

# 角百灵和小云雀的孵化行为\*

赵亮\*\* 张晓爱 李来兴

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

关键词 角百灵 小云雀 孵化行为 伴巢时间 环境温度

鸟类的个体发育是在双亲、雏鸟及巢组成的一种特殊环境中完成的, 稳定的热环境是它们完成孵化和雏鸟生长发育的必要条件 (White *et al.*, 1974; Purdue, 1976; Ellis, 1982; Haftorn, 1983; Morton *et al.*, 1985; Schnace *et al.*, 1991; Vatnick *et al.*, 1998; 张晓爱等, 1995)。因此亲鸟的伴巢行为及时间花费在保证繁殖成功中起重要作用。伴巢行为是指亲鸟在繁殖期间, 为筑巢、防御、抱卵、孵雏及递食而出现在巢中或附近的所有行为 (Oppenheim, 1972)。亲鸟伴巢的时间分配与巢环境有密切关系, 已有大量的报道 (如 Purdue, 1976; Ellis, 1982; Schnace *et al.*, 1991; 张晓爱等, 1995)。张晓爱等 (1995) 比较了高寒草甸地区的地面、灌丛及洞穴 3 种不同营巢类型亲鸟的伴巢时间分配模式, 但是对亲缘关系较近, 营巢生境相同鸟类之间的伴巢时间分配模式, 以及坐巢行为与巢环境之间关系没有报道, 国外对这方面的报道也甚少。本项研究选择高寒草甸的两种百灵科鸟: 角百灵 (*Eremophila alpestris*) 和小云雀 (*Alauda gulgula*) 作为研究对象来比较亲鸟在孵化期坐巢行为与巢址微环境的关系, 对研究鸟类繁殖行为与环境关系及从生活史进化角度研究相似种的共存机制提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究地点和材料

本研究于 2001 年 5~8 月的繁殖季节在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站进行。在本实验中, 我们选择周围的生境、营巢时间相同和单亲参与孵化的角百灵 5 窝和小云雀 5 窝进行实验, 从发现开始筑巢后编号、标志, 选择全晴天进行定行为

观察和温度测定。

### 1.2 行为观察和温度测定

1.2.1 观察时间及手段 观察始于产满 1 窝卵的当日, 到最后一卵孵出为止, 每天从早上 07:00 开始到下午 19:00 止。在距鸟巢约 5 cm 处放置一微型摄像头, 并与监视器 (监视器距鸟巢约 35~40 m) 连接, 通过监视器连续观察亲鸟行为。

1.2.2 坐巢行为的观察 将亲鸟坐巢行为分为抱卵和遮阳, 分别定义如下: 抱卵是亲鸟直接坐在卵上保持卵温的行为; 遮阳是亲鸟为了保持卵温而伏在巢檐遮挡太阳光直射的孵化行为。记录每种行为的频次和持续时间。用电子秒表记录雌鸟每次出、入巢的时间作为坐巢的持续时间, 以秒为单位计算。亲鸟每小时的出、入巢次数作为坐巢频次。

1.2.3 巢内、外温度的测定 把两只点温计探头分别置于巢内 (探头置于巢底部) 和巢外 (探头距巢 0.2 m), 用导线与温度记录器相连, 通过温度记录器 (95 型半导体点温计, 上海精艺仪表厂生产) 来记录温度。观察时间从早上 07:00 开始到下午 19:00 结束, 每隔 10 min 记录一次。测定巢内、外温度分为两种情况: 亲鸟不参与坐巢 (亲鸟不在巢), 此时的巢内、外温度用弃巢的巢内外温度来代表, 每隔 10 min 记录一次; 亲鸟参与坐巢 (亲鸟在巢), 指测定亲鸟在巢中抱卵或遮阳时的巢内、外温度, 待亲鸟进、离巢后, 立即记录巢内、外温度。

### 1.3 数据分析

数据分析用 SPSS 10.0 软件包。两种鸟的巢内、外温度的差异检验分为亲鸟在巢和亲鸟不在巢两种情况。文中数据用  $\bar{x} \pm SD$  表示, 显著性测定用独立样本 *t* 检验 (Independent Samples *t*-test),

2001-10-22 收稿, 2002-01-20 修回

\* 国家自然科学基金项目 (No. 39670126 和 39870121)

\*\* 通讯作者 E-mail: Lzhao@mail.nwipb.ac.cn

第一作者简介 赵亮, 26 岁, 助理研究员。研究方向: 鸟类生态学及生物数学。

$P < 0.05$  为差异显著。

## 2 结果

### 2.1 两种鸟巢型和巢址微环境的比较

两种鸟的巢都是筑在草地上的地面巢，巢型是浅杯状、开放的，并且二者的巢区重叠，巢外温度之间差异不显著 ( $F_{1,87} = 3.286$ ,  $P > 0.05$ ) (图1)，当亲鸟不在巢时，巢内温度也不存在显著差异 ( $F_{1,87} = 3.009$ ,  $P > 0.05$ )，但巢址的选择上有差异。角百灵的巢多水平状(不倾斜)置于植物稀疏甚至裸露的地上，直接暴露于太阳下。巢周没有小草或其它东西遮挡，周边多用牛粪块或土块修饰伪装。巢内有较多的花絮作垫铺。而小云雀的巢虽然也置于地面上，但略有倾斜或略低洼，一般在迎风面都有一簇小草遮挡，用以伪装，巢内结构简单、无垫铺。当亲鸟在巢内，这两种鸟的巢内温度存在差异，角百灵 ( $26.27 \pm 3.74$ ) 显著地高于小云雀 ( $25.20 \pm 3.50$ ) ( $F_{1,210} = 7.555$ ,  $P < 0.01$ )。

### 2.2 巢内、外温度日变化的比较

在孵化期，角百灵和小云雀全天的巢内温度和巢外温度变化趋势都是“早(6:00~9:00)和傍晚(19:00~20:00)低，而正午(12:00~15:00)高”的趋势(图1)，并且二者显著相关(角百灵:  $r = 0.572$ ,  $n = 158$ ,  $P < 0.01$ ; 小云雀:  $r = 0.511$ ,  $n = 141$ ,  $P < 0.01$ )，但这两种鸟巢内温度与巢外温度之间的关系不一样。角百灵巢内温度为  $25.53 \pm 5.23$ ，巢外温度为  $22.44 \pm 6.43$ ；小云雀巢内温度为  $24.20 \pm 4.49$ ，巢外温度为  $25.16 \pm 8.49$ 。通过显著性检验，我们发现在全天的变化中，角百灵的巢内温度与巢外温度差异显

著 ( $t$ -test,  $t = 7.051$ ,  $df = 157$ ,  $P < 0.01$ )，而小云雀不显著 ( $t$ -test,  $t = -1.558$ ,  $df = 149$ ,  $P > 0.05$ )。

虽然小云雀巢内外温度在全天变化中没有显著差异，但是有三个不同变化(图1)。在9:00之前，巢内温度 ( $19.53 \pm 4.52$ ) 显著地高于巢外温度 ( $13.85 \pm 5.45$ ) ( $t$ -test,  $t = 6.654$ ,  $df = 25$ ,  $P < 0.01$ )，9:00~15:00巢内温度 ( $25.12 \pm 3.91$ ) 显著地低于巢外温度 ( $29.63 \pm 5.89$ ) ( $t$ -test,  $t = -7.469$ ,  $df = 93$ ,  $P < 0.01$ )，15:00之后，巢内温度 ( $26.43 \pm 2.94$ ) 显著地高于巢外温度 ( $22.40 \pm 5.26$ ) ( $t$ -test,  $t = 5.25$ ,  $df = 42$ ,  $P < 0.01$ )。

### 2.3 孵卵时间的比较

为了显示角百灵和小云雀白天坐巢时间的节律性，将日时坐巢时间长度变化示于图2。

两种鸟的坐巢时间与环境温度存在着密切关系，当环境温度低于  $21.96 \pm 4.36$  时亲鸟延长坐巢时间；当环境温度在  $21.96 \pm 4.26 \sim 36.05 \pm 1.25$  范围内时，亲鸟的坐巢时间相应缩短；当环境温度高于  $36.05 \pm 1.25$  时，亲鸟的坐巢时间相应延长(图1, 2)。在整个日变化中，这两种鸟的坐巢持续时间变化趋势相同，都出现三个坐巢时间高峰，分别是6:00~9:00；12:00~15:00及19:00~20:00，这三个时间段的亲鸟孵化行为不同(见表1)。

角百灵和小云雀的全天的坐巢总时间分别为  $7.45 \pm 1.85$  h 和  $9.00 \pm 0.75$  h，并且二者的全天坐巢总时间之间差异不显著 ( $F_{1,6} = 3.147$ ,  $P > 0.05$ )。但是，两种鸟每次坐巢的平均持续时间差

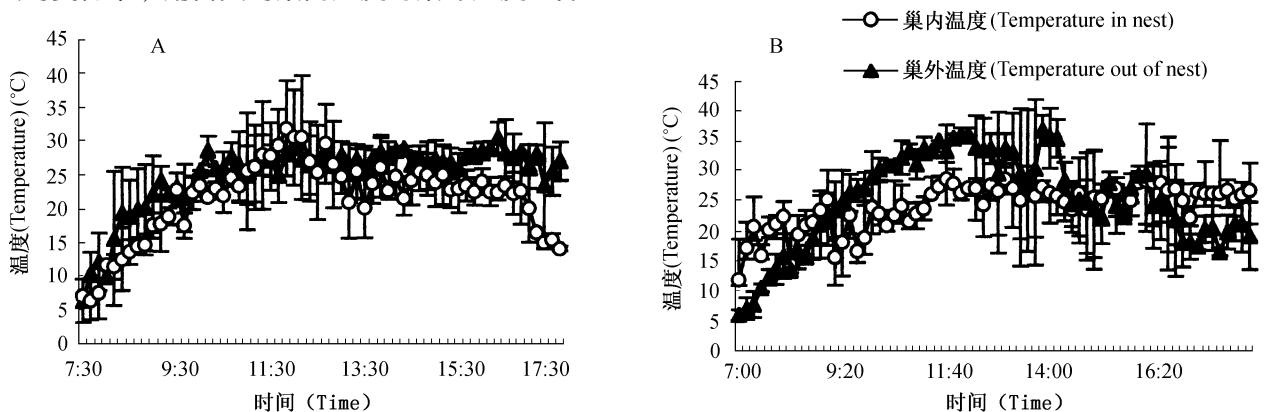


图1 角百灵和小云雀的巢内、外温度的日变化

Fig. 1 Daily temperature variations inside and outside the nest in the horned lark and a small skylark

A. 角百灵 (Horned lark, *Eremophila alpestris*) B. 小云雀 (Small skylark, *Alauda gulgula*)

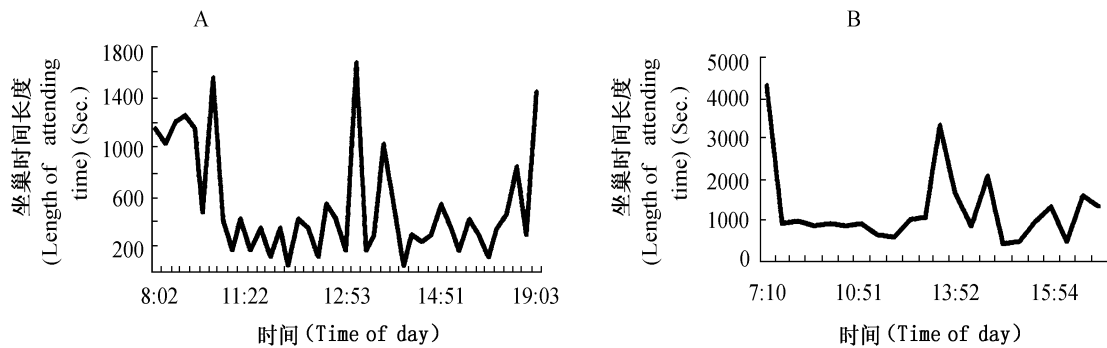


图 2 角百灵和小云雀的坐巢时间的日变化

Fig. 2 Daily variations in attending time in the horned lark and a small skylark

A. 角百灵 (horned lark *Eremophila alpestris*) B. 小云雀 (small skylark *Alauda gulgula*)

表 1 角百灵和小云雀的各坐巢阶段的孵化行为

Table 1 Incubation behavior during different time periods in the horned lark and small skylark

种类 Species	孵化行为 Incubation behavior	坐巢阶段 Time period		
		6: 00 ~ 9: 00	12: 00 ~ 15: 00	19: 00 ~ 20: 00
角百灵 ( <i>Eremophila alpestris</i> )	抱卵 (Brooding)	+	-	+
	遮阳 (Shade egg)	-	+	-
小云雀 ( <i>Alauda gulgula</i> )	抱卵 (Brooding)	+	-	+
	遮阳 (Shade egg)	-	+	-

异显著 ( $F_{1,188} = 3.147$ ,  $P < 0.01$ ), 角百灵为:  $524.32 \pm 516.94$  s; 小云雀为:  $1510.00 \pm 1379.25$  s), 并且这两种鸟的单位时间 (h) 内出、入巢的频次差异也极为显著 ( $F_{1,6} = 8.062$ ,  $P < 0.01$ ), 角百灵为:  $4.17 \pm 0.69$  次/h; 小云雀为:  $1.79 \pm 0.24$  次/h。

### 3 讨论

#### 3.1 孵化节律与环境温度

鸟类孵化行为强烈地受卵孵化的能量需求和巢的热特性两方面的影响 (White *et al.*, 1974)。Von Haartman (1956) 就对环境温度和卵孵化所需时间之间的百分比关系作出了详细解释。由于各种鸟的营巢环境不同, 因而, 它们的坐巢时间和离巢时间的长短有所不同 (Ricklefs *et al.*, 1969; Drent *et al.*, 1980)。角百灵和小云雀营巢的微环境温度之间没有显著的差异, 并且在孵化期巢内温度与环境温度都高度相关。孵化节律随着环境温度

的变化而变化, 当小环境温度低于某一温度时亲鸟延长孵化时间; 当小环境温度高于某一温度时, 亲鸟的孵化时间同样相应延长 (图 1, 2)。这一结论与 Howell *et al.* (1962) 和 Ward (1965) 研究结果不一致, 他们认为当环境温度增加某一温度 (37 °C) 时, 亲鸟的伴巢时间接近于零。这可能由于地区差异的不同而引起的。卵温过高或过低都不利于胚胎的发育, 因此亲鸟为了保持卵温, 选择了相应的孵化方式。进一步证明了当环境温度过低时, 亲鸟采取抱卵方式; 当环境温度过高和太阳辐射过强时, 亲鸟采取遮阳方式, 都是为了保持卵温的稳定和水分的减少。

虽然角百灵和小云雀的营巢环境相似, 但它们各自的巢内小环境与巢外环境的差异表现是不一样的, 这可能是与二者在繁殖期的巢址选择有关。角百灵的巢多置于植物稀疏甚至裸露的地面上, 直接暴露于太阳下, 并且巢内有较多的花絮作垫铺, 其巢易保温且易借助阳光辐射热增加巢内温度。云雀的巢较隐蔽, 巢结构简单、无垫铺, 对光辐射的利用受到限制, 巢内温度的升高必然靠增加亲鸟坐巢时间为代价。

#### 3.2 孵卵时间

为了维持适合胚胎发育的温度条件, 亲鸟必须保证一定的孵卵时间。另外, 这两种鸟都没有亲饲行为, 为了保证坐巢亲鸟有足够的能量补充, 需要间断性地离巢觅食及逃避天敌等其它活动。因而孵卵时间的长短受到觅食条件、捕食压和胚胎发育所需温度等方面的制约。本文研究的角百灵和小云雀虽然二者营巢环境相同, 但它们巢周围的植被盖度和巢材的不同采取了相应的伴巢时间对策, 角百灵提高伴巢频率缩短孵卵时间, 小云雀降低伴巢频率

延长孵卵时间。因为角百灵比小云雀较多地利用光能孵卵(巢内温度与环境温度显著正相关)(图1),因而缩短坐巢时间(图2),增加觅食时间是以增加被捕食风险为代价。而小云雀减少出、入巢的频次,减小被天敌发现的几率,但又以牺牲亲鸟部分摄食时间为代价。因此,我们预报这两种亲鸟的存活率和繁殖率是非常接近的,这一预报结果与以前的研究是一致的(张晓爱,1982;张晓爱等,2000)。

我们的结论与生活史进化理论的价-益学说一致:亲鸟伴巢时间必然在满足自身基本能量需求的时间和使卵温保持在允许雏胚胎正常发育的一定温度限内所需时间之间协调。鸟类在巢址的选择上也存在一种代价和利益之间的权衡关系。但值得注意的是,这两种巢址的不同和行为差异究竟是热环境差异的作用还是捕食压差异的作用,还需进一步研究。

### 参 考 文 献 (References)

- Drent, R. H. and S. Daan 1980 The prudent parent: Energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* **68**: 225 ~ 252.
- Ellis, J. H. 1982 The thermal nest environment and parental behavior of a burrowing, the bank swallow. *Condor* **84**: 441 ~ 443.
- Haftorn, S. 1983 Egg temperature during incubation in the great tit *Parus major*, in relation to ambient temperature time of day, and other factors. *Fauna Nort. Ser.* **C6**: 22 ~ 38.
- Howell, T. R. and G. A. Bartholomew 1962 Temperature regulation in nesting red-tailed tropic bird and the red-footed booby. *Condor* **64**: 6 ~ 18.
- Morton, M. L. and M. E. Percys 1985 The regulation of egg temperature and attentiveness patterns in the dusky flycatcher. *Auk* **102**: 25 ~ 37.
- Oppenheim, R. W. 1972 Prehatching and hatching behavior in birds: a comparative study of altricial and precocial species. *Anim. Behav.* **20**: 644 ~ 655.
- Purdue, J. R. 1976 Thermal environment of the nest and related parental behavior in snowy plovers. *Condor* **78**: 180 ~ 185.
- Ricklefs, R. E. and P. R. Hainsworth 1969 Temperature regulation in nestling cactus wrens: the nest environment. *Condor* **71**: 32 ~ 37.
- Schnace, J. L. W., E. Grant, T. C. Maxwell and J. J. Leggett 1991 Time and energy budgets of gassin's sparrow (*Aimophila cassinii*) during the breeding season: evaluation through modeling. *Ecol. Modelling* **55**: 852 ~ 869.
- Vatnick, I. and S. Foertsch 1998 Incubation temperature of the pigeon embryo *Columba livia*. *J. Therm. Biol.* **23**: 53 ~ 57.
- Von Haartman, L. 1956 Der einfluss der temperature auf den bruthrhythmus experimentell. *Ornis Fenn* **33**: 100 ~ 107.
- Ward, P. 1965 The breeding biology of the black-face Dioc *Quelea quelea* in Nigeria. *Ibis* **107**: 326 ~ 349.
- White, F. N. and J. L. Kinney 1974 Avian incubation. *Science* **186**: 107 ~ 115.
- Zhang, X. A. 1982 Studies on breeding biology of 10 species of passerine birds in alpine meadow. *Acta Zool. Sin.* **28** (2): 190 ~ 199. [张晓爱 1982 高寒草甸十种雀形目鸟类繁殖生物学的研究. *动物学报* **28** (2): 190 ~ 199.]
- Zhang, X. A. and H. L. Deng 1995 The time allocation patterns of attending nest behavior in three species passerine. In: The Haibei Research Station of Alpine Meadow Ecosystem, The Chinese Academy of Sciences ed. *Alpine Meadow Ecosystem*. Vol. 4, 107 ~ 116. Beijing: Science Press 107 ~ 116. [张晓爱, 邓合黎 1995 三种雀形目鸟类类伴巢行为的时间分配. 中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站主编, 高寒草甸生态系统, 第4集: 107 ~ 116. 科学出版社.]
- Zhang, X. A., L. Zhao and Z. H. Liu 2000 Breeding productivity of passerine birds in alpine meadow in northern Qinghai. *Acta Zool. Sin.* **46** (3): 265 ~ 270. [张晓爱, 赵亮, 刘泽华 2000 青海省海北地区高寒草甸雀形目鸟类的繁殖生产力. *动物学报* **46** (3): 265 ~ 270.]

## 外 文 摘 要 (Abstract)

**INCUBATING BEHAVIOR OF THE HORNED LARK  
( EREMOPHILA ALPESTRIS)  
AND SMALL SKYLARK ( ALAUDA GULGULA)**

ZHAO Liang ZHANG Xiao-Ai LI Lai-Xing

(Northwest Plateau Institute of Biology, The Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China)

The incubating behavior of the horned lark and small skylark was studied in alpine meadows. The key results are: There was no significant difference in the temperature outside the nests of horned larks and small skylarks ( $F_{1,87} = 3.286$ ,  $P > 0.05$ ). If parents were off the nest, the temperature in the nest was not significantly different between the two species ( $F_{1,87} = 3.009$ ,  $P > 0.05$ ), however, if parent birds were on the nest, the temperature in horned lark nests was significantly higher than that in small lark nests ( $F_{1,210} = 7.555$ ,  $P < 0.01$ ). Temperature trends inside and outside the nests of the two species were similar, both following a low-high-low, pattern and showed a significantly positive correlation (horned lark:  $r = 0.572$ ,  $n = 158$ ,  $P < 0.01$ ; small skylark:  $r = 0.511$ ,  $n = 141$ ,  $P < 0.01$ ). During the hatching period, the temperature in nests was significantly higher than the outside temperature in horned larks ( $t = 7.051$ ,  $df = 157$ ,  $P < 0.01$ ), however, there was no significant difference between the inside and outside in the small skylark ( $t = -1.558$ ,  $df = 149$ ,  $P > 0.05$ ). The attendance time of horned larks and small skylarks showed three peaks; before 09:00 h, between 12:00 and 15:00 and after 19:00 h, respectively. The attendance time and incubation behavior of the two species changed with variation in the environmental temperature. There was no significant difference in the average attendance time per day between horned larks and small skylarks ( $P > 0.05$ ). The attendance frequency of horned larks was high (4.17 times/h), and visit duration short (524.32 s/period), whereas small larks showed the opposite pattern; low attendance frequency (1.79 times/h) with relatively long (1510.00 s/periods) visits.

Our results are consistent with the hypothesis that attendance time is a balance between the energy requirements of the parent birds and the temperature requirements of the developing embryos. It follows that a bird's choice of nest site should involve a trade-off between costs and benefits, e. g. microclimate versus proximity to food resources.

**Key words** Horned lark (*Eremophila alpestris*), Small skylark (*Alauda gulgula*), Hatching behavior, Attendance time, Environmental temperature