

北戴河朱鹮野化训练种群的繁殖和婚外配

王子健^{①②} 高明^② 吕洪伟^② 易华清^② 赵雪^② 段文斌^③ 刘冬平^{①*}

① 中国林业科学研究院森林生态环境与自然保护研究所 国家林业和草原局森林保护学重点实验室 北京 100091;

② 河北北戴河国家湿地公园管理处 北戴河 066100; ③ 陕西汉中朱鹮国家级自然保护区管理局 汉中 723000

摘要: 为了扩大朱鹮 (*Nipponia nippon*) 种群的数量和分布区, 于 2018 年 7 月从洋县引进 20 只朱鹮在北戴河建立了朱鹮野化种群。2020 年繁殖期, 北戴河共有 22 只朱鹮, 其中成年朱鹮 17 只, 雌雄性比为 1.1; 实际繁殖密度为 37.8 只/hm²; 人工巢的密度为 40.0 巢/hm², 人工巢筐内径为 50 cm。2020 年繁殖期, 北戴河朱鹮共配对 8 对, 其中 6 对繁殖成功, 营巢成功率为 75%; 共产卵 33 枚, 平均窝卵数为 (4.1 ± 1.8) 枚; 出壳 18 只, 孵化率 54.5%; 出飞 13 只, 出飞率 72.2%, 繁殖成功率为 39.4%, 繁殖生产力为 2.2 ± 1.2。与洋县饲养种群相比, 北戴河种群首枚卵的产卵时间晚 17 d, 与两地温差相吻合。北戴河朱鹮的窝卵数显著高于洋县种群, 这可能是由种内巢寄生所致。监控录像表明, 北戴河 1 巢朱鹮的窝卵数高达 6 枚, 超过野生种群平均窝卵数 (2 或 3 枚) 的 2 倍, 推测发生了种内巢寄生行为。此外, 还观察到 8 号巢朱鹮同时发生了婚外配和种内巢寄生行为, 婚外配雌鸟将卵产在该雄鸟的巢中, 使得窝卵数高达 7 枚。此后在该巢中发现 3 只朱鹮轮流孵卵, 以及 2 只雌性朱鹮并排孵于同一巢中的异常情况。北戴河朱鹮的种内巢寄生行为可能是因网笼内人工巢址密度较高但隐蔽性较低所致, 而婚外配行为可能与种群密度和繁殖密度过高有关。本文有关朱鹮异常繁殖行为的研究结果可为野化网笼内人工巢筐的设置和野化种源的选择提供参考, 并提示我们进一步关注朱鹮在环境压力下的表型可塑性和生态适应能力。

关键词: 北戴河; 朱鹮; 繁殖期; 种内巢寄生; 婚外配

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2022) 03-359-09

The Breeding and Extra-pair Copulations of an Acclimatizing Crested Ibis (*Nipponia nippon*) Population in Beidaihe

WANG Zi-Jian^{①②} GAO Ming^② LÜ Hong-Wei^② YI Hua-Qing^②
ZHAO Xue^② DUAN Wen-Bin^③ LIU Dong-Ping^{①*}

① Key Laboratory of Forest Protection of National Forestry and Grassland Administration, Ecology and Nature Conservation Institute,

Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091; ② Hebei Beidaihe National Wetland Park Management Office,

Beidaihe 066100; ③ Shaanxi Hanzhong Crested Ibis National Nature Reserve Administration, Hanzhong 723000, China

基金项目 中国林业科学研究院基本科研业务费专项资金 (No. CAFYBB2020SY023), 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所科研发展专项 (No. 99811-2020);

* 通讯作者, E-mail: dpliu@caf.ac.cn;

第一作者介绍 王子健, 男, 硕士研究生; 研究方向: 生物资源监测与保护; E-mail: zjwang0828@163.com。

收稿日期: 2021-08-05, 修回日期: 2022-03-03 DOI: 10.13859/j.cjz.202203004

Abstract: [Objectives] To enlarge the population size and distribution area of Crested Ibis (*Nipponia nippon*), 20 individuals were introduced from Yangxian to establish an acclimatizing population in Beidaihe in July 2018. The reproduction of the Crested Ibis has always been the focus of the research for its conservation. Since the introduction of the Crested Ibis into Beidaihe, we have been continuously monitoring the reproduction of this population, and discovered the phenomenon of extramarital mating and intraspecific parasitism for the first time. **[Methods]** During the breeding period of 2020, three high-definition cameras installed in the cage house were used to observe the Crested Ibis and relevant data were recorded. A nest with laid eggs was recorded as a breeding nest, and when we found that at least one chick fledged out of the nest, it was recorded as a successful nest. Accordingly, the success rate of nesting is defined as the ratio of the number of successful nests to the total number of nests, the reproductive success rate is defined as the ratio of the number of fledglings to the number of eggs laid, and the reproductive productivity is defined as the number of fledglings per nest. The breeding data of Beidaihe and Yangxian in 2020 were analyzed by Excel and SPSS19.0 software. The independent sample t-test and the Mann-Whitney *U* test were used for comparison, according to if the data were in line with the normal distribution. **[Results]** During the breeding period in 2020 in Beidaihe, there were altogether 22 Crested Ibis, including 17 adults, with a female-to-male ratio of 1.1. The actual breeding density was 37.8/hm², the nest density was 40.0/hm², and the inner diameter of the nest basket was 50cm. Of the 8 pairs of Crested Ibis, 6 pairs were successful in breeding, with a nesting success rate of 75%; a total of 33 eggs were laid, with an average clutch size of 4.1 ± 1.8 eggs; 18 eggs were hatched, with the hatching rate of 54.5%; 13 chicks flew, with the fledging rate of 72.2%. The reproductive success rate was 39.4%, and the reproductive productivity was 2.2 ± 1.2 (Table 1). During the breeding period in 2020, there were 10 pairs of Crested Ibis in Yangxian, all of which were successful in breeding, with a nesting success rate of 100%; a total of 24 eggs were laid, with an average clutch size of 2.4 ± 0.8; 18 eggs were hatched, with the hatching rate of 75%. The fledging rate was 100%, the reproductive success rate was 75%, and the reproductive productivity was 1.8 ± 0.8 (Table 1). Compared with the breeding population in Yangxian, the spawning time of the first egg of the Beidaihe population was 17 days later, which was consistent with the temperature difference between the two places (Fig.1). Through Mann-Whitney *U* test, we found that the nest egg number of Beidaihe Crested Ibis was significantly higher than that of Yangxian population, which may be caused by conspecific brood parasitism. Surveillance video showed that the clutch number of eggs of the Crested Ibis in the Beidaihe No. 1 nest was 6, more than twice of the average clutch number of the wild population (2 or 3), and we speculated that the conspecific brood parasitism might be occurred. In addition, it was also observed that the No. 8 nest Crested Ibis had both extra-pair copulations and conspecific brood parasitism. The extramarital female laid eggs in the male's nest, making the clutch number as high as 7. After that, three Crested Ibis were found to incubate their eggs in turn, and two females were found to incubate in the same nest. **[Conclusion]** The conspecific brood parasitism of Beidaihe Crested Ibis may be caused by high density of artificial nest sites and low concealment in the net cage, while the extra-pair copulations may be related to the high population density and reproductive density. Our results of the abnormal reproduction behavior of the Crested Ibis can provide references for the setting of artificial nest baskets in the acclimatizing cages and the selection of wild provenance, and prompt us to pay more attention

to the phenotypic plasticity and ecological adaptability of the Crested Ibis under environmental pressure.

Key words: Beidaihe; Crested ibis; Breeding season; Conspecific brood parasitism; Extra-pair copulations

种内巢寄生 (conspecific brood parasitism) 是一种选择性的繁殖策略, 雌性个体将卵寄生在同种其他个体巢内, 由宿主孵卵和抚育后代 (Payne 1977, Lyon et al. 2008)。许多鸟类都具有种内巢寄生现象 (Rohwer et al. 1989)。近年的研究显示, 种内巢寄生是鸟类具有适应性基础的选择性繁殖策略 (Thimo et al. 2020), 雌性通过寄生的方式来获得更多适合度收益, 进而来增大繁殖力 (Sorenson 1991)。由于种内巢寄生可能影响种群的稳定性, 因此揭示种群的种内巢寄生, 有助于种群的保护和管理策略的提出 (Macwhirter 1989)。婚外交配 (extra-pair copulations) 是指社会单配制鸟类中非配对的雌雄个体之间的交配行为 (Westneat et al. 1990)。随着分子生物技术的迅猛发展, 发现婚外交配现象在社会单配制鸟类中普遍存在 (Birkhead 1995)。在鸟类婚外交配行为的进化过程中, 不论雌雄哪一方主导, 雌雄个体都会在婚外交配中进行获益或代价的权衡 (Eliassen et al. 2008), 同时婚外交配也是雄性的一种适应性繁殖进化策略 (Canal et al. 2012)。单配制鸟类中的婚外交配行为是鸟类婚配制度的重要组成, 对婚外交配的研究有利于揭示婚外交配的选择机制 (Fan et al. 2021)。

朱鹮 (*Nipponia nippon*) 是濒危物种 (BirdLife International 2001), 中国的 I 级重点保护野生动物。自 1981 年重新发现最后 7 只野生朱鹮以来 (刘荫增 1981), 开展了卓有成效的保护工作, 目前已在陕西洋县、铜川和宝鸡、河南董寨以及浙江德清等地建立了多个放飞种群 (王超等 2020), 极大地缓解了朱鹮的濒危状况。为了进一步将朱鹮拓展至更广泛的历史分布区, 2018 年 7 月从陕西洋县引进 20 只朱鹮在河北北戴河建立了朱鹮野化种群 (王子健等 2021)。

朱鹮是单配制鸟类, 配对关系在年际间较

为稳定, 在繁殖期具有较强的领域性 (史东仇等 2001)。朱鹮的繁殖相关研究, 一直是朱鹮保护事业的重点关注内容。过去 40 年间, 对朱鹮的繁殖习性、巢址选择、繁殖期活动区大小、繁殖成效等方面开展了大量研究 (李欣海等 2001, 刘冬平等 2003, Yu et al. 2006, 王超等 2020)。自北戴河引入朱鹮后, 我们对这一种群进行了持续的繁殖监测, 并首次发现婚外交配现象及种内巢寄生行为, 现报道如下。

1 研究方法

1.1 研究地概况

北戴河国家级朱鹮野化试验基地 (39°50' N, 119°30' E), 位于北戴河国家湿地公园内, 园区总面积 306.7 hm², 包括浅海水域、滩涂、森林与河道等多种类型生境。北戴河国家湿地公园地处中纬度暖温带, 属暖温带、半湿润季风性大陆性气候, 春温、夏凉、秋暖、冬寒, 四季分明。因其位于东部沿海季风环流区, 具有多风、湿润、雨量适中、气候宜人的海洋性气候特点。年平均气温为 11.5 °C, 7 月最热, 月平均气温 25.0 °C, 冬季 1 月最冷, 月平均气温 -4.8 °C, 极端最低温度 -24.3 °C; 无霜期 281 d。年平均日照时数为 2 568.6 h。年平均降水量为 680 mm, 多集中在 6~8 月 (黄树贤 2015)。

此外, 还与陕西汉中朱鹮国家级自然保护区朱鹮救护饲养中心 (陕西洋县, 33°35' N, 107°44' E) 野化放飞大网笼朱鹮种群进行了繁殖对比。陕西汉中朱鹮国家级自然保护区属北亚热带湿润季风气候, 温暖湿润, 雨热同季, 冬无严寒, 夏无酷暑, 平均温度 12~14 °C, 年均降水量 900~1 000 mm, 无霜期 240 d。

1.2 野化环境

北戴河朱鹮基地于 2018 年 6 月建成并投入使用。野化训练大网笼顶部均覆盖绿色尼龙软

网, 四周有 5 m 高铁丝网, 网笼中间高度均为 45 m, 四周高度 25 m, 占地面积约 4 500 m², 可活动空间约 135 000 m³ (王子健等 2021)。网笼内参照朱鹮野生环境栖息地进行相关的建造和改善 (刘冬平等 2008, 卢靖等 2011)。主要生境包括林木、草地和浅水沼泽等。网笼内有栖树 25 棵, 其中油松 (*Pinus tabulaeformis*) 11 棵、毛白杨 (*Populus tomentosa*) 6 棵、垂柳 (*Salix babylonica*) 5 棵、榆树 (*Ulmus pumila*) 3 棵。在栖树上搭建了 18 个直径为 50 cm 的人工巢筐, 供朱鹮进行自然繁殖, 其中 7 个人工巢筐在 2020 年繁殖期被朱鹮选择利用。

洋县生态园野化放飞大网笼于 2002 年建成并投入使用, 大网笼顶部有绿色的尼龙软网, 网笼中间高 35 m, 周边高约 20 m, 且用 4 m 高的铁丝网围成圈, 占地面积 5 000 m², 网笼内部的植被以及环境条件均模仿野生朱鹮自然栖息地的环境条件建设, 以半散养的方式饲养朱鹮。

1.3 野化种群概况

北戴河朱鹮野化种群在 2020 年繁殖期共有 22 只朱鹮, 种群密度为 48.9 只/hm²; 其中有 17 只性成熟个体, 雄性 8 只, 雌性 9 只, 雌雄性比为 1.1; 实际繁殖密度为 37.8 只/hm²; 人工巢筐密度为 40.0 巢/hm²。

在 2020 年繁殖期, 洋县朱鹮野化种群共有 51 只朱鹮, 种群密度为 102.0 只/hm²; 其中有 22 只成年朱鹮, 雌雄各 11 只; 实际繁殖密度为 44.0 只/hm²; 人工巢筐密度为 14.0 巢/hm²。

1.4 观察方法

2020 年繁殖期, 利用网笼内安装的 3 部高清摄像头, 在室内全天候对网笼内朱鹮进行观察, 并记录相关的数据信息。

1.5 数据分析

野生朱鹮种群的平均窝卵数约为 2 或 3 枚 (丁长青 2004, Yu et al. 2006, Wu et al. 2017, Liu et al. 2020, 王超等 2020)。根据 Yom-Tov (1980) 对鸟类种内巢寄生的判定依据, 窝卵

数大于平均窝卵数的 2 倍, 可判断为发生了种内巢寄生。

当发现朱鹮开始产卵则记录为一个繁殖巢, 发现巢中有幼鸟出飞则记录为一个成功巢。据此将营巢成功率定义为成功巢的数量与总巢数之间的比值, 将繁殖成功率定义为出飞幼鸟数与产卵数的比值, 将繁殖生产力定义为出飞的幼鸟数量 (吴永恒等 2018, 王超等 2020)。

用 Excel 和 SPSS 19.0 软件对 2020 年北戴河和洋县的繁殖数据进行分析。首先对数据进行检验, 如果符合正态分布, 使用独立样本 *t* 检验进行分析, 如果不符合正态分布或者有离群值, 则采用 Mann-Whitney *U* 检验进行比较。

2 结果

2.1 北戴河朱鹮繁殖成效

2020 年繁殖期, 北戴河朱鹮共配对 8 对, 其中 6 对繁殖成功, 营巢成功率为 75%; 共产卵 33 枚, 平均窝卵数为 (4.1 ± 1.8) 枚; 出壳 18 只, 孵化率 54.5%; 出飞 13 只, 出飞率 72.2%, 繁殖成功率为 39.4%, 繁殖生产力为 2.2 ± 1.2 (表 1)。

2.2 北戴河与洋县朱鹮种群的繁殖差异

2020 年繁殖期, 洋县野化放飞大网笼朱鹮共配对 10 对, 10 对均繁殖成功, 营巢成功率为 100%; 共产卵 24 枚, 平均窝卵数为 (2.4 ± 0.8) 枚; 出壳 18 只, 孵化率 75%; 出飞 18 只, 出飞率 100%, 繁殖成功率为 75%, 繁殖生产力为 1.8 ± 0.8 (表 1)。

北戴河朱鹮的窝卵数显著高于洋县 ($Z = -2.356, P = 0.034$) ($n = 18$), 但两地的出飞数 ($Z = 0.463, P = 0.696$) ($n = 18$) 和繁殖成功率 ($Z = 1.847, P = 0.083$) ($n = 18$) 没有显著差异。

北戴河朱鹮种群在 2020 年繁殖期首枚卵的产卵日期为 3 月 19 日, 比洋县首枚卵的产卵日期 (3 月 2 日) 晚 17 d, 但两地产首枚卵日期的平均温度均为 10 °C 左右 (图 1)

表 1 北戴河和洋县朱鹮繁殖情况

Table 1 The breeding parameters of the crested ibis in Beidaihe and Yangxian

巢编号 Nest no.	亲鸟环号 (雌/雄) Bird banding no. of Breeder (female/male)	产首枚卵日期 (月-日) Date of first laying (Month-date)	产卵数 Egg no. (ind)	首雏出壳日期 (月-日) Date of first nestling (Month-date)	出壳数 Nestling no. (ind)	出飞日期(月-日) Fledgling date (Month-date)	出飞数 Fledgling no. (ind)
北戴河 Beidaihe							
B-1*	11J/13J	3-25	6	4-25	5	6-05	3
B-2	15J/19J	3-28	3	5-02	1	6-12	1
B-3	01J/02J	4-16	2	5-15	1	6-29	1
B-4	17J/20J	3-23	2	4-22	2	6-02	2
B-5	07J/04J	3-28	4	5-03	3		0
B-6	18J/12J	3-28	5	4-28	2	6-08	2
B-7	08J/10J	3-26	4	4-24	4	6-04	4
B-8*	05J、09J/03J	3-19	7		0		0
洋县 Yangxian							
Y-1	597/右黑 (black)	3-14	2	4-12	1	5-25	1
Y-2	567/670	3-13	2	4-11	2	5-27	2
Y-3	004/695	3-13	2	4-11	2	5-28	2
Y-4	679/无环 (without bird banding)	3-15	4	4-14	3	5-26	3
Y-5	B64/B63	3-2	2	4-18	1	5-31	1
Y-6	A42/003	3-15	4	4-13	3	5-25	3
Y-7	694/L21	3-12	2	4-01	1	5-23	1
Y-8	无环 (without bird banding) /A21	4-02	2	5-01	2	6-12	2
Y-9	B59/无环 (without bird banding)	3-26	2	4-23	2	6-05	2
Y-10	B17/B42	3-22	2	4-02	1	6-03	1

* 含寄生卵 Contains parasitic eggs

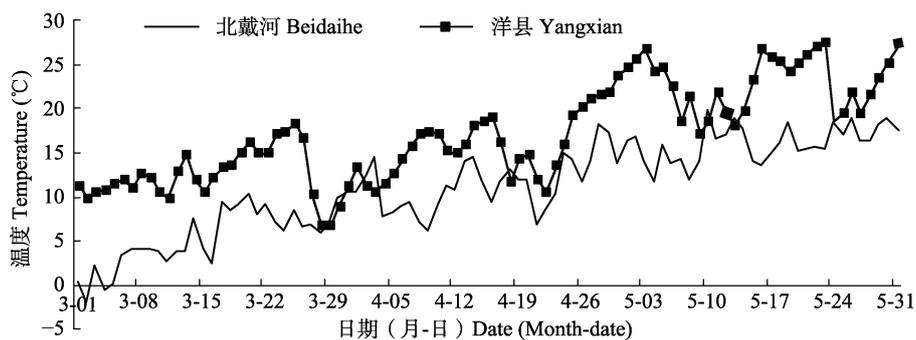


图 1 2020 年繁殖期两地日平均气温变化情况

Fig. 1 Temperature changes in Beidaihe and Yangxian during the breeding period in 2020

2.3 异常繁殖行为

2020 年繁殖期间, 北戴河朱鹮种群发生了

异常繁殖行为, 主要包括婚外配行为和异常窝卵数。

B-1 号巢亲鸟为 11J (♀) 和 13J (♂), 于 2020 年 3 月 25 日观察到产首枚卵, 后因巢筐较深, 摄像头数量较少, 未能及时观测到后续产卵的详细情况。4 月 25 日第 1 只幼鸟出壳, 至 5 月 1 日共出壳幼鸟 5 只 (图 2a); 5 月 2 日 16:31 时亲鸟交替孵卵时, 发现巢内还有 1 枚卵, 且形态完好, 没有破损 (图 2b), 后该卵因长时间未破壳被亲鸟弃于巢外摔碎。可见此巢的窝卵数高达 6 枚, 明显超过野生朱鹮平均窝卵数 (2 或 3 枚) 的两倍, 可判断发生种内巢寄生。此外, 后期在幼鸟出壳后, 并未发现除 11J 和 13J 之外的朱鹮参加育雏。

B-8 巢 03J (♂) 和 09J (♀) 于 3 月 16 日开始在松树上筑巢。09J 于 3 月 19 日产下第一枚卵, 接着在 3 月 21 日、3 月 23 日、3 月 25 日又相继产下 3 枚卵, 其中一枚卵于 3 月 26 日破碎被亲鸟扔出巢外 (图 3a)。3 月 23 日, 另一只雌鸟 05J 多次在 B-8 巢树附近停栖并试图靠近, 均被 09J 驱赶; 3 月 24 日, 09J 虽仍然有驱赶 05J 的行为, 但较 23 日明显减少; 3 月 25 日 9:18 时, 09J 不在巢内, 05J 和 03J 在 8 号巢内发生交配行为 (图 3b), 随后 3 只朱鹮一起在巢内发生相互梳理羽毛的行为 (图 3c)。3 月 27 日, 05J 在 B-8 巢内产下 1 枚卵, 随后在 3 月 29 日、3 月 31 日又相继产下 2 枚卵 (图 3d), 至此 B-8 巢内共有卵 7 枚, 其中破碎 1 枚, 孵卵 6 枚 (图 3e)。在 05J 开始产卵后 3 只朱鹮开始一起轮流孵卵, 甚至在本研究期间出现了 1 次两只雌鸟并排在巢内孵卵的现象 (图 3f), 持续时间 28 min。

3 讨论

3.1 北戴河朱鹮种群的种内巢寄生

种内巢寄生的判断依据主要包括直接观察、分子检测、卵形态差异和异常窝卵数等证据 (Gong et al. 2003)。而窝卵数大于平均窝卵数的两倍, 一直以来都作为判定发生种内巢寄生的重要依据之一 (Semel et al. 2001, Yom-Tov 2001, Gong et al. 2003)。本研究记录到北戴河 1

巢朱鹮的窝卵数为 6 枚, 另一巢窝卵数 7 枚, 明显超过了野生朱鹮平均窝卵数的 2 倍, 且通过视频记录到 B-8 巢 2 只雌鸟在同一巢中产卵, 因此初步判断发生了种内巢寄生行为。当然为了证据更有说服力, 下一步应进行分子生物学检测。

由于巢址的稀缺性, 种内巢寄生行为很多时候是寄生者在同宿主争夺有限巢址资源失败后的一种繁殖对策 (Semel et al. 2001, Yom-Tov 2001)。但对林鸳鸯 (*Aix sponsa*) (Semel et al. 1986) 和中华秋沙鸭 (*Mergus squamatus*) (刘冬平等 2020) 的研究发现, 尽管在研究区域内仍有许多人工巢筐未被利用, 却依然发生了种内巢寄生行为, 这表明种内巢寄生很可能不仅仅是巢址资源限制的结果。与此相似, 本研究中网笼内还有 12 个人工巢筐未被利用, 表明朱鹮似乎仍有充足的巢址可供选择。值得注意的是, 笔者于 2019 年发现, 在尚有数个人工巢筐的情况下, 一只朱鹮雌鸟在地面产卵的异常繁殖现象。究其原因, 一可能是该个体的异常行为表现, 二可能是部分人工巢筐的选址不能满足朱鹮繁殖需求, 因此提醒我们在今后野化训练实践中需要对人工巢筐设置和栖息环境恢复进行不断优化。

当巢的位置隐蔽性较低时, 寄生的风险就会显著提高 (Rohwer et al. 1989), 而人工巢址因未能充分考虑隐蔽条件, 往往会增加巢寄生的可能。Semel 等 (1986) 通过对林鸳鸯的研究发现, 种内巢寄生现象的发生可能与人工巢箱较为密集有关。本研究中, 大网笼内的巢树不够高大, 导致巢筐隐蔽性较低; 另外, 笼内巢筐的密度约为 40.0 巢/hm², 远高于野生朱鹮巢址的密度 (0.73 巢/km², 王超等 2020)。这可能是导致巢寄生的重要原因。

3.2 北戴河朱鹮种群的婚外配现象

本研究首次观察到朱鹮的婚外配行为, 其中 03J (♂)、05J (♀) 和 09J (♀) 均为 3 岁的性成熟朱鹮, 而雌性朱鹮 05J 与 09J 经来源地洋县救护饲养中心证实, 在有确切记录的三代内没有亲缘关系, 此外 03J 和 09J 曾于 2019 年



图 2 北戴河朱鹮的超常窝卵数

Fig. 2 Abnormally large clutch of Crested Ibis in Beidaihe

a. 5 只幼鸟; b. 剩余 1 枚未孵化的卵。 a. The five nestlings; b. The last egg left unhatched.



图 3 北戴河朱鹮的婚外配和巢寄生行为

Fig. 3 Extra-pair copulation and brood parasitism of Crested Ibis in Beidaihe

a. B-8 巢亲鸟扔掉破碎的卵; b. 03J (♂) 和 05J (♀) 发生婚外交配; c. 3 只朱鹮在巢中相互梳理羽毛; d. 05J 的种内巢寄生行为; e. 巢中现存的 6 枚卵; f. 两只雌性朱鹮同时孵卵。

a. The breeder threw away a broken egg; b. The extra-pair copulation between Crested Ibis 03J (♂) and 05J (♀); c. The preening behaviors among the three Crested Ibises; d. The brood parasitism of Crested Ibis 05J; e. The 6 eggs in the nest; f. The simultaneous incubation behavior of the two females.

成功繁殖 2 只幼鸟。在同一种群中, 有配偶的雄性发生婚外配行为一定会从中获利 (Ewen et al. 1999), 但于此同时, 婚外配也会影响雄性的繁殖功效, 导致精子质量的下降 (Bateman 1948)。本研究中, 我们对婚外配行为产下的卵进行检查时, 发现均未受精, 可能与此相关。

2020 年繁殖期, 北戴河朱鹀种群的密度为 48.9 只/hm², 繁殖密度为 37.8 只/hm²。Rowe 等 (2007) 对美洲红胸鹀 (*Erythropitta erythrogaster*) 以及 Møller (2010) 对家燕 (*Hirundo rustica*) 的研究发现, 过高的种群密度和繁殖密度会增加婚外配发生的几率。北戴河朱鹀种群婚外配的发生可能与过高的种群密度和繁殖密度有关。

雄性发生婚外交配时, 往往都是迅速而隐秘的, 不会停留太长时间 (Marthinsen et al. 2005)。这与本次繁殖期观测到的情况有所不同, 可能是因为大网笼内的 17 只成年朱鹀其中 8 对已成功配对, 唯独 05J 雌性朱鹀未找到配偶, 出于繁殖的需要, 和对雄性的择偶标准, 即依据雄性动物生殖投资的性质和程度 (尚玉昌 1998), 开始主动接近吸引 03J 雄性朱鹀, 而 03J 朱鹀也成功被吸引并与其发生交配行为。在 03J 与 05J 交配成功后, 09J 的抵触行为较未交配前明显减少, 在接纳 05J 后, 3 只鸟开始一起轮流孵卵, 有时甚至会出现两只雌鸟一起在巢内孵卵的现象。在野外, 建造过大的巢会增加朱鹀对营巢的投入, 而且还不利于孵卵时的保温, 所以野生朱鹀的巢址只能容纳一只朱鹀孵卵, 而本研究中由于人工巢筐过大的内径, 给朱鹀提供了并排孵卵的机会, 因此提醒我们在今后的野化训练实践中需要进一步缩减人工巢筐的大小, 使其与野生朱鹀的巢址更为接近。

温度对鸟类的繁殖和产卵时间有着显著的影响 (孙岳等 2010, 付义强等 2011, Gładalski et al. 2014)。因此洋县和北戴河两地繁殖期时的温度差异可能是两地朱鹀产首枚卵时间不同的主要原因。而北戴河朱鹀种群的巢寄生和婚

外配行为则是造成其窝卵数显著高于洋县的主要因素。

近年来在野化放飞种群监测的过程中陆续发现朱鹀的一些异常繁殖现象。例如, 在 2016 年河南董寨野化放飞的子一代朱鹀中, 发现 1 岁的朱鹀成功繁殖 (黄治学等 2017); 在 2006 至 2014 年间通过对秦岭地区放飞朱鹀的研究表明, 高达 43.1% 的配对在单棵树上集群营巢, 并首次发现两例一雌多雄的婚配现象 (Liu et al. 2020)。本研究有关种内巢寄生和婚外配的发现进一步表明, 在环境压力下朱鹀能够表现出较强的表型可塑性 (phenotypic plasticity)。在今后的野化放飞过程中, 应特别予以关注, 以便深入了解朱鹀对放飞地点环境变化的生态适应能力。

参 考 文 献

- Bateman A J. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, 2(3): 349–368.
- BirdLife International. 2001. Threatened birds of Asia: the BirdLife International red data book. Cambridge, UK: BirdLife International, 315–329.
- Birkhead T R. 1995. Sperm competition: evolutionary causes and consequences. *Reproduction, Fertility and Development*, 7(4): 755–775.
- Canal D, Jovani R, Potti J. 2012. Male decisions or female accessibility? Spatiotemporal patterns of extra pair paternity in a songbird. *Behavioral Ecology*, 23(5): 1146–1153.
- Eliassen S, Kokko H. 2008. Current analyses do not resolve whether extra-pair paternity is male or female driven. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(11): 1795.
- Ewen J G, Armstrong D, Lambert D M. 1999. Floater males gain reproductive success through extra-pair fertilizations in the stitch bird. *Animal Behaviour*, 58(2): 321–328.
- Fan Q, E M, Wei Y, et al. 2021. Mate choice in double-breeding female Great Tits (*Parus major*): Good males or compatible males. *Animals*, 11(1): 140.
- Gładalski M, Bańbura M, Kaliński A, et al. 2014. Extreme weather event in spring 2013 delayed breeding time of Great Tit and Blue Tit. *International Journal of Biometeorology*, 58(10): 2169–2173.

- Gong G, Lu X. 2003. Intraspecific nest parasitism among birds in China, evidence based mainly on abnormally large clutches. *Acta Zoologica Sinica*, 49(6): 851–853.
- Liu D, Zhang G, Wang C, et al. 2020. Breeding variation in a reintroduced Crested Ibis *Nipponia nippon* population in central China. *Pakistan Journal of Zoology*, 52(4): 1595–1598.
- Lyon B E, Eadie J M. 2008. Conspecific brood parasitism in birds: a life history perspective. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 39: 343–363.
- Macwhirter R B. 1989. Minireview: on the rarity of intraspecific brood parasitism. *Condor*, 91(2): 485–492.
- Marthinsen G, Kleven O, Brenna E, et al. 2005. Part-Time mate guarding affects paternity in male reed buntings (*Emberiza schoeniclus*). *Ethology*, 111(4): 397–409.
- Møller A P. 2010. Density-dependent Extra-pair copulations in the Swallow *Hirundo rustica*. *Ethology*, 87(3): 316–329.
- Payne R B. 1977. Ecology of brood parasitism in birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 8: 1–28.
- Rohwer F C, Freeman S. 1989. The distribution of conspecific nest parasitism in birds. *Canadian Journal of Zoology*, 67(2): 239–253.
- Rowe K M C, Weatherhead P J. 2007. Social and ecological factors affecting paternity allocation in American robins with overlapping broods. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61(8): 1283–1291.
- Semel B, Sherman P W. 1986. Dynamics of nest parasitism in Wood Ducks. *Auk*, 103(4): 813–816.
- Semel B, Sherman P W. 2001. Intraspecific parasitism and nest-site competition in Wood Ducks. *Animal Behaviour*, 61(4): 787–803.
- Sorenson M D. 1991. The functional significance of parasitic egg laying and typical nesting in redhead ducks: an analysis of individual behaviour. *Animal Behaviour*, 42(5): 771–796.
- Thimo N J, Titman R D, Elliott K H, et al. 2020. Conspecific brood parasitism in an upland-nesting bird: cues parasites use to select a nest. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 74(2): 27.
- Westneat D F, Sherman P W, Morton M L. 1990. *The Ecology and Evolution of Extra-pair Copulations in Birds*. New York: Current Ornithology, Plenum, USA.
- Wu J, Zhu J G, Wang K, et al. 2017. Breeding ecology of a reintroduced population of Crested Ibis (*Nipponia nippon*) in Henan Province, China. *Pakistan Journal of Zoology*, 49(6): 2027–2035.
- Yom-Tov Y. 1980. Intraspecific nest parasitism in birds. *Biological Reviews*, 55(1): 93–108.
- Yom-Tov Y. 2001. An updated list and some comments on the occurrence of intraspecific nest parasitism in birds. *Ibis*, 143(1): 133–143.
- Yu X, Liu N, Xi Y, et al. 2006. Reproductive success of the Crested Ibis *Nipponia Nippon*. *Bird Conservation International*, 16(4): 325–343.
- 丁长青. 2004. 朱鹮研究. 上海: 上海科技教育出版社.
- 付义强, 张正旺. 2011. 春夏季异常低温气候对灰胸菱鹀繁殖的影响. *北京师范大学学报: 自然科学版*, 47(3): 292–295.
- 黄树贤. 2015. 中国政区大典·河北省卷. 北京: 中国社会出版社.
- 黄治学, 王科, 蔡德靖, 等. 2017. 河南董寨野外子一代 1 岁朱鹮配对并繁殖成功. *动物学杂志*, 52(5): 776.
- 李欣海, 李典漠, 丁长青, 等. 2001. 应用资源选择函数研究朱鹮的巢址选择. *生物多样性*, 9(4): 352–358.
- 刘冬平, 丁海华, 张国钢, 等. 2008. 人工饲养朱鹮放飞前的野化训练. *林业科学*, 44(12): 88–93.
- 刘冬平, 丁长青, 楚国忠. 2003. 朱鹮繁殖期的活动区和栖息地利用. *动物学报*, 49(6): 755–763.
- 刘冬平, 李国栋. 2020. 长白山中华秋沙鸭的种内巢寄生. *动物学杂志*, 55(3): 407–410.
- 刘荫增. 1981. 朱鹮在秦岭的重新发现. *动物学报*, 27(3): 273.
- 卢靖, 丁长青, 庆保平, 等. 2011. 不同野化训练条件下朱鹮的行为差异. *动物学杂志*, 46(6): 11–18.
- 尚玉昌. 1998. 行为生态学. 北京: 北京大学出版社, 77–80.
- 史东仇, 曹永汉. 2001. 中国朱鹮. 北京: 中国林业出版社.
- 孙岳, 张彩霞, 董路, 等. 2010. 武夷山鸡形目鸟类多样性及冰冻灾害对其影响研究. *北京师范大学学报: 自然科学版*, 46(5): 600–605.
- 王超, 张亚祖, 曾键文, 等. 2020. 中国野生朱鹮的繁殖现状和种群数量. *林业科学*, 56(11): 143–150.
- 王子健, 高明, 吕洪伟, 等. 2021. 北戴河朱鹮野化种群非繁殖期日间活动时间分配和行为节律. *生态学报*, 41(13): 5487–5494.
- 吴永恒, 孔赤平, 向明, 等. 2018. 四川老君山国家级自然保护区红翅噪鹛的繁殖生态研究. *四川动物*, 37(5): 578–584.