

DOI: 10.5846/stxb201501210175

谢世林, 曹垒, 逯非, 欧阳志云. 鸟类对城市化的适应. 生态学报, 2016, 36(21): - .

Xie S L, Cao L, Lu F, Ouyang Z Y. Adaptation of birds to urbanization. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(21): - .

鸟类对城市化的适应

谢世林^{1,2}, 曹 垒², 逯 非², 欧阳志云^{2,*}

1 中国科学技术大学, 合肥 230026

2 中国科学院生态环境研究中心城市与区域生态国家重点实验室, 北京 100085

摘要:城市生态系统是以人为主导的复杂系统, 当前的高速城市化进程对包括鸟类在内的城市区域动物施加了广泛的选择压力。本文从鸟类对城市环境的主动适应角度, 归纳了国内外城市鸟类生态学研究中有关鸟类对城市化的适应研究, 探讨了城市化进程中城市鸟类行为、生理指标以及种群基因结构的适应性变化。基于遗传的数量效应, 本研究认为某些鸟种对城市环境的适应已经上升到进化层次, 同时还对城市化导致鸟类新物种形成的可能性进行了探讨。最后, 本文对鸟类对城市化适应的研究前景提出了展望。

关键词: 城市化; 鸟类适应; 行为学; 生理学; 基因结构

Adaptation of birds to urbanization

XIE Shilin^{1,2}, CAO Lei², LU Fei², OUYANG Zhiyun^{2,*}

1 *University of Science and Technology of China, Hefei 230026, China*

2 *State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-environmental Science, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China*

Abstract: Urban ecosystems represent complex arrangements that are dominated by human beings. As a result, current rates of rapid urbanization will impose wide selection pressure on any group of animals, especially birds. The present review summarized the latest studies on ways in which avian species in urban neighborhoods adapt to urbanization as manifested by their behavior, physiological indices, and the population genetic structure. Based on the quantitative effects of inheritance, we suggested that the adaptation of some bird species to urban environments has risen to levels of evolution. Furthermore, we discussed the possibility of the appearance of new urbanization-induced avian species. We also suggest new perspectives for research on the adaptation of birds to urbanization.

Key Words: urbanization; avian adaptation; ethology; physiology; genetic structure

近几十年,全世界城市人口比例持续高速增长,据估计,到2025年全球城市人口将达到50亿,占全世界人口总数的65%^[1]。城市化过程中发生的一系列环境变化,比如栖息地破碎化和岛屿化^[2-3]、植被覆盖的减少和均一化^[4]、捕食者群落的改变和人类干扰的增多^[5]、城市微气候的形成(主要是城市热岛效应)^[6-7]以及光/化学污染^[8-9]和噪音污染^[10-11]的普遍增加,必然会对城市鸟类群落产生巨大的选择压力。事实上,捕食压力、工业污染、食物来源、噪音以及气候的改变已经导致了鸟类生活史、羽色、形态学、迁徙行为、鸣唱和觅食行为的迅速进化,然而我们对鸟类在进化水平上对城市化的响应的理解却严重滞后于生态学水平^[12]。

城市生态系统是人类主导的复杂系统,正如英国皇家环境污染协会指出,城市系统已经发展为人群的凝

基金项目:城市与区域生态国家重点实验室自主项目(SKLURE2008-1)

收稿日期:2015-01-21; 网络出版日期:2015-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zyouyang@rcees.ac.cn

聚体,连生各种建筑、设施和服务的超级聚合体^[13]。由此可以看出,人们往往倾向于站在人类主观立场上看待城市生态系统,因而也会习惯性地给予城市化对鸟类群落的影响以较其他方面多得多的关注。目前为止,有关城市鸟类的适应和进化方面的研究已经为数不少,研究方向也遍及各个领域,但主要还是偏向于对城市鸟类鸣唱和压力激素水平变化研究,虽然近期已经有不少研究者着手利用分子生物学手段进行基因结构水平上城市鸟类对城市化的适应研究。本文尝试站在鸟类主观的角度上看待城市化过程中城市鸟类个体、种群以及群落发生的一系列变化,并主要从行为学、生理学和基因组学方面作具体论述。

虽然直到 20 世纪 80 年代以后才逐渐形成了以城市鸟类栖息地特征为主要研究内容的城市生态学分支—城市鸟类生态学^[14],但随着研究的不断深入,城市鸟类生态学的研究已经囊括了个体、种群以及群落生态学等各水平的研究,使得我们有机会从各个角度探讨鸟类对城市化的适应机制。本文综述了全球城市鸟类生态学研究中有关注鸟类对城市化的适应研究,致力于探讨以下问题:(1) 鸟类如何从行为学、生理学和基因组学等方面适应城市化?(2) 城市适应种有哪些典型特征?(3) 鸟类对城市环境的适应是否已经上升到进化水平?有无新鸟种(包括亚种)形成的可能性?

1 行为适应

郑光美等^[15]将鸟类行为大致分为繁殖行为、取食行为、社群行为和空间行为四大类。动物行为学研究的对象包括动物的沟通行为、情绪表达、社交行为、学习行为和繁殖行为等^[16]。对于鸟类而言,它们主要通过鸣声变换进行个体间沟通、社交行为(如果存在的话)以及情绪表达;某些鸟类(比如鸚鵡)能够模仿其他鸟类个体的鸣叫,并拷贝其中的部分声学元件以更新自身鸣唱的声学图谱^[17],反映了这些鸟类的适应能力。因此,我们主要从城市鸟类的鸣唱行为、繁殖行为、取食行为和空间行为以及人类对鸟类的态度和鸟类本身具有的学习能力对其适应城市环境的影响等 6 个方面描述城市鸟类对城市化的行为学适应。

1.1 鸣唱适应

城市中的严重环境噪音可能会妨碍动物的声学通讯^[18]。声学信号传播效率的低下会影响鸟类的个体识别、配偶选择、领地防御、种群密度和群落结构等^[19]。研究者已经发现人类噪音对鸟类,特别是对使用低频鸣声的鸟类的分布和繁殖的负面影响,同种鸟的城市种群和森林种群之间的鸣声图谱差异以及个体鸣声频率和局部噪音水平之间的相关性表明许多成功的城市鸟种在高水平的城市噪音环境下会提升鸣声频率。实验证据表明,数种鸟类可以在嘈杂环境中迅速发生声学图谱和感知优势适应^[20]。因此同质化的城市噪音环境很可能导致城市鸟类鸣声的同质化,例如郊区园林中相邻的白冠带鹀(*Zonotrichia capensis*)个体鸣声相似度大于自然栖息地的相邻个体鸣声,也即发生了鸣声同质化^[21]。基于奠基者效应,城市小型生境斑块中的鸟类小种群的鸣声图谱相对于大斑块中的较大同类种群将更为单调,最终导致世界范围内城市鸟类群落同质化的发生^[22],这也决定了城市适应种不会很多。

城市环境是研究动物声学通讯的优良试验地。越来越多的人类噪音影响研究表明,暴露在噪音污染下的成鸟具有显著的短期和长期表型可塑性^[23-24]。这些可塑性具体表现在以下方面:

(1) 鸣叫时间改变。城市区域中的上下班高峰期会显著地伴随着人潮和交通潮高峰以及相伴而生的噪音污染高峰的产生。因此某些城市鸟类会选择在环境较安静的时间段鸣叫,比如晨鸣起始时间的提前。德国莱比锡城的梯度研究发现在城市中心的乌鸫(*Turdus merula*)相对半自然栖息地的乌鸫而言晨鸣时间可以提前多达 5 h。该研究发现交通噪音是晨鸣时间提前到完全黑夜的驱动因子,尽管还不能完全排除周围环境光污染的影响^[25]。相似的,具有很强领地性并且严重依赖声学通讯的知更鸟(*Erithacus rubecula*)在白天较嘈杂的地区甚至会通过夜晚鸣叫来减轻噪音干扰,而周围环境的光污染效应相对白天噪音污染而言也弱得多^[26]。

(2) 单次鸣叫时长改变。城市环境中噪音污染的嘈杂多变导致城市鸟类通过缩短单次鸣叫时间以在短时间内传递全部声学信息。比如朱雀(*Carpodacus erythrinus*)^[27]和大山雀(*Parus major*)^[28]。其中,对大山雀的研究还表明,大山雀鸣声的此种变化具有普适性,不仅存在于欧洲城市,近期还为北美地区的研究证实。

暗示该适应性变化至少对于大山雀(*Parus major*)而言具有不可替代的重要性。

(3) 振幅改变。基于城市环境中显著更高的噪音水平,城市鸟类会通过著名的伦巴效应来保持高信号-噪音比^[29]。这已经在夜莺(*Luscinia megarhynchos*)^[30]和灰胸绣眼鸟(*Zosterops lateralis*)^[31]等鸟类种群中得到验证。Nemeth 和 Brumm^[32]还认为在嘈杂的城市环境中,鸟类通过提升鸣声频率获得的声学信号传播效率的增益相对于提高响度而言是微乎其微的。而且振幅的增加还可能会附带提升鸣声频率^[33]。但鸟类鸣声振幅的改变也并非一成不变的,有研究发现歌带鸫(*Melospiza melodia*)的低频鸣声能量(振幅)在噪音水平高的位点更低^[34]。

(4) 频率改变。Slabbekoorn 和 Peet^[35]的研究发现人类产生的噪音能量很大部分集中在 2000 Hz 以下。因此城市鸟类可以通过某些生理学特征的改变使得鸣声频率高于人类噪音频率^[36],从而规避干扰。另外,城市热岛效应或许也存在某些影响,比如有研究显示鸟类鸣声频率随温度升高而升高^[37]。已经有很多研究证实了包括大山雀(*Parus major*)^[35]和莺鹪鹩(*Troglodytes aedon*)^[38]在内的许多城市鸟种鸣声频率的改变^[39]。还有研究发现提升最低频率在城市鸟种中非常普遍,且不限于雀形目鸟类的鸣唱,还发生在雀形目和鸚鵡科鸟类的其他发声中。且城市鸟类提升最低频率的幅度与鸟类本身的最低鸣声频率之间具有显著的线性相关性。这表明本身使用高频鸣声的鸟种不必为适应城市噪音环境做出很大改变,而本身使用低频鸣声的鸟种由于适合度代价的限制则很可能需要采用其他方式适应城市噪音环境。因此,不同鸟种鸣声频率的差异会影响它们解决通讯问题的方式,并可能进一步影响这些鸟类声学信号的分化^[40]。相对于前述利用不同城市化梯度的空间尺度研究而言,还有研究者从时间尺度上做了鸟类鸣声适应研究。Luther^[41]通过研究发现美国旧金山的白冠带鸫(*Zonotrichia leucophrys*)鸣声的最低频率在 1969 到 2005 年间不断上升,与交通噪音水平的上升协同。作者还实验验证了雄鸟对于不同年代鸣声的反应。结果表明雄鸟对于现今鸣声反应更为强烈,表明当下鸣声在当下局部噪音环境中通讯效率更高。该结果暗示鸟类在时间尺度上对城市噪音环境的行为适应能够影响其文化演变(cultural evolution)和通讯交流。另一方面,城市化程度的上升会导致鸟类生物量的上升以及物种丰富度的下降^[42],城市适应种个体密度的上升导致种内竞争压力增加,最终导致城市鸟类通过更高的鸣叫频率适应城市化^[43]。

此外,Nemeth^[44]还发现维也纳附近森林中的乌鸫(*Turdus merula*)鸣声频率更低且间隔更长,并认为这一变化有可能是其对城市化的适应,也有可能是由于城市种群数量增加或者乌鸫为适应城市化发生的生理学变化的附带效应。Baker^[45]的研究则表明表达正确的核心模因(core memes)的黑冠山雀(*Poecile atricapillus*)个体的平均年龄比表达错误模因的个体更大,个体间体型大小更相似,但是体重更大,而体重是体质状况好坏的重要指标。因此作者假设在使用声学信号的情况下为保持核心模因的一致性而行使的社会选择是存在的。由于声学交流是鸟类吸引配偶的基本手段^[46]。所以鸟类的鸣声适应在某种程度上也是接下来将要讨论的繁殖适应的一种具体形式。

除了上述声学通讯特征的改变以外,城市鸟类或许还会通过非声学的通讯系统的变化来适应城市化。比如黑眼雀(*Jumco hyemalis*)尾巴中白色部分大小在农村地区是很有效的通讯工具,而且城乡间该特征差别较明显,但是诱发该差别产生的原因和机制及其可能导致的结果却还不得而知^[47]。

1.2 繁殖适应

少有的繁殖适应研究之一发现繁殖期鸟类使用低振幅鸣叫在巢附近通讯或者同幼鸟交流^[48],因此繁殖期间雌鸟可能会避免在具有高水平噪音的栖息地位点繁殖。因为鸟类亲本无法在高水平交通噪音环境下听取幼鸟的乞食鸣叫,支持证据是 Glassey 和 Forbes^[49]试验性地沉默幼鸟致使它们不能发出乞食鸣叫导致亲本给它们提供食物的频率降低。而且有记录显示鸟类在道路附近捕食却并不在那里繁殖^[50]。另外,基于城市环境中额外提供的食物在严寒冬季和食物资源贫乏地区的鸟类繁殖和存活率的积极影响^[51]以及中度干扰理论^[52],鸟类群落会克服各种困难而选择在城市环境中筑巢繁殖,形成城市梯度中中等干扰程度地区的鸟类物种多样性和丰富度的峰值。换一个角度看,为数众多的城市鸟类适应种个体会被挤压在有限的优良繁殖位点

筑巢,形成城市环境中优良生境位点的高密度巢现象。

对于巢位点选择问题,由于定居在新环境中的鸟类可能会遭遇不同于以往的巢捕食者,它们在新环境中选点筑巢时要求格外严格。其中重要的变化指数便是巢位点的高度,因为地面巢面临的巢捕食压力往往极大高于空中巢。比如暗眼灯草鹀(*Junco hyemalis*)在它们的自然栖息地中主要在地面筑巢繁殖。在 20 世纪 80 年代早期,一个暗眼灯草鹀(*Junco hyemalis*)种群在加利福尼亚大学校园中建立稳定种群,现在已经有相对自然环境中较高水平(大约 20%)的离地巢。离地巢具有很高的适合度优势:基于 579 个巢的回报来看,一个产在离地巢中的卵成功繁殖为下一代的概率比地面巢中的卵大将近 80%。另外,有的巢会被将近 10% 的雌鸟偶尔重新利用,而离地巢更可能被重新利用。然而进一步的研究结果暗示这种巢位点替换特征具有较低的遗传性^[53]。相似的,徐纯柱等^[54]通过对红尾伯劳(*Lanius cristatus*)巢址选择的主要生态因素的研究发现它们在校园环境中的巢位点高度和隐蔽度均较野外环境中的巢址高。郑光美等^[55]对北京地区城市化对树麻雀(*Passer montanus*)栖息地利用的影响的研究发现其与平房面积和空调数量呈正相关关系,因为它们可以利用这两个城市元件作为栖息和繁殖位点。这些都可以看作是城市鸟类繁殖适应的具体形式。

1.3 取食适应

取食适应研究是少有的关于城市鸟类种群潜在进化机制的研究。全球范围内少数适应城市环境的鸟类以极高密度存在可以由城市环境中较高的食物密度和较低的捕食风险来解释。有研究者提出城市中高度食物资源可预见性和较低的捕食压力的结合会改变鸟类的觅食行为,后者又可以进一步影响种群动态。关于个体密度,结论是鸟类种群密度超过了城市环境的食物供给能力,这导致鸟类身体状况和寿命的严重损耗。在这种状况下,种群构成应该是少数赢家和许多的失败者。只有那些少数赢家拥有足够的食物资源和繁殖机会。城市环境中高度可预见性的持续食物资源投入使得它们可以依靠这种模式存活。而且它们会在后代身体状况和窝卵数之间行使权衡。由于捕食压力的欠缺,雏鸟中的失败者可能会存活相对更长的时间,获得刚好够它们存活的能量。尽管它们可能永远达不到起始繁殖的健康标准,它们却可以成为我们所观察到的种群密度的主要部分。几项案例研究的结果看起来是支持信用卡假说(credit card hypothesis)的,暗示它可以作为具有高度可预见性的人类管理环境中动物种群和群落进化的普遍规则^[56]。

另一方面,对于捕食者而言,捕食行为的显著适合度代价已经导致飞行行为的进化,因为该行为会耗费大量能量且不是所有的攻击都会成功;对于被捕食者而言有的感觉到的攻击并不是真正的攻击,导致监测过程中的生理学和行为学上的消耗。因此,对捕食者拥有更高监测效率的个体应该有适合度优势。因为被捕食者在城市环境中遭遇人类的频率显著高于农村和自然栖息地,因此我们可以预计城市个体会减少人类靠近时所付出的能量代价,无论人类是直线靠近还是切线靠近。直线和切线靠近所产生效果的差异的潜在机制可以是人类靠近的速度或者加速度差异。Møller^[57]在法国奥尔赛和波兰波兹南统计到的 62 种鸟的 6753 个惊飞距离数据表明,城市鸟类种群对直线和切线靠近的反应相似,而农村种群则对直线靠近反应强烈得多。由此我们可以推断作为被捕食者的城市小型鸟类已经在一定程度上适应了人类干扰,降低了监测过程中的能量浪费,并分配更多的时间和能量用于觅食。Bókón 等^[58]对家麻雀(*Passer domesticus*)行为特征的研究表明其个性的某些方面存在种群间差异,而这些方面中又有部分与城市化适应相关,并且食物惧新症只出现在农村种群中。说明城市家麻雀(*Passer domesticus*)种群较农村种群而言在觅食行为方面更具开拓性。

1.4 空间行为适应

鸟类空间行为主要涉及栖息地选择、领域行为以及候鸟迁徙^[59]。

城市景观以斑块化和破碎化著称。为数众多的研究表明鸟类栖息地斑块的面积对鸟类丰富度和多样性具有决定性作用。因为更大面积的斑块往往意味着更复杂多样的景观类型和栖息地多样性,相对于小斑块而言能够更大程度满足鸟类生存和繁殖需求,同时削弱来自周围城市环境中各种干扰的效应。所以经验证据表明,城市中许多鸟种都选择在大型绿地斑块中栖息和繁殖,特别是地区稀有种。然而,城市环境中的鸟类还必须应对片段化和质量退化的自然植被,它们的存活也很可能取决于诸如利用城市景观基质和/或在其中扩散

的能力。Davis 等^[60]在对澳大利亚西部城市佩斯的国王公园的自然灌丛和 9 个邻近郊区花园中鸟类出现频率的研究中,通过记录穿越一条分隔灌丛和花园的 6 车道主路的鸟种频率和高度以评估鸟类的扩散能力,结果表明自然灌丛的鸟类物种丰富度比城市花园高(鸟种数 30:17),其中的 18 种鸟与灌丛相关性更为强烈。且这 18 种鸟的 61% 从未在城市花园中记录到。但 18 种鸟中只有 4 种(家麻雀(*Passer domesticus*),红垂蜜鸟(*Anthochaera carunculata*),彩虹鸚鵡(*Trichoglossus haematodus haematodus*)和黑头环颈鸚鵡(*Barnardius zonarius*))是道路穿越事件的主角。由此我们可以看出大多数城市鸟种青睐自然栖息地斑块,它们跨越斑块间障碍的能力是有限的,而且即使有的鸟种完全具有跨越障碍的能力它们还是不愿那样做。

有关城市鸟类领域行为的研究屈指可数,仅有的研究发现城市北美歌雀(*Melospiza melodia*)在遭遇人类时更大胆(bold),且它们的守卫性攻击更为强烈。这种大胆行为和守卫性攻击之间还具有相关性,这种整体相关性表明城市鸟类的大胆可能是行为综合征的一部分^[61]。

另一个有趣的鸟类空间行为便是空中聚群行为,研究结果表明捕食压力越大,椋鸟倾向于聚集成更大更紧密的空中群体^[62]。而该模式被认为可以降低被捕食的概率。研究还发现捕食压力更低的栖息地捕食成功率更高。总而言之,鸟类空中聚群模式不仅会受到捕食风险的影响,还可能会响应受到直接攻击的其他种群的行为^[63]。

有关鸟类的迁徙问题中,值得一提的是城市化导致的城市热岛效应会导致某些鸟类迁徙的停止,比如丝光椋鸟(*Sturnussericeus*)^[64]和乌鸫(*Turdusmerula*)^[65]。鸟类的部分迁徙还可能会促进鸟类的城市化,因为这类种群在存活率受益于冬季额外食物供给的同时还能避免迁徙过程中不可避免的显著死亡率^[66]带来的适合度代价。而且城市种群的最初建立往往跟随着种群数量的迅速增长^[67-68]。还有研究还表明部分迁徙种群可以维持很大程度的遗传变异,迁徙门槛可能被诸如食物可获得性之类的环境因子所更改^[69-70]。如果食物丰度的增加能够支持越冬种群的建立,这将消除迁徙的适合度代价,并进一步增加种群数量。事实上,由于城市鸟类普遍具有较农村同种鸟类更高的种群密度^[71],所以整体的种群大小应该也是生物城市化的结果。迁徙行为所具有的数量遗传基础^[72]使得鸟类种群可以在几个世代内由部分迁徙种(某些个体居留某些个体迁徙)转变为居留型种,这已经为选择实验所证实^[73]。

上述鸣声、繁殖、取食和空间等行为适应就目前而言还很可能只是短期或长期的表型可塑性,城市景观小尺度的空间异质性看起来也预示着不同种群间形成生殖隔离的可能性会比较低,并且严重依赖于不同鸟种扩散能力的差异^[48]。但是 Leader 等^[74]发现了一个以色列城市中两种太阳鸟鸣声的微地理变异,尽管这两个种群之间的间隔距离很短。

1.5 人类对鸟类的态度对鸟类适应城市环境的影响

人类可以通过修饰环境对野生动物产生间接影响,也可以通过与它们的相互接触产生直接影响^[75]。Clucas 等^[76]基于一系列城市化梯度研究了华盛顿西雅图和德国柏林这两个城市区域的人类对鸟类的态度和行为以判断是否爱护(比如提供食物)和打击(排斥)行为会直接影响鸟类行为。作者发现柏林市民比西雅图市民有更多爱护鸟类的行为,而西雅图市民则比柏林市民对鸟类有更多排斥行为。且这些差异还随城市化梯度改变。与之协同的是鸟类的惊飞距离随着城市化程度的上升而缩短。然而,在西雅图的农村地区,短嘴鸦(*Corvus brachyrhynchos*)和紫翅椋鸟(*Sturnus vulgaris*)拥有较西雅图的美洲红胸鸫(*Turdus migratorius*)、灰鸫(*C. cornix*)、家麻雀(*Passer domesticus*)以及柏林农村地区的紫翅椋鸟(*Sturnus vulgaris*)显著更大的惊飞距离。而这一显著差异恰恰与该地区人们对于鸟类的严重排斥行为相关。该研究结果表明,在鸟类适应人类干扰这一过程中,人类对鸟类的态度能够影响数种鸟的行为。

1.6 鸟类本身具有的学习能力对其适应城市环境的影响

在动物表现出频繁的行为创新和迅速的社会学习能力的同时,新行为以更快的速度在不同种群间传播,这很可能会提升自然选择频率以及物种形成速度,正如 Wilson^[77]在他的行为驱动假说中指出的那样。Bouchard 等^[78]通过对野外捕捉的鸽子(*Columba*)的创新性和社会学习能力的种内变异的研究发现:42 个研

究对象的创新性表现和社会学习能力表现之间具有正相关性。该相关性在除去新奇恐惧症的影响后仍显著。自由飞翔的城市鸽群可以利用该研究中被捕捉的鸟类使用的方法解决创新性的食物寻找问题,证明这在它们的自然能力范围内。结合前人的比较研究综合考虑,作者认为鸟类的创新能力和社会学习能力是呈正相关的,而非一种权衡。

总而言之,维持动物行为多样性具有很高的理论和实际保护价值。然而在动物保护和管理措施制订过程中,独一无二的动物行为方式和生活史特征并未得到认真对待^[79]。城市化产生了对于野生动物而言与自然栖息地相比选择压力具有极大差异的全新环境,迫使鸟类发生一系列适应城市生活的改变,比如行为学变化。行为特征往往在不同个体间持续变化,而这些所谓的个性特征是可以相互联系的,并构成行为综合征。Bókony 等^[80]对不同城市化梯度上家麻雀(*Passer domesticus*)的研究发现城市化和/或其他种群水平的栖息地差异不仅可能会影响鸟类个性表达,还有可能会改变个体间个性的可变性以及这些可变性之间的联系,最终改变行为综合征的结构。

2 生理学

2.1 形态大小适应

多数研究报道了城市环境中包括鸟类在内的动物体型更小,也有少数研究发现城市种群体型更大^[5]。总的来说,动物随城市化发生的体型大小变化是物种或性别特异性的^[81-82],没有普遍规律。大尺度上动物随着城市化发展而发生的体型大小变化的主要机制有热动力学机制^[83]、生理学机制^[84]和权衡假说机制^[85]。前两者可以解释城市环境中的种群拥有较小体型,后者可以解释鸟类在城市环境中体型变大或变小,并且主要依赖于食物供给解释该现象。但是对于家麻雀(*Passer domesticus*)的一项研究表明,在不受食物限制的完全相同条件下喂养,城市中的个体体型要小些^[86]。

以上机制可以在很大程度上解释大尺度的动物体型大小变化。而对城乡间鸟类体型大小差异更具解释力的则是另外的补充机制。首先,由于城市环境中往往具有更高的某些特定捕食者(比如家猫)密度^[87],因此体型较小的鸟类更容易逃避捕食。其次,体型大小往往具有高度遗传性^[88],因此城市环境中的孤立种群很可能只是发源亲本个体基因所代表的特征的随机组合。最后,体型大小往往与个体质量密切相关,因此,由于种内竞争很可能低质量的城市栖息地聚集着个体质量较差—体型较小的个体。研究者对于中美绿蚊霸鹟(*Empidonax virescens*)的研究发现城市种群较农村种群个体密度和繁殖成功率都更低^[89],为该机制提供了有力支持。

还有研究发现鸡鹰(*A. cooperii*)的形态学差异部分而言是地理隔离的结果,因为不同研究区的食物组成、迁徙行为以及嵌套栖息地的结构特征依各种景观类型而异^[90]。

2.2 压力激素水平适应

鸟类面临环境压力时会表现出动脉血压、血糖浓度、呼吸频率、肌肉紧张度以及肾上腺皮质激素分泌量的增加等压力综合症^[91]。而城市鸟类种群对于人类的敏感度普遍更低^[92-94],反映了城市鸟类种群对人类干扰的耐受性,而这种耐受性的获得又被认为源自城市鸟类种群较其他非城市种群体内更低的肾上腺酮水平^[95-96]。肾上腺酮是脊椎动物碳水化合物、脂类以及蛋白质代谢的重要调节因子,皮质酮可通过促进糖原原生作用将外周组织中的蛋白质转化为糖类物质而使动物获得所需能量,因此长期高水平的皮质酮可引起动物身体消瘦,体质水平下降^[97-98],肾上腺皮质激素的增加所导致血液中各种白细胞的比例变化可通过引起免疫能力下降最终导致鸟类体重减轻^[99-102]。有研究对北京市家麻雀(*Passer domesticus*)的基础皮质酮水平沿城市化梯度的变化研究发现它们体内的基础皮质酮水平与城市化水平正相关^[103],而张淑萍和郑光美^[90]又发现北京市区家麻雀(*Passer domesticus*)体质量较郊区的轻,因此他们看起来是互为证据支持的。乌鸫(*Eurasian Thrush*)体内更低的肾上腺酮水平经研究认为受到基因调控,低水平的肾上腺酮使得城市乌鸫种群具有更短的惊飞距离^[98],反映了城市乌鸫(*Eurasian Thrush*)对人类干扰的适应性,并且这种适应性已经上升到进化层

次, 尽管早期的发育影响不能忽视^[104]。肾上腺酮水平偏低的诱发机制还有很多, 比如城市环境中额外食物的提供导致城市鸟类种群捕食压力降低^[105]。但城市鸟类体内压力相关激素水平的改变并非一成不变的, 在某些鸟种中, 城乡种群间基本肾上腺酮水平没有显著差异^[106]。上述研究结果一方面反映了城市化所带来的鸟类生存资源的短缺和各类干扰因素的增加已导致某些城市鸟类种群表现出压力综合症^[91], 另一方面, 城市鸟类种群或许正是通过这些应激性反应体现表型可塑性并发生进化水平的改变, 最终在一定程度上实现对食物和栖息地资源短缺、种内个体竞争加剧等城市环境压力^[99]的适应。

3 基因结构水平上的适应

鸟类对城市化的适应是否已经上升到基因结构水平在越来越多的研究结果面前变得日益明朗。Garraway 等^[107]通过对完全适应了城市环境的乌鸫 (*Turdus merula*) 的基因结构分析发现与 SERT 共同存在的增强子微卫星 DNA 的一致变异, 而 SERT 基因被认为与伤害避免和干扰容忍存在假定相关关系。该研究结果是城乡鸟类间行为差异具有基因基础的首批证据之一, 该结果还暗示着城市环境在某些条件下会产生同质化的选择压力。Miranda 等^[108]对城乡乌鸫 (*Turdus merula*) 的行为和个性研究发现, 乌鸫嗜新症和新奇恐惧症具有轻度相关性, 且即使跨越一年时间仍具重复性, 暗示稳定的个体行为策略, 作者进而推断这种个性间的内源性差异很可能是微进化改变的结果, 尽管并不能完全排除早期发育的影响。更进一步, Marzluff^[109]试图提供一个用以了解城市环境中的进化机制同时提取能够使得鸟类进化出新特征的关键特征的理论框架。作者以微进化为起点, 通过考虑文化特征的进化将问题拓展到基因层次, 并认为基因和文化方面可遗传特征的广泛性暗示鸟类还有许多其他为适应城市化而产生的进化, 而且城市环境的独一无二以及城市鸟类种群大小和孤立性会影响基因型和表型可变性以及两者之间的相互作用。基于城市环境中人类与鸟类的密切关系, 共进化的有可能发生的。比如人类和乌鸫 (*Corvus*) 的文化共进化就广泛发生在美洲、欧洲和亚洲城市^[109]。作者最终总结得出的使得城市鸟类的当代进化成为可能一系列特征包括: 种群数量巨大、社会性和创新性、对人类的探索、表型可塑性、高年繁殖率、世代时间短、环境独特性以及种群孤立性。

城市鸟类种群可以源于本地的自然种转变为城市种, 也可以通过邻近城市种群的鸟类殖民形式发展形成。影响城市鸟类群落基因多样性的因素主要有奠基者效应、扩散能力大小以及基因组结构中是否包含用于适应城市环境的组分^[5]。城市鸟类个体有限的扩散能力还会进一步减少基因流和促进分化^[5]。研究已经证实, 某些鸟类物种的城市种群相对农村同种鸟的种群而言会不那么爱活动 (more sedentary)^[110]。随着全球城市化进程的发展, 越来越多的城市环境和城市鸟类种群将被稳定确立, 并最终达到进化水平上的适应。

4 总结

达尔文的进化论告诉我们, 无论是鸟类还是其它城市生态系统的生物类群在城市环境条件下同在自然环境中一样, 都必须遵从物竞天择, 适者生存的自然法则。种种迹象表明, 某些鸟类是可以通过各种形式适应城市环境的。城市化过程中伴随着的各种问题有如自然环境中各种各样的自然选择机制促使城市鸟类发生各种行为学和生理学上的适应性改变, 最终实现基因结构水平上的适应。

我们还应当注意到, 目前为止世界范围内的城市适应种只有诸如树麻雀 (*Passer montanus*) 和乌鸫 (*Turdus merula*) 等少数几种, 通过生态位竞争驱动种内生态位分化^[111], 进而导致物种分化的情况目前只能发生在这少数几个城市适应种的高密度种群中。因此, 可能性更高的情况应该是更多其他可能适应城市环境的鸟种在适应城市化过程中发生的行为、生理和基因组结构变化。

有研究总结出适应城市环境的鸟种普遍具有的特征是: 觅食范围大、扩散倾向大、高水平的觅食创新 (获得食物方法的创新)、人类靠近时惊飞距离较短、以高年度繁殖力和成体存活率为特征的生活史^[112]。

综述全文, 认为城市适应种或可能出现的未来城市新鸟种 (包括亚种) 具有的典型特征主要有以下方面:

(1) 行为学特征: 鸣声频率、频次高, 响度大, 鸣叫高峰时段与上下班交通高峰期错开; 避免在干扰严重的

位点繁殖,巢位点高,在优良繁殖位点的巢密度也高,并能广泛利用人造建筑筑巢;能充分利用城市食物资源;捕食者(猛禽)会减少攻击次数,小型鸟类会减少监测捕食者的能量消耗;青睐较大的自然栖息地斑块,迁徙习性会有所改变,但依不同鸟种而异;行为学特征有地区差异。

(2)生理学特征:体型较农村或自然环境中同种个体偏小,但不同鸟种差别程度不同,少数鸟种还会偏大;多数鸟种拥有较农村或自然环境中同种个体更低的肾上腺酮水平,对人类干扰的耐受程度高。

(3)基因组学特征:相对农村或自然环境中同种鸟类种群而言更易发生基因突变,且这种突变具有种间同质性。

5 展望

城市鸟类生态学研究方兴未艾,鸟类对城市化的适应研究前景广阔。通过总结前人研究,我们提出以下几点建议:

(1)研究证实,鸟类在所有动物分类群中具有最发达的视觉系统^[113],鸟类五彩缤纷的羽毛在性别选择中的作用依赖于此。由此可见非声学通讯系统对于鸟类进行个体间交流的重要性。因此我们建议研究者对城乡间鸟类非声学通讯系统进化水平上的差异进行研究。

(2)基于分子生物学原理,动物体细胞基因组相应组分通过转录和翻译并通过一系列翻译后修饰最终得到包括肾上腺酮分子在内的各类生理学关键分子,基因组学的变化并不一定是目标分子本身编码基因结构的改变,也有可能是相关表达元件,比如增强子和抑制子等基因序列的改变^[114]。无论如何,鸟类适应城市化过程中生理学上的改变由基因组结构的改变决定,而生理学上的改变又可以通过蛋白质表达过程中的反馈抑制等机制影响基因结构的变化及其改变的速度^[114]。另一方面,在适应城市化过程中,鸟类基因组结构的改变通过生理学上的改变最终影响和改变了城市鸟类行为综合征,而一旦鸟类发生行为学上的某些适应性变化,比如繁殖行为的变化,则不可避免地通过后代繁殖过程中的一系列自然选择机制影响城市鸟类种群基因结构和基因多样性。这在一定程度上解释了鸟类适应城市化过程中的行为学、生理学和基因组学方面的改变之间的相互关系,但是仍有许多方面值得进一步研究,比如生理学和行为学上的改变如何反馈影响基因组结构的改变?行为学上的改变又如何影响生理学指标?这些问题涉及到许多分子生物学知识,因此我们建议通过交叉学科研究进一步阐明行为学、生理学和基因组学适应之间的相互关系。

参考文献(References):

- [1] United Nations. World Urbanization Prospects: the 2007 Revision. New York: United Nations, 2008.
- [2] Zhou D Q, Chu L M. How would size, age, human disturbance, and vegetation structure affect bird communities of urban parks in different seasons? *Journal of Ornithology*, 2012, 153(4): 1101-1112.
- [3] Paker Y, Yom-Tov Y, Alon-Mozes T, Barnea A. The effect of plant richness and urban garden structure on bird species richness, diversity and community structure. *Landscape and Urban Planning*, 2014, 122: 186-195.
- [4] González-García F, Straub R, García J A L, MacGregor-Fors I. Birds of a neotropical green city: an up-to-date review of the avifauna of the city of Xalapa with additional unpublished records. *Urban Ecosystems*, 2014, 17(4): 991-1012.
- [5] Gaston K J. *Urban Ecology*. Cambridge: Cambridge University Press, 2010: 57-93.
- [6] Bino G, Levin N, Darawshi S, Van Der Hal N, Reich-Solomon A, Kark S. Accurate prediction of bird species richness patterns in an urban environment using Landsat-derived NDVI and spectral unmixing. *International Journal of Remote Sensing*, 2008, 29(13): 3675-3700.
- [7] Tryjanowski P, Sparks T H, Kuźniak S, Czechowski P, Jerzak L. Bird migration advances more strongly in urban environments. *PLoS One*, 2013, 8(5): e63482.
- [8] Da Silva A, Valcu M, Kempenaers B. Light pollution alters the phenology of dawn and dusk singing in common European songbirds. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 2015, 370(1667): 20140126.
- [9] Elliott J E, Brogan J, Lee S L, Drouillard K G, Elliott K H. PBDEs and other POPs in urban birds of prey partly explained by trophic level and carbon source. *Science of the Total Environment*, 2015, 524-525: 157-165.
- [10] Gil D, Honarmand M, Pascual J, Pérez-Mena E, García C M. Birds living near airports advance their dawn chorus and reduce overlap with aircraft

- noise. *Behavioral Ecology*, 2014; aru207.
- [11] Meillère A, Brischox F, Angelier F. Impact of chronic noise exposure on anti-predator behavior: an experiment in breeding house sparrows. *Behavioral Ecology*, 2015, 26(2) : 569-577.
- [12] Marzluff J M. *Urban Evolutionary Ecology*//Lepczyk CA, ed. *Urban Bird Ecology and Conservation: Studies in Avian Biology*. California: University of California Press, 2012.
- [13] Royal Commission on Environmental Pollution. *The Urban Environment*. London: The Stationery Office, 2007.
- [14] Tilghman N G. Characteristics of urban woodlands affecting breeding bird diversity and abundance. *Landscape and Urban Planning*, 1987, 14: 481-495.
- [15] 郑光美, 张正旺. 鸟类生态学的发展趋势. *动物学杂志*, 1989, 24(4) : 43-45.
- [16] 康勒德·罗伦兹. *动物行为学*. (2014-07-16) [2015-01-26]. [http://baike.baidu.com/view/865141.htm? fr=aladdin](http://baike.baidu.com/view/865141.htm?fr=aladdin).
- [17] Kroodsma D E, Baylis J R Appendix: A world survey of evidence for vocal learning in birds // Kroodsma D E, Miller E H, eds. *Acoustic Communication in Birds 2nd*. New York: Academic Press, 1982: 311337.
- [18] Pohl N U, Klump G M, Langemann U. Effects of signal features and background noise on distance cue discrimination by a songbird. *The Journal of Experimental Biology*, 2015, 218: 1006-1015.
- [19] Ji T, Zhang Y Y. Impacts of ambient noise on bird song and adaptation strategies of birds. *Chinese Journal of Ecology*, 2011, 30(4) : 831-836.
- [20] Slabbekoorn H. Songs of the city: noise-dependent spectral plasticity in the acoustic phenotype of urban birds. *Animal Behaviour*, 2013, 85(5) : 1089-1099.
- [21] Laiolo P. Homogenisation of birdsong along a natural-urban gradient in Argentina. *Ethology Ecology & Evolution*, 2011, 23(3) : 274-287.
- [22] Proppe D S, Sturdy C B, Clair C S. Anthropogenic noise decreases urban songbird diversity and may contribute to homogenization. *Global Change Biology*, 2013, 19(4) : 1075-1084.
- [23] Barber J R, Crooks K R, Fristrup K M. The costs of chronic noise exposure for terrestrial organisms. *Trends in Ecology & Evolution*, 2010, 25(3) : 180-189.
- [24] Verzijden M N, Ripmeester E A P, Ohms V R, Snelderwaard P, Slabbekoorn H. Immediate spectral flexibility in singing chiffchaffs during experimental exposure to highway noise. *The Journal of Experimental Biology*, 2010, 213: 2575-2581.
- [25] Nordt A, Klenke R. Sleepless in town-drivers of the temporal shift in dawn song in urban European blackbirds. *PLoS One*, 2013, 8(8) : e71476.
- [26] Fuller R A, Warren P H, Gaston K J. Daytime noise predicts nocturnal singing in urban robins. *Biology Letters*, 2007, 3(4) : 368-370.
- [27] Fernández-Juricic E, Poston R, De Collibus K, Morgan T, Bastain B, Martin C, Jones K, Tremínfo R. Microhabitat selection and singing behavior patterns of male house finches (*Carpodacus mexicanus*) in urban parks in a heavily urbanized landscape in the western U.S. *Urban Habitats*, 200, 3(1) :49-69.
- [28] Slabbekoorn H, Den Boer-Visser A. Cities change the songs of birds. *Current Biology*, 2006, 16(23) : 2326-2331.
- [29] Lombard E. Le signe de l'elevation de la voix. *Annales Des Maladies de L'oreille et du Larynx*, 1911, 37(3) : 101-119.
- [30] Brumm H. The impact of environmental noise on song amplitude in a territorial bird. *Journal of Animal Ecology*, 2004, 73(3) : 434-440.
- [31] Potvin D A, Mulder R A. Immediate, independent adjustment of call pitch and amplitude in response to varying background noise by silvereyes (*Zosterops lateralis*). *Behavioral Ecology*, 2013, 24(6) : 1363-1368.
- [32] Nemeth E, Brumm H. Birds and anthropogenic noise: are urban songs adaptive? *American Naturalist*, 2010, 176(4) : 465-475.
- [33] Beckers G J, Suthers RA, ten Cate C. Mechanisms of frequency and amplitude modulation in ring dove song. *The Journal of Experimental Biology*, 2003, 206(11) :18331843.
- [34] Wood W E, Yezerinac S M. Song sparrow (*Melospizamelodia*) song varies with urban noise. *The Auk*, 2006, 123(3) :650-659.
- [35] Slabbekoorn H, Peet M. Ecology: birds sing at a higher pitch in urban noise. *Nature*, 2003, 424(6946) :424-267.
- [36] Partecke J, Van't Hof T J, Gwinner E. Underlying physiological control of reproduction in urban and forest-dwelling European blackbirds *Turdus merula*. *Journal of Avian Biology*, 2005, 36(4) : 295-305.
- [37] Gerhardt H C, Mudry K M. Temperature effects on frequency preferences and mating call frequencies in the green treefrog, *Hylacinerea* (Anura: Hylidae). *Journal of Comparative Physiology*, 1980, 137(1) : 1-6.
- [38] Redondo P, Barrantes G, Sandoval L. Urban noise influences vocalization structure in the House Wren *Troglodytes aedon*. *Ibis*, 2013, 155(3) : 621-625.
- [39] Halfwerk W, Bot S, Buix J, van der Velde M, Komdeur J, C, Slabbekoorn H. Low-frequency songs lose their potency in noisy urban conditions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(35) : 14549-14554.
- [40] Hu Y, Cardoso G C. Which birds adjust the frequency of vocalizations in urban noise? *Animal Behaviour*, 2010, 79(4) : 863-867.
- [41] Luther D A, Derryberry E P. Birdsongs keep pace with city life: changes in song over time in an urban songbird affects communication. *Animal*

- Behaviour, 2012, 83(4): 1059-1066.
- [42] Chace J F, Walsh J J. Urban effects on native avifauna: a review. *Landscape and Urban Planning*, 2006, 74(1): 46-69.
- [43] Couchoux C, Dabelsteen T. Acoustic cues to individual identity in the rattle calls of common blackbirds: a potential for individual recognition through multi-syllabic vocalisations emitted in both territorial and alarm contexts. *Behaviour*, 2015, 152(1): 57-82.
- [44] Nemeth E, Brumm H. Blackbirds sing higher-pitched songs in cities: adaptation to habitat acoustics or side-effect of urbanization? *Animal Behaviour*, 2009, 78(3): 637-641.
- [45] Baker M C, Gammon D E. Vocal memes in natural populations of chickadees: why do some memes persist and others go extinct? *Animal Behaviour*, 2008, 75(1): 279-289.
- [46] Mouterde S C, Elie J E, Theunissen F E, Mathevon N. Learning to cope with degraded sounds: female zebra finches can improve their expertise in discriminating between male voices at long distances. *The Journal of Experimental Biology*, 2014, 217: 3169-3177.
- [47] Price T D, Yeh P J, Harr B. Phenotypic plasticity and the evolution of a socially selected trait following colonization of a novel environment. *The American Naturalist*, 2007, 172(1): S49-S62.
- [48] Warren P S, Katti M, Ermann M, Brazel A. Urban bioacoustics: it's not just noise. *Animal Behaviour*, 2006, 71(3): 491-502.
- [49] Glassey B, Forbes S. Muting individual nestlings reduces parental foraging for the brood. *Animal Behaviour*, 2002, 63(4): 779-786.
- [50] Wellicome T I, Kardynal K J, Franken R J, Gillies C S. Off-road sampling reveals a different grassland bird community than roadside sampling: implications for survey design and estimates to guide conservation. *Avian Conservation and Ecology*, 2014, 9(1): 4-4.
- [51] Belaire J A, Whelan C J, Minor E S. Having our yards and sharing them too: the collective effects of yards on native bird species in an urban landscape. *Ecological Applications*, 2014, 24(8): 2132-2143.
- [52] Connell J H. Diversity in tropical rainforests and coral reefs. *Science*, 1978, 199(4335): 1302-1310.
- [53] Yeh P J, Hauber M E, Price T D. Alternative nesting behaviours following colonisation of a novel environment by a passerine bird. *Oikos*, 2007, 116(9): 1473-1480.
- [54] 徐纯柱, 郭自荣. 红尾伯劳适应性巢址选择研究. *东北农业大学学报*, 2011, 42(8): 117-122.
- [55] 张淑萍, 郑光美, 徐基良. 城市化对城市麻雀栖息地利用的影响: 以北京市为例. *生物多样性*, 2006, 14(5): 372-381.
- [56] Shochat E. Credit or debit? Resource input changes population dynamics of city-slicker birds. *Oikos*, 2004, 106(3): 622-626.
- [57] Møller A P, Tryjanowski P. Direction of approach by predators and flight initiation distance of urban and rural populations of birds. *Behavioral Ecology*, 2014, 25(4): 960-966.
- [58] Bókony V, Kulesár A, Tóth Z, Liker A. Personality traits and behavioral syndromes in differently urbanized populations of house sparrows (*Passer domesticus*). *PLoS One*, 2012, 7(5): e36639.
- [59] 郑光美. 鸟类学(第二版). 北京: 北京师范大学出版社, 2012: 179-397.
- [60] Davis R A, Wilcox J A. Adapting to suburbia: bird ecology on an urban bushland interface in Perth, western Australia. *Pacific Conservation Biology*, 2013, 19(2): 110-120.
- [61] Evans J, Boudreau K, Hyman J. Behavioural syndromes in urban and rural populations of song sparrows. *Ethology*, 2010, 116(7): 588-595.
- [62] Procaccini A, Orlandi A, Cavagna A, Giardina I, Zoratto F, Santucci D, Chiarotti F, Hemelrijk C K, Alleva E, Parisi G, Carere C. Propagating waves in starling, *Sturnus vulgaris*, flocks under predation. *Animal Behaviour*, 2011, 82(4): 759-765.
- [63] Carere C, Montanino S, Moreschini F, Zoratto F, Chiarotti F, Santucci D, Alleva E. Aerial flocking patterns of wintering starlings, *Sturnus vulgaris*, under different predation risk. *Animal Behaviour*, 2009, 77(1): 101-107.
- [64] 张正旺, 毕中霖, 王宁, 宋杰. 北京 2 种鸟类的新分布记录. *北京师范大学学报: 自然科学版*, 2003, 39(4): 541-543.
- [65] Møller A P, Jokimäki J, Skorka P, Tryjanowski P. Loss of migration and urbanization in birds: a case study of the blackbird (*Turdus merula*). *Oecologia*, 2014, 175(3): 1-9.
- [66] Newton I. *The Migration Ecology of Birds*. London: Academic Press, 2007: 837-947.
- [67] Pulliainen E. On the history, ecology and ethology of the mallards (*Anas platyrhynchos*) overwintering in finland. *Ornis Fenn*, 1963, 40: 4566.
- [68] von Haartman L. The evolution of resident versus migratory habit in birds: some considerations. *Ornis Fennica*, 1968, 45: 16.
- [69] Chapman B B, Brönmark C, Nilsson J Å, Hansson L A. The ecology and evolution of partial migration. *Oikos*, 2011, 120(12): 1764-1775.
- [70] Pulido F. Evolutionary genetics of partial migration—the threshold model of migration revis(it) ed. *Oikos*, 2011, 120(12): 1776-1783.
- [71] Møller A P, Diaz M, Flensted-Jensen E, Grim T, Ibáñez-Álamo J D, Jokimäki J, Mänd R, Markó G, Tryjanowski P. High urban population density of birds reflects their timing of urbanization. *Oecologia*, 2012, 170(3): 867-875.
- [72] Berthold P. Bird migration: a novel theory for the evolution, the control and the adaptability of bird migration. *Journal of Ornithology*, 2001, 142(S1): 148-159.
- [73] Pulido F, Berthold P, Van Noordwijk A J. Frequency of migrants and migratory activity are genetically correlated in a bird population: evolutionary

- implications. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1996, 93(25): 14642-14647.
- [74] Leader N, Wright J, Yom-Yov Y. Acoustic properties of two urban song dialects in the orange-tufted sunbird (*Nectariniaosea*). *The Auk*, 2005, 122(1): 231-245.
- [75] Snep R PH, Kooijmans J L, Kwak R GM, Foppen R PB, Parsons H, Awasthy M, Sierdsema H LK, Marzluff J M, Fernandez-Juricic E, De Laet J, van Heezik Y M. Urban bird conservation: presenting stakeholder-specific arguments for the development of bird-friendly cities. *Urban Ecosystems*, 2015: 1-16.
- [76] Clucas B, Marzluff J M. Attitudes and actions toward birds in urban areas: Human cultural differences influence bird behavior. *The Auk*, 2012, 129(1): 8-16.
- [77] Anfinsen C B, Anfinsen C B. *The Molecular Basis of Evolution*. New York: Wiley, 1959: 3-10.
- [78] Bouchard J, Goodyer W, Lefebvre L. Social learning and innovation are positively correlated in pigeons (*Columba livia*). *Animal Cognition*, 2007, 10(2): 259-266.
- [79] Caro T, Sherman P W. Vanishing behaviors. *Conservation Letters*, 2012, 5(3): 159-166.
- [80] Bókony V, Kulesár A, Tóth Z, Liker A. Personality traits and behavioral syndromes in differently urbanized populations of house sparrows (*Passer domesticus*). *PLoS One*, 2012, 7(5): e36639.
- [81] Evans K L, Gaston K J, Sharp S P, McGowan A, Hatchwell B J. The effect of urbanisation on avian morphology and latitudinal gradients in body size. *Oikos*, 2009, 118(2): 251-259.
- [82] Bókony V, Seress G, Nagy S, Lendvai Á Z, Liker A. Multiple indices of body condition reveal no negative effect of urbanization in adult house sparrows. *Landscape and Urban Planning*, 2012, 104(1): 75-84.
- [83] Brown J H, Lee A K. Bergmann's rule and climatic adaptation in woodrats (*Neotoma*). *Evolution*, 1969, 23(2): 329-338.
- [84] Walters R, Hassall M. The temperature-size rule in ectotherms; May a general explanation exist after all? *The American Naturalist*, 2006, 167(4): 510-523.
- [85] Kozłowski J, Czarneński M, Dańko M. Can optimal resource allocation models explain why ectotherms grow larger in cold? *Integrative and Comparative Biology*, 2004, 44(6): 480-493.
- [86] Liker A, Papp Z, Bókony V, Lendvai Á Z. Lean birds in the city: body size and condition of house sparrows along the urbanization gradient. *Journal of Animal Ecology*, 2008, 77(4): 789-795.
- [87] Thomas R L, Baker P J, Fellowes M D E. Ranging characteristics of the domestic cat (*Feliscatus*) in an urban environment. *Urban Ecosystems*, 2014, 17(4): 911-921.
- [88] Glazier D S. Resource-allocation rules and the heritability of traits. *Evolution*, 2002, 56(8): 1696-1700.
- [89] Rodewald Amanda D, Shustack Daniel P. Urban flight: understanding individual and population-level responses of Nearctic-Neotropical migratory birds to urbanization. *Journal of Animal Ecology*, 2008, 77(1): 83-91.
- [90] Rosenfield R N, Rosenfield L J, Bielefeldt J, Murphy R K, Stewart A C, Stout W E, Driscoll T G, Bozek M A. Comparative morphology of northern populations of breeding Cooper's Hawks. *The Condor*, 2010, 112(2): 347-355.
- [91] 张淑萍, 郑光美. 北京市城区与郊区麻雀 (*Passer montanus*) 环境压力的比较研究. *北京师范大学学报: 自然科学版*, 2007, 43(2): 187-189.
- [92] Møller A P, Tryjanowski P, Díaz M, Kwieciński Z, Indykiewicz P, Mitrus C, Goławski A, Polakowski M. Urban habitats and feeders both contribute to flight initiation distance reduction in birds. *Behavioral Ecology*, 2015, 26(3): 861-865.
- [93] Gendall J, Lill A, Beckman J. Tolerance of disturbance by humans in long-time resident and recent colonist urban doves. *Avian Research*, 2015, 6: 7-7.
- [94] Møller A P. *Environmental Indicators of Biological Urbanization*. Netherlands: Springer, 2015: 421-432.
- [95] Partecke J, Schwabl I, Gwinner E. Stress and the city: urbanization and its effects on the stress physiology in European blackbirds. *Ecology*, 2006, 87(8): 1945-1952.
- [96] Foltz S L, Davis J E, Battle K E, Greene Virginia W, Laing B T, Rock R P, Ross A E, Tallant J A, Vega R C, Moore I T. Across time and space: Effects of urbanization on corticosterone and body condition vary over multiple years in song sparrows (*Melospizamelodia*). *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 2015, 323(2): 109-120.
- [97] Romero L M. Physiological stress in ecology: lessons from biomedical research. *Trends in Ecology & Evolution*, 2004, 19(5): 249-255.
- [98] 索明俐, 张淑萍, 覃筱燕, 高静, 张靖若, 李洪昌. 北京市麻雀体质水平沿城市化梯度的变化. *四川动物*, 2012, 31(5): 778-781.
- [99] Gross W B, Siegel H S. Evaluation of the heterophil/lymphocyte ratio as a measure of stress in chickens. *Avian Diseases*, 1983, 27(4): 972-979.
- [100] Siegel H S. Physiological stress in birds. *Bioscience*, 1980, 30(8): 529-534.
- [101] Satterlee D G, Aguilera-Quintana I, Munn B J, Krautmann B A. Vitamin C amelioration of the adrenal stress response in broiler chickens being

- prepared for slaughter. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 1989, 94(4): 569-574.
- [102] Maxwell M H. Avian blood leucocyte responses to stress. *World's Poultry Science Journal*, 1993, 49(1): 34-43.
- [103] Zhang S P, Lei F M, Liu S L, Li D M, Chen C, Wang P Z. Variation in baseline corticosterone levels of tree sparrow (*Passer montanus*) populations along an urban gradient in Beijing, China. *Journal of Ornithology*, 2011, 152(3): 801-806.
- [104] Atwell J W, Cardoso G C, Whittaker D J, Campbell-Nelson S, Robertson K W, Ketterson E D. Boldness behavior and stress physiology in a novel urban environment suggest rapid correlated evolutionary adaptation. *Behavioral Ecology*, 2012, 23(5): 960-969.
- [105] Schoech Stephan J, Bowman Reed, Bridge Eli S, Boughton R K. Baseline and acute levels of corticosterone in Florida scrub-jays (*Aphelocoma coerulescens*): effects of food supplementation, suburban habitat, and year. *General and Comparative Endocrinology*, 2007, 154(1/3): 150-160.
- [106] Fokidis H B, Orchinik M, Deviche P. Corticosterone and corticosteroid binding globulin in birds: relation to urbanization in a desert city. *General and Comparative Endocrinology*, 2009, 160(3): 259-270.
- [107] Garroway C J, Sheldon B C. Urban behavioural adaptation. *Molecular Ecology*, 2013, 22(13): 3430-3432.
- [108] Miranda A C, Schielzeth H, Sonntag T, Partecke J. Urbanization and its effects on personality traits: a result of microevolution or phenotypic plasticity? *Global Change Biology*, 2013, 19(9): 2634-2644.
- [109] Marzluff J M, Neatherlin E. Corvid response to human settlements and campgrounds: causes, consequences, and challenges for conservation. *Biological Conservation*, 2006, 130(2): 301-314.
- [110] Partecke J, Gwinner E. Increased sedentariness in European Blackbirds following urbanization: a consequence of local adaptation? *Ecology*, 2007, 88(4): 882-890.
- [111] 唐俊峰. 生态位分化对物种多样性维持的重要性[D]. 兰州: 兰州大学, 2013.
- [112] Møller A P. Successful city dwellers: a comparative study of the ecological characteristics of urban birds in the Western Palearctic. *Oecologia*, 2009, 159(4): 849-858.
- [113] Bennett A T, Cuthill I C. Ultraviolet vision in birds: what is its function? *Vision Research*, 1994, 34(11): 1471-1478.
- [114] 孙乃恩, 孙东旭, 朱德煦. 分子遗传学. 南京: 南京大学出版社, 1990: 184-278.