

人工巢箱条件下的大山雀巢捕食

张克勤¹, 王海涛², 赵虹³, 邓秋香², 姜云垒², 周彤², 高玮^{2,*}

(1. 吉林农业科技学院,吉林省 吉林市 132101; 2. 东北师范大学生命科学学院,吉林省 长春市 130024

3. 大连开发区董家沟动植物检疫站,辽宁省 大连市 116600)

摘要:于2004—2008年在次生阔叶林中,采用悬挂巢箱的方法对大山雀的巢捕食作了研究。结果表明:不同年龄巢箱的被捕食率显著不同,新巢箱被捕食率最低,第2年被捕食率最高,第3年下降很大,第4年又略有上升。被捕食巢的窝卵数极显著的低于未被捕食巢的窝卵数。影响巢捕食的主要生境因子为巢箱高度和巢上盖度,其次为灌木的密度和高度。

关键词:大山雀;巢捕食;窝卵数;生境因子

Nest predation of Great Tit inside nest boxes

ZHANG Keqin¹, WANG Haitao², ZHAO Hong³, DENG Qiuxiang², JIANG Yunlei², ZHOU Tong², GAO Wei^{2,*}

1 Jilin Agricultural Science and Technology College, Jilin 132101, China

2 School of Life Sciences, Northeast Normal University, Changchun 130024, China

3 Animal Epidemic Prevention Supervision Station Dongjiagou, Dalian Development Zone, Dalian 116600, China

Abstract: Hanging nest-boxes were used to study the nest predation of Great Tits in secondary broad-leaved forest from year 2004 to 2008. The results showed a significant difference between nest-boxes of different age groups with a chi-square value of 34.55 ($P < 0.01$, $df = 3$). The predation rates were the lowest in the new nest-boxes and the highest in the second-year nest-boxes. There was a large decline in predation rate in the third-year boxes and a slight climb-up again in the fourth-year boxes. This is consistent with the hypothesis of the nest predation rate increases as the age of nest-box increases, as a result of long-term spatial memory of the predator. To verify the hypothesis that Great Tits could adjust the clutch size after their nests are predated, we conducted a t-test to compare the clutch size of predated nests to the non-predated nests. With a t -value of 3.6488, the clutch size of preyed nests was significantly smaller than non-preyed nests ($P < 0.01$, $df = 16$). Habitat factor analysis (PCA) of prey nests revealed that the height of the nest-boxes and the degree of nest site coverage were the main habitat factors impacting the nest predation, followed by the density and height of shrubs as secondary impacting factors.

Key Words: Great Tit; nest predation; clutch size; habitat factor

捕食和寄生是种间竞争最普遍的形式,巢捕食是影响鸟类繁殖成功的一个主要因素,在鸟类行为和生活史进化过程中,有着重要作用^[1-3]。在高巢捕食风险情况下窝卵数会减少,有两个主要的假设对此进行了解释^[4],第一,较小的窝卵数将缩短繁殖期,能减少引起捕食者注意的访问巢的次数^[6-8],第二、窝卵数减少能增加双亲存活的期望而继续繁殖。因此,在存在巢捕食风险的条件下,鸟类会在自身存活和繁殖成功间进行权衡而调整窝卵数^[9-10]。Sonerud^[11]发现,鬼鸮(*Aegolius funereus*)被松鼠(*Martes martes pine maten*)捕食的风险随着巢洞年龄增加而增加。也有少数研究认为亲鸟能够对所处环境中的巢捕食风险进行预测,并以此进行选择巢位^[12-14]。由于巢捕食研究的几个理论模式都是在人工控制的巢箱条件下获得的,所以利用人工巢研究

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30670293, 30870318)

收稿日期:2009-09-11; 修订日期:2010-04-21

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gaowei1937@ yahoo. com. cn

巢捕食比较广泛。例如捕食的空间行为^[15-16], 巢保护^[17-18]和生境选择^[3,19]以及生境的异质性和人造森林破碎化^[20-24]。因此利用人工巢箱研究捕食者巢捕食的规律以及对巢箱及巢址选择特征、窝卵数、繁殖等因子记忆行为和功能识别,对于进一步了解捕食者和被捕食者之间的关系是十分有意义的。

在本篇文章中,以大山雀为研究对象,在人工巢箱的条件下验证 G. A. Sonerud^[11]提出的捕食假说,即巢捕食率随着巢箱年龄增加而增加,是捕食者的长期空间记忆的结果。统计了 2004—2008 年的资料,从中看出,随着巢箱年龄的增加,巢捕食率也增加;单巢的被连续捕食率也很高,从而说明捕食者确有空间记忆的行为和功能。

1 研究区域和方法

1.1 研究区域

野外工作在吉林省左家自然保护区进行。左家自然保护区位于吉林省东部长白山地向西部平原过渡的丘陵地带。地理坐标为 $126^{\circ}01' - 126^{\circ}08'E$, $44^{\circ}10' - 45^{\circ}00'N$, 研究区域总面积为 135.8 hm^2 , 平均海拔高度为 200—500m 左右。保护区内主要植被类型是山地次生杂木林。平均林龄为 40—50a。主要乔木树种 12 种, 尤以蒙古栎(*Quercus mongolica*)、白皮柳(*Salix matsudana*)为多。树木平均高度为 15—20m, 平均树冠高度为 4—7m, 乔木平均胸径为 25—35cm。灌木以刺玫(*Rosa davurica*)、关东丁香(*Syringa velutina*)、榛(*Corylus heterophylla*)为主。草本植物以菊科、禾本科、毛茛科、莎草科植物为主。除天然次生林外, 本区还有人工林、草甸、农田、水库和林间空地等生态景观。该地区属温带大陆性季风气候, 四季分明, 夏季与冬季温差较大。全年平均气温在 9—11℃, 无霜期为 176d, 年平均降雨量为 550—720mm。

1.2 研究方法

在左家自然保护区总共选择了 5 块样地, 其中 2004 年春季, 选择了 4 块研究样地, 2007 年又增加了一块样地, 并运用 GPS 对面积进行测量, 样地总面积为 135.8 hm^2 , 各样地的面积变化范围为 $21.8 - 35.6 \text{ hm}^2$ 。在大山雀繁殖期开始前的 3 月份完成人工巢箱的悬挂, 以后每年对丢失和破损的巢箱进行补挂。人工巢箱采用山雀式的木板巢箱, 以松木为原料^[25], 按照棋盘式悬挂, 巢箱间距为 50m, 5 块样地内共悬挂巢箱 297 个。

每年在鸟类的繁殖季节, 对所有样地的人工巢箱进行监测, 记录各个人工巢箱的利用情况, 如发现被大山雀利用, 记录其产卵时间、产卵期、窝卵数、孵化时间、出雏数、出飞数, 并测量卵重、卵长径、卵短径等参数。

数据采集后, 首先对收集的数据进行整理, 然后对各组数据进行正态分布检验, 对不符合正态分布的数据进行平方根转换, 对转换后仍不符合正态分布的数据进行非参数分析。运用 SPSS 分析软件分析不同年龄的巢箱捕食率之间是否存在差异, 然后对被捕食和繁殖成功巢进行窝卵数变化差异检验, 以分析捕食对窝卵数调整的影响; 对重复两年以上被捕食的巢箱的巢树及巢箱的特征进行了测量, 收集的数据包括巢树种类、树高、胸径(BHD); 巢箱大小、洞口大小、洞口方向、洞口方向 10m 的开阔度测量; 植被测量: 以巢树为中心 10m 为半径的乔木树种和数量、乔木盖度; 灌木种类及数量和盖度; 草本植物种类和数量及盖度等。利用上述数据进行主成分量分析(PCA), 通过主成分量分析, 确定巢生境因子对捕食的影响, 并确定主要的影响因素。

2 结果

2.1 大山雀巢捕食率

对 2004—2008 年间各样地的人工巢箱入住情况和被捕食情况进行了统计。据观察, 对大山雀进行巢捕食的主要是花鼠(*Eutamias sibiricus*), 其次有少数是被蛇捕食。由于巢箱年龄不同, 被捕食的比率有较大差异, 因此我们按巢箱的年龄, 对巢箱捕食情况的数据进行了统计整理, 具体情况见表 1.

对不同年龄巢箱间进行了被捕食率的卡方显著性检验, 结果卡方值为 $34.55, P < 0.01 (df = 3)$, 年龄组间差异极显著。从表 1 看, 新巢箱被捕食率最低, 第 2 年被捕食率最高, 第 3 年下降很大, 第 4 年又略有上升。

2.2 巢捕食对窝卵数的调整

以样地为基本单位(按 4a 统计, 累计 14 块样地), 对被捕食和未被捕食窝卵数进行了差异显著性的 *t* 检验, 结果显示 *t* 值为 3.6488, 当自由度为 16 时, $P < 0.01$ 的临界值为 2.921, $t > 0.01$, 所以差异极显著, 即表明

被捕食的巢产卵数极显著的低于未被捕食的巢的窝卵数。按巢箱年龄进行了数据的合并处理,对不同年龄组间的巢箱(数据见表2)进行了差异显著性的方差分析,结果显示被捕食和未被捕食的窝卵数的F值为2592,当df为1时,P<0.001,差异极显著;年间的F=25.54,df=3时,P<0.01,差异极显著,表明被捕食和未被捕食巢箱窝卵数的年间差异也极显著。

表1 不同年龄巢箱被捕食率统计

Table 1 Statistics in nest predation rate of different age groups nest box

巢箱年龄 Age of nest box	样地面积 Area of samples /hm ²	巢箱数 Number of nest box	入住数 Number of occupation	被捕食数 Number of nest predation	被捕食率 Rate of nest predation/%
1	135.8	297	150	14	9.33
2	135.8	297	116	45	38.79
3	100.2	200	58	10	17.24
4	46.3	79	42	9	21.43

表2 捕食对窝卵数的影响统计

Table 2 Statistics in predation on the effects of clutch size

巢箱年龄 Age of nest box	样地面积 Area of sample /hm ²	巢箱数 Number of nest box	被捕食产卵数 Number of laying of eggs of nest predation	未被捕食窝卵数 No nest predation clutch size
1	135.8	297	7.73 ± 0.46	10.41 ± 0.45
2	135.8	297	6.76 ± 2.33	10.32 ± 0.30
3	100.2	200	7.78 ± 1.55	10.52 ± 0.23
4	46.3	79	8.25 ± 2.47	11.06 ± 0.49

3 讨论

3.1 重复巢捕食原因分析

3.1.1 重复两年以上被捕食的巢箱的生境因子的主分量分析(PCA)

从表3的数据看,被连续捕食的巢,其前两个主成分的特征值大于1,表明这2个主成分包含了7个巢址因子的全部信息。因此,取前2个主成分计算出相应的特征向量,结果见表4。

表3 连续被捕食巢位选择特征值

Table 3 The eigenvalue of the Great Tit's nest-site selection of the repeated predation nest-boxes

变量 Variables	特征值 Eigenvalue	贡献率 Percent of variable	累计贡献率 Cumulative percent of variable
巢箱高 Nest height	5.586	79.799	79.799
巢上盖度 Nest cover	1.414	20.201	100.000
灌木密度 Shrub density	4.14 × 10 ⁻¹⁶	3.52 × 10 ⁻¹⁶	100.000
灌木高度 Shrub height	2.59 × 10 ⁻¹⁷	3.71 × 10 ⁻¹⁶	100.000
草本盖度 Grass cover	-6.64 × 10 ⁻¹⁸	-9.49 × 10 ⁻¹⁷	100.000
草本高度 Grass height	-1.33 × 10 ⁻¹⁶	-1.89 × 10 ⁻¹⁵	100.000
巢上枝距 Distance from above the nest to branch	-6.65 × 10 ⁻¹⁶	-9.50 × 10 ⁻¹⁵	100.000

从表4可以看出,在第一主成分中灌木密度、灌木高度和巢上枝距这几个因子相关系数绝对值偏高,第一主成分最高贡献率为79.799%。

在第二主成分中,草本盖度和草本高度的绝对值偏高,第二主成分中贡献率最高为20.201%。

3.1.2 一直没被巢捕食的巢箱的特征表,测量值同上述连续巢捕食巢箱。

从表5可以看出,其前3个主成分的特征值达70%以上,可以代表7个因子的大部分信息,因此,取前3个主成分进行特征向量旋转矩阵计算,结果见表6。

通过表6的分析结果可见:在第一主成分中,巢箱高和巢上盖度相关系数的绝对值较大,第一主成分的贡献率为32.085%;在第二主成分中,灌木密度和灌木高度相关系数的绝对值较大,第二主成分的贡献率为23.126%;在第三主成分中,只有灌木高度的相关系数绝对值较大,它的贡献率为15.165%。

通过上面的分析表明,影响巢捕食的主要生境因子为巢箱高度和巢上盖度,其次为灌木的密度和高度。

表5 未被捕食捕食巢位选择特征值

Table 5 The eigenvalue of the Great Tit's nest-site selection of the no prey nest-boxes

变量 Variables	特征值 Eigenvalue	贡献率 Percent of variable	累计贡献率 Cumulative percent of variable
巢箱高 Nest height	2.246	32.085	32.085
巢上盖度 Nest cover	1.619	23.126	55.211
灌木密度 Shrub density	1.062	15.165	70.376
灌木高度 Shrub height	0.929	13.278	83.654
草本盖度 Grass cover	0.669	9.557	93.211
草本高度 Grass height	0.441	6.301	99.512
巢上枝距 Distance from above the nest to branch	0.034	0.488	100.000

表6 未被捕食巢位选择中特征向量的转置矩阵

Table 6 The rotated component matrix of the Great tit's nest-site variables of the no prey nest-boxes

变量 Variables	第一特征向量 The first component	第二特征向量 The second component	第三特征向量 The 3rd component
巢箱高 Nest height	0.969	0.150	0.009
巢上盖度 Nest cover	0.964	-0.033	-0.019
灌木密度 Shrub density	-0.313	0.824	-0.147
灌木高度 Shrub height	-0.024	0.592	0.485
草本盖度 Grass cover	-0.289	-0.548	-0.016
草本高度 Grass height	0.358	0.509	0.096
巢上枝距 Distance from above the nest to branch	0.008	-0.026	0.932

3.2 巢捕食长期空间记忆假设的验证

大山雀巢捕食率随着巢箱年龄增加而增加,是捕食者的长期空间记忆的结果^[11]。对不同年龄巢箱间进行了被捕食率的卡方显著性检验,结果卡方值为34.55, $P < 0.01$ ($df = 3$), 年龄组间差异极显著。从而验证了G. A. Sonerud提出的假设。巢捕食者对被捕食者的压力影响了被捕食者的繁殖效率,在捕食压力下,大山雀也同样采取了降低窝大小,以其在尽可能短的时间内、尽量少引起捕食者注意的情况下,达到繁殖成功的目的。本研究中第2年巢捕食率最高,可能就是由于捕食者对于大山雀第1年在巢箱中繁殖活动产生深刻记忆后导致的。而第2年下降很多,则可能是由于大山雀通过降低窝卵数,减少繁殖活动、缩短繁殖时间造成的。第4年又有所上升,是双方捕食和被捕食活动达成一个暂时的平衡所致。

表4 被连续捕食巢位选择中特征向量的转置矩阵

Table 4 The rotated component matrix of the Great tit's nest-site variables of the repeated predation nest-boxes

变量 Variables	第一特征向量 The first component		第二特征向量 The second component	
巢箱高 Nest height		-1.000		-0.001
巢上盖度 Nest cover		-0.866		-0.501
灌木密度 Shrub density		0.999		0.045
灌木高度 Shrub height		0.866		-0.499
草本盖度 Grass cover		-0.756		0.654
草本高度 Grass height		0.720		0.694
巢上枝距 Distance from above the nest to branch		0.999		-0.052

致谢:吉林农业科技学院动物科学学院2004、2006、2007级野生动物与自然保护区管理专业的张左娇、姚启远、李文秀、赵亮、刘超、董云龙、王艳明、蒋诗梦、文刚、赵芳菊、包萨茹拉、楼瑛强等同学参与部分野外调查工作,在此表示感谢。

References:

- [1] Lundberg S. The importance of egg hatchability and nest predation in clutch size evolution in altricial birds. *Oikos*, 1985, 45: 110-117.
- [2] Lima S L. Clutch size in birds: a predation perspective. *Ecology*, 1987, 68:1062-1070.
- [3] Martin T E. On the advantage of being different: nest predation and the coexistence of bird species *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1988. 85:2196-2199.
- [4] Roff D A. *The Evolution of Life Histories: Theory and Analysis*. New York: Chapman & Hall, 1992.
- [5] Safrel U N. On the singnificance of clutch size in nidifugous birds. *Ecology*, 1975: 56, 703-708.
- [6] Skutch A F. Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis*, 1949: 91, 430-455.
- [7] Martin T E, Martin P R, Olson C R, Heidinger B J, Fontaine J J. Parental care and clutch size in North and South American birds. *Science*, 2000, 287: 1482-1485.
- [8] Martin T E, Scott J, Menge C. Nest predation increases with parental activity: separating nest site and parental activity effects. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2000, 267: 2287-2293.
- [9] Slagsvold T. Clutch size variation in birds in relation to nest predation: on the costs of reproduction. *The Journal of Animal Ecology*, 1984, 53: 945-953.
- [10] Martin T E. Avian life-history everlution in reation to nest sites, nest predation and food. *Ecological Monographs*, 1995, 65: 101-127.
- [11] Sonerud G A. Nest hole shift in Tengmalm's Owl *Aegolius funereus* as defence against nest predation involving long-term memory in the preator. *The Journal of Animal Ecology*, 1985, 54:179-192.
- [12] Larson T. Influence of rodent density on nesting associations involving the bar tailed godwit *Limosa lapponica*. *Ibis*, 2000, 142: 476-481.
- [13] Boulton R L, Cassey P C, Schipper C & Clarke F. Nest site selection by yellow-faced honeyeaters *Lichenostomus chrysops*. *Journal of avian biology*, 2003, 34: 267-274.
- [14] Forstmeier W. & Weiss, Adaptive plasticity in nest-site selection in respose to changing predation risk. *Oikos*, 2004, 104: 487-499.
- [15] Tinbergen N, Impekoen M, Franck D. An experiment on spacing-out as a defence against predation. *Behavious*, 1967, 28: 307-321.
- [16] Goransson G, Karlsson J, Nilsson S G, Ulfstrand S. Predation in relation to antipredator aggression and nest density: an experimental study. *Oikos*, 1975, 26:117-120.
- [17] Slagsvold T. Egg predation in woodland in relation to the presence and density of breeding Fieldfares *Turdus pilaris*. *Ornis. Scand*, 1980, 11: 92-98.
- [18] Wiklund C G, Andersson M. Nest predation selects for colonial breeding among Field fares(*Turdus pilaris*). *Ibis*, 1980, 122: 363-366.
- [19] Storch I. Habitat fragmentation, nest size selection, and nest predation risk in Capercaille. *Orin Scand*, 1991, 22:213-217.
- [20] Bowman G B, Harris L D. Effect of spatial heterogeneity on ground-nest depredation. *J. Wildlife. Management*, 1980, 44:806-813.
- [21] Wilcove D S. Nest predation in forest tracts and the decline of migratory songbirds. *Ecology*, 1985, 66:1211-1214.
- [22] Andren H, Angelstam P. Elevated predation rates as an edge effect in habitat islands: experimental evidence. *Ecology*, 1988, 69:544-547.
- [23] Small M F, Hunter M L. Forest fragmentation and avian nest predation in forested landscapes. *Oecologia*, 1988, 76:62-64.
- [24] Yahner R H, Scott D P. Effects of forest fragmentation on depredation of artificialnnest. *J. Wildlife. Management*, 1988, 52:158-161.
- [25] Song J. The production and use of artificial nest boxes. *Bulletin of Biology*, 1994, 29(4):25-27.

参考文献:

- [1] 宋杰. 人工巢箱的制作和使用. *生物学通报*, 1994, 29(4):25-27