

DOI: 10.20103/j.stxb.202403220586

杨金玉, 封德全, 万冬梅, 刘亚男, 张雷. 育雏期杂色山雀对不同巢捕食者的应对行为策略. 生态学报, 2025, 45(3): 1486-1493.

Yang J Y, Feng D Q, Wan D M, Liu Y N, Zhang L. Study on behavioral strategies of varied tits to deal with different types of nest predators during brooding period. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(3): 1486-1493.

育雏期杂色山雀对不同巢捕食者的应对行为策略

杨金玉¹, 封德全², 万冬梅¹, 刘亚男³, 张 雷^{1,*}

1 辽宁大学生命科学院, 辽宁省动物资源与疫病防治重点实验室, 沈阳 110036

2 辽宁仙人洞国家级自然保护区管理局, 大连 116407

3 北京工业大学附属中学, 北京 100022

摘要: 巢捕食是驱动鸟类行为进化的一个重要因素, 促使鸟类进化出一系列的行为策略。为探究鸟类应对不同巢捕食者的行为策略, 于 2016 年 4—7 月利用赤峰锦蛇 (*Elaphe anomala*) 和花鼠 (*Tamias sibiricus*) 模拟巢入侵实验, 基于人工巢箱分别在育雏前期 (子代 6—8 日龄) 和育雏后期 (子代 15—17 日龄) 对杂色山雀 (*Sittiparus varius*) 亲鸟和雏鸟的反捕食行为进行了研究。结果显示: 杂色山雀亲鸟的巢防御行为和雏鸟的反捕食行为会根据繁殖进程和捕食者类型的变化而进行调整。亲鸟应对捕食者行为的强度随繁殖进程的推进而升高 ($OR=3.061$, $P=0.003$), 随捕食者的危险程度的增加而降低 ($OR=0.451$, $P=0.023$)。亲鸟报警鸣声的激烈程度随捕食者危险程度的增加而增加, 随繁殖进程的推进而升高 ($P<0.001$)。雏鸟在育雏前期对亲鸟的报警鸣声均无任何回应; 但在育雏后期听到亲鸟对花鼠的报警鸣声时, 均迅速停止一切活动并静默蹲踞在巢箱底部 ($n=31$, $P<0.001$), 当听到亲鸟对赤峰锦蛇的报警鸣声时, 87.1% 繁殖巢的雏鸟均会迅速尝试逃出巢箱, 其余繁殖巢雏鸟则仍是静默蹲踞在巢底 ($n=31$, $P<0.001$)。

关键词: 巢捕食; 巢防御; 杂色山雀; 入侵实验; 广义线性混合模型

Study on behavioral strategies of varied tits to deal with different types of nest predators during brooding period

YANG Jinyu¹, FENG Dequan², WAN Dongmei¹, LIU Yanan³, ZHANG Lei^{1,*}

1 Key Laboratory of Animal Resource and Epidemic Disease Prevention, School of Life Sciences, Liaoning University, Shenyang 110036, China

2 Liaoning Xianrendong National Nature Reserve Administration, Dalian 116407, China

3 High School Attached to Beijing University of Technology, Beijing 100022, China

Abstract: Nest predation is an important factor driving the evolution of bird behavior, prompting birds to evolve a series of behavioral strategies. In order to explore the behavioral strategies of birds to deal with different types of nest predators, the nest invasion experiments of *Elaphe anomala* and chipmunk (*Tamias sibiricus*) were simulated from April to July 2016. Based on the artificial nest box, the anti-predation behavior of parents and chicks of varied tits (*Sittiparus varius*) was studied in the early (6-8 days old) and late (15-17 days old) brooding period respectively. The results showed that the anti-predation behavior of parents and nestlings of varied tits would be adjusted according to the change of breeding process and predator type. The intensity of parent bird's response to predator behavior increased with the advance of breeding process ($OR=3.061$, $P=0.003$), and decreased with the increase of predator risk ($OR=0.451$, $P=0.023$). The intensity of parent bird alarm calls increased with the increase of predator risk and the advance of breeding process ($P<0.001$). The nestlings did not respond to the alarm call of the parent birds in the early brooding stage. However, when the alarm call of

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31872231)

收稿日期: 2024-03-22; 网络出版日期: 2024-10-21

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhangl@lnu.edu.cn

the parent bird to the chipmunk was heard in the late brooding period, all activities were quickly stopped and squatted silently at the bottom of the nest box ($n=31$, $P < 0.001$). When the alarm sound of the parent bird to the *Elaphe anomala* was heard, 87.1% of the nestlings in the breeding nest would quickly try to escape from the nest box, while the rest of the nestlings were still squatting silently at the bottom of the nest ($n=31$, $P < 0.001$).

Key Words: nest predation; nest defense; varied tit; invasion experiment; generalized linear mixed model

巢捕食是鸟类繁殖失败的重要原因^[1-2]。在巢捕食的巨大选择压力下,鸟类进化出了多种巢防御行为来应对巢捕食,如攻击^[3]、群体聚集^[4]、鸣叫驱逐^[5]和折翼展示^[6]等,这说明鸟类可采取多样的策略来应对巢捕食者。

在防御巢捕食的过程中,亲鸟是有效行为的实施者,如直接攻击击退捕食者^[7]或发出警告驱赶捕食者^[8]。亲鸟的巢防御策略受到捕食者类型的影响,亲鸟会根据捕食者对自身和雏鸟的威胁程度不同来采取不同的巢防御策略。如当花鼠(*Tamias sibiricus*)和雀鹰(*Accipiter nisus*)两种捕食者分别对巢产生威胁时,苍背山雀(*Parus cinereus*)对前者的攻击性显著高于后者^[9],这说明巢捕食者对亲鸟自身的威胁程度可以影响亲鸟的巢防御策略;而大山雀(*Parus major*)对可进入洞巢内捕食雏鸟的日本锦蛇(*Elaphe climacophora*)表现强烈的攻击行为,而对无法进入巢内的大嘴乌鸦(*Corvus macrorhynchos*)则较少表现出攻击行为^[10],这说明巢捕食者对雏鸟的威胁程度可以影响亲鸟的巢防御策略。

此外,亲鸟的巢防御策略还受到繁殖进程的影响。如随着雏鸟日龄的增加,水栖苇莺(*Acrocephalus paludicola*)对巢捕食者林鼬(*Mustela putorius*)的攻击次数显著增加^[11];此外,当巢捕食者美洲雕鸮(*Bubo virginianus*)出现时,雄性莺鹋鹌(*Troglodytes aedon*)报警鸣声的激烈程度会随着雏鸟日龄的增加而增强^[12],这说明随着繁殖进程的推进,亲鸟所积累的繁殖投入越来越多,繁殖失败所造成的损失也会越来越大,因此亲鸟的巢防御行为变得更为积极和强烈^[13]。

与亲鸟相比,雏鸟的反捕食能力与其孵化日龄有关。在晚成鸟中,刚孵化的雏鸟运动和认知能力较弱甚至没有,缺乏防御能力,容易受到捕食者的攻击,但随着日龄增加,雏鸟的运动和认知能力增强,其反捕食能力也有所提高^[14]。日龄较大的雏鸟可以直接击退巢捕食者以避免被捕食,例如,穴鸺(*Athene cunularia*)的雏鸟可以发出类似响尾蛇的声音来吓退其巢捕食者加州地松鼠(*Spermophilus beecheyi*)并召唤亲代^[15];而大斑凤头鹑(*Clamator glandarius*)的雏鸟则会通过泄殖腔分泌的恶臭化学物质来阻止巢捕食者的入侵^[16]。此外,日龄较大的雏鸟还可以通过识别巢外亲鸟的报警鸣声来获取潜在的巢捕食风险,并做出静默、逃跑等行为来降低自身被捕食的风险。如即将出飞的大山雀雏鸟在听到亲鸟对大嘴乌鸦的报警鸣声时,全部静默蹲踞在巢箱内以降低被发现的风险,而在听到亲鸟对日本锦蛇的报警鸣声时,则全部表现为积极跳出巢箱以降低被捕食的风险^[17]。

目前,针对鸟类巢防御策略影响因素已开展了大量研究,但多数研究都用动物模型或标本来模拟捕食者^[18-20]。动物模型虽然可以在一定程度上反映被捕食者应对捕食者的行为反应,但使用模型模拟捕食者进行动物行为实验仍存在一定的局限性,如被捕食者会根据捕食者的行为或者特定的动态来评估当前被捕食风险并调整其行为^[21],但动物模型无法模拟活体捕食者与被捕食者之间的相互作用,导致被捕食者难以表现出面对捕食者时最真实的行为。如被捕食者可以根据静态图像识别捕食者,但不一定会将其视为威胁^[22],即使是动态的模型或者图像,被捕食者也只会面对包含捕食者的某些角度^[21]、姿势^[23]或行为^[24]的情况下才会将其视为威胁。此外,鸟类巢防御强度会随着捕食者模型出现的时间和次数增加而降低^[25-26],所以若想了解被捕食者面对捕食者的真实反应,用活体捕食者进行实验仍有必要。本研究通过活体动物模拟杂色山雀巢捕食者的入侵行为,探究亲鸟巢防御策略和雏鸟反捕食行为及其影响因素,研究结果有助于揭示小型次级洞巢鸟类巢防御策略的调整机制,丰富鸟类巢防御行为相关理论。

1 研究地点与方法

1.1 研究地点

研究地点选择在辽宁仙人洞国家级自然保护区,位于辽宁省大连市庄河市北部山区,地理坐标为 $122^{\circ}53'24''$ — $123^{\circ}03'30''\text{E}$, $39^{\circ}54'00''$ — $40^{\circ}03'00''\text{N}$,海拔 200—600m,总面积 3574.7hm^2 。属暖温带大陆性季风气候,四季分明,具有海洋性气候的特点,雨热同季,降水和光照集中在夏季,年降水量近 900mm。年平均气温 8.7°C ,无霜期 181.9d。其顶级植物群落为赤松—栎林群落。主要建群树种有赤松(*Pinus densiflora*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、红松(*Pinus koraiensis*)、核桃楸(*Juglans mandshurica*)、花曲柳(*Fraxinus rhyn. chophylla*)等。研究地记录有兽类 38 种,鸟类 294 种,爬行类 19 种^[27]。杂色山雀是研究地常见的繁殖鸟类,其繁殖期为 3—7 月,育雏期为 17.5d,雏鸟 11 日龄前不具备飞行能力,13 日龄可短飞,14 日龄后具备飞行能力^[28],赤峰锦蛇(*Elaphe anomala*)和花鼠是其主要的巢捕食者^[29]。

1.2 研究方法

巢箱规格及悬挂:人工巢箱规格为 $15\text{cm}\times 15\text{cm}\times 30\text{cm}$,洞口直径为 3 cm。2016 年 1 月共悬挂人工巢箱 309 个,悬挂高度 2—3 m、巢间距大于 50 m、在 4—7 月对全部巢箱进行系统监测,每 3—5d 检查巢箱状态,发现巢箱被杂色山雀利用后,记录该巢的首枚卵日期,窝卵数,开始孵化日期,出雏日期等信息,并于设计实验开始前使用三枚彩环和一枚金属环(由全国鸟类环志中心提供)对双亲进行环志。

巢捕食模拟实验:使用赤峰锦蛇和花鼠作为本实验潜在的巢捕食者。以每个巢中第一只雏鸟孵化的日期作为子代 1 日龄,巢捕食模拟实验于育雏前期(子代 6—8 日龄)和育雏后期(子代 15—17 日龄)两个时期进行,每个时期各进行一次不同巢捕食者模拟入侵的实验,实验间隔时间为 1d,两种巢捕食者的实验顺序随机选取。实验于亲鸟不在巢时,将针孔摄像机(STAR-NET V90-Q5)固定在巢箱内,记录子代听到亲鸟报警鸣声时的反应,同时在巢箱内部使用透明带孔塑料板将巢口封堵,防止实验过程中子代跳出巢箱。然后将放有花鼠或赤峰锦蛇的透明带孔树脂盒固定于巢箱上侧,用于模拟捕食者的入侵。最后将强指向话筒(SENNHEISER MKH416)隐蔽在巢箱附近,用于收集亲代发现巢捕食者后的报警鸣声。准备就绪后实验人员迅速撤离,并在隐蔽处用望远镜观察,由于雄性杂色山雀是巢防御的主要执行者,因此实验仅记录雄鸟回巢并发现巢捕食者后的行为,每巢单次观察时长 10—15min。为避免单只动物所得到的实验结果不具有代表性,实验所使用的花鼠和赤峰锦蛇各准备 2 只,每次实验时随机选择 1 只。实验使用的赤峰锦蛇及花鼠均来自宠物店,并于实验完毕后送还。

1.3 数据处理

行为实验赋值:本实验共观察到 4 种雄性亲鸟对捕食者的反应行为:飞走、振翅短鸣、报警驱逐和攻击。上述 4 种行为按照其反应强度和亲鸟承受风险递增程度^[30]进行赋分:飞走=0 分,振翅短鸣=1 分,报警驱逐=2 分,攻击=3 分。按照捕食者对子代的威胁程度进行赋分:花鼠=1 分(花鼠的巢捕食现象较少,且需啃咬扩大巢口后才能进入巢箱并捕食),赤峰锦蛇=2 分(主要巢捕食者,可以轻松进入巢箱进行捕食)。对繁殖进程按子代日龄进行赋分:育雏前期(6—8 日龄)=1 分,育雏后期(15—17 日龄)=2 分。

鸣声数据处理:使用 Avisoft-SAS Lab Pro 5.1 software 声谱分析软件分析雄性亲鸟鸣声的音节个数(number of syllables, NS)和每个句子的持续时间(duration of verse, DV)。统计每只亲鸟每分钟鸣叫总语句数(句/min)、每分钟音节总个数(个/min)及每分钟鸣叫总时长(s/min)作为对捕食者反应强烈程度的指标,每分钟语句数越多,音节总个数越多,鸣叫总时长越长则表示雄性亲鸟对巢捕食者反应越激烈。

利用 SPSS 26.0 软件进行数据统计与分析。采用广义线性混合模型(Generalized Linear Mixed Models)中的有序 Logistic 回归模型分析繁殖进程和捕食者类型对亲鸟巢防御行为强度的影响,采用泊松回归模型分析亲鸟每分钟鸣叫总语句数、每分钟音节总个数受捕食者类型和繁殖进程的影响,采用线性回归模型分析亲鸟每分钟鸣叫总时长受繁殖进程和捕食者类型的影响,选取繁殖进程和捕食者类型为固定效应,以育雏前期和

花鼠分别作为繁殖进程和捕食者类型的参照得到回归系数,将巢箱号作为随机变量纳入分析,对于有序 Logistic 回归模型,计算比值比(OR)及其 95%置信区间(95%CI)以显示自变量与因变量之间的相关性。利用 Fisher 精确检验分析两种日龄子代行为反应的差异性。所有统计数据均采用双尾检验,显著性水平(P)设置 0.05,数据以平均数±标准误差(Mean ± SE)的方式表示。

2 结果

2.1 繁殖进程和捕食者类型对亲鸟巢防御行为强度的影响

共计收集到 71 巢雄性亲鸟对花鼠和赤峰锦蛇反应的行为数据,育雏前期 40 巢,育雏后期 31 巢。其中,面对花鼠时,亲鸟在育雏前期出现报警驱逐行为 27 次,振翅短鸣 5 次,飞走 5 次,攻击 3 次;而在育雏后期出现报警驱逐行为 21 次,振翅短鸣 5 次,飞走 2 次,攻击 3 次。面对赤峰锦蛇时,亲鸟在育雏前期出现报警驱逐 16 次,振翅短鸣 12 次,飞走 12 次,攻击 0 次;而在育雏后期出现报警驱逐行为 28 次,振翅短鸣 3 次,攻击和飞走 0 次。亲鸟在不同繁殖进程中面对不同类型捕食者表现出的不同行为占比如图 1。有序 Logistic 回归模型分析结果显示(表 1):在繁殖进程对巢防御行为的影响中,巢防御强度每上升一个等级,其出现在育雏后期的概率是育雏前期的 3.061 倍($OR=3.061, P=0.003$),即亲鸟巢防御行为的强度随繁殖进程的推进而增强;在捕食者类型对巢防御行为的影响中,巢防御强度每提升一个等级,其巢捕食者为赤峰锦蛇的概率是花鼠的 0.451 倍($OR=0.451, P=0.023$),即亲鸟巢防御行为的强度会随捕食者危险程度的增加而降低。

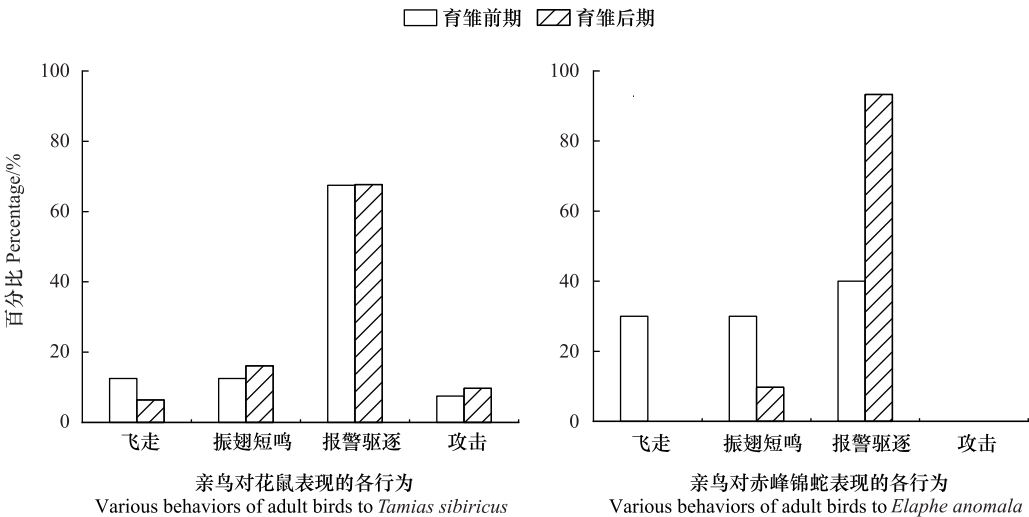


图 1 杂色山雀亲鸟对不同类型巢捕食者出现时表现出的各行为占比
Fig.1 The proportion of various behaviors of the adult birds of the varied tits when they appear to different types of nest predators

表 1 有序 Logistic 回归模型结果

Table 1 Ordered Logistic regression model results					
因素 Factor	比较组 Comparison group	参照组 Reference group	OR 值	95%CI	P
繁殖进程 Propagation process	育雏后期 Late brooding period	育雏前期 Early brooding period	3.061	1.491—6.284	0.003 **
捕食者类型 Type of predator	赤峰锦蛇 <i>Elaphe anomala</i>	花鼠 <i>Tamias sibiricus</i>	0.451	0.227—0.895	0.023 *

* P<0.05; ** P<0.01

2.2 繁殖进程和捕食者类型对亲鸟报警鸣声的影响

杂色山雀亲鸟面对不同类型巢捕食者会发出不同的报警鸣声。对赤峰锦蛇的报警鸣声是单个音节构成

的刺耳、快速、节奏错乱的“gegege…”类型,对花鼠的报警鸣声是单个较长的音节构成的“gaga”类型(图 2)。

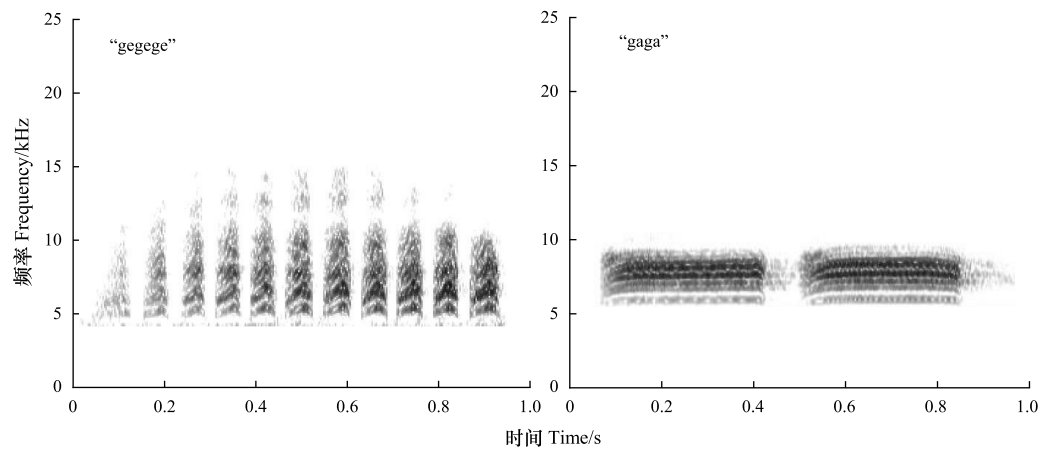


图 2 杂色山雀亲鸟对不同类型捕食者的报警鸣声声谱图

Fig.2 Sound spectrum of alarm calls of adult birds of varied tits to different types of predators

将雄性亲鸟 3 种鸣声量化指标与繁殖进程、捕食者类型进行回归分析结果显示:繁殖进程与捕食者类型在 3 种鸣声量化指标中的固定系数均大于 0,且 $P < 0.001$ (表 2),这说明亲鸟报警鸣声的激烈程度随着繁殖进程的推进而提高,随着捕食者的危险程度的增加而提高。

表 2 亲鸟每分钟鸣声量化指标回归分析结果

Table 2 Regression analysis results of quantitative indicators of parent birds' calls per minute

鸣声量化指标 Quantitative index of sound	模型 Model	系数 Coefficient	标准误差 Standard error	<i>t</i>	<i>P</i>
每分钟鸣叫总句数/句 The total number of calls per minute	截距	10.304	0.823	12.525	<0.001 **
	繁殖进程	7.707	0.810	9.517	<0.001 **
	捕食者类型	3.020	0.768	3.933	<0.001 **
每分钟输出音节总数/个 Total number of syllables output per minute	截距	27.328	14.348	1.898	0.061
	繁殖进程	85.789	2.107	40.724	<0.001 **
	捕食者类型	101.962	2.006	50.834	<0.001 **
每分钟鸣叫总时长/s Total duration of call per minute	截距	9.276	1.556	5.963	<0.001 **
	繁殖进程	12.233	1.630	7.504	<0.001 **
	捕食者类型	6.164	1.612	3.824	<0.001 **

** $P < 0.01$

2.3 子代对亲代报警鸣声的回应行为

在育雏前期,杂色山雀子代对亲代的两种特异性报警鸣声均无任何反应($n = 40$)。而在育雏后期,子代对亲代的两种特异性报警鸣声出现了不同的回应行为。当听到对花鼠“gaga”类型的报警鸣声时,所有巢子代均迅速停止一切活动并静默蹲踞在巢箱底部($n = 31, P < 0.001$)。而当听到对赤峰锦蛇“gegege…”类型的报警鸣声时,仅有 12.9%巢的子代仍静默蹲踞在巢箱底部,其余 87.1%巢的子代则是迅速尝试逃出巢箱($n = 31, P < 0.001$) (图 3)。

3 讨论

本研究发现,杂色山雀亲鸟巢防御行为的强度随捕食者威胁程度增加而降低。捕食者的威胁程度包括对亲鸟和子代的威胁程度,亲鸟在进行巢防御过程中极有可能会造成自身受伤或死亡^[31],因此亲鸟会根据捕食者的类型来权衡自身和雏鸟受到的威胁进而调整巢防御策略^[32]。

赤峰锦蛇和花鼠虽然都是杂色山雀的潜在巢捕食者,但以赤峰锦蛇代表的蛇类为主,花鼠仅占少数^[29]。赤峰锦蛇不仅是杂色山雀卵及雏鸟的捕食者,同时也是其成鸟的捕食者,而花鼠的威胁程度较低,仅对卵或者雏鸟构成一定的威胁。有研究表明当捕食者对亲鸟自身的威胁程度较大时,亲鸟的巢防御行为将不再受子代的受威胁水平影响^[33]。因此杂色山雀亲鸟在对自身有致命危险的赤峰锦蛇出现时选择了更为保守的报警驱逐、振翅短鸣等行为,而对威胁程度较低的花鼠则表现出了更为强烈的攻击行为。

与巢防御行为相比,报警鸣叫也是亲鸟的一种巢防御策略^[34]。研究表明,鸟类的报警鸣声会随着捕食者的类型和威胁等级不同而有所差别^[35-36],本研究也发现亲鸟报警鸣声的激烈程度会随捕食者的危险程度的增加而提高,这与之前的一些研究结果相似。如黑顶山雀(*Poecile atricapilla*)对不同的天敌报警鸣声存在显著差异,同时其报警鸣声的强度随捕食者威胁程度增加而增加^[37];卡罗山雀(*Poecile carolinensis*)报警鸣声中D音素的数目与捕食者的威胁程度有关,D音素的数目和语句时长会随着捕食者的威胁程度提高而增加^[38]。

相较于捕食者类型,繁殖进程对鸟类巢防御行为的影响一般都符合亲代投资理论^[39],即随着繁殖进程的推进,亲鸟繁殖投入不断增加,其用于保护雏鸟的时间和精力也会增加。例如,在人类靠近孵化期的领岩鹀(*Prunella collaris*)雌鸟时,其惊飞距离会随着孵化天数的增加而变短,而其巢防御行为也逐渐增强^[40]。此外,有关亲代保护子代的模型表明亲代最佳防御水平会随着后代年龄的增加而增加^[41]。本研究的结果也支持上述观点,即杂色山雀巢防御行为的强度以及报警鸣声激烈程度均随繁殖进程推进而增强。

鸟类在遇到危险时会发出报警鸣声,向其他社会成员传达捕食者的类型和危险程度等信息^[42-43]。本研究发现,育雏前期杂色山雀子代对亲代的两种特异性报警鸣声均无任何反应,可能与杂色山雀雏鸟的生长发育有关,育雏前期6—8日龄雏鸟身体各部位羽毛刚刚开始生长,活动能力较弱^[28],无法对亲鸟的报警鸣声做出相应的回应。育雏后期15—17日龄雏鸟全身羽毛基本齐全,额和头侧乳黄色近似成鸟,背部羽毛与成鸟基本一样,腹部颜色比成鸟略浅,翅羽、尾羽与成鸟一样,具有飞行能力^[28],该阶段的雏鸟会对亲鸟不同的报警鸣声做出正确的回应,表明亲鸟的报警鸣声为巢内的雏鸟传递了相应巢捕食者的威胁信息。雏鸟听到亲鸟对花鼠的报警鸣声后,所有巢雏鸟均迅速停止一切活动并静默蹲踞在巢箱底部,可能与花鼠无法轻易进入巢口有关,该地区之前的研究显示花鼠需要通过啃咬扩大巢口后才能进入巢箱进行捕食^[29],而子代逃出巢外反而会增加被花鼠捕食的几率。而当雏鸟听到亲鸟对赤峰锦蛇的报警鸣声时,其回应行为则是积极逃出巢箱,因为蛇能轻易通过巢口进入巢箱内进行捕食,雏鸟只有及时逃出巢箱才能增加生存几率。对于晚成鸟而言,巢捕食压力促使亲鸟及雏鸟进化出不同的反捕食策略,本文研究结果支持亲鸟与雏鸟间存在着有关捕食威胁的信息交流的观点^[44]。

参考文献(References):

- [1] Zhang L, Liu J P, Zhang H W, Wan D M, Liang W, Møller A P. Fight or flight: geographic variation in antipredator defenses by cinereous tits. *Global Ecology and Conservation*, 2020, 24: e01207.
- [2] Holopainen S, Väänänen V M, Fox A D. Artificial nest experiment reveals inter-guild facilitation in duck nest predation. *Global Ecology and Conservation*, 2020, 24: e01305.
- [3] Campobello D, Sealy S G. Enemy recognition of reed warblers (*Acrocephalus scirpaceus*): threats and reproductive value act independently in nest

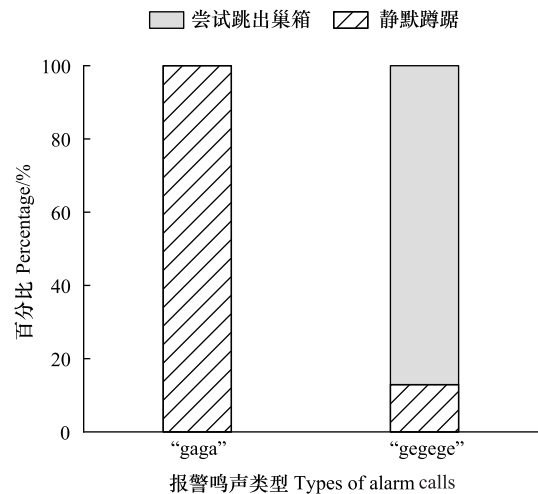


图3 育雏后期子代对亲代不同类型报警鸣声的回应行为

Fig.3 Response behavior of offspring to different types of alarm calls of parents in late brooding stage

- defence modulation. *Ethology*, 2010, 116(6): 498-508.
- [4] Hernández M C, Lara R A, Redondo A J. To mob or not to mob: habitat and time of day influence in mobbing behavior in the azure-winged magpie (*Cyanopica cookii*). *Zoological Science*, 2023, 40(4): 273-277.
- [5] Grubb T C, Engstrom R T. Antipredator defenses in birds and mammals. *The Auk*, 2006, 123(2): 601-605.
- [6] De Framond L, Brumm H, Thompson W I, Drabing S M, Francis C D. The broken-wing display across birds and the conditions for its evolution. *Proceedings. Biological Sciences*, 2022, 289(1971): 20220058.
- [7] Strnadová I, Němec M, Strnad M, Veselý P, Fuchs R. The nest defence by the red-backed shrike *Lanius collurio*-support for the vulnerability hypothesis. *Journal of Avian Biology*, 2018, 49(5): 01726.
- [8] Courter J R, Ritchison G. Alarm calls of tufted titmice convey information about predator size and threat. *Behavioral Ecology*, 2010, 21(5): 936-942.
- [9] Shen C, Yin D K, Yu J P, Zhang L, Han Z, Jin L R, Liang W, Wang H T. Geographical variation in nest defense among cinereous tit populations in China. *Current Zoology*, 2023, 69(1): 59-65.
- [10] Suzuki T N, Ueda K. Mobbing calls of Japanese tits signal predator type: field observations of natural predator encounters. *The Wilson Journal of Ornithology*, 2013, 125(2): 412-415.
- [11] Halupka, L. Nest defence in an altricial bird with uniparental care: The influence of offspring age, brood size, stage of the breeding season and predator type. *Ornis Fennica*, 1999, 76(3): 97-105.
- [12] Fernandez G J, Llambías P E. Parental risk-taking behaviour and nest defence during the nestling rearing stage in northern house Wrens *Troglodytes aedon*. *Acta Ornithologica*, 2013, 48(1): 55-63.
- [13] Montgomerieand R D, Weatherhead P J. Risks and rewards of nest defence by parent birds. *The Quarterly Review of Biology*, 1988, 63(2): 167-187.
- [14] Dor R, Kedar H, Winkler D W, Lotem A. Begging in the absence of parents: a “quick on the trigger” strategy to minimize costly misses. *Behavioral Ecology*, 2007, 18(1): 97-102.
- [15] Zhang L, Liu J P, Gao Z Z, Zhang L, Wan D M, Liang W, Möller A P. Comparative analysis of hissing calls in five tit species. *Behavioural Processes*, 2020, 171: 104029.
- [16] Canestrari D, Bolopo D, Turlings T C J, Röder G, Marcos J M, Baglione V. From parasitism to mutualism: unexpected interactions between a cuckoo and its host. *Science*, 2014, 343(6177): 1350-1352.
- [17] Suzuki T N. Parental alarm calls warn nestlings about different predatory threats. *Current Biology: CB*, 2011, 21(1): R15-R16.
- [18] Yorzinski J L, Vehrencamp S L. The effect of predator type and danger level on the mob calls of the American crow. *The Condor*, 2009, 111(1): 159-168.
- [19] Maziarz M, Piggott C, Burgess M. Predator recognition and differential behavioural responses of adult wood warblers *Phylloscopus sibilatrix*. *Acta Ethologica*, 2018, 21(1): 13-20.
- [20] Wang J J, Yang C C. Specific responses of cuckoo hosts to different alarm signals according to breeding stage: a test of the offspring value hypothesis. *Current Zoology*, 2020, 66(6): 649-655.
- [21] Kent M I A, Herbert-Read J E, McDonald G, Wood A J, Ward A J W. Fine-scale behavioural adjustments of prey on a continuum of risk. *Proceedings Biological Sciences*, 2019, 286(1903): 20190448.
- [22] Belin L, Formanek L, Heyraud C, Hausberger M, Henry L. Influence of early experience on processing 2D threatening pictures by European starlings (*Sturnus vulgaris*). *Animal Cognition*, 2018, 21(6): 749-758.
- [23] Etting S F, Isbell L A. Rhesus macaques (*Macaca mulatta*) use posture to assess level of threat from snakes. *Ethology*, 2014, 120(12): 1177-1184.
- [24] Su T L, Lim S S L. To flee or not to flee: characterising differentiated anti-predatory responses of two mangrove crabs. *Ethology Ecology & Evolution*, 2017, 29(2): 181-192.
- [25] Hinde R A. Factors governing the changes in strength of a partially inborn response, as shown by the mobbing behaviour of the chaffinch (*Fringilla coelebs*). I. The nature of the response, and an examination of its course. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 1954, 142(908): 306-331.
- [26] Curio E. The functional organization of anti-predator behaviour in the pied flycatcher: a study of avian visual perception. *Animal Behaviour*, 1975, 23(1): 1-115.
- [27] 万冬梅, 隋国龙. 辽宁仙人洞国家级自然保护区综合科学考察报告. 沈阳: 辽宁大学出版社, 2022: 1-10.
- [28] 金春日, 王爽, 万冬梅, 李昊晔, 霍雅鹏. 杂色山雀的繁殖生态. *生态学杂志*, 2007, 26(12): 1988-1995.
- [29] 张雷, 李东来, 马锐强, 奚长海, 万冬梅. 人工巢箱繁殖鸟类主要巢捕食者及其影响因素. *生态学报*, 2014, 34(5): 1235-1243.

- [30] Stenhouse I J, Gilchrist H G, Montevecchi W A. An experimental study examining the anti-predator behaviour of Sabine's gulls (*Xema sabini*) during breeding. *Journal of Ethology*, 2005, 23(2): 103-108.
- [31] Ghalambor C K, Martin T E. Fecundity-survival trade-offs and parental risk-taking in birds. *Science*, 2001, 292(5516): 494-497.
- [32] Gochfeld M. Antipredator behavior; aggressive and distraction displays of shorebirds. Burger J, Olla BL. *Shorebirds*. Boston, MA: Springer, 1984; 289-377.
- [33] Mahr K, Riegler G, Hoi H. Parental risk management in relation to offspring defence; bad news for kids. *Proceedings. Biological Sciences*, 2015, 282(1798): 20141670.
- [34] Welbergen J A, Davies N B. Reed warblers discriminate cuckoos from sparrowhawks with graded alarm signals that attract mates and neighbours. *Animal Behaviour*, 2008, 76(3): 811-822.
- [35] Hetrick S A, Sieving K E. Antipredator calls of tufted titmice and interspecific transfer of encoded threat information. *Behavioral Ecology*, 2012, 23(1): 83-92.
- [36] Gill S A, Sealy S G. Tests of two functions of alarm calls given by yellow warblers during nest defence. *Canadian Journal of Zoology*, 2003, 81(10): 1685-1690.
- [37] Templeton C N, Greene E, Davis K. Allometry of alarm calls; black-capped chickadees encode information about predator size. *Science*, 2005, 308(5730): 1934-1937.
- [38] Soard C M, Ritchison G. 'Chick-a-dee' calls of Carolina chickadees convey information about degree of threat posed by avian predators. *Animal Behaviour*, 2009, 78(6): 1447-1453.
- [39] Trivers R L. Parental investment and sexual selection. Trivers R L, ed. *Sexual Selection and the Descent of Man*. London: Routledge, 2017; 136-179.
- [40] Barash David P. Evolutionary aspects of parental behavior; distraction behavior of the alpine accentor. *The Wilson Bulletin*, 1975, 87(3): 367-373.
- [41] Andersson M, Wiklund C G, Rundgren H. Parental defence of offspring: a model and an example. *Animal Behaviour*, 1980, 28(2): 536-542.
- [42] Gill S A, Bierema A M K. On the meaning of alarm calls; a review of functional reference in avian alarm calling. *Ethology*, 2013, 119(6): 449-461.
- [43] Griesser M. Referential calls signal predator behavior in a group-living bird species. *Current Biology: CB*, 2008, 18(1): 69-73.
- [44] Johnson M, Aref S, Walters J R. Parent-offspring communication in the western sandpiper. *Behavioral Ecology*, 2008, 19(3): 489-501.