

基于长期监测的发冠卷尾繁殖生物学研究

林布格¹ 叶友谊² 王军平² 王长操^{2*} 吕磊^{3*}

1 北京林业大学生态与自然保护学院 北京 100080; 2 湖北大学生命科学学院, 生物催化与酶工程国家重点实验室
武汉 430223; 3 海南大学生态学院 海口 570228

摘要: 鸟类繁殖生物学对理解鸟类的生活史进化、种群动态调节等机制以及动物保护政策的制定至关重要。然而对许多物种来说, 仍缺少利用个体标记开展的长期研究。许多重要的生态学与进化生物学问题需要长时间的数据来进行探究, 因此基于个体的长期野外研究显得尤为重要。发冠卷尾 (*Dicrurus hottentottus*) 是一种广泛分布于东亚和东南亚的食虫鸟类。我们于 2008 至 2024 年对河南董寨国家级自然保护区内的一个发冠卷尾繁殖种群开展了基于个体标记的长期系统研究, 数据涵盖了 17 个繁殖季的 1 227 次繁殖事件, 发现该鸟种于每年 4 月下旬到达研究地, 约 7 d 后开始占据领域并营巢繁殖。巢多筑于高大阔叶乔木, 5 月下旬至 6 月上旬产卵。雏鸟多在 6 月中旬出壳, 7 月上旬出飞, 孵卵期和育雏期均为 18 d 左右。该种群双亲均参与筑巢、孵卵和育雏, 年繁殖一窝, 但失败后会再次繁殖。窝卵数平均为 3.9 枚 (2 ~ 5 枚, $n = 939$), 窝雏数平均为 3.5 ind (1 ~ 5 ind, $n = 994$), 出飞数平均为 3.2 ind (1 ~ 5 ind, $n = 760$)。首次繁殖巢的成功率为 63.7%, 繁殖失败的原因多为育雏期雏鸟被天敌捕食, 繁殖失败后有 26.5% 的繁殖对进行再次繁殖。雏鸟的初级性比和次级性比在种群水平上和个体水平上 (即每个体后代的性比) 均无显著偏倚。有 10.4% 的雏鸟为婚外配后代, 且婚外配后代并无种群水平上的性别偏倚。子代存活率为 3.3%, 婚外配后代的存活率为 3.1%, 婚外配对子代存活率没有影响。雌鸟平均年存活率为 56.5%, 雄鸟的平均年存活率为 60.9%。雌雄鸟均对领域和配偶具有较高的忠实度, 但雄鸟对领域的忠实度高于雌鸟。本研究系统地报道了发冠卷尾这一常见森林鸟类的生活史特征, 为进一步探究该物种的适应性策略, 尤其是其如何适应由人类活动引起的环境变化提供了坚实的基础。

关键词: 发冠卷尾; 生活史; 繁殖; 性比; 扩散

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2026) 02-161-12

A long-term study on the breeding biology of Hair-crested Drongos (*Dicrurus hottentottus*)

LIN Bu-Ge¹ YE You-Yi² WANG Jun-Ping² WANG Chang-Cao^{2*} LÜ Lei^{3*}

1 School of Ecology and Nature Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100080; 2 State Key Laboratory of Biocatalysis and Enzyme Engineering, School of Life Sciences, Hubei University, Wuhan 430223; 3 School of Ecology, Hainan University, Haikou 570228, China

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 32471571, 32070462);

* 通信作者, E-mail: changcao727@sina.com, lvlei1004@gmail.com;

第一作者介绍 林布格, 男, 博士研究生; 研究方向: 鸟类学; E-mail: linbuge@bjfu.edu.cn.

收稿日期: 2024-11-06, 修回日期: 2026-01-10 DOI: 10.13859/j.cjz.202624256 CSTR: 32109.14.cjz.202624256

Abstract: [Objectives] Avian breeding biology based on long-term study of populations or individuals is essential for understanding species life-history evolution, population dynamics, and conservation strategies. Here we present results from a long-term individual-based study on the breeding biology of Hair-crested Drongos (*Dicrurus hottentottus*) in central China, which is important for further understanding how this species adapts to environmental change induced by human activities. **[Methods]** The study was carried out at Dongzhai National Nature Reserve in southern Henan Province from 2008 to 2024. Nests were located by checking known historical sites and conducting systematic searches. Once nests were found, they were checked every 1 ~ 3 d to record the laying date, clutch size, hatching date, number of nestlings, and number of fledglings. Adult birds were captured using mist nets and marked with a metal ring and a unique combination of color rings. Nestlings were measured and ringed 0 ~ 4 d before fledging. A 50 ~ 100 μ l of blood sample was collected from each individual via brachial vein puncture for sex determination and paternity testing. During the incubation and nestling periods, parental breeding behavior was recorded using video cameras placed 20 m from the nests. All analyses were performed in SPSS 27.0.1. Parametric tests were applied if the data distribution conformed to normality (Shapiro-Wilks test), otherwise, nonparametric tests were used for analysis. **[Results]** Among the 1 227 nest sites located, most were built on *Pterocarya stenoptera*, *Quercus acutissima*, and *Metasequoia glyptostroboides* (Table 1). The laying peaks occurred in late May and early June. Both the incubation period and nestling period lasted around 18 d. Average clutch size was 3.9 eggs, ranging from 2 to 5 with a model of 4. Average brood size was 3.5 chicks, average number of fledglings was 3.2 chicks. Overall, 63.7% of nesting attempts successfully produced at least one fledged young. Nest predation during the nestling period was the main reason for breeding failure. 26.5% of pairs lay replacement clutches after nest failures. The primary and secondary sex ratios of nestlings showed no significant difference at the population level or the individual level. 10.4% of the nestlings were extra-pair offspring, and there was no difference in offspring sex ratio at the population level. The overall survival rate of offspring is 3.3%, with extra-pair offspring (3.1%) showing a similar survival rate to that of within-pair offspring. The average annual survival rate was 56.5% for adult females and 60.9% for adult males. Both males and females exhibited high territorial fidelity and tended to maintain pair bonds. Males are more faithful to their territory than females. **[Conclusion]** We provided detailed life-history data of the Hair-crested Drongos, a common forest bird species. These findings are crucial for understanding the breeding strategies of this species and how it adapts to future environmental change.

Key words: *Dicrurus hottentottus*; Life-history; Breeding; Sex ratio; Dispersal

繁殖生物学是了解鸟类生活史演化的关键，也对理解鸟类种群动态及其影响因素并进而提出科学的保育政策至关重要。全球有超过一万种鸟类（del Hoyo et al. 1992），但只有约三分之一有具体的繁殖生物学信息（Xiao et al. 2017），其中雀形目鸟类还不到 7%（Pienaar et al. 2013）。在种群水平上，长期研究能够对种群数量进行分析，从而判断繁殖力、死亡率

和扩散对种群动态的影响。此外，当前由人类活动引起的剧烈的全球变化（如气候变化）造成很多物种的种群数量下降，甚至导致物种灭绝。由于环境变化影响鸟类生活史特征，以及种群动态这一生态过程在时间尺度上往往需要多年甚至几十年，因此相关研究的开展也严重依赖基于种群乃至个体的长期研究系统（Festa-Bianchet et al. 2017, Hayes and Schradin

2017, Pemberton et al. 2022)。然而, 由于长期持续追踪野生动物个体具有较高的难度和成本, 故这种系统研究较为稀缺(Clutton-Brock and Sheldon 2010)。这使得针对鸟类繁殖生物学的长期研究显得更为珍贵。

发冠卷尾(*Dicrurus hottentottus*)是一种广泛分布于东亚东部和南部、南亚、中南半岛和东南亚诸岛屿的常见食虫性鸟类(Rocamora and Yeatman-Berthelot 2009)。该物种栖息于海拔 2 400 m 以下的常绿阔叶林、针叶林、人工林或竹林中, 是典型的森林鸟类。常筑巢于远离山脊的山沟或洼地的高大乔木上, 倾向于选择林下较为空旷或靠近林缘、距离水源较近的生境(高振建等 2006)。作为本研究区域的常见种, 发冠卷尾种群在十余年间数量减少了约一半(吕磊, 未发表数据)。鉴于常见种的种群数量下降对生态系统的功能和稳定性影响更大, 深入揭示这个物种种群下降的原因, 对了解同域分布的其他鸟种数量减少的原因也具有重要启示(Gaston and Fuller 2007, 2008, Gaston et al. 2018)。

目前, 国内外对该物种的研究较为久远且未有长时间尺度的研究(Whitten 1982, 陈服官等 1998, Onishi et al. 2004, 郭玉民等 2010), 对其生活史特征缺乏全面而深入的了解。在基本的繁殖生物学方面, 仅有国内学者的少量报道。其中, 杜军和张俊范(1985)对四川夹江种群的迁到时间、活动生境、繁殖参数、幼鸟生长发育以及食性进行了报道; 王培潮和钱国桢(1989)对浙江午潮山种群的亲鸟恋巢性和人工饲养下雏鸟的生长发育进行了描述; 高振建等(2006)对河南董寨种群的巢址选择进行了研究。

本研究通过对河南董寨国家级自然保护区发冠卷尾种群进行基于个体标记的长期研究, 对其繁殖参数及相关繁殖行为进行全面系统的观测和记录。主要研究内容包括发冠卷尾的繁殖时间、窝卵数、雏鸟发育情况、繁殖各阶段的亲代抚育行为、繁殖成功率、个体存活率和

配偶关系的维持等繁殖参数, 后代性比以及婚外配后代的比例。本研究旨在对该物种的生活史特征进行较为全面和深入的了解, 并为将来进一步的深入研究提供坚实的基础。

1 材料与方法

1.1 野外工作

本研究从 2008 年繁殖季开始, 于河南省董寨国家级自然保护区(31°56'60"~31°55'48" N, 114°14'24"~114°16'12" E)进行。该地区属于北亚热带向暖温带过渡区域, 气候温暖湿润, 四季分明, 年平均气温 15.1 °C, 无霜期 227 d, 年降水量 1 208.7 mm。地势总特征为南部和西部较高, 北部和东部较低。主峰王坟顶海拔 827.7 m。研究区域的海拔为 80~210 m。保护区植被具有明显的南北交汇特征, 该地区的地带性植被是常绿落叶阔叶林。保护区的动物资源丰富, 现记录鸟类已达 300 余种。

每年的 5 月上旬, 我们对研究区域内发冠卷尾潜在的筑巢生境进行系统性排查。在找到巢后, 用 GPS 定位获取其位置信息, 以便后续的繁殖监测。对于发现的巢, 每隔 1~3 d 检查其巢内情况, 以确定产卵日期、窝卵数、出壳日期、窝雏数以及雏鸟出飞数, 并使用电子秤(精度 0.01 g, 量程 0~500 g, 茂名市大铭科技发展有限公司)和数显游标卡尺(精度 0.01 mm, 量程 0~150 mm, 上海申韩量具有限公司)分别测得卵重和卵长短径。利用雾网捕捉亲鸟, 并在其腿部用金属环和不同颜色彩环的组合进行个体标记。雏鸟在出飞前 0~4 d 在巢中进行捕捉并标记。对于捕捉到的个体, 测得体重和跗跖长, 并使用直尺(精度 0.1 mm)测得体重及翅长。所有个体均通过肱静脉穿刺法采集 50~100 μl 血液样品, 用于后续性别鉴定和亲子鉴定。在孵卵期和育雏期, 通过在距离巢 20 m 远的位置架设高清摄像机[索尼 HDR-160E 或索尼 HDR-260E, 索尼(中国)有限公司]录像的方式, 记录亲鸟孵卵和育雏行为。孵卵期拍摄多集中在产完满窝卵后的第 5 天, 育雏拍

摄多集中在雏鸟 10 日龄时,但在其他阶段或日龄亦有拍摄录像。孵卵期每次录像至少 3 h,育雏期每次录像至少 2 h。拍摄时间控制在每天的 7:00~11:00 时以及 14:00~17:00 时两个时间段内。在计算每次观察的有效时间时,以亲鸟开始回巢为起始时间。并参考文献 Lessells 和 Boag (1987) 和 Becker (1992) 给出的计算性状重复性的方法,计算雌雄亲本单次孵卵时长的重复性。

1.2 分子生物学分析

利用酒精浸湿的棉签蘸取发冠卷尾血液样品后保存在取样管中,后保存于 -40°C 冰箱中。对 2008 至 2018 年的血液样品,利用天根基因组 DNA 提取试剂盒[天根生化科技(北京)有限公司]或盐提法(Richardson et al. 2001)提取基因组 DNA。对 2009 至 2014 年的雏鸟样品,利用引物 Sex1'/Sex2 进行性别鉴定(Wang et al. 2010)。PCR 使用天根多重 PCR 试剂[天根生化科技(北京)有限公司]并遵循制造商的操作指南进行,其中反应体系为 10 μl ,包括 DNA 模板约 200 ng。PCR 反应程序为: 94°C 预变性 5 min; 随后进行 94°C 变性 30 s、 50°C 退火 45 s、 72°C 延伸 45 s, 循环 34 次; 最后 72°C 延伸 5 min。PCR 产物经 2.5% 琼脂胶凝胶电泳后在紫外灯下观察,具有两条电泳条带的为雌鸟,具有一条电泳条带的为雄鸟。

为了进行亲子鉴定,利用三组多重 PCR 测定所有亲鸟和雏鸟 11 个微卫星的基因型(Lv et al. 2020)。其中 8 个微卫星引物由全基因与生物学 SL 公司(西班牙,拉科鲁尼亚)专门为发冠卷尾开发,分为两组进行,第一组包括引物 Dh14、Dh27、Dh32 和 Dh54,第二组包括引物 Dh8、Dh9、Dh31 和 Dh52。其他 3 个先前为其他鸟类设计的微卫星引物,即 Mjg1 (Li et al. 1997)、Pocc8 (Bensch et al. 1997) 和 Pdo6 (Griffith et al. 1999) 为第三组。三组多重 PCR 均在 10 μl 的相同体系下,利用天根多重 PCR 试剂进行扩增。PCR 反应程序为: 95°C 预变性 15 min; 随后进行 94°C 变性 30 s、

56°C 退火 1.5 min、 72°C 延伸 1 min, 循环 30 次; 之后 94°C 变性 30 s、 52°C 退火 1.5 min、 72°C 延伸 1 min, 循环 8 次; 最后 60°C 延伸 30 min。荧光标记的 PCR 产物利用 AB3730 DNA 分析仪(赛默飞世尔科技公司)进行测序。随后,利用 GeneMapper 4.0 软件(赛默飞世尔科技公司)测量所有等位基因的长度。

雏鸟有 99.28% ($n = 690$) 基因型与其雌性亲鸟相匹配。利用 Cervus 3.0 软件(Kalinowski et al. 2007) 计算,雏鸟的 11 个微卫星在已知一个亲鸟的基因型时的排除率为 0.996 32,在已知双亲的基因型时排除率为 0.999 88 (Lv et al. 2020)。对比雏鸟与其社会父亲的基因型,当雏鸟与其社会父亲至少有两个微卫星位点基因型不一致时,被认为是婚外配后代。对于所有的婚外配后代,利用 Cervus 3.0 软件在当年或之前标记的雄鸟中寻找其遗传父亲。婚外父权仅在雄鸟能够与所有雏鸟的基因型匹配时才会被指定。

1.3 相关计算

根据分子生物学测定的雏鸟性别,分别计算群体水平和个体水平上的性比。群体水平的性比反映了种群中所有雄性后代与雌性后代的相对数量,以雄性后代占总数的比例计算;个体水平上的性比则是衡量每只亲鸟所产生的雄性后代与雌性后代的数量,以每个繁殖巢内的雄性占比计算。个体存活率是根据在研究区域中是否再次发现该个体来确定,因此测得的存活率为表观存活率。表观存活率考虑了个体死亡和永久迁出两种情况,使其测量存活情况比真实存活率偏小。

1.4 统计分析

所有的数据分析均在 SPSS 27.0.1 中处理。当数据分布通过夏皮罗-威尔克检验符合正态分布时,将利用参数检验(T 检验),否则将依据数据类型采用不同的非参数检验(曼-惠特尼 U 检验、二项检验、威尔科克森符号秩检验和卡方检验)进行分析。所有的检验结果以双尾形式展示,并以 P 值小于 0.05 定义为结果显著。

结果中对描述统计量以平均值（mean）± 标准差（SD）来表示。

2 结果

2.1 繁殖时间

观察发现，发冠卷尾最早于 4 月下旬到达河南董寨国家级自然保护区。雄鸟首先抵达繁殖地，之后出现较多的鸣唱行为。该物种采取的是雄鸟占据领域，吸引配偶的繁殖策略。在繁殖季的早期，有小群个体相互追逐的现象，可能与竞争配偶有关。最早到达的发冠卷尾个体，多在抵达繁殖地约一周后（即 5 月上旬）开始营巢繁殖，多数个体是在 5 月中上旬开始繁殖，同时亦有较晚抵达的个体于 5 月底开始繁殖。

2.2 营巢

在 17 个繁殖季里共监测并记录了 1 227 巢的繁殖事件。发冠卷尾巢多筑于枫杨（*Pterocarya stenoptera*）、麻栎（*Quercus acutissima*）、水杉（*Metasequoia glyptostroboides*）、板栗（*Castanea mollissima*）等（表 1）高大乔木树

冠中层的树枝末端，悬挂在树枝分杈部，呈深盘状。在选择营巢树种时，发冠卷尾有选择树皮较为光滑树种的倾向。与此同时，亦观察到亲鸟对巢树的树干表皮进行修理，啄去较为突出的部分（即剥树皮）。发冠卷尾巢距地面的高度为（8.28 ± 3.90）m（*n* = 50），距离地面高度波动较大，低至 2 m，亦可超过 20 m。发冠卷尾巢为碗状巢，主要由禾本科枯草茎、细草根、根须以及藤枝等编织而成，巢基部的巢材较为粗大，巢内壁的巢材则较为柔软细小。在居民区附近的巢，可能有塑料丝带、细绳等非自然巢材。

在筑巢过程中，雌雄鸟均参与，且所承担的筑巢投入比例较为接近。发冠卷尾邻居之间有偷巢材的现象，但频率很低。筑巢期间对人为干扰反应较为敏感，当受到较为强烈的干扰后会弃巢并选择更高的位置，或到附近人为干扰强度较低的位置重新筑巢。但在居民区附近繁殖的个体则表现出对人为干扰较强的忍耐性，较少弃巢。弃巢后重新筑巢时，该物种有利用旧巢巢材的习性。发冠卷尾具有较强的领域性，巢主会一同对入侵的同种个体进行驱逐。巢与巢之间的距离为（88.8 ± 65.2）m（*n* = 121），其中两个最近巢的距离为 18 m。

2.3 产卵与孵化

发冠卷尾最早产卵于 5 月 7 日，集中产卵期是在 5 月下旬和 6 月上旬，记录到的最迟产卵日期为 7 月 11 日（图 1）。多是在上午产卵，且每天产一枚卵。窝卵数为 2 ~ 5 枚（3.9 ± 0.6，74.1% 为 4 枚，*n* = 939）。卵的底色为乳白色或淡粉色，布满大小不一的浅赭红色、淡紫灰色或灰褐色的细点、斑块或渍斑，且在钝端较为密集。卵的底色和斑点模式在同巢内或相同雌鸟产的卵之间几乎一致，但是在巢与巢之间，即不同雌鸟之间产的卵差异较大（图 2）。卵重（7.39 ± 0.28）g（*n* = 9），长径为（28.75 ± 0.92）mm、短径为（21.90 ± 0.35）mm（*n* = 5）。亲鸟在产卵期间有在巢孵卵的行为，且多为雌鸟孵卵，但持续时间一般较短，较少

表 1 董寨国家级自然保护区内发冠卷尾的主要营巢树种

Table 1 The nest tree species of Hair-crested Drongos (*Dicrurus hottentottus*)

树种 Tree species	营巢次数 Nesting frequency	营巢百分比 (%) Nesting percentage
枫杨 <i>Pterocarya stenoptera</i>	196	16.3
麻栎 <i>Quercus acutissima</i>	163	13.5
水杉 <i>Metasequoia glyptostroboides</i>	147	12.2
板栗 <i>Castanea mollissima</i>	133	11.1
鹅掌楸 <i>Liriodendron chinense</i>	111	9.2
泡桐 <i>Paulownia fortunei</i>	81	6.7
朴树 <i>Celtis sinensis</i>	70	5.8
喜树 <i>Camptotheca acuminata</i>	65	5.4
臭椿 <i>Ailanthus altissima</i>	49	4.1
枫香 <i>Liquidambar formosana</i>	46	3.8
悬铃木 <i>Platanaceae</i>	41	3.4
毛白杨 <i>Populus tomentosa</i>	40	3.3
桤木 <i>Alnus cremastogyne</i>	34	2.8
油桐 <i>Vernicia fordii</i>	27	2.2

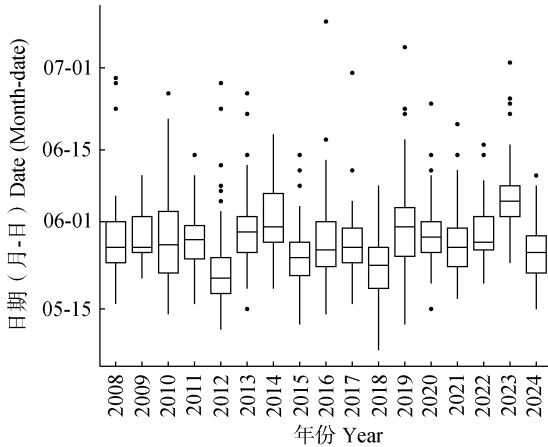


图1 不同年份发冠卷尾的产卵日期

Fig. 1 Temporal change in laying date of Hair-crested Drongos (*Dicrurus hottentottus*)

会覆盖全天。在产完满窝卵之后，双亲开始全天坐巢孵卵。孵卵期间，雌鸟孵卵较雄鸟多。在一次有效孵卵视频中，以亲鸟坐巢时长的占比来计算亲鸟的坐巢率，其中雄鸟坐巢率为 $34.8\% \pm 17.5\%$ ，雌鸟为 $52.5\% \pm 18.2\%$ ，双亲为 $87.8\% \pm 12.5\%$ ($n = 128$)。在 3 h 的录像期间会出现仅单亲孵卵的现象，雌鸟单独孵卵的情况较多。单次孵卵时长雄鸟为 $(24.94 \pm 15.46) \text{ min}$ ($n = 52$)，雌鸟为 $(40.60 \pm 46.26) \text{ min}$ ($n = 56$)。雌鸟单次孵卵的时间较雄鸟更长 (T 检验, $t = -2.394$, $df = 106$, $P = 0.019$)。雌雄鸟的每次单次孵卵时长均具有重复性，即个体的每次孵卵时间长度相似，但雌鸟的重复性比雄性更高 ($R_{\text{male}} = 0.154 \pm 0.084$,

$n = 52$, $P = 0.023$; $R_{\text{female}} = 0.649 \pm 0.056$, $n = 56$, $P < 0.001$)。在孵卵过程中经常出现雌雄鸟轮流孵卵的换孵行为，且换孵的个体有时会携带食物回巢（多为雄性），但在孵的个体很少接受食物，多为携带食物的个体自己吞食。孵卵期为 18 d 左右，集中在 6 月中上旬孵化 (89.0% , $n = 1\,108$)。对 680 巢中的 2\,605 枚卵监测发现，孵化成功率为 92.6%。

2.4 育雏与出飞

在繁殖较早的年份，发冠卷尾雏鸟最早出壳是在 5 月底，而其他年份则是在 6 月上旬。雏鸟集中出壳期为 6 月中上旬。窝雏数为 1~5 ind (3.5 ± 1.0 , $n = 994$)，发冠卷尾的育雏期约为 18 d。雏鸟为晚成雏，且雌雄亲鸟均参与育雏。雄鸟喂食占总喂食次数的 $53.9\% \pm 18.6\%$ ，雌鸟占 $46.1\% \pm 18.6\%$ ($n = 140$)。双亲单次喂食间隔为 $(6.99 \pm 4.86) \text{ min}$ ($n = 140$)。育雏时，多为单只亲鸟回巢喂食，双亲一同回巢喂食频次较少，但亲鸟喂食时其配偶有时在附近。根据育雏视频中亲鸟带回食物的物种形态特征，其多为半翅目、鞘翅目、鳞翅目、直翅目和膜翅目等昆虫。在育雏早期，亲鸟会将雏鸟的粪便吞食，后期则叼到离巢较远的地方丢弃。雏鸟多在 17 或 18 日龄时出飞。临近出飞雏鸟 (14 日龄) 的体重为 $(60.40 \pm 4.50) \text{ g}$ ($43.2 \sim 74.3 \text{ g}$, $n = 1\,230$)，跗跖长为 $(26.21 \pm 0.83) \text{ mm}$ ($22.78 \sim 28.97 \text{ mm}$, $n = 1\,228$)，体长为 $(142.2 \pm 11.3) \text{ mm}$ ($105.0 \sim 193.0 \text{ mm}$,



图2 发冠卷尾的巢和卵

Fig. 2 Eggs and nests of Hair-crested Drongos (*Dicrurus hottentottus*)

$n = 1\,231$), 翅长为 (83.0 ± 6.1) mm ($63.0 \sim 97.0$ mm, $n = 1\,231$)。雏鸟出飞, 多是先站在巢边, 然后逐渐向巢枝或巢树的其他枝杈移动, 再逐渐到巢树的附近树上。雏鸟出飞后以家族群的形式活动, 此时亲鸟仍会给雏鸟喂食。9 月下旬和 10 月上旬发冠卷尾开始南迁, 最晚的个体于 10 月中旬迁走。

2.5 繁殖成功率和二次繁殖

在已知繁殖结果的 1 227 巢次繁殖事件中, 有 782 巢至少出飞 1 只雏鸟。以至少成功出飞 1 只雏鸟记为成功繁殖, 则总的繁殖成功率为 63.7%, 但繁殖成功率在逐年下降 (图 3)。平均每巢出飞的雏鸟数为 (3.2 ± 1.0) ind ($1 \sim 5$ ind, $n = 760$)。根据视频记录, 繁殖失败的主要原因是松鸦 (*Garrulus glandarius*) 等鸟类在孵卵期对卵的捕食, 以及松雀鹰 (*Accipiter virgatus*) 等猛禽或王锦蛇 (*Elaphe carinata*) 对雏鸟的捕食。观察发现, 繁殖失败主要集中在育雏期 (61.0%, $n = 413$)。繁殖失败后有至少 26.5% 的繁殖对 ($n = 389$) 会进行第

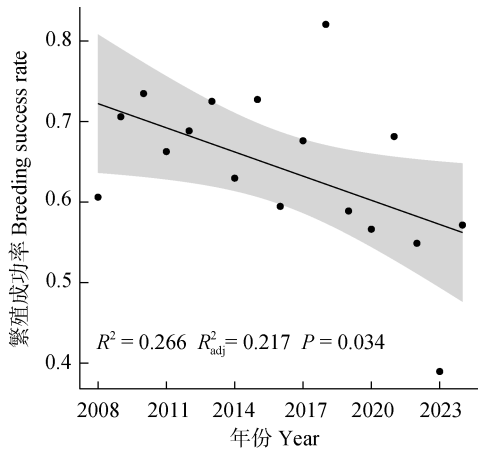


图 3 发冠卷尾的年繁殖成功率

Fig. 3 Annual breeding success rate of Hair-crested Drongos (*Dicrurus hottentottus*)

图中实心圆点为发冠卷尾当年的平均繁殖成功率; 实线为线性回归线; 灰色区域为 95% 置信区间。

Points stand for annual breeding success of Hair-crested Drongos; solid line stands for linear regression; gray area stands for 95% confidence interval.

二次繁殖 ($n = 103$) 或第三次繁殖 ($n = 2$)。再次繁殖可能会直接利用旧巢, 但多为重新在巢树上或领域内其他树上筑巢繁殖。首次繁殖失败后再次繁殖巢 ($n = 87$) 的窝卵数比首次繁殖巢 ($n = 852$) 显著减少, 再次繁殖窝卵数 (3.6 ± 0.6) 枚, 首次繁殖窝卵数 (4.0 ± 0.6) 枚 (曼-惠特尼 U 检验, $Z = -5.382$, $P < 0.001$); 出飞雏鸟数亦显著减少, 再次繁殖 (1.7 ± 1.6) ind ($n = 109$), 首次繁殖 (2.1 ± 1.7) ind ($n = 1\,118$) (曼-惠特尼 U 检验, $Z = -2.053$, $P = 0.040$)。

2.6 后代性比和婚外配后代

对 2009 至 2014 年 243 巢的 731 只雏鸟进行性别鉴定, 发现种群水平上, 发冠卷尾首次繁殖巢的初级性比 (孵化时的雏鸟性比) 为 0.503 (93 巢, 362 只雏鸟), 次级性比 (出飞时的雏鸟性比) 为 0.510 (116 巢, 431 只雏鸟), 均不存在种群水平上的显著性比偏倚 (二项检验, $P = 0.700$)。在个体水平上 (即每个个体后代的性比) 的初级性比为 0.502 ± 0.270 , 次级性比为 0.513 ± 0.275 , 也均未显著偏离 0.5 (威尔科克森符号秩检验, $P = 0.557$)。首次繁殖巢失败后再次繁殖巢的初级性比为 0.448 (8 巢, 29 只雏鸟), 次级性比为 0.500 (11 巢, 36 只雏鸟), 均不存在种群水平上的显著性比偏倚 (二项检验, $P = 0.711$)。再次繁殖巢在个体水平上的初级性比为 0.458 ± 0.252 , 次级性比为 0.530 ± 0.269 , 亦未显著偏离 0.5 (威尔科克森符号秩检验, $P = 0.671$)。首次繁殖巢和再次繁殖巢在初级性比上无显著差异 ($n_{\text{首次繁殖}} = 93$, $n_{\text{再次繁殖}} = 8$; 曼-惠特尼 U 检验: $Z = -0.513$, $P = 0.608$), 次级性比亦无显著差异 ($n_{\text{首次繁殖}} = 116$, $n_{\text{再次繁殖}} = 11$; 曼-惠特尼 U 检验: $Z = -0.065$, $P = 0.948$)。

对 2009 年至 2018 年 446 巢双亲均环志的 1 409 只雏鸟进行亲子鉴定, 发现有 81 巢 (18.2%) 的 147 只雏鸟 (10.4%) 为婚外配后代。其中, 96 只 (65.3%) 婚外配后代的父权被成功指定到 36 只其遗传上的雄性亲鸟, 其中 3 只雄鸟在取得婚外配父权时, 本巢的父权亦

被其他雄鸟掠夺。婚外配后代出飞时性比为 0.508, 并不存在种群水平上的显著性比偏倚 (二项检验, $P = 1.000$)。

2.7 子代存活率与成鸟存活率

由于雏鸟亲子鉴定仅基于 2009 至 2018 年环志的雏鸟进行, 为了与婚外配子代存活率相比较, 所以只分析 2019 年之前环志标记的雏鸟。在环志雏鸟中共记录到 57 只雏鸟存活到繁殖, 子代存活率为 3.3% ($n = 1\,740$), 婚外配后代的存活率为 3.1% ($n = 64$), 未发现婚外配对子代存活率有影响 (卡方检验, $\chi^2 = 0.00$, $P = 1.000$)。发冠卷尾的性成熟时间为两年, 在 2010 至 2024 年间监测到雏鸟存活到性成熟的几率与成鸟存活率之间有很大差异: 平均年存活率子代为 $3.6\% \pm 2.0\%$ ($0 \sim 6.8\%$), 雌性成鸟为 $56.5\% \pm 5.9\%$ ($44.4\% \sim 66.7\%$), 雄性成鸟为 $60.9\% \pm 5.5\%$ ($49.2\% \sim 70.2\%$)。雄性成鸟年存活率显著高于雌性成鸟 (T 检验, $t_{13} = 2.83$, $P = 0.014$)。雄性成鸟 ($B = -0.63\%$, $t = -1.37$, $P = 0.196$) 与雌性成鸟 ($B = -0.17\%$, $t = -0.427$, $P = 0.677$) 的年存活率变化均不显著 (图 4)。由于种群中存在未被监测到的个体, 记录的存活个体往往低于真实数, 因此得出的数值会低于实际存活率。

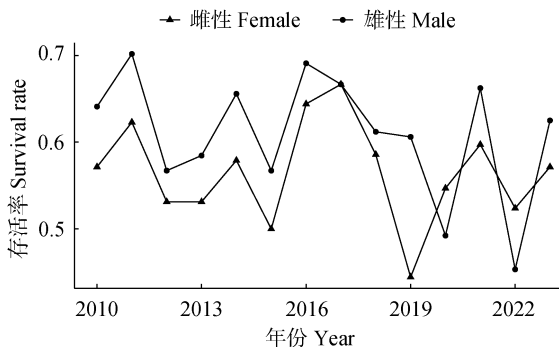


图 4 发冠卷尾成鸟的年存活率

Fig. 4 Annual survival rate of adult Hair-crested Drongos (*Dicrurus hottentottus*)

2.8 繁殖扩散和出生扩散

通过对标记个体的观察, 发现发冠卷尾对

领域具有较高的忠实性, 93.3%的雄鸟 ($n = 134$) 和 82.5%的雌鸟 ($n = 120$) 在第二年返回后仍会继续利用先前的领域。部分个体在次年繁殖时会更换配偶导致繁殖领域的变更, 且雌鸟比雄鸟更有可能更换领域 (卡方检验, $\chi^2 = 6.07$, $P = 0.013$)。更换领域的个体多选择距离原领域较近的地方繁殖。雄鸟的扩散距离 (扩散前后巢间距) 为 (163.9 ± 204.4) m ($n = 9$), 雌鸟为 (155.1 ± 136.0) m ($n = 21$), 雌雄鸟繁殖扩散距离并无显著差异 (T 检验, $t_{28} = -0.147$, $P = 0.884$)。

一龄个体虽然会出现在繁殖地, 但大都不参与繁殖, 仅 6 只雌性个体在一岁时参与繁殖。雄鸟首次繁殖巢距离其出生巢 (964.1 ± 597.4) m ($100 \sim 2\,400$ m, $n = 32$), 雌鸟为 $(1\,017.2 \pm 594.2)$ m ($400 \sim 2\,500$ m, $n = 13$)。雄鸟与雌鸟的出生扩散距离没有差异 (T 检验, $t_{43} = 0.265$, $P = 0.792$)。

2.9 配偶关系的维持

通过对标记个体的观察, 发现发冠卷尾对配偶忠实度较高, 当雌雄鸟均返回繁殖地后, 仅有 13.1%的繁殖对 ($n = 107$) 会更换配偶。该研究种群维持原配偶的平均时间为 (2.69 ± 0.13) 年 ($2 \sim 6$ 年, $n = 61$)。由于种群中已知年龄的个体很少, 已记录的维持原配偶时间往往低于真实维持原配偶时间。繁殖季内的配偶关系亦较为紧密, 在同一繁殖季内仅记录到 3 例更换配偶, 且原因可能是配偶个体死亡 (当年未在其他领域发现, 第二年亦未出现在繁殖地)。

3 讨论

由于发冠卷尾的返回率较高, 对配偶忠实度高, 其配对模式多为维持原配对关系, 并多数利用前一年的领域繁殖。因此, 该物种在到达繁殖地后, 会在很短的时间内开始繁殖。观察发现, 同一繁殖对的雌雄个体到达繁殖地的时间有一定差异, 因此可能并非一起返回繁殖地。这种现象在对其他鸟类的跟踪研究中有证

实 (Gunnarsson et al. 2004, Tryjanowski et al. 2004, Müller et al. 2015)。首先到达的个体往往是雄鸟, 在到达后多在原领域附近活动, 并鸣唱宣示领域。在原配雌鸟到达后, 开始进入繁殖阶段。而当先前配偶长时间未返回, 此时个体可能会选择与其他个体配对繁殖。新形成的繁殖对大多在原领域繁殖。

发冠卷尾的营巢位置较为明显, 但由于其具有高超的飞行能力以及较强的攻击性, 因此能够较好地防御天敌。在筑巢时, 发冠卷尾表现出对人为干扰影响的可塑性。在人类活动较少的密林中, 其筑巢时对人为干扰比较敏感, 但同时也能够适应在人类活动强度较高的居民区附近生境进行繁殖。作为一种典型的森林鸟类, 这可能使其较好地适应人类活动范围和强度的增加 (Chace and Walsh 2006, Marzluff et al. 2012)。研究过程中发现, 在繁殖结束后 (无论成功与否), 有部分巢的亲鸟会拆除繁殖巢 (Lv et al. 2018)。发冠卷尾繁殖时间较同域分布的其他鸟种晚, 如长尾山雀 (*Aegithalos*) 1 月份开始繁殖 (Li et al. 2012)、黑脸噪鹛 (*Garrulax perspicillatus*) 3 月份开始繁殖 (Guo et al. 2022)。这可能与其作为夏候鸟, 迁徙到达繁殖地需要一定的时间有关。例如, 对同为长距离迁徙的斑姬鹀 (*Ficedula hypoleuca*) 的研究表明, 在全球变暖环境下, 个体需要提早进行繁殖, 但受限于迁飞时间, 个体并未能提早繁殖 (Both and Visser 2001, Both et al. 2006)。

发冠卷尾在繁殖中双亲参与所有的繁殖行为, 包括筑巢、孵卵、育雏以及防御天敌。维持原配偶可能能够提高繁殖对的协同性, 进而获得较好的繁殖表现 (Choudhury et al. 1996, Spoon et al. 2006, 2007, Griggio and Hoi 2011, van Rooij and Griffith 2013)。在孵卵过程中, 雌鸟的繁殖投入更高, 且在夜间全程孵卵。这可能与其身体构造有关。发冠卷尾的雄鸟虽然有孵卵斑, 但较雌鸟小很多。因此, 雌鸟可能比雄鸟在孵卵上有更好的效果。与此同

时, 可能是由于雌鸟在孵卵期有较多的投入, 其在育雏期的投入较雄鸟少。这亦反映了该物种在繁殖上的分工。

发冠卷尾由于其较强的防御天敌能力, 繁殖成功率相对较高。在繁殖失败后亦可能进行再次繁殖, 但再次繁殖巢的窝卵数和成功率均较首次繁殖巢要低。这可能与繁殖季末期食物资源减少、巢捕食压力增加有关 (Verhulst and Nilsson 2008), 但亦可能是由于繁殖对在首次繁殖中投入了较多的能量, 在进行第二次繁殖时身体状态下降, 进而导致繁殖成功率减低 (Smith et al. 1987, Nilsson and Svensson 1996)。个体质量与繁殖环境亦可能相互作用, 共同导致发冠卷尾的再次繁殖成功率较低。

后代性比在发冠卷尾的种群水平上和个体水平上 (即个体后代的性比) 均未有显著的偏倚。这可能是由于雌雄后代所需的繁殖投入差异较小, 亲鸟对不同性别后代的投资取得的适合度收益相似所导致 (Fisher 1930)。这在对婚外配后代的性比分析中亦得到了证实, 即婚外配后代亦没有显著的性比偏倚。雌鸟在选择婚外配对象时, 可能会倾向于选择性吸引力高的异性, 以提高自身后代的遗传质量 (Westneat 1990, Birkhead and Møller 1992)。由于遗传质量高的后代可能在种内同性竞争中更有优势, 而雄鸟可以通过额外的交配取得更多的后代, 雌性亲鸟可能会对婚外配后代进行性比调控导致婚外配的后代性比偏雄 (Kempnaers et al. 1999, Schwarzová et al. 2008, Johnson et al. 2009, Du and Lu 2010)。然而这种根据雄鸟性吸引力进行性比调控的选择压力可能较弱, 同时易受到其他生态因素的限制 (Fawcett et al. 2007), 因此导致在自然种群中发现婚外配后代性比偏倚的例子较少 (Komdeur 2012)。

发冠卷尾的雌雄鸟均具有较强的领域忠实度, 但雄鸟比雌鸟的领域忠实性更高。这可能与该物种是雄鸟占据领域吸引雌性的繁殖方式有关。更换领域的个体往往扩散的距离较近, 多是选择原领域附近的地方繁殖。雌雄个体之

间的出生扩散和繁殖扩散均无显著差异,但在本研究种群中,返回繁殖地繁殖的个体较少,而且研究区域面积较小,可能难以较好地反映该物种的出生扩散模式。将来开展覆盖区域更广和时间更长的研究将能够为了解发冠卷尾的出生扩散模式提供一个更好的机会。

参 考 文 献

- Becker W A. 1992. A Manual of Quantitative Genetics. 5th ed. Pullman, WA: Academic Enterprises.
- Bensch S, Price T, Kohn J. 1997. Isolation and characterization of microsatellite loci in a *Phylloscopus* warbler. *Molecular Ecology*, 6(1): 91–92.
- Birkhead T R, Møller A P. 1992. Sperm Competition in Birds: Evolutionary Causes and Consequences. London: Academic Press.
- Both C, Bouwhuis S, Lessells C M, et al. 2006. Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature*, 441(7089): 81–83.
- Both C, Visser M E. 2001. Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird. *Nature*, 411(6835): 296–298.
- Chace J F, Walsh J J. 2006. Urban effects on native avifauna: a review. *Landscape and Urban Planning*, 74(1): 46–69.
- Choudhury S, Black J M, Owen M. 1996. Body size, fitness and compatibility in Barnacle Geese *Branta leucopsis*. *Ibis*, 138(4): 700–709.
- Clutton-Brock T, Sheldon B C. 2010. Individuals and populations: the role of long-term, individual-based studies of animals in ecology and evolutionary biology. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(10): 562–573.
- del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J. 1992. Handbook of the Birds of the World. Barcelona: Lynx Edicions.
- Du B, Lu X. 2010. Sex allocation and paternity in a cooperatively breeding passerine: evidence for the male attractiveness hypothesis? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64(10): 1631–1639.
- Fawcett T W, Kuijper B, Pen I, et al. 2007. Should attractive males have more sons? *Behavioral Ecology*, 18(1): 71–80.
- Festa-Bianchet M, Douhard M, Gaillard J M, et al. 2017. Successes and challenges of long-term field studies of marked ungulates. *Journal of Mammalogy*, 98(3): 612–620.
- Fisher R A. 1930. The Genetical Theory of Natural Selection. Oxford: The Clarendon Press.
- Gaston K J, Cox D T C, Canavelli S B, et al. 2018. Population abundance and ecosystem service provision: the case of birds. *BioScience*, 68(4): 264–272.
- Gaston K J, Fuller R A. 2007. Biodiversity and extinction: losing the common and the widespread. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*, 31(2): 213–225.
- Gaston K J, Fuller R A. 2008. Commonness, population depletion and conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(1): 14–19.
- Griffith S C, Stewart I R K, Dawson D A, et al. 1999. Contrasting levels of extra-pair paternity in mainland and island populations of the house sparrow (*Passer domesticus*): is there an ‘island effect’? *Biological Journal of the Linnean Society*, 68(1/2): 303–316.
- Griggio M, Hoi H. 2011. An experiment on the function of the long-term pair bond period in the socially monogamous bearded reedling. *Animal Behaviour*, 82(6): 1329–1335.
- Gunnarsson T G, Gill J A, Sigurbjörnsson T, et al. 2004. Pair bonds: arrival synchrony in migratory birds. *Nature*, 431(7009): 646.
- Guo W B, Lin B G, Hu Z Q, et al. 2022. Nest predation, brood parasitism and the reproductive success of the masked laughingthrush *Garrulax perspicillatus* in the rural habitat of Central China. *Avian Biology Research*, 15(2): 61–67.
- Hayes L D, Schradin C. 2017. Long-term field studies of mammals: what the short-term study cannot tell us. *Journal of Mammalogy*, 98(3): 600–602.
- Johnson L S, Thompson C F, Sakaluk S K, et al. 2009. Extra-pair young in house wren broods are more likely to be male than female. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1665): 2285–2289.
- Kalinowski S T, Taper M L, Marshall T C. 2007. Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment. *Molecular Ecology*, 16(5): 1099–1106.

- Kempnaers B, Congdon B, Boag P, et al. 1999. Extrapair paternity and egg hatchability in tree swallows: evidence for the genetic compatibility hypothesis? *Behavioral Ecology*, 10(3): 304–311.
- Komdeur J. 2012. Sex allocation // Royle N J, Smiseth P T, Kölliker M. *The Evolution of Parental Care*. Oxford: Oxford University Press, 171–188.
- Lessells C M, Boag P T. 1987. Unrepeatable repeatabilities: a common mistake. *The Auk*, 104(1): 116–121.
- Li J Q, Lv L, Wang Y, et al. 2012. Breeding biology of two sympatric *Aegithalos* tits with helpers at the nest. *Journal of Ornithology*, 153(2): 273–283.
- Li S H, Huang Y J, Brown J L. 1997. Isolation of tetranucleotide microsatellites from the Mexican jay *Aphelocoma ultramarina*. *Molecular Ecology*, 6(5): 499–501.
- Lv L, Li J Q, Kingma S A, et al. 2018. Do hair-crested drongos reduce prospective territory competition by dismantling their nest after breeding? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(1): 12.
- Lv L, Zhang Z W, Groenewoud F, et al. 2020. Extra-pair mating opportunities mediate parenting and mating effort trade-offs in a songbird. *Behavioral Ecology*, 31(2): 421–431.
- Marzluff J M, Bowman R, Donnelly R. 2012. *Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World*. Heidelberg: Springer Science & Business Media.
- Müller M S, Massa B, Phillips R A, et al. 2015. Seabirds mated for life migrate separately to the same places: behavioural coordination or shared proximate causes? *Animal Behaviour*, 102: 267–276.
- Nilsson J-Å, Svensson E. 1996. The cost of reproduction: a new link between current reproductive effort and future reproductive success. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 263(1371): 711–714.
- Onishi T, Maki H. 2004. The first record of the Spangled Drongo *Dicrurus hottentottus* from Japan. *Japanese Journal of Ornithology*, 52(1): 47–48.
- Pemberton J M, Kruuk L E B, Clutton-Brock T. 2022. The unusual value of long-term studies of individuals: the example of the Isle of Rum red deer project. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 53: 327–351.
- Pienaar J, Ilany A, Geffen E, et al. 2013. Macroevolution of life-history traits in passerine birds: adaptation and phylogenetic inertia. *Ecology Letters*, 16(5): 571–576.
- Richardson D S, Jury F L, Blaakmeer K, et al. 2001. Parentage assignment and extra-group paternity in a cooperative breeder: the Seychelles warbler (*Acrocephalus sechellensis*). *Molecular Ecology*, 10(9): 2263–2273.
- Rocamora G, Yeatman-Berthelot D. 2009. Family Dicruridae (drongos) // Craig A, Feare C J, Hoyo J, et al. *Handbook of the Birds of the World*. 14th ed. Barcelona: Lynx Edicions.
- Schwarzová L, Šimek J, Coppack T, et al. 2008. Male-biased sex of extra pair young in the socially monogamous Red-backed Shrike *Lanius collurio*. *Acta Ornithologica*, 43(2): 235–239.
- Smith H G, Källander H, Nilsson J Å. 1987. Effect of experimentally altered brood size on frequency and timing of second clutches in the great tit. *The Auk*, 104(4): 700–706.
- Spoon T R, Millam J R, Owings D H. 2006. The importance of mate behavioural compatibility in parenting and reproductive success by cockatiels, *Nymphicus hollandicus*. *Animal Behaviour*, 71(2): 315–326.
- Spoon T R, Millam J R, Owings D H. 2007. Behavioural compatibility, extrapair copulation and mate switching in a socially monogamous parrot. *Animal Behaviour*, 73(5): 815–824.
- Tryjanowski P, Sparks T H, Ptaszyk J, et al. 2004. Do White Storks *Ciconia ciconia* always profit from an early return to their breeding grounds? *Bird Study*, 51(3): 222–227.
- van Rooij E P, Griffith S C. 2013. Synchronised provisioning at the nest: parental coordination over care in a socially monogamous species. *PeerJ*, 1: e232.
- Verhulst S, Nilsson J A. 2008. The timing of birds' breeding seasons: a review of experiments that manipulated timing of breeding. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1490): 399–410.
- Wang N, Li J Q, Liu Y Y, et al. 2010. Improvement on molecular sex identification primers for Passeriform bird species. *Chinese Birds*, 1(1): 65–69.
- Westneat D F. 1990. Genetic parentage in the indigo bunting: a study using DNA fingerprinting. *Behavioral Ecology and Sociobiology*,

- 27(1): 67–76.
- Whitten A J. 1982. Possible niche expansion of the Spangled Drongo *Dicrurus hottentotus* on Siberut Island, Indonesia. *Ibis*, 124(2): 192–193.
- Xiao H T, Hu Y G, Lang Z D, et al. 2017. How much do we know about the breeding biology of bird species in the world? *Journal of Avian Biology*, 48(4): 513–518.
- 陈服官. 1998. 中国动物志: 鸟纲. 雀形目 太平鸟科—岩鹳科. 第九卷. 北京: 科学出版社. [Chen F G 1998. *Fauna Sinica: Aves. Passeriformes: Bombycillidae-Prunellidae*. Volume IX. Beijing: Science Press.]
- 杜军, 张俊范. 1985. 发冠卷尾夏期生态学观察. *四川动物*, 4(2): 20–21, 24. [Du J, Zhang J F. 1985. Summer ecological observation of the Hair-crested Drongo. *Sichuan Journal of Zoology*, 4(2): 20–21, 24.]
- 高振建, 杜志勇, 王兴森, 等. 2006. 河南董寨国家级自然保护区发冠卷尾的巢址选择. *动物学杂志*, 41(1): 69–73. [Gao Z J, Du Z Y, Wang X S, et al. 2006. The nest-site selection of Hair-crested Drongo at Dongzhai nature reserve, Henan. *Chinese Journal of Zoology*, 41(1): 69–73.]
- 郭玉民, 阳艳岚, 韩兴宝, 等. 2010. 黑龙江省鸟类新纪录——发冠卷尾. *四川动物*, 29(2): 202. [Guo Y M, Yang Y L, Han X B, et al. 2010. First record of the Hair-crested Drongo in Heilongjiang. *Sichuan Journal of Zoology*, 29(2): 202.]
- 王培潮, 钱国桢. 1989. 发冠卷尾亲鸟的恋巢性及其雏鸟的饲养观察. *动物学杂志*, 24(6): 15–17. [Wang P C, Qian G Z. 1989. Nest-site fidelity of parent Hair-crested Drongos and observation of nestling feeding. *Chinese Journal of Zoology*, 24(6): 15–17.]