

陕西宁陕朱鹮再引入种群的繁殖现状与保护建议

李夏¹ 田春坡² 李梦瑶² 史岩² 申淋嘉² 于晓平^{2*}

1 宁陕县农业林业和水利局 安康 725000; 2 陕西师范大学生命科学学院 西安 710119

摘要: 作为迁地保护的核心策略, 再引入已经成为全球濒危物种拯救的关键手段, 其成效高度依赖目标种群的持续繁殖能力。本研究通过对陕西宁陕朱鹮 (*Nipponia nippon*) 再引入种群长达 17 年 (2008 至 2024 年) 的连续监测, 系统揭示了该种群的繁殖现状及限制因素。主要发现如下: 共记录 222 个巢, 累计产卵 723 枚, 平均窝卵数 (3.3 ± 0.9) 枚 (1~5 枚)。具体而言, 1~5 枚卵的巢占比分别为 4.1%、14.4%、35.6%、43.7% 和 2.3%, 其中 3 和 4 枚卵的繁殖巢占总数的 79.3%。共成功孵出雏鸟 524 只, 总体孵化率为 72.5%, 年度间无显著差异 ($F_{16, 222} = 0.00048, P > 0.05$)。出飞幼鸟 400 只, 总体繁殖成功率为 55.3%。值得注意的是, 幼鸟出飞数量存在显著的年际间差异 ($F_{16, 222} = 5.82000, P < 0.01$)。雏鸟的致死原因主要包括: 食物缺乏 (45.2%)、天敌捕食 (21.0%)、亲鸟弃巢 (5.6%)、胚胎死亡 (4.8%) 及其他未确定因素 (23.4%)。基于上述发现, 建议采取如下保护措施: (1) 建立巢区智能监测系统, 重点防控蛇类等天敌对雏鸟的威胁; (2) 地方经济发展规划应充分考虑朱鹮的生态需求; (3) 实施分级响应机制, 在育雏期和冬季食物匮乏期进行人工投食, 极端天气时启动雏鸟应急救护。本研究结果为朱鹮乃至其他濒危水鸟再引入项目的科学管理提供了量化依据。

关键词: 朱鹮; 再引入; 繁殖成功率; 巢捕食

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2026) 03-314-11

Breeding status and conservation suggestions of the reintroduced Crested Ibis (*Nipponia nippon*) population in Ningshan, Shaanxi, China

LI Xia¹ TIAN Chun-Po² LI Meng-Yao² SHI Yan² SHEN Lin-Jia² YU Xiao-Ping^{2*}

1 Ningshan Agriculture, Forestry, and Water Conservancy Bureau, Ankang 725000;

2 College of Life Sciences, Shaanxi Normal University, Xi'an 710119, China

Abstract: [Objectives] As a critical strategy of *ex-situ* conservation, species reintroduction has become a critical approach for rescuing globally endangered species, with its success highly dependent on the sustained reproductive capacity of the target population. This study reported key breeding parameters (including clutch

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 32270541, 31872245);

* 通信作者, E-mail: yuxp64@163.com;

第一作者介绍 李夏, 男, 林业工程师; 研究方向: 野生动物保护管理; E-mail: summer0550@126.com。

收稿日期: 2025-09-03, 修回日期: 2026-01-04 DOI: 10.13859/j.cjz.202625155 CSTR: 32109.14.cjz.202625155

size, hatching rate, and fledging rate) and their variations and identified new threats facing the reintroduced Crested Ibis (*Nipponia nippon*) population in Ningshan, Shaanxi, aiming to provide a quantitative basis for developing targeted conservation measures. **[Methods]** We conducted 17 consecutive years (2008–2024) of continuous field monitoring on the reintroduced Crested Ibis population in Ningshan, Shaanxi. Nests were systematically located by observing evening flight directions during the breeding season (February–June) and monitored via binoculars (10×42) and spotting scopes ($20 \sim 60 \times$). We recorded key breeding parameters, including laying date, clutch size, hatching success, and fledging success, and identified the causes of egg losses and chick mortality based on direct observation and physical evidence. For statistical analysis, Welch's ANOVA was employed to test for annual variations in laying date, while one-way ANOVA was performed to assess annual variations in per-nest hatching and fledging counts. A chi-square test was conducted to analyze the distribution of nests by clutch size. Breeding success metrics (e.g., hatching rate, fledging rate, and reproductive success) were calculated as percentages. All tests were two-tailed, with significance set at $P < 0.05$. **[Results]** A total of 222 nests were recorded, producing 723 eggs with a mean clutch size of 3.3 ± 0.9 eggs (range: 1 ~ 5 eggs). Specifically, nests with 1 ~ 5 eggs accounted for 4.1%, 14.4%, 35.6%, 43.7%, and 2.3% of the total, respectively, with nests containing 3 or 4 eggs comprising 79.3% of all nests (Table 1). A total of 524 chicks successfully hatched, yielding an overall hatching rate of 72.5%, with no significant annual variation ($F_{16, 222} = 0.000\ 48$, $P > 0.05$). Four hundred nestlings were observed to fledge, resulting in an overall breeding success of 55.3% (Table 2). Notably, fledgling numbers exhibited significant annual differences ($F_{16, 222} = 5.820\ 00$, $P < 0.01$). Major causes of chick mortality included food shortage (45.2%), predation (21.0%), nest abandonment (5.6%), embryo mortality (4.8%) and unknown causes (23.4%) (Fig. 2). **[Conclusion]** According to these findings, this paper proposes the following conservation measures: (1) establishing an intelligent nest monitoring system to mitigate threats from predators such as the King Rat Snake (*Elaphe carinata*); (2) developing local economic development plans that fully consider the ecological requirements of the Crested Ibis; (3) implementing a tiered response mechanism of conducting artificial feeding during the brood-rearing stage and winter with food scarcity and activating emergency rescue measures for chicks during extreme climatic events. This study provides a quantitative basis for the scientific management of reintroduction programs for the Crested Ibis and other endangered waterbirds.

Key words: Crested Ibis (*Nipponia nippon*); Reintroduction; Breeding success; Nest predation

繁殖生物学作为鸟类学研究的经典领域之一，为解析鸟类系统演化、生态适应机制及保护实践提供关键理论支撑（Sibly et al. 2012）。随着研究手段的不断进步，该领域已从早期的繁殖行为模式、巢址特征及孵化生理周期等基础生物学问题（Audubon 1985），逐步拓展至繁殖策略的适应性进化机制、环境响应模式及其遗传调控基础等理论问题。例如 Roodbergen 等（2012）对多种鸬鹚类的研究表明，种群衰退主要归因于繁殖成功率下降，其繁殖输出难

以补偿成体死亡造成的种群损耗。而在全球气候变化背景下，Stumpf（2024）关于东蓝鸲（*Sialia sialis*）的研究发现，适度低温环境反而有助于该物种繁殖成功率的提升，可能与雌鸟对巢温调控的行为补偿有关，亲代抚育模式的适应有效降低了雏鸟被捕食的风险。

朱鹮（*Nipponia nippon*）作为全球濒危鸟类的经典代表之一，在经历 40 多年系统保护后，其野生种群数量已从最初的 7 只恢复至 2 571 只（王超等 2020），截至 2024 年底已达

6 000 余只 (<https://www.forestry.gov.cn/c/www/dzwzbh/556150.jhtml>)。此过程中繁殖成功率的稳定贡献至关重要 (Yu et al. 2006, 于晓平等 2007)。面对朱鹮种群保护的新形势, 2004 至 2006 年在洋县开展了朱鹮野化放飞试验, 探索了相关技术和实践经验 (刘冬平等 2007, Liu et al. 2020); 在此基础上, 2007 年在陕西宁陕县启动了首个异地再引入项目, 标志着该物种的保护进入迁地保护与野生种群共建的新阶段 (Yu et al. 2009)。研究表明, 再引入种群建立阶段的种群扩散和定殖过程固然重要 (Huo et al. 2014), 而种群个体正常的繁殖成功率正是支撑定殖成功的核心基础, 同样是关键因素之一。尽管再引入初期宁陕再引入种群的繁殖成功率 (51.7%) 略低于野生种群 (65.6%), 但仍处于可维持种群发展的正常水平 (Yu et al. 2006, 陈文贵等 2013)。随着种群数量和分布范围的不断扩大, 该种群已经融入了朱鹮野生种群且形成了单一物种的集合种群体系——即由多个存在个体迁移与基因交流的局域种群共同构成的区域性种群复合体 (Wang et al. 2021), 并表现出足以在未来保障该种群进入种群维持阶段的种群存活率和种群生存力 (Wang et al. 2017a, Zhang et al. 2021), 意味着朱鹮的再引入项目取得了初步成功。

鸟类繁殖成功率的因素可分为内在因素和环境因子。内在因素主要包括遗传因素如近亲繁殖 (Crnokrak and Roff 1999, Keller and Waller 2002)、种间种内竞争 (Both and Visser 2003, Dhondt 2010); 环境因子包括栖息地质量, 如食物资源及可获得性 (Martin 1995, Naef-Daenzer and Keller 1999)、捕食压力 (Weidinger 2002, Lima 2009)、气候因素 (Dunn and Winkler 2010) 和人为干扰 (Carney and Sydeman 1999, Gill et al. 2001) 等。朱鹮的繁殖成功率同样受到上述因素的显著调控。研究表明, 食物资源的丰度及时空分布特征直接决定了亲鸟的能量摄入效率与雏鸟存活率 (Ma

et al. 2021)。历史数据亦显示, 农田湿地中泥鳅、鱼类及蛙类等食物的可获取与否直接影响了朱鹮的繁殖成功率 (Li et al. 2022)。其次, 巢址的微生境特征及其安全性是调控繁殖成功的另一核心要素, 其中, 天敌捕食风险以及日益增强的人为干扰会破坏巢址安全性, 进而引发亲鸟应激反应, 导致孵卵中断或幼鸟夭折 (Jiang et al. 2023)。此外, 繁殖期的气候波动也会通过改变觅食环境或直接威胁巢及卵的安全以影响最终的繁殖成效 (Huang et al. 2022)。

就宁陕再引入种群而言, 地方经济发展驱动的土地利用模式变化已导致朱鹮释放地的生境质量出现退化: 适合朱鹮觅食的水田转为旱地, 河道治理也破坏了朱鹮的觅食环境 (陈文贵等 2013)。加之宁陕境内高速公路的修建和人为干扰程度的增加, 区内朱鹮的繁殖地发生了显著的空间位移, 很多个体逐渐向东南部海拔较低的汉江盆地扩散 (Wang et al. 2017a)。在此背景下, 本研究聚焦宁陕再引入朱鹮种群的繁殖成效, 重点探讨以下三个问题: (1) 该种群的繁殖成效呈现怎样的整体趋势? (2) 其关键繁殖参数 (如窝卵数、孵化率、出飞率等) 与其他种群存在哪些差异? (3) 影响其繁殖成效的主要环境与人为因素有哪些? 研究结果旨在为该种群的长期保护与管理提供科学依据。

1 研究方法

1.1 研究区域自然概况

宁陕县位于秦岭中段南坡 (33°07'09" ~ 33°50'32" N, 108°02'15" ~ 108°56'44" E), 隶属于陕西省安康市, 西邻朱鹮野生种群主要分布区洋县, 是连接渭河平原与四川盆地的重要生态廊道。全县总面积为 3 678.53 km², 东西长 27.0 km, 南北宽 136.6 km, 是朱鹮重要的历史分布区。研究区属于暖温带湿润气候, 据宁陕县气象站近 10 年数据 (2015—2024) 显示: 区域年均气温为 12.5 °C, 无霜期 215 d; 1 月均温 0.6 °C (极端最低温 12.8 °C), 7 月均温 23.4 °C (极端最高温 36 °C), 除 2007 年 1 月

外,多数冬季仍有开阔水域可供朱鹮活动;年降水量 899 mm,降水集中于 7~9 月,该时段的湿润环境为朱鹮成体觅食和雏鸟生长提供了有利条件。

研究区以“山间盆地与丘陵交错”为典型特征:山间盆地多被开发为稻田,是朱鹮重要的觅食区域;丘陵地带之间的低洼区散布着多条浅水河溪,这些水系均自北向南汇入长江一级支流汉江,为朱鹮提供了稳定的水源与湿地生态环境(Wang et al. 2017b)。区域内 80% 的朱鹮筑巢场所依赖森林斑块,且斑块以针阔混交林为主要植被类型,优势树种包括栓皮栎(*Quercus variabilis*)、油松(*Pinus tabulaeformis*)、马尾松(*P. massoniana*)与侧柏(*Platycladus orientalis*)(Wang et al. 2021);朱鹮巢树多位于靠近人类聚居区的坡地,巢树胸径范围为 5~40 cm,树高 10~25 m,且繁殖对在未受干扰的情况下会重复利用同一巢区,巢区间距离从数十米至数千米不等,单个繁殖领域直径通常为 50~100 m。

1.2 研究对象

2007 年 5 月 31 日,世界上首个朱鹮再引入工程在秦岭腹地陕西宁陕县实施。截至 2011 年 11 月,先后有 56 只朱鹮笼养个体(26♀30♂)分 4 批先后放归野外,其中,2007 年 26 只(13♀13♂),2008 年 6 只(4♀2♂),2009 年 14 只(6♀8♂),2011 年 10 只(3♀7♂)(Huo et al. 2014, Yu et al. 2015)。2008 至 2024 年 17 年间我们对所有的释放个体(56 只)和野外出生个体(524 只)进行了持续跟踪监测。

1.3 繁殖监测及数据采集

朱鹮繁殖期一般 2~6 月,产卵期主要集中在 3~5 月(于晓平等 2007, Yu et al. 2015)。朱鹮具有沿用往年旧巢的特性,每年的繁殖前期(1 和 2 月)在前一年的所有繁殖地进行观察,并根据繁殖期朱鹮频繁的占区鸣叫确定其巢址位置(Yu et al. 2006);同时部分繁殖个体携带了无线电发射器(RI-2D,加拿大 Holohil Systems 公司),这也可帮助我们发现部分巢

址(Yu et al. 2015, Li et al. 2018)。

自 2008 年至 2024 年的 17 年间,使用双筒望远镜(SICONG 10×42,西安西光威信光电有限公司)和单筒望远镜(GEOMA 65A 型,变焦范围 20~60 倍,南京视维德光学仪器有限公司)对所有发现的繁殖配对进行常年连续观察,每年观测时间约 120 d,观测间隔 2 或 3 d,日均观察时间约 10 h(8:00~19:00 时)。记录的繁殖参数包括:繁殖个体身份(年龄、性别及环志信息),巢位信息(所在乡、镇、村及经纬度和海拔),产卵日期、窝卵数、巢与卵的损失情况、孵化雏鸟数量、雏鸟损失情况、成功出飞雏鸟数量;以及繁殖各阶段的行为,如筑巢、交配、产卵、孵卵和育雏等。

1.4 卵损失与雏鸟死亡判定

本研究依托长期定点巡护与环志监测数据,对繁殖失败事件进行标准化分类判定,具体标准如下:(1)未受精卵是指未孵化的卵,其内容物透明无浊,无血丝、血环及任何胚胎发育特征;(2)胚胎死亡指未孵化卵内可见血环形成或胚胎雏形,但发育进程中断、未能完成孵化;(3)卵阶段弃巢指全巢卵孵卵中断,且连续监测证实亲鸟已终止巢区活动;(4)雏鸟阶段弃巢指雏鸟尸体完整且无外伤性损伤,同时观测到亲鸟停止育雏行为;(5)捕食导致的繁殖失败依据雏鸟离巢前消失,或巢区出现残肢、羽毛等被捕食痕迹判定;(6)食物短缺致雏鸟死亡指雏鸟无被捕食损伤,但体型显著低于同期个体生长基准,且伴随亲鸟喂食频次下降等食物资源不足的观测证据。

1.5 统计分析

出飞成功率以出飞幼鸟数与孵化雏鸟数的比值计算;孵化成功率以孵化雏鸟数与产卵数的比值计算;营巢成功率是至少有 1 只雏鸟出飞的巢数占总巢数的百分比;繁殖成功率是出飞幼鸟数占窝卵数的百分比(Yu et al. 2015)。

产卵日期、孵化雏鸟和幼鸟出飞数量年间变化的差异性采用单因素方差分析(one-way ANOVA);产卵日期年间变化的差异采用韦

氏方差分析 (Welch's ANOVA); 不同窝雏数的巢数分布差异采用卡方检验 (Chi-square test); 繁殖成功率的年变化趋势采用广义线性模型 (generalized linear models, GLM) 进行分析 (二项分布, Logit 连接函数)。确定假设检验 $P < 0.05$ 为差异显著, $P < 0.01$ 为差异极显著。产卵日期和平均窝卵数以平均值 $\pm$ 标准差表示, 孵化率、出飞率和繁殖成功率以百分比表示。

2 结果

2.1 产卵日期和窝卵数

2008 至 2024 年 17 年共记录繁殖巢 222 个, 首枚卵产卵日期介于 3 月 2 日至 5 月 10 日之间 (图 1), 中位值为 3 月 28 日, 平均产卵日期为 3 月 30 日。产卵日期年间变化呈显著差异 (Welch's ANOVA: $F_{16, 37.42} = 1.953\ 00$, $P < 0.05$), Games-Howell 事后检验表明, 该显著差异仅来源于 2018 年与 2021 年的产卵日期间。

222 窝共产卵 723 枚, 平均窝卵数 (3.3 ± 0.9) 枚 (1~5 枚)。窝卵数分布以 3 和 4 枚为多, 1~5 枚所占比例分别为 4.1%、14.4%、35.6%、43.7%和 2.3% (表 1)。

2.2 繁殖成功率

经统计, 所记录的 222 个巢 723 枚卵共孵化雏鸟 524 只, 总体孵化率为 72.5% (表 2)。孵化雏鸟数的年间差异不显著 (one-way ANOVA: $F_{16, 222} = 0.000\ 48$, $P > 0.05$)。所有记录中至少有 1 只雏鸟出飞的巢有 169 个, 营巢成功率为 76.1%。具体而言, 出飞 1、2、3 和 4 只雏鸟巢的数量分别为 25 (14.8%)、68 (40.2%)、65 (38.5%) 和 11 个 (6.5%)。不同窝雏数的巢数分布存在显著差异 ($\chi^2 = 55.580\ 00$, $df = 3$, $P < 0.05$), 出飞 2 只和 3 只雏鸟的巢数显著多于 1 只和 4 只雏鸟的巢数。不同年间幼鸟的出飞数存在显著差异 (one-way ANOVA: $F_{16, 222} = 5.820\ 00$, $P < 0.01$)。

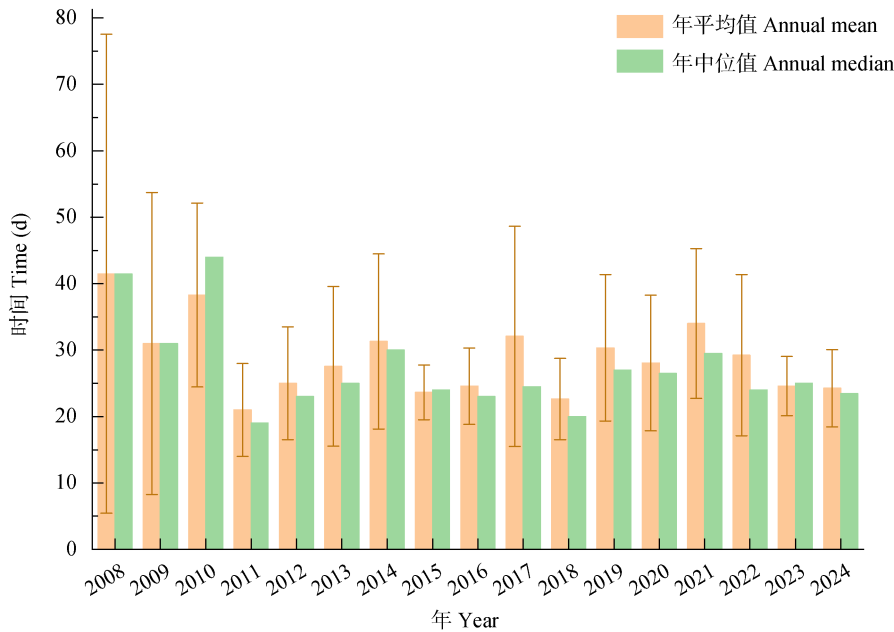


图 1 宁陕朱鹮再引入种群产卵日期的年间变化 (2008 至 2024 年)

Fig. 1 Annual variations in laying date of the reintroduced Crested Ibis population in Ningshan (2008–2024)
时间 (d) 以首枚卵产卵日期 (3 月 2 日) 为基准计算。
Time (d) is calculated in comparison with the first egg laying date (March 2).

表 1 宁陕朱鹮再引入种群窝卵数和繁殖巢数的年度变化

Table 1 Annual variations in clutch size and nest number in Ningshan Crested Ibis reintroduced population								
年份 Year	各窝卵数的巢数分布 Nest number distribution by clutch size						平均值 ± 标准差 Mean ± SD	繁殖巢数 Nest number
	1	2	3	4	5	7		
2008	1			1			2.5 ± 2.1	2
2009		2	1	2			3.0 ± 1.0	5
2010		2	2	3			3.1 ± 0.9	7
2011		2	2	2	1		3.3 ± 1.1	7
2012			3	3			3.5 ± 0.6	6
2013		2	6	1			2.9 ± 0.6	9
2014			4	5	1		3.7 ± 0.7	10
2015		1		7			3.8 ± 0.7	8
2016		1	3	8		1*	3.3 ± 1.2	12
2017	1	2	3	7	1		3.4 ± 1.1	14
2018			5	8	1		3.7 ± 0.6	14
2019		3	3	9			3.4 ± 0.8	15
2020	3	5	10	4			2.7 ± 1.0	22
2021	2	2	8	9			3.1 ± 1.0	21
2022	2	5	7	10	1		3.1 ± 1.0	25
2023		1	8	12			3.5 ± 0.6	21
2024		4	14	6			3.1 ± 0.7	24
合计（总巢数占比）								
Total (Percentage of all nests)	9(4.1%)	32(14.4%)	79(35.6%)	97(43.7%)	5(2.3%)		3.3 ± 0.9	222

*该配对前期所产 4 枚卵被巢材覆盖，后补产 3 枚，孵卵过程中前 4 枚卵又在理巢过程中暴露，亲鸟同时孵这 7 枚卵，共出壳雏鸟 3 只，从产卵时间和孵化时间判断，后补产的 3 枚为无精卵，该巢当年的窝卵数以 4 计算。

* Early in the breeding period, the 4 eggs laid by this pair were covered by nesting materials; the pair subsequently laid an additional 3 eggs. During the incubation period, the first 4 eggs were exposed again when the parent birds were arranging the nest. The parent birds incubated 7 eggs simultaneously, and a total of 3 chicks hatched. Judging from the egg-laying time and hatching time, the 3 subsequently laid eggs were infertile; thus, the clutch size for this nest in that year was recorded as 4.

总体繁殖成功率为 55.3%（表 2），年间繁殖成功率虽有波动，但其随年份的上升趋势显著（Wald, $\chi^2 = 5.358\ 00$, $df = 1$, $P < 0.05$ ），模型估算的年份回归系数为 0.04（标准误 SE = 0.02）。其中，2023 年的繁殖成功率（71.6%）与出飞成功率（93.0%）均达观测期峰值，而 2013 年的出飞成功率（50.0%）与繁殖成功率（30.8%）均为观测期最低，形成鲜明对比。

2.3 繁殖成功率的影响因素

繁殖成功率主要受孵化成功率和出飞成功率共同影响，其中雏鸟未孵化的原因可分为两类（图 2）：（1）未受精卵是孵化失败的主要原因，共记录未受精卵 184 枚，占总卵数（724 枚）的 25.4%，占未孵化卵（199 枚）的 92.5%；（2）因捕食者、人为干扰和极端天气（如大风）导致亲鸟弃巢卵损失 15 枚，仅占总卵数的 2.1%，占未孵化卵的 7.5%。

表 2 陕西宁陕朱鹮再引入种群的繁殖参数和繁殖成功率（2008 至 2024 年）

Table 2 Breeding parameters and breeding success of the reintroduced Crested Ibis population in Ningshan, Shaanxi (2008–2024)

年份 Year	产卵巢数 Nest number	产卵总数 Population fecundity	孵化数量 Hatching number	出飞数量 Fledging number	孵化成功率 Hatching success (%)	出飞成功率 Fledging success (%)	繁殖成功率 Breeding success (%)
2008	2	5	4	3	80.0	75.0	60.0
2009	5	15	10	8	66.7	80.0	53.3
2010	7	22	14	9	63.6	64.3	40.9
2011	7	23	18	13	78.3	72.2	56.5
2012	6	21	19	14	90.5	73.7	66.7
2013	9	26	16	8	61.5	50.0	30.8
2014	10	37	27	22	73.0	81.5	59.5
2015	8	30	23	14	76.7	60.9	46.7
2016	12	43	31	23	67.4	74.2	50.0
2017	14	47	32	25	68.1	78.1	53.2
2018	14	52	36	23	69.2	63.9	44.2
2019	15	51	36	27	70.6	75.0	52.9
2020	22	59	44	34	74.6	77.3	57.6
2021	21	66	45	37	68.2	82.2	56.1
2022	25	78	52	40	66.7	76.9	51.3
2023	21	74	57	53	77.0	93.0	71.6
2024	24	74	60	47	81.1	78.3	63.5
总计 Total	222	723	524	400	72.5	76.3	55.3
年平均值 ± 标准差 Annual mean ± SD	13.1 ± 7.2	42.7 ± 22.6	30.8 ± 16.7	23.5 ± 14.6	72.8 ± 7.3	73.9 ± 9.8	54.0 ± 9.8

成功孵化的雏鸟中，共有 124 只死亡，占总孵化数的 23.7%。雏鸟死亡的主要原因包括：（1）食物缺乏导致 56 只雏鸟死亡，占死亡总数（124 只）的 45.2%；（2）天敌捕食导致 26 只雏鸟死亡，占总数的 21.0%；（3）胚胎死亡和亲鸟弃巢产生的死亡数分别为 6 只和 7 只，仅分别占 4.8%和 5.6%；（4）此外由于无法判别的未知原因导致 29 只雏鸟死亡，占总数的 23.4%（图 2）。

3 讨论

长期监测结果显示，宁陕再引入种群自 2008 年成功繁殖以来，已连续 17 年实现自然繁育，种群规模由最初释放的 56 只发展至目前涵盖宁陕（130 余只）及石泉、汉阴等周边扩

散区的区域性种群，整体数量合计 500 余只。本研究揭示的高繁殖成功率（55.3%），从种群补充机制上验证了此前关于该种群将保持增长趋势(未来 25 年增长率 λ 为 1.08)的预测(Yu et al. 2015, Wang et al. 2017a)。结合本研究的高繁殖成效与既往监测数据，有力地支持了该种群进入种群建立的最后阶段——调节阶段（Schaub et al. 2009）。综上，本研究认为，中国实施的全球首个朱鹮再引入种群不仅基本实现重建，相关实践经验为其他同类濒危物种的再引入提供了借鉴。

就朱鹮而言，首先较大比例未受精卵的出现是降低其繁殖成功率的最主要的原因。晚成鸟类未受精卵的出现可能与其繁殖策略（Morland et al. 2024）、交配机制（Birkhead and

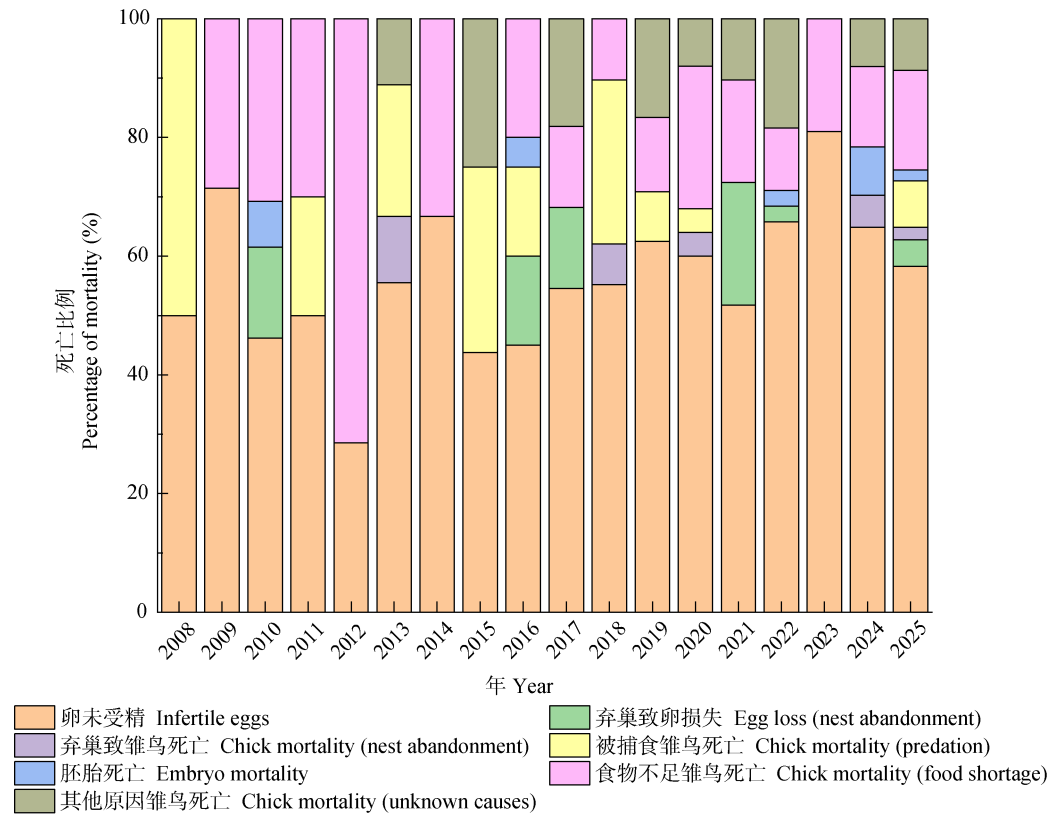


图 2 陕西宁陕朱鹮再引入种群卵损失和雏鸟死亡原因的百分比堆叠图（2008 至 2024 年）

Fig. 2 Causes of egg losses and chick mortality in the reintroduced Crested Ibis population in Ningshan, Shaanxi (2008–2024)

Møller 1993)、环境与生理因素 (Schoech et al. 2004) 和社会结构 (Cockburn 2006) 等因素有关, 但关于朱鹮特异性高频未受精卵的出现仍缺乏机制解析。异步孵化 (asynchronous hatching) 策略引发的窝内雏鸟间的竞争是导致雏鸟被淘汰的主要原因, 本研究中将该因素归入食物不足之列, 在食物缺乏时竞争程度尤其激烈。该现象是晚成鸟类在长期进化过程中形成的适应机制 (Magrath 1990, Stenning 1996), 物种特异性窝卵数的进化形成与其能够养活的雏鸟数量相匹配 (Ricklefs 1980)。不仅如此, 受环境条件影响, 鸟类的窝卵数还存在地理变异 (Boyce and Perrins 1987)。例如朱鹮野生种群的平均窝卵数为 (2.8 ± 0.8) 枚 ($n = 271$) (Yu et al. 2006), 显著小于本研究种群的平均窝卵数 (3.3 ± 0.9) 枚 ($n = 222$) ($t = -5.649\ 00$,

$P < 0.01$)。这可能与本研究种群新出生个体数量较多、年龄较小和繁殖力较强有关。因为 4~10 岁年龄组野生个体的窝卵数显著高于其他两个年龄组 (2~3 岁与 >10 岁) (于晓平等 2007)。与其他朱鹮再引入种群相比, 陕西千阳种群的平均窝卵数为 (2.1 ± 0.3) 枚 ($n = 14$) (Li et al. 2021), 陕西铜川种群的平均窝卵数为 (2.8 ± 0.8) 枚 ($n = 108$) (王华强等 2024); 而本研究监测的宁陕种群平均窝卵数更高。各种群之间窝卵数的差异可能与不同释放地的气候、食物等条件有关。

另一方面, 影响朱鹮繁殖成功率的外部因素还包括天敌捕食。研究发现, 由于朱鹮种群所处的地理环境不同, 捕食者的种类有所差异。例如秦岭南坡朱鹮种群的主要捕食者除了猛禽类, 如赤腹鹰 (*Accipiter soloensis*)、苍鹰 (*A.*

gentilis)、雀鹰(*A. virgatus*)、鹰雕(*Nisaetus nipalensis*)之外,最大的威胁来自大型的游蛇科王锦蛇(*Elaphe carinata*) (Jiang et al. 2023)。在同等捕食压力作用下,种群规模较大的朱鹮野生种群所受的影响远远小于数量较小的再引入种群(Jiang et al. 2023)。除此之外,造成朱鹮雏鸟死亡的其他原因还包括食物缺乏、胚胎死亡和未知原因。其中,食物缺乏加剧了窝内雏鸟间的竞争从而导致弱小个体死亡率增加。本研究统计发现,因以上原因导致 124 只雏鸟死亡,占总孵化数的 23.7%。

综上所述,为了提高朱鹮再引入种群的繁殖成功率,加快种群扩散速度,扩大其分布范围,提出如下针对性保护建议:(1)对于极小再引入种群而言,应在繁殖巢区安装智能监测系统,随时掌握巢中卵、雏鸟以及成体的受威胁状况。在此需要特别强调的是,繁殖期除了采用物理装置(塑料布、伞形罩、尼龙网)防治天敌(小型哺乳类、蛇类)爬树和雏鸟坠巢之外,雄黄粉被证明是非常有效的驱蛇手段。自 2015 年繁殖季节在巢树下喷洒雄黄粉以来,再也未发生蛇类伤害朱鹮雏鸟事件(Jiang et al. 2023),因此我们建议延续该方法并适量喷洒以预防雏鸟被捕食;(2)建议宁陕借鉴洋县模式,实施生境修复与产业协同策略。针对食物短缺,推广“朱鹮友好”有机农业与冬水田补偿,兼顾恢复底栖生物与提升农业产值;针对营巢夜宿干扰,依据繁殖期(3~6月)划定生态红线,规避商业开发。通过“核心区严保、外围区研学”的分区管理,实现种群复壮与区域经济双赢;(3)建立分级响应机制。饥饿致死(45.2%),在育雏期(4~6月)和冬季实施常态化投食,从源头降低夭折率;针对低频高危的极端气候(如倒春寒)或弃巢事件,可启动人工孵化或收容等应急救护程序。

参 考 文 献

- Audubon J J. 1985. The Birds of America. New York: Abbeville Press, 1–435.
- Birkhead T R, Møller A P. 1993. Sexual selection and the temporal separation of reproductive events: sperm storage data from reptiles, birds and mammals. *Biological Journal of the Linnean Society*, 50(4): 295–311.
- Both C, Visser M E. 2003. Density dependence, territoriality, and divisibility of resources: From optimality models to population processes. *The American Naturalist*, 161(2): 326–336.
- Boyce M S, Perrins C M. 1987. Optimizing great tit clutch size in a fluctuating environment. *Ecology*, 68(1): 142–153.
- Carney K M, Sydeman W J. 1999. A review of human disturbance effects on nesting colonial waterbirds. *Waterbirds: The International Journal of Waterbird Biology*, 22(1): 68–79.
- Cockburn A. 2006. Prevalence of different modes of parental care in birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1592): 1375–1383.
- Crnokrak P, Roff D A. 1999. Inbreeding depression in the wild. *Heredity*, 83(3): 260–270.
- Dhondt A A. 2010. Effects of competition on great and blue tit reproduction: intensity and importance in relation to habitat quality. *Journal of Animal Ecology*, 79(1): 257–265.
- Dunn P O, Winkler D W. 2010. Effects of climate change on timing of breeding and reproductive success in birds // Møller A P, Fiedler W, Berthold P. *Effects of Climate Change on Birds*. Oxford: Oxford University Press, 113–128.
- Gill J A, Norris K, Sutherland W J. 2001. Why behavioural responses may not reflect the population consequences of human disturbance. *Biological Conservation*, 97(2): 265–268.
- Huang Y J, Ye Y X, Zhang Y Z, et al. 2022. Tall trees drive the nest-site selection of wild Crested Ibis *Nipponia nippon*. *Bird Conservation International*: 1–12.
- Huo Z P, Guo J F, Li X, et al. 2014. Post-fledging dispersal and habitat use of a reintroduced population of the Crested Ibis (*Nipponia nippon*). *Avian Research*, 5(1): 7.
- Jiang N, Wu S, Tong Y W, et al. 2023. The impact of predation on population dynamics of the Crested Ibis in the Qinling Mountains, Shaanxi, Central China. *Restoration Ecology*, 31(3): e13741.
- Keller L F, Waller D M. 2002. Inbreeding effects in wild populations. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(5): 230–241.

- Li M, Ye X P, Dong R, et al. 2021. Survival rates and reproductive ecology of a reintroduced population of the Asian Crested Ibis *Nipponia nippon* in Shaanxi Qianhu National Wetland Park, China. *Bird Conservation International*, 31(3): 410–419.
- Li X H, Fu J Y, Zhai T Q, et al. 2022. Understanding recovery is as important as understanding decline: the case of the Crested Ibis in China. *Land*, 11(10): 1817.
- Li Y F, Ye X P, Wang M, et al. 2018. Survival rates of a reintroduced population of the Crested Ibis *Nipponia nippon* in Ningshan County (Shaanxi, China). *Bird Conservation International*, 28(1): 145–156.
- Lima S L. 2009. Predators and the breeding bird: behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation. *Biological Reviews*, 84(3): 485–513.
- Liu D P, Zhang G G, Wang C, et al. 2020. Breeding variation in a reintroduced Crested Ibis *Nipponia nippon* population in Central China. *Pakistan Journal of Zoology*, 52(4): 1595–1598.
- Ma L M, Li X H, Zhai T Q, et al. 2021. Changes in the habitat preference of Crested Ibis (*Nipponia nippon*) during a period of rapid population increase. *Animals*, 11(9): 2626.
- Magrath R D. 1990. Hatching asynchrony in altricial birds. *Biological Reviews*, 65(4): 587–622.
- Martin T E. 1995. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecological Monographs*, 65(1): 101–127.
- Morland F, Ewen J G, Santure A W, et al. 2024. Demographic drivers of reproductive failure in a threatened bird: Insights from a decade of data. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 121(36): e2319104121.
- Naef-Daenzer B, Keller L F. 1999. The foraging performance of Great and Blue Tits (*Parus major* and *P. caeruleus*) in relation to caterpillar development, and its consequences for nestling growth and fledging weight. *Journal of Animal Ecology*, 68(4): 708–718.
- Ricklefs R E. 1980. Geographical variation in clutch size among passerine birds: Ashmole's hypothesis. *The Auk*, 97(1): 38–49.
- Roodbergen M, van der Werf B, Hötter H. 2012. Revealing the contributions of reproduction and survival to the Europe-wide decline in meadow birds: review and meta-analysis. *Journal of Ornithology*, 153(1): 53–74.
- Schaub M, Zink R, Beissmann H, et al. 2009. When to end releases in reintroduction programmes: demographic rates and population viability analysis of Bearded Vultures in the Alps. *Journal of Applied Ecology*, 46(1): 92–100.
- Schoech S J, Bowman R, Reynolds S J. 2004. Food supplementation and possible mechanisms underlying early breeding in the Florida Scrub-Jay (*Aphelocoma coerulescens*). *Hormones and Behavior*, 46(5): 565–573.
- Sibly R M, Witt C C, Wright N A, et al. 2012. Energetics, lifestyle, and reproduction in birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(27): 10937–10941.
- Stenning M J. 1996. Hatching asynchrony, brood reduction and other rapidly reproducing hypotheses. *Trends in Ecology & Evolution*, 11(6): 243–246.
- Stumpf K. 2024. Temperature affects nest box selection, nest success, and nestling size in a southeastern population of Eastern Bluebirds. *Georgia Journal of Science*, 82(2): Article 7.
- Wang F, Li M, Zhang Y S, et al. 2021. Post-release dispersal and breeding site suitability of reintroduced populations of the Crested Ibis in Shaanxi Province, China. *Restoration Ecology*, 29(5): e13383.
- Wang M, Ye X P, Li Y F, et al. 2017a. On the sustainability of a reintroduced Crested Ibis population in Qinling Mountains, Shaanxi, Central China. *Restoration Ecology*, 25(2): 261–268.
- Wang N, Zhu H, Zhang Y. 2017b. Study on environmental behavior of urban residents in Ningshan County. *Asian Agricultural Research*, 9(10): 39–44.
- 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.
- Yu X P, Chang X Y, Li X, et al. 2009. Return of the Crested Ibis *Nipponia nippon*: a reintroduction programme in Shaanxi province, China. *BirdingASIA*, 11: 80–82.
- Yu X P, Li X, Huo Z P. 2015. Breeding ecology and success of a reintroduced population of the endangered Crested Ibis *Nipponia nippon*. *Bird Conservation International*, 25(2): 207–219.
- Yu X P, Liu N F, Xi Y M, et al. 2006. Reproductive success of the

- Crested Ibis *Nipponia nippon*. Bird Conservation International, 16(4): 325–343.
- Zhang Y S, Wang F, Cui Z X, et al. 2021. Can we reestablish a self-sustaining population? A case study on reintroduced Crested Ibis with population viability analysis. Avian Research, 12(1): 14.
- 陈文贵, 李夏, 刘超, 等. 2013.. 陕西省宁陕朱鹮再引入种群之现状. 野生动物, 34(1): 23–24, 49. [Chen W G, Li X, Liu C, et al. 2013. Status of a reintroduced population of the Crested Ibis (*Nipponia nippon*) in Ningshan County Shaanxi Province. Chinese Journal of Wildlife, 34(1): 23–24, 49.]
- 刘冬平, 路宝忠, 张国钢, 等. 2007. 人工饲养朱鹮野化放飞后在野外繁殖成功. 动物学杂志, 42(3): 101. [Liu D P, Lu B Z, Zhang G G, et al. 2007. Successful breeding in the wild of captive-bred Crested Ibis following reintroduction. Chinese Journal of Zoology, 42(3): 101.]
- 王超, 张亚祖, 曾键文, 等. 2020. 中国野生朱鹮的繁殖现状和种群数量. 林业科学, 56(11): 143–150. [Wang C, Zhang Y Z, Zeng J W, et al. 2020. Reproductive status and population size of wild Crested Ibis (*Nipponia nippon*) in China. Scientia Silvae Sinicae, 56(11): 143–150.]
- 王华强, 全艺玮, 张雅帅, 等. 2024. 基于种群生存力分析的陕西铜川朱鹮再引入种群的可持续性保护对策. 野生动物学报, 45(1): 75–83. [Wang H Q, Tong Y W, Zhang Y S, et al. 2024. Sustainability and conservation strategies of reintroduced Crested Ibis population in Tongchuan, Shaanxi based on population viability analysis. Chinese Journal of Wildlife, 45(1): 75–83.]
- 于晓平, 路宝忠, 卢西荣, 等. 2007. 年龄对朱鹮繁殖成功率的影响. 动物学报, 53(5): 812–818. [Yu X P, Lu B Z, Lu X R, et al. 2007. Influences of age on the reproductive success of the Crested Ibis *Nipponia nippon*. Acta Zoologica Sinica, 53(5): 812–818.]

两种潜在宿主递食同一只大杜鹃幼鸟

Two potential host species feeding on the same juvenile Common Cuckoo (*Cuculus canorus*)

在鸟类巢寄生系统中, 许多宿主能识别外来寄生卵, 但却没有对雏鸟的识别能力。2023 年 7 月 23 日, 在西藏拉萨达东村附近的高山上, 观察记录到 1 只白喉红尾鸲(*Phoenicurus schisticeps*)雌鸟和 1 只灰眉岩鹀(*Emberiza godlewskii*)相继递食同一只大杜鹃(*Cuculus canorus*)幼鸟的行为。根据视频内容和现场观察, 本文描述了上述两种潜在宿主鸟类相继递食同一只大杜鹃幼鸟的全过程, 并探讨此现象可能的原因。

巢寄生是指寄生性鸟类把卵产在其他鸟类的巢中, 由宿主(被寄生的鸟类)代为孵卵和育雏, 从而转嫁自身能量消耗的繁殖策略(Davies 2000)。巢寄生大大降低了宿主的繁殖成效, 这使得宿主进化出了一系列反寄生策略, 双方形成了一种类似军备竞赛的协同进化(Davies 2000)。反寄生策略中, 宿主对卵的识别和排斥是常见的策略(Davies 2000), 但对雏鸟的识别相对罕见(Langmore et al. 2003, Grim 2006, 2007)。

(下转 348 页)

基金项目 2023 年度林周县黑颈鹤本底调查项目;

* 通信作者, E-mail: yangletibet@126.com;

第一作者介绍 王蕊, 女, 硕士研究生; 研究方向: 动物行为学; E-mail: huixiang11151216@163.com。

收稿日期: 2024-05-14, 修回日期: 2024-09-03 DOI: 10.13859/j.cjz.202424115 CSTR: 32109.14.cjz.202624115