

乌鸫的繁殖行为与坐巢行为初步观察

程亚林^{①②} 黄族豪^{②*}

① 安徽大学生命科学学院 合肥 230039; ② 井冈山大学生命科学学院 江西 吉安 343009

摘要:于2009年3~7月、2010年3~6月,采用焦点动物观察法和全事件行为记录法对乌鸫(*Turdus merula*)的孵卵及育雏行为进行了研究。结果表明,乌鸫是雌鸟孵卵,在孵卵期出现卵损失现象,具补卵行为;孵卵前期与后期的坐巢行为存在差异,且其坐巢时间、频次和坐巢率有随孵卵数递增的趋势。双亲育雏但以雌鸟为主,喂食模式3种:雌鸟喂食、雄鸟喂食、雄鸟将食物递给雌鸟由雌鸟喂食。随着雏鸟日龄的增长,喂食次数增多,暖雏行为减少,至育雏后期未观察到暖雏行为。为权衡孵卵期和育雏前期的能量分配,乌鸫在孵卵期及育雏前期分别采取时间长而频次少和时间短而频次多的坐巢策略。

关键词:乌鸫;繁殖行为;坐巢行为;补卵;坐巢策略

中图分类号:Q958 文献标识码:A 文章编号:0250-3263(2012)04-41-07

Breeding and Nest-sitting Behavior of Blackbirds *Turdus merula*

CHENG Ya-Lin^{①②} HUANG Zu-Hao^{②*}

① School of Life Science, Anhui University, Hefei 230039;

② School of Life Science, Jinggangshan University, Ji'an, Jiangxi 343009, China

Abstract: The incubation and brooding behavior of Blackbirds (*Turdus merula*) was observed with focal animal sampling and all occurrence recording methods in Ji'an, Jiangxi Province in two periods: from March to July 2009, and from March to June 2010. The results showed that the female was responsible for incubating. Blackbirds appeared a phenomenon of egg loss and had the egg supplement behavior in the incubation duration. The nest-sitting behavior among earlier stage and later stage of the incubation duration was discrepant, and which had an increasing trend with the increasing of incubation size respectively. Both parents brooding. Three feeding models were observed; female feeding, male feeding and female feeding with the food male brought. Although the feeding frequency increased and the warming reduced along with the growth of nestlings, warming behavior was not observed in the later stage of nestling duration. Blackbird adopted the longer time but less frequency nest-sitting strategy in the incubation duration and the shorter time but more frequency in the earlier stage of nestling duration, in order to get a trade-off about the distribution of the energy in nest-sitting in these two periods.

Key words: Blackbird *Turdus merula*; Breeding behavior; Nest-sitting behavior; Egg supplement; Nest-sitting strategy

鸟类的繁殖行为主要由性选择、发情交配、营巢产卵、孵卵和育雏5个行为过程构成。性选择、发情交配和营巢产卵等行为是鸟类繁殖的基础,而在完成卵的孵化和雏鸟的生长发育过程中,稳定的热环境是必要条件^[1-5],因此孵卵和育雏行为是保证鸟类繁殖成功的重要因

基金项目 江西省自然科学基金项目(No. 2009GZN0075),江西省教育厅科技项目(No. GJJ11529),井冈山大学大学生创新性实验计划项目;

* 通讯作者, E-mail: hzhow@163.com;

第一作者介绍 程亚林,男,硕士研究生;研究方向:动物生态学; E-mail: chengyalin001@163.com。

收稿日期:2011-12-12,修回日期:2012-02-28

素。在孵卵期和育雏期,坐巢行为给卵和雏鸟提供了稳定的热环境,使卵温不低于“生理零温度” 25°C ^[6-7],维持雏鸟恒定的体温,保证了较高的繁殖成功率。

乌鸫(*Turdus merula*)隶属雀形目鸫科,适应各种栖息地,已成为横跨欧亚大陆分布最广泛的雀形目鸟类之一,常见于中国大部分林地、公园及园林,是农林益鸟。在江西省吉安市是常见的留鸟^[8]。但由于人类对环境的破坏,林地的不断破碎化,乌鸫于2009年被列入《世界自然保护联盟》(IUCN)国际鸟类红皮书。有关乌鸫的繁殖,早期国内有不少记述和初步观察^[9-11],欧洲和澳洲乌鸫指名亚种的繁殖成功率与繁殖力也多有报道^[12-15]。近年来,蔡建华、罗俊等和徐玉梅分别对其繁殖习性、巢址选择及食性做了一些描述性研究^[16-18];周立志等^[19]报道了乌鸫的巢空间资源利用特点、护雏行为以及雏鸟生长模式;Lu^[20]对高海拔地区乌鸫的繁殖生态进行了阐述,并与国内外低海拔乌鸫的繁殖参数进行对比,得出了高海拔乌鸫的繁殖对策;国外则着重于乌鸫的警戒行为、繁殖对策和卵大小的雌雄异形研究^[21-23]。有关乌鸫孵卵期孵卵数对坐巢行为的影响,以及孵卵期与育雏期坐巢策略的选择问题尚未见报道。本文通过对孵卵和育雏行为的观察,在离巢觅食策略的基础上提出坐巢策略。研究工作于江西省吉安市的丘陵地区进行。

1 研究地区及研究方法

1.1 研究区域的自然概况 本研究于2009年3~7月和2010年3~6月在江西省吉安市丘陵地区($\text{N}25^{\circ}58' \sim 27^{\circ}57'$, $\text{E}113^{\circ}46' \sim 115^{\circ}56'$)进行。地处赣江中游,罗霄山脉中段。气候温和、日照充足、雨量充沛,年平均气温为 $17.1 \sim 18.6^{\circ}\text{C}$,年平均降水量 $1\,487\text{ mm}$ 。具四季分明、雨热同季、无霜期长等气候特点,对鸟类的生长繁殖十分有利^[24]。

1.2 研究方法 依据《中国鸟类图鉴》^[25]中辨别乌鸫雌雄的形态描述区分性别:雄鸟上体为黑色,下体为黑褐色;雌鸟上体为黑褐色,背部

较浅,下体为浅栗色,缀以黑褐色纵纹。按时间顺序对研究中发现的巢进行编号。以周立志等^[19]的结果为参考,以7 d为限把孵卵期分为前期和后期,按雏鸟体重曲线的拐点6 d为时将育雏期分为前期和后期。在距离巢树10 m左右选择适宜观察的隐蔽场所,使用10倍双筒望远镜,采用焦点动物观察法和全事件行为记录法^[26-27],对乌鸫在孵卵期与育雏期的繁殖行为进行观察和记录。雏鸟的长度采用广陆数字测控股份有限公司生产的电子数显卡尺测量(0.01 mm),用上海精密科学仪器有限公司生产的电子天平称量雏鸟的重量(0.1 g)。

2009年重点观察了4个巢,于每天6:00~18:00时12 h不间断观察,记录乌鸫的卵损失量,坐巢行为的发生时间、持续时间及频次,喂食频次及食性,亲鸟出入巢路径及警戒性,雏鸟生长发育等相关内容。2010年对3个刚产完满窝卵的巢(窝卵数为5枚)进行人为去卵实验,分别去卵1枚、2枚和3枚,以观察乌鸫在卵损失的情况下是否具有补卵行为。本文将补卵行为分为补满窝和补产一窝,孵卵数=窝卵数-卵损失。

2 结果

2.1 孵卵

2.1.1 卵损失与补卵 乌鸫日产1枚卵,平均窝卵数为 (5.14 ± 0.92) (4~6)枚($n=14$),在孵卵期具有卵损失的现象,一般损失1~2枚(表1),均属自然卵损失,非人为去卵。

在人为去卵实验中,发现去卵1枚和2枚的2个巢继续孵卵,而去卵3枚的巢被遗弃,且3巢中均未见有补满窝卵行为,即亲鸟经卵损失后进行的补齐窝卵数且继续孵卵的现象。但在整个研究中却观察到,有2巢产卵较早的乌鸫(产卵时间分别为3月18日和3月20日),因卵损失严重(窝卵数6枚、卵损失3枚)而选择了补产一窝的行为,即亲鸟在第一窝卵破坏严重而弃卵后,在同一巢中产第二窝卵的行为。

2.1.2 孵卵行为 产下满窝卵后,亲鸟正式开始孵卵,由雌鸟承担,雄鸟主要是负责巢区的警

表 1 乌鸫孵卵期与育雏期的坐巢情况

Table 1 The nest-sitting situation in incubation and nestling duration

观察时间 Observing time	巢号 Nest number	窝卵数 (E) Clutch size	卵损失 Egg loss (E)	孵卵数 Incubation size (E)	坐巢时间 Nest-sitting time (h)	坐巢次数 Nest-sitting frequency (F)	坐巢率 Nest-sitting rate (%)		
		窝雏数 (B) Blood size							
孵卵期 Incubation duration	前期 Earlier stage	①	5 E	0	5	10.58	30	88.14	
		③	6 E	2	4	9.26	24	77.20	
		②	5 E	1	4	9.65	26	80.44	
		⑤	5 E	2	3	8.66	17	72.20	
		平均 Mean	5.25 ± 0.43 E	1.25 ± 0.83	4.00 ± 0.71	9.54 ± 0.70	24.25 ± 4.71	79.50	
	后期 Later stage	②	5 E	1	4	8.68	14	72.31	
		⑤	5 E	2	3	8.26	6	68.80	
		平均 Mean	5 E	1.50 ± 0.50	3.50 ± 0.50	8.47 ± 0.21	10.00 ± 3.27	70.55	
		前期 Earlier stage	①	4 B	—	—	5.45	36	45.45
			③	3 B	—	—	5.51	33	45.91
平均 Mean	3.50 ± 0.50 B		—	—	5.48 ± 0.03	34.15 ± 1.50	45.68		
后期 Later stage	①	4 B	—	—	0.28	3	下雨		
	③	3 B	—	—	0.35	3	Rain		

“—”表示此参数不存在,“E”、“B”和“F”分别代表单位“枚”、“雏”和“次数”。

“—” signify the data is inexistent. E, B and F stand for Egg, Brood and Frequency respectively.

戒和雌鸟的安全以及食物供应。产卵期和孵卵期雌鸟都有坐巢行为,但孵卵期坐巢的功能是孵卵和保护卵,而产卵期是为了产卵和保护卵,且产卵期与孵卵期相比,其坐巢行为次数少,时间又短。孵卵前期记录和计算的平均坐巢时间为(9.54 ± 0.70)h(8.66 ~ 10.58 h) (n = 4),坐巢频次为(24.25 ± 4.71)次(17 ~ 30次) (n = 4),坐巢率为79.50% (72.20% ~ 88.14%) (n = 4);孵卵后期坐巢时间为(8.47 ± 0.21)h(8.26 ~ 8.68 h) (n = 2),坐巢频次为(10.00 ± 3.27)次(6 ~ 14次) (n = 2),坐巢率为70.55% (68.80% ~ 72.31%) (n = 2)。比较孵卵前期与后期亲鸟的这3个对应参数,发现在后期明显减小(表1)。

2.2 育雏行为及雏鸟生长

2.2.1 暖雏与喂食

乌鸫经13 ~ 14 d的孵卵期出雏,窝雏数为(3.75 ± 0.83)(3 ~ 5雏) (n = 8),有2巢属于补产一窝。通过对其中2个巢(非补卵)的雏鸟进行观察和记录,发现乌鸫的雏鸟是由雌雄双亲共同喂食,喂食模式有3种:雌鸟喂食、雄鸟喂食以及雄鸟将食物递给雌

鸟由雌鸟喂食,主要以蚯蚓、昆虫等无脊椎动物为食,随着雏鸟日龄的增长,亲鸟喂食次数明显增多。在育雏前期,雌鸟很少出去觅食,但每次觅食回来喂食后都会入巢暖雏,且暖雏时间长,维持雏鸟的正常体温;雄鸟也会暖雏,暖雏时间短且次数少,但觅食次数多。亲鸟最长暖雏时间为55 min,最短为1 min。在育雏后期,双亲已不再暖雏,但下雨时,亲鸟会展翅为雏鸟遮风挡雨,以免雏鸟淋湿。表1显示,2个巢的亲鸟暖雏时间相差很小,同一巢乌鸫孵卵期的坐巢时间较育雏期的暖雏时间相对要长。

在雌鸟暖雏期间,觅食回来的雄鸟将食物交给雌鸟,由雌鸟喂食;或者,雄鸟入巢区,发出一声鸣叫,雌鸟听到后,马上离巢,雄鸟通过大约1 min的观察后才入巢喂食。有时双亲一起觅食回来,多是雄鸟先到巢区,但不入巢,只是观察周围环境,非常谨慎,当雄鸟认为安全时,才入巢喂食或交给雌鸟喂,而雌鸟则是直接飞入巢中喂食。每当雏鸟饥饿时,会发出“jié-jié”的叫声,亲鸟听到后马上赶到巢区入巢喂食。

2.2.2 雏鸟生长发育 在育雏期,对①号与③号巢2窝雏鸟的全长、翼长、跗跖长、喙峰长及体重这些生长参数进行了测量。如图1、图2所示,雏鸟的跗跖长和喙峰长的增长较缓慢,2参数的增长率相当且基本保持不变;而全长和翼长的增长较快,但这2参数的增长率也相当

且较恒定。雏鸟体重增长快,但增长率有所变化,在雏鸟出飞前几天其体重有所下降,且出飞前第3天骤然下降,经过两天调整,恢复到出飞时的体重。此现象目前在乌鸫的研究中并未见报道。从总的发育过程来看,乌鸫雏鸟的发育模式比较固定,不存在补偿性生长。

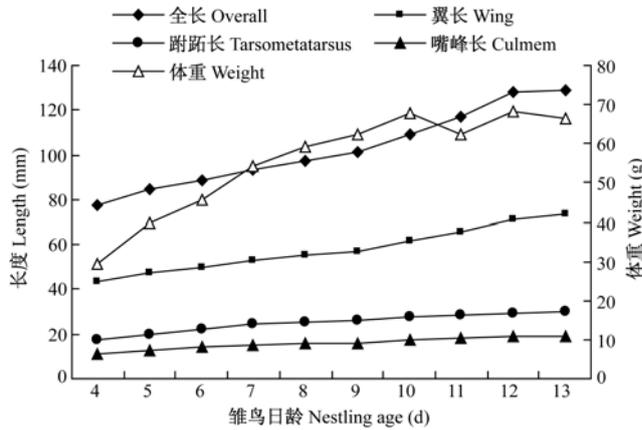


图1 ①号巢雏鸟的生长参数

Fig. 1 The growth parameters of nestling in the first nest

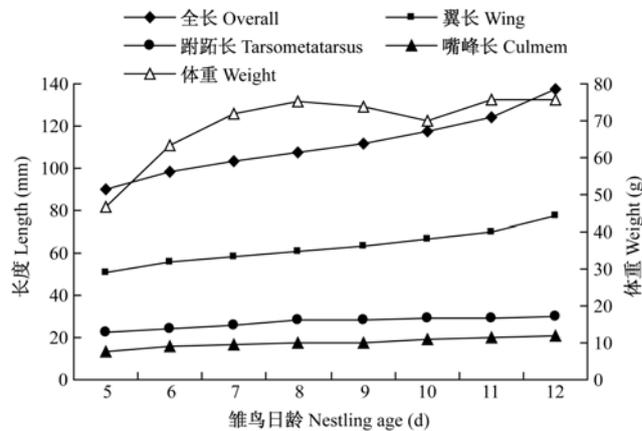


图2 ③号巢雏鸟的生长参数

Fig. 2 The growth parameters of nestling in the third nest

2.3 警戒行为 整个繁殖期内,乌鸫的领域性不强,未见有种内和种间竞争,且领域面积很小,在其巢区还发现其他鸟类筑巢,如树麻雀 (*Passer montanus*)。但其警戒性非常强,尤其是育雏期,且雄鸟比雌鸟谨慎得多,主要表现在亲鸟的出入巢路径及亲鸟对入侵者的反应两个方面。

观察中发现,雌鸟与雄鸟的入巢和出巢路径差异较大。乌鸫的入巢和出巢路径共有3~4种;雌鸟选择所有路径,但多趋向于比较暴露的路径;而雄鸟选择其中比较隐蔽且安全的1~2种,且比较固定。

当双亲离巢觅食时,若有其他鸟在巢区喧哗,双亲会回巢区观察,不立即入巢,待安全后

才入巢或离开巢区继续觅食。位于道路旁比较暴露的巢,亲鸟对道路上过往的行人没有强烈的反应,不易惊飞;距道路较远的树林巢,一旦有人经过或接触巢树,则亲鸟反应非常强烈,会立即飞离巢但不离开巢区,或从觅食处飞往巢区的其他树上,对入侵者发出“jiè-jiè”的急促惊叫声,甚至会以排粪便或俯冲等方式进行攻击,直到入侵者离开为止。

3 讨 论

3.1 卵损失与补卵行为 由于江西吉安丘陵地区气候温和、食物充足,所以食物的获得性、亲代投入等因素不会限制鸟类补卵行为的产生,反而有利。在整个研究中只发现了2巢产卵较早的乌鸫(3月中旬)具有补产一窝卵的行为,属于补卵行为,此现象也见于其他鸟类,如白鹭(*Egretta garzetta*)^[28]和东方白鹳(*Ciconia boyciana*)^[29]等。虽然这一行为存在种种风险,但能增加繁殖个体的适合度,与鸟类的二次繁殖具有相似性^[30-33]。而那些产卵较晚的巢(3月底至4月初),却未发现这一现象。这表明补产一窝卵的行为与繁殖迟早有关,即繁殖早的鸟补产一窝卵的可能性大。

结合孵卵前期所做的人为去卵实验,我们可以推断卵损失对补卵可能存在两方面的影响:①当实际卵损失量与乌鸫正常卵损失量(1~2枚)相当时,继续孵卵,不补满窝卵;②而实际卵损失量超过正常卵损失量时,根据繁殖迟早和繁殖投入,乌鸫亲鸟有两种选择,即弃巢结束繁殖或补卵。目前缺乏上述鸟类卵损失和补卵的研究资料,本文也只分析了乌鸫的数据,且样本量较小,因此关于卵损失对补卵行为的影响还需更为深入的研究来解释。

3.2 孵卵数与坐巢行为 乌鸫在产卵期、孵卵期和育雏期均有坐巢行为,但由于受到窝卵数、窝雏数、食物、温度以及亲代投资等因素的影响,每个时期亲鸟所采取的坐巢行为存在差异,且在种内不同雌鸟之间也存在差异^[34]。

孵卵数为窝卵数与卵损失之差,是窝卵数和卵损失综合作用的结果。若将孵卵期的①号

巢(窝卵数5、卵损失0、孵卵数5、坐巢率88.14%)、②号巢(窝卵数5、卵损失1、孵卵数4、坐巢率80.44%)和⑤号巢(窝卵数5、卵损失2、孵卵数3、坐巢率72.20%)的坐巢情况进行对比,可知,3巢窝卵数相同,而卵损失不同,导致孵卵数不同,从而使坐巢行为产生了差异;若对比③号巢(窝卵数6、卵损失2、孵卵数4、坐巢率77.20%)和⑤号巢,可发现,2巢卵损失相同,而窝卵数不同,导致孵卵数不同,同样使坐巢行为存在差异;若比较②号巢和③号巢,虽然它们的窝卵数和卵损失都不同,但孵卵数相同,2巢坐巢差异很小,基本相当。上述的对比分析表明,乌鸫孵卵期的坐巢行为受孵卵数影响,坐巢时间、频次和坐巢率有随孵卵数递增的趋势(表1)。

3.3 坐巢策略 鸟类孵卵期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^[35]。孵卵时雌鸟不仅要为维持适宜的卵温提供能量,还需离巢觅食以维持自身生存,故孵卵期亲鸟形成了一定的离巢觅食策略^[36-38];育雏前期的雏鸟体温调节能力差且无觅食能力,双亲不仅要利用暖雏来调节雏鸟的体温,还要以觅食来维持自身和雏鸟的生存。因此为了权衡孵卵期和育雏前期的能量分配,乌鸫在孵卵期与育雏前期发展了不同的坐巢策略:

①孵卵期采取时间长而频次少的坐巢策略。这种策略能使卵在稳定的热环境中进行正常的胚胎发育,而且能有效减少雌鸟重复孵卵的次数,从而减少不必要的能量消耗;但同时可能由于坐巢时间太长使雌鸟自身没有充足的时间觅食,导致能量消耗大而补充少,影响亲鸟的身体状况,以致影响后期的繁殖投入。可是对于单亲孵卵、双亲育雏的鸟类来说,育雏期有雄鸟共同育雏,雌鸟的繁殖投入减少,即雌鸟在孵卵期的能耗可在育雏期得到缓和。

②育雏前期采取时间短而频次多的坐巢策略。虽然育雏前期的雏鸟体温调节能力差,主要依靠亲鸟的暖雏行为,但雏鸟仍能利用一些行为调节方式来减少散热,如蜷缩和相互紧靠,

且能从食物中吸收热量。因此,亲鸟减少暖雏时间而增加觅食时间来弥补孵卵期的大量能耗,增加喂食次数以维持雏鸟的生长发育,而且乌鸫雌鸟在育雏前期每次喂食完都会入巢暖雏,又间接地增加了暖雏频次。

此坐巢策略是孵卵期和育雏期间能量分配的权衡结果,而离巢觅食策略只考虑了孵卵期离巢频次和离巢时间二者之间的权衡关系。因此,对于像乌鸫这种属于单亲孵卵、双亲育雏的鸟类,孵卵期选择时间长而频次少,育雏前期选择时间短而频次多的坐巢策略更为有利。

致谢 参加野外调查的还有梅文枫、林华杰、陈小芳、赵碧晴、肖辉明、黄凯 6 位同学,在此一并谨致谢忱!

参 考 文 献

- [1] White F N, Kinney J L. Avian incubation. *Science*, 1974, 186(4159): 107 - 115.
- [2] Morton M L, Percyra M E. The regulation of egg temperatures and attentiveness patterns in the dusky flycatcher. *The Auk*, 1985, 102(1): 25 - 37.
- [3] Schnace J L, Grant W E, Maxwell T C, et al. Time and energy budgets of cassin's sparrow (*Aimophila cassinii*) during the breeding season: evaluation through modelling. *Ecological Modelling*, 1991, 55(3/4): 285 - 319.
- [4] Vatnick I, Foertsch S. Incubation temperature of the pigeon embryo (*Columba livia*). *Journal of Thermal Biology*, 1998, 23(1): 53 - 57.
- [5] 赵亮, 张晓爱, 李来兴. 角百灵和小云雀的孵化行为. *动物学报*, 2002, 48(5): 695 - 699.
- [6] 蒋迎昕, 孙悦华, 毕中霖. 四川瓦屋山金色林鸫的繁殖生态及孵卵节律. *动物学杂志*, 2005, 40(2): 6 - 10.
- [7] Haftorn S. Incubating female passerines do not let the egg temperature fall below the "physiological zero temperature" during their absences from the nest. *Ornis Scandinavica*, 1988, 19(2): 97 - 110.
- [8] 黄族豪, 刘宾, 陈东, 等. 安徽赣江吉安段鸟类多样性研究. *四川动物*, 2008, 27(4): 610 - 617.
- [9] Zheng Z X, Long Z Y, Lu T C. Passeriformes Muscicapidae I. Turdinae. Beijing: Science Press, 1995, 10: 189 - 194.
- [10] 吴至康, 李筑眉. 乌鸫繁殖习性的初步研究. *动物学研究*, 1984, 5(3): 283 - 288.
- [11] 晏安厚. 乌鸫繁殖习性的初步观察. *四川动物*, 1984, 7(4): 4, 20.
- [12] Snow D W. The breeding of the Blackbird *Turdus merula* at Oxford. *Ibis*, 1958, 100(1): 1 - 30.
- [13] Desrochers A, Magrath R D. Age-specific fecundity in European blackbirds (*Turdus merula*): individual and population trends. *The Auk*, 1993, 110(2): 255 - 263.
- [14] Hatchwell B J, Chamberlain D E, Perrins C M. The reproductive success of blackbirds *Turdus merula* in relation to habitat structure and choice of nest site. *Ibis*, 1996, 138(2): 256 - 262.
- [15] Magrath R D. Hatching asynchrony and reproductive success in the blackbird. *Nature*, 1989, 339(6225): 536 - 538.
- [16] 蔡建华. 乌鸫繁殖习性的初步观察. *中学生物学*, 2001, 17(5): 32 - 34.
- [17] 罗骏, 李艳红, 胡杰. 四川南充农田区乌鸫的巢址选择. *四川动物*, 2008, 27(4): 575 - 578.
- [18] 徐玉梅. 乌鸫繁殖习性及其食性的初步研究. *生物学通报*, 2009, 44(3): 31 - 33.
- [19] 周立志, 宋榆钧, 马勇. 乌鸫繁殖生态的研究. *生态学杂志*, 2001, 20(4): 32 - 34.
- [20] Lu X. Reproductive ecology of blackbirds (*Turdus merula maximus*) in a high-altitude location, Tibet. *Journal of Ornithology*, 2005, 146(1): 72 - 78.
- [21] Faivre B, Prévault M, Théry M, et al. Breeding strategy and morphological characters in an urban population of blackbirds, *Turdus merula*. *Animal Behaviour*, 2001, 61(5): 969 - 974.
- [22] Kryštofková M, Haas M, Exnerová A. Nest defense in Blackbirds *Turdus merula*: effect of predator distance and parental sex. *Acta Ornithologica*, 2011, 46(1): 55 - 63.
- [23] Martyka R, Rutkowska J, Dybek-Karpiuk A, et al. Sexual dimorphism of egg size in the European Blackbird *Turdus merula*. *Journal of Ornithology*, 2010, 151(4): 827 - 831.
- [24] 黄族豪, 刘宾, 罗水香, 等. 井冈山学院校园鸟类多样性初步调查. *井冈山学院学报: 自然科学版*, 2006, 27(6): 13 - 15, 20.
- [25] 钱燕文. 中国鸟类图鉴. 郑州: 河南科学技术出版社, 1995: 344.
- [26] Bibby C, Jones M, Marsden S. Expedition Field Techniques: Bird Surveys. London: Expedition Advisory Centre, 1998.
- [27] Lehne P N. Handbook of Ethological Methods. New York and London: Garland STPM Press, 1976: 117 - 219.
- [28] 史东仇, 于晓平, 路宝忠, 等. 白鹭的繁殖生态研究. *西北大学学报: 自然科学版*, 1991, 21(3): 83 - 92.
- [29] 杨陈, 周立志, 朱文中, 等. 越冬地东方白鹳繁殖生物学

- 的初步研究. 动物学报, 2007, 53(2): 215 - 226.
- [30] 秦博, 姜云垒, 李时, 等. 大山雀一次和二次繁殖参数比较. 东北师大学报: 自然科学版, 2010, 42(2): 101 - 104.
- [31] Newton I. Lifetime Reproduction in Birds. London: Academic Press, 1989.
- [32] Boer H A, Zewinkel J D. On the costs of reproduction: parental survival and production of second clutches in the Great Tit. *Ardea*, 1987, 75: 99 - 110.
- [33] Perrins C M. The timing of birds' breeding seasons. *Ibis*, 1970, 112(2): 242 - 255.
- [34] Flint P L, Grand J B. Incubation behavior of spectacled eiders on the Yukon-Kuskokwim delta, Alaska. *The Condor*, 1999, 101(2): 413 - 416.
- [35] Williams J B. Energetics of avian incubation // Carey C. *Avian Energetic and Nutritional Ecology*. New York: Chapman and Hall, 1996: 375 - 416.
- [36] Conway C J, Martin T E. Evolution of passerine incubation behavior: influence of food, temperature, and nest predation. *Evolution*, 2000, 54(2): 670 - 685.
- [37] Deeming D C. Behaviour pat terns during incubation // Deeming D C. *Avian Incubation; Behaviour, Environment, and Evolution*. New York: Oxford University Press, 2002: 63 - 87.
- [38] 丛培昊, 郑光美. 红腹角雉 (*Tragopan temminckii*) 的孵卵和育雏行为研究. 北京师范大学学报: 自然科学版, 2008, 44(4): 405 - 410.