

莲花山云南柳莺的孵卵行为*

毕中霖 孙悦华** 贾陈喜 蒋迎昕

(中国科学院动物研究所 北京 100080)

摘要: 2002年6~7月,在甘肃省莲花山自然保护区对云南柳莺的孵卵行为进行了研究。结果表明,雌鸟孵卵的日活动期为 (800.5 ± 42.8) min ($n = 15$),每天离巢 (32.7 ± 3.9) 次($n = 15$),每次离巢时间 (6.6 ± 1.8) min ($n = 599$),每次坐巢时间 (18.4 ± 9.2) min ($n = 583$),坐巢率为 $(73.1 \pm 1.9)\%$ 。雌鸟每次坐巢时间和离巢时间的长度均与气温显著相关。日活动期雌鸟在巢的平均卵温为 32.3°C ,夜晚的平均卵温为 32.7°C 。整个孵卵期卵温在发育临界值 28°C 以上的时间比例为 92.7% 。在孵卵后期卵温有逐渐上升的趋势。

关键词: 云南柳莺;孵卵行为;卵温;莲花山

中图分类号:Q958.1 文献标识码:A 文章编号:0250-3263(2003)06-33-04

Observation on the Incubating Behavior of the Chinese Leaf Warbler *Phylloscopus yunnanensis* at Lianhuashan, Gansu

BI Zhong-Lin SUN Yue-Hua JIA Chen-Xi JIANG Ying-Xin

(Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China)

Abstract: The incubating behavior of two females of the Chinese Leaf Warbler *Phylloscopus yunnanensis* was observed in June and July 2002 at the Lianhuashan Natural Reserve in Gansu Province of China. The length of activities averaged 800.5 ± 42.8 min per day and 32.7 ± 3.9 times of the recess per day. The duration of period-off and period-on was 6.6 ± 1.8 min and 18.4 ± 9.2 min, respectively. The constancy of incubating was $(73.1 \pm 1.9)\%$. Egg temperature averaged 32.3°C in daytime and 32.7°C at night. During the whole incubation period, egg temperature was for 92.7% time above 28°C . The duration of period-off and period-on was correlated with the ambient temperature. The average temperature of eggs tended going up in the late period of incubation.

Key words: Chinese Leaf Warbler; Incubating behavior; Egg temperature; Lianhuashan

鸟类在孵卵过程中坐巢和离巢常按一定规律交替进行,即孵卵节律^[1]。鸟类孵卵期间的能量消耗与育雏期基本相当,有时甚至更大,特别是单亲孵卵的鸟类^[2]。因此孵卵期的繁殖投资会影响鸟类某些生活史特征的进化,如窝卵数、繁殖窝数以及二次繁殖的可能性等^[3]。鸟类的孵卵节律作为鸟类繁殖生物学的重要一环,在国际上颇受重视。目前我国鸟类孵卵行为的研究相对较少,绝大多数鸟类的孵卵节律

资料尚属空白。云南柳莺(*Phylloscopus yunnanensis*)目前已知仅在中国的东部和中部山区繁殖^[4,5],李世广等曾经报道过云南柳莺的繁

* 中国科学院西部开发项目(No. KZCX1-10-06);中国科学院知识创新工程领域前沿项目;

** 通讯作者, sunyh@panda.ioz.ac.cn;

第一作者简介 毕中霖,男,27岁,博士研究生;研究方向:鸟类学。

收稿日期:2003-03-02,修回日期:2003-08-15

殖习性^[6],但有关孵卵行为尚未有研究。

1 研究地区与方法

研究于2002年6~7月在甘肃省莲花山自然保护区沙河滩保护站进行。该地区的自然概况已有描述^[7]。

研究中采用 Gemini Data Loggers (UK) Ltd 公司生产的 Tinytalk II 型温度自动记录器 (data logger) 监测云南柳莺的孵卵行为。发现巢后取其中1卵,用石蜡灌注制作假蛋,内部植入温度探测头,探测头位于蛋壳下面约1 mm处,将假蛋固定在巢中,并通过1.5 m的数据线与温度自动记录器相连。温度自动记录器一次设定后可连续记录1 800次,设定温度记录的时间间隔为50 s,每天到巢边用笔记本电脑下载数据。为减少对孵卵亲鸟的干扰,收取数据尽量选择在亲鸟离巢的时间。环境温度亦通过温度记录器记录,时间间隔为1 h。

日活动期 (active day) 指亲鸟每天第一次离巢与最后一次进巢之间的时间长度^[8],夜间孵卵周期为亲鸟每天最后一次回巢与第一次离巢之间的时间。坐巢时间指亲鸟回到巢内到下一次离巢之间的时间,而两次坐巢之间的时间为离巢时间。在巢率 (attentiveness) 指亲鸟整个日活动期在巢时间的比率。孵卵亲鸟每小时离巢的次数通过 Conway 的公式^[3]计算: $2[60/(\text{坐巢时间均值} + \text{离巢时间均值})]$ 。研究地区日出、日落的时间通过美国 GARMIN 公司生产的

GPS II Plus 获得。

2 结果

2.1 繁殖状况 在海拔2 850 m的云冷杉针叶林中发现云南柳莺巢3个,均位于地面,侧面开口。巢1在路边斜土坡上的草丛内;巢2和巢3位于灌丛根部。巢1于6月24日发现,巢中1卵,当日装入温度自动记录器,6月25日弃巢;巢2和巢3分别于6月25、27日发现,已进入孵卵阶段,窝卵数均为4。卵的平均量度长径为1.39 cm,短径为1.11 cm,重量为0.88 g。云南柳莺为雌鸟单亲孵卵,雄鸟一般在巢周围活动;当收取数据惊扰了孵卵雌鸟时,雄鸟和雌鸟均会在附近发出惊叫。巢2于7月2日孵出1只雏鸟,7月3日另外2枚卵孵出。巢3于7月7日孵出2只雏鸟,1卵未孵出,被抛于巢外。

2.2 日活动期 孵卵期云南柳莺一般在早上(6:02 ± 0:10)时(日出后 7.3 ± 9.3 min, $n = 17$)开始活动;傍晚(19:26 ± 0:41)时(日落之前 57.3 ± 40.5 min, $n = 17$)结束活动,日活动期长度平均为(800.5 ± 42.8) min ($n = 15$) (表1)。从表1看出,巢2雌鸟开始活动较早,结束活动较晚,日活动期明显长于巢3。两只雌鸟日出后开始活动的时间没有显著性差异 ($t = -1.13, P = 0.276$),而日落前结束活动的时间 ($t = 3.77, P = 0.002$) 以及日活动期长度具有明显的差异 ($t = 3.75, P = 0.002$)。

雌鸟开始活动时间与前天夜晚平均气温的

表1 云南柳莺雌鸟日活动时间比较

雌鸟	开始活动时间在日出后 (min)	结束活动时间在日落前 (min)	日活动期 (min)
巢2	4.3 ± 9.7 ($n = 7$)	27.6 ± 15.3 ($n = 7$)	835.6 ± 18.0 ($n = 6$)
巢3	9.4 ± 8.9 ($n = 10$)	73.5 ± 33.9 ($n = 10$)	782.0 ± 31.5 ($n = 9$)
平均	7.3 ± 9.3 ($n = 17$)	57.3 ± 40.5 ($n = 17$)	800.5 ± 42.8 ($n = 15$)

Pearson 相关性分析表明,前夜的气温低,雌鸟倾向于在第二天较早开始活动,但相关性不显著 ($r = 0.439, P = 0.261, n = 11$)。结束活动时间、日活动期的长度与当天日活动期内的平均气温没有相关性 ($r = 0.263, P = 0.430, n = 11$; r

$= -0.20, P = 0.56, n = 11$)。

雌鸟日出后开始活动的时间与日落前结束活动的时间没有明显的相关性 ($r = 0.03, P = 0.93, n = 15$);但偏相关分析表明两者与活动期的长度相关性显著 ($r = 0.975, P < 0.05, n =$

12; $r = 0.999, P < 0.05, n = 12$ 。

2.3 孵卵节律 根据完整的日活动数据,雌鸟每天离巢(32.7 ± 3.9)次($n = 15$),每次离巢时间为(6.6 ± 1.8)min ($n = 599$),每次坐巢时间为(18.4 ± 9.2)min ($n = 583$)。两只雌鸟坐巢时间的长度没有显著差异(Mann-Whitney Test: $Z = 1.376, P = 0.169$),而离巢时间的长度差异显著($Z = 2.949, P = 0.003$)。雌鸟的在巢率为(73.1 ± 1.9)%,两只雌鸟没有显著差异($t = 0.08, P = 0.94, df = 16$)。

将雌鸟的日活动期以 3 h 为间隔划分为 5 个时间段,分别计算各时间段的离巢、坐巢时间(表 2)。结果表明,雌鸟早晚两个时间段的离巢时间较短,14:30~17:30 时的离巢时间最长,不同时间段的离巢、坐巢时间差异显著($\chi^2 = 79.52, P = 0.00, df = 4; \chi^2 = 11.37, P = 0.02, df = 4$)。

另外,雌鸟每天的离巢频次及离巢时间与当天的气温没有明显的相关性($r = -0.278, P = 0.408, n = 11; r = 0.110, P = 0.748, n = 11$);而雌鸟每次坐巢、离巢时间的长度均与气温显著相关($r = 0.376, P = 0.002; r = 0.564, P = 0.00$);气温上升,平均每次坐巢、离巢时间加长,离巢次数减少($r = -0.265, P = 0.032$)。

表 2 云南柳莺孵卵雌鸟日活动期不同时间段的离巢、坐巢时间

时间段	离巢时间 (min)			坐巢时间 (min)		
	平均值	标准差	n	平均值	标准差	n
5:30~8:30	5.5	1.4	127	16.0	6.6	122
8:30~11:30	6.6	1.5	138	17.2	7.0	137
11:30~14:30	7.0	1.5	128	18.5	7.7	134
14:30~17:30	7.3	1.8	126	20.1	11.3	126
17:30~20:30	6.3	2.5	80	21.7	13.5	64

2.4 孵卵温度 整个孵卵过程中,日活动期内雌鸟在巢的平均卵温为(32.3 ± 2.8) $^{\circ}\text{C}$ ($n = 12813$),离巢的平均卵温为(29.9 ± 3.1) $^{\circ}\text{C}$ ($n = 4741$);夜晚的平均卵温为(32.7 ± 2.1) $^{\circ}\text{C}$ ($n = 12977$)。分析卵温在 28 $^{\circ}\text{C}$ 以上的时间比例,雌鸟在巢时为 92.8%,离巢时为 79.1%,夜晚达到 99.7%,平均为 92.7%。无论日活动期还

是夜晚,两只雌鸟在巢时的平均卵温都存在显著差异($Z = 34.45, P < 0.05; Z = 17.54, P < 0.05$);而离巢时的平均卵温没有显著差异($Z = 0.823, P = 0.410$)。孵卵温度在孵卵期有逐渐上升的趋势,最后 3 天白天、夜晚的平均卵温皆显著高于孵卵前期(Mann-Whitney Test: $Z = 38.35, P < 0.05; Z = 68.77, P < 0.05$)。

3 讨论

日活动期的长度取决于雌鸟开始活动和结束活动的时间。Haftorn 发现随着环境温度的升高,戴菊(*Regulus regulus*)雌鸟倾向于更早开始活动,从而使日活动期延长^[9]。而作者的结果表明,环境温度对云南柳莺日活动期的长度没有显著影响;而前夜的气温低,云南柳莺雌鸟倾向于在第二天较早开始活动。可以推测夜晚的气温低,可能会使云南柳莺雌鸟维持卵温的能量消耗加大,从而第二天更急于出巢取食补充能量。

雌鸟孵卵过程中会根据天气的变化调整自己的行为,使卵温保持在适宜的范围内^[10]。虽然云南柳莺雌鸟孵卵的在巢率稳定,出巢频次和出巢时间与当天气温关系不大,但其日活动期内不同时间段的离巢、坐巢时间具有明显的差异。在温度较低的早晚,雌鸟的出巢频次高;中午的温度较高,雌鸟相应降低了出巢频次,并增加了每次坐巢、离巢的时间。作者认为云南柳莺雌鸟可以在保持在巢率稳定的基础上,根据环境温度的变化,调整出巢频次及出巢时间,保证胚胎的正常发育。

Conway 认为孵卵亲鸟出巢采取频次少而时间长的策略更为有利,因为它可以减少亲鸟重复暖卵的次数,降低亲鸟的能耗;但是长时间的离巢常使卵温下降到生理临界温度以下,影响胚胎的正常发育^[3]。一般认为,胚胎发育所需的最低温度为 28 $^{\circ}\text{C}$ ^[11,12],云南柳莺 2 只雌鸟在巢时的平均卵温差异较大,而离巢时差异并不大。卵温在整个孵卵期 92.7% 的时间维持在 28 $^{\circ}\text{C}$ 以上,雌鸟离巢时的平均值为 29.9 $^{\circ}\text{C}$,最小值为 19.8 $^{\circ}\text{C}$ 。说明云南柳莺离巢时卵温

下降的程度并不剧烈,可以很快恢复到临界温度以上。云南柳莺的卵温随孵卵期逐渐升高,这种模式在很多鸟类中已有发现^[10,13],一般认为是由于孵化过程中胚胎代谢所产生的热量造成的^[3],且夜晚亲鸟在巢时卵温上升的趋势更为明显。

与同在莲花山繁殖的甘肃柳莺(*P. kansuensis*)和淡眉柳莺(*P. humei*)相比,云南柳莺的日活动期较短,而平均坐巢、离巢时间较长,每小时的高巢次数较少(表3)。造成不同物种之间孵卵节律差异的原因有很多解释,主

要因素包括巢捕食风险(nest predation)、环境温度以及巢址,另外还与亲鸟体重、配偶喂食(mate feeding)频次、食性和取食策略有关^[3]。这三种柳莺的体型相差不大,在孵卵期间皆未观察到雄鸟喂食现象,其孵卵节律的差异可能来源于其它因素。离巢频繁会增加捕食风险,甘肃柳莺每小时的高巢次数大于云南柳莺和淡眉柳莺,这可能与其巢址在树枝或灌木上而相对安全有关。目前缺乏关于上述柳莺食性、捕食压力等方面的研究资料,其原因需要更为深入的研究来解释。

表3 莲花山三种柳莺体重、孵卵节律和巢址特征

种名	体重(g)	日活动期(min)	坐巢时间(min)	离巢时间(min)	在巢率(%)	每小时高巢次数	巢址	文献
云南柳莺 <i>P. yunnanensis</i>	6.1	803.5	18.4	6.6	73.1	4.8	地面	本研究
甘肃柳莺 <i>P. kansuensis</i>	6.4	852.3	9.5	5.9	-	7.4	树枝或灌丛上	孙悦华(2002)
淡眉柳莺 <i>P. humei</i>	6.3	833.2	12.7	5.3	72.0	6.7	地面	毕中霖等(待发表)

致谢 感谢莲花山自然保护区管理局、英国 BP Conservation Programme 的大力支持和 Siegfried Klaus 博士协助提供温度自动记录器。

参 考 文 献

- [1] 郑光美. 鸟类学. 北京: 北京师范大学出版社, 1995.
- [2] Williams. Energetics of avian incubation. In: Carey C, ed. Avian Energetic and Nutritional Ecology. New York: Chapman and Hall, 1996. 375 ~ 416.
- [3] Conway C J, Martin T E. Evolution of passerine incubation behavior: influence of food, temperature, and nest predation. *Evolution*, 2000, **54**(2): 670 ~ 685.
- [4] MacKinnon J, Phillipps K, He F Q. A Field Guide to the Birds of China. Oxford: Oxford University Press, 2000.
- [5] Alström P, Olsson U, Colston P R. A new species of *Phylloscopus* warbler from central China. *Ibis*, 1992, **134**: 329 ~ 334.
- [6] 李世广, 杨向明, 武建勇. 中华叶柳莺的繁殖习性. 四川动物, 1998, **17**(1): 43 ~ 44.
- [7] 孙悦华, 毕中霖, 贾陈喜等. 莲花山甘肃柳莺(*Phylloscopus kansuensis*)的声谱分析和繁殖记录. 动物学杂志, 2002, **37**(5): 62 ~ 65.
- [8] Morton L M, Pereyra M E. The regulation of egg temperature and attentiveness patterns in the dusky flycatcher(*Empidonax oberholseri*). *The Auk*, 1985, **102**: 25 ~ 37.
- [9] Haftorn S. Egg-laying and regulation of egg temperature during incubation in the Goldcrest *Regulus regulus*. *Ornis Scandinavica*, 1978, **9**: 2 ~ 21.
- [10] Afton A D. Incubation temperature of Northern Shoveler. *Can J Zool*, 1979, **57**: 1 052 ~ 1 056.
- [11] Drent R H. Incubation. In: Farner D S, King J R, eds. Avian Biology, vol. 5. New York: Academic Press, 1975. 333 ~ 420.
- [12] Webb D R. Thermal tolerance of avian embryos: a review. *The Condor*, 1987, **89**: 874 ~ 898.
- [13] Steven F W, Nicolaas A M V. Patterns of Wood Duck nest temperature during egg-laying and incubation. *The Condor*, 1997, **99**: 963 ~ 969.