

不同气味对虎皮鹦鹉取食行为影响

赵雪琪^① 于江萍^① 王翌^② 吴剑锋^③ 董春光^① 王海涛^{①*}

① 东北师范大学生命科学学院 长春 130000; ② 北华大学理学院 吉林 132013; ③ 吉林市野生动物保护站 吉林 132011

摘要: 研究发现许多鸟类具有发育良好的嗅觉系统, 但气味是否影响鸟类取食行为的研究报道较少。本研究开展了长尾林鸮 (*Strix uralensis*)、金雕 (*Aquila chrysaetos*)、家犬和家猫的粪便气味以及香水和香烟的气味对虎皮鹦鹉 (*Melopsittacus undulatus*) 取食行为影响的比较研究。研究发现, 虎皮鹦鹉在香水气味下的取食意图显著低于长尾林鸮粪便气味和无气味对照; 在金雕粪便、猫粪便、香水及香烟气味下的取食频次显著低于无气味对照, 同时香水及香烟气味下的取食频次显著低于长尾林鸮粪便气味, 说明虎皮鹦鹉可能通过气味识别潜在的风险, 进而调整取食行为。

关键词: 虎皮鹦鹉; 觅食行为; 捕食者躲避; 嗅觉

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2022) 04-579-06

Effects of Different Odors on Feeding Behavior of Budgerigar

ZHAO Xue-Qi^① YU Jiang-Ping^① WANG Yi^② WU Jian-Feng^③
DONG Chun-Guang^① WANG Hai-Tao^{①*}

① *Life Sciences College, Northeast Normal University, Changchun* 130000; ② *College of Science, Beihua University, Jilin* 132013;

③ *Jilin City Wildlife Protection Station, Jilin* 132011, China

Abstract: [Objective] The sense of smell of most birds has been considered to be degraded, although some bird species have well-developed olfactory organs. While, a few studies reported whether odors can affect the feeding behavior of birds. Here, we aimed to test whether feeding behavior of Budgerigars (*Melopsittacus undulatus*) can be affected by six odors, including feces of Ural Owl (*Strix uralensis*), feces of Golden Eagle (*Aquila chrysaetos*), feces of domestic dog and feces of domestic cat, as well as perfume and cigarettes. **[Method]** Before the experiment, one of those six odor sources was placed on the lower layer of the double-layer food box (custom-made, with 225 air vents between the layers), and seeds were placed on the upper layer. A Budgerigar (starvation treatment for 4 hours) was individually transferred to an observation cage. After a 5 minutes, a double-layer food box was placed in the observation cage, and then we observed the behaviors of the target Budgerigar for 15 minutes. In addition, an odorless control group was established at the same time. Each bird received all 7 types of odor experiments, while the order of treatments was random. During observation period, we recorded the distance between the Budgerigar and the food box, and counted

基金项目 吉林省教育厅科学技术研究项目 (No. JJKH20190281KJ);

* 通讯作者, E-mail: wanght402@nenu.edu.cn;

第一作者介绍 赵雪琪, 女, 本科生; 研究方向: 鸟类生态学; E-mail: zhaoxq590@nenu.edu.cn.

收稿日期: 2021-11-15, 修回日期: 2022-03-22 DOI: 10.13859/j.cjz.202204011

the number of feeding times of Budgerigar. The cumulative link mixed model with logit-link function was used to analyze the feeding willingness (whether closed to the food box) (Fig. 1) and feeding level of Budgerigars (low level, the feeding frequency was 0; medium level, the feeding frequency was between 1 - 10; high level, the feeding frequency was > 10) under different odors. In the models, treatment and sex were treated as fixed terms and ID was a random term. If there was a significant effect of treatment, we further performed post hoc pairwise comparisons and used false discovery rate control to adjust *P* values. **[Results]** There were significant differences in the feeding intentions and feeding level of Budgerigars under different odor exposures. Except the feeding intention under the odor of perfume was significantly lower than that of the odorless control and the odor of Ural Owl feces, there was no difference in feeding intention between any other two treatments (Fig. 2). The feeding level of Budgerigars under the odor of Golden Eagle feces, cat feces, perfume, and cigarette was significantly lower than that of the odorless control, and the feeding level under the odor of perfume or cigarette was significantly lower than that of odor of Ural Owl feces (Fig. 3). In addition, there was no difference in feeding level between any other two treatments. **[Conclusion]** Our results showed that the Budgerigars performed different feeding behaviors under different odors. Here, we suggested that the Budgerigars might be able to assess the potential predation risks in the environment by odors and then adjust their feeding behaviors.

Key words: Budgerigar; Foraging behavior; Predator avoidance; Olfactory

嗅觉作为感官之一，对大多数动物的生存发挥着重要作用，包括哺乳类、鱼类及昆虫等 (Janssen et al. 2014, Santacà et al. 2019, Sørensen et al. 2019)。多数鸟类曾被认为不能分辨不同气味，但研究证实许多鸟类具有发育良好的嗅觉感知系统 (Rajchard 2008)，且部分鸟类可依靠嗅觉导航 (Rajchard 2008)、识别个体和配偶 (Bonadonna et al. 2004)、选择筑巢材料等 (Gwinner et al. 2007)。因此，鸟类可能利用视觉、嗅觉或二者的信号组合等来获取食物，如南卡拉卡拉鹰 (*Caracara plancus*) 的嗅觉和视觉可起到同等作用 (Potier et al. 2019)。此外，部分鸟类可对食物气味及其主要成分的化学气味作出反应，如白鹳 (*Ciconia boyciana*) 能识别鲜割青草的气味，会被其主要挥发物乙酸己烯酯等吸引 (Wikelski et al. 2021)。

动物取食过程中需面对来自复杂环境中的捕食风险，如空中和地面的捕食者等。静息的鸟类可避开大部分视觉定向的捕食者，但四处移动搜寻食物通常会增加被捕食者发现的几率 (Werner et al. 1993)。因此，鸟类需对环境中

的捕食风险及觅食代价和收益进行评估，从而决定觅食地点、食物种类、取食方式等，即觅食-捕食风险权衡 (Lima et al. 1990)。如，苍鹭 (*Ardea cinerea*) 在鹰捕食较频繁时，会改变觅食时间和地点，选择食物更少但更安全的觅食场所 (Caldwell 1986)。此外，研究发现捕食者的气味可抑制鸟类的取食活动、减少对食物的选择和促使个体转移到较为安全的地点等 (Lima et al. 1990, Charalabidis et al. 2017)。如，蓝山雀 (*Cyanistes caeruleus*) 会减少在含有捕食者气味巢箱的停留时长 (Amo et al. 2008)，大山雀 (*Parus major*) 不会在含有捕食者气味的巢箱中过夜 (Amo et al. 2011)。然而，气味对鸟类觅食行为影响相关研究较少，许多鸟类取食行为是否受气味影响仍不清楚。

虎皮鹦鹉 (*Melopsittacus undulates*) 为鸮形目小型攀禽，研究发现其能通过性腺分泌物如十八醇、十九醇等辨别雄雌个体 (Zhang et al. 2010)，说明可能具有良好的嗅觉通讯能力或感知能力。本研究通过分析虎皮鹦鹉在不同气味源下的取食情况，探讨气味对其觅食行为的影响。

1 实验方法

1.1 实验对象及饲养

本研究以购于花鸟鱼市场的成年虎皮鹦鹉（雌、雄各 14 只）为研究对象。利用环志（紫、蓝、红）对个体进行标记，分别单只饲养于行为研究室中 90 cm × 40 cm × 50 cm 笼中。笼与笼间以木板隔开，以防止个体间的交流。饲养笼中放置定制食盒、水盒及站杆。每天 12:00 时饲喂定量饲料，食物主要包括稻米、谷子、瓜子，每周定量喂食一次青菜、水果或滋养丸（购于本地花鸟鱼市场），以保证营养均衡。

1.2 实验材料及步骤

行为观察室中放置一个 90 cm × 40 cm × 50 cm 鸟笼，将 6 cm × 6 cm × 4 cm 的透明定制食盒放置于鸟笼一侧（图 1）。定制食盒由上下两部分组成，中间隔板上以 15 × 15 排列开设 225 个小孔，允许气味扩散，上部盛放食物，下部盛放气味源。气味源有 6 种，分别代表虎皮鹦鹉的 3 种不同类型的潜在捕食者：长尾林鸮 (*Strix uralensis*) 和金雕 (*Aquila chrysaetos*) 的粪便，样品由吉林市野生动物保护站提供，2 种猛禽自然条件可捕食雀形目鸟类，是对虎皮鹦鹉具有一定潜在威胁的空中捕食者；家犬和家猫的粪便，2 种最为常见的人类宠物，常捕

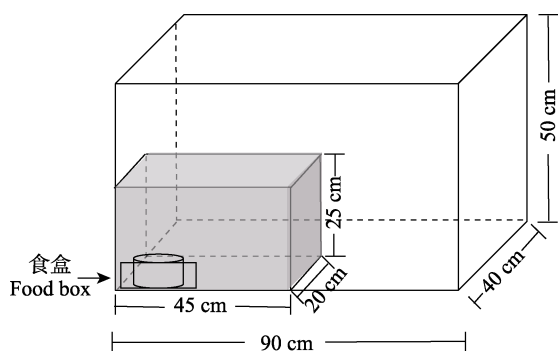


图 1 食盒摆放位置示意图

Fig. 1 Schematic diagram of food box placement

图中灰色部分表示虎皮鹦鹉取食意图的判定范围。

The gray part in the figure represents the determination range of the budgerigar's feeding intention.

食麻雀等城市鸟类，是虎皮鹦鹉伴人生活条件下最为常见的潜在地面捕食者；香水和香烟，人类作为特殊的潜在捕食者，既可以是饲养员也充当着捕食者的双重身份，2 种气味是虎皮鹦鹉在人工饲养条件下最有可能接触到的人类携带的非自然气味。此外，本实验设无味组作为空白对照。

实验前 4 h 对饲养室中的鹦鹉进行饥饿处理，将食盒拿出。随后，将鹦鹉放入行为观察室的鸟笼中使其适应环境，5 min 后研究者放入带有气味源或无气味的食盒，观察 15 min 鹦鹉的行为，且用摄像机记录放入食盒到实验结束的全过程。实验结束后将虎皮鹦鹉放回饲养室的笼子中，0 ~ 2 h 内无规律为实验对象提供足额饮食，避免鹦鹉掌握实验流程而影响实验结果。实验当天只使用一种气味源，不同气味源实验组的间隔至少 1 d，以避免残留气味或气味记忆对虎皮鹦鹉选择的影响。

实验严格遵守科技部颁发的《关于善待实验动物的指导性意见》的要求。待实验全部完成后，虎皮鹦鹉由本市爱鸟人士领养。

1.3 取食行为数据收集

观看录像统计取食意图和取食次数。本研究定义鹦鹉主动接近放置食盒的八分之一区域的空间范围，即将笼子按长宽高的中间位置相连接，将其分成均等的 8 个区域，其中包含食盒的区域范围（图 1），则视为具有取食意图。有意图记录为 1，无意图记录为 0。虎皮鹦鹉低头啄取一次食物记作一次取食，统计 15 min 内每只虎皮鹦鹉的取食次数。因虎皮鹦鹉的取食次数存在较大差异，为避免极大值对实验结果的影响，将取食次数分为 0 次、1 ~ 10 次和大于 10 次三个等级。

1.4 统计分析

由于取食意图与取食次数均是人为划分的不同且有序等级数据，因此采用累积链接混合模型 (CLMM, R 语言中的 ordinal 包) 分别对虎皮鹦鹉在不同气味下的取食意图和取食等级进行分析。取食意图或取食等级分别作为响应

变量, 不同的处理方式 (即气味源) 为固定变量, 考虑到性别可能会对取食行为产生影响 (Ruda-Kucerova et al. 2018), 也将性别作为固定变量, 个体编号为随机变量。当多重比较的结果显著时, 利用 lsmeans 功能 (R 语言中的 lsmeans 包) 对不同的处理方式之间进行事后比较。因为多重比较后, 两组之间的比较分析会增加 I 类错误, 因此在 lsmeans 功能中选择伪发现率控制 (false discovery rate control) 对 P 值进行调整 (于江萍 2017)。

2 结果

本实验中虎皮鸚鵡在不同气味暴露下的取食意图存在显著差异 (CLMM, $n = 28$, $\chi^2 = 13.93$, $df = 6$, $P < 0.05$), 不同性别间的个体取食意图无显著差异 ($\chi^2 = 0.41$, $df = 1$, $P > 0.05$)。事后多重比较发现, 虎皮鸚鵡在香水气味下的取食意图显著低于无味对照 (矫正后 $P < 0.05$) 和长尾林鸚鵡粪便气味 (矫正后 $P = 0.05$), 而其他任意两种气味源之间的取食意图均无显著差异 (矫正后 $P \geq 0.16$, 图 2)。

不同气味暴露下虎皮鸚鵡的取食等级存在极显著差异 ($\chi^2 = 24.23$, $df = 6$, $P < 0.001$), 不同性别间的取食等级无显著差异 ($\chi^2 = 0.42$, $df = 1$, $P = 0.52$)。与无味空白对照相比, 鸚鵡暴露在金雕粪便气味、猫粪便气味、香水气味

和香烟气味时, 其取食次数会减少 (矫正后 $P \leq 0.03$)。此外, 虎皮鸚鵡在长尾林鸚鵡粪便气味下的取食次数显著高于香水气味 (矫正后 $P = 0.03$) 和香烟气味 (矫正后 $P = 0.04$), 而其他任意的两种气味间比较结果均未发现存在取食次数变化 (矫正后 $P \geq 0.13$, 图 3)。

3 讨论

除香水外, 虎皮鸚鵡在其余 5 种气味及无气味对照下的取食意图均较为强烈。可能是因为香水中 15% ~ 25% 是具有刺激性的、易于挥发的成分 (Rodrigues et al. 2021), 相较于其他气味源更易快速挥发在空气中, 促使虎皮鸚鵡在相对较远的位置便已捕捉到气味。而其对香水气味的规避行为, 可能与香水气味代表一定的捕食威胁有关。不同气味条件下, 虎皮鸚鵡的取食等级存在显著差异。与无味对照组相比, 长尾林鸚鵡粪便和家犬粪便的气味对取食等级无显著影响, 而金雕粪便、猫粪便、香水及香烟气味使虎皮鸚鵡的取食等级显著降低。以上结果表明, 虎皮鸚鵡具有嗅觉功能, 且可影响其取食行为。

香水、香烟、猫和狗粪便的气味都可归于伴人气味。作为非自然气味, 人造香水或香烟中广泛存有一些特殊的化学分子 (McClintock et al. 2020, Rodrigues et al. 2021)。香水主要包

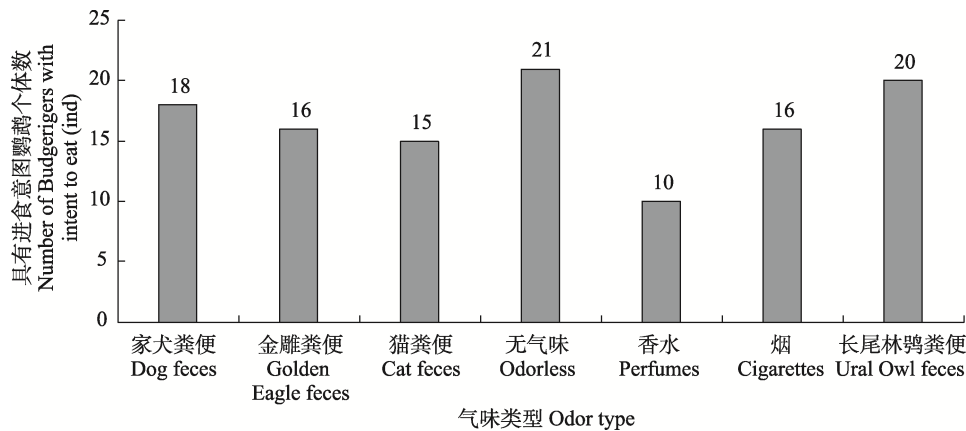


图 2 不同气味条件下具有取食意图虎皮鸚鵡的数量

Fig. 2 Number of Budgerigars with feeding intentions when exposed to different odors

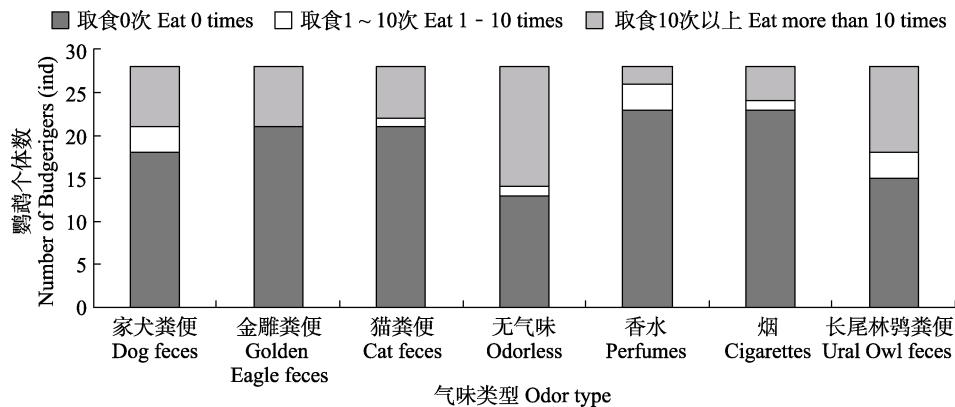


图3 虎皮鸚鵡在不同气味条件下的取食情况

Fig. 3 Feeding behavior of Budgerigar under different odor conditions

含麝香等刺激性气味 (Rodrigues et al. 2021), 而香烟中的 1-戊硫醇和 2-甲氧基苯酚等化合物同样具有刺激性 (McClintock et al. 2020)。人工繁育及饲养的虎皮鸚鵡, 其可能长期接触抽烟或者喷香水的人类及宠物狗、猫, 若其曾受到人类及其宠物的行为惊吓, 便可能将该类气味和威胁联系在一起。猫和狗作为人类的宠物, 是城市中鸟类的主要杀手 (Rebolo-Ifrán et al. 2021)。由于猫善于攀爬、狩猎, 因此对鸟类的威胁程度可能比狗更高 (Rebolo-Ifrán et al. 2021), 导致虎皮鸚鵡对猫粪便气味的躲避行为更强烈。当然, 不排除虎皮鸚鵡已存在先天识别人造气味的能力, 即经人工繁育世代的积累而形成了可遗传的反捕食能力。动物对捕食者化学信号的反应应该是反捕食意图与觅食需求之间权衡的结果 (Lima et al. 1990)。

本实验中的虎皮鸚鵡为人工孵化及饲养, 未曾接触过金雕和长尾林鸮等捕食者, 且金雕和长尾林鸮都非虎皮鸚鵡的自然天敌。但本实验发现, 虎皮鸚鵡在金雕粪便气味下明显减少了取食次数。本实验中, 金雕和长尾林鸮粪便取自吉林市野生动物保护站。保护站工作人员在日常饲喂时考虑被救助动物的取食习惯, 以鸡仔为昼行性猛禽金雕的主要食物, 偶尔饲喂兔子等; 而以老鼠为夜行性猛禽长尾林鸮的主要食物, 偶尔饲喂鸡仔等。研究发现, 动物的

食性存在较大差异, 往往意味着其粪便成分区别很大。我们推测, 金雕和长尾林鸮两种猛禽的粪便中可能残存着食物中的物质, 即金雕粪便中可能包含有未消化完全的鸡仔羽毛及肌肉组织等 (Jacobs et al. 2017), 而长尾林鸮粪便中可能包含有未消化完全的老鼠皮毛及肌肉组织等。虎皮鸚鵡可能对鸟类尸体散发的气味敏感, 能识别出金雕粪便中某些特殊的气味用来进行风险评估。虎皮鸚鵡无取食意图或取食等级低意味着其增加了保持警惕的时间投资 (Caraco et al. 1980), 而当潜在的捕食风险存在时被捕食者保持警惕可能更有利 (Lima et al. 1990), 因为个体一旦遭遇捕食可能会直接导致其死亡。从实验结果推测, 即使面对着非自然天敌, 虎皮鸚鵡依旧可能通过捕食者粪便散发的气味判断出潜在的威胁。

参 考 文 献

- Amo L, Galván I, Tomás G, et al. 2008. Predator odour recognition and avoidance in a songbird. *Functional Ecology*, 22(2): 289-293.
- Amo L, Visser M E, van Oers K. 2011. Smelling out predators is innate in birds. *Ardea*, 99(2): 1-8.
- Bonadonna F, Nevitt G A. 2004. Partner-specific odor recognition in an antarctic seabird. *Science*, 306(5697): 835-835.
- Caldwell G S. 1986. Predation as a selective force on foraging herons:

- effects of plumage color and flocking. *The Auk*, 103(3): 494–505.
- Caraco T, Martindale S, Pulliam H R. 1980. Avian time budgets and distance to cover. *The Auk*, 97(4): 872–875.
- Charalabidis A, Dechaume-Moncharmont F, Petit S, et al. 2017. Risk of predation makes foragers less choosy about their food. *PLoS One*, 12(11): e0187167.
- Gwinner H, Berger S. 2007. Starling males select green nest material by olfaction using experience-independent and experience-dependent cues. *Animal Behaviour*, 75(3): 971–976.
- Jacobs M B, Patience F J, Lindemann D M, et al. 2017. Disappearance and appearance of an indigestible marker in feces from growing pigs as affected by previous and current diet composition. *Journal of Animal Science and Biotechnology*, 8(3): 643–651.
- Janssen A, Fonseca O J, Colares F, et al. 2014. Time scales of associating food and odor by predator communities in the field. *Behavioral Ecology*, 25(5): 1123–1130.
- Lima L S, Dill M L. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68(4): 619–640.
- McClintock S T, Khan N, Alimova Y, et al. 2020. Encoding the odor of cigarette smoke. *Journal of Neuroscience*, 40(37): 7043–7053.
- Potier S, Duriez O, Célérier A, et al. 2019. Sight or smell: which senses do scavenging raptors use to find food? *Animal Cognition*, 22(1): 49–59.
- Rajchard J. 2008. Exogenous chemical substances in bird perception: a review. *Veterinární medicína*, 63: 412–419.
- Rebolo-Ifrán R N, Nasca Z L, Lambertucci A S. 2021. Cat and dog predation on birds: The importance of indirect predation after bird-window collisions. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 19(3): 293–299.
- Rodrigues A E, Nogueira I, Faria R P V. 2021. Perfume and flavor engineering: a chemical engineering perspective. *Molecules*, 26(11): 3095–3095.
- Ruda-Kucerova R J, Zanda T M, Amchova P, et al. 2018. Sex and feeding status differently affect natural reward seeking behavior in olfactory bulbectomized rats. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 12: 1–13.
- Santacà M, Busatta M, Savaşçı B B, et al. 2019. The effect of experience and olfactory cue in an inhibitory control task in guppies, *Poecilia reticulata*. *Animal Behaviour*, 151: 1–7.
- Sörensen I, Amundin M, Laska M. 2019. Meerkats (*Suricata suricatta*) are able to detect hidden food using olfactory cues alone. *Physiology and Behavior*, 202: 69–76.
- Werner E E, Anholt R B. 1993. Ecological consequences of the trade-off between growth and mortality rates mediated by foraging activity. *The American Naturalist*, 142(2): 242–272.
- Wikelski M, Quetting M, Cheng Y C, et al. 2021. Smell of green leaf volatiles attracts white storks to freshly cut meadows. *Scientific Reports*, 11(1): 12912–12912.
- Zhang J X, Wei W, Zhang J H, et al. 2010. Uropygial gland-secreted alkanols contribute to olfactory sex signals in budgerigars. *Chemical Senses*, 35(5): 375–382.
- 于江萍. 2017. 三种雀形目鸟类报警信息传递研究. 长春: 东北师范大学博士学位论文.