DOI:10.19789/j.1004-9398.2018.03.011

家鸽翼的异速生长分析*

孙雨晨 康 争 张子慧
(首都师范大学生命科学学院, 北京 100048)

摘 要

家鸽雏鸟为晚成雏,对其胚后生长发育过程中翼的形态变化进行了异速生长分析. 结果表明其翼展与翼面积均为显著的正异速生长;翼面积的快速生长仅限于雏鸽期,翼展则快速生长至童鸽初期;相应地,展弦比持续增大直至成鸽;翼载荷在雏鸽期迅速下降,而后基本保持平稳,在成鸽期有所上升,反映了家鸽从刚出飞的童鸽到成鸽在翼形态、飞翔方式以及飞行距离等方面的差异.

关键词: 家鸽,翼载荷,展弦比,异速生长.
中图分类号: Q959.7

0 引 言

翼的形态与鸟类的飞行性能和生活方式有密切关系. 翼载荷和展弦比是描述鸟类翼形的两个经典变量[1],前者反映了鸟类翼承载的总重,后者反映了翼的形状[2]. Hertel & Ballance(1999)对约翰斯顿岛9种海鸟的研究发现,长距离觅食的种类具有较狭长的翼和更高的展弦比[2]. Brewer & Hertel 等(2007)对鹈形目鸟类开展了翼形态和飞行行为的相关研究,结果表明,翼载荷高的种类飞行速度更快,高展弦比的种类往往拍翅频率更快且能够产生较大的升力和推力[3]. 对猛禽的研究发现,库氏鹰(*Accipiter cooperii*)的椭圆形翼型反映出其在捕食时需要尽快加速以获取猎物,红尾鵟(*Buteo jamaicensis*)则有较宽的翼以减少阻力和增大升力从而在低风速下翱翔,而鹗(*Pandion haliaetus*)显著的高展弦比则表明其窄且长的翼在悬停飞行和高风速下翱翔具有优势[1].

异速生长指生物体某一特征相对于另一特征的不等速生长,主要用来描述某些形态特征、生理功能、生态功能等与生物体大小的相对生长速度之间的一种非线性数量关系[4]. 1932年,Huxley 首先提出了生物的异速生长模型[5]. 之后,研究者从生理、发育和生态等方面对生物的异速生长进行了诸多研究. 异速生长现象在动物[6]及植物[7]的生长过程中都广泛存在,对异速生长的研究为揭示不同物种适应不同环境导致的形态、功能变化提供了重要信息[8].

根据异速生长的复杂程度,可将其分为两种类型,一种是简单的异速生长,另一种是复杂的异速生长. 在本研究中用的是简单的异速生长,该方程模型为: $y = ax^b$,异速生长指数 b 反映了部分体尺性状或身体成分相对整体大小指标的生长速度,在研究不同特征时所选取的 b 的数值也不同,常用的 b 的数值有0.33、0.66和1.00. 一般研究中会对异速生长模型进行对数转换,可得到方程 $\log y = \log a + b \log x$,这样转换之后不仅仅是求解方便,此外还具有两个优点. 第一,具有尺度不变性,因此非常适用于具有复杂空间、时间和功能尺度变化的生态学研究;第二,可以广泛地应用到其它领域,例如动植物生理、生化、生态、整个生命发展过程等,因为它们可以看成是生物体大小的函数,即存在异速生长关系[9].

家鸽(*Columba livia domestica*)是常用的实验动物,多用于鸟类飞行导航、行为以及生理等方面的研究;其雏鸟为晚成雏,出壳时尚未充分发育,全身几乎光裸,不能运动和独立生活,需要亲鸟饲喂,经30天左右,仔鸽才能离巢. 35日龄左右的仔鸽能够进行近距离飞行,到达45日龄左右才能够跟随鸽群进行自由飞翔. 家鸽个体发育过程中翼形态的定量

收稿日期: 2017-09-12
* 国家自然科学基金项目(31471951)资助.

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

研究以及生长规律尚无报道,本研究将从这两方面开展工作并分析其与飞行能力及飞行方式的关系.

1　实验材料及方法

1.1　实验材料

本实验分别选用了 4 日龄、7 日龄、14 日龄、21 日龄、28 日龄、56 日龄、112 日龄、168 日龄、252 日龄和 336 日龄的家鸽各 10 只,共计 100 只,均来自北京大兴区采育顺缘养殖场. 选取材料的日龄涵盖了家鸽的雏鸽期(<1 月龄) 、童鸽期(1 ~6 月龄) 、成鸽期(6 ~9 月龄) 等不同生长发育阶段[10]. 取样工作全部于 5 ~6 月间完成,以消除因取样季节的偏差带来的影响.

1.2　实验方法

捕获后对家鸽进行称重,并将每个个体的其中一侧翼展开进行拍照. 在照片的基础上对其进行翼长和单侧翼面积的测量. 翼长定义为从肩关节到伸展开的翼尖部的最远距离,测量通过 Image J 软件实现,2 倍翼长即为翼展. 单侧翼面积定义为翼周围一圈所圈出的轮廓构成的面积,其测量通过 Image-Pro Plus 6.0 软件实现,2 倍单侧翼面积即全翼面积. 各测量参量的定义如图 1 所示.

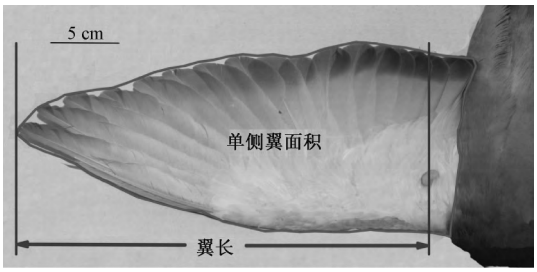


图 1　翼长、单侧翼面积的测量定义

将测得的体重、翼长及单侧翼面积数据用来进行翼载荷和展弦比两个参数的计算,计算公式参考了中地雀(*Geospiza fortis*) 研究中的翼载荷和展弦比的计算方法[11]. 公式分别为:

$$\text{翼载荷} = \frac{\text{体重}}{2 \times \text{单侧翼面积}}$$

$$\text{展弦比} = \frac{4 \times \text{翼长}^2}{2 \times \text{单侧翼面积}}$$

1.3　统计学分析

1.3.1　多个变量间的相关分析

应用 SPSS19.0 软件对体重、翼展、全翼面积、翼载荷与展弦比五个变量做多变量相关分析,以检验各参数之间是否存在显著相关关系.

1.3.2　标准化主轴回归分析

应用 SMATR(standardized major axis tests and routines) 软件[12] 进行标准化主轴回归分析. 首先对各个参量进行以 10 为底的对数转化,转化为 $\log y = \log a + b \log x$,在公式中 y 是测量的翼面积或翼长,x 是体重,b 是斜率,代表生长速率,a 是 y 轴的截距. 翼长与体重的回归中,当 $b = 0.33$,表示 y 与 x 之间为等速生长关系; 当 $b < 0.33$,表示 y 与 x 之间为负异速生长关系,反之为正异速生长关系. 翼面积与体重的回归中,当 $b = 0.66$,表示 y 与 x 之间为等速生长关系; 当 $b < 0.66$,表示 y 与 x 之间为负异速生长关系,反之为正异速生长关系. 但若置信区间包含着 0.33 或 0.66 时,不管 b 落在哪个范围,其都被视为等速生长[13].

2　实验结果

2.1　翼的形态变化

家鸽翼长在 2 月龄前快速、持续增长,尤其是 7 日龄至 14 日龄之间生长最快. 全翼面积在 21 日龄前保持迅猛的生长态势,此后变化缓慢(图 2) . 相应地,展弦比随着家鸽的生长持续增大,直至性成熟(168 日龄) ,而后有降低的趋势; 翼载荷大体趋势为随生长日龄的增加而逐步下降,在 21 日龄前下降较迅速,而后基本保持平稳,在成鸽期以后略有上升(图 3) .

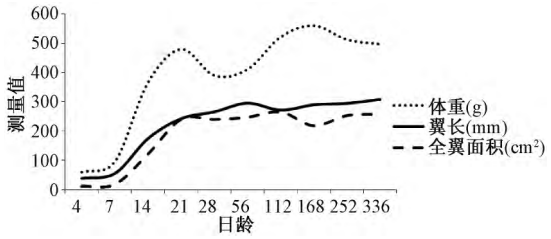


图 2　家鸽体重、翼长、全翼面积随日龄变化

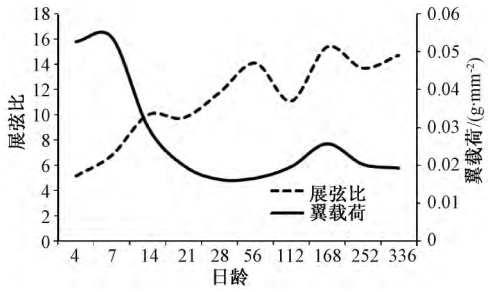


图 3　家鸽翼载荷、展弦比随日龄变化

2.2　多变量相关性分析结果

家鸽体重、翼长、翼面积、翼载荷和展弦比的多

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

变量相关分析表明,所有变量间都存在显著相关性(表 1). 其中,翼载荷 Vs 体重、翼载荷 Vs 翼展、翼载荷 Vs 翼面积之间呈现极显著的负相关关系,翼载荷 Vs 展弦比之间虽然存在显著的负相关关系,但相关性较弱. 除此之外,其余变量两两之间都存在极显著的正相关关系.

表 1 家鸽体重、翼长、翼面积、翼载荷和展弦比多变量相关性分析结果

		体重	翼长	翼面积	翼载荷	展弦比
体重	Pearson 相关性	1	0.945**	0.930**	−0.839**	0.853**
	显著性(双侧)		0.000	0.000	0.002	0.002
翼展	Pearson 相关性	0.945**	1	0.977**	−0.923**	0.904**
	显著性(双侧)	0.000		0.000	0.000	0.000
翼面积	Pearson 相关性	0.930**	0.977**	1	−0.952**	0.800**
	显著性(双侧)	0.000	0.000		0.000	0.005
翼载荷	Pearson 相关性	−0.839**	−0.923**	−0.952	1	−0.696*
	显著性(双侧)	0.002	0.000	0.000		0.025
展弦比	Pearson 相关性	0.853**	0.904**	0.800**	−0.696*	1
	显著性(双侧)	0.002	0.000	0.005	0.025	

**在 0.01 水平(双侧)上显著相关.
* 在 0.05 水平(双侧)上显著相关.

2.3 标准化主轴回归分析(SMA)结果

家鸽翼展和全翼面积对应体重的标准化主轴回归分析的结果表明,翼展和全翼面积与体重之间均呈现极显著的正异速生长关系(表 2),而且翼面积比翼展增加更快.

表 2 标准化主轴回归分析

y	x	SMA				
		R^2	b	CI	P	a
log 翼展	log 体重	0.97	0.969	0.841 ~ 1.117	0.000	0.141
log 全翼面积	log 体重	0.97	1.518	1.317 ~ 1.749	0.000	0.305

3 讨 论

鸟类雏鸟具有早成性与晚成性两种基本发育类型. 早成雏一出壳就睁眼,全身被绒羽,离巢运动,有较好的体温调节能力,有自己啄食及选择食物的能力[14];而晚成雏出壳时发育还不充分,眼睛没有睁开,身上的绒羽很少,甚至全身裸露,腿和足也软弱,没有独立生活的能力,需要留在巢内由亲鸟来喂养的雏鸟,只能做伸颈、张嘴及蹬腿之类的乞食运动[14-15]. 家鸽雏鸟属于晚成雏,第一周由亲鸟以鸽乳哺育[15],经 30 天左右,仔鸽才能独立自由行走[16]. 一般认为,仔鸽 35 日龄左右就能够进行近距离飞行,到达 45 日龄左右才能够跟随鸽群进行自由飞翔.

在家鸽个体发育过程中,翼长与翼面积相对于体重呈显著的正异速生长,说明其翼的发育更加迅速. 晚成雏在孵化时会最先延迟翅膀和飞行肌的成熟,使得翅和飞行肌发育较弱,随后在胚后发育阶段会有更多的能量分配到这些器官[17],因此翼长和翼面积会呈现正异速生长. 在一些早成雏中也发现了翼面积的异速生长现象,如对绿头鸭的研究发现,其翼面积在发育前期缓慢增长,后期快速增长[18]. 然而,在家鸽中虽然翼面积整体也呈现出正异速生长现象,但其增长幅度与绿头鸭刚好相反,即发育前期为大幅增长,后期缓慢增长甚至趋于平稳. 由于绿头鸭为早成性鸟类,因此推测其翼面积的这种发育速率的差异可能与早成雏和晚成雏前后肢发育起始时间与成熟时间不同有关[17]. 早成雏出生后即可行走,因此其后肢发育起始时间更靠前,这也是为了保证其能够尽快的跟随亲鸟觅食和躲避天敌的捕食[17],因此在发育初期前肢的增长幅度不会太大. 而家鸽雏鸟最初不能移动与其前肢的生长占优势有关,此时大部分生长资源都用在了前肢的发育上.

鸟类的初级飞羽构成外翼,次级飞羽构成内翼;扇翅时外翼向前下方挥动可产生推力,内翼大致保持水平能产生升力[14]. 翼面积的大小决定升力的大小,足够的升力是鸟类飞行时实现腾空的关键. 家鸽翼面积在雏鸽期的快速增长为其出飞提供了必要的基础,其翼展的快速增长一直持续到童鸽期,使展弦比不断增高而提升其长距离飞行能力[19]. 早成性鸟类石鸡(*Alectoris chukar*)翼面积的生长模式与家鸽截然不同,表现为持续缓慢的增加直到 45 天[20],展弦比无明显变化,浮动于 2.5 ~ 3.6[21]. 家燕(*Hirundo rustica*),西滨鹬(*Calidris mauri*),美洲河乌(*Cinclus mexicanus*)等鸟类的相关研究虽然未涵盖全部生长发育时段,仍然发现亚成体的翼相较于成体呈现短而圆的特点,反应了它们在飞行距离及

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

灵活性方面的差异[11,22-23]. 家鸽出飞前翼载荷快速降低,随后基本保持平稳,这与其晚成雏的发育模式是分不开的,与早成雏不同. 以石鸡为例,其翼载荷在发育过程中没有明显变化,而且在低日龄时相对更小,适于起飞和短距离飞行逃跑避敌[25]. 在一月龄以内,家鸽翼的发育速度很快,但仍然不能飞行,可能就与其翼载荷过高有关,因为其单位面积所承载的力过大,因此不足以支撑飞翔行为. 但随着日龄的增加,家鸽的翼载荷下降,单位翼面积承载的质量降低,这时翼羽也逐渐发育完全,使得家鸽能够离巢飞行. 除此之外,随着翼载荷下降,其飞行的机动性会更高,因此可以提升其躲避遮挡物的能力.

展弦比用来描述翼形状,可用来预测生态行为[2]. 与飞行距离密切相关,飞得越远的物种,其展弦比就越高[19]. 这种关系已经被许多研究所证实,比如在海鸟中飞行距离最远的信天翁[24],其翼的展弦比很高,翼的狭长程度更大. 家鸽翼展弦比随着日龄的增加大致呈现出上升的趋势,反映了翼生长过程中向较尖长方向的形态变化,同时意味着其长距离飞行能力的增加. 相比于刚出飞的童鸽只能做单一形式的扑翼飞行,随着展弦比的逐步增大和升阻比的增高,日龄较大的个体能够获得相对更大的升力而增加一些翱翔飞行,可以在开阔区域维持更高效的飞行[25],这可能也是为什么日龄较大的家鸽能够进行远距离飞行,而低日龄的家鸽只能在鸽舍周围活动的原因之一.

参 考 文 献

[1] Corvidae E L, Bierregaard R O, Peters S E. Comparison of wing morphology in three birds of prey: correlations with differences in flight behavior [J]. Journal of Morphology, 2006, 267(5): 612 – 622.

[2] Hertel F, Ballance L T. Wing ecomorphology of seabirds from Johnston Atoll [J]. Condor, 1999, 101(3): 549 – 556.

[3] Brewer M L, Hertel F. Wing morphology and flight behavior of pelecaniform seabirds [J]. Journal of Morphology, 2007, 268(10): 866 – 877.

[4] Reiss M J. The allometry of growth and reproduction [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1991.

[5] Huxley J S. Problems of relative growth [M]. London: Methuen & Co Ltd, 1932: 893.

[6] Green A, Figuerola J, King R. Comparing interspecific and intraspecific allometry in the Anatidae [J]. Journal of Ornithology, 2001, 142(3): 321 – 334.

[7] Peter G L K. Plant allometry: the scaling of form and process [J]. Tree, 1995, 10(3): 134.

[8] Cardini A, O'Higgins P. Post-natal ontogeny of the mandible and ventral cranium in Marmota species (Rodentia, Sciuridae): allometry and phylogeny [J]. Zoomorphology, 2005, 124(4): 189 – 203.

[9] 程栋梁. 异速生长关系在生物学中的应用 [J]. 沈阳大学学报: 自然科学版, 2009, 21(6): 12 – 15.

[10] 黄进元. 肉鸽不同生长阶段的饲养管理 [J]. 上海畜牧兽医通讯, 2012(1): 58 – 58.

[11] Vanhooydonck B, Herrel A, Gabela A, Podos J. Wing shape variation in the medium ground finch (*Geospiza fortis*): an ecomorphological approach [J]. Biological Journal of the Linnean Society, 2009, 98: 129 – 138.

[12] Falster D. User's guide to SMATR: standardised major axis tests and routines version 2.0, copyright 2006 [OL]. [2006]. http://www.bio.mq.edu.au/ecology/SMATR/.

[13] Lamas L P, Main R P, Hutchinson J R. Ontogenetic scaling patterns and functional anatomy of the pelvic limb musculature in emus (*Dromaius novaehollandiae*) [J]. Peer J, 2015, 2(12): e716.

[14] 郑光美. 鸟类学(第 2 版) [M]. 北京: 北京师范大学出版社, 2012.

[15] Lilja C. A comparative study of postnatal growth and organ development in some species of birds [J]. Growth, 1983, 47(4): 317 – 339.

[16] 李树珩. 家鸽的习性 [J]. 当代畜禽养殖业, 1995(9): 23 – 24.

[17] Gill F B. Ornithology (Third Edition) [M]. New York: W. H. Freeman and Company, 2007.

[18] Dial T R, Carrier D R. Precocial hindlimbs and altricial forelimbs: partitioning ontogenetic strategies in mallards (*Anas platyrhynchos*) [J]. Journal of Experimental Biology, 2012, 215(Pt 21): 3703.

[19] Rayner J M V. Form and function in avian flight [M]. Current Ornithol, 1988, 5: 1 – 66.

[20] Dial K P, Randall R J, Dial T R. What use is half a wing in the ecology and evolution of birds? [J]. BioScience,

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

2006,56(5): 437 - 445.

[21] Heers A M, Tobalske B W, Dial K P. Ontogeny of lift and drag production in ground birds [J]. J Exp Biol, 2011, 214(5): 717 - 725.

[22] Fernandez G, Lank D B. Variation in the wing morphology of western sandpipers (*Calidris mauri*) in relation to sex, age class, and annual cycle [J]. Auk, 2007, 124(3): 1037 - 1046.

[23] Saino N, Rubolini D, Ambrosini R, et al. Sex-and age-dependent morphology and selection on wing shape in the barn swallow *Hirundo rustica* [J]. Journal of Avian Biology, 2017, 48: 1 - 10.

[24] Jouventin P, Weimerskirch H. Satellite tracking of wandering albatrosses [J]. Nature, 1990, 343(6260): 746 - 748.

[25] Savile D B O. Adaptive evolution in the avian wing [J]. Evolution, 1957, 11(2): 212 - 224.

Postnatal Ontogenetic Allometry of Wing Morphology of Pigeon

Sun Yuchen Kang Zheng Zhang Zihui

(College of Life Sciences, Capital Normal University, Beijing 100048)

Abstract

Morphological parameters such as wing span, aspect ratio and wing loading are critical to wing performance, and thus influence flight behaviors of birds. In the present study, we conduct preliminary work on the allometric analysis of the wing morphology during postnatal ontogeny in pigeon, an altricial bird species. The results show that the wing span and wing area show significant positive allometry in relation to body mass. Wing area grows rapidly during the first month and wing span maintains rapid growth until the early stage of young pigeon. Correspondingly, the aspect ratio tends to increase till adult; the wing loading presents sudden decrease before fledging and then remains steady in the following period. These morphological variations reflect differences in wing shape, flight style and flight distance between young and adult pigeons.

Key words: pigeon, wing loading, aspect ratio, allometry.

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net