

CHINA ALECTORIS BIOLOGY

中国石鸡

生物学



刘迺发 黄族豪 著



中国科学技术出版社

国家自然科学基金项目资助

[我国高山鹑类的比较系统地理学研究,批准号:30530130]

[大石鸡生态研究,批准号:39270120]

[我国石鸡属鸟类生态遗传研究,批准号:39870140]

[我国两种石鸡的渐渗杂交研究,批准号:30470242]

中国石鸡生物学

刘迺发 黄族豪 著

中国科学技术出版社

· 北 京 ·

图书在版编目(CIP)数据

中国石鸡生物学/刘迺发,黄族豪著. —北京:中国科学技术出版社,
2007. 4

ISBN 978 - 7 - 5046 - 4557 - 9

I. 中… II. ①刘… ②黄… III. 雉科 - 生物学 - 中国 IV. Q959.7
中国版本图书馆 CIP 数据核字(2007)第 045562 号

自 2006 年 4 月起本社图书封面均贴有防伪标志,未贴防伪标志的为盗版图书。

中国科学技术出版社出版
北京市海淀区中关村南大街 16 号 邮政编码:100081
电话:010-62103210 传真:010-62183872
科学普及出版社发行部发行
北京凯鑫彩色印刷厂印刷

*

开本:787 毫米×1092 毫米 1/16 印张:17.5 字数:300 千字
2007 年 5 月第 1 版 2007 年 5 月第 1 次印刷
定价:100.00 元
ISBN 978 - 7 - 5046 - 4557 - 9/Q · 129

(凡购买本社的图书,如有缺页、倒页、
脱页者,本社发行部负责调换)

序

中国是盛产鹑类的国家之一,世界 100 多种鹑类中,有四分之一分布在中国,8 种为特有种。大石鸡(*Alectoris magna*)就是仅产于我国青海柴达木盆地、青海东部、甘肃中部和宁夏六盘山的特有鸟类。它与石鸡(*Alectoris chukar*)共同栖息于我国北部多裸岩的山区和荒漠地区,曾是人们所熟悉的狩猎鸟,俗称“嘎嘎鸡”。然而,就鸟类分类学和生态学而言,尚存在许多有争议的科学问题。

兰州大学刘迺发教授长期从事中国石鸡的生态生物学研究,20 余年来,他深入到渺无人烟的荒山峻岭收集第一手材料,对石鸡的地理分布和亚种分化、起源和进化、栖息地选择、生理生态、繁殖生态进行了系统深入的研究。近年来,他进一步采用分子遗传学、分子系统地理学的理论和方法重新审视了有关问题,对有关两种石鸡的起源、分类和进化以及保护生物学所面临的问题提出自己的见解。其中有关大石鸡和石鸡分布的交汇地区的存在渐渗杂交现象,是我国鸟类学研究的新进展,这无疑会为我国鸟类分子遗传学研究提供新的思路。本书是以上研究成果的总结,它的出版对我国鸟类学研究会有一定的促进作用,这是令人十分欣喜的。

刘迺发教授是中国动物学会鸟类学分会副理事长,他治学严谨,学术思想活跃,非常关注国际鸟类学研究热点,始终坚持到艰苦的野外第一线收集资料,而且着力于利用分子生态学的手段解决宏观研究所提出的问题,这是值得学习的。希望本书的出版会对关心我国鸟类学事业的人有所启迪。

中国科学院院士
北京师范大学教授

郑光美

2006 年 7 月于北京

前 言

石鸡属(*Alectoris*) 鸟类隶属鸡形目(Galliformes) 雉科(Phasianidae), 是我国北方干旱、半干旱山地生态系统重要的组成成分, 在当地民众经济和生活 中占有一定的地位。早在 400 年前我国劳动人民就注意到了它们的经济价值。石鸡被李时珍列入《本草纲目》, 称为英鸡, 可入药。直到今天, 产地居民深秋、早冬常捕捉其用以补充动物性蛋白, 还有一部分进入市场出售, 换取货币, 以补家庭之需。

石鸡与人类关系虽然这样密切, 但国内对它们的科学研究并不多, 其分类 仍需深入研究, 对其生活史人们了解也不多。自 1980 年起, 本书作者首先 立项研究我国石鸡分类, 同时开始了生活史的野外调查, 1982 年发表了《石 鸡青海亚种生态》的报告, 报告中的“青海亚种”(*Alectoris graeca magna*) 即 目前分类中的大石鸡(*Alectoris magna*)。这篇报告丰富了我国石鸡生活史研 究的内容, 在大石鸡是开创性的工作。1984 年发表了《大石鸡分类地位研 究》的论文, 确定了大石鸡种的分类地位。这项研究用了地理分布、形态性 状、生态和行为性状、蛋清蛋白电泳结果, 阐明了大石鸡是独立的种。本项 研究采用的方法及学术思想, 不但 20 年后的今天, 而且在今后相当漫长的时 间内都可供动物分类学研究借鉴。20 年后 2004 年发表的《大石鸡亚种分化 和一新亚种描述》论文, 结束了大石鸡单型种的历史, 这项研究结合了形态 学和遗传学性状, 首次确定遗传性状识别亚种的标准, 亚种间 mtDNA 控制区 遗传间断。

25 年来笔者对于石鸡的研究得到国家自然科学基金面上项目、重点项 目和教育部高等学校博士点基金的多次资助, 研究了生态学、生态遗传、种 间渐渗杂交和分子系统地理学, 后 3 项研究在国内鸟类学领域是开创性的研 究, 开启了我国鸟类生态遗传、种间杂交和分子系统地理学研究的先河, 相信对中国鸟类研究会产生积极影响。这些研究成果一并被整理在本书中 的不同章节中, 以供读者参考, 批评指正。

在笔者进行石鸡各方面研究的同时, 国内有人总结了石鸡人工繁殖技 术、生理一些方面的研究, 国外有人研究了石鸡雏鸟恒温机制的确立和基础 代谢。也有人研究报道了石鸡属鸟类的系统发生, 欧洲石鸡的杂交。本书 吸收了这些研究成果, 并在书中注明了出处。

在研究石鸡的历程中, 得到中国鸟类学界郑作新、郑光美两位院士的支

持、帮助和指导。我与两位院士是在 1980 年夏天同一天不同时间不同地点认识的,之后的交往每次都受益匪浅。“大石鸡生态”和“分类地位”两篇启蒙之作都是已故郑作新院士审定并同意发表的,郑老用他那全国动物学家都熟悉的独具风格的笔迹写下了审稿意见,至今仍历历在目。每次去拜望郑老他都要询问研究状况,都要提到石鸡,并提出指导性的研究意见。郑老的学术思想、治学的严谨作风、对年轻人培养之切,令人得益,实为楷模。另一位是为本书作序的郑光美院士,认识郑先生是 1980 年夏,先生当时是国内知名的年轻鸟类学家。我国石鸡的研究同样得到了他的帮助,他以鸟类生态学家的睿智给我在石鸡生态的研究方面以启迪。

在本书出版之际,我诚挚感谢两位院士,也感谢参加项目研究的学生陈小勇、马新年、郑向阳,他们在大石鸡栖息地选择和生理学研究方面作出了贡献;还感谢侯鹏、陈妍珂和 Randi 三位博士在大石鸡种间渐渗杂交方面作出的贡献;还感谢黄族豪博士在大石鸡生态遗传和分子系统地理学研究方面作出的贡献。在本书成稿之后宋江平同学为本书打印给予了帮助,特别提出感谢。

在石鸡研究过程中,中国科学院动物研究所、西北高原生物研究所和兰州大学生命科学学院标本馆提供查看标本的方便。本书在写作过程中还参考了有关资料,在此一并感谢。

刘迺发
2007 年 3 月

摘 要

石鸡属(*Alectoris*)隶属鸡形目(Galliformes)雉科(Phasianidae),共有7个种,分布于我国的有两个种:石鸡(*A. chukar*)和大石鸡(*A. magna*),后者是我国的特有种,仅见于甘肃、青海和宁夏3个省、自治区。石鸡是广布种,广泛分布于我国北方。本书由7个部分17章组成,介绍我国石鸡科学研究的历史、分类学、生态学、生理学、细胞学、卵壳超微结构、种群遗传学、人工饲养和管理等方面的内容。

大石鸡曾被认为是石鸡的一个亚种,依据形态、叫声、地理分布和分子等证据,证明它们是独立的种。它们在形态上区别明显,石鸡个体较小,眼先白色,无黑色眼上纹;两胁黑色横斑较少;项圈黑色单层;大石鸡体型较大;眼先黑色,具黑色眼上纹;两胁横斑较多;项圈双层,外层红棕色。行为上它们的叫声不同,蛋清蛋白电泳差异显著,遗传变异差异显著。它们大约在早更新世开始分歧进化。受更新世第二寒冷期和青藏高原隆升的影响,大石鸡的祖先种群被早更新世的冰川隔离在柴达木盆地进化,成为我国特有种。

大石鸡分化成两个亚种,指名亚种(*A. m. magna*)和兰州亚种(*A. m. lanzhouensis*)。形态上兰州亚种体色更深,嘴高弓形,项圈前颈不变窄也不中断,地理分布上相互替代,无地理重叠。两个亚种间无共享单倍型,遗传分化显著,在系统树上它们各占一支,属于不同的进化显著单元。它们大约在50万年前开始分化。中更新世冰期,兰州亚种的祖先种群被隔离在兰州盆地,独立进化,形成新的亚种。

大石鸡不同生活史阶段选择不同的栖息地,春天集群期选择低海拔、近水源、地面环境空间异质性高的生境,繁殖期选择高海拔、远离水源、地面环境空间异质性低的栖息地;无论集群期还是繁殖期选择的栖息地植被相似。可利用的食物资源、天敌数量、水和大石鸡繁殖行为对大石鸡栖息地选择有显著影响。

大石鸡是集群性鸟,除产卵和孵化期外,其他时间都集群。大石鸡主要以植物为食,也吃少量昆虫,食物种类季节性变化明显。大石鸡繁殖期开始于3月底,单配制,雄鸟建巢;年产卵一窝,7~20枚,孵化期22~24天。雄鸟换羽较雌鸟早,雌鸟还在孵化,雄鸟便已开始换羽。初级飞羽离心换,次级飞羽向心换,中央尾羽离心换,外侧尾羽向心换。天敌、降水和人类捕猎是

大石鸡种群的限制因素。

石鸡生态习性与大石鸡相似。天敌、人类狩猎、干旱少雨和农药拌种是石鸡种群的主要限制因素。

石鸡雏鸟体重生长符合 Gompertz 曲线增长,同其他鸡形目鸟类相似,新孵出的幼鸟在温度适中区有较低的体温,一周龄前的幼鸟体温随环境温度的改变而变化。一周龄后,石鸡便开始逐步具备体温调节能力,体温持续稳定,静止代谢率持续下降,热传导趋于最小,静止代谢率分两个阶段,且第二阶段与体重相关。说明早成鸟体温调节是逐步完善的。

大石鸡成鸟静止代谢率有从春季到冬季呈递减的趋势,雌性递减的趋势明显,而冬季雄性高于雌性。繁殖期雌雄代谢率相似。换羽早期与换羽高峰期(9月)静止代谢率差异显著,换羽晚期(10月)代谢率极度下降,与换羽高峰差异显著。

大石鸡的心电图与家鸽及其他禽类的相似,但心率较快,平均为 337.4 次/min;P 波有时缺如,且电压很低;S 波倒立,或有时缺失,且电压明显高于其他各波。大石鸡温度适中区为 20~35℃。P 波、S 波和 T 波的电压值随实验温度的升高略有增加。实验温度低于适中区温度的下限时,心率加快,波间期减小。雌鸟的心率高于雄鸟,而雄鸟各波电压值高于雌鸟,雌鸟对低温适应能力高于雄鸟。

石鸡染色体数为 $2n=76$,大染色体 10 对,微粒状染色体 28 对。两种石鸡的卵壳由 5 层结构组成,包括护膜层、结晶层、栅栏层、乳突层和基帽层。壳膜由 3 层膜构成,外层和中层为网状纤维膜,内层为非纤维结构的光滑薄膜。石鸡的卵壳和壳膜结构与飞行相适应,在分类上具有一定的意义。

根据线粒体 DNA 控制区部分序列分析,石鸡 99 个样本共发现 30 个变异位点、30 种单倍型。7 个亚种间无共享单倍型。单倍型比例最高的是 C1,占 41.41%。大石鸡 98 个样本共发现 33 个变异位点、31 种单倍型,两个亚种间无共享单倍型。单倍型比例最高的是 M2,占 30.61%。

石鸡的遗传多样性与纬度和海拔负相关,与经度、温度和降水量正相关;而大石鸡的刚好相反。大石鸡适应低温少雨的环境,在这些地区遗传多样性高。温度和降水量是影响两种石鸡种群遗传多样性的重要气候因子,两种石鸡的遗传多样性都随温度变异系数和降水量变异系数的增加而降低,即在气候稳定的地区两种石鸡的种群遗传多样性较高。大石鸡沿扩散路线种群遗传多样性降低,结果支持冰期避难所作为遗传多样性中心的作用。

石鸡在我国共有 6 个亚种,其中的 5 个亚种在系统发生树上聚成两个分

支,形成2个亚种组,与其地理分布一致。其亚种分化主要受更新世第三、四寒冷期的作用。亚种间遗传分化显著,基因流受到限制,是不同的单系群。在系统地理结构上属于“系统发生不连续,具有空间隔离”的地理格局。陇东黄土高原石鸡华北亚种形成两个集群,其系统地理结构属于“系统发生连续,具有部分空间隔离”。华北亚种的这种地理结构是受中更新世以来冰期、泥石流和人类活动的影响而形成的。

122个大石鸡样本中有24个样本的mtDNA控制区基因呈石鸡的基因模式,而在99个石鸡样本中没有发现大石鸡的基因型,确定大石鸡和石鸡间的杂交是渐渗杂交。这种渐渗杂交主要是由性选择引起的。杂交个体与大石鸡的形态极为相似。渐渗杂交对大石鸡的影响非常大,一方面降低了大石鸡的种群遗传多样性,另一方面可能造成其局部的遗传灭绝。

石鸡属鸟类是我国北方重要的经济鸟类,具有较高的经济价值。但由于人口增加,土地开发导致的生境破坏和狩猎,各个种的种群数量下降,有些种类在原分布区的一些地区已经不见踪迹。为实现永续利用,有必要进行人工饲养。本书最后介绍石鸡繁殖群的建立和管理、卵的收集、清洁、熏蒸和保存、孵化、育雏和疾病防治等。

目 录

第一部分 我国石鸡的研究历史和研究方法

第一章 我国石鸡的研究历史	1
1 分类研究	1
2 生态和生活史研究	3
3 分子生物学研究	4
4 行为生态	5
5 生理研究	5
6 生物化学和细胞学研究	5
7 人工饲养	6
第二章 研究方法	8
1 生理生化研究方法	8
2 栖息地选择	10
3 分子生物学研究方法	12
4 卵壳和壳膜超微结构和功能的研究方法	20

第二部分 分类学

第三章 地理分布、分类、亚种分化和地理变异	23
1 地理分布	23
2 分类	24
3 亚种分化	29
4 地理变异	35
第四章 起源和进化	40
1 种的系统发生	40
2 大石鸡的起源和进化	43
3 石鸡的起源和进化	46

第三部分 生态学

第五章 栖息地选择	52
1 大石鸡栖息地选择	52
2 石鸡栖息地选择	60
3 石鸡和大石鸡栖息地选择的差异	65
第六章 行为和叫声	68
1 叫声	68
2 防御和攻击性行为	70
3 性行为	72
4 社会性行为	73
5 育雏和雏鸟的行为	74
6 集群和领地行为	76
7 其他行为	78
第七章 石鸡的生态	81
1 栖息环境	81
2 不同生境的分布数量	83
3 习性 & 活动规律	83
4 食性	85
5 繁殖	88
6 性炫耀行为	92
7 换羽	93
8 天敌及避敌行为	94
9 经济价值及种群限制因素	95
第八章 大石鸡的生态	97
1 栖息环境	97
2 习性	98
3 食性	99
4 繁殖	102
5 换羽	105

6 种群数量和限制因素	107
-------------------	-----

第四部分 生理学

第九章 石鸡的生理和营养	109
--------------------	-----

1 能量代谢和体温调节	109
2 石鸡的营养成分	119
3 石鸡体内的微量元素	119

第十章 大石鸡的静止代谢和心电规律	124
-------------------------	-----

1 大石鸡的静止代谢	124
2 大石鸡的心电活动	133

第五部分 细胞学和卵壳超微结构

第十一章 石鸡的细胞学	139
-------------------	-----

1 染色体数目	139
2 染色体量度和组型	139

第十二章 卵壳的超微结构和功能	143
-----------------------	-----

1 卵壳和壳膜的超微结构	143
2 卵壳和壳膜的适应	145
3 分类意义	148

第六部分 种群遗传学

第十三章 两种石鸡的比较遗传学	150
-----------------------	-----

1 石鸡属鸟类线粒体 DNA	150
2 石鸡和大石鸡 mtDNA 遗传变异比较	160
3 石鸡和大石鸡核基因遗传变异比较	163

第十四章 分子生态	173
-----------------	-----

1 石鸡的分子生态	174
2 大石鸡的分子生态	189

第十五章 分子系统地理学	210
1 系统地理学简介	210
2 第三纪晚期以来地理历史事件及冰期避难所	211
3 两种石鸡的系统发生与地理事件的关系	213
4 两种石鸡的亚种发生和地理事件的关系	214
5 两种石鸡的种群系统发生与地理分布格局关系	218
第十六章 两种石鸡的杂交	226
1 石鸡属鸟类的杂交	226
2 渐渗杂交	226
3 石鸡与大石鸡的渐渗杂交	227
4 杂种的遗传结构	231
5 杂种的形态特征	234
6 杂交种的系统发生	236
7 石鸡种间杂交带的形成	237
8 两种石鸡渐渗杂交的形成	238
9 基因渗入的意义	239
第七部分 人工饲养与管理	
第十七章 人工饲养和管理	244
1 繁殖群的建立和管理	244
2 卵的收集、清洁、熏蒸和保存	247
3 孵化	248
4 育雏	249
5 疾病防治	252
附录	259

Contents

Part I Study history and methods of *Alectoris* partridge in China

Chapter 1 Study history of <i>Alectoris</i> partridge in China	1
1 Taxonomy	1
2 Ecology and life history	3
3 Molecular biology	4
4 Behavior ecology	5
5 Physiology	5
6 Biochemistry and cytology	5
7 Artificial breeding	6
Chapter 2 Study methods	8
1 The study methods of physiology and biochemistry	8
2 The study methods of habitat selection	10
3 The study methods of molecular biology	12
4 The study methods of ultrastructures and functions of eggshell and shell membranes	20

Part II Taxonomy

Chapter 3 Geographic distribution, classification, subspecific differentiation and geographic variation	23
1 Geographic distribution	23
2 Classification	24
3 Subspecific differentiation	29
4 Geographic variation	35
Chapter 4 Origin and evolution	40
1 Species phylogeny	40
2 Origin and evolution of <i>Alectoris magna</i>	43
3 Origin and evolution of <i>Alectoris chukar</i>	46

Part III Ecology

Chapter 5 Habitat selection	52
1 Habitat selection of <i>Alectoris magna</i>	52
2 Habitat selection of <i>Alectoris chukar</i>	60
3 The differences of habitat selection between <i>Alectoris magna</i> and <i>A. chukar</i>	65
Chapter 6 Behavior and call	68
1 Call	68
2 Defensive and aggressive behavior	70
3 Sexual behavior	72
4 Social behavior	73
5 The behavior of foster and fledgling	74
6 The behavior of group and territory	76
7 Other behavior	78
Chapter 7 The ecology of <i>Alectoris chukar</i>	81
1 Habitat environments	81
2 The distributed amount in different habitat	83
3 Habit and active rule	83
4 Food	85
5 Reproduction	88
6 The behavior of sexual display	92
7 Moulting	93
8 Natural enemy and behavior of defend enemy	94
9 Economical value and limited factors on population	95
Chapter 8 The ecology of <i>Alectoris magna</i>	97
1 Habitat environments	97
2 Habit	98
3 Food	99
4 Reproduction	102
5 Moulting	105
6 Population size and its limited factors	107

Part IV Physiology

Chapter 9 Physiology and nutrition of <i>Alectoris chukar</i>	109
1 Energetic metabolism and body temperature regulation	109
2 Nutritional ingredient of <i>Alectoris chukar</i>	119
3 Microelement of <i>Alectoris chukar</i>	119
Chapter 10 Rest metabolic rate and electrocardiac activities of <i>Alectoris magna</i>	124
1 Rest metabolic rate of <i>Alectoris magna</i>	124
2 Electrocardiac activities of <i>Alectoris magna</i>	133

Part V Cytology and ultrastructure of eggshell

Chapter 11 Cytology of <i>Alectoris chukar</i>	139
1 Chromosome structure	139
Chapter 12 Ultrastructure and function of eggshell	143
1 Ultrastructure of eggshell and shell membrane	143
2 Adaptation of eggshell and shell membrane	145
3 Taxonomic significance	148

Part VI Population genetics

Chapter 13 Comparative genetics between <i>Alectoris magna</i> and <i>A. chukar</i>	150
1 Mitochondrial DNA of <i>Alectoris</i>	150
2 The comparison of mtDNA genetic variation between <i>Alectoris magna</i> and <i>A. chukar</i>	160
3 The comparison of nDNA genetic variation between <i>Alectoris magna</i> and <i>A. chukar</i>	163
Chapter 14 Molecular ecology	
1 Molecular ecology of <i>Alectoris chukar</i>	174
2 Molecular ecology of <i>Alectoris magna</i>	189
Chapter 15 Molecular phylogeography	210

1	The introduction of phylogeography	210
2	Geographic history affair and ice refuge	211
3	The relationship between species phylogeny of <i>A. magna</i> and <i>A. chukar</i> and geographic affair	213
4	The relationship between subspecific phylogeny of <i>A. magna</i> and <i>A. chukar</i> and geographic affair	214
5	The relationship between population phylogeny of <i>A. magna</i> and <i>A. chukar</i> and geographic distributed patterns	218
Chapter 16 The hybridization between <i>A. magna</i> and <i>A. chukar</i>		226
1	The hybridization among <i>Alectoris</i> partridge	226
2	Introgressive hybridization	226
3	Introgressive hybridization between <i>A. magna</i> and <i>A. chukar</i>	227
4	Genetic structure of hybrids	231
5	Morphological characters of hybrids	234
6	Phylogeny of hybrids	236
7	Formation of hybrid zone among <i>Alectoris</i> partridges	237
8	Formation of introgressive hybridization between <i>A. magna</i> and <i>A. chukar</i>	238
9	Significance of introgression	239

Part VII Artificial breeding and management

Chapter 17 Artificial breeding and management	244
1 Establish and management of reproductive group	244
2 Collecting, clearing, suffocating and preserving of egg	247
3 Hatch	248
4 Fost	249
5 Prevention and cure of ailment	252
Appendix: Published paper of <i>Alectoris</i> partridge	259