

鸟类定向的信息及定向机制*

尹 荣 伦

(北京师范大学生物系)

鸟类定向行为作为一种自然现象,早已为人类观察和认识^[1]。但是直到本世纪五十年代,才开始进行系统、深入的探索^[2]。这个时期,克雷默(Kramer)等人的工作真正证实鸟类存在定向行为。随后,索尔(Sauer)提出了“星辰导航”的假说来解释定向,认为星辰是定向的主要信息。七十年代初威尔奇可(Wiltschko)等人证实鸟类用磁信息于定向中,并提出了著名的磁定向假说。目前,磁定向的理论比较受支持,为大多数人所接受^[3]。

但是,仍有许多定向信息包含在定向中^[4,2]。不同物种,甚至同一物种在不同实验处理下,其定向行为表现出巨大的差异,有许多不同的假说来解释这些差异^[4]。因此,关于鸟类定向机制仍然没有定性的解释^[2],本文简要介绍鸟类定向研究的某些进展。

一、视觉定向 (visual orientation)

关于鸟类定向尚无准确的定义。一般方法是通过统计分析检验鸟方向选择的显著性,以此作为定向与否(向哪个方向显著定向)的标准。视觉定向是鸟对光刺激的一种反应,用于定向的光信息有:太阳、星辰、月球、陆标及偏振光的偏振面^[5]。下面对各种定向信息分别探讨其定向机制。

(一) 太阳定向 (sun orientation)

桑特希(Santschi)在本世纪初根据对蚜虫(*Messor barbarus*)的研究,首次提出太阳定向。对紫翅椋鸟(*Sturnus vulgaris*)的研究证实鸟类中存在太阳定向^[5]。椋鸟在笼养条件下,当太阳位置发生改变时,其定向发生相应的

改变。进一步研究发现,椋鸟和原鸽(*Columba livia*)在一天中有恒定的定向;由此推测,在稳定的光源下,可能定向在一天中是逐渐变动的。霍夫曼(Hoffman)用精确的动物相变(phase shifted)技术分析椋鸟的太阳定向,发现鸟体内生物钟以每小时十五度的值来补偿太阳的运动^[5]。马休斯(Matthews)用钟转变(clock-shifted)技术改变了绿头鸭(*Anas platyrhynchos*)的定向^[6]。此外,在红背伯劳(*Lanius collurio*)、横斑鸫(*Sylvia nisoria*)、白喉带鹀(*Zonotrichia albicollis*)及一种稀树草原雀中已证实存在太阳定向^[5,24]。上述事实表明,当鸟体内生物钟相对于太阳时间发生相变时,定向改变;自然条件(光周期)下,鸟在一天中保持恒定的定向。因此,鸟定向可补偿太阳的变化,称为具时间补偿的太阳定向(sun orientation with time compensation)。

当能看见近日落时的太阳时,夜间迁徙鸟能正常定向^[5,6]。否则不定向或定向微弱^[6,18]。太阳定向的发育明显取决于飞行经验^[23]。未经训练的幼鸽使用在一天中不变化的参照物来定向,不用太阳定向。鸽一般在十二周龄时开始使用太阳定向,经训练的鸽在八周龄时已使用太阳定向。

(二) 偏振光定向 (polarized light orientation)

鸟类可感受线性偏振光(linearly polarized light)的偏振面(即e-矢量)。e-矢量为鸟类提供定向轴。理论上,偏振光可用来测定太阳的

* 本文在郑光美先生的指导下完成,张军平和张正旺同志给予了极大帮助,谨此一并致谢。

位置。因而有人认为偏振光是在不能看见太阳时用来完成太阳定向^[13]。但艾布尔 (Able) 认为偏振光仍可为鸟提供独立的方向信息^[9]。鸟类的偏振光定向研究甚少, 仅知鸽能利用紫外光返巢, 乌鸫 (*Turdus merula*) 及某些蜂鸟对紫外光非常敏感。但尚不知鸟能否利用偏振光中的紫外光^[15]。

(三) 星辰定向 (stellar orientation)

晴夜空下, 黑头莺 (*Sylvia atricapilla*) 及红背伯劳在环形定向笼中向近似于迁徙方向处扑腾、跳跃; 阴夜空下则没有这种方向性活动。由此表明鸟可用星辰来定向。在人工星空下星辰可见, 几种莺 (*Sylvia*) 及蓝鹀 (*Passerina cyanea*) 按星辰定向, 把星辰旋转 180° 定向发生相应改变; 当星辰不可见时不定向或随机定向。这些事实基本证实鸟类有星辰定向^[5, 23]。

蓝鹀利用极大范围的星辰来定向。实验表明, 蓝鹀在春季天空中, 具有春季生理状态的鸟向北定向, 具秋季生理状态的鸟向南定向。因此, 鸟类的星辰定向是内源性控制的。进一步研究表明, 星辰定向的发育依赖于鸟的经验, 即是后天获得的^[12]。天空旋转轴 (南—北) 可为建立星辰定向提供参照系统。不同物种星辰定向的机理存在差异^[5, 12]。

(四) 月球定向 (lunar orientation)

在定向笼中, 鸟对月球有明显的趋光反应。以前认为月球根本不能为鸟提供定向信息。但目前看来, 月球是一种潜在的定向信息, 尚需进一步研究^[9]。

(五) 陆标定向 (landmark orientation)

陆标 (主要是大水体) 可为夜间迁徙鸟提供定向信息^[9]。白日迁徙鸟对主要地形特征 (如海岸、山脉) 发生反应。白天在海上飞行的斑尾林鸽 (*Columba palumbus*) 及灰鹤 (*Grus grus*) 把海波作为稳定的“陆标”补偿陆上飞行时的风致漂移。陆标对鸽定向不重要, 但对灰沙燕 (*Riparia riparia*) 及紫崖燕 (*Progne subis*) 的定向极为重要。很明显, 陆标只能提供次级定向信息。近来研究表明, 对迁徙定向有引导作用的大地形特征可能包含在定向的进化中, 并

可启动或校正遗传的方向趋势^[11]。

二、非视觉定向 (non-visual orientation)

由于视信息不是在任何情况下都能满足定向的需要, 因而需要提供非视觉定向信息。可能的非视信息有以下几类:

(一) 地磁场定向 (geomagnetic orientation)

耶格利 (Yeagley) 在 1949 年提出双配位导航 (bicoordinate navigation) 的假说, 首次在鸟类中引入磁定向的思想^[9]。但该假说很快被否定。60 年代末, 发现鸥鸮 (*Erithacus rubecula*) 在没有视信息输入的情况下也能正常定向。对其它迁徙鸟的研究也支持这个结果。由此, 威尔奇可在 1972 年正式提出了磁定向假说。认为鸟沿地心引力与磁场的最小交角方向定向; 当磁场旋转时定向发生相应的变化^[22]。鸽也使用磁定向^[21]。

地磁场是不断变化的。鸟能感受的最小磁变化是 20γ ^[5]。环嘴鸥 (*Larus delawarensis*) 雏鸟在磁干扰 $K^D \geq 1$ 时, 在阴天下不定向; $K \leq 4$ 且是晴天时能正常定向。鸽在磁干扰变小时, 定向左移。当磁变化超过 3000γ ($1\gamma = 10^{-4}$ 高斯) 时, 定向减弱。夜间迁徙鸟类飞行方向的扩散与磁暴呈正相关。布克曼 (Bookman) 发现鸽能辨别强度类似于地磁场的垂直磁场的存缺^[10]。鸽头部几处发现有磁物质的沉积^[9]。里斯克 (Leask) 曾提出鸟类磁觉是通过视网膜中视紫红质分子的视双共振过程 (optical double-resonance process) 来完成的^[9]。实验表明鸟在 0.38—0.57 高斯的磁场中能定向^[24]。

(二) 风定向 (wind orientation)

鸟类飞行中常遇到侧向风, 一般导致顺风飞行, 尤其是小型雀类。夜间迁徙鸟常是顺风飞行。在欧洲, 迁徙鸟利用与迁徙方向同向的风。美国东南部的夜间迁徙鸣禽常把风作为初始定向信息^[11]。艾布尔认为, 飞行方向的夜间变异反映了具有不同目标的不同物种或种群在

1) $K = 0, 1, \dots, 9$; $K = 0 - 3$ 少或无磁干扰; $K = 4$ 弱磁暴; $K = 5$ 中度磁干扰; $K \geq 6$ 极度磁干扰^[13]。

不同风向下启动迁徙；顺风飞行是一种主动行为，是对视减弱的一种适应性反应（顺风飞行往往在阴天发生），鸟可等待适宜的风而启动飞行^[6,7]。某些迁徙鸟常与风呈大角度飞行，甚至逆风飞行。逆风飞行常可补偿偏离。风对海鸟和水禽的影响都小于对雀类的影响，对长距离迁徙鸟的影响小于对短距离迁徙鸟的影响^[6]。综上所述，风可影响鸟类定向并为定向提供方向信息^[4]。

(三) 听觉定向 (acoustic orientation)

在空中飞行的鸟能听到地面发出的声音，甚至在一千米的高空也能听到地面蛙的繁殖鸣叫。可能在空中鸟常听到其它鸟的鸣叫。在气候恶化时，鸟增加鸣叫来呼唤同类，保持水平的直线飞行^[9]。鸟还能在一千米的高空听到其它夜间飞行鸟鸣叫的地回声(ground echoes)。回声可提供飞行高度和地面特征的某些信息。鸟能感受最低频率的声波(0.05Hz)。但仍不知次声波能否用于定向^[17]。鸟也能感受压力的微小变化(0.01mmHg)。

地心引力可为鸟提供有关地形特征的信息，与定向有一定的关系^[9]。

本文介绍了可能存在的几种定向，仍没有一种定向是完全清楚的，也难以从一种定向来解释复杂的定向行为。还需要继续寻找新的定向信息，找出各种定向机制间的相互作用。

参 考 文 献

[1] 许维枢 1985 鸟类学讲座(九): 鸟类的迁徙 野生动物(3): 21—23。
 [2] 武汉大学等编 1982 普通动物学(第二版) 高等教育出版社。
 [3] 施坦巴赫尔·И(苏)著 孙晓耕等译 1958 鸟类迁徙及其研究 科学出版社。
 [4] Able, K. P. 1980a. Evidence on migratory orientation from radar and visual observations: North America. In "Symposium on orientation in migratory birds". 10. VI. 1978, pp. 540—545.
 [5] Able, K. P. 1980b. Mechanisms of orientation, navigation, and homing. In "Animal migration, orientation and navigation" (S. A. Gauthreaux, ed), pp. 284—374. Academic Press.
 [6] Able, K. P. 1982a. Field studies of avian nocturnal migratory orientation I. interaction of sun, wind and stars as directional cues. *Animal Behaviour* 30(3): 761—767.
 [7] Able, K. P. 1982b. Field studies of avian nocturnal

migratory orientation II. experimental manipulation of orientation in white-throated sparrows (*Zonotrichia albicollis*) released aloft. *Animal Behaviour* 30(3): 768—773.
 [8] Baker, R. R. 1978. The evolutionary ecology of animal migration. London, Hodder and Stoughton.
 [9] Bingman, V. P., K. P. Able, and P. Kerlinger. 1982. Wind drift, compensation, and the use of landmarks by nocturnal bird migration. *Animal Behaviour* 30(1).
 [10] Bookman, M. A. 1977. Sensitivity of the homing pigeon to an Earth-strength magnetic field. *Nature* 267: 340—342.
 [11] Bruderer, B. 1980. Radar data on the orientation of migratory birds in European. In "Symposium on orientation in migratory birds". 10. VI. 1978, pp. 529—534.
 [12] Emlen, S. T. 1970. Celestial rotation: its importance in the development of migratory orientation. *Science* 170: 1198—1201.
 [13] Emlen, S. T. 1975. Migration: orientation and navigation. In: *A vian Biology*, Vol. 5 (by D. S. Farner & J. R. King), pp. 129—219. New York, Academic Press.
 [14] Emlen, S. T. and N. J. Demong. 1978. The orientation strategies used by free-flying migrants: a radar tracking study. In "Animal migration, navigation and homing" (K. Schmidt-Koenig & W. T. Keeton, eds.), pp. 283—293.
 [15] Keeton, W. T. 1979. Avian orientation and navigation. *Annual Review of Physiology* 41: 353—366.
 [16] Klein, H. 1980. Modifying influences of environmental factors on a time-distance programme in bird migration. In "Symposium on orientation in migratory birds". 10. VI. 1978, pp. 529—534.
 [17] Kreinthen, M. T. 1980. New sensory cues for bird navigation. In "Symposium on orientation in migratory birds". 10. VI. 1978, pp. 582—587.
 [18] Moore, F. R. 1980. Solar cues in the migratory orientation of the savannah sparrows *Passerculus sandwichensis*. *Animal Behaviour* 28(3): 684—704.
 [19] Southern, W. E. 1978. Orientation responses of ring-billed gull chicks: a re-evaluation. In "Animal migration, navigation and homing" (K. Schmidt-Koenig & W. T. Keeton, eds.), pp. 311—317.
 [20] Schmidt-Koenig, K. 1979. *A vian orientation and navigation*. London, Academic Press.
 [21] Walcott, C. 1980. Effects of magnetic field on pigeon orientation. In "Symposium on orientation in migratory birds". 10. VI. 1978, pp. 588—592.
 [22] Wiltschko, W. and R. Wiltschko. 1972. Magnetic compass of European robin. *Science* 176: 62—64.
 [23] Wiltschko, R. and W. Wiltschko. 1980. The process learning sun compass orientation in young homing pigeon. *Naturwissenschaften* 67: 512—513.
 [24] Wiltschko, W. 1978. Further analysis of the magnetic compass of migratory birds. In "Animal migration, navigation and homing" (K. Schmidt-Koenig & W. T. Keeton, eds.), pp. 302—310.