

鸟类的多窝繁殖研究进展

席学博, 卢欣*

武汉大学生命科学院, 湖北 武汉

收稿日期: 2022年2月21日; 录用日期: 2022年3月18日; 发布日期: 2022年3月25日

摘要

多窝繁殖(multiple brooding)是鸟类常见的一种繁殖策略, 在一个繁殖季节中, 成鸟繁殖的窝数和窝卵数, 很大程度上决定了其繁殖输出, 但是相较于窝卵数, 对繁殖窝数的研究较少。本文从鸟类多窝繁殖的种内种间变异、适合度后果与未来研究展望三个方面就此问题进行了综述。

关键词

鸟类, 多窝繁殖, 生活史策略, 综述

Research Progress of Multiple Brooding in Birds

Xuebo Xi, Xin Lu*

College of Life Sciences, Wuhan University, Wuhan Hubei

Received: Feb. 21st, 2022; accepted: Mar. 18th, 2022; published: Mar. 25th, 2022

Abstract

Multiple brooding is a common reproductive strategy in birds. Reproductive output of the breeder depends on the clutch size and the number of broods in a large extent. There are many studies that focused on the clutch size, but only a few about the number of clutches. This review summarized the previous studies about the multiple broods in birds in three ways: the intra- and interspecies variation, fitness consequence and future prospects.

Keywords

Birds, Multiple Brooding, Life History Strategy, Review

*通讯作者。



1. 引言

动物为最大化适合度, 保证有更多的后代存活到繁殖年龄, 会采取多样的生活史策略[1]。对鸟类而言, 窝卵数和窝数是影响其繁殖成效最重要的两个参数, 生存与繁殖间的权衡不仅会影响鸟类每次繁殖的窝卵数大小, 也会决定其在一个繁殖季内的进行繁殖的次数[2]。在温带雀形目中, “多窝繁殖(multiple brooding)”, 即亲鸟在一个繁殖季内, 成功养育第一窝后代至出飞后, 进行第二窝或更多的繁殖[3], 是一种常见的策略。尽管有研究认为多窝繁殖可以显著提高亲鸟的繁殖成效[4] [5], 但其通常是一种兼性策略, 仅有部分雌鸟在一些年份进行多窝繁殖。针对多窝繁殖在个体间的变异, 主要有两种解释——个体质量假说和日期假说。两种观点区别在于认为成鸟进行多窝繁殖是取决于其身体质量(个体质量假说)还是繁殖开始时间(日期假说), 其中日期假说得到了更多研究支持, 繁殖开始越早的雌鸟越有可能进行多窝繁殖。同时随着全球气候变暖, 很多鸟类的繁殖物候发生了改变[6] [7], 鸟类为应对气候变化会做出怎样的调整, 单窝繁殖者是否会因繁殖季的延长成为多窝繁殖者成为新的问题。但是因为开展繁殖窝数的研究, 需要对成鸟进行野外环志和跟踪调查, 研究难度较高[8], 相较于窝卵数, 仅有少数研究关注了鸟类的繁殖窝数问题, 且这些研究的结论并不一致, 关于驱动亲鸟进行多窝繁殖的因素以及多窝繁殖的适合度后果, 一直以来悬而未决。

2. 多窝繁殖的种内变异

作为一种兼性策略, 每年进行多窝繁殖的个体身份并不固定, 种群中进行多窝繁殖个体的比例也不固定。物候、繁殖时机、领域质量、周边环境、局部种群密度以及成鸟的身体素质、年龄和经验等很多因素都有可能影响个体是否进行多窝繁殖[9] [10] [11] [12] [13]。

其中繁殖时机, 即开始进行繁殖的时间, 是鸟类最重要的繁殖决策之一, 也是繁殖成效的重要影响因素。鸟类的繁殖成效一般会随着繁殖开始时间的推移逐渐下降, 这种降低主要表现为窝卵数大小、雏鸟存活率、出飞率等随时间推移而逐渐降低, 在兼性多窝繁殖鸟类中, 繁殖成效降低也包含成鸟进行多窝繁殖可能性的降低, 即开始繁殖时间越晚, 进行第二或者更多次繁殖尝试的可能性越低。在种群水平上, 这种趋势同样存在: 产卵越早的年份, 进行多窝繁殖的成鸟越多[14]。种群中成鸟进行多窝繁殖的频率在年际间的变化可能非常大, 例如对一个赭红尾鹟(*Phoenicurus ochrurus*)种群的长期研究发现, 十年中进行多窝繁殖的雌鸟频率变化为 42%~84% [5]。

针对繁殖时机对繁殖成效以及多窝繁殖的影响, 生活史理论给出了两种可能的潜在机制——日期假说(Date hypothesis) 和个体质量假说(Individual quality hypothesis)。日期假说认为, 由于一些关键生态因子(如食物、捕食压力)或生理进程(例如换羽、迁徙)随时间而产生变化, 再次繁殖的收益与代价之间的平衡点逐渐改变, 导致繁殖成效表现出随日期推移逐渐降低的趋势。因此尽管所有个体都有潜力进行多窝繁殖, 但只有较早开始繁殖的亲鸟才能从中获得足够的收益, 是否进行多窝繁殖只与开始繁殖时间的早晚有关; 而个体质量假说认为: 成鸟的表型质量差异(如捕食能力)影响了其开始进行繁殖的时间以及是否进行多窝繁殖的决策。高质量个体更早结成繁殖配对并开始繁殖, 同时也更有能力进行多窝繁殖。个体质量的作用可能会被繁殖开始时间所掩盖, 使人们只关注到亲鸟繁殖开始时间与进行多窝繁殖之间的关联, 而忽略了个体质量起到的作用[15] [16]。

除此之外, 还有观点认为领域质量限制了成鸟进行多窝繁殖的可能等等, 这些观点并不完全互斥, 且在不同研究中也都有证据支持。

3. 多窝繁殖的种间变异

在物种水平上, r - K 生活史理论预测 r -策略者应当更倾向于进行多窝繁殖, 这与目前已知的多窝繁殖者通常具有筑巢快、幼鸟生长发育快、面临较高的巢捕食风险、成体死亡率高等特点一致。

而根据日期假说, 繁殖季越长, 雌鸟就有越多的时间在环境变得不利于繁殖前, 进行更多繁殖尝试。而繁殖季长度主要经由食物丰富度、降水和温度等因素介导而受环境季节性的制约, 环境季节性越强, 繁殖季长度就越短, 例如热带鸟类通常可以在至少四个月的时间内产卵, 而温带鸟类的产卵时间不到两个月, 北极地区的鸟类可能不到一个月[17]。同样, 食性也可能会对繁殖季长度产生影响, 以小型脊椎动物或昆虫等为食的鸟类相较于以种子为食的鸟类, 食物可用性会更多受到环境季节性的制约, 这可能导致繁殖季较短而不利于多窝繁殖的发生, 但同时也由于肉食性鸟类的猎物丰富度在年际间可能有较大的波动, 这可能会促进多窝繁殖策略的进化以更好地适应这种波动, 充分利用资源, 最大化自身繁殖成效。例如一些猛禽中的多窝繁殖现象, 便主要与其食物丰富度的周期性特点有关, 在食物充足的年份, 种群中较多的雌性个体进行双窝繁殖, 在食物匮乏时, 则较少甚至没有双窝繁殖的发生[18]。此外, 迁徙和换羽行为都需要消耗大量的能量, 并且使得雌鸟受到更严格的时间限制, 从而也可能会限制多窝繁殖的发生[19] [20]。

亲代抚育模式和多窝繁殖也有关联, 根据一些已有研究, 在双亲抚育的物种里, 进行第二窝繁殖的雌鸟常常会缩短对第一窝雏鸟的抚育时间, 包括育雏期和出飞后的抚育, 甚至遗弃第一窝幼鸟, 仅由雄性承担哺育任务[21] [22]。雌雄间抚育任务的分工会决定雌鸟是否有时间和能量进行下一窝繁殖, 例如在大山雀(*Parus major*)中, 雏鸟出飞后主要由雄性照看和喂养, 这使得雌鸟在第一窝雏鸟出飞前就可以开始第二窝的繁殖[23]。但在鹪雀莺(*Chamaeafasciata*)中, 由于两性间没有明确分工, 成鸟需减少对第一窝雏鸟出飞后的照顾来进行第二窝繁殖[24], 这可能会损害繁殖第一窝雏鸟的适合度收益而不利于多窝繁殖。

4. 多窝繁殖的收益与代价

关于多窝繁殖的收益与代价在对不同物种的研究中得出的结论并不一致。例如, Bryant 对白腹毛脚燕(*Delichon urbicum*)的研究发现, 在一个繁殖季, 繁殖后代最多的雌燕也遭受最高的死亡风险, 因此这种策略为雄鸟带来更高的适合度收益, 而雌鸟的收益很大一部分被增加的死亡风险抵消[9], 且进行第二窝繁殖也有可能因成鸟降低对第一窝雏鸟的抚育投资而损害其适合度[24]。而 Zabala 等人通过对仓鸮(*Tyto alba*)的长期研究发现, 一生中至少进行一次双窝繁殖与从未进行过双窝繁殖的雌性仓鸮相比, 其终生所繁殖的出飞后代是后者的两倍, 而没有发现任何证据表明双窝繁殖存在成本[11]。这种收益和代价的差异可能是因为一些物种由于特殊的生活史特征在进行繁殖时会受到更多的时间或能量等限制, 需要付出更高昂的成本[25]。

5. 结论与展望

资源和时间的限制可能是影响个体是否进行多窝繁殖的决定因素, 但年龄、经验等其他因素在其中究竟起何作用尚需更多研究验证。尽管生活史理论中权衡无处不在, 但在很多物种内, 尚未找到当前与未来繁殖投资之间的负相关关系。对于个体性状、生存与繁殖间的权衡(代际内与代际间)和环境条件究竟是如何相互作用并共同决定了多窝繁殖的可能性, 截至目前的研究尚不能清晰地回答这一问题。未来我们需要更多物种的相关研究, 重视对野外种群的环志追踪等工作, 积累发掘长期的纵向数据以探索推动

鸟类进行多窝繁殖的近因和远因, 解决多窝繁殖对个体适合度以及种群统计学影响的相关问题, 阐明多窝繁殖策略的进化与维持机制, 帮助我们理解不同的鸟类如何应对气候变化, 以便更有效地开展相关保护工作。

参考文献

- [1] Stearns, S.C. (1976) Life-History Tactics: A Review of the Ideas. *The Quarterly Review of Biology*, **51**, 3-47. <https://doi.org/10.1086/409052>
- [2] Verhulst, S., Tinbergen, J.M. and Daan, S. (1997) Multiple Breeding in the Great Tit. A Trade-Off between Successive Reproductive Attempts? *Functional Ecology*, **11**, 714-722. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1997.00145.x>
- [3] Beziers, P. and Roulin, A. (2016) Double Brooding and Offspring Desertion in the Barn Owl *Tyto alba*. *Journal of Avian Biology*, **47**, 235-244. <https://doi.org/10.1111/jav.00800>
- [4] Nagy, L.R. and Holmes, R.T. (2005) Food Limits Annual Fecundity of a Migratory Songbird: An Experimental Study. *Ecology*, **86**, 675-681. <https://doi.org/10.1890/04-0155>
- [5] Weggler, M. (2006) Constraints on, and Determinants of, the Annual Number of Breeding Attempts in the Multi-Brooded Black Redstart *Phoenicurus ochruros*. *Ibis*, **148**, 273-284. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2006.00527.x>
- [6] Crick, H.Q.P. and Sparks, T.H. (1999) Climate Change Related to Egg-Laying Trends. *Nature*, **399**, 423. <https://doi.org/10.1038/20839>
- [7] Dunn, P. and Winkler, D. (2010) Effects of Climate Change on Timing of Breeding and Reproductive Success in Birds. In: Møller, A.P., Fiedler, W. and Berthold, P., Eds., *Effects of Climate Change on Birds*, Oxford University Press, Oxford, 113-128.
- [8] Murcia, A., Costa, M.C., Medolago, C.A.B., et al. (2022) Nesting Attempts and Annual Fecundity in a Population of the Yellow-Chinned Spinetail (*Certhiaxis cinnamomeus*), with a Review on Neotropical Passerines. *Ornithology Research*. <https://doi.org/10.1007/s43388-021-00079-6>
- [9] Bryant, D.M. (1979) Reproductive Costs in the House Martin (*Delichon urbica*). *Journal of Animal Ecology*, **48**, 655-675. <https://doi.org/10.2307/4185>
- [10] Smith, R.D. and Marquiss, M. (1995) Production and Costs of Nesting Attempts in Snow Buntings *Plectrophenax nivalis*: Why Do They Attempt Second Broods? *Ibis*, **137**, 469-476. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1995.tb03255.x>
- [11] Zabala, J., Lambin, X., Soufflot, J., et al. (2020) Proximate Causes and Fitness Consequences of Double Brooding in Female Barn Owls. *Oecologia*, **192**, 91-103. <https://doi.org/10.1007/s00442-019-04557-z>
- [12] Lany, N.K., Ayres, M.P., Stange, E.E., et al. (2016) Breeding Timed to Maximize Reproductive Success for a Migratory Songbird: The Importance of Phenological Asynchrony. *Oikos*, **125**, 656-666. <https://doi.org/10.1111/oik.02412>
- [13] Verboven, N. and Verhulst, S. (1996) Seasonal Variation in the Incidence of Double Broods: The Date Hypothesis Fits Better than the Quality Hypothesis. *Journal of Animal Ecology*, **65**, 264-273. <https://doi.org/10.2307/5873>
- [14] Husby, A., Kruuk, L.E.B. and Visser, M.E. (2009) Decline in the Frequency and Benefits of Multiple Brooding in Great Tits as a Consequence of a Changing Environment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **276**, 1845-1854. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1937>
- [15] Parsons, J. (1975) Seasonal Variation in the Breeding Success of the Herring Gull: An Experimental Approach to Pre-Fledging Success. *Journal of Animal Ecology*, **44**, 553-573. <https://doi.org/10.2307/3611>
- [16] Hatchwell, B.J. (1991) An Experimental Study of the Effects of Timing of Breeding on the Reproductive Success of Common Guillemots (*Uria aalge*). *Journal of Animal Ecology*, **60**, 721-736. <https://doi.org/10.2307/5410>
- [17] Martin, T.E. (1996) Life History Evolution in Tropical and South Temperate Birds: What Do We Really Know? *Journal of Avian Biology*, **27**, 263-272. <https://doi.org/10.2307/3677257>
- [18] Curtis, O., Malan, G., Jenkins, A., et al. (2005) Multiple-Brooding in Birds of Prey: South African Black Sparrowhawks *Accipiter melanoleucus* Extend the Boundaries. *Ibis*, **147**, 11-16. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919x.2004.00311.x>
- [19] Ogden, L.J.E. and Stutchbury, B.J.M. (1996) Constraints on Double Brooding in a Neotropical Migrant, the Hooded Warbler. *The Condor*, **98**, 736-744. <https://doi.org/10.2307/1369855>
- [20] Ligi, S. and Omland, K. (2007) Contrasting Breeding Strategies of Two Sympatric Orioles: First Documentation of Double Brooding by Orchard Orioles. *Journal of Field Ornithology*, **78**, 298-302. <https://doi.org/10.1111/j.1557-9263.2007.00118.x>
- [21] Geupel, G.R. and DeSante, D.F. (1990) Incidence and Determinants of Double Brooding in Wrentits. *The Condor*, **92**, 67-75. <https://doi.org/10.2307/1368384>

-
- [22] Korpimäki, E., Salo, P. and Valkama, J. (2011) Sequential Polyandry by Brood Desertion Increases Female Fitness in a Bird with Obligatory Bi-Parental Care. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **65**, 1093-1102. <https://doi.org/10.1007/s00265-010-1118-6>
- [23] Tinbergen, J.M. (1987) Costs of Reproduction in the Great Tit: Intraseasonal Costs Associated with Brood Size. *Ardea*, **75**, 111-122.
- [24] Eldegard, K. and Sonerud, G.A. (2009) Female Offspring Desertion and Male-Only Care Increase with Natural and Experimental Increase in Food Abundance. *Proceedings of the Royal Society B—Biological Sciences*, **276**, 1713-1721. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1775>
- [25] Linden, M. and Moller, A.P. (1989) Cost of Reproduction and Covariation of Life History Traits in Birds. *Trends in Ecology & Evolution*, **4**, 367-371. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(89\)90101-8](https://doi.org/10.1016/0169-5347(89)90101-8)