

# 黄头鹡鸰产卵能学的研究

胥执清<sup>1</sup>, 邓合黎<sup>1</sup>, 张晓爱<sup>2</sup>, 王祖望<sup>3</sup>

1. 重庆自然博物馆, 重庆 400700; 2. 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001;  
3. 中国科学院动物研究所, 北京 100080

**摘要:** 在自然生长状态下, 用测定在黄头鹡鸰 (*Motacilla citreola*) 成鸟产卵期性腺及输卵管蛋的质量变化的方法, 研究了它们在产卵期间的能量投入及其分配形式. 产卵期, 雌鸟用于性腺增长和卵形成的能量预算为 66.24 ~ 71.19 kJ, 其中用于蛋白质和脂肪的能量分别为 40.42 kJ 和 25.82 ~ 30.78 kJ, 占总能量预算的 56.8% ~ 61.0% 和 36.3% ~ 46.5%. 用于繁殖蛋白的能量分配为: 输卵管 2.77 kJ, 卵黄蛋白 12.80 kJ, 卵白蛋白 24.85 kJ. 雌鸟耗能最大的是第 0d ~ +1d, 达 (13.28 ~ 14.26) kJ/d. 产卵期雄鸟耗能(用于性腺增长) 7.98 kJ, 雌雄亲鸟用于卵的形成和性腺增长共投入能量 74.22 ~ 79.17 kJ. 雌鸟耗能为雄鸟的 8.3 倍 ~ 8.9 倍.

**关键词:** 能学; 产卵; 黄头鹡鸰

中图分类号: Q955

文献标识码: A

产卵能学是能量生态学的一部分, 研究产卵期能量内在分配模式及其与生物适应性的关系, 是当前能量生态学研究的重点. 一些研究表明, 不同发育类型的鸟在生长过程中能量分配模式不同, 晚成的迁徙鸟的产卵能学的研究尚未见报道.

黄头鹡鸰 (*Motacilla citreola*) 是高寒草甸常见的夏候鸟, 每年 5 月初前后随河流、沼泽的解冻, 单个迁入, 以水生昆虫为食, 选择河岸、沼泽或河边灌丛为基地, 营开放型巢, 具有窝卵数少、生长快等特点. 研究其成鸟的产卵能学, 对地栖鸟类繁殖对策进化的研究有重要意义.

## 1 材料和方法

研究于 1988 年 5 月至 1989 年 6 月在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站进行. 实验材料取自沼泽草甸的 20 hm<sup>2</sup> 样地内. 定位站东南 1 km 远的乱海子沼泽和定位站西北方向的倒淌河两岸是它们营巢最多的地方. 繁殖季节从鸟配对开始, 将发现的巢作标记并编号, 再定期观察. 适当采集成鸟标本, 以了解性腺的发育情况. 采集时间在 8 30—12 30 之间, 因为黄头鹡鸰产卵的时间在 8 00 左右, 过早或过迟采集均对每天的性腺增长的结果处理有影响.

### 1.1 取材

#### 1.1.1 卵的采集

根据产卵期每天的观察, 记录其营巢及产卵的日期, 依产卵次序采集鸟蛋. 时间为 9 00 左右, 即刚产完卵就尽快采集, 以保证蛋的新鲜. 共采集蛋 19 枚.

#### 1.1.2 成鸟标本的采集

(1) 产卵前期 在 5 月中旬采集的标本, 卵泡还没有发育;

(2) 产卵期 在 5 月下旬至 6 月上旬采集的标本, 卵泡已开始发育, 具有 1 至 5 个发育着的卵泡, 有的具有 1 个输卵管蛋;

(3) 孵化早期 6月上旬和中旬, 雌鸟产完最后1枚卵的次日开始采集。

## 1.2 方 法

### 1.2.1 蛋的处理

采集蛋后, 称质量(精确至0.01 g), 煮沸, 分离出卵白和卵黄. 55 °C 烘干至恒质量(精确至0.001 g), 采用张晓爱等<sup>[1]</sup>对黄头鹡鸰的卵黄脂肪的提取结果(卵黄干质量的59.52%为脂肪)来估计所采卵中的卵黄脂肪和卵黄蛋白的质量, 然后根据能当量(卵白和卵黄蛋白为29.90 kJ, 卵黄脂肪为41.44 kJ—低估或50.23 kJ/g干质量—高估)算出其能量值<sup>[2]</sup>.

### 1.2.2 性腺成分分析

采集的成鸟标本(31雌15雄)常规测量后取出精巢, 卵泡、卵巢、输卵管, 测量其直径(精确至0.01 mm), 称质量(精确至0.001 g), 55 °C 烘干至恒质量, 然后研成粉末, 将每份样品分成0.5 g左右称质量(精确至0.0001 g), 用干燥滤纸包装, 置石油醚-氯仿的混合液(5:1)内用索氏提取法萃取脂肪8 h. 按下列公式计算组织成份: 水分质量=湿质量-干质量; 脂肪质量=干质量-去脂肪干物质质量. 按下列转换因子计算组织能量: 1 g脂肪相当于38 kJ能量; 1 g去脂肪干物质相当于20 kJ能量<sup>[2]</sup>.

## 2 结果和讨论

### 2.1 结 果

产卵期, 黄头鹡鸰每天产1枚卵, 在观察的19窝中有18窝产5枚卵, 以此为基础进行能量预算的估计. 卵泡从开始增长到成熟需5 d, 产完5枚卵就需10 d.

每天产1枚卵, 说明任何两个依次发育着的卵泡之间的质量差就代表了24 h内卵泡的最大增长. 表1给出了第-5 d到0 d(假设0 d是卵黄排出的第1 d)卵泡的平均质量. 据解剖31只标本获得的资料表明: 最多1只雌鸟具有5个发育着的卵泡. 依次发育着的卵泡质量之差值乘以卵黄蛋白质和卵黄脂肪的含量<sup>[2]</sup>的百分数, 就得每个卵泡每天的平均蛋白质和脂肪的分配(表2). 卵白的质量每天都在改变, 说明每天分配给卵白蛋白质的多少都有所不同(表3).

表1 黄头鹡鸰雌体排卵前卵泡的质量(mg)

Table 1 Dry Weights (mg) of Follicles of Female Yellow-headed Wagtails Before Ovulation

排卵前的天数(d)	样本数	卵泡干质量(mg)
-5		
-4	5	2.4 ±2.1
-3	4	11.2 ±1.3
-2	4	52.7 ±2.0
-1	4	133.1 ±5.9
0	3	211.4 ±5.3

表2 雌鸟卵泡蛋白质和脂肪的逐日估计值(mg)

Table 2 Estimated Values of the Weight (mg) of Protein and Fat Daily Allocated to Follicles in Female

排卵的天数 (d)	Yellow-headed Wagtails									
	-4	-3	-2	-1	0	+1	+2	+3	+4	
蛋白质	1.0	3.5	16.8	32.6	31.7					
		1.0	3.5	16.8	32.6	31.7				
			1.0	3.5	16.8	32.6	31.7			
				1.0	3.5	16.8	32.6	31.7		
					1.0	3.5	16.8	32.6	31.7	
小 计	1.0	4.5	21.3	53.9	85.6	84.6	81.1	64.3	31.7	
脂 肪	1.4	5.3	24.7	47.8	46.6					
		1.4	5.3	24.7	47.8	46.6				
			1.4	5.3	24.7	47.8	46.6			
				1.4	5.3	24.7	47.8	46.6		
小 计	1.4	6.7	31.1	79.2	125.8	124.4	119.1	94.4	46.6	

表 3 卵白的质量(mg)

Table 3 The Dry Weights (mg) of Albumen

卵的次序	样本数	卵白干质量 (mg)
1	4	161.3 ±3.4
2	4	165.1 ±4.2
3	4	169.3 ±2.8
4	4	171.4 ±1.5
8	3	164.2 ±2.1

从输卵管已知 1 窝 5 枚卵来估计蛋白质, 第 - 5 d 的质量用产卵前期与 - 4 到 - 1 d 的天数与相应质量的线性回归方程(输卵管质量 = 0.024 + 0.041 × 日龄(d),  $R^2 = 0.9828$ ,  $df = 3$ ,  $P \ll 0.001$ )来推算(表 4).

表 4 产卵期黄头鹡鸰雌鸟输卵管的平均质量(干质量, g)

Table 4 Mean Dry Weight (g) of the Oviduct of Female Yellow-headed Wagtails During the Egg-Laying Eriod

产卵时间(d)	样本数	输卵管质量(mg)	产卵时间(d)	样本数	输卵管质量(mg)
产卵前期	5	0.002	0		0.228
产卵期	26		+1		0.253
- 5		0.034	+2		0.201
- 4		0.061	+3		0.191
- 3		0.109	+4		0.151
- 2		0.167	+5		0.119
- 1		0.202	孵化早期	4	0.088

雌鸟输卵管的脂肪提取结果为: 蛋白质 94.2% 和脂肪 5.8%。输卵管的质量从第 +1 d 开始下降。

卵黄蛋白质和卵黄脂肪以及卵白的发育所需的必须营养物质并不都是来自内源性贮存<sup>[2]</sup>。雀形目鸟的繁殖蛋白从内源性到外源性的转化系数为 75%<sup>[3]</sup>, 黄头鹡鸰的卵黄脂肪来源于内源性的比例设 70% 的成卵脂肪来源于内源性贮存<sup>[2]</sup>(低估), 本结果为 41.44 kJ/g 干质量; 如果完全来源于外源性贮存(高估), 则为 50.23 kJ/g 干质量。图 1 中的阴影部分即表示这种低估和高估值之差。

总的能量预算结果表明, 雌鸟产卵的最大能量消耗在第 0 d ~ +1 d, 为 (13.28 ~ 14.26) kJ/d (图 1); 从第 -1 d ~ 0 d, 卵黄蛋白质的能量预算增长达到高峰, 为 2.56 kJ/d, 在第 0 d ~ +1 d 开始又连续下降。卵黄脂肪的能量预算, 在高峰期 (5.16 ~ 6.15) kJ/d, 高于卵黄蛋白质 1.0 倍 ~ 1.4 倍。卵白蛋白质的能量预算相对较高, 从第 0 d 到第 +3 d 的预算为 14.82 kJ, 超过卵黄蛋白质的预算(12.80 kJ), 输卵管蛋白质的能量预算从第 -5 d 到 -3 d 呈上升趋势, 但从第 -2 d 开始就成下降趋势, 甚至从第 +1 d 开始的能量需求为负值, 表明输卵管蛋白质从这天开始被代谢或被吸收, 以至于产卵期输卵管总的能量需求最少(2.77 kJ)。产卵期雌鸟平均体质量为 (20.85 ± 1.64) g, 用 Ashoff-Pohl 方程 ( $SMR(Kcal/hr) = 0.0317 m^{0.726} \pm 0.761$ , 其中  $m$  为体质量(g)) 来估计黄头鹡鸰成鸟的标准代谢率(SMR)为 29.02 kJ/d。产卵期雌鸟能量消耗最大的一天为第 0 d ~ 1 d, 即卵黄排出的第 1 d, 为 SMR 的 45.8% ~ 49.1%。

将每天的能量预算相加得总的能量预算, 雌鸟产 1 窝卵要消耗能量 66.24 ~ 71.19 kJ, 其中, 用于蛋白质的为 40.42 kJ, 占总能预算的 56.8% ~ 61.0%; 用于脂肪的为 25.82 ~ 30.78 kJ, 占总能预算的 36.3% ~ 46.5%。用于繁殖蛋白的能量分配为: 输卵管 2.77 kJ, 占总能预算的 3.9% ~ 4.2%, 卵黄蛋白 12.80 kJ, 占总能预算的 18.0% ~ 19.3%; 卵白蛋白 24.85 kJ, 占总能预算的 34.9% ~ 37.5%。产卵期雌鸟平均每天投入耗能 6.62 ~ 7.12 kJ, 为其 SMR 的 22.8% ~ 24.5%。

产卵期雌鸟的卵巢很小, 最大的仅为 0.12 g (湿质量), 且每天的变化极小, 故不纳入每天的能量预算的计算之中。产卵期雄鸟精巢每天的变化也很小, 仅算出其总的能量预算。雄鸟精巢平均质量 0.729 g

(湿质量), 按精巢的能当量值 8.21 kJ/g 湿质量(雄鸟精巢的脂肪提取结果为 8.21 kJ/g 湿质量), 生产效率为 75 %<sup>[3]</sup>, 推算出雄鸟在产卵期的能量预算为 7.98 kJ, 平均每天耗能 0.80 kJ, 为其 SMR 的 2.8 %。产卵期, 雌雄亲鸟用于卵的形成和性腺增长共同投入能量 74.22 ~ 79.17 kJ。雌鸟耗能为雄鸟 8.3 倍 ~ 8.9 倍。

本研究不包括成鸟获得能量和雌鸟将钙同化成蛋壳的能耗, 因此预算的估计值比实际值偏低。

### 2.2 讨 论

主要用间接的方法研究卵的形成和产卵的每日能量预算, 从分析发育着的卵泡、卵和输卵管来估计成卵和产卵的每天能量预算的研究, 仅见 Kremetz 等人<sup>[2]</sup>的论文。

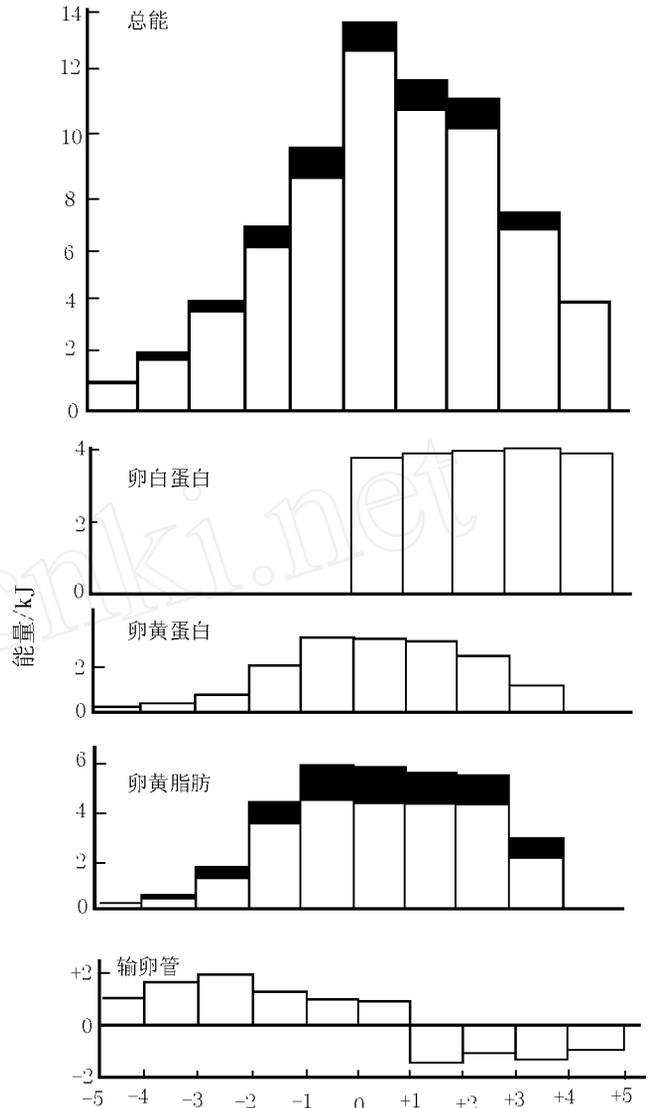
黄头鹡鸰的产卵能量研究的结果表明: 产卵期, 黄头鹡鸰每天的总能量预算的估计值与其它雀形目小型鸟类的产卵能量预算的估计值相近。

输卵管的能量预算在第 +1d 到 +5d 是负值, 说明输卵管是蛋白质的贮存器官。Kremetz 等人认为: 输卵管贮存蛋白质比飞行肌肉贮存蛋白质更有意义, 因为飞行肌位于鸟类几乎不能提供分解代谢的肌肉之间<sup>[3]</sup>。笔者的研究结果表明: 在第 0 d 以前, 输卵管增长共消耗能量 7.16 kJ, 从第 +1 d 到 +5 d, 输卵管的代谢能可能用于飞行的能量消耗, 应当算作负的能量值加入总的能量预算中, 因此输卵管的实际能耗为 2.77 kJ。

卵黄蛋白质、卵黄脂肪和卵蛋白质的能量预算, 与 King 和 Ricklefs 的推测相吻合<sup>[2]</sup>。King 推测: 晚成雀形目的雌鸟最大日耗能是基础代谢率(BMR)的 45 % ~ 58 %, 笔者的研究结果为 SMR 的 45.8 % ~ 49.1 %, 位于 King 预期值范围的低端; 与 Kremetz 对家麻雀的估计值(44 % ~ 47 % SMR)相接近<sup>[2]</sup>。笔者认为, 用该方法估计出的值是可信的, 因为 BMR 是在中性温度环境(不需要额外能量来调节体温)、夜间、不喂食(即过吸收状态)的静止条件下测得的耗氧量值, SMR 是白天某特定时间内测得的耗氧量值, 它们的区别在于是否在热中性区内。因此研究结果与 King 的推测是一致的。

黄头鹡鸰从卵泡发育成熟到产完 1 窝 5 枚卵的 10 d 中, 雌鸟平均每天耗能为 7.3 ~ 7.7 kJ, 为其 SMR 的 25.2 % ~ 26.5 %, 与 Kremetz 等对家麻雀的研究结果(每天耗能 8.2 ~ 8.8 kJ, 为其 SMR 的 22.4 % ~ 23.6 %)相近<sup>[2]</sup>。产卵期的每日能量预算为生长期抚育幼雏的每日能量预算的 24.9 % ~ 26.3 %<sup>[4]</sup>, 与 Kremetz 等人对家麻雀的研究结果(每天耗能为其 SMR 的 26 % ~ 42 %)的较低值相近<sup>[2]</sup>。

雄性成鸟的研究结果表明, 在整个产卵期雄鸟的能量预算为 7.98 kJ, 为其 SMR 的 27.5 %。因此产 1 窝 5 枚卵, 黄头鹡鸰雌雄亲鸟共投入能量 74.22 ~ 79.17 kJ, 该值为雌雄亲鸟共同抚育 1 窝雏鸟到离巢所投



图中阴影部分表示成卵过程中完全利用外源性脂肪贮存(偏高)与部分内源性脂肪贮存(偏低)的估计值之间的差值

图 1 黄头鹡鸰雌鸟产卵期间的能量预算

Fig. 1 Daily Energy Budget of Female Yellow-headed Wagtails Ever the Egg-laying Period

入的能量<sup>[4]</sup>(1 686.45 kJ)的 4.4%~4.7%.

另外,关于产卵期雌鸟的卵巢和雄鸟的精巢发育的每天能量预算,输卵管蛋白、卵黄蛋白、卵白蛋白及卵黄脂肪来源于内源性和外源性的比例,尚待进一步研究.

致谢:承蒙西南师范大学张耀光教授审阅,特此致谢.

#### 参考文献:

- [1] 张晓爱,邓合黎,林 鸣.高寒草甸几种晚成性鸟卵组成成分的比较研究[J].高原生物学集刊,1988,(8):67-72.
- [2] Krementz D G, C D Ankneg. Bioenergetics of egg production by female House Sparrows [J]. *Auk*, 1986, 103(2): 299-305.
- [3] Ricklefs R E. Energetics of reproduction in birds [A]. R A Paynter. *Avian energetics* [M]. London: Publ Nuttall Ornithol Club No. 15, 1974. 152-292.
- [4] 胥执清,邓合黎,张晓爱,等.黄头鹡鸰生长能学的研究[J].西南师范大学学报(自然科学版),2000,25(6):684-688.

## Energetics of Egg-Laying of Yellow-headed Wagtail

XU Zhi-qing<sup>1</sup>, DENG He-li<sup>1</sup>, ZHANG Xiao-ai<sup>2</sup>, WANG Zu-wang<sup>3</sup>

1. Chongqing Museum of Natural History, Chongqing 400700, China;

2. Northwest Plateau Institute of Biology, Academia Sinica, Xining 810001, China;

3. Institute of Zoology, Academia Sinica, Beijing 100080, China

**Abstract:** The total energy budget and its distribution forms in the adult Yellow-headed Wagtail (*Motacilla citreola*) at egg production and laying stage in the wilds were studied through methods of measuring the changes in weight of ovary and oviduct egg. The energy budget of a female Yellow-headed Wagtail is 66.24~71.19 kJ, apportioned protein is 40.42 kJ (56.8%~61.0%) and the lipid is 25.82~30.78 kJ (36.3%~46.5%). The energy have been used as following: 2.77 kJ for reproducing protein, 12.80 kJ for yolk protein and 24.85 kJ for albumen protein. The maximum energy expenditure by the female is 13.28~14.26 kJ/d at days 0~1. During egg-laying the energy budget (to envelopment ovary) by the male is 7.98 kJ. In sum, the total energy demand of egg production and laying for both female and male is 74.22~79.17 kJ. The requirements of female is as 8.3~8.9 times as that of male.

**Key words:** energetics; egg-laying; Yellow-headed wagtail

责任编辑 汤兴华