

ISSN 1000-0933

CN 11-2031/Q

生态学报

Acta Ecologica Sinica



第33卷 第14期 Vol.33 No.14 2013

中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报 (SHENTAI XUEBAO)

第33卷 第14期 2013年7月 (半月刊)

目 次

前沿理论与学科综述

- 石鸡属鸟类研究现状 宋森, 刘迺发 (4215)

个体与基础生态

- 不同降水及氮添加对浙江古田山4种树木幼苗光合生理生态特征与生物量的影响 闫慧, 吴茜, 丁佳, 等 (4226)
低温胁迫时间对4种幼苗生理生化及光合特性的影响 邵怡若, 许建新, 薛立, 等 (4237)
不同施氮处理玉米根茬在土壤中矿化分解特性 蔡苗, 董燕婕, 李佰军, 等 (4248)
不同生育期花生渗透调节物质含量和抗氧化酶活性对土壤水分的响应 张智猛, 宋文武, 丁红, 等 (4257)

- 天山中部天山云杉林土壤种子库年际变化 李华东, 潘存德, 王兵, 等 (4266)
不同作物两苗同穴互作育苗的生理生态效应 李伶俐, 郭红霞, 黄耿华, 等 (4278)
镁、锰、活性炭和石灰及其交互作用对小麦镉吸收的影响 周相玉, 冯文强, 秦鱼生, 等 (4289)
CO₂浓度升高对毛竹器官矿质离子吸收、运输和分配的影响 庄明浩, 陈双林, 李迎春, 等 (4297)
pH值和Fe、Cd处理对水稻根际及根表Fe、Cd吸附行为的影响 刘丹青, 陈雪, 杨亚洲, 等 (4306)
弱光胁迫对不同耐荫型玉米果穗发育及内源激素含量的影响 周卫霞, 李潮海, 刘天学, 等 (4315)
玉米花生间作对玉米光合特性及产量形成的影响 焦念元, 宁堂原, 杨萌珂, 等 (4324)
不同林龄胡杨克隆繁殖根系分布特征及其构型 黄晶晶, 井家林, 曹德昌, 等 (4331)
植被年际变化对蒸散发影响的模拟研究 陈浩, 曾晓东 (4343)
蝇蛹金小蜂的交配行为及雄蜂交配次数对雌蜂繁殖的影响 孙芳, 陈中正, 段毕升, 等 (4354)
西藏飞蝗虫粪粗提物的成分分析及其活性测定 王海建, 李彝利, 李庆, 等 (4361)
不同水稻品种对稻纵卷叶螟生长发育、存活、生殖及飞行能力的影响 李霞, 徐秀秀, 韩兰芝, 等 (4370)

种群、群落和生态系统

- 基于mtCOII基因对山东省越冬代亚洲玉米螟不同种群的遗传结构分析 李丽莉, 于毅, 国栋, 等 (4377)
太湖湿地昆虫群落结构及多样性 韩争伟, 马玲, 曹传旺, 等 (4387)
西江下游浮游植物群落周年变化模式 王超, 赖子尼, 李新辉, 等 (4398)
环境和扩散对草地群落构建的影响 王丹, 王孝安, 郭华, 等 (4409)
黄土高原不同侵蚀类型区生物结皮中蓝藻的多样性 杨丽娜, 赵允格, 明姣, 等 (4416)

景观、区域和全球生态

- 基于景观安全格局的建设用地管制分区 王思易, 欧名豪 (4425)

黑河中游湿地景观破碎化过程及其驱动力分析 赵锐锋, 姜朋辉, 赵海莉, 等 (4436)

2000—2010 年青海湖流域草地退化状况时空分析 骆成凤, 许长军, 游浩妍, 等 (4450)

基于“源”“汇”景观指数的定西关川河流域土壤水蚀研究 李海防, 卫伟, 陈瑾, 等 (4460)

农业景观格局与麦蚜密度对其初寄生蜂与重寄生蜂种群及寄生率的影响 关晓庆, 刘军和, 赵紫华 (4468)

CO₂ 浓度和降水协同作用对短花针茅生长的影响 石耀辉, 周广胜, 蒋延玲, 等 (4478)

资源与产业生态

城市土地利用的生态服务功效评价方法——以常州市为例 阳文锐, 李峰, 王如松, 等 (4486)

城市居民食物磷素消费变化及其环境负荷——以厦门市为例 王慧娜, 赵小锋, 唐立娜, 等 (4495)

研究简报

间套作种植提升农田生态系统服务功能 苏本营, 陈圣宾, 李永庚, 等 (4505)

矿区生态产业评价指标体系 王广成, 王欢欢, 谭玲玲 (4515)

期刊基本参数:CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 308 * zh * P * ¥ 90.00 * 1510 * 32 * 2013-07



封面图说: 古田山常绿阔叶林景观——亚热带常绿阔叶林是我国独特的植被类型, 生物多样性仅次于热带雨林。古田山地处中亚热带东部, 沪、赣、皖三省交界处, 由于其特殊复杂的地理环境位置, 分布着典型的中亚热带常绿阔叶林, 是生物繁衍栖息的理想场所, 生物多样性十分突出。中国科学院在这里建立了古田山森林生物多样性与气候变化研究站, 主要定位于研究和探索中国亚热带森林植物群落物种共存机制, 阐释生物多样性对森林生态系统功能的影响, 以及监测气候变化对于亚热带森林及其碳库和碳通量的影响。

彩图及图说提供: 陈建伟教授 北京林业大学 E-mail: cites.chenjw@163.com

DOI: 10.5846/stxb201205010624

宋森, 刘迺发. 石鸡属鸟类研究现状. 生态学报, 2013, 33(14): 4215-4225.
Song S, Liu N F. A review of the researches on *Alectoris* partridge. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(14): 4215-4225.

石鸡属鸟类研究现状

宋 森, 刘迺发*

(兰州大学生命科学学院, 兰州 730000)

摘要: 石鸡属(*Alectoris*, Kaup 1829)鸟类隶属鸟纲, 鸡形目(Galliformes), 雉科(Phasianidae), 全世界共有7种石鸡属鸟类。综合分类、生理生化、生态学、系统地理学和遗传学等方面的内容对石鸡属鸟类的研究历史进行了回顾和总结, 侧重介绍了我国学者在石鸡属鸟类方面的研究。提出了石鸡属鸟类今后研究的方向。

关键词: 石鸡属; 分子生态; 遗传保护

A review of the researches on *Alectoris* partridge

SONG Sen, LIU Naifa*

School of Life Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

Abstract: *Alectoris* is a genus of partridges who is a kind of widely distributed wildfowls belonging to Aves, Galliformes, Phasianidae. There are seven species birds of the genus *Alectoris* on the world with representatives in southern Europe, North Africa and Arabia, and across Asia in Pakistan and central Asia to western and northern China. The research history of *Alectoris* partridge were reviewed and summarized based on the researches related to classification, physiological and biochemical, ecology, phyogeography and genetics. The work about the researches of *Alectoris* partridge done by the Chinese scholars was emphasized in this article. Also, the authors put forward the future research direction about *Alectoris* partridge.

Key Words: *Alectoris*; molecular ecology; genetic conservation

石鸡属(*Alectoris*, Kaup 1829)隶属鸟纲, 鸡形目(Galliformes), 雉科(Phasianidae)。石鸡属(*Alectoris*)鸟类共有7种, 分别为: 黑脸石鸡或叫菲利比石鸡(*Alectoris philbyi*)、阿拉伯石鸡(*Alectoris melanocephala*)、石鸡(*Alectoris chukar*)、大石鸡(*Alectoris magna*)、欧石鸡(*Alectoris graeca*)、红腿石鸡(*Alectoris rufa*)和北非石鸡(*Alectoris barbara*)^[1-5]。石鸡属鸟类分布广泛, 从北非和伊比利亚半岛, 经中部和南部欧洲, 中亚, 东至中国北部沿海; 北自俄罗斯南部, 南到阿拉伯半岛和地中海岛屿都有分布^[4-7](图1), 后被引入英国、美国^[8-11]。其中大石鸡的分布区狭窄, 而石鸡的分布范围广, 几乎遍及欧亚大陆并且亚种分化众多(图1, 表1)。

自1829年Kramp命名石鸡属(*Alectoris*)以来, 国外学者对石鸡属鸟类进行了大量的研究工作。相对而言, 国内对石鸡属鸟类进行的研究较少, 国内对石鸡属鸟类进行研究的主要由刘迺发教授领导的课题组。下面从石鸡属鸟类的分类、生理生化研究、生态学研究、系统地理学研究和遗传学研究等方面对石鸡属鸟类的研究历史做一回顾和总结, 并对石鸡属鸟类今后的研究方向进行了展望。

基金项目: 国家自然科学基金重点项目(30530130); 兰州大学中央高校基本科研业务费专项资金资助(lzujbky-2012-119)

收稿日期: 2012-05-01; **修订日期:** 2013-06-28

*通讯作者 Corresponding author. E-mail: naifaliu@sohu.com

1.1 分类与分布

石鸡属鸟类的进化和分类关系都是根据形态特征、异域分布和接触带的自然杂交等特征来确定的^[2]。本属刚开始被认为有5个种,其中*graeca*和*magna*被认为是*A. chukar*的两个亚种。Watson和Vaurie依据*A. graeca*与*A. chukar*叫声不同,接触地带无过渡类型及形态的差别将*graeca*和*chukar*独立为种^[9-10],Watson研究认为*A. magna*也是一个独立的物种^[10-11]。Vaurie赞同Waston的分类意见^[9],Dementev & Gladkov和郑作新仍认同*A. magna*作为*A. chukar*为一个种的观点^[6,12]。刘迺发经过系统的研究发现*A. magna*和*A. chukar*的任一亚种间都无地理重叠,仅在部分地区相互接触,同时他还运用地理分布、形态性状、生态和行为状态、蛋清蛋白电泳结果,阐明*magna*是独立的种,恢复了*magna*种的地位^[13]。Randi以cytb基因和刘迺发等以线粒体控制区基因分别都证明*A. magna*和*A. chukar*为两种不同的石鸡^[2,14]。因此现在公认的石鸡属鸟类共有7种(表1,图1)。

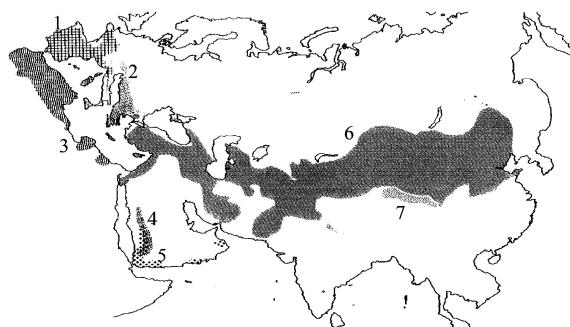


图1 石鸡属鸟类的世界分布^[2]

Fig. 1 The distribution of genus *Alectoris*^[2]

- 1. 红腿石鸡 *A. rufa*; 2. 欧石鸡 *A. graeca*; 3. 北非石鸡 *A. Barbary*;
- 4. 菲利比石鸡 *A. phoenicurus*; 5. 阿拉伯石鸡 *A. melanocephala*; 6. 石鸡 *A. chukar*; 7. 大石鸡 *A. magna*

表1 石鸡属鸟类的亚种分化及分布范围
Table 1 The subspecies divergences and the distribution range of the genus *Alectoris*

学名 Science name	分布范围
<i>Alectoris chukar</i>	广布欧亚大陆,并被引入新西兰和美国
<i>A. c. pubescens</i>	甘肃、陕西、宁夏东部、山西、山东、河北、北京、内蒙等地
<i>A. c. potanini</i>	宁夏贺兰山,内蒙阿拉善,包尔乌拉山,青海北部托来山、托来南山、走廊南山、西达乌鲁木齐,蒙古戈壁阿尔泰山、科布多河源头、抗爱山
<i>A. c. dzungarica</i>	新疆伊宁,准噶尔阿拉套,蒙古西北部唐努乌拉山西部塔尔巴哈台
<i>A. c. pallida</i>	塔里木盆地以及沿昆仑山分布到阿尔金山
<i>A. c. falki</i>	新疆西部:昌吉、和静、乌鲁木齐、石河子,阿富汗中北部,帕米尔高原北部,塔吉克斯坦,哈萨克斯坦,吉尔吉斯斯坦
<i>A. c. ordesenensis</i>	鄂尔多斯高原
<i>A. c. chukar</i>	阿富汗,尼泊尔,喜马拉雅山
<i>A. c. pallescens</i>	新疆西南隅,阿富汗东北部,帕米尔高原南部,克什米尔的喀喇昆仑山以北地区
<i>A. c. subpallida</i>	塔基克斯坦,吉尔吉斯斯坦
<i>A. c. shestoperovi</i>	土库曼斯坦
<i>A. c. koroviakovi</i>	伊朗东部到巴基斯坦
<i>A. c. werae</i>	伊拉克,伊朗西南部
<i>A. c. kurdestanica</i>	从高加索到伊朗
<i>A. c. kleini</i>	巴尔干半岛东部和南部,希腊东部和北部,土耳其北部
<i>A. c. sinaica</i>	约旦河谷,叙利亚沙漠北部,西奈半岛,死海附近低凹地
<i>A. c. cypriotes</i>	爱琴岛,土耳其南部,以色列,保加利亚,叙利亚,克里特岛,罗得岛,塞浦路斯
<i>Alectoris magna</i>	中国青海、甘肃、宁夏
<i>A. m. magna</i>	青海共和、乌兰、青海湖、同德、乌图美仁、德令哈、格尔木
<i>A. m. lanzhouensis</i>	青海黄远、西宁、贵南、尖扎、贵德、大通;甘肃兰州、靖远、天水、张川、庄浪、会宁、礼县;宁夏西吉、海原、隆德
<i>Alectoris graeca</i>	阿尔皮斯山、亚平宁半岛、巴尔干半岛、爱琴海岛
<i>A. g. graeca</i>	希腊,阿尔巴尼亚,巴尔干西南部
<i>A. g. saxatilis</i>	巴尔干西北部,阿尔皮斯蒂娜拉山脉,阿尔皮斯山
<i>A. g. orlandoi</i>	意大利亚平宁的中南部
<i>A. g. whitakeri</i>	西西里岛

续表

学名 Science name	分布范围
<i>Alectoris rufa</i>	法国中部和南部,西班牙,葡萄牙,意大利西北部
<i>A. r. hispanica</i>	葡萄牙北部和中部;西班牙西北部
<i>A. r. intercedens</i>	西班牙南部和东部
<i>A. r. rufa</i>	意大利和法国
<i>Alectoris barbra</i>	非洲北部,
<i>Alectoris phillybi</i>	从麦加南部塔伊夫到亚洲南部 Dhahran 和 Najran
<i>Alectoris melanocephala</i>	麦加到也门和红海海岸山脉以东到达 Hadramaut

石鸡属鸟类中菲利比石鸡、阿拉伯石鸡和北非石鸡为单型种。大石鸡一直被认为是单型种,刘迺发等将分布于陇中黄土高原和青海日月山以东的大石鸡种群定名为大石鸡兰州亚种 *Alectoris magna lanzhouensis nov. subsp.*^[14],结束了大石鸡单型种的历史。欧石鸡、红腿石鸡和石鸡是多型种,尤其石鸡的亚种分化众多,已报道的达 16 个^[8-9,15-16](表 1)。但这些亚种的划分基本上都是根据外部形态特征确定的,仅 Randi & Alkon 用多位点蛋白电泳对分布于以色列的两个石鸡亚种和黄族豪对分布于中国的 5 个石鸡亚种在遗传和进化关系上的差异进行了研究^[17-18],还缺乏从遗传差异和进化关系上来研究石鸡属的其它物种及石鸡的其它亚种间的亚种分化,因此不同的学者对石鸡属鸟类的亚种划分持有不同的意见。Lucchini & Randi 用 mtDNA 控制区的研究结果不支持 *A. g. orlandoi* 亚种的成立^[3];Randi 等用微卫星为分子标记的研究结果同 mtDNA 控制区相同,也不支持 *A. g. orlandoi* 成为一个亚种,应将其并入 *A. g. graeca*^[19]。张萌荪等将采自内蒙鄂尔多斯高原的石鸡命名为鄂尔多斯亚种(*A. c. ordoscensis*)^[16],郑作新承认这一亚种的分类地位^[20-21],而刘迺发和黄族豪则认为该亚种不成立^[22]。以前的研究结果表明石鸡属鸟类的物种形成和亚种分化主要受过去气候演变和栖息地变化的影响^[3,19,23-27]。

在石鸡属的 7 种鸟类中,除石鸡(*A. chukar*)是广布种外,其余 6 个种的分布区都较为狭窄,尤其是大石鸡仅分布于我国的青海、甘肃和宁夏三省(区)的部分地区(表 1,图 1),是中国的特有鸟种。石鸡遍布欧亚大陆,在中国东自江苏云台山^[6]、北自新疆、南至陕西安洋县^[28]都有分布;国外见于欧洲东部,中亚、帕米尔高原,喜马拉雅山,俄罗斯和中东等地^[2,4-5,9-10,28](图 1)。

1.2 生理生化研究

对几种鸟生理常数的比较显示石鸡的平均体重大约 361g,平均体温 40.8℃,较八哥和红嘴相思鸟的体型大,体温低;石鸡的呼吸频率为 30 次/min,红细胞数为 2.65 百万/mL,较前两者慢、少^[29]。研究表明三者的差异和它们的体型差异密切相关,为石鸡的人工养殖提供了一定的参考。对 5 只石鸡胃的血液供应的研究表明石鸡胃的血液供应极其重要和复杂,同时也说明其胃具有非常旺盛的功能活动和新陈代谢活动^[30]。Pis 对饲养条件下石鸡的能量代谢和体温调节进行了研究并比较了石鸡与已研究的早成鸟的体温生理调节^[31]。采用不同方法对红腹锦鸡、石鸡和雉鸡的研究表明:红腹锦鸡的红细胞、平均红细胞体积、凝血细胞、尿素氮和肌肝与石鸡和雉鸡存在显著差异,红腹锦鸡与石鸡的白细胞存在显著差异,所测其它生理生化指标在三者之间无显著差异^[32]。对大石鸡静止代谢率 RMR 的季节变化和繁殖期静止代谢率及性别差异的研究表明总体上从春季到冬季 RMR 呈递减趋势,雌性各季节差异极显著,雄性差异不显著,冬季雄性的 RMR 较雌性为高;繁殖期和繁殖前期大石鸡的 RMR 无显著差异,在繁殖期两性的 RMR 也无显著差异;换羽高峰期大石鸡的 RMR 明显增加,可能是换羽高峰期伴随新羽生长和体重增加,所以 RMR 会增加^[33]。而对大石鸡的心电活动规律进行的研究显示大石鸡的心电图和家鸽及其它禽类相似,但不同在于大石鸡心率较快,有时 P 波缺如等特点^[34]。大石鸡的温度适中区为 20—35℃,在这一温度范围内,心率比较稳定,低于此值,心率加快;雌鸟的心率大于雄鸟,雌鸟对低温的适应能力大于雄鸟^[34]。

Millan 等对家养和野生红腿石鸡体外寄生虫进行了调查并对野生红腿石鸡的分支杆菌病进行了研究^[35]。Rodríguez 等对红腿石鸡血液生化指标的变化情况进行了测定^[36]。Avcioglu 等对土耳其石鸡的鸡蛔

虫进行了调查^[37],Pérez-Rodríguez 与 Viñuela 对红腿石鸡白天血浆生化指标的变化进行了测定^[38]。这些研究对石鸡属鸟类的生长规律进行了详细报道,为石鸡属鸟类的疾病防治提供了科学依据,同时也为石鸡属鸟类的人工饲养提供了大量的科学的建议。

1.3 生态学研究

1.3.1 宏观生态研究

在宏观生态学研究方面,主要对石鸡属鸟类的生活史、栖息地选择和行为生态进行了相关研究。刘迺发和杨友桃对石鸡青海亚种(即现在的大石鸡)的生态进行了报道,对兰州大石鸡的栖息地选择进行的研究表明大石鸡在不同的生活史周期选择不同的栖息地:集群期选择低海拔、近水源、地面异质性程度高的栖息地,繁殖期则刚好相反^[39]。潜在的可利用的食物资源、天敌的数量、水和繁殖期领地行为对大石鸡不同生活史阶段的栖息地选择有显著影响^[40-41]。后来陈小勇等对大石鸡的生活史进行了研究^[42],发现兰州大石鸡3月至4月初集群生活;从4月初开始分群,雌雄个体配对、占区、营巢,4月初至5月上旬为配对期;5月下旬至6月底为产卵期;6月底到8月上旬为育雏期;8月中旬到次年1月为繁殖后期,这段时期大石鸡以幼鸟和亲鸟组成的家族群为单位活动。研究也显示在不同生活史阶段大石鸡选择不同的栖息地:集群期选择坡度小、低海拔、东向的山坡和坟地;配对期选择坡度30—60°、海拔居中的栖息地,选择的栖息地范围较宽;产卵期多见于坡度小、地面环境异质性小、海拔高的农田和山坡;育雏期选择植物丛密度低、坡度小、海拔高的山坡和农田;繁殖后期选择植物丛密度低、低海拔、东向的山坡和沟底^[42]。在各环境因子中,只有地面环境异质性对大石鸡栖息地选择的影响较显著。地形、食物和气候可能是影响大石鸡栖息地选择的根本因素^[42]。

马新年等的研究表明不同分布区的石鸡种群栖息地选择存在显著的地理变异^[43],这种差异可能是在不同的选择压力下经过长期进化形成的。周晓禹等的研究表明贺兰山石鸡对植被类型、优势乔木的利用、坡向和坡位等具有显著的选择性^[44]。而对贺兰山石鸡的昼间行为时间分配和活动规律进行的研究表明雄性石鸡的静息、沙浴和理羽稍高于雌性石鸡,而雌性石鸡的觅食、游走和其它行为则稍高于雄性石鸡^[45]。对以色列石鸡的测定表明其体重和跗蹠长遵循 Bergmann 法则^[46]。Kark 通过对石鸡第三趾长度的测量发现以色列的石鸡从其分布的核心区域到边缘区趾长呈现的不对称变化反映了环境的不同选择压力^[47]。对野生石鸡的舍饲行为进行的研究表明舍饲石鸡仍然保持有鸣叫、沙浴、疏羽、占区、登高、集群等习性;观察还发现石鸡在集群活动中位次之分,第一位次的石鸡担任警戒和防卫的任务^[48]。石鸡交配时,雄性在雌性左边的比例高于在雌性的右边,这种交配行为的不对称可能和其生殖腺有关,左侧交配的雄性睾丸重量、体积都更大些^[49]。Sara 等发现红腿石鸡的孵卵经验随年龄增加而增加,年轻个体因为对光周期的刺激反应较慢,孵卵开始的时间晚于年龄大的个体,且年龄大的个体孵化的卵更多^[50]。

1.3.2 分子生态研究

对大石鸡种群的研究表明大石鸡种群的平均基因变异率和年平均气温、无霜期负相关,开始随降水量的增加而增加,当降水量超过510mm时,遗传多样性陡然下降;温度和降水量是影响大石鸡遗传结构的主导因子,表明这是和大石鸡起源于干旱低温条件有关^[26]。Huang 等的研究表明陇东黄土高原的石鸡的遗传结构和温度密切相关,稳定的气候有利于保持高的遗传多样性^[51]。对分布于以色列沙漠中的5个石鸡地理种群遗传多样性进行的研究发现这些石鸡种群的总体单倍型较高,但分化不明显,Randi 等推造成这种遗传结构的原因可能是晚更新世气候的变化、种群抚育范围扩张和紧缩变化导致各地理种群的遗传分化,在后来通过次级相遇发生了有限制的基因流^[52]。Huang 等的研究表明大石鸡的遗传多样性随着经度、温度、降雨量和温度与降雨量变异系数的下降而降低,但随纬度的增大和海拔的升高而变大;在环境稳定的条件下遗传多样性越高^[53]。据此他们认为自然选择和环境因子可能在维持大石鸡种群的遗传多样性上起到了一定的作用^[53]。

1.4 分子系统进化研究

Randi 和 Randi 与 Lucchini 分别用线粒体 Cyt b 基因^[2]和 mtDNA 控制区基因^[54]的序列构建了石鸡属鸟类

的系统发生树(图2)。两个研究都显示在系统发生树上石鸡属鸟类聚成了3个明显不同的分支:①黑脸石鸡、石鸡和大石鸡,②红腿石鸡和欧石鸡,③北非石鸡和阿拉伯石鸡。三分支的分歧时间分别大约在180—200万年、240—380万年和590—640万年,基本上属于上新世和更新世期间^[2,54]。其中石鸡、大石鸡和黑脸石鸡是石鸡属最后成种事件形成的,大石鸡与黑脸石鸡的亲缘关系更近,来自于最近的共同祖先。不同学者对石鸡和大石鸡分化时间的研究得到了不同的结果,Randi 和 Randi & Lucchini 用 CR 基因和 Cyt b 基因标记研究均表明石鸡和大石鸡分化时间大约为 200 万年^[2,54]。通过采用不同的分子标记,Chen 等、卫明等、尚玥和黄族豪分别得出两种石鸡在 220 万年^[24]、250 万年^[26]、290 万年^[55]和 190 万年^[18]发生分歧的结论。古生物学研究显示在河北周口店发现早更新世的石鸡化石^[56],结合更新世冰期和间冰期发生时间,早更新世(128—205 万年时间)为更新世的第二寒冷期,持续时间长达 77 万年,是最长的寒冷期^[57],黄族豪认为寒冷的气候对我国大石鸡和石鸡的物种形成可能起到决定性作用^[18]。黄族豪等对石鸡的 7 个亚种和大石鸡 2 个亚种的分歧时间和起源都作了分析和研究^[14,18]。根据体色推测石鸡可能起源于戈壁和荒漠地区,而中亚地区是石鸡亚种最多的地区,可能是石鸡的起源中心^[18]。大石鸡可能起源于柴达木盆地^[24,26]。

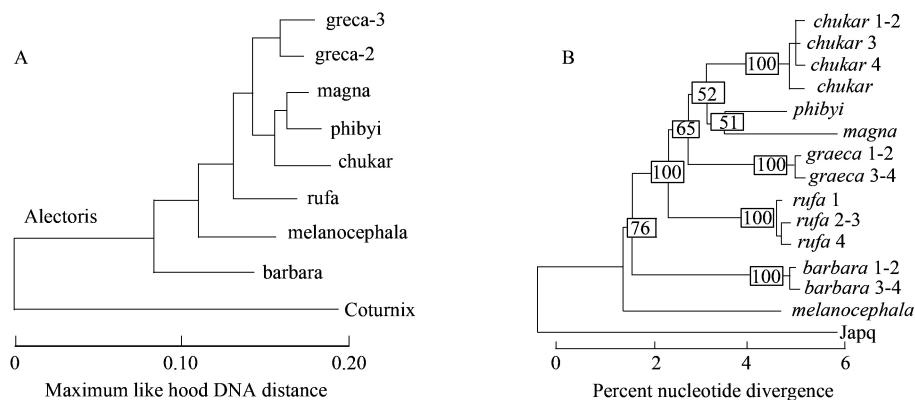


图 2 石鸡属鸟类的系统发生树
Fig. 2 The phylogenetic tree of genus *Alectoris*

A: Randi & Lucchini(1998)根据线粒体 DNA 控制区基因构建的最大相似树^[54]; B: Randi(1996)根据线粒体 DNA 细胞色素 b 基因构建的邻接树^[2]

1.5 分子系统地理学研究

通过对欧石鸡整个分布区种群进行的研究,Randi 等认为西西里岛和希腊为欧石鸡在末次冰期的避难所,冰川作用使得西西里岛欧石鸡种群无法扩散,受到瓶颈效应影响,遗传多样性较低,应作为独立显著进化单元予以保护^[19]。Huang & Liu 认为中更新世以来人类活动和泥石流是影响黄土高原石鸡遗传结构的因素^[25]。黄族豪和刘迺发的研究显示甘肃东部黄土高原石鸡的系统地理结构为“系统发育连续,具有部分空间地理隔离”的地理格局^[27],这种地里格局是中更新世以来冰川、泥石流和人类活动的结果。*A. chukar* 和 *A. magna* 的种系发生与早更新世以来发生在中亚地区的气候冷暖、冰期间冰期的交替发生和青藏高原隆升等重大地理事件相关。对分布于柴达木盆地和兰州盆地的大石鸡的系统地理结构的研究表明这两个地方的大石鸡呈现“系统发生不连续,具有空间隔离”的地理模式^[58]。

1.6 渐渗杂交的研究

石鸡属 7 个种基本上是异域分布,但也有邻域分布和同域分布,如阿拉伯石鸡和黑脸石鸡在沙特阿拉伯东部和也门地区有部分的邻域分布^[10],我国分布的石鸡和大石鸡在六盘山周边部分地区有临域分布。邻域分布的种间往往发生杂交,Dragoev 发现欧石鸡和石鸡在希腊的色雷斯(Thrace)的接触地带有杂交^[59],而红腿石鸡和欧石鸡在法国阿尔卑斯山南部形成一个狭窄的杂交带^[23],Baratti 等发现红腿石鸡和欧石鸡在意大利中部也有杂交^[60]。Barbanera 等对东亚石鸡的外源基因渗透进地中海土著石鸡中的现象进行的研究表明

东亚石鸡通过不同的途径被带到地中海地区并和当地的石鸡发生杂交^[61]。Randi & Bernard-Laurent 对红腿石鸡和欧石鸡间的杂交带进行的研究发现杂交带的宽度仅为 70—160km, 远小于预期中的 1120—2750km 的宽度, 推测二者的杂交是在 6000—8000 年前的间冰期期间两个物种在阿尔皮斯山次级相遇引起的^[23]。

Chen 等采用 mtDNA Cytb 基因进行的研究发现与石鸡相邻分布的大石鸡种群的样本中存在着石鸡的 mtDNA 基因型^[24]。线粒体 D-loop 环标记发现石鸡和大石鸡在六盘山和祁连山有接触, 并且六盘山地区存在基因渗透^[18, 24, 62], 陈妍珂通过微卫星标记发现核 DNA 也存在着基因渗透, 属于渐渗杂交^[63]。杨志松和刘迺发通过线粒体 cytb 的研究发现 8 个大石鸡样本的 Cytb 基因呈石鸡的基因模式, 石鸡的基因向大石鸡单向渗透^[64]。这种杂交在大石鸡雄性和石鸡雌性之间进行, 石鸡基因向大石鸡渗透, 而杂种后代表型却和大石鸡相似。

根据 mtDNA 控制区推算六盘山地区大石鸡和石鸡的杂交带宽度在 80—100km, 长度在 150—200km 之间^[18], 而杨志松和刘迺发根据发现杂交的种群的地理位置, 结合 Liu 等发现具有杂交的种群地理位置^[62], 推算发生在六盘山山脉周缘到礼县的杂交带长度大约为 400km, 杂交带宽度约为 130km^[65]。对于石鸡和大石鸡发生杂交的时间, 黄族豪、陈妍珂和杨志松分别用不同的分子标记, 推算出的石鸡和大石鸡发生杂交的时间分别为 17 万年前^[18]、40 万年前^[63]和 9 万年前^[65]。他们得出不同结果的原因可能是: 1) 不同分子标记的进化速率不一样, 在种内水平的遗传分化不一样, 由于分化不显著造成遗传距离误差很大; 2) 抽样误差可能导致遗传距离计算偏差较大。

1.7 遗传学研究

Randi 与 Alkon 对分布于以色列石鸡种群的研究结果表明其遗传多样性随降水量梯度变化而变化^[17], 但他们研究的是石鸡的两个亚种: *A. c. cypriotes* 和 *A. c. sinaica*, 没有考虑亚种间的遗传差异。Randi 与 Lucchini 对在不同时间和空间尺度下石鸡遗传多样性的产生和保护进行了研究^[66]。黄族豪等研究陇东黄土高原的石鸡发现温度和降雨是影响遗传结构的决定因素^[67]。贺兰山亚种 6 个地理种群的遗传多样性与温度和降水量负相关, 与日照率正相关, 其中核苷酸多样性与日照率和降水量的相关性都达到了显著水平。日照率和降水量是影响 *A. c. potanini* 遗传多样性的决定因子^[68]。

卫明等研究了甘肃境内 5 个大石鸡种群, 发现 5 个种群的 CR 基因的平均碱基含量中 A 差异不显著, 但 C 差异极显著; 种群基因变异率为 $(0.41 \pm 0.17)\%$, 种群间的平均基因变异率为 $0.46 \pm 0.10\%$, 种群内和种群间的差异不明显 ($F = 2.59 < F_{0.05(1,470)} = 3.86$)^[26]。侯鹏等用同样的方法对大石鸡边缘种群的遗传结构进行研究, 发现边缘种群的单倍型比率和遗传多样性均低于中心地理种群^[69]。对两种石鸡核基因的结果显示期望杂合度与年降水量显著相关 ($r = 0.4136, P < 0.05, n = 15$), 与地理位置、气温无显著相关性; 平均等位基因数与经度 ($r = 0.4604, P < 0.05, n = 15$) 和年降水量 ($r = 0.5582, P < 0.05, n = 15$) 正相关^[63]。对陇东黄土高原 8 个石鸡种群的研究发现: 铜川种群的序列变异率、单倍型多样性和核苷酸多样性都最高, 而红回种群的最低, 这与红回种群受奠基者效应、遗传隔离和自然选择的作用有关; 基于遗传差异性, 陇东黄土高原的石鸡应分为两个管理单元进行保护, 尤其对遗传变异和遗传多样性最高的铜川种群应进行重点保护^[67]。

总之, 对石鸡属鸟类的研究已经涉及分类学^[2, 10-11, 16]、生理生化^[29-38]、生态学^[39-53]、遗传学^[17, 25, 67-68]、渐渗杂交^[23-24, 59-64]及系统地理学^[27]等方面, 但在某些领域还有待进一步研究, 如生态学领域(缺乏对种群年龄结构、种群动态、食性等方面的资料)。由于缺乏年龄结构相关数据, 反映在年龄变化上的遗传差异便无法分析。

石鸡和大石鸡的系统地理学是另一个需要深入研究的领域。虽然黄族豪和刘迺发对陇东黄土高原的石鸡系统地理格局进行了研究^[27], 但是由于石鸡是一个广布种, 仅对部分种群进行系统地理学的研究远不能解决石鸡的起源与进化的问题。在第四纪冰期-间冰期, 气候发生剧烈振荡, 这种变化对欧洲^[19, 70-73]、美洲^[74-79]和青藏高原^[80-84]的影响不同, 同时, 由于各地不同的地理屏障对生物冰后期扩散的影响不同, 使得不同分布区内物种形成各自独特的系统地理结构。如末次盛冰期时, 冰盖在欧洲向南延伸达 52°N, 永久冻土层更南延

至 47°N ^[85],对欧洲分布的鸟类产生了极大的影响。相对于北美和欧洲鸟类分布区在第四纪受到冰川的强烈影响,石鸡分布区南部的青藏高原因为没有形成统一的冰盖^[86],北部西伯利亚大冰盖的南缘仅达贝加尔湖北岸,即第四纪冰期时石鸡的分布区并未形成如北美和欧洲那样的大冰盖,相对于其它鸟类在冰期分散的“避难地”而言,石鸡的整个分布区在第四纪就是一个大的“避难地”。因此石鸡的分布区受到冰川作用的影响较小。但由于第四纪冰期期间纬度多年冻土带大规模南进(如末次冰盛期时多年冻土南界达到 40°N)^[86]、青藏高原多年冻土带边缘下降(如末次冰盛期时祁连山东延的毛毛山区多年冻土下线降至2200—2400 m,比现代多年冻土边界低1200—1400 m)^[87]的原因,分布于受到冻土影响地区的石鸡的繁殖将会受到限制。同时,我国石鸡的分布区跨越不同气候带(如新疆西北部,包括天山和阿尔泰山地区属于西风区,其它的分布区则属于季风区),虽然两者现代降水的水汽来源不同,但两者都表现出冰期干燥间冰期湿润的气候特征^[86]。而中亚及我国北方干旱半干旱的环境十分适合石鸡的生存和扩散,因此理论上石鸡将具有和北美、欧洲及青藏高原鸟类都不同的系统地理结构。

Huang等对分布于柴达木盆地和兰州盆地的大石鸡的系统地理结构所做的研究表明分布于这两个地方的大石鸡呈现出“系统发生不连续,具有空间隔离”的地理模式^[58]。但该研究缺乏柴达木盆地和兰州盆地之间的西宁盆地及其周缘的样本,从柴达木盆地向东到六盘山西缘,大石鸡是呈连续分布的,这种连续分布所产生的系统地理结构模式是否还是“系统发生不连续,具有空间隔离”呢?所以大石鸡呈现“系统发生不连续,具有空间隔离”地理模式的结论还有待于进一步佐证。刘迺发等将大石鸡分为两个亚种^[14],但是仍然缺乏西宁盆地及其周缘的大石鸡样本,西宁盆地的大石鸡属于哪个亚种,还是属于两个亚种间的渐变型?其亚种归属问题需要得到解决。CR基因分析发现六盘山周缘大石鸡和石鸡发生渐渗杂交^[18,24,62],核DNA也有渐渗杂交发生^[63],同样Cytb基因也检测出这一现象^[64]。但由于采样的限制,他们所分析发生渐渗杂交的种群并未包括完全的大石鸡和石鸡的接触地带,所以对大石鸡和石鸡发生渐渗杂交的杂交带长度和宽度的计算还不完全。

鸟类的历史起源地与种群扩张是研究者一直关注的问题。分子生物学手段已经能够很好的解决这些问题,如对北美和欧洲的鸟类研究证实,大部分鸟类在末次冰盛期(LGM,0.027—0.018 Ma)后经历了种群的快速扩张,青藏高原鸟类则在0.5—0.175 Ma间经历了种群的扩张^[83]。以前的研究根据石鸡的羽色特征和亚种分布,推测中亚地区可能是石鸡的发源地,但这个推测迄今未获得遗传学上的证据。石鸡在第四纪冰期所处自然环境与上述两个地方显著不同,理论上应该具有与上述地区不同的扩张模式。黄族豪基于mtDNA控制区部分序列的研究指出石鸡是一种冰期“避难”、间冰期扩散的物种^[18],而石鸡是一种适应干旱半干旱环境的鸟类,同时石鸡的分布区在第四纪冰期时受到冰川的作用很小。而间冰期时气候比较温暖湿润,植被得以良好发育,发育良好的植被条件在理论上应该成为石鸡扩散的障碍,因此,需要对黄族豪得出的结论重新进行审视。

在对青藏高原上雉科鸟类种群组成的研究中发现,种群性比显著偏向于雄性,因此推测高原上雉科鸟类在种群扩散中,是以性成熟的雌性亚成体离开出生地为主导的(如西藏雪鸡 *Tetraogallus tibetanus*)^[88]。这种推测同样需要得到遗传学数据的支持。因此,如果石鸡起源于中亚,那么是否可以用分子生物学的手段找到石鸡中雌性扩散的证据?

保护遗传学首要解决的问题是确立保护单元、查清物种当前的遗传多样性水平,据此确定保护对策。确定物种保护单元是制定、优化和实施保护策略的基础,是保护物种的前提。进化显著单元是指具有共同的进化祖先但在进化过程中形成并保持着各自不同的遗传结构的一些分类单元^[89],而管理单元代表种群统计学上独立的种群,通常根据等位基因频率的显著差异而划分^[90],可作为种群短期管理的功能单位。黄族豪等提出陇东高原的石鸡应被作为两个MUs对待^[67],那么其它地区分布的石鸡又该采用怎样的方法进行管理和保护?

今后可以石鸡为研究材料,应用不同类型的分子标记(如母系遗传的mtDNA控制区和以双亲遗传的微卫

星),通过构建不同亚种的系统发生树和同一亚种不同种群的系统地理结构、比较不同种群的分子生态特征的方法,来探讨石鸡的起源、系统地理、种群扩张及石鸡的遗传保护等问题。

References:

- [1] Zheng G M. A Checklist on the Classification and Distribution of the Birds of the World. Beijing: Science Press, 2002.
- [2] Randi E. A mitochondrial cytochrome b phylogeny of the *Alectoris* partridges. Molecular Phylogenetics and Evolution, 1996, 6(2): 214-227.
- [3] Lucchini V, Randi E. Mitochondrial DNA sequence variation and phylogeographical structure of rock partridge (*Alectoris graeca*) populations. Heredity, 1998, 81(5): 528-536.
- [4] Madge S, McGowan P J K, Kirwan G M. Pheasants, Partridges and Grouse: A Guide to the Pheasants, Partridges, Quails, Grouse, Guineafowl, Buttonquails, and Sandgrouse of the World. London: Christopher Helm, 2002.
- [5] Clements J F. The Clements Checklist of Birds of the World. 6th ed. New York: Cornell University Press, 2007.
- [6] Cheng T H. Fauna Sinaica, Series Vertebrate, Aves, Vol. 4: Galliformes. Beijing: Science Press, 1978.
- [7] Aebsicher N. *Alectoris chukar*. In: Hagenmeijer E J M, Blair M J, eds. The EBCC Atlas of European Breeding Birds: Their Distribution and Abundance. London: T & AD Poyser, 1997.
- [8] Johnsgard P A. The Quails, Partridges, and Francolins of the World. Oxford: Oxford University Press, 1988.
- [9] Vaurie C. The Birds of the Palearctic Fauna: Non-Passeriformes. London: H. F. & G. Witherby, 1965.
- [10] Watson G E. Three sibling species of *Alectoris partridge*. Ibis, 1962, 104(3): 353-367.
- [11] Watson G E. Sympatry in palearctic *Alectoris partridges*. Evolution, 1962, 16(1): 11-19.
- [12] Dementev G P, Gladkov N A. Birds of Soviet Union, vol 4. Israel program of Scientific Translations. Jerusalem, 1967.
- [13] Liu N F. On the taxonomic status of *Alectoris magna*. Acta Zootaxonomica Sinica, 1984, 9(2): 212-218.
- [14] Liu N F, Huang Z H, Wen L Y. Subspecies divergence of przewalski's rock partridge (*Alectoris magna*) description of a new subspecies. Acta Zootaxonomica Sinica, 2004, 29(3): 600-605.
- [15] Cramp S, Simmons K E L. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: The Birds of the western Palearctic, Vol. 2: Hawks to Bustards. Oxford: Oxford University Press, 1980.
- [16] Zhang Y S, Liang S Z, Chen R B. A new subspecies of the chukar partridge—*Alectoris chukar ordoscensis* (Galliformes: Phasianidae). Acta Zootaxonomica Sinica, 1989, 14(4): 496-499.
- [17] Randi E, Alkon P U. Genetic structure of chukar (*Alectoris chukar*) population in Israel. The Auk, 1994, 111(2): 416-426.
- [18] Huang Z H. Molecular Ecology of *Alectoris* Partridge in China [D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2005.
- [19] Randi E, Tabarroni C, Rimondi S, Lucchini V, Sfougaris A. Phylogeography of the rock partridge (*Alectoris graeca*). Molecular Ecology, 2003, 12(8): 2201-2214.
- [20] Cheng T H. A Complete Checklist of Species and Subspecies of the Chinese Birds. Beijing: Science Press, 1994.
- [21] Zheng G M. A Checklist on the Classification and Distribution of the Birds of China. 2nd ed. Beijing: Science Press, 2011.
- [22] Liu N F, Huang Z H. China *Alectoris* Biology. Beijing: China Science and Technology Press, 2007.
- [23] Randi E, Bernard-Laurent A. Population genetics of a hybrid zone between the red-legged partridge and rock partridge. The Auk, 1999, 116(2): 324-337.
- [24] Chen Q, Chang C, Liu F, Randi E, Lucchin V. Mitochondrial DNA introgression between two parapatric species of *Alectoris*. Acta Zoologica Sinica, 1999, 45(4): 456-463.
- [25] Huang Z H, Liu N F. Genetic structure of chukar partridge (*Alectoris chukar*) populations in the Longdong Loess Plateau, China. Journal of Ornithology, 2004, 145(2): 137-141.
- [26] Wei M, Hou P, Huang Z H, Liu N F. Effects of environmental factors on the population genetic structure in *Alectoris magna*. Acta Ecologica Sinica, 2002, 22(4): 528-534.
- [27] Huang Z H, Liu N F. Molecular phylogeographic structure of Chukar partridges *Alectoris chukar* in the Loess Plateau of eastern Gansu, China. Acta Zoologica Sinica, 2004, 50(4): 576-582.
- [28] Wang X T. Vertebrate Fauna of Gansu. Lanzhou: Gansu Science and Technology Press, 1991.
- [29] Zhang X W, Gao J G, Chen Y X, Wu Y L, Xing D Y. A study of physiological constants in *Alectoris chukar* chukor partridge and *Acridotheres cristatellus* and *Leiothrix lu*. Journal of Hainan Normal University: Natural Science, 2002, 15(2): 64-66.
- [30] Zhang D L, Ma Z X, Ma S S, Li J Z, Hu C X. A study of gastric blood supply on *Alectoris graeca*. Journal of Northwest Normal University: Natural Science, 2003, 39(4): 66-69.
- [31] Pis T. Energy metabolism and thermoregulation in hand-reared chukars (*Alectoris chukar*). Comparative Biochemistry and Physiology Part A:

- Molecular and Integrative Physiology, 2003, 136(3): 757-770.
- [32] Chen Y Q, Yu S Y. Some biochemical and physiological indices in blood of *Chrysophorus pictus*, *Alectoris chukar* and *Phasianus colchicus*. Acta Zoologica Sinica, 2007, 53(4): 674-681.
- [33] Chen X Y, Luo L, Liu N F, He D K. Rest metabolic rate of przewalski's rock partridge (*Alectoris magna*). Acta Zoologica Sinica, 1999, 45(1): 114-116.
- [34] Li R D, Chen Q, Liu N F, Zheng X Y. Study on the electro cardiac activities of *Alectoris magna*. Journal of Lanzhou University: Natural Science, 1998, 34(3): 100-105.
- [35] Millán J, Gortazar C, Martín-Mateo M P, Villafuerte R. Comparative survey of the ectoparasite fauna of wild and farm-reared red-legged partridges (*Alectoris rufa*), with an ecological study in wild populations. Parasitology Research, 2004, 9(3): 79-85.
- [36] Rodríguez P, Tortosa F S, Gortázar C. Daily variations of blood biochemical parameters in the red-legged partridge (*Alectoris rufa*). European Journal of Wildlife Research, 2006, 52(4): 277-281.
- [37] Avcioglu H, Burgu A, Bölkübaş C S. *Ascaridia numidae* (Leiper, 1908; Travassos, 1913) in Rock Partridge (*Alectoris chukar*) in Turkey. Parasitology Research, 2008, 102(3): 527-530.
- [38] Pérez-Rodríguez L, Viñuela J. Carotenoid-based bill and eye ring coloration as honest signals of condition: an experimental test in the red-legged partridge (*Alectoris rufa*). Naturwissenschaften, 2008, 95(9): 821-830.
- [39] Liu N F, Yang Y T. Ecological studies of *Alectoris graeca magna*. Zoological Research, 1982, 3(1): 69-76.
- [40] Liu N F. Ecology of przewalski's rock partridge (*Alectoris magna*). Gibier Faune Sauvage, 1992, 9: 605-615.
- [41] Liu N F, Chen X Y, He D K. Habitat selection of Przewalski's rock partridge in Lanzhou. Acta Zoologica Sinica, 1996, 42(Suppl): 83-89.
- [42] Chen X Y, Luo L, Liu N F, He D K. Habitat selection of *Alectoris magna* at different life cycle stages in Lanzhou. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 1998, 4(4): 368-373.
- [43] Ma X N, Yang Z S, Liu N F, Jin Y T. Habitat feature of chukar partridge used during breeding season. Chinese Journal of Zoology, 2006, 41(3): 1-6.
- [44] Zhou X Y, Wang X M, Jiang Z H. Winter habitat selection of *Alectoris chukar potanini* in Helan Mountains, China. Journal of Northeast Forestry University, 2008, 36(4): 32-33, 39-39.
- [45] Zhou X Y, Wang X M, Jiang Z H. Time budget and activity rhythm of *Alectoris chukar* in Winter. Journal of Northeast Forestry University, 2008, 36(5): 44-46.
- [46] Yom-Tov Y, Benjamini Y, Kark S. Global warming, Bergmann's rule and body massacre they related? The chukar partridge (*Alectoris chukar*) case. Journal of Zoology, 2002, 257: 449-455.
- [47] Kark S. Shifts in bilateral asymmetry within a distribution range: the case of the chukar partridge. Evolution, 2001, 55(10): 2088-2096.
- [48] Xu Z Y, Ren D Q, Qi C N, Chen Y G, A L M, Ma L. The observation on the life habit and the measurement of physiological index about raised chukar. Ecology of Domestic Animal, 2000, 21(1): 24-26, 42-42.
- [49] Delehanty D J, O'Hearn P P. Behavioral and morphological asymmetries in chukar *Alectoris chukar* copulation. Journal of Avian Biology, 2005, 36(4): 276-279.
- [50] Cabezas-Díaz S, Virgós E, Villafuerte R. Reproductive performance changes with age and laying experience in the Red-legged Partridge *Alectoris rufa*. Ibis, 2005, 147(2): 316-323.
- [51] Huang Z H, Liu N F, Zhou T L, Ju B. Effects of environmental factors on the population genetic structure in chukar partridge (*Alectoris chukar*). Journal of Arid Environments, 2005, 62(3): 427-434.
- [52] Randi E, Tabarroni C, Kark S. The role of history vs. demography in shaping genetic population structure across an ecotone: chukar partridges (*Alectoris chukar*) as a case study. Diversity and Distributions, 2006, 12(6): 714-724.
- [53] Huang Z H, Liu N F, Luo S X, Long J, Xiao Y A. Ecological genetics of rusty-necklaced partridge (*Alectoris magna*): environmental factors and population genetic variability correlations. Korean Journal of Genetics, 2007, 29: 115-120.
- [54] Randi E, Lucchini V. Organization and evolution of the mitochondrial DNA control region in the avian genus *Alectoris*. Journal of Molecular Evolution, 1998, 47(4): 449-462.
- [55] Shang Y. Molecular evolution among 4 species (Phasianidae) of birds based on mtDNA sequence. Journal of Liaoning University: Natural Science Edition, 2003, 30(3): 275-280.
- [56] Cao X S. The division of Quaternary climate in Gansu Province. Arid Zone Research, 1996, (3): 28-40.
- [57] Hou L H. Brief report on "Avian fossils of Pleistocene from Zhoukoudian, China". Vertebrate Palasiatica, 1982, 20(4): 366-368.
- [58] Huang Z H, Liu N F, Luo S X, Long J. Phylogeography of rusty-necklaced partridge (*Alectoris magna*) in northwestern China. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2007, 43(2): 379-385.
- [59] Dragoev V. On the population of the rock partridge (*Alectoris graeca* Meisner) in Bulgaria and methods of census. Acta Ornithologica, 1974, 14:

251-255.

- [60] Baratti M, Ammannati M, Magnelli C, Dessì-Fulgheri F. Introgression of chukar genes into a reintroduced red-legged partridge (*Alectoris rufa*) population in central Italy. *Animal Genetics*, 2004, 36(1): 29-35.
- [61] Barbanera F, Guerrini M, Hadjigerou P, Panayides P, Sokos C, Wilkinson P, Khan A A, Khan B Y, Cappelli F, Dini F. Genetic insight into Mediterranean chukar (*Alectoris chukar*, Galliformes) populations inferred from mitochondrial DNA and RAPD markers. *Genetics*, 2007, 131(3): 287-298.
- [62] Liu N F, Wen L Y, Huang Z H, Hou P. Introgressive hybridization between *Alectoris magna* and *A. chukar* in the Liupan Mountain Region. *Acta Zoologica Sinica*, 2006, 52(1): 153-159.
- [63] Chen Y K. Introgression of *A. Chukar* Genes into *A. Magna* Population in Liupanshan Region of China [D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2006.
- [64] Yang Z S, Liu N F. Introgressive hybridization between two partridges based on mitochondrial Cytochrome b (Cytb) gene. *Journal of Chongqing Normal University: Natural Science*, 2009, 26(4): 32-37.
- [65] Yang Z S. Research on Phylogeographic Structure and Hybridization of *Alectoris* Partridge in China [D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2007.
- [66] Randi E, Lucchini V, Bernard-Laurent A. Evolutionary genetics of the *Alectoris* partridges: the generation and conservation of genetic diversity at different time and space scales. *Gibier Faune Sauvage*, 1998, 15: 407-415.
- [67] Huang Z H, Liu N F, Zhou T L. Genetic diversity and protection of chukar partridge (*Alectoris chukar*) on the Loess Plateau of eastern Gansu. *Biodiversity Science*, 2003, 11(6): 454-460.
- [68] Yu H L. Molecular Ecology of *Alectoris chukar* in China [D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2008.
- [69] Hou P, Wei M, Zhang L X, Liu N F. Genetic structure of edge population in Przewalski's rock partridge (*Alectoris magna*). *Acta Zoologica Sinica*, 2002, 48(3): 333-338.
- [70] Kulikova I V, Drovetski S V, Gibson D D, Harrigan R J, Rohwer S, Sorenson M D, Winker K, Zhuravlev Y N, McCracken K G. Phylogeography of the mallard (*Anas platyrhynchos*): hybridization, dispersal, and lineage sorting contribute to complex geographic structure. *The Auk*, 2005, 122(3): 949-965.
- [71] Pavlova A, Zink R M, Drovetski S V, Red'kin Y, Rohwer S. Phylogeographic patterns in *Motacilla flava* and *Motacilla citreola*: species limits and population history. *The Auk*, 2003, 120(3): 744-758.
- [72] Zink R M, Pavlova A, Drovetski S, Rohwer S. Mitochondrial phylogeographies of five widespread Eurasian bird species. *Journal of Ornithology*, 2008, 149(3): 399-413.
- [73] Taberlet P, Fumagalli L, Wust-Saucy A G, Cosson J F. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology*, 1998, 7(4): 453-464.
- [74] Aldenhoven J T, Miller M A, Corneli P S, Shapiro M D. Phylogeography of ninespine sticklebacks (*Pungitius pungitius*) in North America: glacial refugia and the origins of adaptive traits. *Molecular Ecology*, 2010, 19(18): 4061-4076.
- [75] Avise J C, De Walker E. Pleistocene phylogeographic effects on avian populations and the speciation process. *Proceeding of the Royal Society Series B, Biological Science*, 1998, 265(1395): 457-463.
- [76] Hall J P W, Harvey D J. The phylogeography of Amazonia revisited: new evidence from iridinid butterflies. *Evolution*, 2002, 56(7): 1489-1497.
- [77] Saltonstall K. Microsatellite variation within and among North American lineages of *Phragmites australis*. *Molecular Ecology*, 2003, 12(7): 1689-1702.
- [78] Zink R M. Comparative phylogeography in North American birds. *Evolution*, 1996, 50(1): 308-317.
- [79] Zink R M, Kessen A E, Line T V, Blackwell-Rago R C. Comparative phylogeography of some aridland bird species. *The Condor*, 2001, 103(1): 1-10.
- [80] An B, Zhang L X, Browne S, Liu N F, Ruan L Z, Song S. Phylogeography of Tibetan snowcock (*Tetraogallus tibetanus*) in Qinghai-Tibetan Platea. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2009, 50(3): 526-533.
- [81] Päckert M, Martens J, Sun Y H. Phylogeny of long-tailed tits and allies inferred from mitochondrial and nuclear markers (Aves: Passeriformes, Aegithalidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2010, 55(3): 952-967.
- [82] Qu Y H, Lei F M. Comparative phylogeography of two endemic birds of the Tibetan plateau, the white-rumped snow finch (*Onychopruthus taczanowskii*) and the Hume's ground tit (*Pseudopodoces humilis*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2009, 51(2): 312-326.
- [83] Qu Y, Lei F, Zhang R, Lu X. Comparative phylogeography of five avian species: implications for Pleistocene evolutionary history in the Qinghai-Tibetan plateau. *Molecular Ecology*, 2010, 19(2): 338-351.
- [84] Zhang F F, Jiang Z P. Mitochondrial phylogeography and genetic diversity of Tibetan gazelle (*Procapra picticaudata*): implications for conservation. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2006, 41(2): 313-321.
- [85] Hewitt G M. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Proceeding of the Royal Society Series B, Biological Science*, 2004,

359(1442): 183-195.

- [86] Shi Y F. The Quaternary Glaciations and Environments in China. Shijiazhuang: Hebei Science and Technology Press, 2006.
- [87] Xu S Y, Zhang W X, Xu D F, Xu Q Z, Shi S R. Discussion on the periglacial development in the Northeast marginal region of Qinghai-Xizang Plateau. Journal of Glaciology and Geocryology, 1984, 6(2): 15-25.
- [88] Shi H Q. Population Ecology of Tibetan Snowcock (*Tetraogallus tibetanus*) [D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2007.
- [89] Ryder O A. Species conservation and systematics: the dilemma of subspecies. Trends in Ecology and Evolution, 1986, 1(1): 9-10.
- [90] Moritz C. Defining 'evolutionarily significant units' for conservation. Trends in Ecology and Evolution, 1994, 9(10): 373-375.

参考文献:

- [1] 郑光美. 世界鸟类分类与分布名录. 北京: 科学出版社, 2002.
- [6] 郑作新. 中国动物志鸟纲第四卷—鸡形目. 北京: 科学出版社, 1978.
- [13] 刘迺发. 大石鸡分类地位的研究. 动物分类学报, 1984, 9(2): 212-218.
- [14] 刘迺发, 黄族豪, 文陇英. 大石鸡亚种分化及一新亚种描述(鸡形目, 雉科). 动物分类学报, 2004, 29(3): 600-605.
- [16] 张萌荪, 梁拴柱, 陈容伯. 石鸡的一新亚种——鄂尔多斯石鸡(鸡形目: 雉科). 动物分类学报, 1989, 14(4): 496-499.
- [18] 黄族豪. 我国石鸡属鸟类的分子生态研究 [D]. 兰州: 兰州大学, 2005.
- [20] 郑作新. 中国鸟类种和亚种分类名录大全. 北京: 科学出版社, 1994.
- [21] 郑光美. 中国鸟类分类与分布名录(第二版). 北京: 科学出版社, 2011.
- [22] 刘迺发, 黄族豪. 中国石鸡生物学. 北京: 中国科学技术出版社, 2007.
- [26] 卫明, 侯鹏, 黄族豪, 刘迺发. 环境因子对大石鸡种群遗传结构的影响. 生态学报, 2002, 22(4): 528-534.
- [27] 黄族豪, 刘迺发. 陇东黄土高原石鸡的分子系统地理结构. 动物学报, 2004, 50(4): 576-582.
- [28] 王香亭. 甘肃脊椎动物志. 兰州: 甘肃科学技术出版社, 1991.
- [29] 张信文, 高金岗, 陈翊霞, 吴岳领, 邢德勇. 石鸡、八哥和红嘴相思鸟生理常数的研究. 海南师范学院学报: 自然科学版, 2002, 15(2): 64-66.
- [30] 张德禄, 马正学, 马尚盛, 李建真, 胡春香. 石鸡胃的血液供应. 西北师范大学学报: 自然科学版, 2003, 39(4): 66-69.
- [32] 陈玉琴, 俞诗源. 红腹锦鸡、石鸡和雉鸡的部分血液生化指标. 动物学报, 2007, 53(4): 674-681.
- [33] 陈小勇, 罗兰, 刘迺发, 何德奎. 大石鸡的静止代谢率. 动物学报, 1999, 45(1): 114-116.
- [34] 李仁德, 陈强, 刘迺发, 郑向阳. 大石鸡心电活动的研究. 兰州大学学报: 自然科学版, 1998, 34(3): 100-105.
- [39] 刘迺发, 杨友桃. 石鸡青海亚种的生态. 动物学研究, 1982, 3(1): 69-76.
- [41] 刘迺发, 陈小勇, 何德奎. 兰州地区大石鸡栖息地选择. 动物学报, 1996, 42(增刊): 83-89.
- [42] 陈小勇, 罗兰, 刘乃发, 何德奎. 兰州大石鸡不同生活史阶段栖息地选择的初步研究. 应用与环境生物学报, 1998, 4(4): 368-373.
- [43] 马新年, 杨志松, 刘迺发, 金园庭. 石鸡繁殖期栖息地的特征. 动物学杂志, 2006, 41(3): 1-6.
- [44] 周晓禹, 王晓明, 姜振华. 贺兰山石鸡越冬期栖息地的选择. 东北林业大学学报, 2008, 36(4): 32-33, 39-39.
- [45] 周晓禹, 王晓明, 姜振华. 贺兰山石鸡越冬期昼间行为时间分配及活动规律. 东北林业大学学报, 2008, 36(5): 44-46.
- [48] 许宗运, 任道泉, 祁成年, 陈永刚, 阿里木, 马林. 野生石鸡舍饲生活习性观察及生理指标的测定. 家畜生态, 2000, 21(1): 24-26, 42-42.
- [55] 尚玥. 雉科四种鸟类线粒体 DNAR 的分子进化. 辽宁大学学报: 自然科学版, 2003, 30(3): 275-280.
- [56] 曹兴山. 甘肃第四纪气候期划分. 干旱区研究, 1996, (3): 28-40.
- [57] 侯连海. 周口店更新世鸟类化石. 古脊椎动物与古人类, 1982, 20(4): 366-368.
- [63] 陈妍珂. 我国六盘山地区大石鸡和石鸡的渐渗杂交 [D]. 兰州: 兰州大学, 2006.
- [64] 杨志松, 刘迺发. 基于细胞色素 b 基因研究两种石鸡的渐渗杂交. 重庆师范大学学报: 自然科学版, 2009, 26(4): 32-37.
- [65] 杨志松. 我国石鸡属鸟类系统地理结构及其种间杂交的研究 [D]. 兰州: 兰州大学, 2007.
- [67] 黄族豪, 刘迺发, 周天林. 陇东黄土高原石鸡的遗传多样性与保护. 生物多样性, 2003, 11(6): 454-460.
- [68] 于宏丽. 我国石鸡分子生态学研究 [D]. 兰州: 兰州大学, 2008.
- [69] 侯鹏, 卫明, 张立勋, 刘迺发. 大石鸡边缘种群的遗传结构. 动物学报, 2002, 48(3): 333-338.
- [86] 施雅风. 中国第四纪冰川与环境变化. 石家庄: 河北科学技术出版社, 2006.
- [87] 徐叔鹰, 张维信, 徐德馥, 徐齐治, 石生仁. 青藏高原东北边缘地区冰缘发展探讨. 冰川冻土, 1984, 6(2): 15-25.
- [88] 史红全. 藏雪鸡的种群生态 [D]. 兰州: 兰州大学, 2007.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol. 33 ,No. 14 Jul. ,2013(Semimonthly)
CONTENTS

Frontiers and Comprehensive Review

A review of the researches on *Alectoris* partridge SONG Sen, LIU Naifa (4215)

Autecology & Fundamentals

Effects of precipitation and nitrogen addition on photosynthetically eco-physiological characteristics and biomass of four tree seedlings in Gutian Mountain, Zhejiang Province, China YAN Hui, WU Qian, DING Jia, et al (4226)

Effects of low temperature stress on physiological-biochemical indexes and photosynthetic characteristics of seedlings of four plant species SHAO Yiruo, XU Jianxin, XUE Li, et al (4237)

Decomposition characteristics of maize roots derived from different nitrogen fertilization fields under laboratory soil incubation conditions CAI Miao, DONG Yanjie, LI Baijun, et al (4248)

The responses of leaf osmoregulation substance and protective enzyme activity of different peanut cultivars to non-sufficient irrigation ZHANG Zhimeng, SONG Wenwu, DING Hong, et al (4257)

Interannual variation of soil seed bank in *Picea schrenkiana* forest in the central part of the Tianshan Mountains LI Huadong, PAN Cunde, WANG Bing, et al (4266)

Physiological & ecological effects of companion-planted grow seedlings of two crops in the same hole LI Lingli, GUO Hongxia, HUANG Genghua, et al (4278)

Effects of magnesium, manganese, activated carbon and lime and their interactions on cadmium uptake by wheat ZHOU Xiangyu, FENG Wenqiang, QIN Yusheng, et al (4289)

Effects of increased concentrations of gas CO₂ on mineral ion uptake, transportation and distribution in *Phyllostachys edulis* ZHUANG Minghao, CHEN Shuanglin, LI Yingchun, et al (4297)

Effects of pH, Fe and Cd concentrations on the Fe and Cd adsorption in the rhizosphere and on the root surfaces of rice LIU Danqing, CHEN Xue, YANG Yazhou, et al (4306)

Effects of low-light stress on maize ear development and endogenous hormones content of two maize hybrids (*Zea mays L.*) with different shade-tolerance ZHOU Weixia, LI Chaohai, LIU Tianxue, et al (4315)

Effects of maize || peanut intercropping on photosynthetic characters and yield forming of intercropped maize JIAO Nianyuan, NING Tangyuan, YANG Mengke, et al (4324)

Cloning root system distribution and architecture of different forest age *Populus euphratica* in Ejina Oasis HUANG Jingjing, JING Jialin, CAO Dechang, et al (4331)

Impact of vegetation interannual variability on evapotranspiration CHEN Hao, ZENG Xiaodong (4343)

Mating behavior of *Pachycrepoideus vindemmiae* and the effects of male mating times on the production of females SUN Fang, CHEN Zhongzheng, DUAN Bisheng, et al (4354)

Component analysis and bioactivity determination of fecal extract of *Locusta migratoria tibetensis* (Chen) WANG Haijian, LI Yili, LI Qing, et al (4361)

Effects of different rice varieties on larval development, survival, adult reproduction, and flight capacity of *Cnaphalocrocis medinalis* (Guenée) LI Xia, XU Xiuxiu, HAN Lanzhi, et al (4370)

Population, Community and Ecosystem

Genetic structure of the overwintering Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis* (Guenée) collections in Shandong of China based on *mtCOII* gene sequences LI Lili, YU Yi, GUO Dong, TAO Yunli, et al (4377)

The structure and diversity of insect community in Taihu Wetland HAN Zhengwei, MA Ling, CAO Chuanwang, et al (4387)

Annual variation pattern of phytoplankton community at the downstream of Xijiang River WANG Chao, LAI Zini, LI Xinhui, et al (4398)

Effect of species dispersal and environmental factors on species assemblages in grassland communities WANG Dan, WANG Xiao'an, GUO Hua, et al (4409)

- Cyanobacteria diversity in biological soil crusts from different erosion regions on the Loess Plateau: a preliminary result YANG Lina, ZHAO Yunge, MING Jiao, et al (4416)

Landscape, Regional and Global Ecology

- Zoning for regulating of construction land based on landscape security pattern WANG Siyi, OU Minghao (4425)
- Fragmentation process of wetlands landscape in the middle reaches of the Heihe River and its driving forces analysis ZHAO Ruiheng, JIANG Penghui, ZHAO Haili, et al (4436)
- Analysis on grassland degradation in Qinghai Lake Basin during 2000—2010 LUO Chengfeng, XU Changjun, YOU Haoyan, et al (4450)
- Research on soil erosion based on Location-weighted landscape undex(LWLI) in Guanchuanhe River basin, Dingxi, Gansu Province LI Haifang, WEI Wei, CHEN Jin, et al (4460)
- Effects of host density on parasitoids and hyper-parasitoids of cereal aphids in different agricultural landscapes GUAN Xiaoqing, LIU Junhe, ZHAO Zihua (4468)
- Effects of interactive CO₂ concentration and precipitation on growth characteristics of *Stipa breviflora* SHI Yaohui, ZHOU Guangsheng, JIANG Yanling, et al (4478)

Resource and Industrial Ecology

- Eco-service efficiency assessment method of urban land use: a case study of Changzhou City, China YANG Wenrui, LI Feng, WANG Rusong, et al (4486)
- Changes in phosphorus consumption and its environmental loads from food by residents in Xiamen City WANG Huina, ZHAO Xiaofeng, TANG Lina, et al (4495)

Research Notes

- Intercropping enhances the farmland ecosystem services SU Benying, CHEN Shengbin, LI Yonggeng, et al (4505)
- Assessment indicator system of eco-industry in mining area WANG Guangcheng, WANG Huanhuan, TAN Lingling (4515)

《生态学报》2013 年征订启事

《生态学报》是由中国科学技术协会主管,中国生态学学会、中国科学院生态环境研究中心主办的生态学高级专业学术期刊,创刊于1981年,报道生态学领域前沿理论和原始创新性研究成果。坚持“百花齐放,百家争鸣”的方针,依靠和团结广大生态学科研工作者,探索生态学奥秘,为生态学基础理论研究搭建交流平台,促进生态学研究深入发展,为我国培养和造就生态学科研人才和知识创新服务、为国民经济建设和发展服务。

《生态学报》主要报道生态学及各分支学科的重要基础理论和应用研究的原始创新性科研成果。特别欢迎能反映现代生态学发展方向的优秀综述性文章;研究简报;生态学新理论、新方法、新技术介绍;新书评价和学术、科研动态及开放实验室介绍等。

《生态学报》为半月刊,大16开本,300页,国内定价90元/册,全年定价2160元。

国内邮发代号:82-7,国外邮发代号:M670

标准刊号:ISSN 1000-0933 CN 11-2031/Q

全国各地邮局均可订阅,也可直接与编辑部联系购买。欢迎广大科技工作者、科研单位、高等院校、图书馆等订阅。

通讯地址:100085 北京海淀区双清路18号 电 话:(010)62941099; 62843362

E-mail: shengtaixuebao@rcees.ac.cn 网 址: www.ecologica.cn

本期责任编辑 骆世明

编辑部主任 孔红梅

执行编辑 刘天星 段 靖

生态学报

(SHENTAI XUEBAO)

(半月刊 1981年3月创刊)

第33卷 第14期 (2013年7月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 33 No. 14 (July, 2013)

编 辑 《生态学报》编辑部
地址:北京海淀区双清路18号
邮政编码:100085
电话:(010)62941099
www.ecologica.cn
shengtaixuebao@rcees.ac.cn

主 编 王如松
主 管 中国科学技术协会
主 办 中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
地址:北京海淀区双清路18号
邮政编码:100085

出 版 科 学 出 版 社
地址:北京东黄城根北街16号
邮政编码:100717

印 刷 北京北林印刷厂
行 书 学 出 版 社
地址:东黄城根北街16号
邮政编码:100717
电话:(010)64034563
E-mail:journal@cspg.net

订 购 全国各地邮局
国 外 发 行 中国国际图书贸易总公司
地 址:北京399信箱
邮 政 编 码:100044

广 告 经 营 京海工商广字第8013号
许 可 证

Edited by Editorial board of
ACTA ECOLOGICA SINICA
Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
Tel:(010)62941099
www.ecologica.cn
shengtaixuebao@rcees.ac.cn

Editor-in-chief WANG Rusong
Supervised by China Association for Science and Technology
Sponsored by Ecological Society of China
Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS
Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China

Published by Science Press
Add:16 Donghuangchenggen North Street,
Beijing 100717, China

Printed by Beijing Bei Lin Printing House,
Beijing 100083, China

Distributed by Science Press
Add:16 Donghuangchenggen North
Street, Beijing 100717, China
Tel:(010)64034563
E-mail:journal@cspg.net

Domestic All Local Post Offices in China
Foreign China International Book Trading
Corporation
Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 90.00 元