

模拟增加潜在巢捕食风险对 2 种鸟类雏鸟生长发育产生不同影响

卢柳妍 何胜梅 刘康梅 蒋爱伍*

广西大学林学院, 广西森林生态与保育重点实验室 南宁 530004

摘要: 捕食风险是影响鸟类生活史对策的重要因素之一。为应对捕食风险, 鸟类进化出多样的反捕食策略。为探究北热带石灰岩森林地区鸟类生长发育对高巢捕食风险的适应机制, 本研究通过利用蛇类模型模拟巢捕食者, 增加潜在巢捕食风险, 设置实验组, 将未放置蛇类模型的实验设置为对照组。测量育雏期内黄腹山鹪莺 (*Prinia flaviventris*) 雏鸟与红耳鹎 (*Pycnonotus jocosus*) 雏鸟每日的体重、跗跖长与翼长, 分别比较分析黄腹山鹪莺雏鸟与红耳鹎雏鸟上述体型特征在实验组与对照组中的生长发育规律。对符合正态分布的各日龄雏鸟生长参数进行 *t* 检验, 不符合正态分布的参数进行非参数检验 (Wilcoxon 秩和检验) 并求均值, 使用 SPSS 26.0 统计软件包对雏鸟各日龄参数均值进行 Logistic 曲线拟合, 比较各雏鸟相同生长参数在实验组和对照组实验的“S”发育曲线。结果显示, 黄腹山鹪莺雏鸟在实验组的体重、跗跖长与翼长的渐近线分别占成鸟量度的 71.57%、94.10%与 55.29%, 对照组分别占成鸟量度的 78.05%、97.49%与 55.67%, 在实验组和对照组育雏期分别为 11.1 d 与 10.6 d。实验组和对照组黄腹山鹪莺雏鸟生长在第 2 日龄开始出现显著差异, 体重、跗跖长与翼长在实验组的生长率分别为 0.59、0.64 与 0.41, 在对照组的生长率分别为 0.64、0.57 与 0.47。红耳鹎雏鸟实验组体重、跗跖长与翼长的渐近线分别占成鸟量度的 55.29%、97.70%与 49.60%, 对照组分别占成鸟量度的 53.83%、99.73%与 52.17%, 在实验组和对照组育雏期分别为 11.4 d 与 10.1 d。实验组和对照组红耳鹎雏鸟仅第 7 日龄体重和第 8 日龄跗跖长存在生长差异, 体重、跗跖与翼长在实验组的生长率分别为 0.34、0.39 与 0.38, 在对照组的生长率分别为 0.70、0.59、0.55。研究表明, 增加潜在的捕食风险能延长黄腹山鹪莺和红耳鹎的雏鸟发育期, 实验组红耳鹎雏鸟各项生长特征在离巢时较对照组发育程度更高, 但黄腹山鹪莺雏鸟的发育程度比正常捕食风险时更低。增加潜在巢捕食风险对黄腹山鹪莺和红耳鹎的雏鸟产生了不同的影响, 导致黄腹山鹪莺雏鸟与红耳鹎雏鸟的生长发育模式产生不同变化, 这为了解捕食风险对鸟类生长发育的影响提供了新的认识。

关键词: 巢捕食; 模拟实验; 雏鸟; Logistic; 生长发育

中图分类号: Q958 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263 (2023) 02-173-09

Different Effects of Simulation Increase the Risk of Potential Nest Predation on the Growth and Development of Two Nestlings

LU Liu-Yan HE Sheng-Mei LIU Kang-Mei JIANG Ai-Wu*

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31870370);

* 通讯作者, E-mail: aiwu@163.com;

第一作者简介 卢柳妍, 女, 硕士研究生; 研究方向: 鸟类行为学; E-mail: Liuyan-Lu@outlook.com。

收稿日期: 2022-08-17, 修回日期: 2023-01-28 DOI: 10.13859/j.cjz.202302002

*Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation, College of Forestry,
Guangxi University, Nanning 530004, China*

Abstract: [Objectives] Predation risk is one of the important factors that affect the life-history strategies of birds. To cope with predation risk, birds have evolved diverse self-protection measures and complex anti-predation strategies. This study aims to explore the adaptation mechanism of birds' growth and development to high nest predation risk in the northern tropical limestone forest area. **[Methods]** We simulated nest predators by using snake models to increase the potential nest predation risk in an experimental group, and the experiment without the snake model was set as the control group. We measured the daily mass, tarsus length and wing length of the nestlings of Yellow-bellied Prinia (*Prinia flaviventris*) and Red-whiskered Bulbul (*Pycnonotus jocosus*) during the brood period. The growth and development laws of the mass, tarsus length and wing length of Yellow-bellied Prinia and Red-whiskered Bulbul were compared and analyzed in the experimental group and the control group. The growth parameters of each day-old nestling conformed to the parametric assumptions and therefore were analyzed by *t*-test. The growth parameters of each day-old nestling that did not conform to the parametric assumptions were analyzed by the Wilcoxon rank sum test (non-parametric test) and the mean value were calculated (Table 1). Then, we used SPSS 26.0 statistical software package for logistic curve fitting and comparison of the "S" development curves of the same growth parameters of nestlings between the experimental group and control group (Fig. 1). **[Results]** The asymptotes of mass, tarsus length and wing length of Yellow-bellied Prinia nestlings in the experimental group accounted for 71.57%, 94.10% and 55.29% of the adult measurements, and 78.05%, 97.49% and 55.67% of the adult measurements in the control experiment, respectively. The brood period was 11.1 and 10.6 days in experimental and control group. The growth of nestlings of Yellow-bellied Prinia was significantly different from the second day of age. The growth rates of body mass, tarsus and wing in the experimental group were 0.59, 0.64 and 0.41 respectively, and in the control group were 0.64, 0.57 and 0.47 respectively (Table 2). The asymptotes of mass, tarsus length and wing length of Red-whiskered Bulbul nestlings accounted for 55.29%, 97.70% and 49.60% of the adult measurements in the experimental group, and 53.83%, 99.73% and 52.17% of the adult measurements in the control group, respectively. The brood period was 11.4 and 10.1 days in experimental group and control group. For Red-whiskered Bulbul, only mass at 7th day of age and tarsus length at 8th day of age showed significant differences. The growth rates of body mass, tarsus and wing in the experimental group were 0.34, 0.39 and 0.38 respectively, and in the control group were 0.70, 0.59 and 0.55. **[Conclusion]** Higher potential predation risk prolonged the brood period of Yellow-bellied Prinia and Red-whiskered Bulbul nestlings, and the development of Yellow-bellied Prinia nestlings was slower than that under normal predation risk. On the contrary, the growth characteristics of Red-whiskered Bulbul were more developed when fledging. Increasing the potential nest predation risk has different effects on nestlings of the Yellow-bellied Prinia and the Red-whiskered Bulbul, resulting in different changes in the growth and development patterns of different nestlings. The two nestlings may adopt different developmental strategies, which provided new insights into the effects of predation risk on the growth and development of birds.

Key words: Nest predation; Simulation experiment; Nestling; Logistic; Growth and development

巢捕食是鸟类繁殖生物史策略进化过程中重要驱动力之一 (Lima 2009)。为应对捕食风险, 鸟类进化出多样的自我保护措施和复杂的反捕食策略, 主要包括羽色模仿、群体聚集、警报呼叫、警告信号和逃跑行为等 (Grubb et al. 2006)。捕食者采用不同的方法和信号去发现捕食对象。例如, 选择隐蔽性不佳的位置作为巢址或重复利用往年巢址都会成为捕食者发现鸟巢的途经之一 (Martin et al. 2000, Weidinger 2002)。亲鸟的行为也是捕食者发现鸟巢最直接的线索, 当亲鸟在繁殖期的探访频率过高时, 可能会引起捕食者的注意, 并提高巢被捕食的风险 (Matysiokova et al. 2018)。此外, 雏鸟的乞食叫声也容易吸引捕食者的注意 (Haff et al. 2011)。因此, 鸟类必须进化出相应的反捕食行为, 以确保能够成功繁殖。

由于更容易观察, 以往有关鸟类巢捕食的研究主要集中在亲鸟行为。在鸟类繁殖过程中, 亲鸟的反捕食策略可以体现在巢址选择 (Tolvanen et al. 2018)、窝卵数和卵大小变化 (Milonoff 1989, Travers et al. 2010)、喂食率差异 (Fontaine et al. 2006) 或其他任何繁殖行为中。在被捕食风险增加的情况下, 亲鸟能通过轮流孵卵 (Chalfoun et al. 2010) 和减少访巢频率 (Matysiokova et al. 2018) 的方式来减少活动强度, 从而降低被捕食者发现的机率。在捕食风险降低后, 育雏期间则增加喂食雏鸟次数 (Fontaine et al. 2006)。例如, 温带地区的蓝山雀 (*Cyanistes caeruleus*) 亲鸟会根据捕食者的威胁程度对雏鸟采取不同的照顾模式, 当存在潜在危险时, 亲鸟会停止给雏鸟喂食, 并进行积极的巢防御行为; 当威胁减弱时, 亲鸟的喂食率就会高于平均水平 (Mutzel et al. 2013)。

与亲鸟采取的积极反捕食策略相比, 雏鸟似乎总是一个被动的受害者。实际上, 雏鸟能通过沉默的方式减少被捕食者发现的机率 (Wegrzyn et al. 2014), 或以寻求亲鸟帮助、攻击捕食者和逃离的方式来降低被捕食风险

(Ibanez-Alamo et al. 2015)。在预期被捕食风险增加的情况下, 由于亲鸟的喂食次数减少, 雏鸟会通过调整能量分配的方式使得身体快速发育 (Wegrzyn 2013), 从而缩短发育期 (Remeš et al. 2002)。被捕食风险较高物种的翼通常具有相对较快的生长速度, 雏鸟发育成相对较大的翼和较小的体重 (Cheng et al. 2012), 并且能在相对较小的体重下形成恒定的体温后提前离巢 (Remeš et al. 2002)。

在众多鸟类巢捕食研究中, 主要研究地点都集中在温带地区, 热带地区研究相对较为缺乏。近年来, 在热带地区开展的鸟类巢捕食研究虽然有所增多 (Jiang et al. 2017a, Li et al. 2019), 但在这些研究较少的地区仍很有必要开展更多的相关研究 (Ibanez-Alamo et al. 2015)。本研究通过实验模拟增加潜在巢捕食风险, 比较北热带石灰岩地区 2 种常见鸟类雏鸟的生长参数差异, 探索鸟类适应高巢捕食风险这一特殊生态因子的繁殖策略, 为研究我国北热带石灰岩森林鸟类的形成、演化和生物多样性保护提供参考依据。

1 研究方法

1.1 研究地概况与研究物种

研究区域位于广西弄岗国家级自然保护区 (22°28' N, 106°57' E) 附近的农田地带, 海拔 150~200 m。该区域属热带季风气候, 雨季与旱季分明。年降雨量为 (1 260.2 ± 246.2) mm, 其中 73.3% 降雨集中在 5 至 9 月, 年平均气温 (22.4 ± 0.5) °C (Jiang et al. 2017b)。地带性植被属于北热带喀斯特季节性雨林, 以热带植物分布区类型占绝对优势, 该地区森林生态系统被列为中国 14 个具有国际意义的陆地生物多样性重点区域之一 (黄甫昭等 2014)。当地农田以种植甘蔗 (*Saccharum officinarum*) 为主, 农田周围主要为次生灌草丛。

本研究选择黄腹山鹛 (*Prinia flaviventris*) 与红耳鹎 (*Pycnonotus jocosus*) 为研究对象。这两种鸟类为该区域农田生境的优势种 (Jiang

et al. 2014), 巢址主要分布于保护区周边农田区与居民区。黄腹山鹪莺窝卵数为 (4.3 ± 0.8) 枚, 繁殖时间于 3 月中旬至 7 月下旬, 多在象草 (*Pennisetum purpureum*) 上筑巢, 巢形呈椭圆球状 (丁志锋等 2008, 2017)。红耳鹎窝卵数为 (3.4 ± 0.5) 枚, 产卵时间集中于 4 月中旬至 5 月下旬, 多见于灌木与萍婆 (*Sterculia nobilis*) 上筑巢, 巢形呈开放式碗状 (蒋德梦等 2015)。

1.2 捕食者模型与实验设置

研究在 2021 年 3 月下旬至 7 月上旬进行。之前的研究表明, 蛇类是该区域的主要巢捕食者 (Jiang et al. 2017a)。本实验准备 3 种不同的蛇类模型: 以红脖颈槽蛇 (*Rhabdophis subminiatus*) 为原型制作模型, 该种蛇类较为短粗, 受惊扰时, 体前段膨扁, 局部皮肤扩张, 背鳞间露出腥红色; 以广西林蛇 (*Boiga guangxiensis*) 为原型制作的模型, 该种蛇类体形细长, 背上有黑斑, 但较不明显, 常见在小乔木或灌木上活动, 捕食鸟类; 以中华眼镜蛇 (*Naja atra*) 为原型制作模型, 该种蛇体型中长, 其颈部皮褶向外膨起, 体色从黄到浅棕色, 腹部奶白色。这 3 种蛇类在研究区域内均较为常见, 也曾观察到有捕食鸟类的行为。

通过跟踪亲鸟行为和系统搜索的方法寻找鸟巢。在鸟类孵出的第一天, 将分别代表 3 种蛇类捕食者的 3 个模型同时放置在距鸟巢直线距离 3 ~ 5 m 范围内的不同位置。在之后整个育雏期内, 每天在 3 ~ 5 m 范围内随机移动 3 种蛇类模型位置, 为目标鸟类模拟潜在的捕食风险, 直到雏鸟成功飞出或者被捕食。选择同种鸟类繁殖巢为对照实验, 对照实验不放置任何模型, 但每天测量相同的参数。为避免不同巢址与育雏期开始时间差异对实验结果的影响, 模拟实验和对照实验交替进行, 即发现的该种鸟类的第一巢为实验组, 第二巢为对照组, 依次进行。

1.3 雏鸟测量

在雏鸟出壳的第 1 天, 待亲鸟离巢后, 将

雏鸟从巢中取出, 用不同颜色的记号笔在雏鸟的跗跖与胸部进行标记。每天定时使用便携式电子天平 (Ohaus, 最大量程为 620 g, 精度为 0.01 g) 和游标卡尺 (桂林量具刃具有限公司, 量程 150 mm, 精度为 0.02 mm) 对雏鸟的身体发育指标进行测量。主要测量与反捕食能力相关的 3 个指标, 包括体重 (mass, g)、跗跖长 (tarsus length, mm) 和翼长 (wing length, mm)。利用电子天平称量雏鸟体重, 精确到 0.1 g。跗跖长直接测量跗跖与上下连接的关节之间的长度, 精确到 0.1 mm。由于雏鸟不断生长过程中翼展开的幅度不断产生变化, 测量翼长时, 在不造成伤害的前提下, 将雏鸟翼拉伸绷直后测量桡骨、尺骨至实验人员手指可触摸到的翼尖的长度, 并非羽毛尖端, 精确到 0.1 mm。

1.4 雏鸟生长指标的 Logistic 曲线拟合

对实验组和对照组符合正态分布的各日龄雏鸟生长参数进行 *t* 检验, 对不符合正态分布的各日龄参数进行非参数检验 (Wilcoxon 秩和检验), 以检查各日龄生长参数的显著性差异并求均值。使用 Statistical Product Service Solutions 26.0 统计软件包分别对黄腹山鹪莺雏鸟和红耳鹎雏鸟在实验组和对照组中的生长指标均值进行 Logistic 曲线拟合, 比较雏鸟身体发育的差异, 分析雏鸟在预期巢捕食风险增加情况下的能量分配对策。Logistic 方程 (Ricklefs 1968, 董江水 2007) 表示为: $W = a / [1 + e^{(b - kT)}]$, 式中, *T* 为雏鸟各生长指标的增长时间 (d), *W* 为 *T* 生长时刻雏鸟生长指标的量, *a* 为雏鸟各生长指标的最大增长量, 即雏鸟出飞前最后一次记录的生长指标的均值, *b* 为拐点出现时常数, *k* 为雏鸟各生长指标的瞬时增长率。

2 结果

2.1 雏鸟各生长指标发育程度

对成功出飞的雏鸟育雏期计算并进行 *t* 检验。结果显示, 黄腹山鹪莺实验组育雏期为 (11.1 ± 0.8) d (10.8 ~ 11.4 d, *n* = 23), 对照组为 (10.6 ± 0.7) d (10.3 ~ 10.9 d, *n* = 20),

实验组育雏期显著长于对照组 ($t = 2.38$, $P = 0.04$)。红耳鹎实验组育雏期为 (11.4 ± 1.2) d ($10.7 \sim 12.0$ d, $n = 11$), 对照组为 (10.1 ± 1.4) d ($9.2 \sim 11.0$ d, $n = 8$), 实验组与对照组的育雏期差异性不显著 ($t = 2.03$, $P = 0.06$)。

对黄腹山鹪莺雏鸟 (实验组 $n = 69$, 对照组 $n = 69$) 和红耳鹎雏鸟 (实验组 $n = 48$, 对照组 $n = 23$) 的各生长参数均值 (表 1) 分别进行 Logistic 曲线拟合 (表 2)。在蛇模型存在 (实验组) 或缺失 (对照组) 的情况下, 黄腹山鹪莺与红耳鹎雏鸟的体重、跗跖与翼的生长曲线均呈“S”形 (图 1)。在实验组中, 黄腹山鹪莺雏鸟的体重、跗跖长与翼长的渐近线分别占成鸟平均量度的 71.57%、94.10% 与 55.29%, 在对照组中, 分别占成鸟平均量度的

78.05%、97.49% 与 55.67%。与黄腹山鹪莺雏鸟的体重、跗跖长与翼长的渐近线在实验组有所降低的情况相反, 红耳鹎雏鸟在实验组的体重、跗跖长与翼长的渐近线有所上升, 分别占成鸟平均量度的 55.29%、97.70% 与 49.60%, 在对照组中分别占成鸟平均量度的 49.72%、91.70% 与 47.07%。

2.2 雏鸟的生长拐点差异

在实验组与对照组中, 黄腹山鹪莺雏鸟体重、跗跖长与翼长的生长在 2 日龄后即出现显著的差异, 但红耳鹎仅第 7 日龄体重 ($t = -2.33$, $P < 0.05$) 和第 8 日龄跗跖长 ($t = -2.26$, $P < 0.05$) 存在差异 (表 1)。实验组中黄腹山鹪莺雏鸟的体重、跗跖长与翼长的生长拐点均比对照组生长曲线中出现得要晚。

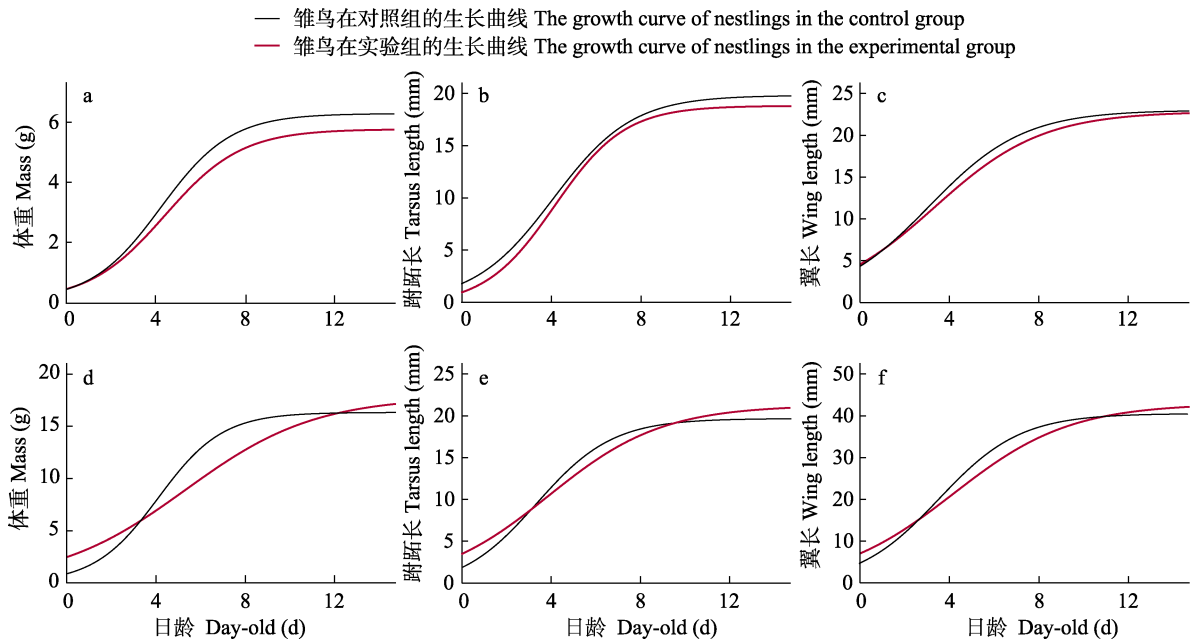


图 1 黄腹山鹪莺雏鸟与红耳鹎雏鸟的体重、跗跖与翼分别在实验组与对照组的生长曲线

Fig. 1 Growth curves of body mass, tarsus and wings of Yellow-bellied Prinia and Red-whiskered Bulbul nestlings in experimental group and control group

图 1 中 a、b、c 分别表示黄腹山鹪莺雏鸟的体重、跗跖与翼分别在实验组与对照组的生长曲线; d、e、f 分别表示红耳鹎雏鸟的体重、跗跖与翼分别在实验组与对照组的生长曲线。

In figure 1, a, b and c show the growth curves of the body mass, tarsus and wings of the nestlings of Yellow-bellied Prinia in the experimental group and the control group respectively; d, e and f respectively represent the growth curves of the body mass, tarsus and wings of the nestlings of Red-whiskered Bulbul in the experimental group and the control group.

表 1 黄腹山鹪莺和红耳鹎雏鸟在实验组与对照组的逐日生长发育情况

Table 1 Daily growth and development of Yellow-bellied Prinia and Red-whiskered Bulbul nestlings in experimental group and control group

日龄 Day-old	黄腹山鹪莺 <i>Prinia flaviventris</i>						红耳鹎 <i>Pycnonotus jocosus</i>					
	体重 Mass (g)		跗跖长 Tarsus length (mm)		翼长 Wing length (mm)		体重 Mass (g)		跗跖长 Tarsus length (mm)		翼长 Wing length (mm)	
	实验组 Experimental group	对照组 Control group	实验组 Experimental group	对照组 Control group	实验组 Experimental group	对照组 Control group	实验组 Experimental group	对照组 Control group	实验组 Experimental group	对照组 Control group	实验组 Experimental group	对照组 Control group
1	0.8±0.1	0.7±0.2	4.4±0.3	4.6±0.3	7.6±0.4	7.5±0.6	2.5±0.5	2.6±0.7	5.9±0.7	6.2±0.3	11.3±0.9	11.5±1.0
2	1.2±0.2*	1.2±0.2	5.2±0.4*	5.4±0.4	8.6±0.5**	9.0±0.4	3.6±0.8	3.5±0.8	7.0±0.8	7.3±0.7	13.0±1.1	13.4±1.2
3	1.7±0.2*	1.8±0.3	6.6±0.5	6.7±0.6	10.2±0.6**	10.6±0.7	4.9±1.1	5.3±1.2	8.4±1.2	8.9±1.0	15.4±1.8	16.4±1.9
4	2.4±0.3	2.5±0.4	8.4±0.7	8.7±1.0	12.3±1.0	12.6±1.0	7.14±1.3	7.6±1.8	10.9±1.4	10.9±1.8	19.7±2.3	19.9±3.4
5	3.0±0.4	3.2±0.5	10.5±1.0	10.8±1.2	14.5±1.2*	15.1±1.3	8.5±1.8	9.6±1.7	12.7±1.5	13.5±1.4	23.7±3.4	24.6±3.7
6	3.6±0.4**	4.1±0.6	12.6±1.1**	13.3±1.2	16.6±1.1**	17.7±1.2	10.9±2.2	12.1±1.5	14.8±1.8	15.4±1.8	28.2±4.1	30.0±3.6
7	4.3±0.5**	4.9±0.7	14.3±1.0**	15.3±1.3	18.4±0.9**	19.5±1.4	12.5±1.8*	13.9±1.6	16.9±1.5	17.4±1.2	32.5±3.5	34.3±3.0
8	5.0±0.6**	5.6±0.4	15.9±1.3**	17.6±0.6	19.9±0.8**	20.1±0.8	13.9±2.5	15.6±1.3	18.1±1.3*	19.1±0.9	35.8±3.8	38.0±2.7
9	5.5±0.6**	6.0±0.4	17.5±1.2**	18.6±0.9	20.8±0.9**	21.6±0.8	15.0±2.8	16.4±1.3	19.0±1.8	19.7±0.6	36.7±7.5	40.0±1.3
10	5.7±0.6**	6.2±0.4	18.6±1.2**	19.5±0.6	21.7±1.0**	22.6±0.8	15.5±2.8	16.6±1.1	19.9±1.7	20.1±0.7	39.8±3.4	41.1±1.0
11	5.8±0.5	6.1±0.3	19.1±0.8**	20.0±0.7	22.0±2.3	23.3±0.7	16.2±3.0	17.5±1.3	20.5±1.6	20.5±0.6	41.1±3.4	41.6±1.1
12	5.8±0.5	6.1±0.0	19.6±0.8	19.9±0.0	23.0±0.6	23.7±0.0	15.6±2.3	17.8±2.1	20.7±1.7	21.0±0.5	40.9±3.0	42.5±0.5
13							15.3±2.2		21.1±2.3		41.1±3.8	

根据 *t* 检验或 Wilcoxon 秩和检验后的差异性: * $P < 0.05$, 生长指标在实验组与对照组有显著差异; ** $P < 0.01$, 生长指标在实验组与对照组有极显著差异。

The difference after *t*-test or Wilcoxon rank sum test is expressed by *. * $P < 0.05$, there is a significant difference in growth indicators between the experimental group and the control group; ** $P < 0.01$, the growth indexes in the experimental group are highly significant different from those in the control group.

红耳鹎雏鸟的体重、跗跖长的拐点发育与黄腹山鹪莺相似，但翼长在实验组的生长拐点（2.62）却比对照组（3.58）提前（表 2）。黄腹山鹪莺实验组和对照组中均以翼的拐点最低，红耳鹎在对照组的跗跖长（3.31）最先到达生长拐点，但实验组却以翼长（2.62）的生长拐点最早。

2.3 雏鸟的生长率差异

实验组黄腹山鹪莺雏鸟的体重和翼长的生长率稍低于对照组，但跗跖长在实验组（0.64）的生长率却比对照组（0.57）稍高。红耳鹎雏鸟在实验组的体重、跗跖长和翼长均明显低于对照组。在 2 种鸟类的对照组，黄腹山鹪莺（0.64）和红耳鹎（0.70）的体重生长率均为最

大，翼长的生长率最低，但在实验组中，黄腹山鹪莺（0.64）和红耳鹎（0.39）的跗跖长为最大。

3 讨论

研究表明，在模拟增加巢捕食风险的情况下，黄腹山鹪莺和红耳鹎的雏鸟身体发育与对照组产生差异。这可能是因为在巢捕食风险增加的情况下，亲鸟降低喂食频率所致（Scheuerlein et al. 2006）。为了避免在实验中增加观察人员和设备对鸟巢的干扰，导致鸟类的巢捕食风险出现变化，本研究没有对亲鸟的喂食频率进行记录。在巢捕食风险增加和亲鸟喂食频率减少的情况下，有研究结果显示，雏

表 2 黄腹山鹪莺和红耳鹎雏鸟的生长指标在实验组与对照组的 Logistic 曲线拟合

Table 2 Logistic curve fitting of growth indexes of Yellow-bellied Prinia and Red-whiskered Bulbul nestlings in experimental group and control group

生长指标 Growth indicator	分组 Group	渐近线 a Asymptote	拐点 D Inflection point	生长率 k Growth rate	R^2	Logistic 方程 Logistic equation
黄腹山鹪莺 <i>Prinia flaviventris</i>						
体重 Mass (g)	实验组 Experimental group	5.75	4.46	0.59	0.96	$W = 5.75/[1 + e^{(2.63 - 0.59T)}]$
	对照组 Control group	6.26	4.30	0.64	0.85	$W = 6.26/[1 + e^{(2.75 - 0.64T)}]$
跗跖长 Tarsus length (mm)	实验组 Experimental group	19.13	4.17	0.64	0.86	$W = 19.13/[1 + e^{(2.66 - 0.64T)}]$
	对照组 Control group	19.82	4.10	0.57	0.94	$W = 19.82/[1 + e^{(2.33 - 0.57T)}]$
翼长 Wing length (mm)	实验组 Experimental group	22.85	3.33	0.41	0.99	$W = 22.85/[1 + e^{(1.38 - 0.41T)}]$
	对照组 Control group	23.01	3.10	0.47	0.97	$W = 23.01/[1 + e^{(1.46 - 0.47T)}]$
红耳鹎 <i>Pycnonotus jocosus</i>						
体重 Mass (g)	实验组 Experimental group	17.82	5.38	0.34	0.93	$W = 17.82/[1 + e^{(1.83 - 0.34T)}]$
	对照组 Control group	16.74	4.11	0.70	0.97	$W = 16.74/[1 + e^{(2.87 - 0.70T)}]$
跗跖长 Tarsus length (mm)	实验组 Experimental group	21.66	3.90	0.39	0.99	$W = 21.66/[1 + e^{(1.53 - 0.39T)}]$
	对照组 Control group	20.33	3.31	0.59	0.96	$W = 20.33/[1 + e^{(1.94 - 0.59T)}]$
翼长 Wing length (mm)	实验组 Experimental group	43.15	2.62	0.38	0.98	$W = 43.15/[1 + e^{(1.59 - 0.38T)}]$
	对照组 Control group	40.95	3.58	0.55	0.95	$W = 40.95/[1 + e^{(1.96 - 0.55T)}]$

渐近线 a 表示雏鸟各生长指标发育的最大值。拐点 D 表示雏鸟各生长指标发育至 $a/2$ 的时间 (d)。生长率 k 表示发育曲线斜率。 R^2 表示 Logistic 曲线拟合的拟合程度。

The asymptote a represents the maximum value of each growth index of the nestling. The inflection point D represents the time (d) when each growth index of the nestling develops to $a/2$. The growth rate k represents the slope of the development curve. R^2 represents the fitting degree of the Logistic curve fitting.

鸟能够根据风险大小相应调整自身生长发育 (Remeš et al. 2002, Wegrzyn 2013), 本研究模拟巢捕食风险上升与前人的研究较为相似。雏鸟的生长一方面受到生理限制无法超过最大生长率, 巢捕食也是影响雏鸟生长的原因之一。在较高的巢捕食风险下, 雏鸟快速生长以便逃离危险 (Remeš et al. 2002), 莺鹪鹩 (*Troglodytes aedon*) 等 12 种巢捕食风险不同的雀形目鸟类雏鸟的体重、翼长等特征的生长率与巢捕食风险呈正相关 (Cheng et al. 2012)。与之相反, 东非石鹎 (*Saxicola torquatus*) 雏鸟在设置了高巢捕食条件下的生长率显著下降 (Scheuerlein et al. 2006), 本研究中红耳鹎在模拟增加捕食风险条件下, 体重、跗跖长与翼长的生长率也有所下降。

为适应高巢捕食风险, 鸟类以雏鸟质量为代价, 减小其他适应性更小的特征如羽毛质量

等, 提高与逃避捕食风险相适应的身体特征发育速率 (Cheng et al. 2012, Callan et al. 2019)。例如, 为快速完善体温调节能力, 黑顶林莺 (*Sylvia atricapilla*) 雏鸟体重在育雏前期生长率明显较高, 中后期有所下降, 雏鸟在发育至成鸟体重的 80% 时离巢 (Wegrzyn 2013)。在模拟更高捕食风险的实验组中, 黄腹山鹪莺雏鸟与红耳鹎雏鸟的育雏期均有所延长, 黄腹山鹪莺离巢发育程度比正常情况时的发育程度低, 红耳鹎则相反。黄腹山鹪莺雏鸟在高巢捕食风险下体重和翼生长率下降, 跗跖生长率相反, 推测黄腹山鹪莺是以体重与翼长的生长率与各身体特征的发育程度为代价, 提高与逃避捕食风险相适应的跗跖生长率。而红耳鹎雏鸟在高巢捕食风险下各身体特征生长率均有所下降, 以生长率为代价, 延长出巢时间, 提高各身体特征的发育程度。

增加潜在巢捕食风险可能会导致身体发育的不对称 (Wegrzyn 2013)。利于逃避捕食风险的翼, 相较于其他非巢捕食适应特征部位发育得更快 (Cheng et al. 2012)。在实验组与对照组中, 黄腹山鹪莺雏鸟与红耳鹎雏鸟翼长的生长拐点均比体重的生长拐点更早, 2 种雏鸟发育情况符合大多数雀形目晚成鸟类发育规律之一, 即翼长优先发育 (Cheng et al. 2012)。然而, 离巢时 2 种雏鸟体重与翼长的发育程度均小于跗跖长, 跗跖发育程度均最高, 且接近于成鸟平均水平。一般来说, 跗跖发育程度与巢捕食风险之间没有显著性关系, 巢捕食风险不同的 12 种雀形目晚熟鸟类跗跖长在出飞时都达到了成鸟平均水平 (Cheng et al. 2012)。

此外, 巢结构是影响雏鸟巢捕食率的原因之一, 在本研究地区, 开放巢的捕食率最高, 其次是半封闭的椭圆形巢 (Tan et al. 2022)。黄腹山鹪莺营巢接近地面的灌草丛, 巢呈半封闭椭圆形, 红耳鹎巢是典型的灌木开放巢, 其在弄岗地区的主要捕食者包括多种哺乳动物、鸟类与爬行动物 (Jiang et al. 2017a, Liu et al. 2022)。结合雏鸟各生长指标的生长率变化情况与离巢时发育程度来看, 高巢捕食风险导致黄腹山鹪莺雏鸟体重与翼长的发育程度与生长率均有所下降, 跗跖长不受影响, 正常发育并适应其营巢特征与巢捕食风险。即在体重与翼的发育尚未健全, 飞行能力更弱的情况下, 活动能力较强并且正常发育的跗跖能够确保雏鸟在灌草丛生境中快速逃离捕食者或提前离巢 (易国栋等 2004)。

高巢捕食率是我国热带地区鸟类繁殖的典型特征 (Tan et al. 2022)。北热带石灰岩森林是一个非常特殊的生态系统, 鸟类组成及其生活史策略与非石灰岩地区存在较大的区别。该地区内不同鸟类面对特殊环境条件, 采取不同的繁殖策略。弄岗穗鹛 (*Stachyris nonggangensis*) 和短尾鹪鹩 (*Napothera brevicaudata*) 的生态位非常接近, 短尾鹪鹩在 2 月至 4 月期间繁殖, 避开了蛇类主要捕食者的活动时间, 其繁殖成

功率高达 87.9%; 弄岗穗鹛繁殖时间在 4 月后, 巢捕食率高达 75% (Jiang et al. 2013, 2017a, b)。本研究选取分布于我国北热带石灰岩森林不同生态位的黄腹山鹪莺与红耳鹎进行潜在捕食风险模拟实验。结果表明, 高巢捕食风险对研究地区不同生态位鸟类雏鸟的生长发育产生不同的影响, 不同生态位鸟类雏鸟在育雏期通过改变其自身生长发育模式以适应上升的捕食风险。模拟实验为鸟类在生长发育过程中的适应性变化及其对北热带石灰岩森林生态系统特殊环境的适应特征提供新的认识。

参 考 文 献

- Callan L M, La Sorte F A, Martin T E, et al. 2019. Higher nest predation favors rapid fledging at the cost of plumage quality in nestling birds. *The American Naturalist*, 193(5): 717–724.
- Chalfoun A D, Martin T E. 2010. Parental investment decisions in response to ambient nest-predation risk versus actual predation on the prior nest. *The Condor*, 112(4): 701–710.
- Cheng Y R, Martin T E. 2012. Nest predation risk and growth strategies of passerine species: Grow fast or develop traits to escape risk? *The American Naturalist*, 180(3): 285–295.
- Fontaine J, Martin T. 2006. Parent birds assess nest predation risk and adjust their reproductive strategies. *Ecology Letters*, 9(4): 428–434.
- Grubb T C, Engstrom R T. 2006. Antipredator defenses in birds and mammals. *The Auk*, 123(2): 601–605.
- Haff T M, Magrath R D. 2011. Calling at a cost: Elevated nestling calling attracts predators to active nests. *Biology Letters*, 7(4): 493–495.
- Ibanez-Alamo J D, Magrath R D, Oteyza J C, et al. 2015. Nest predation research: Recent findings and future perspectives. *Journal of Ornithology*, 156(1): 247–262.
- Jiang A W, Jiang D M, Goodale E, et al. 2017a. Nest predation on birds that nest in rock cavities in a tropical limestone forest of southern China. *Global Ecology and Conservation*, 10: 154–158.
- Jiang A W, Jiang D M, Zhou F, et al. 2017b. Nest-site selection and breeding ecology of Streaked Wren-babbler (*Napothera brevicaudata*) in a tropical limestone forest of southern China.

- Avian Research, 8(1): 1–8.
- Jiang A W, Zhou F, Liu N F. 2014. Significant recent ornithological records from the limestone area of south-west Guangxi, South China, 2004–2012. Forktail, 30(1): 10–17.
- Jiang A W, Zhou F, Wu Y H, et al. 2013. First breeding records of Nonggang Babbler (*Stachyris nonggangensis*) in a limestone area in southern China. Wilson Journal of Ornithology, 125(3): 609–615.
- Li H, Goodale E, Rui C. 2019. Nest predation on an abundant generalist bird in tropical China. Wilson Journal of Ornithology, 131(3): 1–10.
- Lima S L. 2009. Predators and the breeding bird: Behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation. Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society, 84(3): 485–513.
- Liu S L, Xie Q, Jiang A W, et al. 2022. Investigating how different classes of nest predators respond to the playback of the begging calls of nestling birds. Avian Research, 13(3): 321–327.
- Martin T, Scott J, Menge C B. 2000. Nest predation increases with parental activity: Separating nest site and parental activity effects. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 267(1459): 2287–2293.
- Matysiokova B, Remes V. 2018. Evolution of parental activity at the nest is shaped by the risk of nest predation and ambient temperature across bird species. Evolution, 72(10): 2214–2224.
- Milonoff M. 1989. Can nest predation limit clutch size in precocial birds? Oikos, 55(3): 424–427.
- Mutzel A, Blom M P K, Spagopoulou F, et al. 2013. Temporal trade-offs between nestling provisioning and defence against nest predators in Blue Tits. Animal Behaviour, 85(6): 1459–1469.
- Remeš V, Martin T E. 2002. Environmental influences on the evolution of growth and developmental rates in passerines. Evolution, 56(12): 2505–2518.
- Ricklefs R E. 1968. Patterns of growth in birds. Ibis, 110(4): 419–451.
- Scheuerlein A, Gwinner E. 2006. Reduced nestling growth of East African Stonechats *Saxicola torquata axillaris* in the presence of a predator. Ibis, 148(3): 468–476.
- Tan X C, Liu S L, Goodale E, et al. 2022. Does bird photography affect nest predation and feeding frequency? Avian Research, 13: 100036.
- Tolvanen J, Seppänen J T, Monkkonen M, et al. 2018. Interspecific information on predation risk affects nest site choice in a passerine bird. BMC Evolutionary Biology, 18(1): 1–8.
- Travers M, Clinchy M, Zanette L, et al. 2010. Indirect predator effects on clutch size and the cost of egg production. Ecology Letters, 13(8): 980–988.
- Wegrzyn E. 2013. Resource allocation between growth and endothermy allows rapid nestling development at low feeding rates in a species under high nest predation. Journal of Avian Biology, 44(4): 383–389.
- Wegrzyn E, Leniowski K. 2014. Blackcap *Sylvia atricapilla* nestlings do not produce begging calls until they are able to escape from predators. Ibis, 157(2): 356–368.
- Weidinger K. 2002. Interactive effects of concealment, parental behaviour and predators on the survival of open passerine nests. Journal of Animal Ecology, 71(3): 424–437.
- 丁志锋, 梁健超, 周智鑫, 等. 2017. 两种山鹪莺的繁殖参数比较. 动物学杂志, 52(3): 417–422.
- 丁志锋, 袁玲, 朱成林, 等. 2008. 黄腹山鹪莺的营巢特征. 动物学研究, 29(3): 270–276.
- 董江水. 2007. 应用 spss 软件拟合 logistic 曲线研究. 金陵科技学院学报, 23(1): 21–24.
- 黄甫昭, 王斌, 丁涛, 等. 2014. 弄岗北热带喀斯特季节性雨林群丛数量分类及与环境的关系. 生物多样性, 22(2): 157–166.
- 蒋德梦, 农正权, 蒋爱伍, 等. 2015. 北热带石灰岩地区红耳鹎的繁殖生态和巢址选择. 动物学杂志, 50(3): 359–365.
- 易国栋, 杨志杰, 高玮, 等. 2004. 普通鹎不同窝雏数雏鸟的生长发育. 东北师大学报: 自然科学版, 36(4): 105–110.