

北热带石灰岩地区 4 种鸟类的胚胎心率特征

何胜梅 卢柳妍 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 530005

摘要: 胚胎心率是鸟类生活史的重要特征, 能够反映鸟类胚胎新陈代谢的变化, 有助于了解鸟类对环境变化的适应性。我国关于热带地区鸟类胚胎心率的研究较为缺乏。2021 年 4 至 7 月, 在广西弄岗国家级自然保护区, 用红外线胚胎心率仪对北热带石灰岩地区 4 种常见鸟类的胚胎心率进行测量和分析。结果显示, 红耳鹎 (*Pycnonotus jocosus*)、黄腹山鹪莺 (*Prinia flaviventris*) 和黄腹鹪莺 (*Seicercus superciliaris*) 的胚胎心率在孵卵后的第 4 天开始出现, 分别为 (157.9 ± 20.5) 次/min、(115.0 ± 48.5) 次/min 和 (153.0 ± 11.7) 次/min。白眉棕啄木鸟 (*Sasia ochracea*) 的胚胎心率在孵卵后的第 5 天出现 (152.6 次/min)。随着孵卵期增加, 4 种鸟类的胚胎心率总体呈现上升趋势。在种内水平上, 红耳鹎、黄腹山鹪莺和黄腹鹪莺的胚胎日均增长心率、孵卵期 80%时的心率和最大心率与其自身的新鲜卵重不存在显著相关性。在种间水平上, 卵重与胚胎日均增长心率不存在显著相关, 但与孵卵期 80%时的胚胎心率和胚胎最大心率存在显著负相关。本研究表明, 北热带石灰岩地区鸟类卵重量与孵卵期 80%时的胚胎心率和胚胎最大心率存在种间显著负相关性, 但种内相关性不显著。

关键词: 鸟类; 胚胎心率; 卵重; 生活史对策

中图分类号: Q955 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2022) 02-161-09

Embryonic Heart Rate of Four Bird Species in a North-Tropical Limestone Area, Southern China

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

College of Forestry, Guangxi University, Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation, Nanning 530005, China

Abstract: [Objectives] Embryonic heart rate is an important life history trait in birds. Studying the embryonic heart rate and its correlation to egg mass will provide valuable knowledge to understand life history strategy. However, the information about the embryonic heart rate of tropical birds is still poorly known in China. **[Methods]** We investigated the embryonic heart rate of four bird species using Buddy Digital Egg Monitor around Nonggang National Nature Reserve in Guangxi, Southern China, from April to July in 2021. We used Independent Sample *T*-test to analyze the data of embryonic heart rates and fresh egg masses. Pearson correlation analysis was employed to analyze the correlation between daily growth of embryonic heart rates, heart rates at 80% of incubation days, maximum heart rates, and fresh egg masses. In addition, the correlation

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31870370);

* 通讯作者, E-mail: aiwuu@163.com;

第一作者介绍 何胜梅, 女, 硕士研究生; 研究方向: 鸟类生态学; E-mail: 1677297395@qq.com。

收稿日期: 2021-10-11, 修回日期: 2022-01-10 DOI: 10.13859/j.cjz.202202001

between daily growth of embryonic heart rates, heart rates at 80% of incubation days, maximum heart rates, and fresh egg masses in interspecific was determined by Power-Function regression analysis. **[Results]** Our results suggested that embryonic heart rates of Red-whiskered Bulbul (*Pycnonotus jocosus*), Yellow-bellied Prinia (*Prinia flaviventris*), and Yellow-bellied Warbler (*Seicercus superciliosus*) began to appear from the 4th day of incubating. The 4th-day heart rates were 157.9 ± 20.5 beats/min (Fig. 1a), 115.0 ± 48.5 beats/min (Fig. 1b) and 153.0 ± 11.7 beats/min (Fig. 1c), respectively. White-browed Piculet (*Sasia ochracea*)'s embryonic heart rate began to appear from the 5th day of incubating (152.6 beats/min) (Fig. 1d). With the increase of incubation duration, the embryonic heart rates of the four birds showed an upward trend in general (Fig. 1). Within three species of passerine birds, changes in daily growth of embryonic heart rates, heart rates at 80% of incubation days, and maximum heart rates were not significantly related to fresh egg masses (Table 1 and Fig. 2). There were no significant correlations between daily growth of embryonic heart rates and fresh egg masses among the four bird species (Fig. 3). **[Conclusion]** To summarize, our findings indicated that there was an interspecies negative correlation between egg mass and maximum embryonic heart rate at 80% of incubation in northern tropical limestone region, however, the intraspecific correlation between egg mass and embryonic heart rate was not significant.

Key words: Bird; Embryonic heart rate; Egg mass; Life history strategy

胚胎心率是鸟类衡量胚胎代谢率和生理特征的重要指标 (Angilletta et al. 2013, Du et al. 2015)。鸟类胚胎心率和卵特征在一定程度上反映了其对繁殖环境的生理和行为适应及生活史对策, 与鸟类的生存能力有关 (Hauber et al. 2002, Colombelli-Négrel et al. 2014)。一般来说, 鸟类胚胎心率随着胚胎代谢率增加而呈上升趋势 (Pearson et al. 1999a, b)。鸟类种间比较发现, 胚胎心率与卵重呈显著负相关, 卵重小的物种比卵重大的物种具有更高的胚胎心率 (Tazawa et al. 2001)。此外, 在孵卵过程中, 鸟类要考虑到温度、食物和巢捕食等因素, 从而选择与这些功能需求相适配的生理和行为应对策略 (Cao et al. 2018)。因此, 研究鸟类胚胎心率有利于加深对鸟类生活史对策的认识。

热带地区的鸟类常常具有较小的窝卵数、较高的成体存活率和较高的巢捕食率 (Stutchbury et al. 2001)。较高的巢捕食压力是热带地区鸟类选择繁殖时期的关键作用因子, 对鸟类的繁殖行为和生活史对策具有重要影响 (Zanette et al. 2013, 2014, Jiang et al. 2017a)。以往关于鸟类胚胎的研究主要在温带地区

(Tazawa et al. 2001), 热带地区研究相对较少 (陈敏等 2016a)。广西西南部的北热带石灰岩地区鸟类资源丰富, 多样性较高, 其鸟类区系组成与我国东南部森林鸟类组成有所不同, 反而与中南半岛更为接近 (Jiang et al. 2014)。与中南半岛和澳洲热带地区相比, 繁殖于广西弄岗石灰岩森林鸟类的窝卵数相对较小、巢捕食率较高 (Jiang et al. 2013, 蒋德梦等 2013, 2015, Jiang et al. 2017b)。与其他国家相似, 我国学者对热带地区的鸟类胚胎发育的研究也很少 (陈敏等 2016a, b, Cao et al. 2018), 对北热带石灰岩地区鸟类胚胎发育的研究更是缺乏。目前, 我国学者仅对少数繁殖鸟类通过人工孵卵进行卵重与胚胎心率的相关性研究 (陈敏等 2016a, b) 和胚胎生理发育研究 (Cao et al. 2018)。为此, 本研究对北热带石灰岩地区 4 种常见繁殖鸟类的卵重和胚胎心率进行测量, 以为探讨北热带石灰岩地区不同繁殖鸟类在孵卵期胚胎发育模式以及生活史策略提供参考依据。

1 研究地自然概况和研究对象

本研究在我国南部广西弄岗国家级自然保

保护区外围(106°56'~106°58'E, 22°28'~22°30'N, 海拔 140~220 m) 进行。研究地点地处北热带北缘, 属于典型的喀斯特地貌, 主要为热带季节性雨林。年平均气温为 20.8~22.4 °C, 年平均降雨量为 1150~1550 mm, 具有明显的旱季和雨季 (Jiang et al. 2017c)。其中, 旱季主要为 11 月到 4 月, 雨季为 5 月到 10 月。研究地海拔较低的森林已经开垦为耕地, 主要用于甘蔗种植。

本研究选择 4 种鸟类作为研究对象, 即雀形目的红耳鹎 (*Pycnonotus jocosus*)、黄腹山鹪莺 (*Prinia flaviventris*) 和黄腹鹪莺 (*Seicercus superciliosus*) 以及鸺形目的白眉棕啄木鸟 (*Sasia ochracea*), 它们都属于热带石灰岩地区常见的晚成性繁殖鸟类 (Jiang et al. 2014)。红耳鹎和黄腹山鹪莺多在甘蔗地、果园以及村庄和城镇等人居环境中活动, 主要筑巢于灌木和灌丛 (蒋德梦等 2015, 谢乔等 2019); 黄腹鹪莺和白眉棕啄木鸟多在中下层竹林中活动, 主要筑巢于枯竹内部。

2 材料与方法

2.1 鸟卵收集、人工孵卵

2021 年 4 至 7 月, 在广西弄岗国家级自然保护区弄岗保护站周边村屯及耕地搜寻鸟巢。通过亲鸟的行为进行跟踪并发现鸟巢, 部分鸟巢由当地居民发现后告知。之后每天进行观察, 直到窝卵数不再增加的当天从巢中随机收集 1 枚卵, 以去除窝内效应。本次收集了 28 枚卵, 共计 28 巢, 包括红耳鹎 ($n = 11$)、黄腹山鹪莺 ($n = 12$)、黄腹鹪莺 ($n = 4$) 和白眉棕啄木鸟 ($n = 1$)。用分析天平 (美国华志 HZK, 量程 0~300 g, 精度 0.001 g) 和游标卡尺 (桂林牌, 量程 0~200 mm, 精度 0.01 mm) 分别测量新鲜卵的重量 (mass) 以及卵宽和卵长。随后, 标记卵并放入人工孵化器 (慧达微电脑全自动孵化机, 山东德州) 内孵卵。孵卵温度设定为 (37.5 ± 0.5) °C, 相对湿度为 55% ± 5%, 每隔 2 h 进行一次翻卵。同时, 每隔 4 h 查看, 进行加水处理, 保证孵化箱中相对湿度。

2.2 测量胚胎心率

通过红外线胚胎心率仪 (buddy digital egg monitor, Avitronics Inc., Cornwall, England) 测定不同胚龄卵的心率 (heart rate)。从卵放入人工孵化器开始直至雏鸟孵出, 每天固定时间内测量卵的心率。测定时将心率仪放在室内, 测试时段的室内温度为 25~27 °C。将卵从人工孵化器取出后用分析天平称量卵重。随后置于红外线胚胎心率仪内, 待胚胎心率波形稳定 2 min 后, 每间隔 1 min 记录一个心率值, 一共记录 5 个心率值。5 次心率值的平均值作为当天胚胎的心率值, 单位为次/min, 即胎心每分钟跳动的次数。在心率测定过程中, 个别卵的胚胎心率值不显示或者不稳定, 按心率仪的使用说明调整鸟卵的位置, 待心率值稳定后再进行测量。

2.3 统计分析

使用 SPSS 19.0 软件包对数据进行统计和分析, 在统计分析前进行正态性检验, 心率数据符合正态性。胚胎的日均增长心率 (daily growth of embryonic heart rate) 为胚胎的逐日心率增长值之和除以该胚胎的孵卵天数 (incubation days) (陈敏等 2016a)。孵卵期 80% 时的心率, 即卵的孵卵期天数乘以 80% 这个天数时测量的胚胎心率。从放入孵化箱中开始到每个卵出壳的这段时间作为该枚卵的孵卵期, 如果在孵卵期 80% 时未测量心率, 则使用最接近孵卵期 80% 时的心率值 (Tazawa et al. 2001)。在 SPSS 19.0 中, 采用独立样本 *T*-检验对胚胎心率和卵重等数据进行分析。Pearson 相关分析卵重与胚胎日均增长心率、孵卵期 80% 时的胚胎心率和胚胎最大心率的相关性。采用最小二乘法通过幂函数回归分析判定种间卵重与孵卵期 80% 时的胚胎心率和胚胎最大心率的相关性, 确定回归斜率和 *y* 截距的 95% 置信区间, 以检验在种间水平上卵重与孵卵期 80% 时的胚胎心率和胚胎最大心率这两个回归方程之间的统计差异。如果斜率和 *y* 截距在其 95% 置信区间内重叠, 则判断回归没有显著差异。散点图均使用

Sigmaplot 12.5 绘制。文中数据以平均值 \pm 标准差 (Mean \pm SD) 表示, 当样本量只有 1 个时, 数据直接表示。 $P < 0.05$ 则认为差异显著。

3 结果

3.1 胚胎心率

弄岗地区的红耳鹌 ($n = 11$)、黄腹山鹪莺 ($n = 12$) 和黄腹鹪莺 ($n = 4$) 的胚胎心率均在孵卵的第 4 天开始出现, 分别是 (157.9 ± 20.5) 次/min、(115.0 ± 48.5) 次/min 和 (153.0 ± 11.7) 次/min。白眉棕啄木鸟 ($n = 1$) 的胚胎心率在孵卵的第 5 天出现 (152.6 次/min)。随着孵卵进程的推进, 4 种鸟类的胚胎心率总体呈上升趋势 (图 1)。

3.2 胚胎日均增长心率、孵卵期 80% 时的胚胎心率、胚胎最大心率与卵重的相关性

红耳鹌卵重与其胚胎日均增长心率 ($r =$

$- 0.365$, $P = 0.269$)、孵卵期 80% 时的胚胎心率 ($r = 0.177$, $P = 0.603$) 和孵卵过程中胚胎的最大心率 ($r = - 0.199$, $P = 0.558$) 均不存在显著相关 (表 1, 图 2a)。黄腹山鹪莺卵重与其胚胎日均增长心率 ($r = - 0.355$, $P = 0.257$)、孵卵期 80% 时的胚胎心率 ($r = 0.033$, $P = 0.919$) 和孵卵过程中胚胎的最大心率 ($r = 0.381$, $P = 0.222$) 也均不存在显著相关 (表 1, 图 2b)。黄腹鹪莺卵重与其胚胎日均增长心率 ($r = 0.611$, $P = 0.389$)、孵卵期 80% 时的胚胎心率 ($r = - 0.234$, $P = 0.766$) 和孵卵过程中胚胎的最大心率 ($r = - 0.713$, $P = 0.287$) 也均不存在显著相关 (表 1, 图 2c)。研究结果表明, 红耳鹌、黄腹山鹪莺和黄腹鹪莺在物种内胚胎心率变化与卵重无显著相关。

在种间尺度上, 4 种鸟类 (共 28 枚卵) 的胚胎日均增长心率与卵重不存在显著相关

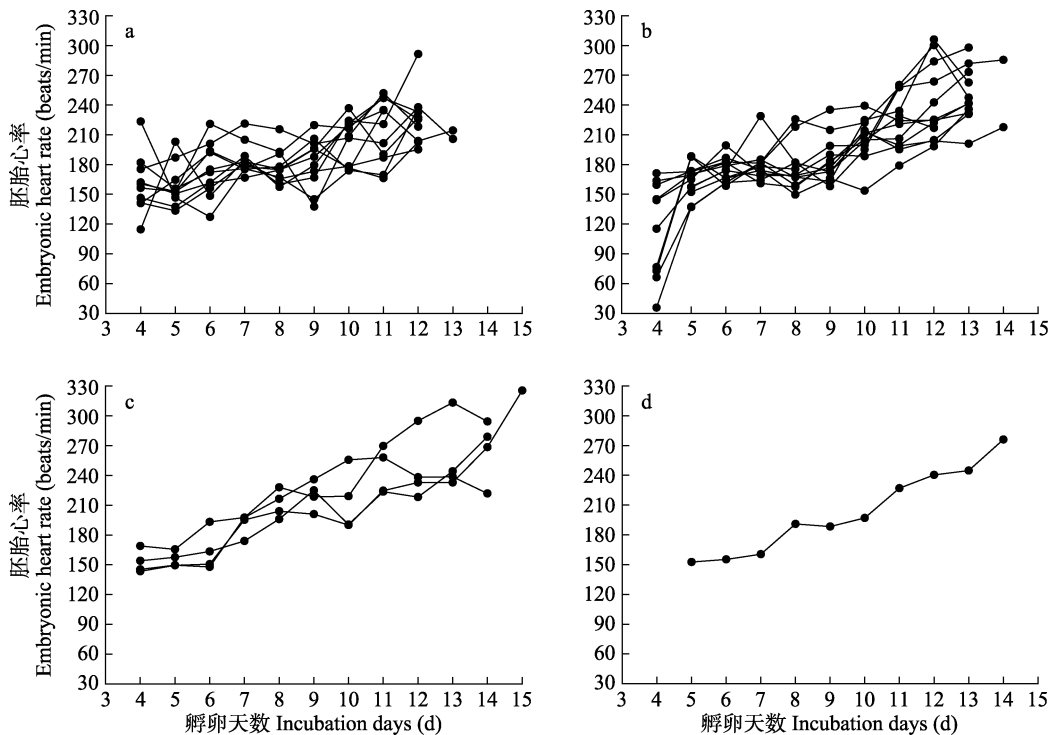


图 1 胚胎心率

Fig. 1 Embryonic heart rate of birds

a. 红耳鹌; b. 黄腹山鹪莺; c. 黄腹鹪莺; d. 白眉棕啄木鸟。

a. *Pycnonotus jocosus*; b. *Prinia flaviventris*; c. *Seicercus superciliaris*; d. *Sasia ochracea*.

表 1 4 种晚成性鸟胚胎的日均增长心率、孵卵期 80% 时的胚胎心率和最大心率以及新鲜卵重

Table 1 Daily growth of embryonic heart rate, heart rate at 80% of incubation days and maximum heart rate together with fresh egg mass in four species of altricial birds

	红耳鹎 <i>Pycnonotus jocosus</i>	黄腹山鹧鸪 <i>Prinia flaviventris</i>	黄腹鹪鸫 <i>Seicercus superciliosus</i>	白眉棕啄木鸟 <i>Sasia ochracea</i>
卵数量 Egg number (<i>n</i>)	11	12	4	1
孵卵期 Incubation days (d)	12 ~ 13	12 ~ 14	14 ~ 15	14
卵重 Egg mass (g)	2.655 ± 0.255	0.869 ± 0.045	0.974 ± 0.084	1.244
胚胎日均增长心率 Daily growth of embryonic heart rate (beats/min)	18.3 ± 2.1	17.6 ± 4.1	19.3 ± 2.5	19.7
孵卵期 80% 时的胚胎心率 Heart rate at 80% incubation days (beats/min)	200.6 ± 23.0	220.8 ± 25.7	247.4 ± 20.5	227.0
胚胎最大心率 Maximum heart rate (beats/min)	238.0 ± 25.2	258.183 ± 32.0	289.0 ± 28.2	276.0

除白眉棕啄木鸟外, 其他物种数据以平均值 ± 标准差表示。

Except *Sasia ochracea*, data are expressed as Mean ± SD.

($r = 0.073$, $P = 0.710$), 但孵卵期 80% 时的胚胎心率和胚胎最大心率均与卵重存在显著相关性 (图 3)。孵卵期 80% 时的胚胎心率 (R_{80}) 与卵重 (M , 单位 g) 关系为: $R_{80} = 222.731M^{-0.106}$ ($r = -0.448$, $P = 0.017$), 斜率的 95% 置信区间范围为 $-0.192 \sim -0.021$, y 截距的范围为 $211 \sim 235$ 。胚胎最大心率 (R) 与卵重的关系为: $R = 261.289M^{-0.095}$ ($r = -0.408$, $P = 0.031$), 斜率的 95% 置信区间范围为 $-0.181 \sim -0.009$, y 截距的范围为 $248 \sim 276$ 。研究结果表明, 卵重与孵卵期 80% 时的胚胎心率和胚胎最大心率这两个回归方程的斜率和 y 截距在其 95% 置信区间内重叠, 两个回归方程之间没有显著差异。4 种鸟类在物种间胚胎心率变化与新鲜卵重具有显著相关性, 为异速生长关系。

4 讨论

胚胎期作为鸟类发育的一个特殊且被动的阶段, 受到温度, 湿度、氧气和巢捕食等许多外界因素的影响。胚胎心率已成为衡量鸟类胚胎期发育的重要指标 (Radder et al. 2006, Angilletta et al. 2013, Du et al. 2011, 2015)。在本研究中发现, 随着孵卵进程的推进, 弄岗 4 种鸟类的胚胎心率总体呈上升趋势。这一变化

趋势和之前的其他研究基本一致 (Pearson et al. 1999a, b, 陈敏等 2016a, b)。胚胎心率的上升反映了胚胎在发育过程中代谢率的加快 (Pearson et al. 1999a)。胚胎代谢率加快, 会导致耗氧量加大以及血液运输加快, 能较好地为胚胎发育提供能量和物质, 从而获得更快的胚胎发育速度, 可以缩短爬行类和鸟类孵卵期 (徐意等 2014, 赵波等 2016, Cao et al. 2018)。

鸟类的胚胎心率与其卵重存在显著负相关 (Tazawa et al. 2001), 卵重小的鸟类具有相对较高的胚胎心率 (Seymour 1984, Du et al. 2015)。同时, 鸟类的胚胎心率在孵卵的中后期比较稳定, 可以较好地反映胚胎代谢 (Pearson et al. 1999b)。本研究中, 黄腹山鹧鸪、黄腹鹪鸫和白眉棕啄木鸟的卵重均极显著低于红耳鹎卵重。红耳鹎卵在孵卵中后期的胚胎心率低于其他 3 种鸟类, 与上述胚胎期卵重与胚胎心率的结果类似。鸟类种内的比较研究表明, 胚胎心率与卵重不存在显著相关 (Tazawa et al. 2000)。红耳鹎、黄腹山鹧鸪和黄腹鹪鸫的新鲜卵重与其自身的胚胎日均增长心率、孵卵期 80% 时的胚胎心率和胚胎的最大心率均不存在显著相关性。类似的结果也出现在鹎鹛 (*Dromaius*

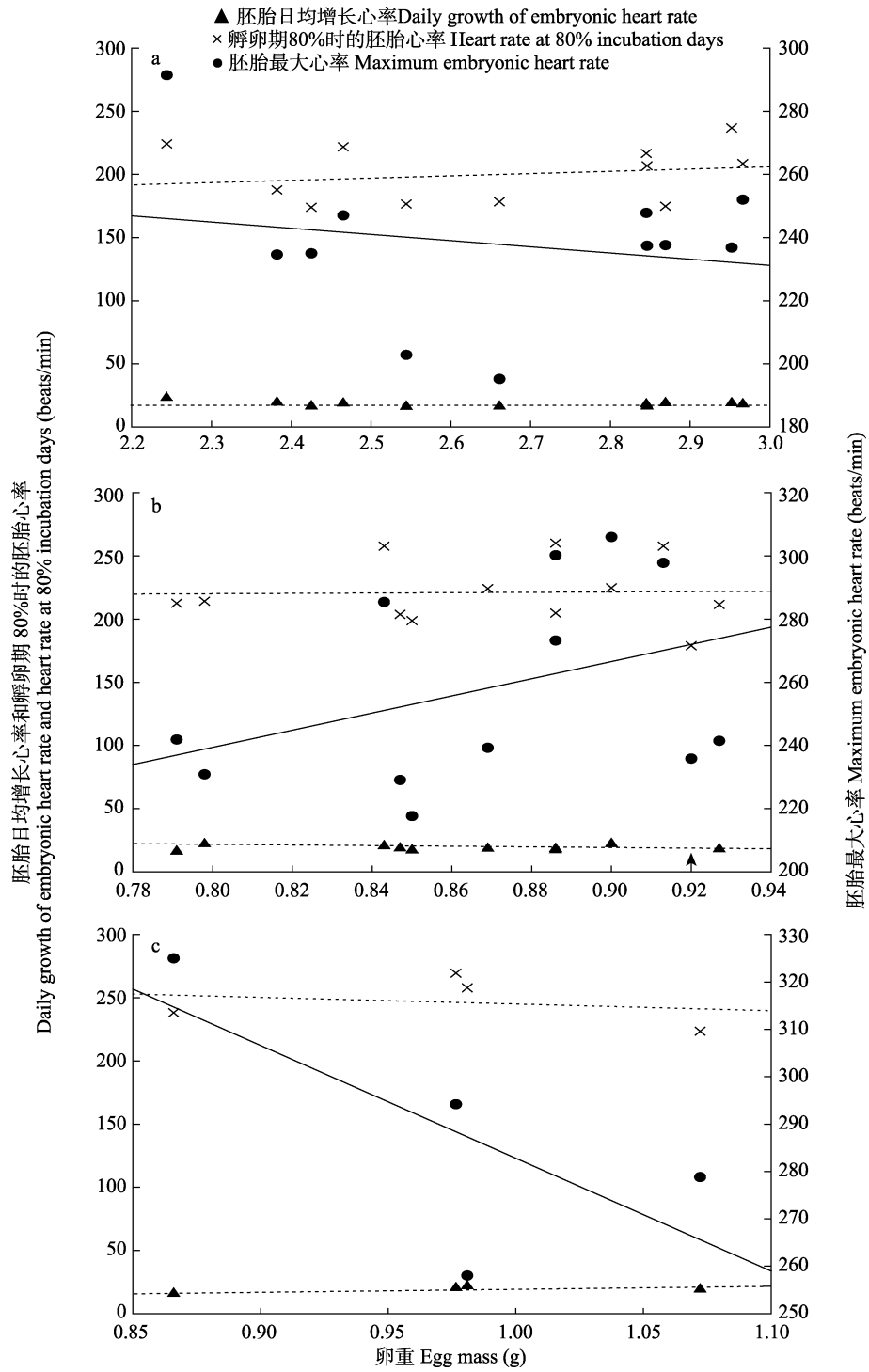


图2 胚胎日均增长心率、孵卵期80%时的胚胎心率、胚胎的最大心率与卵重的相关

Fig. 2 Correlation between daily growth of embryonic heart rate, heart rate at 80% incubation days and maximum embryonic heart rate and egg mass

a. 红耳鹎; b. 黄腹山鹧鸪; c. 黄腹鹪莺。

a. *Pycnonotus jocosus*; b. *Prinia flaviventris*; c. *Seicercus superciliosus*.

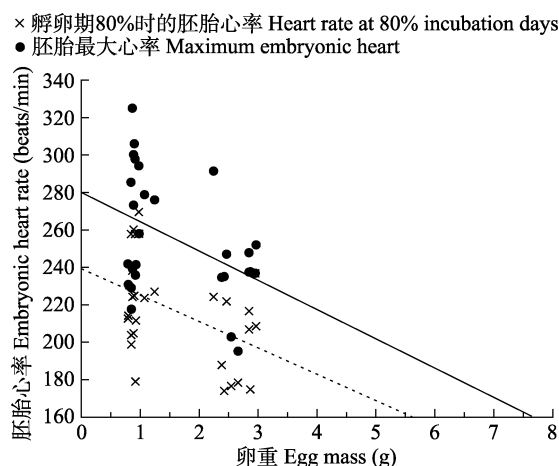


图3 孵卵期80%时的胚胎心率和胚胎的最大心率与卵重相关性

Fig. 3 Correlation between embryonic heart rate at 80% incubation days and maximum embryonic heart rate with egg mass

在种间水平上, 采用4个物种(共28枚卵)合并分析。

At the interspecific level, the four bird species (a total of 28 eggs) were used for combined analysis.

虚线表示为孵卵期80%时的胚胎心率与卵重的相关性。实线表示为胚胎的最大心率与卵重的相关性。

The dotted line represents the correlation between embryonic heart rate at 80% incubation days with egg mass. The solid line represents the correlation between maximum embryonic heart with egg mass.

novaehollandiae) (Tazawa et al. 2000)、家燕 (*Hirundo rustica*) (陈敏等 2016a) 和金腰燕 (*Cecropis daurica*) (陈敏等 2016b) 等鸟类中。再次验证了物种内卵重的变化和胚胎心率不存在显著相关。

许多鸟类的种间比较表明, 胚胎心率和新鲜卵重显著负相关 (Tazawa et al. 1994, Ar et al. 1999)。卵重大的物种, 其卵黄的重量也相对较大。胚胎发育过程所需的蛋白质、激素、矿物质、免疫球蛋白、水、维生素等营养主要来源于卵黄, 可以说卵黄含量的多少直接影响胚胎的发育速度 (Kattan 1995)。相同重量的卵, 早成性鸟类的胚胎在孵卵期80%时的代谢率与半晚成和晚成性鸟类的胚胎在即将破壳而出时的代谢率几乎相等。即相同重量的卵在孵卵天数

相等的情况下, 早成性鸟类较半晚成和晚成性鸟类往往具有更高的代谢率、更快的发育速率 (Whittow et al. 1991)。本研究中, 比红耳鹎的卵重小的黄腹山鹪莺、黄腹鹪莺和白眉棕啄木鸟在孵卵中后期的胚胎心率高于红耳鹎的胚胎心率。这4种晚成性鸟类间的胚胎在孵卵期80%时的心率和最大心率与物种间卵重的变化存在显著相关性, 为异速生长关系。这一结果与之前种间研究结果基本相符 (Tazawa et al. 2001)。

通过与之前的种间研究比较, 我们发现弄岗地区鸟类的胚胎心率较其他地方相同卵重量的物种低。本研究使用的非侵入、无创伤且能测量到胚胎早期心率的红外线胚胎心率仪测量胚胎心率以及测量时卵温有所下降。所参考比较的其他研究 (Tazawa et al. 2001) 采用的侵入式的阻抗矫正器法 (Tazawa et al. 1994)、非侵入式的心冲击描记图法 (Tazawa et al. 1994) 和非侵入式的声音心电图法 (Tazawa et al. 2000) 以及测量温度为 38 °C。因此, 鉴于本研究与所参考比较的其他研究的胚胎心率测量方法和温度的差异, 未能明确鸟类的胚胎心率变化是由弄岗地区的特殊环境因子作用引起, 还是因测量方法和温度的差异导致胚胎心率较低, 这个问题有待进一步研究, 以更好地了解北热带石灰岩地区鸟类对特殊环境的适应。

热带地区的鸟类常常具有较小的窝卵数、较高的成体存活率和较高的巢捕食率 (Stutchbury et al. 2001)。巢捕食是鸟类选择繁殖时期的重要作用因子, 与鸟类的巢期 (孵卵期和育雏期) 有着密切的联系。较高的巢捕食率可能导致鸟类缩短育雏期 (Martin 2015), 但与其孵卵期的关系尚不清楚。目前, 有研究表明热带地区鸟类较温带地区鸟类具有较慢的生长速度和较长的孵卵期 (Austin et al. 2020), 而较慢的生长速度可能有助于增强免疫功能 (Ricklefs et al. 2018)。在北热带石灰岩地区, 部分鸟类拥有较高的巢捕食率和较长的孵卵期, 如弄岗穗鹛 (*Stachyris nonggangensis*) (Jiang et al. 2017b) 和短尾鹪鹩 (*Napothera brevicaudata*) (Jiang et al. 2017c)。胚胎心率是

衡量鸟类代谢率和发育速度的重要指标,反映鸟类孵卵期的长短。推测在种间水平上,北热带石灰岩地区繁殖鸟类的胚胎心率,除了受到不同物种自身的卵重限制外,也受到了较高的巢捕食压力的选择,综合作用下最终导致孵卵期的缩短或延长,但这一假设还需要深入的实验研究才能得以论证,有关巢捕食压力对孵卵期的影响还有待进一步研究。

封面动物 白眉棕啄木鸟, 扈恒 2015 年 5 月 16 日摄于广西弄岗。

参 考 文 献

- Angilletta M J, Zelic M H, Adrian G J, et al. 2013. Heat tolerance during embryonic development has not diverged among populations of a widespread species (*Sceloporus undulatus*). *Conservation Physiology*, 1(1): cot018.
- Ar A, Tazawa H. 1999. Analysis of heart rate in developing bird embryos: effects of developmental mode and mass. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular and Integrative Physiology*, 124(4): 491–500.
- Austin S H, Robinson W D, Robinson T R, et al. 2020. Development syndromes in new world temperate and tropical songbirds. *PLoS One*, 15(8): e0233627.
- Cao P, Sun B J, Wang L W, et al. 2018. Proximate mechanisms of earlier hatching in parasitic cuckoos: yolk energy and embryonic metabolism. *Biological Journal of the Linnean Society*, 123(1): 63–71.
- Colombelli-Négrel D, Hauber M E, Kleindorfer S. 2014. Prenatal learning in an Australian songbird: habituation and individual discrimination in superb fairy-wren embryos. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1797): 20141154.
- Du W G, Hua Y, Bo Z, et al. 2011. Patterns of interspecific variation in the heart rates of embryonic reptiles. *PLoS One*, 6(12): e29027.
- Du W G, Shine R. 2015. The behavioral and physiological strategies of bird and reptile embryos in response to unpredictable variation in nest temperature. *Biological Reviews*, 90(1): 19–30.
- Hauber M, Pearson H, Reh A, et al. 2002. Discrimination between host songs by brood parasitic brown-headed cowbirds (*Molothrus ater*). *Animal Cognition*, 5(3): 129–137.
- Jiang A W, Jiang D M, Goodale E, et al. 2017c. 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. 2017a. 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, Yang G, Núñez E P, et al. 2017b. Ecology of two Pittas (*Pitta soror* and *Pitta nympha*) in limestone forests of South China. *Journal of Natural History*, 51(31/32): 1929–1941.
- 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.
- Kattan G H. 1995. Mechanisms of short incubation period in brood-parasitic cowbirds. *The Auk*, 112(2): 335–342.
- Martin T E. 2015. Age-related mortality explains life history strategies of tropical and temperate songbirds. *Science*, 349(6251): 966–970.
- Pearson J T, Noma Y, Tazawa H. 1999a. Developmental patterns of heart rate in altricial avian embryos and hatchlings. *Journal of Experimental Biology*, 202(11): 1545–1550.
- Pearson J T, Tazawa H. 1999b. Ontogeny of heart rate in embryonic and nestling crows (*Corvus corone* and *Corvus macrorhynchos*). *Journal of Comparative Physiology B*, 169(4/5): 256–262.
- Radder R, Shine R. 2006. Thermally induced torpor in fullterm lizard embryos synchronizes hatching with ambient conditions. *Biology Letters*, 2(3): 415–416.
- Ricklefs R E, Ellis V A, Medeiros M C, et al. 2018. Duration of embryo development and the prevalence of haematozoan blood parasites in birds. *The Auk*, 135(2): 276–283.
- Seymour R S. 1984. *Respiration and Metabolism of Embryonic Vertebrates*. Boston: D W Junk Publishers, Kluwer Academic Press.
- Stutchbury B J M, Morton E S. 2001. *Behavioral Ecology of Tropical Birds*. London, United Kingdom: Academic Press, 23–28.
- Tazawa H, Ar A, Moriya K, et al. 2000. Embryonic heart rate measurements during artificial incubation of emu eggs. *British Poultry Science*, 41(1): 89–93.
- Tazawa H, Pearson J T, Komoro T, et al. 2001. Allometric relationships

- between embryonic heart rate and fresh egg mass in birds. *Journal of Experimental Biology*, 204(1): 165–174.
- Tazawa H, Watanabe W, Burggren W W. 1994. Embryonic heart rate in altricial birds, the pigeon (*Columba domestica*) and the bank swallow (*Riparia Riparia*). *Physiological Zoology*, 67(6): 1448–1460.
- Whittow G C, Tazawa H. 1991. The early development of thermoregulation in birds. *Physiological Zoology*, 64(6): 1371–1390.
- Zanette L Y, Hobson K A, Clinchy M, et al. 2013. Food use is affected by the experience of nest predation: implications for indirect predator effects on clutch size. *Oecologia*, 172(4): 1031–1039.
- Zanette L Y, Clinchy M, Suraci J P. 2014. Diagnosing predation risk effects on demography: can measuring physiology provide the means? *Oecologia*, 176(3): 637–651.
- 陈敏, 王龙舞, 马建华, 等. 2016b. 家燕和金腰燕的卵胚胎心率比较. *动物学杂志*, 51(1): 39–44.
- 陈敏, 王龙舞, 杨灿朝, 等. 2016a. 广西弄岗家燕种群的卵胚胎心率. *四川动物*, 35(1): 93–96.
- 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.
- 蒋德梦, 周放, 蒋爱伍, 等. 2013. 桂西南石灰岩地区部分鸟类繁殖资料记述. *动物学杂志*, 48(4): 597–604.
- 谢乔, 余丽江, 陆舟, 等. 2019. 北热带石灰岩地区 5 种常见鸟类的巢特征和巢材组成. *野生动物学报*, 40(1): 98–102.
- 徐意, 岳丰, 马明, 等. 2014. 荒漠沙蜥胚胎生长发育的温度适应性研究. *四川动物*, 33(5): 678–684.
- 赵波, 杜卫国. 2016. 卵生脊椎动物胚胎对环境变化的行为响应. *中国科学: 生命科学*, 46(1): 103–112.