

# 宿主鸟类防御杜鹃巢寄生的策略

刘建平<sup>①</sup> 梁伟<sup>②\*</sup>

① 北方民族大学生物科学与工程学院 银川 750021;

② 热带岛屿生态学教育部重点实验室, 海南省热带动植物生态学重点实验室, 海南师范大学生命科学学院 海口 571158

**摘要:** 为了消除巢寄生给自身繁殖带来的不利影响, 许多宿主进化出反寄生策略来提高自身的适合度。越来越多的研究表明, 宿主的反寄生防御手段可能发生在其生活史周期的各个阶段。本文分别从巢、卵和雏鸟三个阶段对宿主鸟类的反寄生策略进行综述, 主要包括巢防御、卵识别、雏鸟识别和雏鸟出飞阶段的防御策略及各阶段的主要研究方法, 以期为深入研究鸟类的巢寄生行为提供参考。

**关键词:** 巢寄生; 反寄生策略; 巢防御; 卵拒绝; 雏鸟识别

**中图分类号:** Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2024) 04-481-12

## Strategies of Host Defense Against Cuckoo Parasitism

LIU Jian-Ping<sup>①</sup> LIANG Wei<sup>②\*</sup>

① College of Biological Sciences and Engineering, North Minzu University, Yinchuan 750021;

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

**Abstract:** In order to mitigate the detrimental impacts of brood parasitism on their own reproduction, many hosts have evolved anti-parasitism strategies to enhance their fitness. Many studies have shown that the host's antiparasitic defenses may occur at different stages of its life cycle. In this review, we discussed various host defenses against cuckoo parasitism at different stages of the breeding cycle, e.g., nest defense, egg recognition and egg rejection, nestling and fledgling discrimination, and then outlined basic research methods in host defense used for the field experiment.

**Key words:** Brood parasitism; Anti-parasitic strategy; Nest defense; Egg rejection; Nestling recognition

巢寄生鸟类如大杜鹃 (*Cuculus canorus*) 等, 自身不营巢, 而将卵产于宿主 (host) 鸟类的巢中, 由宿主代为孵卵和育雏, 以转移亲本照顾的成本 (Davies 2000)。一旦被寄生,

宿主鸟类的卵或雏鸟会被提前孵出的寄生雏鸟 (排他性寄生者如大杜鹃) 推出巢外或杀死 (Davies 2000)。因此巢寄生会造成宿主花费了更多的时间和精力来养育无亲缘关系的寄生

**基金项目** 国家自然科学基金项目 (No. 32270526, 31970427, 32160242);

\* 通讯作者, E-mail: 13976699091@139.com;

**第一作者介绍** 刘建平, 男, 讲师; 研究方向: 鸟类行为生态; E-mail: liujp@nun.edu.cn.

收稿日期: 2024-02-19, 修回日期: 2024-06-27 DOI: 10.13859/j.cjz.202424032

雏鸟, 而自身却没有繁殖产出, 这极大地降低了宿主的繁殖成效 (Soler 2014, Lyu et al. 2021)。选择压力迫使宿主进化出防御策略来反抗寄生性杜鹃的寄生。传统观念认为, 宿主和寄生性鸟类之间的军备竞赛被限制在繁殖周期的卵阶段, 因为很多宿主鸟类能够识别和拒绝寄生卵, 但却不能识别寄生的雏鸟 (Rothstein 1990, Davies 2000)。但是, 现在人们普遍认为宿主在繁殖周期的不同阶段 (巢阶段、卵阶段、雏鸟阶段及雏鸟出飞后阶段) 都进化出了防御策略 (Davies 2011, Feeney et al. 2012, Soler 2014, 2017)。如在筑巢前宿主会评估生境中的寄生风险, 选择寄生风险低的巢址 (Expósito-Granados et al. 2017)。在筑巢时, 宿主也可通过建隐蔽巢以降低被杜鹃发现的可能 (Saunders et al. 2003, Muñoz et al. 2007)。而且, 宿主能够识别杜鹃, 会驱赶和攻击靠近巢的杜鹃 (Davies et al. 2009, Li et al. 2015), 宿主的攻击甚至会导致杜鹃死亡 (Molnár 1944, Zhao et al. 2022)。另外, 在卵和雏鸟阶段, 宿主也能够通过识别和拒绝成功寄生的外来卵和雏鸟来抵御杜鹃寄生 (Langmore et al. 2003, Huo et al. 2018, Noh et al. 2018, Yi et al. 2020, Attisano et al. 2021, Noh et al. 2021, Samaš et al. 2021, Attisano et al. 2023, Liu et al. 2023a, Ye et al. 2023)。

鸟类巢寄生的研究最早开始于欧洲 (Chance 1940, Davies et al. 1988)。除西班牙分布有大斑凤头鹃 (*Clamator glandarius*) (Erritzøe et al. 2012) 外, 在欧洲的大部分区域, 大杜鹃是唯一的巢寄生者, 同时也是研究最深入的专性巢寄生鸟类之一, 已记录到的大杜鹃宿主多达 276 种 (Mann 2017)。相比较之下, 中国是亚洲乃至世界上寄生性杜鹃种类最丰富的国家之一, 寄生性杜鹃多达 17 种 (郑光美 2023), 但仅有 11 种杜鹃被记录到在 55 种宿主巢中寄生繁殖 (Yang et al. 2012)。近些年来, 鸟类巢寄生行为的研究在国内逐渐受到重视 (Røskaft et al. 2012, Yu et al. 2016, Liu et al.

2020, Wang et al. 2021, Ma et al. 2022, Wang et al. 2022)。新的杜鹃宿主种类不断被国内学者发现 (马雯等 2012, Deng 2013, 胡运彪等 2013a, b, 霍娟等 2014, 粟通萍等 2014, 邵玲等 2016, 王鹏程等 2016, 粟通萍等 2017, 张瑜晗等 2021, 柳希竹等 2022), 为今后研究宿主对巢寄生的进化响应积累了基础资料。但总体而言, 中国大多数杜鹃物种的繁殖生物学以及宿主利用的基础资料仍非常稀缺 (Payne 2005)。另外, 中国的多杜鹃寄生系统也与欧洲的单杜鹃寄生系统有很大不同。例如, 在欧洲, 洞巢鸟类欧亚大山雀 (*Parus major*) 不具备对杜鹃卵等外来卵的识别能力, 曾一度被认为是 不适合杜鹃寄生的宿主 (Davies et al. 1989), 而在中国, 除了大山雀 (*P. minor*) 和绿背山雀 (*P. monticolus*) 具备很强的卵识别能力外, 杂色山雀 (*Sittiparus varius*)、褐头山雀 (*Poecile montanus*)、煤山雀 (*Periparus ater*) 和沼泽山雀 (*Poecile palustris*) 也具有一定的卵识别能力, 表明它们与杜鹃存在过协同进化关系 (Liang et al. 2016, Liu et al. 2019, 2020)。在欧洲, 家燕 (*Hirundo rustica*) 能够识别大杜鹃和雀鹰 (*Accipiter nisus*) 标本, 并表现出不同等级的攻击强度 (Liang et al. 2015); 而在中国, 家燕具备很强的卵识别能力, 却很少攻击杜鹃 (Liang et al. 2013, 2015)。因此, 在我国多杜鹃寄生系统中探讨宿主的反寄生适应行为, 对丰富和完善杜鹃与宿主的协同进化理论具有重要意义。本文在综述鸟类巢寄生行为研究进展的基础上, 总结了每个阶段的主要野外实验方法, 以期与研究宿主鸟类的反巢寄生行为提供思路。

## 1 巢阶段的防御

### 1.1 巢防御的优势

相较于卵阶段和雏鸟阶段的防御, 通过巢防御阻止杜鹃接近自己的巢并寄生才是宿主最有效的防御策略。因为杜鹃在产卵时常会叼走 1 或 2 枚宿主的卵, 所以在卵阶段, 即使宿主

能够识别并拒绝掉寄生卵, 也会遭受繁殖损失 (Chance 1940, Davies 2000, Wang et al. 2020a); 而在雏鸟阶段, 宿主就算能够识别和拒绝喂养寄生的雏鸟 (Langmore et al. 2003, Sato et al. 2010, Tokue et al. 2010), 可以避免对寄生雏鸟投入过多精力, 但也无法完全阻止繁殖损失。

## 1.2 宿主鸟类的巢防御策略

阻止杜鹃接近巢是宿主最有效的反寄生策略, 可以避免被杜鹃寄生 (Davies 2011, Feeney et al. 2012)。宿主鸟类的巢防御策略主要包含以下 4 种。

(1) 增加对自身巢的关注时间, 对靠近巢的雌性杜鹃, 利用聚扰 (mobbing)、攻击和驱赶等方式进行巢防御。而对应的, 大杜鹃已经进化出了在表型上模拟鹰类或隼类来吓走宿主, 减少被宿主攻击的可能性 (Krüger 2007, Welbergen et al. 2011, Thorogood et al. 2013, Liang et al. 2015, Merondun et al. 2024)。因此, 这也反过来要求宿主鸟类能够更准确识别寄生性杜鹃的成鸟, 而不将其与猛禽鹰或隼类混淆, 才能避免错误的巢防御代价。

研究表明, 一些宿主已经进化出了识别大杜鹃和雀鹰的能力 (Li et al. 2015, Liang et al. 2015, Yu et al. 2016, Ma et al. 2018a)。如 Liang 等 (2015) 比较丹麦和中国两个国家的家燕对大杜鹃成鸟的识别能力, 发现丹麦的家燕能区分大杜鹃和雀鹰, 并对杜鹃进行猛烈攻击, 而在中国, 家燕则对两者的行为反应差异不明显。这表明在欧洲单杜鹃寄生系统中, 家燕已经进化出识别大杜鹃成鸟的能力, 而在中国多杜鹃寄生系统地区, 家燕并不对大杜鹃进行攻击, 说明在中国家燕可能并不具备识别大杜鹃成鸟的能力 (Liang et al. 2015)。但 Liang 等 (2015) 的研究是从家燕的行为表现上进行分析, 而 Yu 等 (2016) 通过声音回放实验证明, 中国的家燕种群也能够区分大杜鹃和雀鹰。在回放雀鹰的警戒声时, 会吸引更多的家燕, 且其反应更强烈, 在回放大杜鹃和山斑鸠 (*Streptopelia*

*orientalis*) 的警戒声时, 则反应明显减弱 (Yu et al. 2016)。这说明家燕具备了区别寄生者和捕食者的能力。类似的现象在东方大苇莺 (*Acrocephalus orientalis*) 中也有发现, 如 Ma 等 (2018a) 研究发现, 东方大苇莺能够区别大杜鹃和雀鹰, 并表现出不同的攻击行为, 它们会对大杜鹃表现更多的猛烈暴动和攻击行为。此外, 黄腹鹪莺 (*Prinia flaviventris*) 在中国的大陆地区和台湾地区均有分布, 但大陆地区的繁殖杜鹃种类达 10 种以上, 而台湾地区仅北方中杜鹃 (*Cuculus optatus*) 和大鹰鹃 (*Hierococcyx sparveroides*) 2 种繁殖 (Yang et al. 2012), 北方中杜鹃在台湾地区更为常见。杜鹃寄生压力不同, 使得黄腹鹪莺的巢防御策略完全不同。大陆地区的黄腹鹪莺宿主种群不能识别出大杜鹃和北方中杜鹃的成鸟, 而台湾地区的黄腹鹪莺种群则能区别出这两种杜鹃, 并表现出不同程度的攻击行为 (Yang et al. 2014a)。

(2) 将巢紧挨邻居巢, 或者高密度集群筑巢。集群营巢有利于宿主进行警戒和巢防御, 对于抵御杜鹃巢寄生非常重要。如集小群繁殖的红巧织雀 (*Euplectes orix*) 被白眉金鹃 (*Chrysococcyx caprius*) 寄生的可能性较低 (Lawes et al. 1996, Brown et al. 2007)。同样, 将巢建在邻居巢的旁边将遭受的寄生风险较低 (Lawson et al. 2021), 也暗示合作巢防御或者较高的宿主繁殖密度可能有助于抵御杜鹃寄生。Ma 等 (2018b) 对东方大苇莺巢防御行为研究表明, 宿主对大杜鹃标本的攻击次数和一定范围内邻居巢的数量显著正相关, 且那些远离邻居的孤立巢, 更容易被大杜鹃寄生。而 Wang 等 (2023) 研究了东方苇莺对大杜鹃巢防御的有效性, 结果表明, 当参与巢防御的宿主数量少时, 东方大苇莺几乎不能够阻止大杜鹃进入其巢中产卵, 许多受到攻击的大杜鹃仍能够完成寄生过程而未受到伤害; 但当宿主 3 只及以上时, 东方大苇莺能够有效阻碍大杜鹃入巢产卵, 部分情况下甚至可导致大杜鹃死亡, 说明了宿主邻居之间的合作巢防御在抵抗大杜

鹃寄生中可能十分重要。

(3) 利用巢结构减少寄生风险(例如狭窄的巢通道入口)。当宿主与寄生者体型大小差异较大时, 洞巢可能会限制巢寄生者进入巢中产卵(Davies 2000, Liang et al. 2013)。如 Rutila 等(2002)发现, 大杜鹃寄生洞巢鸟类欧亚红尾鸫(*Phoenicurus phoenicurus*)时, 大杜鹃较低的繁殖成功率主要和欧亚红尾鸫的洞巢结构密切相关, 洞巢较小的入口使得大杜鹃很难进入其中产卵(大杜鹃的寄生卵经常被发现处于巢杯外), 而且大杜鹃的雏鸟很难推掉宿主的雏鸟(46%的大杜鹃雏鸟无法排除所有宿主卵或者雏鸟)。和宿主雏鸟同巢竞争的大杜鹃雏鸟, 常常会由于竞争失败, 饿死在巢中(Rutila et al. 2002)。同样, 洞巢较小的入口也阻碍了大杜鹃雏鸟的出飞。此外, 闭口巢和织布鸟科长长的巢管也有助于抵御杜鹃寄生(Davies 2000)。Yang 等(2015a)认为, 金腰燕(*Hirundo daurica*)的闭口巢可能有助于抵御杜鹃寄生。

(4) 利用人类栖息地作为避难所避免巢寄生。Liang 等(2013)发现, 欧洲被寄生的家燕巢通常是筑在房子外部, 筑在房子内部的家燕巢被杜鹃寄生的概率相对要低, 表明家燕利用人类居住环境作为掩护所, 从而降低被杜鹃寄生的风险。有研究表明, 利用人居环境作为庇护所, 在人居环境中繁殖, 在某些宿主中已经进化成为了防御杜鹃寄生的重要手段(Liang et al. 2013, Møller et al. 2016)。如 Zhang 等(2023)发现, 洞巢鸟类北红尾鸫(*P. auroreus*)会将巢筑在居民点附近甚至是室内, 而建在室外的巢被大杜鹃寄生的概率高于室内的巢; 此外, 处于室外的北红尾鸫巢距离房屋的距离越远, 越容易被大杜鹃寄生。这说明, 靠近人类繁殖已成为北红尾鸫抵御杜鹃寄生的重要防御策略(Yao et al. 2023)。

### 1.3 巢防御行为的研究方法

鸟类巢防御行为实验通常采用捕食者(如雀鹰)、寄生者(如大杜鹃)及无害鸟类(如山斑鸠)3种标本(或3D模型)分别在孵卵期和

育雏期探究宿主的巢防御行为(Liang et al. 2015, Ma et al. 2018a)。每种鸟类选取2个个体的标本, 实验操作时随机选择其中之一, 以避免假重复。实验时3种标本的顺序是随机的, 将选择的标本放置在距实验巢水平距离0.5~1.0 m处, 观察亲鸟的反应, 并利用DV录像机进行录像, 每一次标本实验时间是从亲鸟回到巢附近发现标本开始计时, 时间为5 min, 如果亲鸟对标本进行攻击, 则实验立即结束, 以免损坏标本。每一种标本实验结束后间隔1 h以上进行另一种标本实验, 以避免前一次标本实验对后续实验的影响(carry-over effect)。数据收集后分析宿主鸟类对3种鸟类标本的反应是否存在差异。

## 2 卵阶段的防御

在宿主的防御手段中, 识别和拒绝外来的寄生卵是宿主防御杜鹃巢寄生的最普遍和最有效的手段之一(Soler 2014, Ma et al. 2021)。自从 Rothstein (1970) 实验性地向孵卵早期的宿主巢中添加1枚模型卵研究宿主的卵识别能力以来, 大量涉及鸟类卵识别能力的研究由此展开(Liang et al. 2016, Zhang et al. 2019, Liu et al. 2020, Wang et al. 2020b, Yi et al. 2020, Ye et al. 2023)。目前, 使用实验卵测试宿主的卵识别能力实验已成为研究杜鹃与其宿主之间协同进化关系的重要手段之一(Yang et al. 2014b, Liu et al. 2020, Yi et al. 2020, Ma et al. 2021, Ye et al. 2023)。例如, 一些卵识别实验研究表明, 清巢行为可能是宿主卵拒绝行为的前期行为适应, 在一些物种中最终进化成为一种防御杜鹃寄生的手段(Yang et al. 2015b, Feng et al. 2019)。而宿主反寄生策略也存在行为弹性, 它们会根据寄生压力调整反寄生策略(Liu et al. 2021, Zhang et al. 2021)。如在缺乏杜鹃寄生的情况下, 宿主对外来卵的拒绝率会相应地降低, 有些甚至丧失了卵识别能力(Soler et al. 2012)。但也有一些宿主的卵识别能力进化完成后, 即便不再被杜鹃寄生还会保

持很多年 (Lahti 2006, Yang et al. 2015c, Zhou et al. 2024)。

## 2.1 卵识别线索

鸟类可能采用视觉线索 (Samaš et al. 2021)、触觉线索 (Meshcheryagina et al. 2016, Ye et al. 2023) 和嗅觉线索 (Golüke et al. 2016, Leclair et al. 2017) 等来识别和拒绝外来卵。大量的视觉线索研究表明, 鸟类的卵特征, 如卵大小 (Ye et al. 2023)、紫外光 (Yang et al. 2013)、卵形状 (Hauber et al. 2021)、卵背景色 (Ye et al. 2022)、卵斑点 (Liu et al. 2019, Wang et al. 2020b) 等都可能成为宿主识别外来卵的线索。如筑巢于土洞等黑暗环境中的栗头鹪莺 (*Phylloscopus castaniceps*), 其巢的光照强度接近 0 lx, 视觉线索受到限制。在昏暗的光照条件下, 栗头鹪莺能够排斥 63.6% 的翠金鹀 (*Chrysococcyx maculatus*) 卵大小的模型卵, 却完全接受与自己卵大小相同的模型卵 (Ye et al. 2023), 说明卵大小在栗头鹪莺卵识别过程中起到了非常重要的作用。Liu 等 (2019) 的研究发现, 当给无斑点的纯白色白腰文鸟 (*Lonchura striata*) 卵涂上斑点后, 大山雀对有斑点的白腰文鸟卵的拒绝率显著降低, 这表明卵斑点在大山雀卵识别过程中起到非常重要的作用。而 Ye 等 (2022) 对绿背山雀的研究同样表明, 卵斑点和卵的背景色在其卵识别过程中起到非常重要的作用。

## 2.2 卵识别机制

在卵阶段, 宿主鸟类识别和拒绝寄生卵的机制主要包含以下 4 种: (1) 根据寄生风险决定是否拒绝卵。一些研究发现, 当宿主看到杜鹃在其巢边时, 拒绝寄生卵的概率会显著增加 (Davies et al. 1988, Bártol et al. 2002, Colombelli-Négrel et al. 2012, Thorogood et al. 2016, Tryjanowski et al. 2021), 甚至只要在宿主的繁殖环境中仅仅人为展示杜鹃标本和播放杜鹃叫声, 就会导致某些宿主鸟类增加拒绝寄生卵的行为 (Zhang et al. 2022)。(2) 产前否决 (onset of laying mechanism)。该策略表明“任

何早于我产卵前出现在我巢中的卵都不是我的” (Davies 2000), 因此, 宿主鸟类会拒绝掉在其产卵前出现在巢中的卵。如黄腹鹪莺会 100% 拒绝掉早于其产卵前出现在巢中的卵 (Wang et al. 2015)。(3) 以自己的卵为记忆模板进行识别, 也称真识别机制 (true recognition)。采用该策略进行卵拒绝的宿主能够真正认识自己的卵, 无论它们自己的卵是否在巢中, 它们都能拒绝掉巢中的外来卵 (Yi et al. 2020, Ma et al. 2021, Liu et al. 2023a)。(4) 不一致识别 (recognition by discordancy)。采用该识别策略的宿主通过比较巢中自己的卵和寄生卵的外观, 将巢中与大多数卵不同的少数卵认为是寄生卵而拒绝掉, 即使少数卵是自己的, 也会被扔掉 (Bán et al. 2013, Moskát et al. 2014, Tosi-Germán et al. 2020)。鸟类的卵识别机制不尽相同, 在同一种鸟类中也可能存在多种卵识别机制 (Yang et al. 2014b, Wang et al. 2015)。

## 2.3 卵识别研究中的常用方法

### 2.3.1 模型卵的制作与卵识别实验

**2.3.1.1 模型卵的制作方法** 鸟类卵识别实验通常会使用软陶泥制作而成的模型卵。模型卵的制作方法如下: (1) 确定模型卵的卵色。模型卵的颜色可根据实验目的, 结合研究对象的卵色来确定。当有合适颜色的软陶泥时, 可直接制作。无合适的颜色时, 需要将不同颜色的软陶泥按照一定比例混合来调出符合要求的颜色。(2) 搓制模型卵。模拟寄生实验, 模型卵的大小通常为实验对象被寄生的杜鹃卵的大小和重量。如果搓揉成的模型卵重量超过真卵, 可以在软陶泥的中间添加棉花或其他比重较轻的材料来减少重量。(3) 模型卵的定型。将搓好的模型卵放在烤箱中烘烤或放在沸水中蒸煮都可以使软陶泥定型, 烤制时间和温度依不同材质、不同大小的模型卵可能略有不同 (谌希等 2011)。

**2.3.1.2 卵识别实验** 探究鸟类的卵识别能力, 通常会采用与所研究鸟类卵色差异明显的模型卵 (高度非模拟) 和同种卵 (高度模拟)

对宿主进行测试。在孵卵早期的目标鸟类巢中添加 1 枚模型卵（同种卵），在随后的第二天进行检查，之后间隔 5 d 对实验巢进行再次检查。若第 6 天实验卵仍在巢中、没有啄痕且亲鸟未弃巢，则认为实验卵被接受，宿主无卵识别能力；若实验卵有啄痕、破损或消失，则认为实验卵被拒绝。6 d 内被捕食或人为破坏的巢则不计入实验结果（Liang et al. 2016）。

**2.3.2 卵色的量化** 光纤光谱仪使研究者可以对鸟类的卵色进行量化和分析，测量的光波范围包括人眼所不能探测的紫外光。对宿主鸟类和杜鹃寄生卵的卵色进行测量，结合专门用于颜色分析的软件和鸟类视觉模型系统可分析寄生卵对宿主卵的模拟程度，以及宿主是否通过减小卵色的窝内变异（intra-clutch variation）和增加卵色的窝间变异（inter-clutch variation）提高拒卵成功率，具体方法见杨灿朝等（2009）。目前，研究表明紫外光可能是许多宿主鸟类识别寄生卵的重要线索之一（Avilés et al. 2006, Honza et al. 2008, Yang et al. 2013, Šulc et al. 2016），而减小卵色的窝内变异和增加卵色的窝间变异已成为很多宿主识别杜鹃模拟卵的重要手段（Caves et al. 2021, Molina-Morales et al. 2021）。

### 3 雏鸟阶段的防御

识别并拒绝寄生的雏鸟是宿主的重要反寄生策略之一。相对来说，使用这种策略的宿主鸟类较为少见（Langmore et al. 2003）。一种解释认为，在雏鸟期，随着雏鸟的不断生长其外部形态也在发生变化（Davies et al. 1988）。因此，宿主亲鸟很难记住杜鹃雏鸟的外形特征（Soler 2014）。此外，如果通过印记的方式获取识别雏鸟的能力，一旦第一次繁殖的时候错误地将杜鹃的雏鸟印记成自己的后代，那么会导致宿主亲鸟在随后的所有繁殖努力中错误地拒绝自己的雏鸟（Lawes et al. 2003, Lyu et al. 2021）。但是，到目前为止关于雏鸟识别的报道相对较少。

### 3.1 宿主鸟类的雏鸟识别策略

目前对于宿主鸟类的雏鸟识别策略有 4 种主要假说：（1）仅基于雏鸟的绒羽、孵化顺序、皮肤颜色、体型大小及乞食声等视觉、听觉和气味特征识别雏鸟（Langmore et al. 2003, Yang et al. 2015a, Huo et al. 2018, Noh et al. 2018, Attisano et al. 2021, Noh et al. 2021, Attisano et al. 2023, Liu et al. 2023b）。如 Noh 等（2018）发现，沼泽噪刺莺（*Gerygone magnirostris*）能够以刚孵化出来雏鸟的绒毛数量和分布为线索来识别自己的雏鸟。Liu 等（2023b）发现，八哥（*Acridotheres cristatellus*）能够以雏鸟的体型大小来识别和拒绝外来雏鸟，其偏向于接受体型较大的外来雏鸟，拒绝体型小的外来雏鸟。

（2）亲本疲劳假说（parental-fatigue hypothesis）。亲本可能会抛弃那些需要过多照顾的雏鸟，来避免对未来繁殖潜力的过度消耗。如果养育寄生雏鸟比宿主雏鸟需要更多的食物，就会发生这种情况。一旦对寄生雏鸟的食物供应水平大于未寄生巢亲本的正常范围，雏鸟应发生遗弃。（3）时间限制假说（time-limit hypothesis）。由于巢寄生鸟类的体型更大，养育寄生雏鸟所花费的时间可能更长。宿主父母可以利用育雏期的时间长短作为线索来识别寄生雏鸟（Grim 2007）。因此，一旦亲本照顾的时间超过养育宿主自己雏鸟的时间，雏鸟就会被亲本拒绝。（4）单只雏鸟假说（single-chick hypothesis）。许多巢寄生鸟类的雏鸟驱逐它们养父母的后代，以独享养父母的亲本照顾。雏鸟的丢失可能会被亲鸟（部分）认为具有较高的捕食风险，或以此来确定其喂养的单只雏鸟为寄生雏，因此，只有 1 只雏鸟的巢应该会被亲鸟不成比例地拒绝（Grim 2007）。

### 3.2 雏鸟识别的研究方法

对雏鸟期的识别实验，类似对宿主卵识别的实验方法，但出于保护和伦理考虑，雏鸟识别实验所要求的样本量可以较小（如  $n$  在 3~6 只个体之间）。目前，关于宿主鸟类雏鸟识别能力和识别线索的研究多以交叉育雏实验（cross-

fostering experiment) 为主 (Grim 2007, Yang et al. 2015a, Grim et al. 2016, Noh et al. 2018, Attisano et al. 2021)。通过交叉育雏实验, 研究者常常能够判断出来宿主有无雏鸟识别能力 (Yang et al. 2015a, Huo et al. 2018)。如 Huo 等 (2018) 通过对山麻雀 (*Passer cinnamomeus*) 实施交叉育雏实验表明, 山麻雀具备了雏鸟识别能力, 且声音信号并不被其用于雏鸟识别, 因为刚孵化的外来雏鸟还不能发出乞食的叫。通过人为控制宿主抚育雏鸟的数量、类型和外型特征, 研究者能够得知宿主雏鸟识别的线索 (Langmore et al. 2003, Noh et al. 2018, Attisano et al. 2021, Liu et al. 2023b)。Langmore 等 (2003) 将华丽细尾鹩莺 (*Malurus cyaneus*) 的巢分成 3 组, 组一巢中只有 1 只霍氏金鹃 (*Chrysococcyx basalis*) 的雏鸟, 组二巢中只有 1 只金鹃 (*C. lucidus*) 的雏鸟, 组三巢中只有 1 只华丽细尾鹩莺雏鸟, 结果发现在一定程度上, 宿主识别杜鹃仅仅是因为它们单独在巢中。然而, 其他线索同样很重要, 因为尽管金鹃在外形上和华丽细尾鹩莺的雏鸟外形更加相似, 而当巢中只有 1 只金鹃雏鸟时, 宿主更容易弃巢, 初步表明华丽细尾鹩莺并不采用视觉线索识别雏鸟。在野外对自然寄生巢进行长时间的录像监控, 对于发现宿主是否具备雏鸟识别能力同样重要 (Sato et al. 2010, Tokue et al. 2010)。如通过对宿主的巢进行长期录像观察, 发现澳大利亚的两种噪刺莺已经进化出了辨别棕胸金鹃 (*C. minutillus*) 雏鸟的能力, 并在寄生雏鸟孵化后立即将它们从巢中剔出 (Sato et al. 2010, Tokue et al. 2010)。

#### 4 雏鸟出飞后阶段的防御

对于很多晚成鸟来说, 雏鸟离巢后, 在很长一段时间内仍需要亲鸟提供亲本照顾 (Grüebler et al. 2010, Cox et al. 2014, Naef-Daenzer et al. 2016)。如果在雏鸟出飞后的阶段, 寄生雏鸟给予宿主足够高的适合度成本, 也将会促使宿主进化出雏鸟出飞后阶段的

防御手段。目前, 关于寄生者与宿主在雏鸟出飞后阶段的协同进化研究非常少 (De Mársico et al. 2012, Soler et al. 2014, Arco et al. 2023)。Soler 等 (2014) 对非排他性巢寄生者大斑凤头鹃的雏鸟与其养父母喜鹊 (*Pica pica*) 之间的关系进行了长达 5 年的观察研究, 发现当巢中只有大斑凤头鹃雏鸟时, 养父母喜鹊对出飞后的大斑凤头鹃雏鸟的照顾可以持续近 2 个月; 而当寄生巢中有喜鹊雏鸟存在时, 在雏鸟离巢后, 喜鹊亲鸟将越来越不愿意喂养大斑凤头鹃雏鸟。这表明, 当宿主亲鸟被允许与自己的雏鸟进行比较时, 它们能够识别出飞后阶段的寄生雏鸟 (Soler et al. 2014, Arco et al. 2023)。De Mársico 等 (2012) 发现, 出飞后阶段的啸声牛鹂 (*Molothrus rufoaxillaris*) 雏鸟在羽毛颜色和乞讨的叫声上模拟其宿主栗翅牛鹂 (*Agelaioides badius*) 的雏鸟, 而紫辉牛鹂 (*M. bonariensis*) 出飞后的雏鸟却不模拟栗翅牛鹂的雏鸟, 这导致栗翅牛鹂亲鸟拒绝喂养出飞后的紫辉牛鹂。这也表明, 在雏鸟出飞后阶段, 寄生者和宿主之间确实存在协同进化。然而, 在鸟类巢寄生研究领域, 雏鸟出飞后阶段巢寄生者与宿主之间的协同进化关系确实最容易被忽视也较少被研究 (De Mársico et al. 2017)。或许随着新技术越来越多, 在野外追踪出飞雏鸟变得更加容易时, 我们对雏鸟出飞后阶段宿主防御策略的理解将进一步加深。

#### 5 研究展望

鸟类巢寄生是研究协同进化 (共进化) 的模式系统 (Rothstein 1990)。选择压力迫使宿主进化出防御手段来反抗寄生性杜鹃的寄生, 反过来, 宿主的反寄生策略会促进杜鹃巢寄生策略的进化。在两者之间“永无休止”的相互适应性对抗中, 仍有许多问题需要深入研究。例如, 宿主对寄生性杜鹃的成体、对外来寄生卵和对外来雏鸟的识别是否具有遗传基础? 其中文化进化 (cultural evolution) 在宿主识别中的作用如何? 此外, 寄生性杜鹃的卵色和雏鸟

模拟的生理和遗传机制，尚需进一步明确。如此，未来研究将试图回答类似“鸟类巢寄生这一行为是如何进化的？”“为什么鸟类中仅有1%的种类具有专性巢寄生行为？”等这样的问题。

## 参 考 文 献

- Arco L, Peralta-Sánchez J M, Martín-Vivaldi M, et al. 2023. Fledgling discrimination in the hoopoe, a potential host species of the great spotted cuckoo. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 77(6): 61.
- Attisano A, Gill B J, Anderson M G, et al. 2023. Polymorphism at the nestling stage and host-specific mimicry in an Australasian cuckoo-host arms race. *Journal of Animal Ecology*, 92(1): 30–43.
- Attisano A, Sato N J, Tanaka K D, et al. 2021. Discrimination and ejection of eggs and nestlings by the fan-tailed gerygone from New Caledonia. *Current Zoology*, 67(6): 653–663.
- Avilés J M, Soler J J, Pérez-Contreras T. 2006. Dark nests and egg colour in birds: a possible functional role of ultraviolet reflectance in egg detectability. *Proceedings of the Royal Society London B: Biological Sciences*, 273(1603): 2821–2829.
- Bán M, Moskát C, Barta Z, et al. 2013. Simultaneous viewing of own and parasitic eggs is not required for egg rejection by a cuckoo host. *Behavioral Ecology*, 24(4): 1014–1021.
- Bártol I, Karca Z, Moskát C, et al. 2002. Responses of great reed warblers *Acrocephalus arundinaceus* to experimental brood parasitism: the effects of a cuckoo *Cuculus canorus* dummy and egg mimicry. *Journal of Avian Biology*, 33(4): 420–425.
- Brown M, Lawes M J. 2007. Colony size and nest density predict the likelihood of parasitism in the colonial southern red bishop *Euplectes orix-diderick* cuckoo *Chrysococcyx caprius* system. *Ibis*, 149(2): 321–327.
- Caves E M, Dixit T, Colebrook-Robjent J F R, et al. 2021. Hosts elevate either within-clutch consistency or between-clutch distinctiveness of egg phenotypes in defence against brood parasites. *Proceedings of the Royal Society London B: Biological Sciences*, 288(1953): 20210326.
- Chance E P. 1940. *The Truth About the Cuckoo*. London: Country Life.
- Colombelli-Négrel D, Hauber M E, Robertson J, et al. 2012. Embryonic learning of vocal passwords in superb fairy-wrens reveals intruder cuckoo nestlings. *Current Biology*, 22(22): 2155–2160.
- Cox W A, Thompson F R III, Cox A S, et al. 2014. Post-fledging survival in passerine birds and the value of post-fledging studies to conservation. *The Journal of Wildlife Management*, 78(2): 183–193.
- Davies N B. 2000. *Cuckoos, Cowbirds and Other Cheats*. London, UK: T & AD Poyser.
- Davies N B. 2011. Cuckoo adaptations: trickery and tuning. *Journal of Zoology*, 284(1): 1–14.
- Davies N B, Brooke M de L. 1988. Cuckoos versus reed warblers: Adaptations and counteradaptations. *Animal Behaviour*, 36(1): 262–284.
- Davies N B, Brooke M de L. 1989. An experimental study of co-evolution between the cuckoo, *Cuculus canorus*, and its hosts. I. Host egg discrimination. *Journal of Animal Ecology*, 58(1): 207–224.
- Davies N B, Welbergen J A. 2009. Social transmission of a host defense against cuckoo parasitism. *Science*, 324(5932): 1318–1320.
- De Mársico M C, Fiorini V D, Tuero D T, et al. 2017. Parasite adaptations during the nestling and fledgling stages // Soler M. *Avian Brood Parasitism: Behaviour, Ecology, Evolution and Coevolution*. Cham: Springer International Publishing, 557–574.
- De Mársico M C, Gantchoff M G, Reboreda J C. 2012. Host-parasite coevolution beyond the nestling stage? Mimicry of host fledglings by the specialist screaming cowbird. *Proceedings of the Royal Society London B: Biological Sciences*, 279(1742): 3401–3408.
- Deng W H. 2013. Brood parasitism on the Yellow-rumped Flycatcher (*Ficedula zanthopygia*) by the Oriental Cuckoo (*Cuculus optatus*) in an artificial nestbox in Beijing. *Avian Research*, 4(2): 187–188.
- Erritzøe J, Mann C F, Brammer F, et al. 2012. *Cuckoos of the World*. London: Christopher Helm.
- Exposito-Granados M, Parejo D, Martínez J G, et al. 2017. Host nest



- site choice depends on risk of cuckoo parasitism in magpie hosts. *Behavioral Ecology*, 28(6): 1492–1497.
- Feeny W E, Welbergen J A, Langmore N E. 2012. The frontline of avian brood parasite-host coevolution. *Animal Behaviour*, 84(1): 3–12.
- Feng C Z, Yang C C, Liang W. 2019. Nest sanitation facilitates egg recognition in the common tailorbird, a plaintive cuckoo host. *Zoological Research*, 40(5): 466–470.
- Gölüke S, Dörrenberg S, Krause E T, et al. 2016. Female Zebra Finches smell their eggs. *PLoS ONE*, 11(5): e0155513.
- Grim T. 2007. Experimental evidence for chick discrimination without recognition in a brood parasite host. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1608): 373–381.
- Grim T, Samaš P. 2016. Growth performance of nestling cuckoos *Cuculus canorus* in cavity nesting hosts. *Acta Ornithologica*, 51(2): 175–188.
- Grüebler M U, Naef-Daenzer B. 2010. Survival benefits of post-fledging care: experimental approach to a critical part of avian reproductive strategies. *Journal of Animal Ecology*, 79(2): 334–341.
- Hauber M E, Winnicki S K, Hoover J P, et al. 2021. The limits of egg recognition: testing acceptance thresholds of American robins in response to decreasingly egg-shaped objects in the nest. *Royal Society Open Science*, 8(1): 201615.
- Honzá M, Polaciková L. 2008. Experimental reduction of ultraviolet wavelengths reflected from parasitic eggs affects rejection behaviour in the blackcap *Sylvia atricapilla*. *The Journal of Experimental Biology*, 211(15): 2519–2523.
- Huo J, Yang C C, Su T P, et al. 2018. Russet Sparrows spot alien chicks from their nests. *Avian Research*, 9(1): 12.
- Krüger O, Davies N B, Sorenson M D. 2007. The evolution of sexual dimorphism in parasitic cuckoos: sexual selection or coevolution? *Proceedings of the Royal Society London B: Biological Sciences*, 274(1617): 1553–1560.
- Lahti D C. 2006. Persistence of egg recognition in the absence of cuckoo brood parasitism: pattern and mechanism. *Evolution*, 60(1): 157–168.
- Langmore N E, Hunt S, Kilner R M. 2003. Escalation of a coevolutionary arms race through host rejection of brood parasitic young. *Nature*, 422: 157–160.
- Lawes M J, Kirkman S. 1996. Egg recognition and interspecific brood parasitism rates in red bishops (Aves: Ploceidae). *Animal Behaviour*, 52(3): 553–563.
- Lawes M J, Marthews T R. 2003. When will rejection of parasite nestlings by hosts of nonevicting avian brood parasites be favored? A misimprinting-equilibrium model. *Behavioral Ecology*, 14(6): 757–770.
- Lawson S L, Enos J K, Gill S A, et al. 2021. Eavesdropping on referential yellow warbler alarm calls by red-winged blackbirds is mediated by brood parasitism risk. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9: 706170.
- Leclaire S, Bourret V, Bonadonna F. 2017. Blue petrels recognize the odor of their egg. *The Journal of Experimental Biology*, 220(17): 3022–3025.
- Li D L, Wei H W, Zhang Z W, et al. 2015. Oriental reed warbler (*Acrocephalus orientalis*) nest defence behaviour towards brood parasites and nest predators. *Behaviour*, 152(12/13): 1601–1621.
- Liang W, Møller A P. 2015. Hawk mimicry in cuckoos and anti-parasitic aggressive behavior of barn swallows in Denmark and China. *Journal of Avian Biology*, 46(2): 216–223.
- Liang W, Møller A P, Stokke B G, et al. 2016. Geographic variation in egg ejection rate by great tits across 2 continents. *Behavioral Ecology*, 27(5): 1405–1412.
- Liang W, Yang C C, Wang L W, et al. 2013. Avoiding parasitism by breeding indoors: cuckoo parasitism of hirundines and rejection of eggs. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67(6): 913–918.
- Liu C Y, Ye P, Cai Y, et al. 2021. Persistent fine-tuning of egg rejection based on parasitic timing in a cuckoo host even after relaxation of parasitism pressure. *Behavioural Processes*, 193: 104532.
- Liu J M, Zhang F F, Liu Y R, et al. 2023b. Egg recognition and nestling discrimination in the Crested Myna (*Acridotheres cristatellus*): Size matters. *Avian Research*, 14: 100111.
- Liu J P, Wang L W, Liang W. 2023a. Egg rejection and egg recognition mechanism in a Chinese Azure-winged Magpie (*Cyanopica cyanus*) population. *Avian Research*, 14: 100112.
- Liu J P, Yang C C, Yu J P, et al. 2019. Egg recognition in Cinereous Tits (*Parus cinereus*): eggshell spots matter. *Avian Research*, 10:

- 37.
- Liu J P, Zhang L, Zhang L, et al. 2020. Egg recognition abilities of tit species in the Paridae family: do Indomalayan tits exhibit higher recognition than Palearctic tits? *Zoological Research*, 41(6): 726–733.
- Lyu N, Liang W. 2021. Parasitism is always costly to the host. *Zoological Research*, 42(2): 217–220.
- Ma L K, Liang W. 2021. Egg rejection and egg recognition mechanisms in Oriental Reed Warblers. *Avian Research*, 12: 47.
- Ma L K, Liu J P, Yang C C, et al. 2022. Egg mimicry and host selection by common cuckoos among four sympatric host species breeding within a reed habitat. *Biological Journal of the Linnean Society*, 135(2): 407–415.
- Ma L K, Yang C C, Liang W. 2018a. Hawk mimicry does not reduce attacks of cuckoos by highly aggressive hosts. *Avian Research*, 9: 35.
- Ma L K, Yang C C, Liu J P, et al. 2018b. Costs of breeding far away from neighbors: Isolated host nests are more vulnerable to cuckoo parasitism. *Behavioural Processes*, 157: 327–332.
- Mann C F. 2017. A taxonomic review of obligate and facultative interspecific avian brood parasitism // Soler M. *Avian Brood Parasitism: Behaviour, Ecology, Evolution and Coevolution*. Cham: Springer International Publishing, 61–92.
- Merondun J, Marques C I, Andrade P, et al. 2024. Evolution and genetic architecture of sex-limited polymorphism in cuckoos. *Science Advances*, 10(17): ead15255.
- Meshcheryagina S G, Golovatin M G, Bachurin G N. 2016. Experimental study of discrimination behavior in the yellow-browed warbler (*Phylloscopus inornatus*) brood-parasitized by the oriental cuckoo (*Cuculus (saturatus) optatus*). *Russian Journal of Ecology*, 47(1): 104–106.
- Molina-Morales M, Gómez J, Liñán-Cembrano G, et al. 2021. The role of intra-clutch variation of magpie clutches in foreign egg rejection depends on the egg trait considered. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9: 702637.
- Møller A P, Díaz M, Liang W. 2016. Brood parasitism and proximity to human habitation. *Behavioral Ecology*, 27(5): 1314–1319.
- Molnár B. 1944. The cuckoo in the Hungarian plain. *Aquila*, 51: 100–112.
- Moskát C, Zölei A, Bán M, et al. 2014. How to spot a stranger's egg? A mimicry-specific discordancy effect in the recognition of parasitic eggs. *Ethology*, 120(6): 616–626.
- Muñoz A R, Altamirano M, Takasu F, et al. 2007. Nest light environment and the potential risk of common cuckoo (*Cuculus canorus*) parasitism. *The Auk*, 124(2): 619–627.
- Naef-Daenzer B, Grübler M U. 2016. Post-fledging survival of altricial birds: ecological determinants and adaptation. *Journal of Field Ornithology*, 87(3): 227–250.
- Noh H J, Gloag R, Langmore N E. 2018. True recognition of nestlings by hosts selects for mimetic cuckoo chicks. *Proceedings of the Royal Society London B: Biological Sciences*, 285(1880): 20180726.
- Noh H J, Gloag R, Leitão A V, et al. 2021. Imperfect mimicry of host begging calls by a brood parasitic cuckoo: a cue for nestling rejection by hosts? *Current Zoology*, 67(6): 665–674.
- Payne R B. 2005. *The Cuckoos*. Oxford: Oxford University Press.
- Røskaft E, Liang W, Stokke B G. 2012. Avian brood parasitism—a growing research area in behavioral ecology. *Avian Research*, 3(4): 243–244.
- Rothstein S I. 1970. An Experimental Investigation of the Defenses of the Hosts of the Parasitic Brown-Headed Cowbird (*Molothrus ater*). PhD dissertation, New Haven: Yale University.
- Rothstein S I. 1990. A model system for coevolution: avian brood parasitism. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21: 481–508.
- Rutila J, Latja R, Koskela K. 2002. The common cuckoo *Cuculus canorus* and its cavity nesting host, the redstart *Phoenicurus phoenicurus*: a peculiar cuckoo-host system? *Journal of Avian Biology*, 33(4): 414–419.
- Samaš P, Hauber M E, Honza M. 2021. A meta-analysis of avian egg traits cueing egg-rejection defenses against brood parasitism. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9: 703208.
- Sato N J, Tokue K, Noske R A, et al. 2010. Evicting cuckoo nestlings from the nest: a new anti-parasitism behaviour. *Biology Letters*, 6(1): 67–69.
- Saunders C A, Arcese P, O'Connor K D. 2003. Nest site characteristics in the song sparrow and parasitism by brown-headed cowbirds. *The Wilson Bulletin*, 115(1): 24–28.

- Soler M. 2014. Long-term coevolution between avian brood parasites and their hosts. *Biological Reviews*, 89(3): 688–704.
- Soler M. 2017. *Avian Brood Parasitism: Behaviour, Ecology, Evolution and Coevolution*. Cham: Springer International Publishing.
- Soler M, de Neve L, Roncalli G, et al. 2014. Great spotted cuckoo fledglings are disadvantaged by magpie host parents when reared together with magpie nestlings. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68(2): 333–342.
- Soler M, Martín-Vivaldi M, Fernández-Morante J. 2012. Conditional response by hosts to parasitic eggs: the extreme case of the rufous-tailed scrub robin. *Animal Behaviour*, 84(2): 421–426.
- Šulc M, Procházka P, Capek M, et al. 2016. Birds use eggshell UV reflectance when recognizing non-mimetic parasitic eggs. *Behavioral Ecology*, 27(2): 677–684.
- Thorogood R, Davies N B. 2013. Hawk mimicry and the evolution of polymorphic cuckoos. *Avian Research*, 4(1): 39–50.
- Thorogood R, Davies N B. 2016. Combining personal with social information facilitates host defences and explains why cuckoos should be secretive. *Scientific Reports*, 6: 19872.
- Tokue K, Ueda K. 2010. Mangrove Gerygones *Gerygone laevigaster* eject Little Bronze-cuckoo *Chalcites minutillus* hatchlings from parasitized nests. *Ibis*, 152(4): 835–839.
- Tosi-Germán R A, Tassinio B, Reboreda J C. 2020. Female and male rufous horneros eject shiny cowbird eggs using a mental template of the size of their own eggs. *Behavioural Processes*, 178: 104152.
- Tryjanowski P, Golawski A, Janowski M, et al. 2021. Does experimentally simulated presence of a common cuckoo (*Cuculus canorus*) affect egg rejection and breeding success in the red-backed shrike (*Lanius collurio*)? *Acta Ethologica*, 24(2): 87–94.
- Wang L W, He G B, Zhang Y H, et al. 2022. Experimental evidence that cuckoos preferentially parasitize host nests early in their laying cycle. *Avian Research*, 13(1): 100042.
- Wang L W, Hsu Y C, Liang W. 2020b. Rejection of parasitic eggs by Yellow-bellied Prinias: importance of egg spot location. *Journal of Ornithology*, 161(4): 987–994.
- Wang L W, Yang C C, Møller A P, et al. 2015. Multiple mechanisms of egg recognition in a cuckoo host. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69(11): 1761–1767.
- Wang L W, Zhang Y H, Liang W, et al. 2021. Common cuckoo females remove more conspicuous eggs during parasitism. *Royal Society Open Science*, 8(1): 201264.
- Wang L W, Zhao H H, Luo H X, et al. 2023. Importance of cooperation: How host nest defenses effectively prevent brood parasitism from the cuckoos. *iScience*, 26(4): 106458.
- Wang L W, Zhong G, He G B, et al. 2020a. Egg laying behavior of common cuckoos (*Cuculus canorus*): Data based on field video-recordings. *Zoological Research*, 41(4): 458–464.
- Welbergen J A, Davies N B. 2011. A parasite in wolf's clothing: hawk mimicry reduces mobbing of cuckoos by hosts. *Behavioral Ecology*, 22(3): 574–579.
- Yang C C, Chen M, Wang L W, et al. 2015b. Nest sanitation elicits egg discrimination in cuckoo hosts. *Animal Cognition*, 18(6): 1373–1377.
- Yang C C, Liang W, Antonov A, et al. 2012. Diversity of parasitic cuckoos and their hosts in China. *Avian Research*, 3(1): 9–32.
- Yang C C, Møller A P, Røskoft E, et al. 2014b. Reject the odd egg: egg recognition mechanisms in parrotbills. *Behavioral Ecology*, 25(6): 1320–1324.
- Yang C C, Wang L W, Chen M, et al. 2015a. Nestling recognition in red-rumped and barn swallows. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69(11): 1821–1826.
- Yang C C, Wang L W, Cheng S J, et al. 2014a. Nest defenses and egg recognition of yellow-bellied prinia against cuckoo parasitism. *Naturwissenschaften*, 101(9): 727–734.
- Yang C C, Wang L W, Cheng S J, et al. 2015c. Deficiency in egg rejection in a host species as a response to the absence of brood parasitism. *Behavioral Ecology*, 26(2): 406–415.
- Yang C C, Wang L W, Hsu Y C, et al. 2013. UV reflectance as a cue in egg discrimination in two *Prinia* species exploited differently by brood parasites in Taiwan. *Ibis*, 155(3): 571–575.
- Yao X G, Cai Y, Ye P, et al. 2023. Nesting preferences of two cavity-nesting passerines in human houses. *Ornithological Science*, 22(2): 179–182.
- Ye P, Cai Y, Bi J L, et al. 2022. Parasite egg recognition based on multicomponent cues by green-backed tits (*Parus monticolus*). *Avian Biology Research*, 15(1): 53–57.

- Ye P, Cai Y, Wu N, et al. 2023. Egg rejection based on egg size recognition as a specific strategy against parasitic cuckoos. *Current Zoology*, 69(2): 156–164.
- Yi T T, Sun Y H, Liang W. 2020. Egg rejection and egg recognition mechanism of chestnut thrushes (*Turdus rubrocanus*). *Behavioural Processes*, 178: 104158.
- Yu J P, Wang L W, Xing X Y, et al. 2016. Barn swallows (*Hirundo rustica*) differentiate between common cuckoo and sparrowhawk in China: alarm calls convey information on threat. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70(1): 171–178.
- Zhang J G, Møller A P, Yan D H, et al. 2021. Egg rejection changes with seasonal variation in risk of cuckoo parasitism in Daurian redstarts, *Phoenicurus aureus*. *Animal Behaviour*, 175: 193–200.
- Zhang J G, Santema P, Li J Q, et al. 2022. The mere presence of cuckoos in breeding area alters egg-ejection decisions in Daurian redstarts. *Behavioral Ecology*, 33(6): 1153–1160.
- Zhang J G, Santema P, Li J Q, et al. 2023. Brood parasitism risk drives birds to breed near humans. *Current Biology*, 33(6): 1125–1129.
- Zhang J G, Shi J, Deng W H, et al. 2019. Nest defense and egg recognition in the grey-backed thrush (*Turdus hortulorum*): defense against interspecific or conspecific brood parasitism? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 73(11): 148.
- Zhao H H, Luo H X, Yan H L, et al. 2022. Fatal mobbing and attack of the common cuckoo by its warbler hosts. *Ecology and Evolution*, 12(12): e9649.
- Zhou B, Liang W. 2024. Seasonal increase in nest defense, but not egg rejection, in a cuckoo host. *Avian Research*, 15: 100154.
- 谌希, 杨灿朝, 吴俊秋, 等. 2011. 模型卵在鸟类巢寄生研究中的应用及其制备方法. *海南师范大学学报: 自然科学版*, 24(3): 310–313, 355.
- 胡运彪, 蒋迎昕, 常海忠, 等. 2013a. 大杜鹃在白腹短翅鸫巢中寄生繁殖. *动物学杂志*, 48(5): 769–773.
- 胡运彪, 王小鹏, 常海忠, 等. 2013b. 鹰鹃在橙翅噪鹛巢中寄生繁殖. *动物学杂志*, 48(2): 292–293.
- 霍娟, 粟通萍, 杨灿朝, 等. 2014. 红翅凤头鹃对画眉和矛纹草鹛的巢寄生及其卵色模拟. *四川动物*, 33(3): 337–341.
- 柳希竹, 钟国, 张瑜晗, 等. 2022. 大杜鹃寄生白鹡鸰巢的实际案例. *野生动物学报*, 43(3): 725–730.
- 马雯, 刘迺发, 丁未, 等. 2012. 大杜鹃在荒漠伯劳巢中寄生繁殖. *四川动物*, 31(1): 74–76, 2.
- 邵玲, 粟通萍, 霍娟, 等. 2016. 贵州宽阔水自然保护区小杜鹃对小鳞胸鹧鸪的巢寄生. *四川动物*, 35(2): 235–237.
- 粟通萍, 霍娟, 杨灿朝, 等. 2014. 中杜鹃在 3 种宿主巢中寄生繁殖. *动物学杂志*, 49(4): 505–510.
- 粟通萍, 霍娟, 杨灿朝, 等. 2017. 大杜鹃对家燕的巢寄生. *动物学杂志*, 52(2): 338–341.
- 王鹏程, 杨艾琳, 张正旺, 等. 2016. 小杜鹃对小鳞胸鹧鸪的巢寄生. *动物学杂志*, 51(2): 319–322.
- 杨灿朝, 蔡燕, 张淑萍, 等. 2009. 利用光纤光谱仪量化和分析鸟类的卵色. *生态学杂志*, 28(2): 346–349.
- 张瑜晗, 钟国, 何刚彬, 等. 2021. 贵州省发现 1 例翠金鹡在棕腹柳莺巢中寄生繁殖. *四川动物*, 40(4): 446–447.
- 郑光美. 2023. 中国鸟类分类与分布名录. 4 版. 北京: 科学出版社.