

甘肃莲花山淡眉柳莺的繁殖记录及其孵卵行为

毕中霖 孙悦华* 蒋迎昕 贾陈喜

(中国科学院动物研究所 北京 100101)

摘要: 2001年6~7月,在甘肃省莲花山自然保护区记录了淡眉柳莺(*Phylloscopus humei*)繁殖,研究了其孵卵行为。结果表明,窝卵数为(4.3±0.5)枚(4~5, n=4),卵的大小为(14.0±0.4) mm×(11.2±0.4) mm (n=17)。育雏期为(13.8±0.5) d (13~14, n=4)。孵化期内雌鸟日活动期的平均长度为(833.2±40.0) min, 平均每天离巢(46.6±12.2)次(n=27),每次离巢时间为(5.3±2.8) min (n=1435),每次在巢时间为(12.7±7.5) min (n=1409),在巢率为72.4%±11.6% (n=21)。雨天在巢和离巢的时间与晴天有显著差异,晴天在巢率为71.5%±12.1% (n=13),雨天在巢率为75.1%±9.0% (n=8)。在整个孵卵期间所有记录到的卵温平均为31.2℃(49066 min内连续记录58879次)。雌鸟每次离巢,卵温平均下降(9.4±3.4)℃(n=1450)。

关键词: 淡眉柳莺; 孵卵行为; 卵温; 莲花山

中图分类号: Q958 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263(2009)04-14-05

Breeding Notes and Incubation Behavior of *Phylloscopus humei* at Lianhuashan in Gansu

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

(Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract: During June and July 2001, the incubation behavior with nest description of Hume's Leaf Warblers (*Phylloscopus humei*) was studied at the Lianhuashan Natural Reserve in Gansu Province of China. The clutch size was 4.3±0.5 eggs (4-5, n=4) with measurement of (14.0±0.4) mm×(11.2±0.4) mm (n=17). Nestling period was 13.8±0.5 d (13-14, n=4). Active length in the day of the female during the incubation period averaged 833.2±40.0 min. Female left the nest averaged 46.6±12.2 times (n=27) per day, and the duration of period-off and period-on were 5.3±2.8 min (n=1435) and (12.7±7.5) min (n=1409) respectively. Constancy of incubation was 72.4%±11.6% (n=21). The duration of the period-off and period-on in raining days was different from which in sunny days, the constancy of incubation in sunny day was 71.5%±12.1% (n=13) and which in raining days was 75.1%±9.0% (n=8). Egg temperature during all the incubation period averaged 31.2℃ (58879 recordings in 49066 min), and the egg temperature decreased 9.4±3.4℃ (n=1450) in average during period-off.

Key words: Hume's Leaf Warbler (*Phylloscopus humei*); Incubation behavior; Egg temperature; Lianhuashan

柳莺属(*Phylloscopus*)鸟类体型较小,形态相似,难以区分,与其他鸟类相比在野外较难观察。我国对本属鸟类研究非常欠缺,基本限于繁殖生活习性和生态行为的简单观察。淡眉柳莺(*P. humei*)以前被作为黄眉柳莺(*P. inornatus*)的

基金项目 国家自然科学基金项目(No. 30620130110)资助;

* 通讯作者, E-mail: sunyh@iz.ac.cn;

第一作者介绍 毕中霖,男,博士;研究方向:鸟类学; E-mail: bzhonglin@yahoo.com.cn.

收稿日期: 2008-12-29, 修回日期: 2009-04-18

humei 亚种对待, 但是随着对黄眉柳莺 *humei* 亚种研究工作的深入, 越来越多的声学、DNA、形态和行为学研究表明其是独立的物种^[1-4]。目前有关淡眉柳莺西北亚种 (*P. h. mandellii*) 的资料非常少, 仅有一些关于种群数量和基本繁殖信息的描述^[5], 本文对其在孵卵期间的卵温和孵卵节律进行了监测。

1 研究地区与方法

研究于 2001 年 6~7 月, 在甘肃省莲花山自然保护区的核心区沙河滩保护站进行。该地区的自然概况已经有过描述^[6]。

研究中采用 Gemini Data Loggers (UK) Ltd 公司生产的 Tinytalk ④型温度自动记录器 (data logger) 监测淡眉柳莺的孵卵行为。发现巢后将内部已置入温度探测头的假蛋固定在巢中, 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持续记录 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。收取数据尽量选择亲鸟离巢的时间, 以减少对孵卵亲鸟的干扰。环境温度亦通过温度记录器记录, 时间间隔为 1 h。

鸟类在孵卵过程中坐巢和离巢常按一定规律交替进行, 即孵卵节率^[7]。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], 在巢时间指亲鸟回到巢内到下一次离巢之间的时间, 而两次在巢之间的时间为离巢时间。在巢率 (attentiveness) 指亲鸟整个日活动期内在巢时间的比率。卵温和离巢、回巢时间的处理利用温度自动记录器的专用软件获得; 数据的统计分析用 SPSS 13.0 软件和 Microsoft Excel 2003 完成; 孵卵亲鸟每小时离巢的次数通过 Conway 的公式^[9] 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 ④Plus 获得。测量工具使用游标卡尺。

2 结果

2.1 巢的描述及繁殖生物学特征 共发现 18

个巢, 筑于地面幼树根部被苔藓覆盖的浅坑内、小土坡或灌丛下, 非常隐蔽。详细记录了 4 个巢, 并利用温度自动记录器进行了监测。其中 3 巢位于林缘小路边, 1 巢位于林内。

巢为球状, 侧面开口, 明显可以分为三层, 由灌木外皮和草叶组成松散的外层, 由草茎组成厚而致密的中间层, 巢的衬里是由牦牛毛发和一种植物的白色毛发状纤维组成。测得 4 巢内径平均为 (4.0 ± 0.5) cm, 外径平均为 (8.2 ± 1.1) cm, 巢口外缘至内壁的距离平均为 (6.6 ± 0.8) cm。窝卵数为 (4.3 ± 0.5) 枚 ($4 \sim 5$, $n = 4$), 卵白色, 表面有红褐色斑点, 主要呈环状集中于钝端。卵的大小平均为 (14.0 ± 0.4) mm \times (11.2 ± 0.4) mm ($n = 17$)。仅雌鸟孵卵。育雏期为 (13.8 ± 0.5) d ($13 \sim 14$, $n = 4$), 双亲育雏。

2.2 日活动期 孵化期内雌鸟日活动期的平均长度为 (833.2 ± 40.0) min, 不同雌鸟之间的长度差异显著 (one-way ANOVA, $F = 5.182$, $P = 0.006$)。巢 1 雌鸟的日活动期为 (830.9 ± 7.9) min ($n = 4$), 巢 2 为 (871.3 ± 9.0) min ($n = 6$), 巢 3 为 (812.0 ± 11.0) min ($n = 15$), 巢 4 为 (852.7 ± 4.9) min ($n = 5$)。LSD 多元方差分析表明, 只有巢 3 与巢 2 的差异以及巢 3 与巢 4 之间的差异显著 ($P < 0.05$)。雌鸟日活动期的长度与环境温度的关系并不显著 (Pearson 相关性分析, $n = 20$, $r = -0.01$, $P = 0.998$)。

在孵卵期间当地日出和日落的时间分别为 5: 54: 27 \pm 0: 1: 54 时 (范围 5: 51: 49~ 5: 57: 48 时, $n = 16$), 20: 22: 39 \pm 0: 0: 16 时 (范围 20: 22: 08~ 20: 22: 57 时, $n = 16$)。雌鸟通常在日出后约 -7.4~ 50.0 min 开始活动, 在日落前 1.8~ 55.2 min 结束活动, 雌鸟开始和结束活动的时间并不相同, 有的个体在日出之前就开始活动 (表 1)。巢 2 雌鸟开始活动的时间最早, 结束的最晚; 而巢 3 雌鸟开始活动的时间最晚, 结束的最早。

2.3 孵卵节律和卵的温度 孵卵期间雌鸟每天离巢 (46.6 ± 12.2) ($n = 27$) 次, 且雌鸟之间有明显的差别。巢 1 雌鸟的离巢频次非常低,

巢2与巢3非常接近,而巢4雌鸟的离巢频次比其他个体都明显要高 ($\chi^2 = 17.50, P = 0.001$)。雌鸟离巢时间的长度平均为 $(5.3 \pm 2.8) \text{ min}$ ($n = 1435$), 在巢时间平均为 $(12.7 \pm$

$7.5) \text{ min}$ ($n = 1409$)。雌鸟每次离巢时间和在巢时间的差异明显 ($\chi^2 = 42.20, P = 0.00; \chi^2 = 282.52, P = 0.00$), 巢1雌鸟每次离巢时间和在巢时间比其他3只雌鸟都长(表1)。

表1 淡眉柳莺雌鸟开始活动时间、结束活动时间、每天外出频次以及孵卵节律变量[平均值±标准差(样本数)]

Table 1 Starting and ending time of activity, out-frequency and incubation rhythm variables of *Phylloscopus humei* [Mean ± SD (sample size)]

变量 Variables	巢1 Nest 1	巢2 Nest 2	巢3 Nest 3	巢4 Nest 4
日出后开始活动时间 Starting time after sunrise (min)	-0.9 ± 2.9 (4)	-3.5 ± 2.7 (6)	13.2 ± 12.1 (16)	0.7 ± 4.8 (5)
日落前结束活动时间 Ending time before sunset (min)	29.4 ± 13.0 (4)	6.2 ± 4.0 (6)	30.2 ± 14.7 (16)	13.3 ± 7.5 (5)
日外出频次 Out-frequency	28.5 ± 1.8 (4)	46.8 ± 2.0 (6)	45.3 ± 1.4 (13)	68.8 ± 3.3 (4)
离巢时间 Out-nest duration (min)	6.6 ± 3.2 (154)	4.9 ± 1.9 (277)	5.5 ± 3.1 (672)	4.8 ± 2.2 (332)
在巢时间 On-nest duration (min)	21.1 ± 13.8 (149)	13.7 ± 5.0 (274)	12.9 ± 5.3 (660)	7.9 ± 4.6 (326)
雌鸟离巢温度下降值 (°C) Decrease of temperature during off-nest	7.5 ± 2.7 (66)	5.6 ± 1.9 (229)	11.2 ± 2.5 (682)	9.2 ± 3.5 (373)

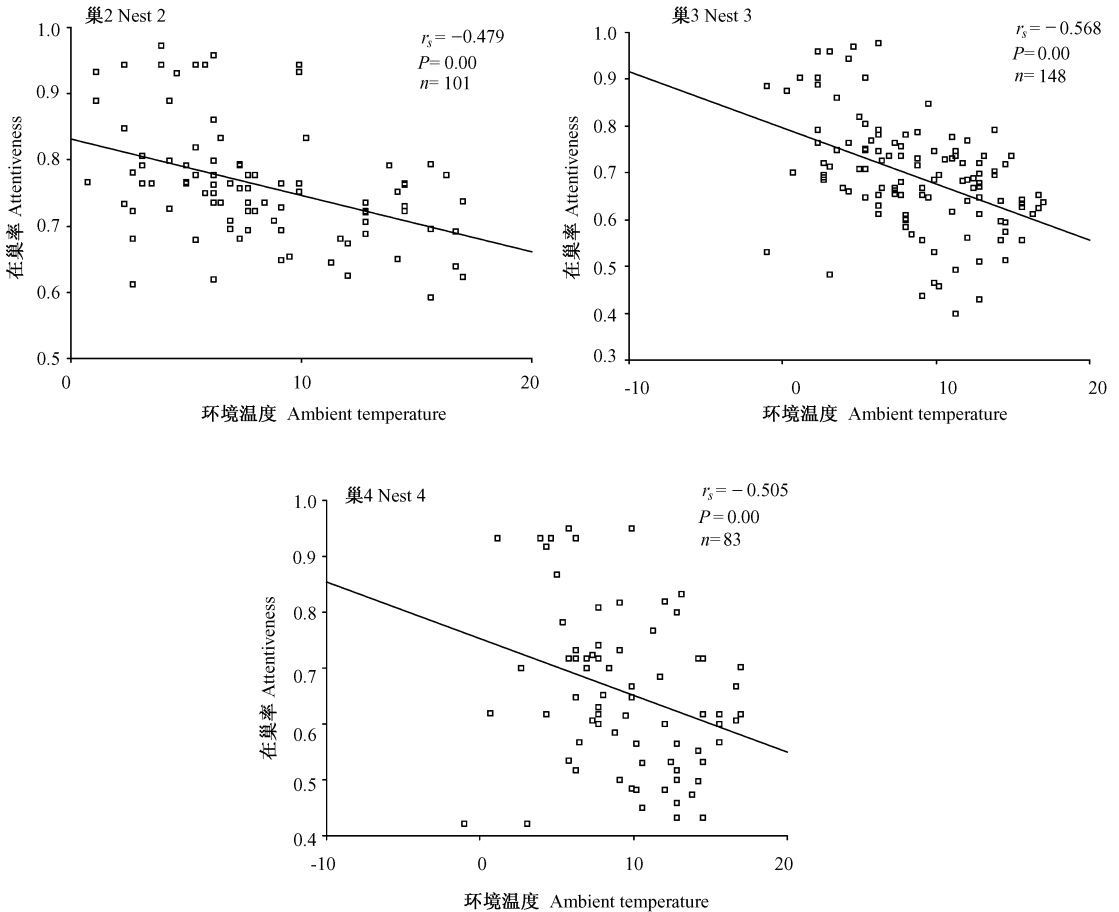


图1 淡眉柳莺雌鸟孵卵在巢率与气温的关系

Fig. 1 The relationship between the attentiveness and ambient temperature during the incubation

在整个孵卵期间所有记录到的卵温平均为 31.2°C (49 066 min 内连续记录 58 879 次)。每次雌鸟离巢, 卵温平均下降 $(9.4 \pm 3.4)^{\circ}\text{C}$ ($n = 1\ 450$)。巢 1 雌鸟卵的平均温度和离巢期间卵温下降的速率分别为 31.2°C 和 $0.02^{\circ}\text{C}/\text{min}$, 而巢 3 分别为 26.5°C 和 $1.4^{\circ}\text{C}/\text{min}$, 两巢在这两项指标上差异均显著 (Mann-Whitney Test: $Z = -3.361$, $P = 0.001$; $Z = -3.368$, $P = 0.001$)。

2.4 在巢率 雌鸟日活动期内在巢的时间比例平均为 $72.9\% \pm 11.6\%$ ($n = 21$), 而在巢率随着环境温度的升高有明显下降的趋势 (图 1), 巢 1 因为样本数不够而未计入在内。

6 月 26~29 日连续下雨, 导致环境温度明显低于晴朗天气 (表 2)。雨天的平均气温 $(6.3 \pm 2.4)^{\circ}\text{C}$ ($n = 107$) 明显低于晴天 $(10.0 \pm 4.6)^{\circ}\text{C}$ ($n = 181$) (Mann-Whitney U test, $Z = -2\ 268$, $P = 0.023$)。只有巢 2 和 3 雌鸟的孵卵期经历了这一时期。雌鸟雨天的在巢时间比晴天大约长 3.6% (Mann-Whitney U Test, $Z = 2.411$, $P = 0.016$) (表 2)。雨天每次在巢和离巢的时间与晴天都有显著差异, 巢 2 雌鸟在雨天每次离巢的时间明显短于晴天 (Wilcoxon Signed Ranks Test, $Z = 6.43$, $P = 0.00$), 每次在巢的时间有延长的趋势, 但差异不显著 ($Z = 1.73$, $P = 0.084$)。同样, 巢 3 雌鸟也有类似的结果, 每次离巢的时间保持相对稳定 ($Z = 0.005$, $P = 0.996$), 每次离巢的时间在雨天明显减少 ($Z = 4.13$, $P = 0.000$)。

表 2 雨天与晴天的气温和孵卵雌鸟的在巢率

Table 2 The ambient temperature and female attentiveness in raining and sunny days (Mean \pm SD)

天气 Weather	在巢率 Attentiveness (%)	环境温度 Ambient temperature ($^{\circ}\text{C}$)
晴天 Fine	71.5 ± 12.1 ($n = 13$)	10.0 ± 4.6 ($n = 181$)
雨天 Rain	75.1 ± 9.0 ($n = 8$)	6.3 ± 2.4 ($n = 107$)
总计 Total	72.4 ± 11.6 ($n = 21$)	8.7 ± 4.3 ($n = 288$)

3 讨论

刘焕金等报道黄眉柳莺孵卵节律是每天离

巢大约 9~15 次^[5], 远远低于本研究结果, 这可能是由于研究方法不同造成的。刘焕金等是通过人工观察记录亲鸟的孵卵节律, 由于黄眉柳莺的活动非常警觉而隐秘, 通过观察很难完整地记录每次进出巢的行为; 另一方面亲鸟每天早晨离巢的时间比较早, 而他们的观察在时间上可能并不完整, 因此其结果可能存在偏差。

在雀形目鸟类中, 雌鸟转换孵卵和其他活动的频率变化较大。每次离巢和坐巢的时间通常被认为是成鸟的食物需求和胚胎发育的温度需求之间的权衡^[9, 10]。尤其单亲孵卵的种类其孵卵期间的能量消耗不低于育雏期^[11]。大型鸟类, 比如水禽大多数体内能量储备充足, 可以支持连续的孵卵行为, 很少外出^[10, 12]。雀形目鸟类依赖于外部的能量来源, 因为体型小, 能量储备少, 外出比较频繁。柳莺属的鸟类个体很小, 淡眉柳莺的体重仅有 6.3 g ^[13], 因此它的体内能量储备与大型物种相比要少得多, 其孵卵和其他活动的转换可能在很大程度上受到亲鸟能量需求以及环境变化的影响。

分析表明, 在一次较长时间的坐巢之后, 亲鸟后续的离巢时间就会延长, 这可能是由于亲鸟较长的坐巢时间增加了其饥饿程度, 迫使亲鸟在巢外花费更多的时间觅食。另一方面, 巢外觅食时间的延长可以使亲鸟积蓄更多的能量而延长后续的坐巢时间。这一结论与 Haftom 对褐头山雀 (*Parus montanus*) 的研究一致^[14]。

淡眉柳莺的活动期通常在日出和日落之间。因此日活动期的长度取决于白天时间有多长, 光照强度很可能是其开始和结束活动的信号。巢 3 雌鸟开始活动的时间最晚而结束活动的时间最早, 这可能是由于其巢的位置是在茂密的森林内部, 林冠层发达, 接受到的日照较少, 而其他个体的巢都在林缘, 光照时间长而充分。这一结果与戴菊 (*Regulus regulus*) 和褐头山雀的研究结果相吻合^[14, 15]。

不同巢之间卵温下降速率的差异可能是由于不同巢位所接受的太阳照射的差异决定的。为了检验这种假设, 我们对巢 3 和巢 1 同一时间段的卵温和下降速率进行了分析。巢 1 位于

树林边缘的开阔灌丛地, 而巢 3 位于林冠层很密的树林内部, 两个巢位之间光照强度和光照时间的差异在肉眼可识别的范围内。研究发现, 巢 3 的卵温明显要低, 卵温下降速率明显要快, 这同时也间接解释了其雌鸟的日活动期长度相对较短的原因。

巢 4 雌鸟离巢的频率明显要高于其他雌鸟, 这可能是由于巢位于人类活动较为频繁的小路边。雌鸟对于干扰非常敏感, 每当有人或羊群经过时, 它都要从巢中飞出。巢 1 雌鸟每次的坐巢时间明显长于其他雌鸟, 可能是因为其附近人为活动较少, 而且巢周围的透光性比其他巢位都好。充分的阳光照射可能有利于卵温的保持, 因此其每次外出的时间比其他亲鸟也要长一些。在捕食风险较高的环境里, 自然选择会同时倾向于选择较少的外出频次(减少被捕食者发现的机会)和每次较短的外出时间(减少暴露给捕食者的时间并加快胚胎发育速率)^[9]。干扰很可能起到与巢捕食者类似的作用, 可以认为光照的强度和干扰的程度都会对亲鸟的坐巢时间、离巢时间以及坐巢率产生影响。

对一些物种的研究提出了坐巢行为由生理节律决定的观点, 认为孵卵节律不受环境温度变化的影响^[14, 16]。但是越来越多的研究表明, 孵卵的雌鸟可以根据卵温的变化调整自己的孵卵行为, 从而使卵温保持在较为恒定的温度。当环境温度下降以及下雨时, 坐巢时间延长, 坐巢率提高, 从而避免胚胎由于低温而死亡。许多鸟类对低温的反应是提高坐巢率, 一些营巢开放式的鸟类表现尤为突出^[17]。淡眉柳莺每次坐巢的时间受天气的影响不大, 而每次外出的时间有明显的变化, 雌鸟在晴天每次外出的时间会延长, 而天气不好的时候会减少外出的时间, 以保证胚胎发育所需要的温度。

(封面照片由孙悦华 2009 年 5 月 29 日摄于莲花山自然保护区)

参 考 文 献

- [1] Irwin D E, Alstrom P, Olsson U, *et al.* Cryptic species in the genus *Phylloscopus* (Old World leaf warblers). *Ibis*, 2001, **143**: 233~ 247.
- [2] Ticehurst C B A Systematic Review of the Genus *Phylloscopus* (Willow-warblers or Leaf-warblers). London: British Museum, 1938, **98**: 274~ 285.
- [3] Baker K. Warblers of Europe, Asia and North Africa. London: Christopher Helm Ltd, 1997.
- [4] Svensson L. More about *Phylloscopus* taxonomy. *British Birds*, 1987, **80**: 580~ 581.
- [5] 刘焕金, 苏化龙, 冯敬义等. 黄眉柳莺的数量和繁殖生态. *四川动物*, 1986, **5**(1): 16~ 18
- [6] 毕中霖, 孙悦华, 贾陈喜等. 莲花山云南柳莺的孵卵行为. *动物学杂志*, 2003, **38**(6): 33~ 36.
- [7] 郑光美. 鸟类学. 北京: 北京师范大学出版社, 1995
- [8] Morton L M, Pereyria M E. The regulation of egg temperature and attentiveness patterns in the dusky flycatcher (*Empidonax oberholseri*). *Auk*, 1985, **102**: 25~ 37.
- [9] Conway C J, Martin T E. Evolution of passerine incubation behavior: Influence of food, temperature, and nest predation. *Evolution*, 2000, **54**(2): 670~ 685.
- [10] Vleck C M. Hummingbird incubation: female attentiveness and egg temperature. *Oecologia*, 1981, **51**: 199~ 205.
- [11] Williams T D. Energetics of avian incubation. In: Carey C ed. Avian Energetic and Nutritional Ecology. New York: Chapman and Hall, 1996, 375~ 416
- [12] Thompson S C, Raveling D G. Incubation behavior of Emperor Geese compared with other geese: Interactions of predation, body size, and energetic. *Auk*, 1987, **104**: 707~ 716
- [13] 郑作新. 西藏鸟类志. 北京: 科学出版社, 1983.
- [14] Haftom S. Incubation and regulation of egg temperature in the Willow Tit *Parus montanus*. *Ornis Scand*, 1979, **10**: 220~ 234
- [15] Haftom S. Egg-laying and regulation of egg temperature during incubation in the Goldcrest *Regulus regulus*. *Ornis Scand*, 1978, **9**: 2~ 21.
- [16] Weeden J S. Diurnal rhythm of attentiveness of incubating female tree sparrows (*Spizella arborea*) at a northern latitude. *Auk*, 1966, **83**: 368~ 388.
- [17] Afton A D. Factors affecting incubation rhythms of Northern Shovelers. *Condor*, 1980, **82**: 132~ 137.