

7 种高寒草甸雀形目鸟类食性与消化道形态的比较

刘力华^{1,2}, 赵 亮¹

(1. 中国科学院西北高原生物研究所, 中国青海 西宁 810001; 2. 青海省工程咨询中心, 中国青海 西宁 810001)

摘要:食物是多维生态位理论中重要的一维,食物生态位的分离对群落中物种的稳定共存起到非常重要的作用。对高寒草甸生态系统中常见的 7 种雀形目鸟类的食性调查表明,它们主要以草籽、昆虫和燕麦等为食,且不同物种对不同食物的取食比例存在较大差异;不同物种的食物生态位宽度变化较大(0.120~0.752),除黄嘴朱顶雀(*Carduelis flavirostris*)和地山雀(*Pseudopodoces humilis*)的食物生态位重叠较小(0.059)外,其他物种间的重叠都较大(0.334~0.904)。不同物种的肝重、胃重和小肠长度存在较大的差异,比如:以草籽为食的黄嘴朱顶雀,其肝重和胃重较小,小肠长度最大;以昆虫为食的地山雀,其胃重和小肠长度最小,肝重较大。随着各物种食性由草籽到昆虫的变化,小肠长度逐渐变小,杂食性物种的相关变化不明显。栖息于相似生境中的雀形目鸟类具有不同的食物资源利用模式,而同域共存物种消化道形态结构的差异是对食物资源利用种间权衡的功能响应。

关键词:高寒草甸;雀形目鸟类;食性;消化道;资源分割

中图分类号:Q955

文献标识码:A

文章编号:1007-7847(2016)05-0407-06

A Comparison of Diet and Morphology of the Digestive Tracts of Seven Passerines in Alpine Meadow

LIU Li-hua^{1,2}, ZHAO Liang^{1*}

(1. Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, Qinghai, China; 2. Qinghai Engineering Consulting Center, Xining 810001, Qinghai, China)

Abstract: Diet is one of the most important dimension in the hypovolume niche, and the separation of dietary niche plays an important role in the stable coexistence of species within a community. Diet and morphological characteristics of digestive tracts of seven passerines in alpine meadow were studied. Grass seeds, insects and oats were the main components of the diets of passerines. The food niche breadth ranged from 0.120 to 0.752, and the overlap from 0.334 to 0.904, except for the overlap of twites (*C. flavirostris*) and ground tits (*P. humilis*), which was 0.059. The liver weight, stomach weight and the intestine length of the seven studied species were significantly different. Twites, which eat grass seeds only, have the lightest liver and stomach, but the longest intestines, while ground tits, mainly eating insects, have the lightest stomach and shortest intestines, but the heaviest liver. Intestines became shorter as the diet was changed from grass seeds to insects, while there was no obvious tendency within omnivorous species. These results support our hypotheses that: 1) food selection pattern are different among passerine species in alpine meadow, and 2) the different features of gut morphology among these species are a functional manifestation of the partitioning of food resource in alpine meadow.

Key words alpine meadow; passerine; diet; digestive tract; resource partition

(*Life Science Research*, 2016, 20(5): 407~412)

收稿日期:2015-11-04;修回日期:2016-02-27

基金项目:国家自然科学基金项目(30400058)

作者简介:刘力华(1987-)男,河北藁城人,硕士研究生,主要从事鸟类生态学研究;通讯作者:赵亮(1974-)男,青海乐都人,中国科学院西北高原生物研究所副研究员,主要从事鸟类生态学和全球气候变化生态学研究, Tel: 0971-6133353, E-mail: lzhaol@nwipb.cas.cn.

食物是多维生态位理论中最为重要的一维,食物生态位的分离对群落中物种的稳定共存起着重要的作用^[1]。进化过程中,同域分布的物种(尤其是近缘物种)为获得最大化的适合度,产生了两类能够有效回避或降低种间竞争的适应策略,即食性分化和生境选择^[2-4],而食性分化也会直接或间接地影响到动物的生境选择^[5]。

在一定时空范畴内,群落中各集团间的资源利用生态位分离是揭示集团组织结构和共存的重要机制之一^[6]。栖息于同一生境的物种具有不同的资源利用模式,而同一区域共存的物种消化道形态的差别是对食物资源利用种间权衡的响应^[7]。作为食物消化和吸收的场所,消化道形态与能量需求、食性和食物质量有着紧密关系^[8-10]。目前,相关研究主要集中在啮齿动物^[7, 10-12]和不同生境条件下食性差异较大的鸟类^[13-15]消化道形态的差异性比较,而关于同域分布鸟类的食性和消化道结构对物种共存生态学意义的研究还较少。本文基于同域分布物种资源分割理论,研究食性和消化道结构对鸟类物种共存的生态学意义。

极端恶劣环境(如高海拔、高纬度、严寒等地区)中食物资源匮乏,在此生存的亲缘关系较近的物种间往往竞争激烈^[16, 17]。高寒草甸生态系统气候恶劣,环境条件严酷,昼夜温差大,太阳辐射强^[18],牧草生长低矮,初级生产力低,群落结构简单^[19],适合鸟类繁殖的季节短。鸟类在此环境中如何适应和共存,一直是鸟类生态学家关注的科学问题。现有的研究已经从群落结构^[20, 21]、巢址选择^[17, 22, 23]、窝卵数^[24]、繁殖生产力^[25]、孵化行为^[26, 27]、育幼行为^[28, 29]、幼鸟的生长发育^[30, 31]和生态形态学^[32]等方面解释了高寒草甸雀形目鸟类共存的机制,但还未有关于高寒草甸雀形目鸟类食性和消化道形态差异的报道。因此本文对共存于高寒草甸生态系统中的7种雀形目鸟类进行了比较研究,分析这一鸟类群落中不同物种食性与消化道形态的差异,探究它们生态位分离的机制。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

本研究在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站进行,该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37°37'N, 101°19'E。定位站周边地形开阔,由低矮的山坡环绕,山势平缓,海拔3 200~3 600 m。

该地区位于亚洲大陆腹地,属典型的高原大陆性气候,无明显的四季之分,仅有冷暖两季。海北站多年年均气温-1.7℃,最暖月(7月)平均气温9.8℃,最冷月(1月)平均气温-14.8℃。年均降水量580 mm,植物生长季5~9月降水占年降水总量的80%^[33]。日照充足,年日照时间达2 467.7 h,其中植物生长期日平均6.5 h。年内无绝对无霜期,相对无霜期大约为20 d,在最热的7月仍可出现霜冻、结冰、降雪等天气现象,表现出冷季寒冷、干燥、漫长,暖季凉爽、湿润、短暂的特点^[18]。

特殊的自然环境以及青藏高原的隆起过程,造就了适应寒冷环境的多年草本植物群落,形成了以矮嵩草(*Kobresia humilis*)草甸、金露梅(*Potentilla fruticosa*)灌丛草甸和藏嵩草(*Kobresia tibetica*)沼泽化草甸等为主要建群种的不同植被类型^[34]。

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*)、黄嘴朱顶雀(*Carduelis flavirostris*)、地山雀(*Pseudopodoces humilis*)、白腰雪雀(*Onychostruthus taczanowskii*)和棕颈雪雀(*Pyrgilauda ruficollis*) 7个物种是该地区鸟类群落的主要成分^[21]。

1.3 研究方法

本研究涉及的数据来源于青藏高原生物标本馆馆藏记录,样本采集后,在室内用电子天平(Acculab ALC210.2,精度0.01 g)进行称重,之后解剖,仔细将肝脏和胃肠等器官取出,置于解剖盘中。小心剔除肠系膜及附着的脂肪组织,去除胃肠内容物后,用电子天平对肝和胃称重,用直尺(精度1 mm)测量小肠的长度,采用胃容物法分析不同鸟类的食物构成。

1.4 数据分析

1.4.1 食性数据的整理

将每种食物在胃中出现的频率(%)作为食物构成的相对数量指标。生态位宽度(B)使用 MacArthur^[35]的公式计算:

$$B_i = \frac{\lg \sum N_{ij} - \frac{1}{\sum N_{ij}} \times \sum (N_{ij} \times \lg N_{ij})}{\lg r}$$

B_i 表示物种 i 的生态位宽度, N_{ij} 表示物种 i 利用 j 资源等级的数值, r 表示生态位资源等级数。

生态位重叠(O)使用 Schoener^[36, 37]的公式计算:

$$O_{jk} = 1 - \frac{1}{2} \times \sum |P_{ij} - P_{ik}|$$

O_{jk} 为物种 j 和物种 k 生态位的重叠度, 其取值范围是 0~1, 0 表示物种 j 和物种 k 的生态位完全分离, 1 表示完全重叠; P_{ij} 和 P_{ik} 分别表示物种 j 和物种 k 对资源 i 的利用部分占各自所利用资源总量的比例。

1.4.2 消化道形态数据的分析

统计分析由 SPSS 17.0 统计分析软件完成。实验考察的各个指标性别差异不显著($P>0.05$), 故将数据合并统计。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 LSD 进行多重比较, 不满足时采用 Dunnett's T3 法进行多重比较。为了避免消化道形态指标受体重的影响^[38, 39]而导致分析结果出现误差, 在获得各消化道实测指标的基础上, 采用体重为协变量的协方差分析(ANCOVA), 比较消化道相对重量和长度的种间差异。数据以平均值±标准误($\bar{x} \pm s^x$)表示, 显著水平为 $\alpha=0.05$, 均为双尾检验。

2 结果

2.1 高寒草甸常见雀形目鸟类食性的差异

2.1.1 高寒草甸雀形目鸟类食性调查

本研究涉及的 7 种雀形目鸟类食性主要由草籽、昆虫和燕麦组成, 但种间差异较大(表 1)。黄嘴朱顶雀只以草籽为食, 地山雀主要以昆虫为食, 棕颈雪雀、白腰雪雀、角百灵、小云雀既取食草籽也取食昆虫, 长嘴百灵除取食草籽和昆虫外, 还以燕麦为食。从调查结果可知, 杂食性物种对草籽的取食比例大于对昆虫的取食, 说明这些物种对高寒草甸生态系统中含量较为丰富的草籽的依赖性更高。

2.1.2 高寒草甸雀形目鸟类食物生态位差异

高寒草甸雀形目鸟类中, 杂食性鸟类(3 种百灵和两种雪雀)食物生态位宽度较大, 都在 0.5 以上, 且以小云雀的最大($B=0.752$); 而主要以昆虫为食的地山雀和主要取食草籽的黄嘴朱顶雀食物生态位宽度较小(分别为 $B=0.228$ 和 $B=0.120$) (表2)。此外, 各物种间的食物生态位重叠表现为, 杂食

表 1 高寒草甸雀形目鸟类食性调查表
Table 1 Investigation of diets of passerines in alpine meadow

Species	Sample size	Grass seeds		Insects		Oats	
		n	%	n	%	n	%
<i>Carduelis flavirostris</i>	15	15	100	0	0	0	0
<i>Pyrgilauda ruficollis</i>	24	20	83	10	42	5	21
<i>Onychostruthus taczanowskii</i>	14	11	79	8	57	1	7
<i>Eremophila alpestris</i>	118	94	80	49	42	7	6
<i>Alauda gulgula</i>	55	36	65	25	45	5	9
<i>Melanocorypha maxima</i>	29	14	48	11	38	12	41
<i>Pseudopodoces humilis</i>	30	2	7	30	100	0	0

注: 鸟类食物中还有青稞、蚂蚁、豆类、蕨麻, 因数量极少而未列出。

Notes: Highland barley, ants, beans and *Potentilla anserine* are not included in the food items of passerines due to being consumed in very small amounts.

表 2 高寒草甸雀形目鸟类食物生态位宽度和重叠
Table 2 Niche breadth and overlap of diets of passerines in alpine meadow

Species	Niche breadth	Niche overlap					
		<i>Carduelis flavirostris</i>	<i>Pyrgilauda ruficollis</i>	<i>Onychostruthus taczanowskii</i>	<i>Eremophila alpestris</i>	<i>Alauda gulgula</i>	<i>Melanocorypha maxima</i>
<i>Carduelis flavirostris</i>	0.120						
<i>Pyrgilauda ruficollis</i>	0.543	0.556					
<i>Onychostruthus taczanowskii</i>	0.512	0.524	0.849				
<i>Eremophila alpestris</i>	0.593	0.582	0.904	0.881			
<i>Alauda gulgula</i>	0.752	0.494	0.812	0.838	0.875		
<i>Melanocorypha maxima</i>	0.657	0.350	0.764	0.720	0.686	0.724	
<i>Pseudopodoces humilis</i>	0.228	0.059	0.364	0.440	0.386	0.417	0.334

注: 表中数值均根据原始数据计算所得, 食物类别包括草籽、昆虫、燕麦、青稞、蚂蚁、豆类和蕨麻等。

Notes: Values are calculated from the original dietary data. The foods include grass seeds, insects, oats, highland barley, ants, beans and *Potentilla anserine*.

性鸟类间重叠较大,黄嘴朱顶雀和地山雀的重叠最小($O=0.059$),而且二者与其他杂食性物种的重叠也较小(表 2)。

2.2 高寒草甸常见雀形目鸟类消化道形态的差异

对消化道形态指标的实测值(表 3)进行以体重为协变量的协方差分析,结果表明:7 种雀形目鸟类的肝重($F_{6,1000}=34.08, P<0.05$)、胃重($F_{6,1000}=88.60, P<0.05$)和小肠长度($F_{6,1000}=106.10, P<0.05$)均具显著差异。进一步的多重比较结果表明,肝重以长嘴百灵最大,黄嘴朱顶雀最小;胃重以长嘴百灵最大,地山雀最小;小肠长度则以黄嘴朱顶雀最大,地山雀最小(表 4)。

2.3 食性与肠道长度的关系

随着各物种食性由草籽到昆虫的变化,小肠长度逐渐变小,杂食性物种的相关变化不明显(图 1)。黄嘴朱顶雀的肝重和胃重较小,小肠长度最大,地山雀的胃重和小肠长度最小,肝重较大。

3 讨论

本文研究表明,高寒草甸雀形目鸟类食性和消化系统形态具有明显差异。以草籽为食的黄嘴朱顶雀的肝重和胃重较小,而小肠最长;以昆虫为食的地山雀则肝重较大,胃重和小肠长度最小。以草籽为食的鸟类食物质量比较差,为了维

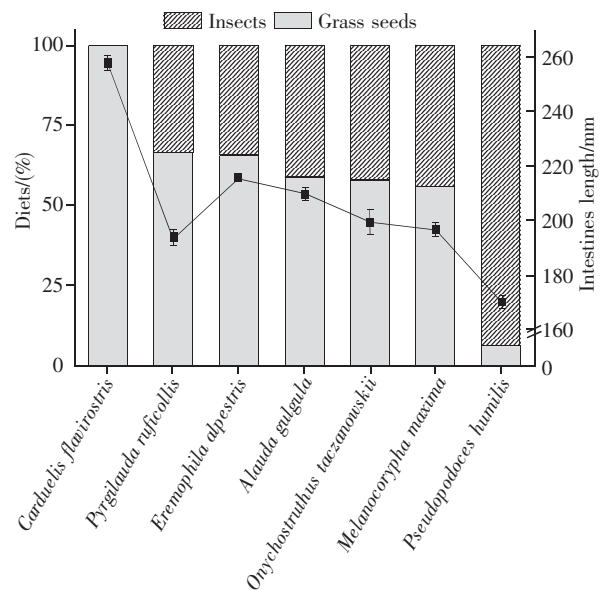


图 1 高寒草甸雀形目鸟类食性与小肠长度的关系
Fig.1 The relationship between diet and intestine length of passerines in alpine meadow

持生存它们必须加大进食量,若没有其他调节方式,进食量的增大会缩短食物在消化道内的停留时间,从而导致消化率降低^[40, 41],因此它们往往具有较长的消化道,从而增加食物在消化道内的停留时间,使消化率保持不变或增加^[42]。

肝脏的重量与食性的不同有着必然的联系,一般食虫和食肉鸟类的肝脏比食肉和食谷物种子

表 3 高寒草甸雀形目鸟类消化道形态实测值
Table 3 The actual mass and length of digestive tracts of passerines in alpine meadow

Species	Sample size	Body weight/g	Liver weight/g	Stomach weight/g	Intestine length/mm
<i>Carduelis flavirostris</i>	138	12.624±0.111	0.392±0.011	0.272±0.005	221.7±2.9
<i>Pyrgilauda ruficollis</i>	80	25.540±0.137	0.745±0.184	0.964±0.023	178.1±1.9
<i>Onychostruthus taczanowskii</i>	31	37.362±0.294	0.957±0.035	1.294±0.057	202.5±4.5
<i>Eremophila alpestris</i>	328	29.078±0.562	0.986±0.022	1.400±0.026	205.8±2.2
<i>Alauda gulgula</i>	113	32.174±0.314	1.039±0.029	1.377±0.028	204.7±2.5
<i>Melanocorypha maxima</i>	188	66.164±2.164	2.309±0.068	2.846±0.091	245.9±3.5
<i>Pseudopodoces humilis</i>	130	36.400±0.463	1.162±0.024	0.941±0.026	172.2±1.6

注:数据以平均值±标准误($\bar{x} \pm s^{\bar{}}$)表示。
Notes: Values are presented as $\bar{x} \pm s^{\bar{}}$.

表 4 高寒草甸雀形目鸟类消化道形态调整平均值
Table 4 Adjusted means of mass and length of digestive tracts of passerines in alpine meadow

Species	Sample size	Liver weight/g	Stomach weight/g	Intestine length/mm
<i>Carduelis flavirostris</i>	138	0.863±0.038 ^e	1.038±0.038 ^e	257.7±2.7 ^a
<i>Pyrgilauda ruficollis</i>	80	0.943±0.044 ^c	1.289±0.043 ^d	193.6±3.1 ^d
<i>Onychostruthus taczanowskii</i>	31	0.906±0.069 ^c	1.214±0.068 ^d	199.1±4.8 ^d
<i>Eremophila alpestris</i>	328	1.110±0.022 ^b	1.602±0.022 ^b	215.6±1.5 ^b
<i>Alauda gulgula</i>	113	1.098±0.036 ^b	1.474±0.036 ^c	209.6±2.5 ^c
<i>Melanocorypha maxima</i>	188	1.656±0.039 ^a	1.776±0.038 ^a	196.6±2.7 ^d
<i>Pseudopodoces humilis</i>	130	1.128±0.034 ^b	0.889±0.033 ^f	169.8±2.4 ^e

注:表中所有数据都是经体重校正的调整值,标有相同字母的数值差异不显著。
Notes: All the values are adjusted by body weight based on ANCOVA. The results with the same letter are not significantly different from each other.

的肝脏更大,在以往的关于鸟类肝重的研究中基本符合这一规律^[43],本研究的结果与这一结论基本一致。

胃的大小与很多因素有关,依据 Ellis 等^[44]的理论推测:取食动物性食物的鸟类比取食植物性食物的鸟类具有较高的活动性,其觅食和防御等活动消耗的能量也相对较高^[45]。长嘴百灵较大的胃容量,表示它一次能摄入的食物较多,实现“少餐多食”,减少取食时间,在降低被捕食风险的同时,也可以减少暴露时间,最终降低能量消耗^[46,47]。

小肠是最重要的消化和吸收场所,其形态的差异一般与能量需求和消耗的差异有关, Karasov 研究了小型鸟类小肠长度与食性的关系,发现了明显的种间差异^[48]。植食性鸟类小肠长度最长,杂食性鸟类次之,以昆虫为食的鸟类小肠最短^[49]。黄嘴朱顶雀的小肠最长,可能就是植物性食物的适应,较长的消化道可以增加食物在消化道内的滞留时间,增加黄嘴朱顶雀的食物消化率。

如果只考虑食物生态位这一个因素,我们将本研究涉及的7种雀形目鸟类分为3个集团,即:食虫的地山雀、食草籽的黄嘴朱顶雀和杂食性的角百灵、小云雀、长嘴百灵、白腰雪雀和棕颈雪雀。如若再考虑繁殖期巢址选择这一因素,5种杂食性雀形目鸟类的栖息地类型也存在差异:角百灵和小云雀在矮嵩草草甸筑地面巢;长嘴百灵在藏嵩草沼泽化草甸筑地面巢;白腰雪雀和棕颈雪雀在矮嵩草草甸筑地下洞穴巢^[23]。相同的胃容积并不意味着共存是不可能的,因为不同的物种空间分布存在差异,取食策略也不尽相同^[50]。因此,本文从食物生态位这一角度在一定程度上解释了高寒草甸雀形目鸟类共存的机制,而生境相同且食性相似的鸟类如何共存有待于进一步研究。

参考文献(References):

- ASHRAFI S, BEAK A, RUTISHAUSER M, et al. Trophic niche partitioning of cryptic species of long-eared bats in Switzerland: implications for conservation[J]. *European Journal of Wildlife Research*, 2011, 57(4): 843-849.
- SCHOENER T W. Resource partitioning in ecological communities[J]. *Science*, 1974, 185(4145): 27-39.
- LOVERIDGE A, MACDONALD D. Niche separation in sympatric jackals (*Canis mesomelas* and *Canis adustus*)[J]. *Journal of Zoology*, 2003, 259(2): 143-153.
- DI BITETTI M S, DI BLANCO Y E, PEREIRA J A, et al. Time partitioning favors the coexistence of sympatric crab-eating foxes (*Cerdocyon thous*) and pampas foxes (*Lycalopex gymnocercus*)[J]. *Journal of Mammalogy*, 2009, 90(2): 479-490.
- 杨春文. 东北主要林区森林五种啮齿动物共存机制研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学(YANG Chun-wen. Research on Species Coexistence of Five Kinds of Rodents in Forestry Area in Northeast[D]. Harbin: Northeast Forestry University), 2007.
- BROWN J S. Desert rodent community structure: A test of four mechanisms of coexistence[J]. *Ecological Monographs*, 1989, 59(1): 1-20.
- 李俊生, 宋延龄, 曾治高. 7种荒漠啮齿动物食物组成与消化道长度的比较[J]. *动物学报*(LI Jun-sheng, SONG Yan-ling, ZENG Zhi-gao. A comparison of the content and morphology of the digestive tracts of seven desert rodent species[J]. *Acta Zoologica Sinica*), 2003, 49(2): 171-178.
- MOSS R. Effects of captivity on gut lengths in red grouse[J]. *The Journal of Wildlife Management*, 1972, 36(1): 99-104.
- DETING T L, BOGUE B A. Responses of the gut to moderate energy demands in a small herbivore (*Microtus pennsylvanicus*)[J]. *Journal of Mammalogy*, 1993, 74(1): 59-68.
- 王德华, 王祖望. 高寒地区高原鼠兔消化道形态的季节动态[J]. *动物学报*(WANG De-hua, WANG Zu-wang. Seasonal variations in digestive tract morphology in plateau pikas (*Ochotona curzoniae*) on the Qinghai-tibetan plateau[J]. *Acta Zoologica Sinica*), 2001, 47(5): 495-501.
- 王德华, 孙儒泳. 根田鼠消化道长度和重量的变化及其适应意义[J]. *兽类学报*(WANG De-hua, SUN Ru-yong. Variations in digestive tract morphology in root vole (*Microtus oeconomus*) and its adaptive significance[J]. *Acta Theriologica Sinica*), 1995, 15(1): 53-59.
- 王德华, 王祖望. 高寒地区高原鼠兔消化道形态的季节变化[J]. *兽类学报*(WANG De-hua, WANG Zu-wang. Seasonal variations in gastrointestinal tract morphology in plateau zokor (*Myospalax baileyi*)[J]. *Acta Theriologica Sinica*), 2000, 20(4): 270-276.
- 韩芬茹. 10种鸟消化系统的比较研究[J]. *经济动物学报*(HAN Fen-ru. Comparative studies on digestive system of several species of birds[J]. *Journal of Economic Animal*), 2006, 10(1): 35-38.
- 李铭, 柳劲松. 4种雀形目鸟消化道形态特征[J]. *动物学杂志*(LI Ming, LIU Jin-song. Digestive tract morphological observation of four passerine birds[J]. *Chinese Journal of Zoology*), 2008, 43(1): 116-121.
- 孙永梅. 4种生态类群中10种鸟消化系统的形态学比较[J]. *四川动物*(SUN Yong-mei. Morphological comparison of the digestive systems from 10 species of birds in 4 kinds of ecological groups[J]. *Sichuan Journal of Zoology*), 2009, 28(3): 379-381.
- ZENG X H, LU X. Interspecific dominance and asymmetric competition with respect to nesting habitats between two snowfinch species in a high-altitude extreme environment[J]. *Ecological Research*, 2009, 24(3): 607-616.
- LU X, GONG G H, MA X Y. Niche segregation between two alpine rosefinches: to coexist in extreme environments[J]. *Evolutionary Biology*, 2011, 38(1): 79-87.
- 李英年, 赵新全, 曹广民, 等. 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[J]. *高原气象*(LI Ying-nian, ZHAO Xin-quan, CAO Guang-min, et al. Analyses on climates and vegetation productivity background at Haibei alpine meadow ecosystem research station[J]. *Plateau Meteorology*), 2004, 23(4): 558-567.
- 赵新全. 高寒草甸生态系统与全球变化[M]. 北京: 科学出版社(ZHAO Xin-quan. Alpine Meadow Ecosystem and Global Change[M]. Beijing: Science Press), 2009.
- 张晓爱. 高寒草甸繁殖鸟类的群落结构[C]// 夏武平. 高寒草甸生态系统, 第1集. 兰州: 甘肃人民出版社(ZHANG Xiao-ai. On the structure of bird communities in an alpine meadow area[C]// XIA Wu-ping. Alpine Meadow Ecosystem Fasc. 1. Lanzhou: Gansu People's Publishing House), 1982, 117-129.
- 张晓爱, 邓合黎. 青海省海北地区高寒草甸鸟类群落结构的季节变化[J]. *动物学报*(ZHANG Xiao-ai, DENG He-li. Seasonal variations of the avian community structure of the alpine meadow at the haibei region[J]. *Acta Zoologica Sinica*), 1986, 32(2): 180-187.
- 赵亮, 张晓爱. 角百灵和小云雀的巢址选择与竞争共存[J]. *动物学研究*(ZHAO Liang, ZHANG Xiao-ai. Nest-site selection and competition coexistence of horned larks and small skylarks[J]. *Zoological Research*), 2004, 25(3): 198-204.

- [23] 张晓爱, 刘泽华, 赵亮, 等. 青藏高原常见雀形目鸟类的筑巢特征[J]. 动物学研究(ZHANG Xiao-ai, LIU Ze-hua, ZHAO Liang, et al. Nesting ecology of the passerines in Qinghai-Tibetan plateau[J]. Zoological Research), 2006, 27(2): 113-120.
- [24] 张晓爱, 赵亮, 刘泽华, 等. 两种雀形目鸟类的窝雏数处理实验: 检验 lack 假说[J]. 生态学报(ZHANG Xiao-ai, ZHAO Liang, LIU Ze-hua, et al. Manipulating brood size experiments of two species passerine birds-testing Lack's hypothesis[J]. Acta Ecologica Sinica), 2003, 23(4): 657-664.
- [25] 张晓爱, 赵亮, 刘泽华. 青海省海北地区高寒草甸雀形目鸟类的繁殖生产力[J]. 动物学报(ZHANG Xiao-ai, ZHAO Liang, LIU Ze-hua. Breeding productivity of passerine birds in alpine meadow in northern Qinghai[J]. Acta Zoologica Sinica), 2000, 46(3): 265-270.
- [26] 赵亮, 李来兴, 张晓爱. 两种雀形目鸟类孵化行为对子代质量的影响[J]. 动物学研究(ZHAO Liang, LI Lai-xing, ZHANG Xiao-ai. Effects of hatching behavior on offspring quality in two species passerines[J]. Zoological Research), 2002, 23(1): 25-30.
- [27] 赵亮, 张晓爱, 李来兴. 角百灵和小云雀的孵化行为[J]. 动物学报(ZHAO Liang, ZHANG Xiao-ai, LI Lai-xing. Incubating behavior of the horned lark (*Eremophila alpestris*) and small skylark (*Alauda gulcula*)[J]. Acta Zoologica Sinica), 2002, 48(5): 695-699.
- [28] 李明财, 赵亮, 李来兴, 等. 巢中的位置对鸫岩鹑亲鸟喂食率的影响[J]. 动物学杂志(LI Ming-cai, ZHAO Liang, LI Lai-xing, et al. Effect of nestling positions in nests on the parental feeding rates in robin accentor (*Prunella Rubeculoides*)[J]. Chinese Journal of Zoology), 2003, 38(6): 28-32.
- [29] 赵亮, 刘泽华, 张晓爱, 等. 青海海北高寒草甸黄嘴顶雀亲鸟喂食率[J]. 动物学研究(ZHAO Liang, LIU Ze-hua, ZHANG Xiao-ai, et al. Feeding nestling in twite *Acanthis flavirostris* at the Haibei alpine meadow, Qinhai[J]. Zoological Research), 2003, 24(2): 137-139.
- [30] 赵亮, 张晓爱, 李明财. 窝雏数处理对两种雀形目幼鸟生长的影响[J]. 动物学杂志(ZHAO Liang, ZHANG Xiao-ai, LI Ming-cai. Effects on nestling growth by brood manipulation in two passerine birds[J]. Chinese Journal of Zoology), 2002, 37(3): 6-8.
- [31] 赵亮, 张晓爱. 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[J]. 动物学研究(ZHAO Liang, ZHANG Xiao-ai. Effects of nest type, nest predation and clutch size on growth period for passerine birds in alpine meadow[J]. Zoological Research), 2005, 26(2): 129-135.
- [32] 刘力华, 陈晓澄, 褚晖, 等. 高寒草甸常见雀形目鸟类共存机制的生态形态学解释[J]. 动物学研究(LIU Li-Hua, CHEN Xiao-cheng, CHU Hui, et al. Ecomorphological explanations of passerines coexistence in alpine meadow[J]. Zoological Research), 2013, 34(3): 160-165.
- [33] 周兴民. 中国嵩草草甸[M]. 北京: 科学出版社(ZHOU Xing-min. The Kobresia Meadow of China[M]. Beijing: Science Press), 2001.
- [34] 周兴民, 李建华. 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[C]// 夏武平. 高寒草甸生态系统, 第1集. 兰州: 甘肃人民出版社(ZHOU Xing-min, LI Jian-hua. The principal vegetation types and their geographical distribution at the Haibei research station of alpine meadow ecosystem, Menyuan County, Qinghai Province[C]// XIA Wu-ping. Alpine Meadow Ecosystem Fasc. 1. Lanzhou: Gansu People's Publishing House), 1982. 9-18.
- [35] MACARTHUR R H. Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species[M]. Princeton: Princeton University Press, 1972.
- [36] SCHOENER T W. The *Anolis* lizards of bimini: resource partitioning in a complex fauna[J]. Ecology, 1968, 49(4): 704-726.
- [37] HURLBERT S H. The measurement of niche overlap and some relatives[J]. Ecology, 1978, 59(1): 67-77.
- [38] KONARZEWSKI M, LILJA C, KOZŁ OWSKI J, et al. On the optimal growth of the alimentary tract in avian postembryonic development[J]. Journal of Zoology, 1990, 222(1): 89-101.
- [39] GILLE U, SALOMON F, RONNERT J. Growth of the digestive organs in ducks with considerations on their growth in birds in general[J]. British Poultry Science, 1999, 40(2): 194-202.
- [40] STARCK J M. Phenotypic flexibility of the avian gizzard: rapid, reversible and repeated changes of organ size in response to changes in dietary fibre content[J]. Journal of Experimental Biology, 1999, 202(22): 3171-3179.
- [41] STARCK J M, BEESE K. Structural flexibility of the intestine of burmese python in response to feeding[J]. Journal of Experimental Biology, 2001, 204(2): 325-335.
- [42] STARCK J M, ABDEL RAHMAAN G H. Phenotypic flexibility of structure and function of the digestive system of Japanese quail[J]. Journal of Experimental Biology, 2003, 206(11): 1887-1897.
- [43] 郑光美. 鸟类学[M]. 北京: 北京师范大学出版社(ZHENG Guang-mei. Ornithology[M]. Beijing: Beijing Normal University Press), 1995.
- [44] ELLIS B E, MILLS J N, KENNEDY E, et al. The relationship among diet, alimentary tract morphology, and life history for five species of rodents from the central argentine pampa[J]. Acta Theriologica, 1994, 39(4): 345-355.
- [45] WANG D H, PEI Y X, YANG J C, et al. Digestive tract morphology and food habits in six species of rodents[J]. Folia Zoologica, 2003, 52(1): 51-56.
- [46] WALSBERG G E, THOMPSON C W. Annual changes in gizzard size and function in a frugivorous bird[J]. Condor, 1990, 92: 794-795.
- [47] DEKINGA A, DIETZ M W, KOOLHAAS A, et al. Time course and reversibility of changes in the gizzards of red knots alternately eating hard and soft food[J]. Journal of Experimental Biology, 2001, 204(12): 2167-2173.
- [48] KARASOV W H. Digestive plasticity in avian energetics and feeding ecology[C]// CAREY C. Avian Energetics and Nutritional Ecology. New York: Chapman and Hall, 1996. 61-84.
- [49] MCWILLIAMS S R, KARASOV W H. Phenotypic flexibility in digestive system structure and function in migratory birds and its ecological significance[J]. Comparative Biochemistry and Physiology-Part A: Molecular & Integrative Physiology, 2001, 128(3): 577-591.
- [50] CODY M L. On the methods of resource division in grassland bird communities[J]. American Naturalist, 1968, 102(924): 107-147.