第 3 集 高寒草甸生态系统 Fasc. 3
1991 年 7 月 ALPINE MEADOW ECOSYSTEM Jul., 1991

高寒草甸雀形目鸟类的窝卵数及繁殖对策的初步分析

张晓爱 邓合黎*
（中国科学院西北高原生物研究所）

摘 要

根据多年资料，通过对高寒草甸地区常见的 13 种小型雀形目鸟类窝卵数、巢型、繁殖期、生长率及繁殖效率等特性的综合分析，提出逐步投资和一次性投资的两种繁殖对策。天敌的威胁和育雏食物资源的持续时间是窝卵数和繁殖对策进化的选择动因。

关键词： 雀形目鸟类；窝卵数；繁殖对策；天敌。

窝卵数和繁殖对策是进化生态学研究的重要课题。自 Lack（1947，1948）提出鸟类窝卵数的变异问题以来，窝卵数已成为分析繁殖投入（reproductive effort）及繁殖对策的主要变量（Ricklefs，1980；Crowell 和 Rothsitein，1981）。

窝卵数是环境与基因型在自然选择作用下形成的一种易变的表型特征。地理纬度、海拔高度、栖息地质量（包括食物资源的丰富度和季节变化）、捕食作用、种群密度、雌体年龄等都是影响窝卵数变异的重要因子。但是，何种因子是影响窝卵数进化的最直接的因子？则是目前争论的问题（Finke 等，1987；Royce 和 Perrins，1987）。

有关窝卵数进化的假说，大体可分为以下 3 种，以 Lack（1947，1954），Cody（1966），Ashmole（1963），Hogstedt（1980）为代表的食物资源限制学说；Wynne-Edwards（Goodman，1979）和Williams（1966）的种群密度限制学说；以及 Skutch 和 Snow（Slagsvold，1982）的天敌限制学说。

有机体的进化趋势为其一生中产生出能成活到繁殖年龄的最大数量的子代，即使其适合度（fitness）达到最大。不同种类试图达到这一目的所采取的对策各不相同。对雀形目鸟类的繁殖已经提出减少窝雏数、调整窝卵数、资源贮备（O'Connor，1978）、高投资或低投资（Slagsvold，1982）等对策。其中，减少窝雏数对策已得到广泛证明（Howe，1976，1978）。

在高寒草甸地区由于海拔高、气候寒冷多变、风速大、对鸟类繁殖有利的季节短暂，

* 现在四川省重庆市自然博物馆。

其环境不稳定。但由于植被层次结构简单，捕食者和被捕食者的多样性都低，因而使物种间竞争强度降低、食物资源相对丰富，无疑是鸟类繁殖有利的因素。在这种特定环境中，鸟类选择什么样的繁殖模式（代价与效益之比）？及迫使种或种群作出相应选择的动因（agent）是什么？这些是一个极其复杂的问题。本文试图从窝卵数和巢型的关系，对高寒草甸地区的10余种小型雀形目鸟类的繁殖对策进行初步分析。

研究方法

文中所用窝卵数资料于1976—1988年在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站附近收集。13种鸟的营巢方式可分为以下4种类型：

1．地面开放巢　巢筑在地面上、草丛中或地势低凹处。杯状、开放、巢型小、结构简单易暴露，以百灵科（Alaudidae）的巢最典型。

2．灌丛枝开放巢　巢置于灌丛枝条间，杯状、开放。巢壁为多层结构，保暖、隐蔽，类似树栖鸟类的巢，如朱鹀（*Uracychramus pylzowi*）、黄嘴朱顶雀（*Acanthis flavirostris*）的巢。

3．半洞穴半开放巢　在墙洞或建筑物缝隙中筑巢。洞内光暗，不易被天敌破坏，如树麻雀（*Passer montanus*）、赭红尾鸲（*Phoenicurus ochruros*）的巢。

4．洞穴封闭巢　一般筑在鼠穴中，距洞口1—2m深处，笔直或弯曲、洞口黑暗、巢型盘状或风雪帽状。体积大，巢材丰富，多由羽毛和兽毛构成，巢壁厚实保暖。如棕颈雪雀（*Montifrigilla ruficollis*）和褐背拟地鸦（*Pseudopodoces humilis*）的巢。

体重增长用Logistic方程拟合，按邓合黎和张晓爱（1989）描述的方法进行。其余参数见张晓爱（1982）。

结果

（一）窝卵数与繁殖特性的比较

1．窝卵数与巢型　将高寒草甸常见的13种雀形目小鸟的平均窝卵数按地面开放、灌丛-半洞穴-半封闭、洞穴封闭的顺序排列于表1。角百灵（*Eremophila alpestris*）、小云雀（*Alauda gulgula*）、黄头鹡鸰（*Motacilla citreda*）、长嘴百灵（*Melanocorypha maxima*）、鸲岩鹨（*Prunella rubeculoides*）属地面开放巢类型，平均窝卵数为3.11枚。灰沙燕（*Riparia riparia*）、白腰雪雀（*Montifrigilla taczanowskii*）、棕颈雪雀和褐背拟地鸦属洞穴封闭巢，平均窝卵数为4.73枚。灌丛和半洞穴半封闭的种类如朱鹀、树麻雀、黄嘴朱顶雀及赭红尾鸲4种鸟的平均窝卵数为4.13枚。说明巢型对窝卵数有一定的影响。实际上，这种关系是天敌对巢的危害程度的反映。黄头鹡鸰与百灵科某些种类虽同属地面开放巢，但巢的隐蔽程度有所不同。本结果与芬兰地区开放巢与洞穴巢鸟类的窝卵数的差异一致（Slagsvold，1981，1982）。说明捕食者压力是影响窝卵数进化的主要动因，因而为Skutch-snow的天敌限制假说提供了证据。

2．窝卵数的时间分布　从表1看出，角百灵和褐背拟地鸦分别为最小窝卵数和最大窝卵数的两个极端，黄嘴朱顶雀则为中间类型。这3种窝卵数的时间分布列于表2。角百灵在5月下旬和7月中旬有2次产卵高峰，黄嘴朱顶雀和褐背拟地鸦只有1个产卵高峰，前者窝卵数具有随季节变化的趋势，后者则无。

表 1 小型雀形目鸟类窝卵数与营巢类型

Table 1 Clutch size and nesting type of small passerine.

营巢类型 Nesting types	种名 Species		巢数 No. of nest	窝卵数 Clutch size 范围 Range	平均值 Mean	标准差 S.D.
地面，开放 Ground, open	角百灵	*Eremophila alpestris*	275	1—4	2.36	0.659
	长嘴百灵	*Melanocorypha maxima*	95	1—4	2.77	0.815
	小云雀	*Alauda gulgula*	84	1—4	2.98	0.793
	鸲岩鹨	*Prunella rubeculoides*	34	2—4	3.16	0.778
	黄头鹡鸰	*Motacilla citreda*	27	3—6	4.30	0.831
					$\bar{X}=3.11$	
灌丛，半洞穴，半封闭 Shrub, semi-hole, and semi-closing	朱鹂	*Uracychramus pylzowi*	7	3—5	3.66	0.816
	树麻雀	*Passer montanus*	6	3—5	3.83	0.752
	黄嘴朱顶雀	*Acanthis flavirostris*	68	3—6	4.50	0.889
	赭红尾鸲	*Phoenicurus ochruros*	16	3—6	4.52	0.814
					$\bar{X}=4.13$	
洞穴，封闭 Hole, closing	白腰雪雀	*Montifrigilla taczanowskii*	19	3—5	4.08	0.793
	棕颈雪雀	*Montifrigilla ruficollis*	23	3—6	4.14	0.833
	灰沙燕	*Riparia riparia*	5	4—6	4.83	0.753
	褐背拟地鸦	*Pseudopodoces humilis*	29	4—8	5.86	0.794
					$\bar{X}=4.73$	
总平均 Total mean					3.92	

表 2 3 种雀形目鸟窝卵数的时间分布

Table 2 Time distribution of cultch size in 3 species of small passerine.

日期 Date	角百灵 *Eremophila alpestris*						黄嘴朱顶雀 *Acanthis flavirostris*						褐背拟地鸦 *Pseudopodoces humilis*					
	窝卵数 Clutch size																	
	1	2	3	4	ΣX	$\bar{M}$	3	4	5	6	ΣX	$\bar{M}$	4	5	6	7	ΣX	$\bar{M}$
5.1—5.10	3	14	5		22	2.09									2		2	6.00
5.11—5.20	3	24	17		44	2.32								2	5	1	8	5.88
5.21—5.31	4	36	19		59	2.25							1	1	5	3	10	6.00
6.1—6.10	2	19	10		31	2.26								1	4		5	5.80
6.11—6.20	1	9	16	1	27	2.63									3		3	6.00
6.21—6.30	2	9	12		23	2.43												
7.1—7.10	2	13	10	1	26	2.38	3	1	1		5	3.60	1				1	4.00
7.11—7.20	1	15	14	3	33	2.57	4	5	15	3	27	4.63						
7.21—7.31		5	5		10	2.50	3	4	22		29	4.66						
8.1—8.10							2		1	1	4	4.25						
8.11—8.20							2		1		3	4.25						

由于窝卵数少的种类有可能产第 2 窝卵，或在第 1 次繁殖失败后产第 2 窝卵，因此个体繁殖期虽短，却有较长的种群繁殖期，一般为 2—3 月。窝卵数多的种类虽然个体繁殖期较长，但种群繁殖期较短，一般只有 1.5—2.5 月。

3. 营巢类型与繁殖持续时间　巢型与繁殖期之间的关系如表 3 所示。窝卵数少的

表 3　12 种小型雀形目鸟类繁殖期的时间预算

Table 3　Time budget of breeding period in 12 species of small passerine.

种名 Species	巢型 Nesting type	繁殖阶段（天） Reproductive phase (days)				
		营巢 Nesting	产卵 Egg-laying	孵化 Incubating	雏期 Nestling	总计 Total
角百灵 *Eremophila alpestris*	地面，开放 Ground, open	2—3	2—3	11	10—11	25—28
长嘴百灵 *Melanocorypha maxima*		2—3	2—3	13	13—14	30—34
小云雀 *Alauda gulgula*		2—3	2—4	12	8—10	24—29
鸲岩鹨 *Prunella rubeculoides*		3—7	3—4	10—13	11—12	25—29
黄头鹡鸰 *Motacilla citreda*		4—5	4—6	13—14	11—12	32—37
						$\bar{X}$=27.2—31.4
朱鹀 *Uracychramus pylzowi*	灌丛，半洞穴，半封闭 Shrub, semi-hole and semi-closing	3—7	3—5	12	12—13	32—37
树麻雀 *Passer montanus*		5—8	3—5	10—12	13—15	31—40
黄嘴朱顶雀 *Acanthis flavirostris*		5—8	3—6	13—14	13—15	34—43
赭红尾鸲 *Phoenicurus ochruros*		7—10	3—6	9—12	14—17	33—45
						$\bar{X}$=32.5—42.0
白腰雪雀 *Montifrigilla taczanowskii*	洞穴，封闭 Hole, closing	12—16	3—5	12—13	15—16	42—50
棕颈雪雀 *Montifrigilla ruficollis*		10—15	3—6	12—13	17—18	42—53
褐背拟地鸦 *Pseudopodoces*		20—30	4—8	14—14	24—27	61—79
						$\bar{X}$=48.0—61.0

地面开放巢种类，繁殖各阶段所需时间较短，从营巢到雏鸟离巢只需 1 个月左右。而洞穴封闭巢种类各阶段的活动时间较长，从营巢到出窝需要 2 个月左右。灌丛和半洞穴种类繁殖期持续时间居中，约需 1.5 月左右。

4. 巢型与其它繁殖特性　将 11 种鸟的生长率，年繁殖窝数，新生雏与出飞幼鸟体重之比，卵重、出飞幼鸟重与成体重之比按巢型排于表 4。从表 4 的生长率 K 值看出，5 种地面营巢种类平均生长率为 0.487，其余 3 种的平均生长率为 0.375。其中小云雀最高，为 0.530；褐背拟地鸦最低，为 0.293。地面开放巢种类雏鸟生长快，离巢早，新生雏与出飞幼鸟体重之比大，在 0.1 左右。其它种类低于 0.09。出飞幼鸟与成体重之比，地面营巢种类小，约为 0.70，其它种类则在 1 左右。

（二）繁殖对策的分析

在雀形目鸟类中，窝卵数的变化是一种重要的繁殖对策（Burley，1980）。从表 1 列举的 13 种鸟类的窝卵数与营巢类型的比较看出，高寒草甸鸟类窝卵数的变化与巢的隐蔽程度有关，巢易暴露的种类窝卵数小，巢安全的种类窝卵数大。另外，从巢型与繁殖期

表 4　11 种鸟的繁殖特性和巢型

Table 4　Breeding feature and nesting type of 11 species birds.

巢型 Nesting type	种名 Species	生长率 Growth rate K	年繁殖窝数 Broods a year	重量比 Weight ratio		
				鲜卵重/雌体 Fresh egg/Female	新生雏/出飞幼鸟 Hatchling/Fledgling	出飞幼鸟/成体 Fledgling/Adult
地面，开放 Ground, open	角百灵 *Eremophila alpestris*	0.477	1—2	0.098	0.111	0.686
	长嘴百灵 *Melanocorypha maxima*	0.415	1	0.066	0.100	0.511
	小云雀 *Alauda gulgula*	0.530	1—2	0.114	0.117	0.675
	鸲岩鹨 *Prunella rubeculoides*	0.491	1—2	0.099	0.105	0.889
	黄头鹡鸰 *Motacilla citreda*	0.520	1	0.087	0.097	0.783
		$\bar{X}$=0.487				
灌丛，半洞穴，半封闭 Shrub, semi-hole, semi-closing	树麻雀 *Passer montanus*		1	0.112	0.085	0.993
	黄嘴朱顶雀 *Acanthis flavirostris*	0.430	1	0.095	0.081	1.006
	赭红尾鸲 *Phoenicurus ochruros*	0.401	1	0.122	0.093	1.026
洞穴，封闭 Hole, closing	白腰雪雀 *Montifrigilla taczanowskii*		1	0.089	0.086	1.006
	棕颈雪雀 *Montifrigilla ruficollis*		1	0.142	0.077	1.024
	褐背拟地鸦 *Pseudopodoces humilis*	0.293	1	0.097	0.070	0.935
		$\bar{X}$=0.375				

的时间长度（表 3），年产卵高峰（表 2），生长率、出飞幼鸟与成鸟体重之比等参数（表 4）来看，窝卵数最小的角百灵和窝卵数最大的褐背拟地鸦分别代表了两种繁殖对策。

角百灵为高寒草甸的优势种，留鸟、杂食，食物资源丰富、种群密度大（2.72 只/ha，张晓爱等，1986），但亲鸟在能量资源的分配上选择产卵投资低，即低繁殖率的对策。而褐背拟地鸦是当地的普通种，种群密度低（0.26 只/ha），终年以动物性食物为食，食物资源受环境的季节变化的限制，但亲鸟用于产卵的能量投资高，选择高繁殖率的对策。我们把这两种繁殖对策分别假设为逐步投资及一次性投资对策。下面分别叙述这两种对策的特点。

1. 逐步投资（cumulative investment）对策　据 8 种鸟的卵、雏损失率和损失原因（表 5）分析，以角百灵为代表的地面营巢种类，因受天敌侵袭而造成的卵、雏损失都较大，卵的损失在 50% 以上，而其余种类均在 40% 以下。可见，巢易暴露的种类育成 1 窝雏的冒险性很大。因此，为了逃避天敌的威胁，这些种类的巢结构简单，雏鸟生长发育快，从而使个体繁殖期短暂；同时，亲鸟以减少窝卵数来降低一次产卵的能量投资，以提高子代质量（即增加成活到繁殖年龄的概率）；把节约的能量和时间用于加强对雏鸟的照顾、巢域保卫及增强本身机能以延长寿命，把一次繁殖投入的冒险降到最低。也就是说，自然选择偏向于尽快育成一窝雏的个体，因而逐步投资对策主要体现了繁殖速率的进化。这种对策选择者在第 1 次繁殖结束或失败后还可用剩余的时间和能量进行

表 5 卵、雏损失的数量和原因*

Table 5 Analysis on amount and cause of the lost in eggs and nestling.

种名 Species	卵的损失 Egg lost			ΣX	雏鸟死亡 Nestling lost			ΣX
	天敌 Predation	亲鸟弃巢 Abandon nest	未孵出 No hatching		天敌 Predation	亲鸟弃巢 Abandon nest	同窝雏竞争** Sibling competition	
角百灵 *Eremophila alpestris*	88 (62.4)	29 (20.6)	24 (17.0)	141	54 (67.6)	13 (16.2)	13 (16.2)	80
长嘴百灵 *Melanocorypha maxima*	50 (52.7)	14 (14.7)	31 (32.6)	95	31 (41.9)	12 (16.2)	31 (41.9)	74
小云雀 *Alauda gulgula*	63 (75.0)	13 (15.5)	8 (9.5)	84	23 (63.9)	9 (25.0)	4 (11.1)	36
鸲岩鹨 *Prunella rubeculoides*	13 (92.9)		1 (7.1)	14	5 (38.4)	4 (30.4)	4 (30.8)	13
黄头鹡鸰 *Motacilla citreda*			1	1	8 (47.1)	5 (29.4)	4 (23.5)	17
黄嘴朱顶雀 *Acanthis flavirostris*	15 (38.5)	1 (2.5)	23 (59.0)	39	28 (54.9)	10 (19.6)	13 (25.5)	51
赭红尾鸲 *Phoenicurus ochruros*	6 (37.5)	10 (62.5)		16	6 (54.5)	5 (45.5)		11
褐背拟地鸦 *Pseudopodocs humilis*		4 (50.0)	4 (50.0)	8	4 (20.0)	12 (60.0)	4 (20.0)	20

* 表内数字为窝卵数，括号内为百分比（%）The numbers in the table are clutch size, the numbers in the parentheses are percentage.

** 包括寄生虫侵袭 Die of starvation and parasitosis.

第 2 次繁殖。增加一生中的繁殖次数，来使适合度达到最大。角百灵的两个产卵高峰（表 3）就是证明。

2. 一次性投资（once-investment）对策　这种对策是亲鸟在一次繁殖活动中把产卵的能量投资增加到最大，当年不再进行第 2 次繁殖的尝试。其优点在于无第 2 次筑巢和孵卵的能量和时间消耗，使一次繁殖的生产力达到最大。该对策位于 K-r 选择谱的中间，相当于两面下注（bet-hedging）的对策（Stearn, 1976; Slagsvold, 1982），自然选择偏向于产最大生产力的个体。

本研究区域由于气候严酷，适合鸟类繁殖的时间短暂，因而大多数雀形目种类不是由于筑巢和育雏期需要时间长；就是可用于育雏的食物资源的持续时间短，而选择这种对策。如褐背拟地鸦因有较长的个体繁殖期，而没有第 2 次繁殖的时机（表 3）。黄头鹡鸰虽是地面营巢种类，但却为候鸟，且以水生昆虫育雏，这种食物资源的持续期极为有限，就不可能有再次繁殖的机会。黄嘴朱顶雀虽则为留鸟，但以植物鲜嫩的种子育雏，它必须使其育雏高峰与种子灌浆期相吻合，所以，它的繁殖开始时间较晚（表 2），因而，也只有选择具有较大窝卵数的一次性投资对策。由此可见，可利用食物资源持续时间，是一次性投资对策的主要选择动因（selective agent）。

3. 两种对策繁殖效益（reproductive benefit）的比较　繁殖效益包括孵化率、雏鸟成活率（新生雏数/离巢幼鸟数）、繁殖成功率（新生雏数/观察卵数）、营巢成功率（有效巢数/观察巢数）、生产力（一对亲鸟一次繁殖的离巢幼鸟数）。角百灵等 8 种鸟的繁殖效益列于表 6。位于表上部的种类各项比值低，位于表下部种类的各项比值高。说明地面营巢种类，如角百灵、长嘴百灵、小云雀等的繁殖效益低，而其它种类繁殖效益高，其中，褐背拟地鸦最高，其生产力是角百灵的 3.2 倍。而实际上，角百灵的种群密度比

表 6　8 种雀形目鸟类的繁殖效益

Table 6　Reproductive benefit of 8 species of passerines.

种　类 Species	孵化率 Incubated rates (%)	雏鸟成活率 Nestling survival (%)	繁殖成功率 Breeding success (%)	营巢成功率 Nesting success (%)	生产力 Productivity
角百灵 *Eremophila alpestris*	74.52 (381/522)*	79.00 (301/381)	57.66 (301/522)	58.46 (114/195)	1.41 (301/214)
长嘴百灵 *Melanocorypha maxima*	72.78 (254/349)	70.87 (180/254)	51.58 (180/349)	64.19 (95/148)	1.43 (180/126)
小云雀 *Alauda gulgula*	72.73 (114/198)	68.42 (78/114)	39.39 (78/198)	60.47 (26/ 43)	1.07 (78/ 73)
鸲岩鹨 *Prunella rubeculoides*	83.91 (73/ 87)	82.19 (60/ 73)	68.97 (60/ 87)	65.00 (13/ 20)	2.40 (60/ 25)
黄头鹡鸰 *Motacilla citreda*	98.99 (98/ 99)	82.65 (81/ 98)	81.82 (81/ 99)	85.29 (29/ 43)	3.68 (81/ 22)
黄嘴朱顶雀 *Acanthis flavirostris*	88.25 (293/332)	82.88 (242/292)	72.89 (242/332)	80.56 (58/ 72)	3.27 (242/ 74)
赭红尾鸲 *Phoenicurus ochruros*	84.85 (56/ 66)	85.71 (48/ 56)	72.73 (48/ 66)		2.82 (48/ 17)
褐背拟地鸦 *Pseudopodoces humilis*	88.67 (180/203)	86.89 (160/180)	78.22 (160/203)	78.00 (22/ 28)	4.57 (160/ 35)

* 括号内为统计数 The numbers in parentheses are census.

褐背拟地鸦高得多，其原因在于前者部分个体参加第 2 次繁殖，有较大繁殖潜力，还有高的幼鸟成活率（成活到繁殖年龄的比例）。

为了概述起见，以角百灵和褐背拟地鸦作为两种繁殖对策的代表种，将其繁殖特性列于表 7，以示两种对策的区别。

表 7　两种繁殖对策特征的比较

Table 7　A comparison of two reproductive strategies.

繁殖对策 Reproductive strategies	逐步投资 Cumulative investment	一次性投资 Once investment
代表种 Representative species	角百灵 *Eremophila alpestris*	褐背拟地鸦 *Pseudopodoces humilis*
巢　型 Type of nesting	开放，体积小 Open, Small	封闭，体积大 Close, Large
营巢时间 Time of nesting	2—3 (days)	20—30 (days)
一年繁殖窝数 Brood number yearly	1—2	1
窝卵数 Clutch size	2.4	4.9
离巢幼鸟重/成体重 Fledgling/Adult	Low 低(0.69)	High 高 (0.94)
雏　期 Period of nestling	11 天 (days)	24—26 天 (days)
营巢成功率(%) Rate of nesting success	58.46	78.00
生产力 Productivity*	1.41	4.57
生长率 K growth rate	0.48	0.29
选择压 Selective presure	Predator	Continuative period of food resourve for nestling

根据以上分析，可以初步认为一种鸟的窝卵数应是多种选择动因相互协调的结果，而起主导作用的动因只有 1—2 种。自然界没有同一的或固定不变的生命模式。自然选择不断地把随机的、偶然的变异纳入非随机的、必然的轨道，把各种生物与有机的和无机的生存条件的关系加以改进，使生物形成一种逐渐的、积累的适应趋势，表现出定向进

化。选择动因又是随环境的变化而改变的。因而我们提出的两种对策之间无严格界线，也有交替选择的可能性，二者的变化关系还需进一步定量描述。

参 考 文 献

邓合黎、张晓爱，1989，3种百灵科雏鸟生长的比较研究，高原生物学集刊，**9**：89—101。

张晓爱，1982，高寒草甸10种常见雀形目鸟类繁殖生物学的研究，动物学报，**28**（2）：190—199。

张晓爱、邓合黎，1936 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。

Ashmole, N.P., 1933, The regulation of numbers of tropical oceanic birds. *Ibis*, **103**: 458—473.

Burley, N., 1980, Clutch overlap and clutch size: alternative and complementary reproductive tactics;, *Am. Nat.*, **115**: 221—246.

Cody, M. L., 1966, A general theory of clutch size, *Evolution*, **20**: 174—184.

Crowell, K. L. and S. I. Rothsitein, 1981, Clutch sizes and breeding strategies among Bermudan and North American passerines, *Ibis*, **123**: 42—50.

Fine, M. A., D.J. Milinkovich and C. F. Thompson, 1987, Evolution of clutch size: An experimental test in the House wren, *J. Anim. Ecol.*, **56**: 99—114.

Goodman, D., 1979, Regulating reproductive effort in a changing environment, *Am. Nat.*, **113**: 735—, 748.

Hogstedt, G., 1930, Evolution of clutch size in birds: Adaptive rariation in relation to territory quality, *Sicence*, **210**: 1 148—1 150.

Howe, H. F., 1976, Egg size, hatching asynchrony, sex, and brood reduction in the Common Grackle *Ecology*, **57**: 1 195—1 207.

Howe, H. F., 1978, Initial investment, clutch size, and brood reduction in the Common Grackle (*Quiscalus quiscula* L.), *Ecology*, **59**: 1 109—1 122.

Lack, D., 1947, The significance of clutch-size, Parts I and II, *Ibis*, **89**: 302—352.

Lack, D., 1948, The significance of clutch-size, Part III, *Ibis*, **90**: 24—50.

Lack, D., 1954, The natural regulation of animal numbers, Clarendon oxford. Oxford Univ. Press, New York.

Javinen, A., 1986, Clutch size of passerines in harsh environments, *Oikos*, **46**: 365—371.

O'Connor, R. J., 1978, Growth strategies in nestling passerines, *Living bird*, **16**: 209—238.

Ricklefs, R. E., 1980, Geographical variation in clutch-size among passerine birds: Ashmole hypothesis, *Auk*, **97**: 213—217.

Royce, M. S. and C. M. Perrins, 1987, Optimizing Great Tits clutch size in a fluctuating environment, *Ecology*, **68**: 142—153

Slagsvold, T., 1981, Clutch size and population variability in birds: a test of hypothesis, *Oecologia*, **49**: 213—217.

Slagsvold, T., 1982, Clutch size variation in passerine birds: the nest predation hypothesis *Oecologia*, **54**: 159—169.

Stearns, S. C., 1976, Life-history tactics: A rewies of the ideas, *Q. Rev. Biol.*, **51**: 3—47.

Williams, G. C., 1966, Natural selection, the cost of reproduction, and a refinement of Lark's principle, *Amer. Natur.*, **100**: 687—690.

PRIMARY ANALYSIS OF CLUTCH SIZE AND BREEDING STRATEGY FOR PASSERINE BIRDS IN ALPINE MEADOW

Zhang Xiao'ai and Deng Heli

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

Primary analyses of clutch size and breeding strategy for 13 species in passerine birds were undertaken, and the information of using analysis were gathered at the Haibei Research Station of Alpine Meadow Ecosystem, the Chinese Academy of Sciences, from 1976—1988.

The passerine species studies were divided into three groups according to the types of nesting, they are: open nesting on the ground (e.g. *Eremophila alpestris, Melanocorypha maxima, Alauda gulgula, Prunella rubeculoides, Motacilla citreda*); hole-nesters (e.g. *Montifrigilla taczanowskii, Montifrigilla ruficollis, Pseudopodoces humilis, Riparia riparia*); semi-hole-nesters (*Uracychramus pylzowi, Passer montanus, Phoenicurus ochruros, Acanthis flavirostris*).

In general, clutch size of 5 species nesting on the ground are smaller (mean 3.11 of a clutch) than those of 4 species, hole-nesters (4.73). of 4 species of other types are mediate (4.13). The results supported"nest predation" hypothesis.

According to the results, we proposed two breeding stratedies for passerine birds in alpine meadow. First, it was cumulative investment strategy that was adopted by ground-nesters with fewer eggs laid (e.g. *Eremophila alpestris*). Lower investment level in the first attempt, in which repeated attempts to nest in a single breeding season was made possible, emphasized risk-avoidance in evolution of reproductive rate.

Second, breeding strategy was called once-investment, which was adopted by most of species studied. It can be argued that a high degree of parental investment of time and energy in the initial clutch and brood may reduce the capability of the bird to raise further young in later attempts to breed in that season. Hume's Ground Jay (*Pseudopodoces humilis*) was the representative species.

Key words: Passerines; Clutch size; Reprodutive strategy; Predator.