

# 鸟卵孵化生理生态学

王培潮

(华东师范大学生物学系, 上海)

鸟卵是研究能流、物质流的一个理想的简单生态系统。一个受精的鸟卵, 当它离开母体时就具备了胚胎发育所必需的物质与能量资源。鸟胚的发育是封闭在卵壳内进行的。即除了胚胎代谢的产物—— $\text{CO}_2$ 与代谢水及所需的 $\text{O}_2$ 等通过微小壳孔和外界进行交换以外, 其余的物质与能量的转化和利用都在卵壳内进行的。因此, 引起了许多生物学家对鸟卵孵化生理生态学研究的浓厚兴趣。

鸟胚发育生态学研究的历史很短, 可信赖的研究资料是在1900年以后。但很长一段时期内, 仅对少数几种鸟卵作了某些研究。即家鸡(*Gallus domesticus*)卵在孵化时期 $\text{CO}_2$ 产生的测定(Bohr and Hassealbalch, 1900), 家麻雀(*Passer domesticus*)与莺鹪鹩(*Tringoidytes aedon*)卵在孵化期的耗氧量测定(Tangl, 1903; Kendeigh, 1940)。1968年, O. Douglas Wangensteen博士提出鸟卵是如何呼吸的问题以后, 即不仅限于个别家禽卵的研究, 且扩大对许多野生鸟卵孵化生态学的研究。

1980年1月, 在美国纽约州立大学召开了第一次国际鸟卵结构、功能与环境学术讨论会。1981年, 美国纽约州立大学的Rahn和Paganelli博士收集了各国学者在1969—1980年发表的有关鸟卵生物学论文38篇, 并汇编成《鸟卵气体交换》第一卷(Gas Exchange of Avian Eggs, Vol. ) ; 1985年, Rahn等又收集了自1981至1984年期间的论文49篇, 汇编成《鸟卵气体交换》第二卷(Gas Exchange of Avian Eggs, Vol. )。这二卷论文集的出版, 促进了鸟卵孵化生态学的进一步发展, 许多学者要求聚会讨论共同关心的学术问题。例如, 1983年曾在美国召开了第一次国际海鸟能量学术讨论会, 其中有50%以上的论文是有关鸟卵孵化生理生态学问题的。1986年7月份, 在加拿大维多利亚召开了国际《鸟胚发育》学术讨论会, 计论文43篇, 由Metcalf, Stock和Ingermann三位博士汇编成论文集, 书名为《鸟胚发育》(Development of Avian Embryo), 1987年出版, 其中有80%以上的论文是有关鸟卵孵化生理生态学问题的。在我国, 有关鸟卵孵化生理生态学研究报道尚不多, 而我国的鸟类资源很丰富, 望有更多同仁来注视这方面的研究。

## 1 孵化期

Incubate(孵化)这个词来源于拉丁文Incubare, 此词义带有一点限制性的, 即通常指亲鸟产下卵以后, 通过其腹部的孵化斑(裸体区)与卵直接接触, 把体热传给卵, 以提供胚胎发育必需的热量, 使受精卵发育成为一只新雏, 这就含有一个时间过程, 即孵化期(Incubation period)。孵化期是指亲鸟产下一窝卵的最末一枚卵的时间开始, 至全窝卵中最后一枚孵出的时间为止, 孵化期长短是以天数计算。这是规范化的定义与计算方法。

有的鸟类是未产完全窝卵就开始入孵, 例如, 黄头黑鹈(*Xanthocephalus xanthocephalus*)产一窝3枚卵时, 则在产下第一枚卵后就开始入孵; 如果产3枚以上卵时, 则产下第2枚卵后开始入孵。斑鹈(*Pelecanus philippensis*), 产完一窝卵的最末一枚之前开始入孵。但本文所指的孵化期是按亲鸟产完一窝中最末一枚卵的日期开始计算。

孵化期的长短，因种而异，最长的可达80天，最短的11天(Vleck and Vleck, 1987)。孵化期长短与鸟种卵重正相关(表1)。

表1 鸟种卵重(W)与孵化期长度(I)正相关

$\log I = \log A + b \log W \pm SE$		r	N	资料来源
$\log I = \log 12.09 + 0.205 \log W \pm 0.086$		60.84	194	Heinroth, 1922
$\log I = \log 10.00 + 0.240 \log W$				Needham, 1931
$\log I = \log 12.00 + 0.230 \log W$			104	Worth, 1940
$\log I = \log 12.03 + 0.217 \log W \pm 0.0922$		0.86	475	Rahn & Ar 1974

从表1中看出，其中A值除了Needham(1931)方程中是10以外，其它三个方程中A值都相近(12.0—12.09)，而斜率b值都在0.205—0.240之间，说明鸟种卵重与其孵化期长度正相关是反映客观真实性。但是，鸟种卵重并非是决定孵化期长度的唯一因素。例如，鹌鹑的卵重是9—12克，而家鸽的卵重是18—20克，两者的孵化期都是17天。如果把二者的卵重分别代入表1的任何一种方程中，结果，鸽子的孵化期就比鹌鹑长2—3天，这与客观事实不相符合。因此，影响鸟卵孵化期的因子可能与种的特性有关，与其营巢习性、胚胎的代谢特性，以及胚胎对卵中卵黄物质和脂肪利用的状况有关。在孵化时期，晚成鸟胚对卵中贮存的脂肪几乎耗尽，而早成鸟类的尚剩余近原来的一半左右(表2)。

表2 四种鸟类胚胎对卵中贮存能的消耗(据Dawson, 1984)

种类	孵化期 (天)	能值(Kcal)				资料来源
		鲜卵		胚胎消耗		
		总体	脂肪	Kcal	%	
家鸭 <i>Anas domesticus</i>	28	138.7	95.1	39.7	42	Kashkin, 1961
家鸡 <i>Gallus domesticus</i>	21	90.0	59.1	25.3	42	Romijn & Lokhorst, 1960
银鸥 <i>Larus argentatus</i>	27	144.4	96.4	57.9	60	Drent, 1970
鸛鹑 <i>Troglodytes aedon</i>	12	1.572	0.879	0.866	99	Kendeigh, 1963

类的银鸥是消耗60%；而晚成鸟类的鸛鹑，对卵中贮存的脂肪几乎耗尽(99%)，孵化期仅12天，比前三者短一半以上。在特殊条件下，同一种类的孵化期会超过正常水平。例如，黄蹼洋海燕(*Oceanites oceanicus*)的正常孵化期为38—43天，而有时可达54天(Drent, 1975)，鸽锯嘴鹀(*Pachyptila desolata*)的正常孵化期为44—46天，在极端环境时为50天(Drent, 1975)，奥杜邦氏鹀(*Puffinus Iherminicri*)的正常孵化期为49天，极端环境时为65天，因此，孵化期长度亦受生态环境因素影响。总之，影响孵化期的决定因子尚待进一步研究。

## 2 鸟胚胎发育的温度

环境温度是决定鸟类受精卵胚胎正常发育与生死存亡的限制因子(limiting factor)。当受精卵在母鸟体内时已开始发育，当卵产下以后，由于环境温度低于胚胎发育的有效温度或低于发育零度(development zero)时，胚胎发育即暂停(suspend development)。有关鸟胚发育的最适温度(optimal temperature of development)、温度耐受限度(limi-

tation of tolerant temperature), 以及发育零度等的研究, 多限在家禽之类, 资料亦十分零星而有限。家鸡的胚胎发育最适温度为38—39, 假如偏离此温度区, 其孵化率即降低。当鹅、鸭或野雉的孵育卵连续暴露在40.5 以上或低于35, 则不可能完成胚胎发育(Drent, 1975; Carey, 1981)。

关于鸟胚发育的致死温度(lethal temperature)的研究, 资料少而较零散。布曼氏鸥(*Larus heermanni*)的胚胎暴露在43 时一个小时, 其胚胎即热死(Bennet and Dawson, 1979)。过热, 在任何时候都是一个有害因子。银鸥(*Larus argentatus*)的胚胎暴露在43 时, 立即致死, 当温度降到6 时, 因心脏功能障碍而致死(02)。灰蓝叉尾海燕(*Oceanodroma furcata*)胚胎在3 可耐受48小时(Boersma and Wheelwright, 1979)。

一般把鲜卵放在25—27 环境时, 胚胎停止发育, 因鸟胚发育的温度要25 以上(White and King, 1975), 因此, 胚胎发育时需满足有效的温度, 当环境温度达到发育的有效温度范围时, 受精鸟卵就能孵化, 当达到最适的温度区时, 即能获得最大的孵化率。

绝大多数种鸟卵都由亲鸟自己伏巢孵卵, 孵化温度由亲鸟的行为调节, 在孵化时期, 亲鸟腹部的孵化斑(皮肤裸露而充血)与卵接触, 使体热传递给卵而达到胚胎发育所需的温度, 少数种类的卵是藉助环境辐射热能加温而孵化的。例如, 澳大利亚的眼斑塚雉(*Leipoa ocellata*)是产卵在土坑中, 然后以土和腐叶覆盖成一个庞大的土墩(高达10.6米, 直径4.6米), 由于太阳辐射热和土墩中腐叶发酵产热, 使土墩内的温度达32—35 (Drent, 1975)。鸟类伏巢时的卵温与巢温, 可能是该种鸟卵孵化的最适温度区。

雀形目的巢温与卵温稍低些, 平均巢温32.82 (SD=2.32, N=18), 卵温35.02 (SD=0.50, N=9); 非雀形目的巢温35.48 (SD=1.79, N=19), 卵温35.93 (SD=1.35, N=17)。

巢温与卵温是受亲鸟控制与调节的, 因此, 比较稳定, 例如白翅哀鸽(*Zonaida asiatica*)是筑巢在沙漠灌丛区, 白天在巢区的气温可达45, 由于亲鸟伏巢, 以孵化斑接触卵表面, 因亲鸟体温比气温低, 通过热传导作用而使卵温保持在38.5—39.5 (图1)。非洲的一种报讯鸟(*Pluvianus aegyptius*), 当晚上气温低时伏巢孵卵; 当白天气温升高时以沙覆盖或腹羽浸水洒湿覆盖的沙, 使卵温保持在37 (Carey, 1981)。

在冷气候条件下, 多是单性亲鸟伏巢孵卵, 而巢的结构有良好保温性能。例如, 宽尾煌蜂鸟(*Selasphorus platycercus*)巢附近的气温接近0, 由于亲鸟的伏巢与巢的良好保温作用, 使巢中卵温保持33.3 (Carey, 1981; Drent, 1975)。

(未完待续)

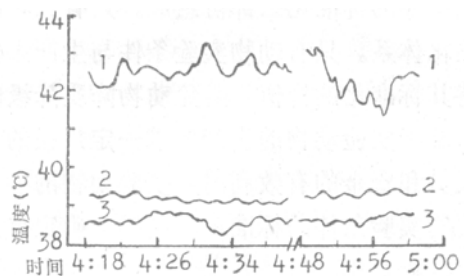


图1 白翅哀鸽在上午4:18—5:00伏巢时气温

(1), 卵温 (2), 与孵化斑温度 (3) 的关系 (仿 Russell, 1969)