

大杜鹃对北红尾鸫的放牧行为

钟国^① 万桂霞^① 王龙舞^{①*} 梁伟^②

① 国家林业局西南喀斯特山地生物多样性保护重点实验室, 贵州师范大学生命科学院 贵阳 550001;

② 热带岛屿生态学教育部重点实验室, 海南师范大学生命科学院 海口 571158

摘要: 在宿主的寄生防御压力下, 鸟类巢寄生者通常会进化出一系列有效的寄生行为以提高其自身的繁殖适合度。以往研究发现, 部分巢寄生者可能具有类似人类的“放牧”行为, 即通过破坏或捕食不适合寄生的宿主巢, 促使其重新筑巢以获取新的寄生机会。然而, 对于其野外行为事件的报道并不多见。2018年5至8月, 在贵州六枝地区, 通过对宿主北红尾鸫 (*Phoenicurus auroreus*) 的巢进行录像监控, 首次记录到大杜鹃 (*Cuculus canorus*) 对正在孵卵的北红尾鸫的放牧行为。进一步查阅了大杜鹃寄生系统中已有的放牧案例, 说明放牧行为很可能是大杜鹃普遍采用的一种寄生策略。

关键词: 鸟类巢寄生; 放牧行为; 大杜鹃; 北红尾鸫

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2019) 06-800-06

Farming Behavior by the Common Cuckoos in Its Daurian Redstart Hosts

ZHONG Guo^① WAN Gui-Xia^① WANG Long-Wu^{①*} LIANG Wei^②

① *Key Laboratory of Biodiversity Conservation in Karst Mountain Area of Southwest of State Forestry Ministry, School of Life Sciences, Guizhou Normal University, Guiyang 550001;*

② *Ministry of Education Key Laboratory for Ecology of Tropical Islands, College of Life Sciences, Hainan Normal University, Haikou 571158, China*

Abstract: Obligate avian brood parasites lay their eggs in nests belonging to other host species, accordingly, they imposed the costs of parental care to their victims. Hosts evolve defenses to counter brood parasitism such as egg recognition and egg rejection, also nest defense, these host-parasites system well-known arms race are regarded as a textbook example of co-evolutionary Interactions. Natural selection favors the brood parasites such as parasitic cuckoos to evolve effective parasitic strategies under the pressure of anti-parasitism to improve their reproductive fitness. Previous studies revealed that some brood parasites might take the “farming” strategy, which means that they would destroy the content (eggs/nestlings) of host nests, forcing the hosts to re-nest, so they could gain new parasitic opportunities. However, reports on such events in the field

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31660617, 31960105, 31772453, 31970427), 贵州省科技计划项目 (黔科合平台人才[2017]5726号);

* 通讯作者, E-mail: wanglw@gznu.edu.cn;

第一作者介绍 钟国, 男, 硕士研究生; 研究方向: 鸟类生态学; E-mail: zhongguo10011991@163.com.

收稿日期: 2019-05-10, 修回日期: 2019-09-29 DOI: 10.13859/j.cjz.201906004

are extremely rare in all avian parasitism systems. In May 2018, one case of such farming behavior by the Common Cuckoo (*Cuculus canorus*) in its Daurian Redstart (*Phoenicurus aureoreus*) host was confirmed by the video recording in Liuzhi area of Guizhou Province, China. By reviewing literatures about farming behaviors in the Common Cuckoo (Table 1), we found that the farming behavior of the Common Cuckoo being more common than previously thought, and the strategy could increase its breeding success.

Key words: Avian brood parasitism; Farming behavior; Common Cuckoo, *Cuculus canorus*; Daurian Redstart, *Phoenicurus aureoreus*

鸟类巢寄生系统中寄生与反寄生行为的博弈过程是研究协同进化的理想模型之一 (Rothstein 1990, Davies 2000, Soler 2014)。一些巢寄生者如杜鹃 (*Cuculus spp.*) 等, 可能由于迁徙过程、宿主种群密度、宿主防御进化等因素, 导致在寄生过种中宿主巢已经处于孵卵后期或者育雏期, 则会对这些不适合的宿主巢进行捕食或破坏 (Kinoshita et al. 1995, Chen et al. 2009)。相应地, 这些繁殖失败的宿主会很快重新筑巢并进行新的繁殖尝试 (Soler et al. 1999, Hauber 2000)。对寄生者的这种巢破坏或捕食行为, 曾提出“放牧假说” (farming hypothesis) 予以解释 (Wyllie 1975, Zahavi 1979, Soler et al. 1995, Arcese et al. 1996, Clotfelter et al. 1999, Swan et al. 2015)。放牧假说认为, 当寄生者发现宿主的巢已经不适合寄生时, 会毁坏或捕食宿主巢, 促使宿主弃巢并重新筑巢, 从而增加寄生者的寄生机会, 进而提高寄生者的繁殖成效。

放牧假说得到了一些野外和室内控制实验的支持。Hoover 等 (2007) 通过设计巢箱入口尺寸阻止褐头牛鹑 (*Molothrus ater*) 进入巢箱后, 其宿主蓝翅黄森莺 (*Protonotaria citrea*) 的巢均没有被破坏, 相应地, 褐头牛鹑被允许进入巢箱后, 未被寄生的蓝翅黄森莺的巢以 20% 的机率被毁坏或捕食, 表明褐头牛鹑可能对宿主进行放牧, 以创造额外的寄生机会。另外, 被褐头牛鹑捕食后重新筑的巢被寄生的比率远高于与捕食无关的巢 (85% vs. 36%), 进一步证实了褐头牛鹑放牧行为的事实 (Hoover et al. 2007)。最初认为寄生者很可能先通过评

估宿主卵的胚胎发育程度, 然后决定是否对其进行捕食或毁坏 (Massoni et al. 1999, Swan et al. 2015), 部分研究结果证明了寄生者能精确评估巢内的情况从而找准寄生目标 (Gloag et al. 2012, Dubina et al. 2013)。Swan 等 (2015) 通过笼养的褐头牛鹑种群繁殖实验, 证明了对放牧假说的这种预测。研究人员向褐头牛鹑提供了分别模拟胚胎发育早期和晚期阶段的巢, 发现褐头牛鹑能够区分孵卵后期的宿主巢, 并进一步揭示褐头牛鹑的识别机制是使用直接的卵刺破方式, 或间接以巢中卵的数量评估宿主卵的胚胎发育程度 (Massoni et al. 1999, Swan et al. 2015)。

对于寄生者而言, 放牧行为是自然选择和反寄生双重压力下进化的一种有效的寄生适应行为, 理论上应普遍存在于更多的巢寄生系统中, 但实际上仅在少有的几个寄生系统中观察到此类行为事件的发生, 如褐头牛鹑 (Arcese et al. 1996, Clotfelter et al. 1999, Hoover et al. 2007, Swan et al. 2015)、大杜鹃 (*Cuculus canorus*) (Headley et al. 1915, Milburn 1915, Chance 1940, Wyllie 1975, Kinoshita 1995, Kim et al. 1999)、中杜鹃 (*C. saturatus*) (栗通萍等 2017)。其原因可能与鸟类巢寄生类群生活史基础资料收集的缺乏有关或该行为在其相应的寄生系统中的进化时间有关。大杜鹃是目前巢寄生系统中研究最广泛和最深入的鸟种, 而北红尾鹑 (*Phoenicurus aureoreus*) 是我国境内大杜鹃常见的合适宿主之一 (Yang et al. 2016)。在大杜鹃与北红尾鹑这一寄生系统中尚无关于大杜鹃放牧行为的报道。

1 材料与方法

1.1 研究地及寄生系统

本研究地位于贵州六枝 (26°10' ~ 26°14' N, 105°13' ~ 105°24' E, 海拔 1 500 m)。研究区域由村庄、耕地、河流、灌丛林等结构镶嵌而成, 鸟类的繁殖期为 3 月下旬至 8 月中旬。常见的巢寄生者包括鹰鹃 (*Hierococcyx sparveroides*)、噪鹃 (*Eudynamis scolopaceus*)、大杜鹃和小杜鹃 (*C. poliocephalus*)。北红尾鸲为雌、雄异型, 产白、蓝色但均带红斑点的两种卵, 窝卵数 4 或 5 枚, 筑巢于房屋墙缝、门缝、屋内柱墩、公路石缝、林缘土坎或石坎凹坑内以及草堆、树上等, 目前仅发现被大杜鹃所寄生 (Yang et al. 2016)。

1.2 研究方法

野外工作从 4 月中旬开始持续到 8 月初。在该区域内鸟类繁殖的初期, 对其繁殖活动进行监测, 系统搜寻北红尾鸲的巢。在巢的寻找过程中, 根据亲鸟的一些特殊行为来判断不同的繁殖阶段 (占区、筑巢、孵卵、育雏等), 如亲鸟收集巢材、雄性警戒、亲鸟运输食物等。当发现巢后, 用 GPS 记录仪及手机记录巢的位置, 并用英衡牌电子珠宝秤 (量程 500 g, 精确度 0.01 g) 称量卵重; 用 GB/T1214.2_1996 数显卡尺 (精确度 0.02 mm) 测量卵长径和短径。使用微型摄像头 (鹰眼迷你摄像机, 分辨率 1 920 × 1 080、64 G 内存、最长可储存 20 h 视频) 获取录像数据, 并用 20 000 mA 充电宝进行续电。录像设备安装一般距离巢 0.5 ~ 1.0 m, 但可根据其具体的巢位特征进行适当调整, 并用树叶等进行伪装, 以减少对亲鸟的影响。

2 结果

野外共发现并录制 26 个北红尾鸲巢的情况, 其中 1 例孵卵期的巢被大杜鹃破坏导致亲鸟弃巢。该巢位于林缘的玉米地岩石凹坑内, 杯状巢, 巢材由小赤麻 (*Boehmeria spicata*) 枯秆、苔藓、草根、家禽毛等组成 (图 1), 离居民房约 500 m。

该巢于 2018 年 5 月 23 日上午被发现, 卵蓝色有斑点, 窝卵数 5 枚, 处于孵卵阶段。随后每天进行录像监控。5 月 28 日, 录像显示, 8:32:09 时雌鸟离巢 (图 1a); 3 min 58 s 之后 1 只大杜鹃来到巢边缘, 快速用喙衔上 1 枚蓝色卵然后离开 (图 1b); 间隔 28 s 后大杜鹃再次回来叼走第 2 枚卵 (图 1c); 26 s 后再次回来叼走第 3 枚卵 (图 1d)。整个叼走卵的过程持续了 54 s (图 1), 之后没有发现大杜鹃再访问该巢。宿主北红尾鸲亲鸟在大杜鹃离开 4 min 后回巢, 在仅剩 1 枚卵的巢中约 8 min 后离巢, 后期检查时发现已弃巢。

3 讨论

本文通过野外录相观察报道了一例大杜鹃对宿主北红尾鸲巢的放牧行为。综合前人研究发现, 大杜鹃对 7 种宿主鸟类有巢毁坏和捕食的报道 (表 1), 说明大杜鹃的放牧行为存在于不同的寄生系统中, 因此也间接地证明了放牧行为可能是大杜鹃适应寄生的一种普遍行为策略。大杜鹃为什么要破坏北红尾鸲的巢, 基于本研究记录到的行为特征, 我们提出了以下几种可能。

第一, 可能是该大杜鹃在寄生时也像其他寄生者一样将宿主卵作为额外的营养补给, 这一假说得到一些研究的支持 (Davies et al. 1988, Arcese et al. 1992, 栗通萍等 2017), 然而我们的录像中并未观察到将卵直接吃掉, 并且离开后巢内还剩 1 枚卵。这与大多数案例中寄生者并不吃宿主卵或雏鸟 (Scott et al. 1992, Sealy 1992, Granfors et al. 2001), 而是将卵和雏鸟毁坏或杀死的结果 (Carter 1986, Thompson et al. 1999, Hoover et al. 2007, Chen 2009, Swan et al. 2015) 一致。

第二种可能是, 杜鹃为提高寄生卵的孵化效率和减少寄生雏鸟的未来竞争而移除部分宿主卵 (Carter 1986, Peer et al. 2000, Llambías et al. 2006)。然而, 该假说未能解释对非寄生巢的破坏或捕食导致宿主弃巢的情况。在本案例



图 1 大杜鹃叼走北红尾鹟卵的过程

Fig. 1 The egg-removing process of the Common Cuckoo in the nest of the Daurian Redstart

a. 孵卵的北红尾鹟雌鸟起身准备离巢, 巢中 4 枚卵; b. 大杜鹃第一次叼卵准备离开; c. 大杜鹃第二次叼卵; d. 大杜鹃第三次叼卵准备离开, 此时北红尾鹟巢内尚有 1 枚卵。

a. The Daurian Redstart female of the hatching egg is set to get out of the nest and 4 eggs in the nest; b. The Common Cuckoo of holding the egg in bill is ready to leave for the first time; c. Common Cuckoo holding the egg in bill for the second time; d. There is still one egg in the nest of the Daurian Redstart when Common Cuckoo with holding the egg is ready to leave for the third time.

表 1 大杜鹃对宿主巢的放牧案例

Table 1 The farming cases of Common Cuckoos to their host's nest

宿主 Host	时间 (年) Time (Year)	行为 Behaviour	文献 Reference
北红尾鹟 <i>Phoenicurus aureoreus</i>	2018	叼走卵 Removing eggs	本研究 This study
棕头鸦雀 <i>Paradoxornis webbiana</i>	1999	扔雏 Throwing nestlings	Kim et al. 1999
黑喉石鹟 <i>Saxicola torquatus</i>	1995	杀雏 Killing nestlings	Kinoshita 1995
芦苇莺 <i>Acrocephalus scirpaceus</i>	1975	捕食 Predating nestlings	Wyllie 1975
林岩鹟 <i>Prunella modularis</i>	1915	杀雏 Killing nestlings	Headley 1915
杂色鹑鹌 <i>Motacilla lugubris</i>	1915	杀雏 Killing nestlings	Headley 1915
草地鹟 <i>Anthus pratensis</i>	1915	杀雏 Killing nestlings	Milburn 1915

中, 大杜鹃叼走卵之前, 此巢并没有发现被寄生, 且时间发生在早晨 8:30 时左右, 和大杜鹃选择下午至傍晚产卵不符 (Chance 1940, Davies et al. 1988), 且该巢被破坏之后仅剩 1 枚卵而导致弃巢, 后续几天也未被寄生。

第三种可能则是大杜鹃的放牧行为, 在本

例中也最有可能。当大杜鹃发现该北红尾鹟的巢时已不利于寄生, 从而对其巢进行毁坏致使其弃巢, 以迫使宿主重新筑巢从而增加未来其寄生的机会 (Zahavi 1979, Soler et al. 1995, Arcese et al. 1996, Clotfelter et al. 1999)。分析如下: (1) 北红尾鹟是大杜鹃的适合宿主 (Yang

et al. 2016), 尚未有被其他种杜鹃寄生的报道, 即每一种寄生杜鹃都具有特定的宿主偏好 (Grim et al. 2011), 表明对北红尾鹎巢的破坏并非偶然; (2) 该区域内最早的寄生巢发现于 5 月底, 而宿主于 3 月底即开始繁殖, 即该行为发生在宿主繁殖季中期, 但大杜鹃较晚到达繁殖地, 错过寄生时机, 通过破坏巢以促使宿主重新筑巢从而获取寄生机会; (3) 该巢于 5 月 23 号发现时已经 5 枚卵并每天进行监测, 直到 5 月 28 号安装录像时仍为 5 枚卵, 故可确定其满窝卵数为 5 枚且未被寄生的情况下宿主孵卵至少已有 5 d, 即大杜鹃发现该巢时已经错过最适寄生阶段, 因此对其采取放牧行为; (4) 录像显示大杜鹃并未在巢中吃掉宿主的卵, 而是每次都将其叼走并返回, 最后剩余 1 枚, 在杜鹃离开 4 min 后宿主才回巢, 说明大杜鹃未将剩下 1 枚卵叼走, 可能是有意为之 (避免被宿主攻击和节约能量), 因其足以迫使宿主弃巢。从宿主巢所处的孵卵阶段和寄生者的行为综合分析, 可推测为大杜鹃的放牧行为。

迄今为止, 放牧行为除在褐头牛鹎寄生系统中得以证明外, 在其他寄生系统包括大杜鹃中均未得到实验证据。此外大杜鹃寄生系统已有的放牧案例中, 基本都发生在宿主育雏阶段 (表 1)。本文则首次记录到大杜鹃对孵卵阶段的北红尾鹎的放牧行为, 这表明大杜鹃很可能也进化出适应寄生的放牧行为, 但这需要更多的发现和进一步的实验验证。

参 考 文 献

- Arcese P, Smith J N M, Hatch M I. 1996. Nest predation by cowbirds and its consequences for passerine demography. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 93(10): 4608–4611.
- Arcese P, Smith J N M, Hochachka W M, et al. 1992. Stability, regulation, and the determination of abundance in an insular song sparrow population. *Ecology*, 73(3): 805–822.
- Carter M D. 1986. The parasitic behavior of the bronzed cowbird in South Texas. *Condor*, 88(1): 11–25.
- Chance E P. 1940. *The Truth about the Cuckoo*. London: Country Life.
- Chen W J, Lee P F, Lin R S. 2009. The first record of a Himalayan cuckoo (*Cuculus saturatus*) killing nestlings in a potential host. *Endemic Species Research*, 11(2): 63–67.
- Clotfelter E D, Yasukawa K. 1999. Impact of brood parasitism by brown-headed cowbirds on red-winged blackbird reproductive success. *Condor*, 101(1): 105–114.
- Davies N B. 2000. *Cuckoos, Cowbirds and Other Cheats*. London: T & AD Poyser, 43–58.
- Davies N B, Brooke M L. 1988. Cuckoos versus reed warblers: adaptations and counteradaptations. *Animal Behaviour*, 36(1): 262–284.
- Dubina K M, Brian D. 2013. Egg pecking and discrimination by female and male brown-headed cowbirds. *Journal of Ornithology*, 154(2): 553–557.
- Gloag R, Fiorini V D, Reboreda J C, et al. 2012. Brood parasite eggs enhance egg survivorship in a multiply parasitized host. *Proceedings of Royal Society London B: Biological Sciences*, 279(1734): 1831.
- Granfors D A, Pietz P J, Joyal L A. 2001. Frequency of egg and nestling destruction by female brown-headed cowbirds at grassland nests. *Auk*, 118(3): 765–769.
- Grim T, Samaš P, Moskát C, et al. 2011. Constraints on host choice: why do parasitic birds rarely exploit some common potential hosts? *Journal of Animal Ecology*, 80(3): 508–518.
- Hauber M E. 2000. Nest predation and cowbird parasitism in song sparrows. *Journal of Field Ornithology*, 71(3): 389–398.
- Headley F W. 1915. Adult cuckoo killing nestling birds. *British Birds*, 13(72): 57.
- Hoover J P, Robinson S K. 2007. Retaliatory mafia behavior by a parasitic cowbird favors host acceptance of parasitic eggs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(11): 4479–4483.
- Kim C H, Yamagishi S. 1999. Nestling crow-tits *Paradoxornis webbiana* ejected from their nest by common cuckoo *Cuculus canorus*. *The Raffles Bulletin of Zoology*, 47(1): 295–297.
- Kinoshita M, Kato C. 1995. Killing nestlings stonechats by the common cuckoo. *Japanese Journal of Ornithology*, 44(2): 99–100.

- Llambías P E, Ferretti V, Reboreda J C. 2006. Egg discrimination and sex - specific pecking behaviour in parasitic cowbirds. *Ethology*, 112(11): 1128–1135.
- Massoni V, Reboreda J C. 1999. Egg puncture allows shiny cowbirds to assess host egg development and suitability for parasitism. *Proceedings of Royal Society London B: Biological Sciences*, 266(1431): 1871–1874.
- Milburn C E. 1915. Adult cuckoo killing nestling meadow-pipits. *British Birds*, 9(1): 95–96.
- Peer B D, Bollinger E K. 2000. Why do female brown-headed cowbirds remove host eggs? A test of the incubation efficiency hypothesis // Smith J N M, Cook T, Rothstein S I, et al. *Ecology and Management of Cowbirds and Their Hosts: Studies in the Conservation of North American Passerine Birds*. Austin, TX: University of Texas Press, 187–192.
- Rothstein S I. 1990. A model system for coevolution: avian brood parasitism. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21(21): 481–508.
- Scott D M, Weatherhead P J, Ankney C D. 1992. Egg-eating by female brown-headed cowbirds. *Condor*, 94(3): 579–584.
- Sealy S G. 1992. Removal of yellow warbler eggs in association with cowbird parasitism. *Condor*, 94(1): 40–54.
- Soler M. 2014. Long-term coevolution between avian brood parasites and their hosts. *Biological Reviews*, 89(2014): 688–704.
- Soler M, Soler J J, Martínez J G, et al. 1995. Magpie host manipulation by great spotted cuckoos: Evidence for an avian mafia? *Evolution*, 49(4): 770–775.
- Soler M, Soler J J, Pérezcontreras T. 1999. The cost of host egg damage caused by a brood parasite: Experiments on great spotted cuckoos (*Clamator glandarius*) and magpies (*Pica pica*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 46(6): 381–386.
- Swan D C, Zanette L Y, Clinchy M. 2015. Brood parasites manipulate their hosts: Experimental evidence for the farming hypothesis. *Animal Behaviour*, 105(1): 29–35.
- Thompson F R, Burhans D E. 1999. Video identification of predators at songbird nests in old fields. *Auk*, 116(1): 259–264.
- Wyllie I. 1975. Study of cuckoos and reed warblers. *British Birds*, 68(9): 369–378.
- Yang C, Li Z, Zhang Y, et al. 2016. Egg polymorphism and egg discrimination in the daurian redstart *Phoenicurus aureoreus*, a host of the common cuckoo *Cuculus canorus*. *Ornithological Science*, 15(2): 127–132.
- Zahavi A. 1979. Parasitism and nest predation in parasitic cuckoos. *American Naturalist*, 113(1): 157–159.
- 粟通萍, 邵玲, 霍娟, 等. 2017. 中杜鹃捕食比氏鹪莺的卵. *生态学杂志*, 36(1): 89–93.