

# 骨顶鸡的种内巢寄生现象及其抵御机制初探

张微微<sup>①</sup> 马建章<sup>②\*</sup> 李金波<sup>③</sup>

① 江西农业大学园林与艺术学院 南昌 330045; ② 东北林业大学野生动物资源学院 哈尔滨 150040;

③ 安邦河湿地管理局 黑龙江 双鸭山 155100

**摘要:**在 2008~2009 年 2 个繁殖季节对黑龙江省安邦河湿地自然保护区和大庆龙凤湿地自然保护区的骨顶鸡 (*Fulica atra*) 种群进行了调查。结果发现,骨顶鸡具有很高比例的种内巢寄生现象,平均巢寄生比例达 38.55%;且发现骨顶鸡具有类似于同属的美洲骨顶鸡 (*F. americana*) 的拒卵方式,主要包括埋卵、逐出和啄破。对寄生巢与非寄生巢的最近巢间距离的比较结果显示,寄生巢的巢间距离小于非寄生巢,但二者差异不显著。结合调查中发现的骨顶鸡的领域行为等现象,对骨顶鸡抵御种内巢寄生的机制进行了探讨。

**关键词:**骨顶鸡;种内巢寄生;领域行为

**中图分类号:**Q958 **文献标识码:**A **文章编号:**0250-3263(2011)06-19-05

## Preliminary Study on Conspecific Brood Parasitism and Defense Mechanism of *Fulica atra*

ZHANG Wei-Wei<sup>①</sup> MA Jian-Zhang<sup>②\*</sup> LI Jin-Bo<sup>③</sup>

① Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045; ② Northeast Forestry University, Harbin 150040;

③ Anbanghe Nature Reserve, Shuangyashan, Heilongjiang 155100, China

**Abstract:** We investigated breeding biology on two populations of Common Coots (*Fulica atra*) in Anbanghe Wetland and Longfeng Wetland, Heilongjiang Province, China, in 2008 and 2009 and found out that conspecific brood parasitism was common in the two populations. The proportion of parasite nests was 38.55% on average in the two populations. Egg recognition and rejection was a particularly defense taken by the hosts parasitized by the neighbors or floaters, egg buried and ejection as well as piped were the common manners of parasite defense. The nearest distance between parasite nests was  $41.906 \pm 4.035$  m ( $n = 32$ ) which is smaller than nearest distance ( $51.765 \pm 4.532$  m,  $n = 51$ ) between un-parasite nests. However, the difference was not significant ( $t = -1.503, df = 81, P = 0.137$ ). It seems the territory behaviors of *F. atra* in breeding season play a role in the conspecific parasitism, which has been hypothesized and needed to be tested in the future study.

**Key words:** The Common Coot (*Fulica atra*); Conspecific brood parasitism; Territory behavior

许多鸟类的雌性个体会将卵产在同种其他雌性的巢内,这种现象就是种内巢寄生 (conspecific brood parasitism, CBP)。鸟类中许多种类都具有种内巢寄生现象<sup>[1-2]</sup>,目前发现有种内巢寄生现象的鸟类共 234 种<sup>[2]</sup>,且巢寄生现象在早成鸟中相当普遍<sup>[3]</sup>。种内巢寄生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,由宿主承担孵化和抚育

**基金项目** 林业公益性行业科研专项经费项目 (No. 200904012), 黑龙江省自然科学基金项目 (No. C201036);

\* 通讯作者, E-mail: jianzhangma@163.com;

**第一作者介绍** 张微微,女,博士;研究方向:鸟类生态学和行为学、保护生物学;E-mail: zhangweiwei\_nefu@163.com。

收稿日期:2011-05-20,修回日期:2011-07-14

后代的工作,寄生者的适合度依赖于宿主,但寄生者会降低宿主的适合度<sup>[4]</sup>。种内巢寄生也是要付出成本的,这其中包括寄生者由于在寻找宿主巢过程中增加了离巢时间,常常导致自己的巢被其他个体所寄生<sup>[5]</sup>,这就导致种群内巢寄生现象的比例升高。对于宿主而言,巢寄生对晚成性鸟更为不利,因为他们需要投入更多的时间和能量来养育寄生者的后代。种内巢寄生的频率在群居性的鸟类中较独居性的鸟类高,早成性鸟类比晚成性鸟类高<sup>[1-2]</sup>,窝卵数多的种类比窝卵数少的种类高<sup>[6]</sup>。骨顶鸡(*Fulica atra*)属半早成鸟,窝卵数较多,又是群居性的,符合种内巢寄生容易发生的条件。

骨顶鸡隶属鹤形目(Gruiformes)秧鸡科(Rallidae)骨顶属,同属的美洲骨顶鸡(*F. americana*)也存在比例很高的种内巢寄生现象<sup>[7]</sup>。Lyon等报道了美洲骨顶鸡具有卵识别的能力,并发现种内巢寄生的寄生者有两类,一类是没有领域的游荡者,一类是有巢的雌性<sup>[7-11]</sup>。尽管对美洲骨顶鸡的巢寄生以及骨顶属鸟类的领域行为研究已经有很多报道,但骨顶鸡的种内巢寄生研究却未见报道。

## 1 研究地点与方法

**1.1 研究地概况** 2008年4月末至6月末,2009年5月下旬至9月上旬在黑龙江省安邦河湿地自然保护区(以下简称安邦河湿地)以及大庆龙凤湿地自然保护区(以下简称龙凤湿地)对骨顶鸡的繁殖种群进行了调查。安邦河湿地位于黑龙江省东北部,地处安邦河下游,E 131°06'12"~131°32'24",N 46°53'07"~47°03'54",属于内陆湿地,以芦苇沼泽为主。龙凤湿地位于黑龙江省大庆市龙凤区境内东南,地理坐标为E 125°07'~125°15',N 46°28'~46°32',也是芦苇沼泽型湿地。

**1.2 研究方法** Lyon对美洲骨顶鸡的研究发现,不同雌性卵的卵色以及斑点形状等特征差别很大,因此卵的外部特征可以用于鉴定是否为寄生卵,且宿主会采取埋卵或逐卵等方式拒绝寄生卵,因此卵拒绝可以作为巢寄生的判定方法<sup>[9]</sup>。对骨顶鸡的巢寄生判定方式参考美

洲骨顶鸡的方法<sup>[9]</sup>,主要依据卵拒绝(埋卵、啄破、逐出)以及卵色、卵形(长径和短径)和斑点的形状、密度等来判定巢寄生是否发生,并估算骨顶鸡种内巢寄生的比例。对检测过的巢及距离其最近的骨顶鸡巢进行GPS定位,巢间距离的测定在Mapsource中完成。

**1.3 数据处理** 采用SPSS软件处理实验数据,数据描述采用平均值±标准误的方法,统计推断显著性水平设为0.05。采用Kolmogorov-Smirnov test检验数据是否符合正态分布,使用t-检验对寄生巢与非寄生巢的巢间距离进行比较。

## 2 结果

**2.1 骨顶鸡的种内巢寄生现象** 在调查过程中发现,有部分骨顶鸡巢中1枚或多枚卵与其他卵的颜色及大小、形状等外部特征有明显差异(图1),而且有的巢下层还有被埋掉的卵(图2),数量最少1枚,最多5枚,还有的卵落入巢边水中,是被逐出或埋掉之后从巢下层落入水中的,这是明显的巢寄生现象。

**2.2 种内巢寄生的频率** 在2个研究地2个年份均发现明显的巢寄生现象,巢寄生的判定方式及比例见表1和2。巢寄生的判定方式以卵色、形状以及卵拒绝等为主,特定情况将啄破也作为判定标准之一。在以卵形状判定是否发生寄生时,仅将巢内1枚卵长径和短径均与其他卵差异很大,而其他卵大小均匀时才判定为寄生,因此这一方法可能排除掉了寄生卵为多枚的情况或寄生卵大小与宿主卵差别不大的情况,从而低估了巢寄生比例。调查结果显示,2008年安邦河湿地骨顶鸡繁殖种群的种内巢寄生比例最高,达到44.23%,2009年安邦河骨顶鸡的种内巢寄生的比例达到20.00%,由此可见,种内巢寄生在骨顶鸡中是相当普遍的。

观察中曾发现一对骨顶鸡在领域内的活动范围转移时,邻巢的繁殖对在该对骨顶鸡原活动范围内建造的炫耀台(display platform)上交尾,且数日后该炫耀台上有3枚卵,2日后再检查时,这3枚卵消失,推测被宿主排斥掉了,而寄生者很可能是邻巢的雌性。



图 1 骨顶鸡种内巢寄生现象

Fig. 1 Conspicuous brood parasitism of the coots

箭头指示寄生卵,与宿主卵的卵色有差异。

The arrowhead indicated the colour difference between eggs of host and parasite.



图 2 种内巢寄生的卵拒绝——埋卵

Fig. 2 Egg rejection of conspecific brood parasitism; bury the parasite eggs

红色箭头指示的是被埋掉的寄生卵。The arrowheads indicated the buried parasite eggs.

表 1 骨顶鸡巢寄生的判定方式

Table 1 Determination methods of conspecific brood parasite

地点 Location	年度 Year	巢寄生判别方式 Determination methods of conspecific brood parasite				
		埋卵(枚) Bury egg	啄破卵(枚) Eject egg	逐出卵(枚) Pipe egg	卵色 + 卵形(枚) Egg color + Egg shape	卵形(枚) Egg shape
安邦河湿地 Anbanghe Wetland	2008	4	5	2	6	6
	2009	—	—	—	1	1
龙凤湿地 Longfeng Wetland	2009	1	—	—	3	3
总计 Total		5	5	2	10	10

“—”表示没有记录。“—”means no records.

表 2 骨顶鸡巢寄生比例

Table 2 Percentage of conspecific brood parasite

地点 Location	年度 Year	调查巢数 No. of investigated nests	寄生巢数 No. of parasite nests	寄生比例(%) Proportion of parasite
安邦河湿地 Anbanghe Wetland	2008	52	23	44.23
	2009	10	2	20.00
龙凤湿地 Longfeng Wetland	2009	21	7	33.33
总计 Total		83	32	38.55

测量寄生巢之间以及非寄生巢之间的最近巢间距离,寄生巢的巢间距离为(41.906 ± 4.035) m ( $n = 32$ ),非寄生巢的巢间距离(51.765 ± 4.532) m ( $n = 51$ ), $t$ -检验表明二者差异不显著( $t = -1.503, df = 81, P = 0.137$ )。

### 3 讨论

与 Lyon 描述的美洲骨顶鸡的巢寄生现象类似<sup>[7]</sup>,骨顶鸡也存在明显的种内巢寄生。美洲骨顶鸡的寄生者一部分是游荡者,而拥有领域的雌性也会将卵产在其他个体的巢内,推测骨顶鸡的情况也是如此。巢寄生会降低宿主的适合度,因此宿主会进化出抵御巢寄生的机制。在异种的巢寄生中宿主与寄生者之间会协同进化,被异种寄生的鸟类常常以卵识别为基础采取防御措施。与异种之间的巢寄生相比,种内巢寄生的情况较为复杂,因为它们一方面为宿主,另一方面又是寄生者。骨顶鸡同许多鸟类一样,会利用外部的信号,例如巢内的卵数或者卵的表面积,终止卵泡的进一步发育,以此来控制窝卵数<sup>[12]</sup>。当寄生者将卵产在宿主巢内时,宿主会因此减少自身的窝卵数<sup>[10]</sup>。估算表明,如果宿主不采取防御措施,巢寄生将导致非寄生骨顶鸡雏鸟总的种群生产量降低 5.4%<sup>[8]</sup>。骨顶鸡种群比例如此高的巢寄生现象对于宿主而言是十分不利的,因此它必定会进化出抵御这种现象的机制。

**3.1 骨顶鸡种内巢寄生频率及影响因素** 研究结果证实,骨顶鸡具有比例较高的种内巢寄生现象,寄生比例可达 33.85%,且年度变化较大,这与美洲骨顶鸡的种内巢寄生研究结果类似(巢寄生频率为 41.2%,年度变化为 23.1%~58.8%)<sup>[7]</sup>。这说明骨顶鸡巢寄生是一种弹性策略,雌性个体是否选择寄生可能与环境条件、种群密度、气候等因素有关。

巢寄生的发生依赖于适合宿主的可获得性以及宿主巢的可进入性<sup>[13]</sup>。骨顶鸡繁殖时间持续较长,较早的个体 4 月末即开始产卵、孵化,最晚的个体可能 8 月才产卵。和美洲骨顶鸡类似<sup>[14]</sup>,骨顶鸡可能有部分繁殖对一年繁殖

两窝,因此不同繁殖对之间的繁殖时间差异较大。骨顶鸡非寄生巢的巢间距离大于寄生巢的巢间距离,但  $t$ -检验结果显示二者差异不显著。巢寄生的频率依赖于宿主的可获得性,尽管邻巢之间是潜在的寄生者,但寄生行为是否发生并不单单取决于巢间距离,繁殖阶段是否同步大大制约了寄生者对宿主的选择。

### 3.2 骨顶鸡种内巢寄生的抵御机制

**3.2.1 卵识别和卵拒绝** 卵识别是巢寄生防御机制中最重要的一环,Lyon 等对美洲骨顶鸡的巢寄生研究结果表明,美洲骨顶鸡可以通过直接拒绝(埋卵和逐出)的方式抵御 30% 以上的寄生卵<sup>[10]</sup>。Lyon 等对美洲骨顶鸡的卵识别机制已经进行过详细的研究<sup>[7-10]</sup>,认为它可以通过卵的外部特征来识别寄生卵,从而采取拒绝措施,即便在寄生卵与宿主卵差异很小的情况下,也会采取非随机孵化位的方式使寄生卵的孵化时间延长,从而寄生卵的孵出次序靠后,幼鸟成活率降低。对骨顶鸡的研究中也发现类似的卵识别能力,宿主会对寄生卵采取埋卵、逐出以及啄破等防御措施。但关于寄生卵与宿主卵之间的孵化位差异尚未开展研究。

研究中发现巢下层有被埋掉的寄生卵,笔者将其中 2 巢的寄生卵重新放入巢内,在之后的 1~2 d 后重新检查时发现卵被啄破;此外,还发现一个巢的下层有破碎的卵壳,有可能是宿主将寄生的卵啄破后埋掉了;还有多个巢发现时巢内的卵已经被啄破,此时窝卵数均少于 3 枚,推测在巢寄生发生早期,宿主有可能通过啄破寄生卵的方式拒绝寄生卵,并可能弃掉被寄生的巢另建产卵巢。“埋卵”以及“逐出”这 2 种拒卵方式在美洲骨顶鸡的巢寄生中已经有过详细的描述<sup>[9-10]</sup>,但“啄破”未被 Lyon 等列为卵拒绝的方式,原因可能是很难判定卵是被宿主啄破还是被天敌啄破。

**3.2.2 领域行为** 迁徙的骨顶鸡在繁殖季节具有明显的领域行为,对同种个体或异种个体均有明显的驱逐行为,骨顶鸡的领域以及领域行为在配对成功后形成<sup>[15-16]</sup>。领域行为使得寄生者要获得寄生机会首先要进入宿主领域,

观察中发现了骨顶鸡越过领域边界进入邻巢个体领域的行为 23 次,其中 16 次未被领域所有者发现,7 次遭到驱逐,领域行为可以抵御 30.43% 的入侵,因此寄生者成功进入宿主领域的几率降低了约三分之一。观察中发现即便骨顶鸡可以成功进入邻巢个体的领域,但接近其巢的机会却并不多,多被领域所有者发现并被驱逐或迅速折回自身领域,

在 Lyon 对美洲骨顶鸡卵识别的研究中发现,实验加入的寄生卵被拒绝的比例没有自然中高,原因可能是宿主除了依靠卵的外部特征来判断是否拒卵之外,还会依据领域内是否出现过其他个体来辅助判断<sup>[9]</sup>。因此骨顶鸡的领域巡视行为有利于发现寄生者并协助卵识别。领域性使得不同的繁殖对被锁定在领域内,邻巢之间是最有可能的潜在宿主和寄生者,而邻巢之间可能因繁殖时间不同而不适宜寄生,繁殖早的雌性和繁殖晚的雌性,其可获得的宿主更少,因而很难获得寄生的机会,而穿越邻巢领域寻找适合宿主的策略又面临成本与收益的权衡。因此,骨顶鸡的领域性可以减少适合宿主巢的获得性以及增加寄生者接近宿主巢的成本,在抵御巢寄生中具有重要作用。

## 参 考 文 献

- [ 1 ] Rohwer F C, Freeman S. The distribution of conspecific nest parasitism in birds. *Canadian Journal of Zoology*, 1989, 67: 239 - 253.
- [ 2 ] Yom-Tov Y. An updated list and some comments on the occurrence of intraspecific nest parasitism in birds. *Ibis*, 2001, 143: 133 - 143.
- [ 3 ] Pöysä H. Relatedness and the evolution of conspecific brood parasitism: parameterizing a model with data for a precocial species. *Animal Behaviour*, 2004, 67 (4): 673 - 679.
- [ 4 ] Lyon B E, Eadie J M. Conspecific brood parasitism in birds: a life-history perspective. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2008, 39: 343 - 363.
- [ 5 ] Brown C R, Brown M B. Behavioural dynamics of intraspecific brood parasitism in colonial cliff swallows. *Animal Behaviour*, 1989, 37: 777 - 796.
- [ 6 ] Arnold K E, Owens I P F. Extra-pair paternity and egg dumping in birds: life history, parental care and the risk of retaliation. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 2002, 269: 1263 - 1269.
- [ 7 ] Lyon B E. Conspecific brood parasitism as a flexible female reproductive tactic in American coots. *Animal Behaviour*, 1993, 46: 911 - 928.
- [ 8 ] Lyon B E. The Ecology and Evolution of Conspecific Brood Parasitism in American Coots (*Fulica americana*). Princeton: Thesis, Princeton University, 1992.
- [ 9 ] Lyon B E. Tactics of parasitic American coots: host choice and the pattern of egg dispersion among host nests. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1993, 33: 87 - 100.
- [ 10 ] Lyon B E. Egg recognition and counting reduce costs of avian conspecific brood parasitism. *Nature*, 2003, 422: 495 - 499.
- [ 11 ] Lyon B E, Hochachka W M, Eadie J M. Paternity-parasitism trade-offs: a model and test of host-parasite cooperation in an avian conspecific brood parasite. *Evolution*, 2002, 56: 1253 - 1266.
- [ 12 ] Haywood S. Sensory and hormonal control of clutch size in birds. *The Quarterly Review of Biology*, 1993, 68: 33 - 60.
- [ 13 ] Lyon B E. Ecological and social constraints on conspecific brood parasitism by nesting female American coots (*Fulica americana*). *Journal of Animal Ecology*, 2003, 72: 47 - 60.
- [ 14 ] Zhang W W, Ma J Z. Breeding behavior of the Common Coots *Fulica atra*. *Journal of Ecology*, 2011, 22 (2): 289 - 294.
- [ 15 ] Cavé A J, Visser J, Perdeck A C. Size and quality of the Coot *Fulica atra* territory in relation to age of its tenants and neighbours. *Ardea*, 1989, 77: 87 - 97.
- [ 16 ] Zhang W W, Liu W, Ma J Z. Territor and territorial behavior of migrating Common Coot (*Fulica atra*). *Journal of Forestry Research*, 2011, 22 (2): 289 - 294.