstract)

**BREEDING PRODUCTIVITY OF PASSERINE BIRDS
IN ALPINE MEADOW IN NORTHERN QINGHAI***

ZHANG Xiao-Ai ZHAO Liang LIU Ze-Hua

(Northwest Plateau Institute of Biology , The Chinese Academy of Sciences , Xining 810001 , China)

We calculated annual breeding productivity (fledglings per pair of adults) of 10 species of Passerine birds in alpine meadow in northern Qinghai , and analyzed the data with multiple correlation and stepwise multiple regression to determine the contribution of each variable to variation in the number of young fledged in the 10 species.

Annual breeding productivity can be calculated indirectly from clutch size , breeding success , length of nest cycle and breeding season. Mean breeding productivity was 2.80 , which was lower than that reported by Ricklefs (1977) .

Variations in seasonal length and clutch size were important components in variation of the number of the young fledged. Seasonal length had the strongest correlation with the number of young fledged ($r = 0.800$, $P < 0.01$) .

Key words Alpine meadow , Passerines , Breeding productivity

* This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 39670126) .