

莲花山红交嘴雀取食松科植物的形态适应

罗鹏 孙悦华*

(中国科学院动物研究所 北京 100101)

摘要:红交嘴雀(*Loxia curvirostra*)因专性取食针叶树的种子,是研究种子采食者与植物之间协同进化关系的理想物种之一,它与松科植物的协同进化近年来受到诸多关注。2007~2008年,作者在甘肃省莲花山自然保护区,通过调查红交嘴雀(*L. c. himalayanesis*)的形态特征、取食生态和松科植物的特点,初步研究了其对当地松科植物形态的取食适应。结果表明,莲花山红交嘴雀主要以云杉(*Picea crassifolia*)种子为食,其形态特征,包括体长、喙形等均小于北美地区的红交嘴雀,表明莲花山红交嘴雀有别于北美地区的红交嘴雀,其较小的喙与专性取食云杉种子相对应。

关键词:红交嘴雀;形态;取食;适应

中图分类号:Q958 文献标识码:A 文章编号:0250-3263(2010)06-41-05

Morphological and Food Profitability Adaptation to the Conifers of the Red Crossbill at Lianhuashan

LUO Peng SUN Yue-Hua*

(Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract: Because of its focus of feeding on conifer seeds, the Red Crossbill (*Loxia curvirostra*) is one of the ideal species to study the coevolution between seed-prey animals and plants, and its coevolution to conifers has attracted much attention. We carried out investigation on the Red Crossbill's adaptation to conifers at Lianhuashan throughout the morphological differences and food profitability. These crossbills at Lianhuashan, with the spruce *Picea crassifolia* as their key conifer, are totally smaller than those in North America, both on body size and bill size, and their smaller bills adapted to the smaller seeds of the spruce trees.

Key words: Red Crossbill (*Loxia curvirostra himalayanesis*); Morphology; Food profitability; Adaptation

红交嘴雀(*Loxia curvirostra*)隶属雀形目雀科交嘴雀属,广泛分布于亚洲、欧洲北部、非洲西北部及北美洲的山地针叶林和以针叶林为主的针阔混交林中^[1],是研究种子采食者和植物之间协同进化关系的理想物种之一。全世界红交嘴雀共有18个亚种,我国分布有4个亚种,本研究选择的青藏亚种(*L. c. himalayanesis*)主要分布于青海东部、四川、甘肃、云南和西藏地区^[2]。

红交嘴雀主要以落叶松(*Larix* spp.)、云杉(*Picea* spp.)、冷杉(*Abies* spp.)等针叶树的种子为食,其食性上的高度特化促使其在形态、行

为上产生了一系列适应性进化^[3-5]。红交嘴雀的喙呈交叉状,可以掰开松果的鳞片,并用舌头获得球果基部的种子^[6-7]。因此,红交嘴雀喙的形态特征及松果的鳞片结构是影响红交嘴雀取食行为的重要因素,其取食时间和效率受喙深的影响较大^[8-12]。2007~2008年,作者在甘

基金项目 国家自然科学基金项目(No. 30670355)资助;

* 通讯作者, E-mail: sunyh@ioz.ac.cn;

第一作者介绍 罗鹏,女,硕士研究生;研究方向:鸟类生态学; E-mail: birdluo@gmail.com。

收稿日期:2010-06-15, 修回日期:2010-09-20

肃省莲花山自然保护区对红交嘴雀的形态、喙型特点及松科植物的特征进行了初步研究。

1 研究地点与方法

莲花山自然保护区位于甘肃省南部(东经 103°39'59" ~ 103°50'26", 北纬 34°54'17" ~ 35°01'43"), 动植物资源丰富, 其植被类型以寒温性的针叶林为主, 主要包括巴山冷杉 (*A. fargesii*)、云杉 (*P. asperata*)、紫果云杉 (*P. purpurea*) 和青杆 (*P. wilsonii*)。海拔较低处还有华山松 (*Pinus armandii*)、油松 (*P. tabulaeformis*) 和早年人工栽种的华北落叶松 (*L. principis-rupprechtii*)。除了针叶林外, 区内还有山杨 (*Populus davidiana*)、白桦 (*Betula platyphylla*)、红桦 (*B. albo-sinensis*) 和糙皮桦 (*B. utilis*) 为主的落叶阔叶林, 并夹杂以柳 (*Salix* spp.)、陕甘花楸 (*Sorbus koehneana*)、沙棘 (*Hippophae rhamnoides*) 等为主的灌丛林。

2007 ~ 2008 年, 对莲花山红交嘴雀(封面照片)取食行为及形态特征进行调查。选择天气晴朗的上午 7:00 ~ 9:00 时, 在研究地区寻找并观察红交嘴雀的取食, 共观察到 31 次取食行为。在红交嘴雀经常饮水的地方布上雾网, 清晨及下午取食时间通过叫声回放招引, 共抓捕 17 个个体, 进行基本形态测量。用弹簧秤测量体重(精确到 0.1 g); 用游标卡尺测量体长、翅长、上喙长 (upper mandible length, uml)、下喙长 (lower mandible length, lml)、喙深 (bill depth, bd)、喙宽 (bill width at base) 等, 具体说明见图 1 和表 1。其中, 喙深在喙型的各个变量中具有最大变异度^[13-14], 因而一般作为喙型大小的量度。

松科植物的具体调查方法如下: (1) 枝条取样: 在研究地随机选取 100 株带有成熟球果的植株, 其中 50 株要保证可以采集到球冠上部的枝条, 其余的选择被采食情况差异较大的植株(红交嘴雀的喙型特征导致其取食松果痕迹比较特殊, 可以与松鼠等的取食痕迹清晰鉴别区分), 每个植株从 3 个不同方向用枝条剪采集 3 个枝条; (2) 球果取样和记录: 记录每个枝

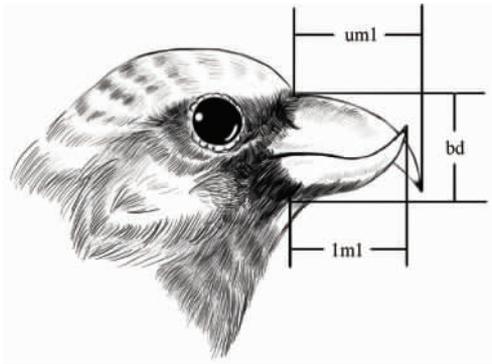


图 1 红交嘴雀喙型及测量指标示意图 (仿 Benkman^[8])

Fig. 1 A lateral view of the head and bill of the Red Crossbill

uml: 上喙长; lml: 下喙长; bd: 喙深。

uml: Upper mandible length;

lml: Lower mandible length; bd: Bill depth.

表 1 红交嘴雀形态测量指标的定义

Table 1 Definition of morphological measurements of the Red Crossbill

形态特征 Morphological traits	定义 Definition
体长 (mm) Body length	在鸟体完全伸展的状态下“从喙尖到尾尖”之间的距离
翅长 (mm) Wing length	右翅长, 从支持翅膀的肌腱外 5 mm 至翅端
上喙长 (mm) Upper bill length	鼻孔前端边缘至喙端
喙深 (mm) Bill depth	下颌基部凹陷部分至上颌着羽毛之前
喙宽 (mm) Bill width	鼻孔处喙缘的距离
下喙长 (mm) Lower bill length	水平分支的交界处至喙端
喙型 Bill type	喙型指两喙侧交方向

条上的球果数和被采食的球果数; 每个植株上选 3 个球果测量以下指标: 闭合球果的长度和最大宽度, 位于球果中部的 3 个鳞片的长、宽、厚度 (精确到 0.1 mm, 鳞片宽测量的是最宽部分, 厚度为鳞片中部厚), 球果的重量, 每 2 个球果的种子数及饱满种子数, 5 个无翅饱满种子的重量^[6]。

2 结 果

2.1 莲花山红交嘴雀的形态特征 从喙型(喙侧交方向)来看,所捕 17 只个体中,7 只雄鸟 4 只为右侧交(right-crossing, right billed) 3 只为左侧交(left-crossing, left billed);5 只雌鸟 4 只为右侧交,1 只为左侧交;5 只亚成体 4 只

为右侧交,1 只为左侧交。排除性别与年龄差异,总体右侧交与左侧交之比为 12:5,呈现右侧交显性(right-crossing dominance)情况,接近 3:1 的孟德尔遗传定律。

莲花山红交嘴雀的形态、喙型测量特征结果见表 2,对比北美红交嘴雀(采用同种测量方法)^[6],其在形态、喙型上显著偏小。

表 2 莲花山红交嘴雀形态、喙测量特征及与北美红交嘴雀的比较

Table 2 Measurements of the Red Crossbill at Lianhuashan in comparison with North America

	莲花山 Lianhuashan (n = 12)	北美 ^[6] North America	比例* ^[6] Ratio
体重 Body mass (g)	24.3 ± 2.6	35.9 ± 1.7	1:1.48
翅长 Wing length (mm)	84.5 ± 2.8	95.5	1:1.13
上喙长 Upper bill length (mm)	15.3 ± 0.9	16.6 ± 0.4	1:1.08
喙深 Bill depth (mm)	8.9 ± 0.7	9.6 ± 0.3	1:1.08
喙宽 Bill width (mm)	5.3 ± 0.5	10.4 ± 0.2	1:1.96

* 表示莲花山红交嘴雀形态特征量度与北美红交嘴雀的比值。

* The ratio between the measurements from Lianhuashan with those from North America.

2.2 莲花山红交嘴雀对松科植物的取食特点

野外观察表明,云杉是莲花山红交嘴雀主要取食对象,取食示意图见图 2。在观察到的 31 次取食行为中,22 次为取食树上或地面的云杉球果,占 71.0%;6 次为取食华北落叶松树上球果,3 次为短时间停留在其他松科植物树上。在所采集的 307 枚云杉球果中,245 枚有红交嘴雀的采食痕迹,占 79.8%。

对莲花山的云杉、麦吊云杉(*P. brachytyla*)、紫果云杉、华北落叶松和华山松的松果特征取样分析,结果见表 3。单因素方差分析表明,各种球果在针对红交嘴雀取食防御的相关特征(如球果种鳞厚度等)及球果重量、含有的种子数等方面都具有显著差异。较大的球果拥有更厚的种鳞,防御种子被取食的能力也更强。



图 2 红交嘴雀取食松果示意图
(仿 Benkman^[6])

Fig. 2 The feeding behavior of the Red Crossbill

3 讨 论

为了取食松科植物的种子,红交嘴雀进化出特异的侧交性喙,钳开球果种鳞取食种子时具有较高效率,而另一方面,云杉为抵御红交嘴雀的取食而进化出较厚的木质种鳞,两者存在协同进化关系^[15]。Benkman^[16]对红交嘴雀取食松树种子的效率进行了定义,即取食效率为单位时间内取食种子的干重 = 单位时间取食的种子数 × 单位种子干重。莲花山红交嘴雀在形态、喙型上显著小于北美的红交嘴雀,推测与其食物差异相适应。

莲花山红交嘴雀主要以云杉为食物,可能的原因是:(1)在莲花山针叶林与针阔混交林

中,云杉占 50% ~ 70% ,属于优势种,其球果产量比较稳定,而且云杉球果成熟掉落后,能在冬天保存种子至翌年。莲花山红交嘴雀喙型相对较小,适于取食种鳞厚度适中的云杉球果。(2) 莲花山的另外几种松科植物中,华山松种子较大,种鳞较厚,对于喙较小的莲花山红交嘴雀来说,取食相对困难;而且华山松球果成熟是在花

期的第二年^[17],每个球果含有的种子数也较少,不能为红交嘴雀提供稳定的食物来源;另外,在海拔相对较高的莲花山自然保护区核心区,华山松分布数量较少。紫果云杉、麦吊云杉等虽然有较小的种鳞,但是其种子也比较小,且在核心区分布相对较少。

表 3 莲花山 5 种松科植物球果量度分析
Table 3 Measurements of the cones of conifers in Lianhuashan

物种 Species	球果 Cones				种鳞 Scale			
	重量 Mass (g)	长 Length (cm)	含有 种子数 Number of kernels	种子 单位重 Mass per seed (mg)	重量 Mass (mg)	长 Length (mm)	宽 Width (mm)	厚 Depth (mm)
云杉 <i>Picea asperata</i>	16.53	10.21	174.2	3.81	72.02	16.20	14.37	1.61
麦吊云杉 <i>Picea brachytyla</i>	5.79	5.66	61.3	1.49	67.56	15.99	13.71	1.68
华北落叶松 <i>Larix principis-rupprechtii</i>	3.12	3.84	32.4	4.61	46.57	14.08	11.10	1.55
华山松 <i>Pinus armandii</i>	66.62	15.30	16.8	229.14	830.71	32.79	24.70	3.40
紫果云杉 <i>Picea purpurea</i>	3.23	4.81	32.8	1.09	35.31	12.12	10.89	1.34
<i>F</i>	532.0	286.9	34.8	1 962.6	606.1	550.5	446.4	97.7
<i>P</i>	<0.000 1	<0.000 1	<0.000 1	<0.000 1	<0.000 1	<0.000 1	<0.000 1	<0.000 1

所有变量数据为平均值, *F*、*P* 为单因素方差分析值。

All variables data are mean; *F*, *P* are values for the *F*-statistic and *P*-value for one-way ANOVA.

第三纪末至第四纪的更新世,受全球性气温下降的影响,云杉从高纬度及高海拔地区向低纬度和低海拔地区扩展;后随冰川的退缩和气温的回升,分布区又逐渐缩减,繁衍至今,形成了现代分布格局。在中国秦岭以南及东南部的平原和西南部的低山地区的晚更新世沉积物中,都曾发现云杉的花粉及球果^[18]。也就是说,云杉可能早在晚更新世已经在莲花山形成,为红交嘴雀的生存提供了稳定的食物来源。

红交嘴雀喙不同的侧交方向,可以减少不同个体取食同一松果时相互影响取食效率,因此关于喙侧交方向形成机制的研究有助于了解红交嘴雀对松果取食适应的种群调节。目前这种机制是随机决定,还是符合某种遗传规律(如孟德尔遗传或者伴性遗传),抑或如 Groth^[19]所言,是在喙发育过程的关键时期,受环境、不对称肌肉发育的影响等,尚无定论。莲花山红交嘴雀喙侧交方向与 Benkman^[20]在白翅交嘴雀 (*L. leucoptera*) 发现的 3:1 相似,而与

北美红交嘴雀的 1:1^[21] 相差甚远。由于数据有限,莲花山红交嘴雀喙侧交的机制还需要更多野外数据的说明,以及基因及蛋白质方面的相关研究。

Edelaar^[14]通过对红交嘴雀青藏亚种标本形态特征的统计分析,结合标本采集地的松科植物多样性,建议将其分为两支,较大的一支采集于四川、云南和甘肃,为 *L. c. bangsi* 亚种。按此假说,处在青藏高原东北边缘的莲花山的红交嘴雀,应该属于 *L. c. bangsi*,且以红杉 (*Larix potaninii*) 为主要食物。实际上,莲花山没有红杉的分布,莲花山红交嘴雀以云杉为主要食物,与该假说不符。因此,莲花山红交嘴雀的分类地位还存在问题,需要更大范围的标本采集及分子生物学研究的支持。(封面照片由方昀 2008 年 5 月 8 日摄于甘肃莲花山)

致谢 感谢德国美因茨大学 Jochen Martens 教授和美国怀俄明大学的 Craig W. Benkman 教授

对本工作的建议,王杰、杨陈、张学忠、罗培鹏等协助野外工作,以及莲花山自然保护区的大力支持。感谢杨小农绘制图片。

参 考 文 献

- [1] 付桐生,宋榆钧,高玮,等. 中国动物志:鸟纲:第十四卷. 北京:科学出版社,1998.
- [2] 郑作新. 中国鸟类分布名录(2版). 北京:科学出版社,1976.
- [3] Benkman C W, Miller R E. Morphological evolution in response to fluctuating selection. *Evolution*, 1996, 50 (6): 2499 - 2504.
- [4] Hahn T P. Reproductive seasonality in an opportunistic breeder, the red crossbill, *Loxia curvirostra*. *Ecology*, 1998, 79: 2365 - 2375.
- [5] Clouet M. The breeding biology of the common crossbill *Loxia curvirostra* in the central Pyrenees. *Bird Study*, 2000, 47: 186 - 194.
- [6] Benkman C W. Crossbill foraging behavior, bill structure, and patterns of food profitability. *Wilson Bull*, 1987, 99 (3): 351 - 368.
- [7] Benkman C W, Lindholm A K. The advantage and evolution of a morphological novelty. *Nature*, 1991, 349: 519 - 520.
- [8] Benkman C W. Adaptation to single resources and the evolution of Crossbill (*Loxia*) diversity. *Ecological Monographs*, 1993, 63(3): 305 - 325.
- [9] Benkman C W, Miller R E. Morphological evolution in response to fluctuating selection. *Evolution*, 1996, 50 (6): 2499 - 2504.
- [10] Benkman C W. The selection mosaic and diversifying coevolution between crossbills and lodgepole pine. *The American Naturalist*, 1999, 152(suppl): S75 - S91.
- [11] Benkman C W, Holimon W C, Smith J W. The influence of a competitor on the geographic mosaic of coevolution between crossbills and lodgepole pine. *Evolution*, 2001, 55(2): 282 - 294.
- [12] Benkman C W. Divergent selection drives the adaptive radiation of Crossbills. *Evolution*, 2003, 57(5): 1176 - 1181.
- [13] Groth J G. Evolutionary differentiation in morphology, vocalizations, and allozymes among nomadic sibling species in the North American red crossbill (*Loxia curvirostra*) complex. California: University of California Publication in Zoology, 1993, 127.
- [14] Edelaar P. Rediscovery of a second kind of crossbill for the Himalayan region, and the hypothesis that ecological opportunity drives crossbill diversification. *Ibis*, 2008, 150: 405 - 408.
- [15] Hulme P E, Benkman C W. Granivory // Herrea C, Pellmyr O. Plant-animal Interactions: An Evolutionary Approach. New York: Blackwell Scientific Publications, 2002, 132 - 154.
- [16] Benkman C W. Intake rates and the timing of Crossbill reproduction. *The Auk*, 1990, 107: 376 - 378.
- [17] 冯自诚,徐梦龙. 甘南树木图志(上). 兰州:甘肃科学技术出版社,1994.
- [18] 李楠. 论松科植物的地理分布、起源和扩散. *植物分类学报*, 1995, 33(2): 105 - 130.
- [19] Groth J G. Further information on the genetics of bill crossing in crossbills. *The Auk*, 1992, 109(2): 383 - 385.
- [20] Benkman C W. A 3:1 ratio of mandible crossing direction in white-winged crossbill. *The Auk*, 1988, 105: 578 - 579.
- [21] Benkman C W. Are the ratios of bill crossing morphs in Crossbills the result of frequency-dependent selection? *Evolutionary Ecology*, 1996, 10: 119 - 126.