

若尔盖湿地骨顶鸡的繁殖生态及适应性探讨

肖玥, 赵晨皓, 刘伟, 吴永杰, 冉江洪*

(四川大学生命科学学院, 生物资源与生态环境教育部重点实验室, 成都 610065)

摘要: 本文研究了四川省若尔盖湿地骨顶鸡 *Fulica atra* 的繁殖生态, 讨论了骨顶鸡繁殖特征对高原的适应性。结果表明: 若尔盖骨顶鸡平均筑巢期为 $6.73 \text{ d} \pm 0.36 \text{ d}$, 平均巢底距水面距离平均为 $7.83 \text{ cm} \pm 0.64 \text{ cm}$, 未发现对旧巢重复利用的现象; 平均窝卵数 $5.83 \text{ 枚} \pm 2.15 \text{ 枚}$, 平均卵质量 $31.90 \text{ g} \pm 0.37 \text{ g}$, 平均孵卵时间 $26.64 \text{ d} \pm 2.83 \text{ d}$ 。与低海拔平原湿地相比, 高寒湿地繁殖的骨顶鸡窝卵数更少、孵化期更长, 并偏好植被盖度适中、紧邻植被且草较高的生境中营巢。主成分分析结果显示, 影响研究区域骨顶鸡巢址选择的主要因子是安全因子, 其次是交通因子与种内竞争因子。与平原地区繁殖的骨顶鸡相比, 若尔盖地区骨顶鸡在繁殖生态特征上呈现出对安全因子高度偏好的特点, 可能是其对高原多变气候环境和较高捕食压力的一种适应和选择策略。

关键词: 骨顶鸡; 若尔盖; 高寒湿地; 繁殖; 湿地鸟类; 巢址选择

中图分类号: Q959.7; Q958.1 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-7083(2017)02-0217-06

Reproduction Ecological Traits and Adaptation of *Fulica atra* in Zoige Plateau Wetland

XIAO Yue, ZHAO Chenhao, LIU Wei, WU Yongjie, RAN Jianghong*

(Key Laboratory of Bio-resources and Eco-environment of Ministry of Education, College of Life Sciences, Sichuan University, Chengdu 610065, China)

Abstract: The reproductive ecology and the adaptation to highland habitats of the common coot (*Fulica atra*) were studied in Zoige Plateau Wetland. The results showed that the average nesting period of coots in Zoige was $6.73 \text{ d} \pm 0.36 \text{ d}$, the average height of the nests above water was $7.83 \text{ cm} \pm 0.64 \text{ cm}$, the average clutch size was $5.83 \text{ eggs} \pm 2.15 \text{ eggs}$, the average mass of egg was $31.90 \text{ g} \pm 0.37 \text{ g}$, the average incubation time was $26.64 \text{ d} \pm 2.83 \text{ d}$, and no old nests were reutilized. Compared with the coots breeding in low plain wetland, the coots living in high and cold Zoige Plateau Wetland had smaller clutch size, longer hatching period, and preferred to nest in the habitat close to aquatic vegetation with moderate coverage and high height of water plants. The results of principal component analysis indicated that there were 3 principal components affecting the nest-site selection of the coots in Zoige Plateau Wetland: safety factor, traffic factor and intraspecific competition factor. When compared with the coots living in low plain wetland, coots in Zoige Plateau Wetland would choose the nest sites with better shelter and safety, and this might be an adaptation strategy under the variable climate of plateau and high predation pressure.

Keywords: *Fulica atra*; Zoige; alpine wetland; reproduction; wetland birds; nest-site selection

骨顶鸡 *Fulica atra* 又称白骨顶, 广泛分布于世界各地, 在我国主要繁殖于东北、河北北部、内蒙古、青海至新疆、西藏和四川等地的湖泊湿地 (International Union for Conservation of Nature, 2016)。骨顶鸡是湿地鸟类群落的主要组成物种, 也是湿地质量和湿地鸟类群落变化的指示性物种。由于骨顶鸡分布范围广, 且是湿地鸟类群落的重要组成物种, 国内外对其繁殖生态已有一定的研究。德国有繁殖期骨顶鸡的警戒行为及其影响因素的研究 (Randler, 2005a, 2005b, 2006); 阿尔

及利亚有骨顶鸡营巢、繁殖特征与巢址选择的研究 (Rizi *et al.*, 1999; Stanevičius, 2002); 波兰与土耳其开展过窝卵数与卵径、卵质量以及育雏数关系的研究 (Rek, 2010; Uzun *et al.*, 2010); 荷兰有食物丰富度的季节性变化对骨顶鸡繁殖成功的影响研究 (Brinkhof, 1997)。国内骨顶鸡的繁殖生态学研究主要集中在黑龙江安邦河保护区, 包括骨顶鸡的捕获量与食性 (李承龄, 江永生, 1989)、营巢及领域特征 (程鲲等, 2010)、巢址选择特征 (张微微等, 2010; 张微微, 2010)、种内巢寄生现象及其

收稿日期: 2016-09-14 接受日期: 2016-12-01

作者简介: 肖玥 (1991—), 女, 硕士研究生, 研究方向: 保护生物学, E-mail: xiaojf1234@163.com

* 通信作者 Corresponding author, E-mail: rjhong-01@163.com

抵御机制(张微微等,2011a)、对人为干扰的行为响应等(程鲲,2008;张微微等,2011a,2011b)。对不同生态环境下广布种的研究,不仅是丰富物种种群、生活史、分布等资料的基础,也是了解和比较物种在不同生态压力下的繁殖策略和进化适应,这对研究物种形成具有重要意义。目前的研究多集中于内陆低海拔平原湿地,而对高原高寒湿地生境中骨顶鸡的繁殖生态研究相对缺乏,仅在青藏高原开展的一项水鸟繁殖生态研究中有所涉及(Lu,2011)。

2014—2015 年的 4—8 月,在四川省若尔盖高原湿地对骨顶鸡的巢址选择特征及巢、卵、孵化率等繁殖生态学特征进行了较全面的观察研究,以了解高原高寒湿地生境下骨顶鸡的繁殖生态学特征,丰富该物种的基础生物学和生态学资料,为若尔盖湿地鸟类群落及湿地保护提供参考;在此基础上比较骨顶鸡在不同海拔湿地生境下的繁殖生态学特点,了解本物种在不同环境中的繁殖策略进化。

1 研究区域概况

若尔盖湿地是我国面积最大、分布最集中的高原泥炭沼泽区,属高原寒温带湿润气候,春季气温回升缓慢,倒春寒频繁,解冻期长;年均温 0.7℃,年降水量 493.6~836.7 mm,相对湿度 78%(中国林业网,2009)。本研究选择在若尔盖湿地内骨顶鸡分布相对集中的幕错干湖展开。幕错干湖地理坐标

102.533 62°~102.551 38°E,33.979 10°~33.986 28°N,海拔 3 430 m,属四川省阿坝藏族羌族自治州若尔盖县麦溪乡,面积 88.917 hm²、周长 3 990 m。湖中主要包括毛果苔草-睡菜和木里苔草-条叶垂头菊 2 类植被群落。栖居的水鸟有黑颈鹤 *Grus nigricollis*、大天鹅 *Cygnus cygnus*、赤麻鸭 *Tadorna ferruginea*、白琵鹭 *Platalea leucorodia* 等,湖周有狼 *Canis lupus*、藏狐 *Vulpes ferrilata* 等肉食性哺乳动物活动。

骨顶鸡是该湖泊内常见的夏候鸟,通过实地调查和对周边居民的访问确定,骨顶鸡每年 3 月迁入、11 月离开;3、4 月集群活动,4 月开始分群,产卵期通常为 5—7 月,育幼期通常为 6—8 月,9、10 月重新开始集群,准备迁徙。

2 研究方法

在 2014 年 4—8 月和 2015 年 4—8 月,通过望远镜在幕错干湖观察骨顶鸡的繁殖行为,发现巢后,按顺序编号。在不干扰其繁殖行为的前提下进入湖泊对其巢址进行 GPS 定位,测量其巢特征参数和生境参数,记录其窝卵数并测量卵数据,记录幼雏孵化数及育成幼鸟数。

2.1 巢及巢址选择

在测量卵的同时,对巢及巢址相关数据进行测量,每巢每次测量时间保证小于 10 min,以尽量避免对骨顶鸡造成干扰。相关调查测量参数详见表 1。

表 1 巢址选择的调查参数和测量方法
Table 1 The parameters of nest-site selection and sampling methods

调查参数	测量方法	备注
1. 巢址 GPS 位点	GPS 记录仪	
巢长	钢卷尺测量,精确至 1 cm	
2. 巢特征	巢宽	钢卷尺测量,精确至 1 cm
	巢高	钢卷尺测量,精确至 1 cm
	巢底距水面距离	钢卷尺测量,精确至 1 cm
	水深	钢卷尺测量,精确至 1 cm
	巢周平均草高	钢卷尺测量,精确至 1 cm
3. 巢生境特征	最近植被距离	钢卷尺测量,精确至 1 cm
	最近明水面距离	钢卷尺测量,精确至 1 cm
	植被盖度	目测法,精确至 5%
	明水面占比	目测法,精确至 5%
	最近同种巢距离	GPS 定位后使用 ArcGIS 测量

2.2 产卵与育雏

观察发现骨顶鸡虽然是一种不同步孵化的鸟类,但其产卵时间相对集中,一般产卵期不超过 5 d。产卵间隔在 1 min(前后 2 枚卵接连产下)至 3 d 内,一般为数小时,因此最后一枚卵产下 3 d 后,即可认

为雌鸟产卵完毕。在每一繁殖对产卵完毕后,记录其窝卵数,使用游标卡尺测量卵径(长×宽,精确至 0.01 cm),使用便携电子秤测量卵质量(精确至 0.01 g)。过往研究发现(张微微等,2011a),骨顶鸡中存在同类巢寄生现象,寄生卵与宿主卵在卵色上

有显著差异,且宿主对寄生卵有拒绝行为。据此,判断若尔盖骨顶鸡巢是否被同类巢寄生。

从每巢第一只幼鸟孵化日起,对该巢幼雏孵化数进行直接计数,直至不再有新的幼鸟孵出。骨顶鸡雏鸟成长至2月龄后,与成鸟在形态、行为上几乎无区别,因此若幼鸟存活至2月龄,即认为其繁殖成功。计数每巢成功生长至2月龄的幼鸟数量。

2.3 统计分析

数据统计在 SPSS 22.0 中进行。统计骨顶鸡巢特征变量和卵变量的平均数、标准差;计算每巢孵化率与育雏成功率,统计其平均数;验证骨顶鸡巢在各生境变量上的分布是否符合正态分布,若是,则以5%分布为界限,将各生境变量划分分段,以找出骨顶鸡对每个生态因子的集中利用区间。巢址选择参照丁长青和郑光美(1997)采用主成分分析(PCA),将可能影响巢址选择且又相互关联的多个生境变量进行降维(Abdi & Williams, 2010),确定影响骨顶鸡巢址选择的主成分。

3 研究结果

3.1 巢址选择

骨顶鸡巢周生境因子最大值、最小值、平均数及标准差如表2所示。

表2 60个骨顶鸡巢的生境变量

Table 2 The habitat variables of 60 nests of *Fulica atra*

生境变量	有效巢/个	最小值	最大值	平均数	标准差
水深/cm	60	2.00	26.00	10.726 7	5.603 42
巢周平均草高/cm	60	16.00	68.00	35.216 7	9.849 88
明水面占比/cm	60	0.25	0.95	0.615 0	0.169 07
植被盖度/cm	60	0.05	0.75	0.385 0	0.169 07
最近植被距离/cm	60	0.00	5.00	0.250 0	1.098 92
最近明水面距离/cm	60	0.00	30.00	7.833 3	9.359 43

以各生境因子对60个巢进行频率分析显示:骨顶鸡在进行巢址选择时,偏好紧邻植被、距离明水面较近、植被盖度与明水面占比适中、草高较高(>25 cm)的生境,对水深则没有明显偏好(表3)。

主成分分析得到7个主成分,其中特征值>1的主成分3个,累积贡献率达到77.130%。选取绝对值权重>0.6的因子作为该主成分的权系数。第一主成分贡献率为47.186%,其中绝对值权重较大的权系数为水深、巢周平均草高、植被盖度和明水面占比,这4项都与骨顶鸡巢址的安全性有关,归纳为安全因子;第二主成分贡献率为15.301%,其中最近明水面距离绝对值权重较大,这与骨顶鸡幼鸟出巢的交通便利性有关,归纳为交通因子;第三主成分

贡献率为14.643%,其中绝对值权重较大的权系数为最近植被距离和最近同种巢距离,这2个因子与骨顶鸡的种内竞争有关,归纳为种内竞争因子(表4)。

表3 骨顶鸡巢中各生境变量的分布和比例

Table 3 The distribution and proportion of 60 nests of *Fulica atra* divided by habitat variables

生境变量	分段区间	
	≤25	>25
巢周平均草高/cm	≤25	>25
该区间巢个数/个(比例)	3(5%)	57(95%)
巢周明水面占比/%	>85 或 <35	35~85
该区间巢个数/个(比例)	4(6.67%)	56(93.33%)
巢周植被盖度/%	>65 或 <15	15~65
该区间巢个数/个(比例)	4(6.67%)	56(93.33%)
最近明水面距离/cm	>30	≤30
该区间巢个数/个(比例)	0	60(100%)
最近植被距离/cm	>5	≤5
该区间巢个数/个(比例)	0	60(100%)
水深/cm	2~26	
该区间巢个数/个(比例)	分布没有明显偏向性	

表4 骨顶鸡巢址选择的主成分

Table 4 The principal component analysis of 7 habitat variables of *Fulica atra*'s nests

生境变量	主成分		
	1	2	3
水深	0.735	-0.282	-0.054
巢周平均草高	0.879	0.042	0.150
植被盖度	0.938	0.232	0.061
明水面占比	-0.938	-0.232	-0.061
最近植被距离	-0.177	0.436	0.760
最近明水面距离	-0.426	0.613	-0.031
最近同种巢距离	-0.133	-0.563	0.643

3.2 巢特征

骨顶鸡巢为近圆形盘状漂浮巢,用枯草作为巢材,将其缠绕在水生植物的枝干上。骨顶鸡每年均筑新巢,筑巢期平均为6.73 d ± 0.36 d (n = 27),未发现对旧巢重复利用的现象。

2014年和2015年6—7月,对60个骨顶鸡巢的数据统计:平均巢长33.17 cm ± 0.68 cm,平均巢宽31.80 cm ± 0.61 cm,平均巢高9.36 cm ± 0.71 cm;平均巢底距水面距离7.83 cm ± 0.64 cm(表5)。

表5 骨顶鸡的巢特征

Table 5 Nest characteristics of *Fulica atra*

巢特征	有效巢/个	最小值	最大值	平均数	标准差
长/cm	60	18.00	44.00	33.16	0.68
宽/cm	60	17.00	43.00	31.80	0.61
高/cm	60	1.50	22.00	9.36	0.71
巢底距水面距离/cm	60	1.00	19.00	7.83	0.64



图 1 骨顶鸡的巢和卵
Fig. 1 Nests and eggs of *Fulica atra*

3.3 卵

骨顶鸡卵为灰白色或淡褐色(图 1),表面布满污褐色斑点,在窝中紧贴为一层摆放,窝卵数最少 4 枚,最多 10 枚,平均窝卵数为 5.83 枚 ± 2.15 枚 (n = 18)。观察发现,从第一枚卵孵出到最后一枚卵孵出,间隔在 3 d 以内。卵的测量结果见表 6。

表 6 骨顶鸡的窝卵数和卵变量
Table 6 The clutch size and egg variables of *Fulica atra*

卵数据	有效数量	最小值	最大值	平均数	标准差
窝卵数/枚	18 个巢	4	10	5.83	2.15
卵长/cm	105 枚	3.86	5.98	5.37	0.56
卵宽/cm	105 枚	2.52	3.94	3.39	0.29
卵质量/g	105 枚	27.12	38.14	31.90	0.37

3.4 孵化率及育雏成功率

骨顶鸡孵化期主要集中在 5—7 月,产下第一枚卵后(或是全部产完后)开始孵卵,孵卵时间 26.64 d ± 2.83 d(n = 18)。

2014—2015 年所观察的 18 个骨顶鸡繁殖对共产下 105 枚卵,孵化率和育雏成功率见表 7。

成功孵化卵 83 枚,平均孵化成功率 79.05%。未成功孵化的卵 22 枚,其中 18 枚经过整个孵卵期未孵出幼鸟,4 枚被普通燕鸥 *Sterna hirundo* 捕食。2 个繁殖对育雏完全成功(距幼鸟出壳 2 个月后,全部雏鸟均存活,成功率 100.00%),其余繁殖对均为部分成功,平均育雏成功率 59.04%,最低的仅 25.00%。夭折幼鸟 34 只,其中 16 只被黑颈鹤捕食,

表 7 18 个骨顶鸡繁殖对的孵化率和育雏成功率
Table 7 The hatching rate and fledging success of 18 *Fulica atra* pairs

年份	繁殖对数/个	产卵数/枚	孵出卵数/枚	育成幼鸟数/只	平均孵化率/%	平均育雏成功率/%
2014 年	8	48	37	22	77.08 ± 8.24	59.50 ± 38.12
2015 年	10	57	46	27	80.70 ± 6.38	58.70 ± 24.37
平均数	9	52.5	41.5	24.5	79.05 ± 5.46	59.04 ± 41.21
合计	18	105	83	49	79.05	59.04

占死亡率的 47.06% ;3 只被水草缠住死在巢周,占死亡率的 8.82% ;其余死亡原因未知。

幼鸟出壳后,当日或次日即可下水跟随双亲进行觅食。育雏期间由双亲其中一方离巢觅食,雏鸟跟随另一亲鸟在巢域内活动。5~7 日龄前,幼鸟主要靠亲鸟饲喂,其后雏鸟逐渐开始自行觅食。由于雏鸟发育不完善,无法像亲鸟一样潜入水下,在整个育雏期,亲鸟潜入水下带回藻类、蠕虫或啄断的草茎饲喂雏鸟的现象持续发生,直至 2 月龄前后,幼鸟基本能独立活动为止。

4 讨论

骨顶鸡选择巢址时首先考虑安全因子,其次是交通因子与种内竞争因子。骨顶鸡偏好植被盖度与明水面占比适中、紧邻植被且距离明水面较近、草高较高(>25 cm)的生境筑巢,对水深无明显偏好,水深仅 2 cm 处也有骨顶鸡筑巢。前人研究认为骨顶鸡偏好在植被高度适中、密度较低、盖度较低,距离明水面较近且水深在 0.5 m 左右的区域筑巢(Stanevičius, 2002; 张微微等, 2010), 与本研究结果有一定差异,这可能与调查区域的生境和捕食压力差异有关。骨顶鸡出生不久即下水跟随亲鸟觅食,巢穴距离明水面太远,可能会消耗幼鸟的体力,对幼鸟的存活不利。观察中也曾发现有 3 只幼雏因被巢周围的水草缠绕、无法挣脱而死亡。早前研究发现多数骨顶鸡巢一侧有用枯芦葶、枯狭叶香蒲叶等沿巢缘搭至水面的通道,供骨顶鸡成鸟与雏鸟进出(张微微, 2010), 本研究也观察到骨顶鸡的巢具有这一结构,这表明交通便利性也是骨顶鸡进行巢址选择的影响因素之一。

骨顶鸡是一种种内竞争较激烈的鸟类,在整个繁殖期都频繁观察到其与相邻巢域的同类做出各种威胁性展示乃至打斗的现象。这可能是由于骨顶鸡具有种内巢寄生行为,加强对同类的驱赶能有效降低被巢寄生的机率。过于临近的巢址与高巢址密度无疑会增大骨顶鸡巢址的重合程度从而增加种内竞争,而卷入巢域斗争的骨顶鸡幼鸟很可能受伤死亡。因此,种内竞争因子成为骨顶鸡进行巢址选择的又一重要因子,距离同类巢较远的生境往往更容易被骨顶鸡选择利用。

研究发现骨顶鸡巢内径(巢长与巢宽)变化范围不大,而巢高变化较大。这一结果与 Rek (2010) 的研究结果一致。若尔盖高原湿地繁殖的骨顶鸡窝

卵数为 4~10 枚,平均为 5.83 枚 \pm 2.15 枚 ($n=18$), 小于黑龙江种群的 6~17 枚,平均 8.77 枚 \pm 0.238 枚 ($n=75$) (张微微, 2010) 和土耳其种群的平均 6.60 枚 \pm 0.34 枚 ($n=23$) (Rek, 2010)。若尔盖湿地骨顶鸡的孵化期平均为 26.64 d \pm 2.83 d ($n=18$), 略长于中高纬度黑龙江与波兰种群的平均孵化期(25 d)。我们认为这与地处高原的若尔盖年均温(0.7 °C)明显低于其他地区有关,位于平原地区的东北安邦河年均温 2.5 °C (张微微, 2010), 位于地中海周边的土耳其的年均温 17.2 °C (Rek, 2010)。在若尔盖繁殖的骨顶鸡产卵数较少,环境温度较低,卵孵化时间更长。Lack (1985) 认为窝卵数是在自然选择的作用下形成的,由亲鸟的抚幼行为所付出的代价和收益所决定。产卵阶段亲鸟的繁殖投入体现了质量与数量的折中平衡,一方面尽量提高卵的数量,但在保障卵质量的前提下,窝卵数又不能过高,因为亲鸟的饲喂能力、食物资源和它们保护雏鸟的能力有限,每种鸟必然具有一个最优的窝卵数。在最优窝卵数时亲鸟能养育出数量最多的后代,即此时亲鸟的繁殖效率最高(Lack, 1985)。在过往对雁形目 Anseriformes 与雀形目 Passeriformes 的研究中,都发现了鸟类窝卵数与巢域的捕食风险间存在负相关关系(Slagsvold, 1982; Arnold, 1987; Eggers, 2006), 并提出了鸟类最优窝卵数与捕食风险关系的假说,认为高捕食风险是限制鸟类窝卵数的最重要因素,二者往往表现出负相关(Lima, 1987)。因此,造成若尔盖骨顶鸡窝卵数较少的另一个原因可能是当地骨顶鸡雏鸟面对相当大的天敌捕食风险(夭折的雏鸟 47.06% 死于黑颈鹤捕食),因而采取了产较少卵(减少数量),并加大对每只雏鸟的育幼投入(加强质量)的繁殖 K 策略。另外,有假说认为导致鸟类产生巢寄生行为的一个重要原因是“卵超过巢的容纳量”,认为巢寄生是由于巢址资源有限导致巢少卵多,多余的卵不得不产在有限的巢里(Arnold & Owens, 2002)。若尔盖骨顶鸡产卵数较少,平均窝卵数 5.32 枚,调查也未发现种内巢寄生现象;而扎龙地区种内巢寄生较普遍,平均窝卵数 8.77 枚。这一结果表明骨顶鸡中巢寄生的出现可能符合“巢容纳量”假说。

致谢:本研究的开展需要感谢若尔盖湿地国家级自然保护区管理局的领导俄尔、咏秀及全体同事,他们提供的保护站为我们的研究人员解决了住宿的后顾

之忧,并为我们深入保护区开展研究提供了诸多便利。

参考文献:

- 程鲲, 马建章, 李金波, 等. 2010. 黑龙江安邦河自然保护区白骨顶营巢及领域特征[J]. 四川动物, 29(3): 372-375.
- 程鲲. 2008. 自然保护区生态旅游特征界定及旅游活动对白骨顶繁殖行为的影响[D]. 哈尔滨: 东北林业大学.
- 丁长青, 郑光美. 1997. 黄腹角雉的巢址选择[J]. 动物学报, 1: 27-33.
- 李承龄, 江永生. 1989. 骨顶鸡的捕获量与食性[J]. 野生动物学报, 4: 11-12, 39.
- 张微微, 马建章, 李金波. 2010. 骨顶鸡(*Fulica atra*)的巢址选择研究[J]. 东北师大学报(自然科学版), 42(3): 114-120.
- 张微微, 马建章, 李金波. 2011a. 骨顶鸡的种内巢寄生现象及其抵御机制初探[J]. 动物学杂志, 46(6): 19-23.
- 张微微, 马建章, 李金波. 2011b. 骨顶鸡等游禽对不同的人为干扰的行为响应[J]. 生态学报, 31(6): 1695-1702.
- 张微微. 2010. 骨顶鸡的繁殖行为及其对人为干扰的响应[D]. 哈尔滨: 东北林业大学.
- 中国林业网. 2009. 四川若尔盖湿地国家级自然保护区[R/OL]. (2009-6-4) [2016-6-9]. <http://www.forestry.gov.cn/portal/bhxx/s/660/content-100872.html>
- Abdi H, Williams LJ. 2010. Principal component analysis [J]. Wiley Interdisciplinary Reviews Computational Statistics, 2(4): 433-459.
- Arnold KE, Owens IPF. 2002. Extra-pair paternity and intraspecific brood parasitism; life history, parental care and the risk of retaliation [J]. Proceedings of the Royal Society of London B, 269: 1263-1269.
- Arnold TW, Armstrong T. 1987. Egg viability, nest predation, and the adaptive significance of clutch size in prairie ducks [J]. American Naturalist, 130(5): 643-653.
- Brinkhof MWG. 1997. Seasonal variation in food supply and breeding success in European coots *Fulica atra* [J]. Ardea, 85(1): 51-65.
- Eggers S, Griesser M, Nystrand M, et al. 2006. Predation risk induces changes in nest-site selection and clutch size in the Siberian jay [J]. Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences, 273(1587): 701-706.
- International Union for Conservation of Nature. 2016. The IUCN Red List [EB/OL]. (2016-9-4) [2016-9-4]. <http://www.iucnredlist.org/>.
- Lack D. 1985. The natural regulation of animal numbers [M]// Cody ML. Habitat selection in birds. Oxford: Oxford University Press.
- Lima SL. 1987. Clutch size in birds: a predation perspective [J]. Ecology, 68(4): 1062-1070.
- Lu X. 2011. Reproductive ecology of three Tibetan waterbird species, with special reference to life-history alterations along elevational gradients [J]. Zoological Studies, 50(2): 192-202.
- Randler C. 2005a. Coots *Fulica atra*, reduce their vigilance under increased competition [J]. Behavioural Processes, 68(2): 173-178.
- Randler C. 2005b. Vigilance during preening in coots *Fulica atra* [J]. Ethology, 111(2): 169-178.
- Randler C. 2006. Disturbances by dog barking increase vigilance in coots *Fulica atra* [J]. European Journal of Wildlife Research, 52(4): 265-270.
- Rek P. 2010. Testing the relationship between clutch size and brood size in the coot (*Fulica atra*) [J]. Journal of Ornithology, 151(1): 163-168.
- Rizi H, Benyacoub S, Chabi Y. 1999. Nesting and reproductive characteristics of coots *Fulica atra* breeding on two lakes in Algeria [J]. Audeola, 46(2): 179-186.
- Slagsvold T. 1982. Clutch size variation in passerine birds: the nest predation hypothesis [J]. Oecologia, 54(54): 159-169.
- Stanevičius V. 2002. Nest-site selection by coot and great-crested grebe in relation to structure of halophytes [J]. Acta Zoologica Lituanica, 12(3): 265-275.
- Uzun A, Uzun B, Kopij G. 2010. The effect of clutch size on egg and hatchling mass and measurements in the common coot *Fulica atra* [J]. Ekoloji, 19(74): 160-163.