

鸟类生长发育研究方面的某些进展*

张晓爱 邓合黎

(中国科学院西北高原生物研究所)

摘 要

本文将近20年来鸟类生长发育的研究状况分4个方面作了概述。首先介绍了雏鸟体重增长的几种模型;其次概括地分析了影响鸟类生长率的几种重要因素以及雏鸟身体结构中,不同部位的生长与发育的关系;最后讨论了控制生长发育的几种假设。

鸟类雏鸟生长发育的研究一直是鸟类生物学中一个比较瞩目的课题,许多学者进行了大量研究,取得了不少成果。本文就近20年来的研究状况从以下4个方面作一概述。

一、雏鸟体重增长模型的研究

为了对不同种类和不同地理带分布的鸟类的生长进行比较,并作出定量的描述,近来比较注重生长模型的研究。生长模型是由大小(magnitude),形状(form)和速率(rate)3部分组成。

1. 大小

是雏期最大的雏鸟重与成体重之比。这种关系可以用生长曲线的渐近线与平均成体重的比率 R ($R = \frac{\text{渐近线}}{\text{成体重}}$) 来表示。Ricklefs(1968)把所有鸟类生长模型的大小分成3种情况(图1):一种是雏鸟体重的渐近线接近成体重, $R = 1$ 。这一类曲线可称为标准型(图1b);第二种是渐近线高于成体重, $R > 1$ (图1a),第三种是幼鸟出窝时的体重低于成体重, $R < 1$ (图1c),它们的生长是在离巢后完成的。

2. 形状

鸟类的生长曲线一般都呈“S”形,但“S”型弯曲

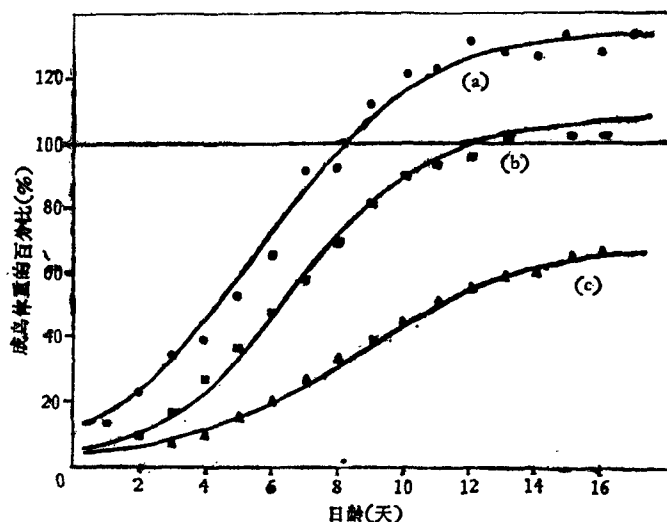


图1 3种雀形目鸟的平均生长曲线(转引自: Ricklefs, 1968)
(a) Cliffswallow (*Petrochelidon Phrrhonota*)
(b) Cedar Waxwing (*Bombycilla cedrorum*)
(c) Curve-billed Thrasher (*Texostoma curvirostre*)

*本文承钱国桢教授、郑光美副教授审阅,并提出宝贵意见,特此致谢。

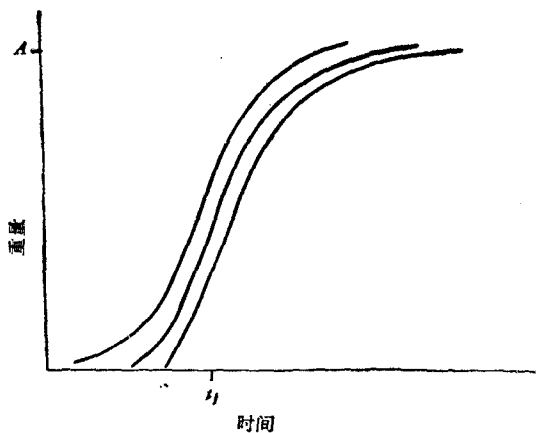


图 2 3 种生长方程的图示 (从左到右)
Logistic, Gompertz, Von Bertalanffy
 t_i 是弯曲点出现的时间
A 是渐近线

的程度不同(图 2)。所以, Ricklefs (1968) 把所有鸟类生长曲线以拐点(inflection point)出现的早

晚分成 3 种类型;一种是拐点出现时,已完成绝对生长量的 1/2,一种是已完成绝对生长量的 1/e (37%), 另一种是已完成绝对生长量 8/27 (30%) 的生长。这 3 种类型的生长曲线分别用不同的公式拟合(表 1)。

3. 速率

是雏鸟体重达到成体体重时,所需要的时间(天),是鸟类生长中最容易变化的特征。

生长曲线可以用作图法(Ricklefs, 1967a)或非线性最小二乘法(Ricklefs, 1976)拟合。生长率可以用拟合生长曲线的速率常数 K 来表示。 K 值只能用作同一公式拟合的生长曲线之间的比较。为了使 3 个公式求出的 K 值能进行比较 Ricklefs (1973) 求出了它们之间的转换因子, Logistic, von Bertalanffy 公式对 Gompertz 公式的转换因子分别是 $K_G = 0.68K_L$, $K_G = 0.90K_V$ 。另一种生长率的表示方式是雏鸟体重从占渐近线重量的 10% 增长到 90% 所需要的时间(天),从 $t_{10} - t_{90}$ 来表示。对 Logi-

表 1 生长公式的特性 (引自 Ricklefs, 1968)

	公 式 名 称		
	Logistic	Gompertz	Von Bertalanffy
累积生长 (W)	$\frac{a}{1 + b e^{-Kt}}$	$a e^{-b e^{-Kt}}$	$a (1 - b e^{-Kt})^3$
绝对生长率 (dW/dt)	$KW(1 - W)$	$-KW (\log_e W)$	$3KW^{2/3} (1 - W^{1/3})$
相对生长率 ($1/W \cdot dW/dt$)	$K(1 - W)$	$-K (\log_e W)$	$-3K (1 - W^{-1/3})$
转折点 (W_i)	1/2 (0.50)	1/e (0.37)	8/27 (0.30)

*这儿 W 是重量, a 是渐近线, K 是与整个生长率成正比的常数, e 是自然对数的底, b 是平移时间 t 的坐标轴至零 (在转折点) 的常数。

stic 公式而言,

它与 K 值的关系是 $t_{10} - t_{90} = \frac{4.4}{K}$ (Ricklefs, 1976)。

知道了渐近线 A , 生长率 K 和 $t_{10} - t_{90}$ 后, 一个种的生长曲线就可以准确地描述出来。由于这 3 个参数的应用, 鸟类生长模型的研究提高到了一个新的、比较分析研究的阶段 (Ricklefs, 1968, 1976; Hussell, 1972)。

由于生长率反映了生长过程及其特性, 所以生长率除用作种内、种间生长的比较分析外, 还被作为雏鸟生长的生态条件, 特别是食物的丰富度 (Balten, 1973; Bryant, 1978), 同窝雏鸟相互关系 (parsons, 1975; Howe, 1976; O Connor 1978a,

b) 的指标。通过比较窝内、窝间生长率的变化, 还可以把生长率作为判断亲鸟哺育幼鸟的能力和幼鸟遗传性及变异性的指标 (Ricklefs 等, 1979)。

另一种研究生长模型的方法是 Ross (1980) 使

用的。他用差分方程: $\frac{\Delta W_i}{\Delta T_i} = r_i W_i - r_b W_i^2$ 表

示。 W_i 是 i 天的雏鸟体重, ΔW_i 是通过 ΔT_i 时期时, 重量 ($W_{i+1} - W_i$) 的增量变化。这里, r 类似于生长率 K 但不等于它, r_b 被称之为阻尼率 (Damping rate)。 r_b/r_i 约等于渐近线 A 。Ross 的生长率 r_i 有两个特点值得重视: (1) 他没有对雏鸟生长的全过程进行记录; (2) 他通过方差分析中的析因实验设计和分析了解到了亲鸟年龄、繁殖时间、栖息地和窝雏数的交互影响及其生长的变化。

二、影响生长率的因素的研究

影响生长率的因素的研究已作了大量的工作, 现将几个主要方面分述如下。

1. 鸟体体型大小及发育类型对生长率的影响

Ricklefs (1968, 1973, 1979) 的研究表明, 鸟类生长率有两个值得注意的特点: 一是同属、同科或同目的鸟类中, 生长率与成体体型大小成负相关; 二是生长率与机能发育的成熟程度 (主要指活动能力的发育和恒温机制的建立) 成负相关。一般说来, 大型鸟类生长缓慢、小型鸟类生长迅速。为了研究生长率与成体体型大小的负相关关系, Ricklefs (1968) 选用了温带雀形目和猛禽类, 它们有着相似的繁殖生物学特性和行为, 都是晚成陆地鸟, 一般抚育 3 只以上的雏鸟, 而且是生长最迅速的种类。它们的生长率 $t_{10}-90$ 的对数与它们的渐近线的对数呈指数关系, 用公式来表示为: $t_{10}-90 = 3.94a^{0.278}$ 。这儿, a 是渐近线。由于 $t_{10}-90 = \frac{4.4}{K}$, 则 $K = 1.11a^{-0.278}$ 。绝对生长率 ($\frac{dW}{dt}$ 以克/天来表示) 是 K 与 a 的乘积成正比, $\frac{dW}{dt} = ca^{0.722}$, c 是以生长曲线上的点 (W) 而定。也就是说, 绝对生长与体型大小相关的幂函数为 0.722, 这个数字几乎等于鸟类基础代谢与身体质量相关关系的幂函数 (雀形目为 0.724, 非雀形目为 0.723)。从而说明, 生长率不但与体型大小有关系, 而且也与鸟类的生理状况存在着一定的关系。即基础代谢高的种类, 生长率也相应地高。一些比较研究表明: 晚成陆地鸟的生长率最高, 早成鸟最低, 半早成 (或半晚成) 居中, 3 者的生长率与成体体重之间的回归系数分别是 -0.26、-0.36 和 -0.42。

2. 气候带对生长率的影响

Ricklefs (1976) 在比较热带和温带雀形目鸟类的生长时发现, 体重 100 克以下的小型鸟类中, 热带鸟类的平均生长率 0.387 ± 0.078 ($N=31$) 比温带鸟类的平均生长率 0.502 ± 0.071 ($N=51$) 要低 23%; 雏期 15.9 ± 4.7 天 ($N=80$) 比温带鸟类雏期 14.3 ± 5.2 天 ($N=104$) 长 11%。他认为热带鸟类生长缓慢的主要原因是: (1) 热带种类的基础代谢比温带种类低 25%; (2) 热带白天短, 减少了雏鸟

同化的时间, 从而减少了用于生长的能量; (3) 果实的营养低劣, 蛋白质含量低, 从而限制了以它们为食物的热带鸟类的生长。

3. 食物资源的丰富度对鸟类生长率的影响

鸟类的生长发育, 首先需要能量的供给。当食物的丰富度和质量下降时, 对亲鸟的饲喂和幼鸟的生长会产生显著影响 (Dunn, 1973, 1975)。Bryant (1978) 对毛脚燕 (*Delichon urbica*) 的研究表明: 产卵期亲鸟食物不足, 将加大初雏重的个体差异, 使一部分弱小雏鸟在生长过程中死亡。食物对雏鸟生长的影响还表现为出飞重的变化, 这种变化多数是随繁殖季节的推移而下降, 其原因是食物丰富度和质量的下降 (Sealy, 1981; Llogy, 1979; Hedgren, 1979; Harris, 1980, 1982)。

4. 窝雏数和异步孵化 (Hatching asynchrony) 对生长率的影响

Weschkul 和 Jackson (1979) 概括了大量资料之后得出结论: (1) 单雏种类比多雏种类生长慢; (2) 单雏种类的生长率比多雏种类更易变化。从而提出了同窝雏鸟间的竞争是生长率进化的支配力量的假设。Smith 和 Andersen (1982) 的研究表明, 在窝雏数与环境相适应的情况下, 雏鸟生长最快。异步孵化是指一窝卵按产卵先后次序孵出雏鸟。Zach (1982)、Hahn (1981)、Clark 和 Wilson (1982) 等人的研究表明: 早孵出的雏比晚孵出的雏有较长的雏期, 良好的生长和强健的体质。

除此之外, 栖息环境、营养类型、亲鸟年龄、繁殖的季节等等许多因素都可能影响雏鸟的生长。在自然条件下, 这些因素是错综复杂的, 既相互影响、又相互制约, 所以较难进行分析。因此, 开始了在人工控制条件下进行的实验分析。最有代表性的是 Ricklefs 和 Peters (1981) 用紫翅椋鸟 (*Sturnus vulgaris*) 做的一系列实验, 结果表明: 紫翅椋鸟生长率的遗传成分是低的; 而巢的质量, 包括亲鸟对雏鸟的照料、巢的物理特性、巢的位置对雏鸟的生长有强烈的影响。

三、雏鸟身体各部位的生长及身体成分的变化分析

生长和发育不仅包括身体总重量的变化, 而且

也包括身体结构各部分的相对大小及水分、脂肪、蛋白质、无机物等身体成分的变化。

目前,这方面的研究是将雏体分成外皮(包括羽)、躯体、头、脑、翅、腿、胸肌、心、肝、胃、肠等10余部分。分别测得它们在不同日龄的增长量以及水分、脂肪、蛋白质、灰分的含量,从而比较各个部分的发育与其功能的关系(见 o'Connor 1977; Ricklefs 等1980)。

o'Connor (1978a,c) 对青山雀 (*Parus caeruleus*)、毛脚燕和家麻雀 (*Passer domesticus*) 用主成分分析法分析了3种雏鸟的生长及其控制、生长参数间的相互关系以及与繁殖策略的关系。通过分析,检验了各个生长量度指标的作用。结果表明:用体重再加另外的一种量度(如年龄、翅长、飞羽长等)就可以描述这3种雏鸟的生长状况。

身体各组成部分的生长在机能发育方面的表现为:在雏鸟生长发育过程中,由每种器官行使本身功能的先后来决定该种器官发育的早晚。例如,与食物的吞咽和吸收相联系的消化器官,如嘴、胃、肠、肝等比作为运动器官的翅、胸肌发育早。同样,为绝热所需的体羽的发育在运动用的飞羽和尾羽之先完成。绝对脂肪含量和脂肪指数(脂肪含量/瘦干重)随年龄的增加而增加;器官水指数的高低与器官成熟的程度成反比。所以,水指数是判断生长过程中,各器官成熟程度的指标(Ricklefs and White, 1981)。

Bryant (1978) 用步降多元回归 (Step-down multiple regression) 分析了毛脚燕的身体不同组成部分的生长,认为初雏重对雏鸟生长过程有显著影响,而初雏重受产卵期间亲鸟食物条件优劣的影响。Ricklefs (1979) 通过3种不同发育类型雏鸟:紫翅椋鸟(晚成鸟)、普通燕鸥 (*Sterna hirundo*, 半早成鸟) 和日本鹌 (*Coturnix c. japonica*, 早成鸟) 比较研究了它们的形态、行为和身体各部分的生长发育。在大多数组织中,机能成熟的增加伴随着水含量的减少和生长率的降低。附着的机能的成熟标志着雏鸟的发育进入缓慢生长的阶段。

另外,年幼幼物的身体组成部分的量的增长与体重增长的关系常常是通过异速生长 (Allometric) 公式: $W_e = aW^b$ 来表示的。 W_e 是每一种组成部分的重量, W 是动物的整体重量, a 和 b 是常

数。这种关系是根据 Ricklefs (1967b) 对红翅椋鸟 (*Agelaius phoeniceas*) 雏鸟的几种身体组成部分的测定发现的。 $b > 1$ 时说明身体组成部分的重量增加比整体快。

四、控制生长机制的假设

Lack (1968) 及其他一些学者提出能量需求和雏鸟死亡率是影响生长率的两个主要因素的假设。Ricklefs (1969, 1973) 认为这两者对生长率都不会有重要影响。他提出了生理学控制生长率的“瓶颈”假设。这个假设包括两个假定:一是生长过程中能量可利用的比例受到限制;二是生长率受到具有胚胎机能的组织比例的限制(即细胞增殖速度的某些限制)。两个假定同时受到有机体构造的限制。但第一个假定是建立在整个机体水平上的,生长率是由身体获得的和分配到各个部分的能量和营养的量来决定的。也就是说,发育所利用能量的速率取决于食物消化器官的长短,也取决于分配到成熟机能(运动能力和维持体温的能力)和胚胎机能中的能量比例。第二个假定是建立在细胞和组织水平上的,生长率的最终限制将是由细胞的生长和分裂的速度来决定的。

不同发育类型的鸟的生长率的比较几乎同等地支持了这两个假定(Ricklefs, 1979)。在晚成鸟中存在着两种情况:一种是消化器官在身体组织中占有较大的比例;另一种是胚胎组织在身体组织中占有较大比例(由缺少差异、低的成熟机能和较高的水含量来判断)。而早成鸟用于生存和活动的代谢能量较多,用于生长的较少;另一方面早成幼鸟的组织在生长的初期阶段就已有更多的成熟机能,保留较少的胚胎组织。因此早成鸟的慢速生长也同样支持了生理学抑制的两个假定。半早成的鸥类和燕鸥类生长迅速是因为它们没有消耗像鸡类那样用于活动的能量,因而用于生长的能量更多,而且鸥类也不产生像鸡类幼鸟的那种“早熟”特征(如飞羽)。可见半早成鸟的迅速生长也是与两个假定相符的。在这3种鸟研究的基础上Ricklefs, 对他的假设作了补充说明:(1)有机体的生长率通常是受到生长最慢的器官的制约,如腿的生长速度普遍地决定着发育速度的调节;(2)器官的大小必须和它的功能一致,大多数种类中,胸肌在生长发育的后

期还不施行功能, 因而在发育早期很小, 直到生长完成的后期才开始迅速生长; (3) 在胚胎时期, 机能发育较成熟的器官多, 就可能增加孵出后的整体生长率。

由于生长率的控制不仅决定于生理学或生物化学对胚胎活动速率的控制和决定于组织的比例和胚胎的机能, 还决定于包括与有机体的环境相联系的生态学适应。o'Connor (1977) 提出了“适应生长”假设, 一方面支持了“瓶颈”假设, 另一方面指出雏鸟的生长模型受生态因子的控制可能大于生理学的内部控制。o'Connor (1978b) 还进一步分析了食物条件的作用, 他认为雀形目鸟类的生长模式受食物条件的两个特征调节: (1) 食物的可预见性, 即产卵时亲鸟对自己可能提供幼鸟的食物能力的估计; (2) 食物的稳定性, 即雏期食物可利用性波动的程度。他指出, 不同鸟类对这两个特征采取不同对策。家麻雀在雏期食物不足时, 选择性地饿死窝内最小的雏。毛脚燕生长模式不稳定, 生长率与环境条件相关, 在鸟发育的早期阶段就广泛沉积脂肪, 以贮存能量来适应食物条件的波动。青山雀则在食物不足时就减少窝卵数, 以便将同窝鸟间竞争食物对生长的影响减低到最小。因此, 雏进一步解释身体各个部分生长速度差异形成的原

因, 还要靠对机体生活史适应策略方面的了解, 寻求的不只是对生长率的认识, 还应包括对一切发育模式的认识。

Western 和 Ssemakula (1982) 提出了一个包括生长率在内的鸟类生活史模式。该模式建立在哺乳动物和鸟类共同具有的身体各组成部分生长率不同的原则上。为了验证这一假设, 他们利用 Ricklefs (1979) 研究过的 3 种鸟和其他资料进一步分析出: 鸟类生长发育差异的大部分可以通过脑的大小、体温和代谢率来解释, 也就是说通过生命活动的速率和控制生长的变量来解释。从而进一步提出了雏鸟的生长受脑的控制的假说, 认为脑的大小的变化比体重的增长更能反映雏鸟的生长过程及特性。Ricklefs 等 (1980)、Ricklefs 和 White (1981)、Ricklefs (1982) 的研究都印证了这一推断。

综上所述, 生长不仅是一种量变过程, 而且也是一种复杂的内部变化的生理生化过程。生长还涉及遗传学、组织学、分子生物学和细胞学的变化, 所以需要这些学科的相互配合来从事研究。生长又涉及许多错综复杂的内外因素, 因此必须在实验条件下对这些因素进行单个或多个的分析, 找出它们的相互关系。可见, 鸟类生长的研究虽已取得了不少成果, 但还有大量课题需要我们去探索。

参 考 文 献

- Ba'en, J.H. van 1973 A comparative study of the breeding ecology of the Great Tit *parus major* in different habitats. *Ardea* 61: 1-93.
- Bryant, D.M. 1978 Environmental influences on growth and survival of nestling House Martins *Delichon urbica*. *Ibis* 120: 271-283.
- Clark, A.B. and D.S. Wilson 1981 Avian breeding adaptations: hatching asynchrony, brood reduction and nest failure. *Quart. Rev. Biol.* 56: 253-277.
- Dunn, E.K. 1973 Changes in fishing ability of terns associated with windspeed and sea surface conditions. *Nature* 244: 526-521.
- Dunn, E.K. 1975 The role of environmental factors in the growth of tern chicks. *J. Anim. Ecol.* 44: 743-754.
- Hahn, D.C. 1981 Asynchronous hatching in the Laughing Gull: cutting losses and reducing rivalry. *Anim. Behav.* 29: 421-427.
- Harris, M.P. 1980 Breeding performance of puffins *Fratercula arctica* in relation to nest density, Laying date and year. *Ibis* 122: 193-209.
- Harris, M.P. 1982 Seasonal variation in fledging weight of the Puffin *Fratercula arctica*. *Ibis* 124: 100-103.
- Hedgren, S. 1979 Seasonal variation in fledging weight of Guillemots *Uria aalge*. *Ibis* 121: 356-361.
- Howe, H.F. 1976 Egg size, hatching asynchrony, sex, and brood reduction in the Common Grackle. *Ecology* 57: 1195-1207.
- Husell, D.J.T. 1972 Factors affecting clutch size in arctic passerines. *Ecol. Monog* 42: 317-364.
- Lack, D. 1968 Ecological adaptations for breeding in birds. London, Mthuen
- Lloyd, C.S. 1979 Factors affecting breeding of Razorbills *Alca torda* on Skokholm. *Ibis* 121: 165-176
- O'Connor, R.J. 1977 Differential growth and body composition in altricial passerines. *Ibis* 119: 147-166.
- O'Connor, R.J. 1978a Growth strategies in nestling passerines. *Living Bird* 16: 209-238.

- O'Connor, R.J. 1978b Brood reduction in birds: Selection for fratricide, infanticide and suicide? *Anim. Behav.* 26: 79—96.
- O'Connor, R.J. 1978c Structure in avian growth patterns: a multivariate study of passerine development. *J. Zool., Lond.* 185: 147—172.
- Parsons, J. 1975 Asynchronous hatching and chick mortality in the Herring Gull *Larus argentatus*. *Ibis* 117: 517—520.
- Ricklefs, R.E. 1967a A graphical method of fitting equations to growth curves. *Ecology* 48: 978—983.
- Ricklefs, R.E. 1967b Relative growth, body constituents and energy content of nestling Barn Swallows and Red-winged Blackbirds. *Auk* 84: 560—570.
- Ricklefs, R.E. 1968 Patterns of growth in birds. *Ibis* 110: 419—451.
- Ricklefs, R.E. 1969 Preliminary model for growth rates of altricial birds. *Ecology* 50: 1031—1039.
- Ricklefs, R.E. 1973 Patterns of growth in birds. II. Growth rate and mode development. *Ibis* 115: 177—201.
- Ricklefs, R.E. 1976 Growth rates of birds in the humid New world tropics. *Ibis* 118: 179—207.
- Ricklefs, R.E. 1979 Patterns of growth in birds. V. A comparative study of development in the Starlings, Common Tern, and Japanese Quail. *Auk* 96: 10—30.
- Ricklefs, R.E. 1982 Some considerations of the sibling competition and avian growth rates. *Auk* 99: 141—147.
- Ricklefs, R.E. and S. Peters 1979 Intraspecific variation in the growth rate of nestling European Starlings. *Bird-Band.* 50: 338—348.
- Ricklefs, R.E. and S. Peters 1981 Parental components of variance in growth rate and body size of nestling European Starlings (*Sturnus vulgaris*) in eastern Pennsylvania. *Auk* 98: 36—48.
- Ricklefs, R.E., S. C. White and J. Cullen 1980 Energetics of postnatal growth in Leach's Storm-petrel. *Auk* 97: 566—575.
- Ricklefs, R.E. and S. C. White 1981 Growth and energetics of chick of the Sooty Tern (*Sterna fuscata*) and Common Tern (*S. hirundo*). *Auk* 98: 361—378.
- Ross, H.A. 1980 Growth of nestling Ipswich Sparrows in relation to season, habitat, brood size, and parental age. *Auk* 97: 721—732.
- Sealy, S.G. 1981 Variation in fledging weight of Least Auklets *Aethia pusilla*. *Ibis* 123: 230—233.
- Smith, K.G. and D.C. Andersen 1982 Food, predation, and reproductive ecology of the Dark-eye Junco in northern Utah. *Auk* 99: 650—661.
- Werchul, D.B. and J.A. Jackson 1979 Sibling competition and avian growth rates. *Ibis* 121: 97—102.
- Western, D. and J. Ssemakula 1982 Life history patterns in birds, mammals and their evolutionary interpretation. *Oecologia* 54: 281—290.
- Zach, R. 1982 Hatching asynchrony, egg size, growth, and fledging in Tree Swallows. *Auk* 99: 695—700.

SOME ADVANCES IN STUDY OF THE GROWTH AND DEVELOPMENT OF NESTLING BIRDS

Zhang Xiaoli Deng Heli

(Northwest Plateau Institute of Biology, Academia Sinica)

This paper not only reviews the general situation of studies on the growth and development of nestling birds for the last twenty years, but also presents several growth patterns of their weight. Besides, some important factors affecting growth rate and the relationship between growth and development of different parts of the nestling bird are analyzed, and finally, a few hypotheses to control growth and development are discussed in it.