

## 雀形目雏鸟生长阶段的再分析

赵亮

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁, 810001)

### 摘 要

本文给出了雏鸟生长阶段的划分方法, 并且将雏鸟生长过程划分器官形成、器官生长和离巢前的准备三个阶段。

**关键词:** 雀形目雏鸟; 瞬时增长率; 生长阶段

雏鸟的生长是鸟类生活史对策研究的重要内容。迄今为止, 对鸟类生长发育模式的研究国内外已有大量报道(Ricklefs, 1967, 1968, 1976, 1984; O'Connor, 1977, 1978; Case, 1978; Werschkul, 1979; Drent, 1980; Lilia, 1983; Lilia 等, 1985; van Noordwijk 等, 1988; Krebs, 1999; Konarzewski, 1988; 夏武平和贾相刚, 1965; 郑生武, 1984; 张晓爱和邓合黎, 1985; 张晓爱, 1995; 周立, 1988a, b)。雀形目雏鸟生长曲线都是“S”形, 最初增长缓慢, 接着是一段迅速生长, 此后又出现一段缓慢增长期, 最后接近成体体重。整个生长过程是连续的、变化的过程, 但又是一种异速发展的过程。因此, 生长阶段的划分对认识雏鸟生长的本质和对环境的适应有重要意义。这类研究虽然已有大量的报道, 但划分方法存在着差异。如, 夏武平和贾相刚(1965)将麻雀雏鸟的生长过程按形态和行为特征划分为3个阶段。Ricklefs(1976)把雏鸟生长过程按雏期长度平均分为4个阶段。由于这些划分方法都未能确切反映雏鸟体重的实际生长变化。因此, 作者在划分阶段的方法上作了一定改进, 现报道如下。

### 划分方法

雏鸟的生长过程是一个“慢—快—慢”过程, 其生长曲线呈“S”形。对这一过程常用 Logistic 生长模型、Gomperts 生长模型和 Von Bertalanffy 生长模型来描述, 其中, Logistic 生长模型最常见(张晓爱和邓合黎, 1985)。故本文采用 Logistic 生长模型探讨雀形目雏鸟生长阶段。假定某生长指标(如, 体重、体长、翅长等) $i$  的 Logistic 方程为:

$$W_{(i,t)} = \frac{W_i}{1 + A_i e^{-k_i t}} \quad (1)$$

式中： $W_{(i,t)}$  = 雏鸟的第  $i$  个生长指标在第  $t$  日龄大小； $t$  = 日龄； $W_i$  = 第  $i$  个生长指标的最大量； $A_i, k_i$  是常数。

### 1. 瞬时生长率

雏鸟生长率的大小反映其生长过程和特性,所以它是一个非常重要的生长参数(邓合黎和张晓爱 1990,1994)。张晓爱(1991)用 Logistic 生长模型模拟出常数  $k$ (一般用体重这个生长指标的  $k$ )作为生长率,此时  $k$  表示的是相对生长率。虽然用此参数可以比较不同种的雏鸟生长,但是它不能反映雏鸟整个生长过程中生长率的变化。因为在整个雏鸟生长过程不是一个匀速过程,而是一个变速过程。另外,生长率曲线是正态曲线,但幼鸟的生长率因受鸟体体型大小、发育类型、气候带、可利用食物资源、窝雏数及孵化方式的影响(张晓爱和邓合黎,1985)还有左、右偏态两种情况发生。因此,本文用瞬时生长率(GR)来描述这一变化过程。瞬时生长率是指某  $t$  时刻某  $i$  生长指标的变化量,等于  $t$  时刻  $i$  生长指标生长函数  $W_{(i,t)}$  的一阶导数,所以对 Logistic 方程(1)式求一阶导数,得到生长指标  $i$  的瞬时生长率(GR<sub>(i,t)</sub>)方程(2)式和瞬时生长率曲线(图 1)。

$$GR_{(i,t)} = \frac{W_i A_i k_i e^{-k_i t}}{(1 + A_i e^{-k_i t})^2} \quad (2)$$

由图 1 表明,雏鸟生长指标  $i$  的瞬时生长率先是变加速变化,至达到最大瞬时生长速率后,变减速变化,逐渐接近零。

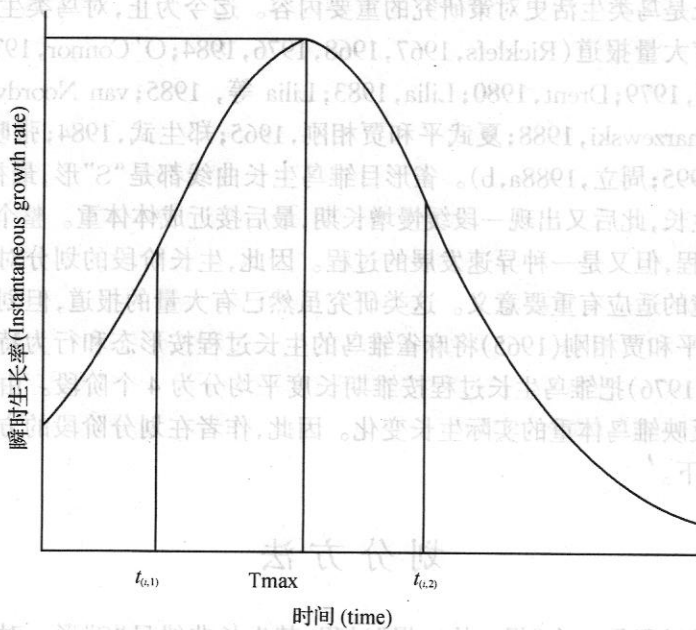


图 1 雏鸟生长率曲线

Fig. 1 The curve of growth rate in nestling

### 2. 各生长指标的生长期

多年的研究已在多种动物得到了证明,生长是连续的、变速的,并且是间断进行的,因

而动物的生长必然具有阶段性。一般认为一个阶段转入下一阶段要发生质的变化,也就是说,由一种状态向另一种状态的飞跃。这种飞跃体现在生长曲线上是,即曲线某些性质的改变,如增减性等。因此,我们依据曲线的突变点对雏鸟的生长阶段做一划分。

对 Logistic 方程(1)式求三阶导数,得到生长指标  $i$  的生长曲线的两个突变点 A( $t_{i,1}$ ) 和 B( $t_{i,2}$ )(图 2)。

$$t_{i,1} = \frac{\text{Ln} \frac{2+\sqrt{3}}{A_i}}{-k_i} \quad t_{i,2} = \frac{\text{Ln} \frac{2-\sqrt{3}}{A_i}}{-k_i} \quad (3)$$

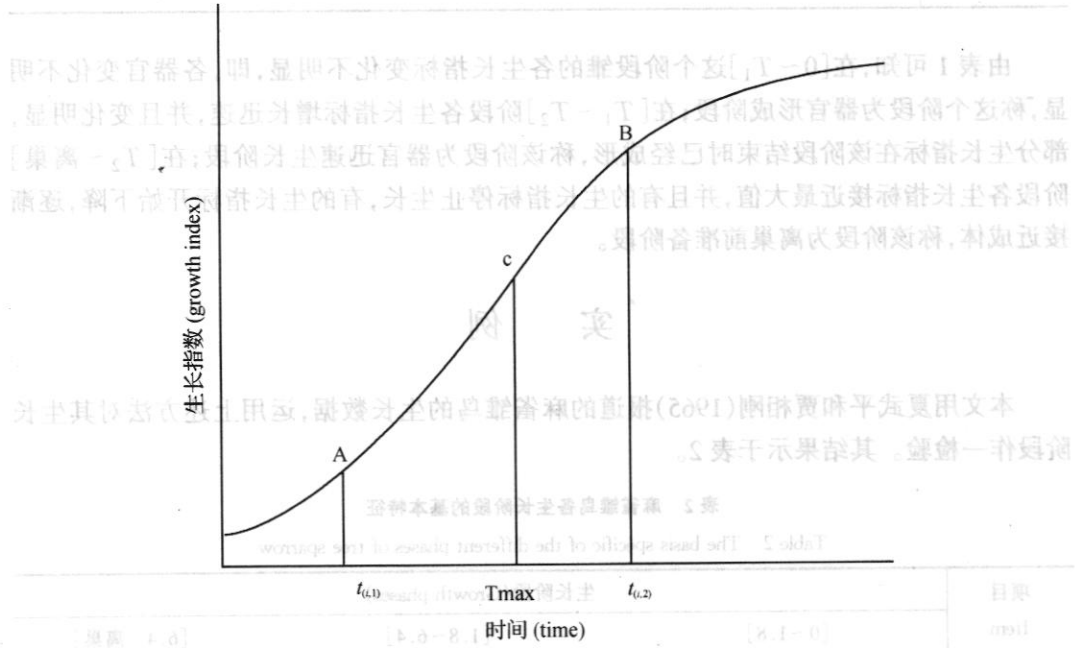


图 2 雏鸟生长曲线(Logistic 曲线)

Fig.2 The Logistic growth curve of nestling

从图 1,2 发现,点  $t_{i,1}$  之前,生长指标增长缓慢,瞬时生长率较低,且增加缓慢;在  $t_{i,1}$  和  $t_{i,2}$  之间,生长指标增长极快,瞬时生长率变化较大,开始加速增大,到拐点后加速减小,并且瞬时生长率高于  $t_{i,1}$  之前和  $t_{i,2}$  之后的瞬时生长率。在  $t_{i,2}$  之后,瞬时生长率继续下降并缓慢趋向零,生长指标趋于最大值。因此,A、B 两点是生长指标发生变化那一刻,是进入下一个发育阶段的转折点。

根据上面的分析,把雏鸟第  $i$  生长指标的生长过程划分为缓增期[新生雏  $\sim t_{i,1}$ ]、快增期[ $t_{i,1} \sim t_{i,2}$ ]和渐增期[ $t_{i,2} \sim$  离巢]三个期。

### 3. 生长阶段划分

设  $T_1 = \min\{t_{1,1}, t_{2,1}, \dots, t_{i,1}\}$ ,  $T_2 = \max\{t_{1,2}, t_{2,2}, \dots, t_{i,2}\}$  ( $\min =$  取最小值;  $\max =$  取最大值)。根据雏鸟各生长指标的三个生长期,把雏鸟的整个生长过程划分为  $[0 \sim T_1]$ ,  $[T_1 \sim T_2]$  和  $[T_2 \sim$  离巢]三个生长阶段。各生长阶段生长指标变化如表 1 所

示：,引交前到主入夏武平(1965)报道的麻雀雏鸟的生长数据,运用上述方法对其生长阶段作一检验。其结果示于表2。

表1 不同阶段的生长指标的变化特性

Table 1 The change specific of growth index for the different phases

	生长阶段(Growth phases)		
	[0~T <sub>1</sub> ]	[T <sub>1</sub> ~T <sub>2</sub> ]	[T <sub>2</sub> ~离巢]
特性 Specific	各生长指标增长缓慢,变化不大,甚至有的生长指标没有变化	各生长指标迅速增长,变化明显,逐渐逼近最大值。有些指标在该阶段结束量,已定形。	各生长指标接近最大值,变化不明显。有的生长指标停止生长,甚至有些生长指标开始下降。

由表1可知,在[0~T<sub>1</sub>]这个阶段雏的各生长指标变化不明显,即,各器官变化不明显,称这个阶段为器官形成阶段;在[T<sub>1</sub>~T<sub>2</sub>]阶段各生长指标增长迅速,并且变化明显,部分生长指标在该阶段结束时已经成形,称该阶段为器官迅速生长阶段;在[T<sub>2</sub>~离巢]阶段各生长指标接近最大值,并且有的生长指标停止生长,有的生长指标开始下降,逐渐接近成体,称该阶段为离巢前准备阶段。

## 实 例

本文用夏武平和贾相刚(1965)报道的麻雀雏鸟的生长数据,运用上述方法对其生长阶段作一检验。其结果示于表2。

表2 麻雀雏鸟各生长阶段的基本特征

Table 2 The basis specific of the different phases of tree sparrow

项目 Item	生长阶段(Growth phases)		
	[0~1.8]	[1.8~6.4]	[6.4~离巢]
基本特征 Basis specific	未睁眼、有卵齿、耳部由不显到开始凹陷、前臂与腕掌部近圆状。第1与3指端同向。羽毛未出生,羽区不显。体重增长缓慢。	所有雏都睁眼,视力达到最强,卵齿全部脱掉。耳部明显。前臂与腕掌部成扁平状,皮肤开始横向成皱,行行平行,发育成形。第3指体向宽发育,1,3指端渐不同,发育成形。全身羽毛形成,羽鞘生出。体重增长迅速。跗蹠,中趾随着日龄迅速增长。	全身羽毛发育丰满,体重、跗蹠和中趾随着日龄增长缓慢逐近最大值。

由表2看出,在[0~1.8]阶段,是麻雀雏鸟器官形成阶段,进入[1.8~6.4]阶段时,各个生长指标发生了很大变化,各个器官发育迅速,基本定形。进入[6.4~离巢]时,形态基本没有变化。这与夏武平和贾相刚(1965)的划分阶段基本一致。区别在于划分时间(就是指从一阶段进入下一阶段的时间)选取。本文通过生长曲线方程得到了划分时间点,分别为1.8天和6.4天。而夏武平和贾相刚(1965)通过人为的分析而得到划分时间点,分别为3.5天和8.5天。我们得到的划分时间比夏武平和贾相刚(1965)的划分时间提前1~2天。这可能有两方面的原因,一方面,我们在划分生长阶段只选定体重这一个生长指标;另一方面,与夏武平和贾相刚(1965)人为的划分有关。

## 小 结

(1) 雏鸟在整个生长过程中瞬时生长率变化是先加速变化,至达到最大瞬时生长率后,变化减速变化,逐渐逼近于零。

(2) 通过各生长指标的变化过程,将雏鸟生长过程器官形成阶段 $[0 \sim T_1]$ 、器官迅速生长阶段 $[T_1 \sim T_2]$ 和离巢前的准备阶段 $[T_2 \sim \text{离巢}]$ 三个阶段。

## 参 考 文 献

- 邓合黎, 张晓爱, 1990. 高寒草甸三种百灵科雏鸟生长的研究, 高原生物学集刊, 9: 85~97.
- 邓合黎, 张晓爱, 1994. 高寒草甸四种雀形目雏鸟生长的比较研究, 高原生物学集刊, 12: 155~159.
- 张晓爱, 1982. 高寒草甸十种雀形目鸟类繁殖生物学的研究, 动物学报, 28(2): 190~199.
- 张晓爱, 邓合黎, 1985. 鸟类生长发育研究方面的某些进展, 生态学报, 5(1): 95~98.
- 张晓爱, 邓合黎, 1991. 高寒草甸雀形目鸟类的窝卵数及繁殖对策的初步分析. 高寒草甸生态系统, 3: 189~197.
- 张晓爱, 1995. 幼鸟的生长和发育. 鸟类学, 郑光美主编. 北京, 北京师范大学出版社, P: 281~309.
- 郑生武, 1984. 角百灵雏鸟生长的初步观察. 高原生物学集刊, 2: 75~80.
- 周 立, 1988a. 角百灵雏鸟生长的研究: I 角百灵雏鸟身体各部位生长的数学模型, 高寒草甸生态系统国际学术讨论会论文集, 夏武平主编, 科学出版社, pp: 129~148.
- 周 立, 1988b. 角百灵雏鸟生长的研究: II 角百灵雏鸟生长度量指标的主成分分析, 高寒草甸生态系统国际学术讨论会论文集, 夏武平主编, 科学出版社, pp: 149~154.
- 夏武平, 贾相刚, 1965. 麻雀雏鸟生长的研究. 动物学报, 17(2): 121~136.
- Case, T. J., 1978. On the evolution and adaptive significance of postnatal growth rates in the terrestrial vertebrates. Quarterly Review of Biology, 53, 234~282.
- Drent, R. H. & Daan, S., 1980. The prudent parent, energetic adjustment in avian breeding. Ardea, 68: 225~252.
- Konarszewski, M., 1988. A model of growth in altricial birds based on changes in water content of the tissues. Ornis Scandinavica, 19: 290~296.
- Krebs, E. A. 1999. Last but not lest: nestling growth and survival in asynchronously hatching crimson rosellas. Journal of Animal Ecology, 68: 266~281.
- Lilja, C., 1983. A comparative study of postnatal growth and organ development in some species of birds. Growth, 47: 317~339.
- Lilja, C., Sperber, I. & Marks H. L., 1995. Postnatal growth and organ development in Japanese quail selected for high growth rate. Growth, 49: 51~62.
- O'Connor, R.J., 1977. Differential growth and body composition in altricial passerines. Ibis, 118: 108~112.
- O'Connor, R.J., 1978. Structure in avian growth patterns: a multivariate study of passerine development, J. Zool. Lond, 185: 147~172.
- Ricklefs, R. E., 1967. A graphical method of fitting equations to growth curves. Ecology 48: 978~983.
- Ricklefs, R. E., 1968. Patterns of growth in birds. Ibis 110: 419~451.
- Ricklefs, R. E., 1976. Growth rates of birds in the humid New World tropics. Ibis 118: 179~207.
- Ricklefs, R. E., 1984. The optimization of growth rate in altricial birds. Ecology, 65: 1602~1616.
- van Noordwijk, A. J., van Balen, J. H. & Scharloo, W., 1988. Heritability of body size in a natural population of the great tit (*Parus major*) and its relation to age and environmental conditions during growth. Genetic Research (Cambridge), 51: 149~162.
- Werschkul, D. B. & Jackson, J. A., 1979. Sibling competition and avian growth rates. Ibis, 121: 97~102.

# REANALYSIS OF GROWTH PHASES IN PASSERINES NESTLING

Zhao Liang

(Northwest Plateau Institute of Biology, the Chinese Academy of Science, Xining, 810001)

## Abstract

This paper proposed a plotting method of growth phases in passerines nestling, and divided the growth process of nestling into three phases: organ formation, organ growth, and preparing phase for leaving the nest.

**Key words:** Passerines nestling; Instantaneous growth rate; Growth phase

- Case, T. J.: 1976. On the evolution and adaptive significance of postnatal growth rates in the terrestrial vertebrates. *Quarterly Review of Biology*, 51, 234-282.
- Orent, R. H. & Joan, S.: 1980. The postnatal parental energetic adjustment in avian breeding. *Auk*, 98: 225-233.
- Leontowicz, M.: 1988. A model of growth in altricial birds based on changes in water content of the tissues. *Oikos*, 53: 290-298.
- Kramer, E. A.: 1999. Fast but not fast: nestling growth and survival in seven frugivorous paruline eastern warblers. *Journal of Animal Ecology*, 68: 205-221.
- Allen, C.: 1982. A comparative study of postnatal growth and organ development in some species of birds. *Growth*, 47: 317-330.
- Allen, C., Graham, J. & Marks, H. C.: 1997. Postnatal growth and organ development in brown quail selected for high growth rate. *Growth*, 69: 121-132.
- O'Connor, R. J.: 1977. Differential growth and body composition in altricial passerines. *Ibis*, 118: 107-117.
- O'Connor, R. J.: 1978. Postnatal growth patterns: a comparative study of passerine development. *Journal of Animal Ecology*, 47: 147-172.
- Kokko, R. E.: 1997. A graphical method of linear expansion to growth curves. *Evolution*, 48: 927-928.
- Kokko, R. E.: 1998. Patterns of growth in birds. *Ibis*, 140: 419-421.
- Kokko, R. E.: 1978. Growth rates of birds in the hand. *New York Zoology*, 116: 174-187.
- Kokko, R. E.: 1984. The comparison of growth rate in altricial birds. *Evolution*, 38: 1002-1010.
- van Noordwijk, A. J., van Balen, J. H. & Sibly, W.: 1984. Feasibility of body size in a natural population of the great tit (*Parus major*) and its relation to age and environmental conditions during growth. *Ornis Scandinavica*, 15: 149-162.
- Woolfenden, J. E. & Jackson, J. A.: 1979. Sibling cooperation and sibling growth rates. *Ibis*, 121: 97-102.