

两种山鹡鸰的繁殖参数比较

丁志锋 梁健超 周智鑫 冯永军 胡慧建*

广东省生物资源应用研究所, 广东省动物保护与资源利用重点实验室, 广东省野生动物保护与利用公共实验室 广州 510260

摘要: 生活史是鸟类生态学研究的重要内容之一, 分析生活史的影响因子对于研究鸟类的生态适应具有重要意义。2007年3~9月, 在广东省肇庆市江溪村对黄腹山鹡鸰 (*Prinia flaviventris*) 和纯色山鹡鸰 (*P. inornata*) 的繁殖参数进行了比较研究。结果表明: 1) 除筑巢集中期、窝卵数、巢捕食率和割草毁巢率外, 两种山鹡鸰各繁殖参数均存在显著性差异; 2) 黄腹山鹡鸰的窝卵数相对较小, 但卵重较大, 而纯色山鹡鸰则相反; 3) 与体重相似的9种雀形目鸟类相比, 两种山鹡鸰具有相对较高的年生产力; 4) 两种山鹡鸰在部分繁殖参数上出现了分化, 这可能是它们对不同巢捕食风险的响应, 黄腹山鹡鸰的巢捕食率相对较高, 采取低窝卵数和高的卵重, 而纯色山鹡鸰则为高的窝卵数和低的卵重。

关键词: 山鹡鸰; 窝卵数; 卵重; 年生产力

中图分类号: Q958 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263 (2017) 03-417-06

Comparisons of Breeding Parameters of Two *Prinia* Species

DING Zhi-Feng LIANG Jian-Chao ZHOU Zhi-Xin FENG Yong-Jun HU Hui-Jian*

Guangdong Key Laboratory of Animal Conservation and Resource Utilization, Guangdong Public Laboratory of Wild Animal Conservation and Utilization, Guangdong Institute of Applied Biological Resources, Guangzhou 510260, China

Abstract: Life history is an important topic in avian ecology, and the determinants of life history traits are important for understanding bird ecological adaption. Comparisons of breeding parameters of Yellow-bellied *Prinia flaviventris* and Plain *Prinia inornata* were performed at Jiangxi Village, Zhaoqing, Guangdong, from March to September in 2007. Our results showed that: 1) there were no significant differences in various breeding parameters between two *Prinia*, except for nest-building period, clutch size, nest predation rate and nest destruction rate (Table 1); 2) Yellow-bellied *Prinia* had lower clutch size but larger egg size, compared with the Plain *Prinia*; 3) these two *Prinia* species had relatively higher annual productivity compared with nine passerine birds of similar body mass (Fig. 2); 4) there was obvious differentiation between two *Prinia* species in most of breeding parameters, possibly caused by different nest predation risks. Our findings suggested that Yellow-bellied *Prinia* responded to relatively high nest predation with lower clutch size but larger egg size, while Plain *Prinia* had higher clutch size but smaller egg size.

Key words: *Prinia*; Clutch size; Egg size; Annual productivity

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31572257), 广东省科学院青年科学研究基金项目 (No. qnjj201405);

* 通讯作者, E-mail: 13922339577@139.com;

第一作者介绍 丁志锋, 男, 博士; 研究方向: 鸟类生态学; E-mail: dingzhf@163.com。

收稿日期: 2016-11-08, 修回日期: 2017-02-10 DOI: 10.13859/j.cjz.201703007

鸟类生活史通常被定义为一系列的进化策略,包括行为的、生理的和结构上的适应,或多或少与鸟类的生存和繁殖成功直接相关(Ricklefs et al. 2002)。生活史研究是鸟类生态学研究中的重要研究领域之一(王勇等 2012),其中,窝卵数、卵参数、巢量度等繁殖参数是亲鸟繁殖投资与维持生存的最优权衡,反映了个体对环境胁迫和可能风险的响应(Ricklefs et al. 2002)。生活史的影响因子分析是鸟类生活史理论的关键问题,这对于研究鸟类的生态适应有着重要的意义(Martin 1996, Ricklefs 2000)。然而,由于各种条件的限制,人们对多数鸟类生活史信息依然知之甚少(Lu 2015)。

食物资源、天敌捕食被认为是影响鸟类生活史特征的重要生态因子(Martin 1996, Ricklefs et al. 2002, Sibly et al. 2012)。有限的食物资源限制了鸟类在一个繁殖季节的筑巢次数(Nagy et al. 2005),补充食物往往能够使鸟类的产卵日期提前、窝卵数增加、卵重增加(Robb et al. 2008);此外,较高的天敌捕食风险会导致多数鸟类窝卵数的减少(Eggers et al. 2006),或少数鸟类增加(Mönkkönen et al. 2009);控制实验较好地阐明了卵重、窝卵总重量和雏鸟生长率与巢捕食风险间呈负相关性(Fontaine et al. 2006)。

对于草地繁殖的鸟类而言,人为干扰可能被视为潜在的捕食者,导致弃巢等(Beale et al. 2004),割草更是除食物和天敌之外的第3种重要影响因子,不仅直接导致毁巢(nest destruction)、毁卵和雏鸟死亡,还会造成雌鸟死亡率显著增加(1.7倍,Grübler et al. 2008)、种群数量下降和成鸟雌雄性比失衡(Popotnik et al. 2000, Grübler et al. 2008, 2012)。山鹧鸪属的黄腹山鹧鸪(*Prinia flaviventris*)与纯色山鹧鸪(*P. inornata*)在华南地区常同域分布,其尾羽皆有逆变化现象,即繁殖期尾羽短于非繁殖期(丁志锋等 2007, 张建新 2007)。具尾羽逆变化现象的鸟类十分罕见,其尾羽更换可能会对山鹧鸪繁殖活动有重要影响,并会使

山鹧鸪产生一系列的适应性变化。已有的研究表明,两种山鹧鸪皆具备高繁殖投资的特点,如较高的育雏次数、二次繁殖尝试等,可能与当地可利用的食物资源较丰富有关;同时,由于两种山鹧鸪主要在灌草丛中繁殖,常受到人为干扰(草场管理)和割草的影响(巢址环境具多变性),面临较高的弃巢、割草毁巢和天敌捕食风险(张建新 2007, 丁志锋等 2016)。两种山鹧鸪分类关系相近、地理分布重叠,在栖息地、觅食行为和营养等方面都存在生态位重叠(周放等 2000, 张建新 2007, 丁志锋等 2016),探讨两种山鹧鸪在食物资源丰富但弃巢、割草毁巢和天敌捕食较高的情况下繁殖参数的变化,并比较其异同,为研究鸟类繁殖行为与环境关系以及相似种的共存机制提供参考,亦能丰富我们对物种适应性进化的认知(Lu 2015)。

1 研究地区概况和研究方法

研究地区位于广东省肇庆市江溪村(23°12'~23°13'N, 112°42'~112°43'E)。该地区的自然概况及植被特征详见丁志锋等(2007)。

2007年3~9月在广东省肇庆市江溪村,通过观察亲鸟的行为(鸣叫、衔材筑巢等)或搜寻潜在的筑巢生境,寻找两种山鹧鸪的巢,并进行标记和测量。为避免后续繁殖季节中,两种山鹧鸪可能会调整部分繁殖参数(Crick et al. 1993, Svensson 1995),本文仅比较两种山鹧鸪的第一次繁殖参数,即6月前发现的巢。根据Ricklefs(1977), $B = 30 \exp(-\sum P_i \text{Log}_e P_i)$,其中, B 为单次繁殖周期(单位:d), P_i 为种群在繁殖季节第*i*月营巢的概率,求得 $B = 45.38$ d。本研究发现黄腹山鹧鸪年繁殖期长度约为150 d,据此得到黄腹山鹧鸪可能的年繁殖次数为:(年繁殖期长度/繁殖周期)=3.31,这表明理论上黄腹山鹧鸪有二次繁殖的可能,6月份前是第一次繁殖产卵的概率更大。

两种山鹧鸪巢的特征差异明显,野外较易

区分(图1)。记录两种山鹳莺营巢植物种类、筑巢时间、产卵时间、产卵间隔、窝卵数、卵长径、卵短径、卵重、巢材种类。繁殖结束后,将两种山鹳莺巢取下并带回室内,经过充分干燥后测量巢重。使用 HEC-300 电子秤(量程 100 g,精度 0.01 g)测量重量,使用 UPMachine CS108 数显卡尺(量程 200 mm,精度 0.01 mm)测量鸟卵的长径和短径。窝卵重为每个巢的鸟卵重量之和(Fontaine et al. 2006),生产力(P)按照如下公式计算(Sibly et al. 2012), $P = (\text{平均卵重} \times \text{平均窝卵数} \times \text{每年繁殖次数}) / \text{亲鸟平均体重}$ 。

对两种山鹳莺巢材重量、窝卵数、卵长径、卵短径、卵重进行单样本 K-S 检验(one-sample Kolmogorov-Smirnov test)来分析数据的正态性。当数据符合正态分布时,用单因素方差分析(one way ANOVA test)进行差异性检验;如不符合正态分布,则用 Mann-Whitney U 检验。采用 u 检验对百分比数据(主要营巢植物占比、筑巢集中期、天敌捕食、割草毁巢和弃巢率)进行差异性检验(宋素芳等 2011)。结合 Sibly 等(2012)对 980 种鸟类的体重、谱系和生活史特征的综合分析,选取雀形目中与山鹳莺体重近似的 9 种鸟类,即北森莺(*Parula americana*)、小双领花蜜鸟(*Nectarinia chalybea*)、黑顶梅花雀(*Estrilda nonnula*)、草原林莺(*Dendroica discolor*)、长尾缝叶莺

(*Orthotomus sutorius*)、环颈直嘴太阳鸟(*Anthreptes collaris*)、刺鹛(*Acanthisitta chloris*)、棕扇尾莺(*Cisticola juncidis*)、黄头金雀(*Auriparus flaviceps*)作为参照,分析两种山鹳莺的年生产力。

2 结果

研究期间共发现 32 个黄腹山鹳莺巢,62 个纯色山鹳莺巢,其繁殖成功率分别为 28.13% 和 8.06%。两种山鹳莺的产卵时间均在 6:00 ~ 8:00 时之间,每天产 1 枚卵。二者巢材略有差异,黄腹山鹳莺的巢材植物种类更多,而纯色山鹳莺的较少且每个巢中只有 1 种植物巢材。除筑巢集中期、窝卵数、巢捕食率和割草毁巢率外,两种山鹳莺各繁殖参数均存在显著性差异(表 1)。

与体重近似的 9 种雀形目鸟类相比,两种山鹳莺具有相对较高的年生产力,分别为 1.28 和 1.31(图 2),而这 9 种雀形目鸟类中,有 6 种年生产力低于 1.0;有 2 种低于 1.2。

3 讨论

两种山鹳莺巢区附近的食物资源在 5 月至 9 月波动不大,至 10 月后开始出现下降(丁志锋 2008),据此推测,食物可能不是影响山鹳莺生活史特征的最重要因子。许多研究证实,天敌捕食尤其是巢捕食,是影响鸟类繁殖特征



图 1 黄腹山鹳莺巢(左)和纯色山鹳莺巢(右)

Fig. 1 Nests of Yellow-bellied Prinia (the left picture) and Plain Prinia (the right picture)

表 1 黄腹山鹡鸰和纯色山鹡鸰的繁殖参数

Table 1 Breeding parameters of Yellow-bellied Prinia and Plain Prinia

	黄腹山鹡鸰 <i>Prinia flaviventris</i>	纯色山鹡鸰 <i>P. inornata</i>	差异 Statistical difference
巢所在植物种类数 Number of nesting plants	13	6	
主要营巢植物及占比 Percentage of the main nesting plants	象草 <i>Pennisetum purpureum</i> (68.75%, <i>n</i> = 32)	象草 (90.32%, <i>n</i> = 62)	<i>U</i> = 2.64, <i>P</i> < 0.05
巢重 Nest weights (g)	5.38 ± 1.26 (<i>n</i> = 21)	4.41 ± 1.08 (<i>n</i> = 28)	<i>F</i> = 8.38, <i>P</i> < 0.01
筑巢集中期 Main nest-building period	4 月份 April (65.63%, <i>n</i> = 32)	4 月份 April (58.06%, <i>n</i> = 62)	<i>U</i> = 0.71, <i>P</i> > 0.05
窝卵数 Clutch size	4.33 ± 0.84 (<i>n</i> = 18)	4.93 ± 0.85 (<i>n</i> = 16)	<i>U</i> = 4.31, <i>P</i> = 0.05
卵长径 Egg length (mm)	15.02 ± 0.66 (<i>n</i> = 71)	14.74 ± 0.73 (<i>n</i> = 85)	<i>F</i> = 6.01, <i>P</i> < 0.05
卵短径 Egg width (mm)	11.36 ± 0.25 (<i>n</i> = 71)	10.97 ± 0.36 (<i>n</i> = 85)	<i>F</i> = 60.79, <i>P</i> < 0.01
卵重 Egg mass (g)	0.96 ± 0.10 (<i>n</i> = 71)	0.90 ± 0.10 (<i>n</i> = 85)	<i>F</i> = 13.45, <i>P</i> < 0.01
巢捕食率 Nest predation rate	0.19 (<i>n</i> = 32)	0.10 (<i>n</i> = 62)	<i>U</i> = 1.25, <i>P</i> > 0.05
割草毁巢率 Nest destruction rate	0.31 (<i>n</i> = 32)	0.31 (<i>n</i> = 62)	<i>U</i> = 0.06, <i>P</i> > 0.05
弃巢率 Nest desertion rates	0.13 (<i>n</i> = 32)	0.50 (<i>n</i> = 62)	<i>U</i> = 3.56, <i>P</i> < 0.05
生产力 Annual productivity	1.28	1.31	
平均窝卵重/体重 The ratio of mean clutch mass to parental body mass	0.64	0.65	

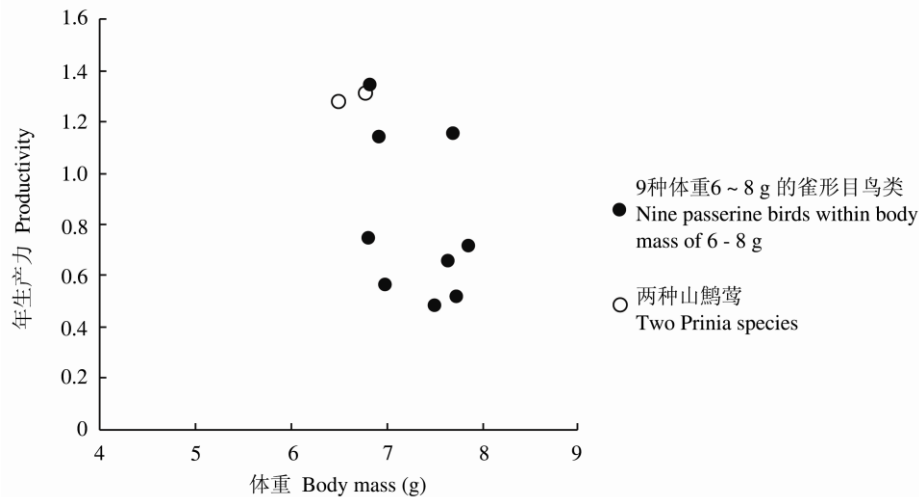


图 2 两种山鹡鸰与 9 种体重 6 ~ 8 g 雀形目鸟类的年生产力比较

Fig. 2 Annual productivity of the two Prinia species compared with nine passerine birds within body mass of 6 - 8 g

黑色圆点数据来自 Sibly et al. 2012。Black circles, data obtained from Sibly et al. 2012.

的一项重要决定因子 (Lima 2009)。两种山鹧鸪在面临着相对较高的弃巢、割草毁巢和巢捕食时 (表 1)，采取了不同的策略：1) 黄腹山鹧鸪在多种植物上营巢，以此来减缓对单一营巢植物的依赖，与此相对应的是，黄腹山鹧鸪弃巢率较低 (表 1)；纯色山鹧鸪对象草 (*Pennisetum purpureum*) 有较强的依赖性，主要在象草上营巢，由于象草为外来栽培物种 (饲料用草)，容易受到人为干扰的影响 (草场管理等)，因此纯色山鹧鸪具有较高的弃巢率。这种弃巢大多发生在筑巢期，是主动弃巢行为，可能会有利于纯色山鹧鸪快速寻找更为安全的巢区小生境 (汝少国等 1998)。此外，两种山鹧鸪皆面临较高的割草毁巢，这可能会对种群数量、性比等产生一定的影响，需更为长期的监测数据。2) 黄腹山鹧鸪的窝卵数相对较小，但卵重较大，而纯色山鹧鸪则相反。这可能与亲鸟应对捕食风险时调整窝卵数有关，较小的窝卵数将缩短繁殖期，能减少引起捕食者注意的访巢次数 (Martin et al. 2000a, b)；窝卵数减少能增加双亲存活的期望而继续繁殖。这与野外发现两种山鹧鸪存在二次繁殖行为一致，与纯色山鹧鸪相比，黄腹山鹧鸪进行二次繁殖尝试的比例是否偏高，需更多的数据去验证。3) 此外，黄腹山鹧鸪具有比纯色山鹧鸪更大的卵 (表 1 及 Wang et al. 2016)，也可能与两种山鹧鸪亲鸟的体重差异有关，这已在多个研究中得到了证实 (Martin et al. 2006)；还可能与亲代抚育、成鸟死亡率等多个因素有关 (Martin et al. 2006)。

两种山鹧鸪相对较高的年生产力，一方面与基本分配权衡 (fundamental allocation trade-offs) 有关：生长速度快、死亡率高的鸟类往往具有较高的年生产力；另一方面，年生产力也受到物种生活史特征的影响 (Sibly et al. 2012)。

同域分布的两种山鹧鸪间在营巢植物种类、巢重、窝卵数、卵重、卵长径、卵短径、巢材种类上都存在明显差异，表明两者在部分

繁殖参数上出现了分化，这可能是它们对不同巢捕食风险的响应，黄腹山鹧鸪巢捕食风险相对较高，采取低窝卵数和高的卵重，而纯色山鹧鸪则为高的窝卵数和低的卵重。

参 考 文 献

- Beale C M, Monaghan P. 2004. Human disturbance: people as predation-free predators? *Journal of Applied Ecology*, 41(2): 335–343.
- Crick H Q P, Magrath R D. 1993. Seasonal changes in clutch size in British birds. *Journal of Animal Ecology*, 62(2): 263–273.
- Eggers S, Griesser M, Nystrand M, et al. 2006. Predation risk induces changes in nest-site selection and clutch size in the Siberian jay. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 273(1587): 701–706.
- Fontaine J J, Martin T E. 2006. Parent birds assess nest predation risk and adjust their reproductive strategies. *Ecology Letters*, 9(4): 428–434.
- Grüebler M U, Schuler H, Horch P, et al. 2012. The effectiveness of conservation measures to enhance nest survival in a meadow bird suffering from anthropogenic nest loss. *Biological Conservation*, 146(1): 197–203.
- Grüebler M U, Schuler H, Müller M, et al. 2008. Female biased mortality caused by anthropogenic nest loss contributes to population decline and adult sex ratio of a meadow bird. *Biological Conservation*, 141(12): 3040–3049.
- Lima S L. 2009. Predators and the breeding bird: behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation. *Biological Reviews*, 84(3): 485–513.
- Lu X. 2015. Hot genome leaves natural histories cold. *Science*, 349(6252): 1064.
- Martin T E. 1996. Life history evolution in tropical and south temperate birds: what do we really know? *Journal of Avian Biology*, 27(4): 263–272.
- Martin T E, Bassar R D, Bassar S K, et al. 2006. Life-history and ecological correlates of geographic variation in egg and clutch mass among passerine species. *Evolution*, 60(2): 390–398.
- Martin T E, Martin P R, Olson C R, et al. 2000a. Parental care and clutch sizes in North and South American birds. *Science*,

- 287(5457): 1482–1485.
- Martin T E, Scott J, Menge C. 2000b. Nest predation increases with parental activity: separating nest site and parental activity effects. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 267(1459): 2287–2293.
- Mönkkönen M, Forsman J T, Kananoja T, et al. 2009. Indirect cues of nest predation risk and avian reproductive decisions. *Biology Letters*, 5(2): 176–178.
- Nagy L R, Holmes R T. 2005. Food limits annual fecundity of a migratory songbird: an experimental study. *Ecology*, 86(3): 675–681.
- Popotnik G J, Giuliano W M. 2000. Response of birds to grazing of riparian zones. *The Journal of Wildlife Management*, 64(4): 976–982.
- Ricklefs R E. 1977. Components of avian breeding productivity. *The Auk*, 94(1): 86–96.
- Ricklefs R E. 2000. Lack, Skutch, and Moreau: the early development of life-history thinking. *Condor*, 102(1): 3–8.
- Ricklefs R E, Wikelski M. 2002. The physiology/life-history nexus. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(10): 462–468.
- Robb G N, McDonald R A, Chamberlain D E, et al. 2008. Food for thought: supplementary feeding as a driver of ecological change in avian populations. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6(9): 476–484.
- 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.
- Svensson E. 1995. Avian reproductive timing: when should parents be prudent? *Animal Behaviour*, 49(6): 1569–1575.
- Wang L, Liang W, Yang C, et al. 2016. Egg rejection and clutch phenotype variation in the plain prinia *Prinia inornata*. *Journal of Avian Biology*, 47(6): 788–794.
- 丁志锋. 2008. 黄腹山鹪莺 (*Prinia flaviventris*) 换羽和营巢生态学的研究. 上海: 华东师范大学硕士学位论文.
- 丁志锋, 梁健超, 潘新园, 等. 2016. 黄腹山鹪莺育雏行为和雏鸟生长. *动物学杂志*, 51(6): 969–976.
- 丁志锋, 唐思贤, 张建新, 等. 2007. 黄腹山鹪莺成鸟的秋季换羽. *动物学杂志*, 42(6): 28–33.
- 汝少国, 侯文礼, 刘云, 等. 1998. 灰喜鹊的繁殖生态和巢位选择 II. 巢位选择. *生态学杂志*, 17(5): 11–13.
- 宋素芳, 秦豪荣, 赵聘. 2011. 生物统计学. 2 版. 北京: 中国农业大学出版社.
- 王勇, 张正旺, 郑光美, 等. 2012. 鸟类学研究: 过去二十年的回顾和对未来发展的建议. *生物多样性*, 20(2): 119–137.
- 张建新. 2007. 纯色鹪莺 (*Prinia inornata*) 繁殖生态及换羽研究. 上海: 华东师范大学硕士学位论文.
- 周放, 房慧伶. 2000. 两种鹪莺的种间生态位关系研究. *动物学研究*, 21(1): 52–57.