

大山雀雏鸟的生长、食量及 对马尾松毛虫种群密度的 功能反应和数量反应*

楚国忠

(中国林业科学研究院林业研究所)

摘要 连续四年调查了浙北龙山林场大山雀的生育力及第一批雏鸟阶段食物中松毛虫食块的比率。根据雏鸟形态发育并结合外侧尾羽量度,利用关系式 $Y = 2.42X - 14 (X \geq 6 \text{ 日龄}, r = 0.99)$ 准确判断雏鸟日龄。对10窝424只次雏鸟连续30d扎颈取食分析,估计每只雏鸟日平均消费13.8个食块,重量为209 mg ($X_D = 65.7$),且从2—3日龄至离巢前,食物中都有松毛虫,平均为食块总数的24.9% ($X_D = 14.8$)。随着龙山林场松毛虫种群密度的周期变化,大山雀的窝卵数、窝雏数、生殖季节开始时间及雏鸟食物中松毛虫的比率也发生变化。初步分析表明大山雀对松毛虫种群密度变化有明显的功能反应,但由繁殖而引起的数量反应不明显。

关键词 大山雀; 雏鸟生长; 马尾松毛虫; 功能反应; 数量反应

近年来,在研究鸟类对森林害虫的作用时,许多学者强调鸟类对害虫种群密度的数量反应和功能反应的重要性,并通过分析这些反应,估计在害虫不同发生水平及害虫不同发育阶段时鸟类的捕食作用^[3,4,6,10]。1984—1988年,浙江安吉龙山林场的松毛虫种群数量,经历了由大发生后的衰落,又逐渐上升的周期阶段,为研究鸟类与松毛虫种群的相互作用提供了良好条件。通过调查大山雀的生育力、雏鸟生长发育及食量,初步分析了大山雀对马尾松毛虫种群密度的数量反应和功能反应。

一、研究方法

研究工作于1985—1988年在浙江安吉龙山林场(30°50' N, 119°42' E)进行。该林场地处浙北丘陵区,以1963—1966年营造的马尾松人工林为主。丘陵的上半部至山顶,多为马尾松纯林。山脚与山洼等处,马尾松与麻栎(*Quercus acutissima*)形成不规则株、行混交或与杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、油茶(*Camellia oleifera*)等形成不规则块状混交。据林场记

本文于1988年7月7日收到。

*本研究为国家科委“七五”攻关项目“松毛虫综合防治技术研究”内容之一。工作中得到浙江安吉龙山林场的大力支持并承本所杨秀元先生鉴定昆虫样本,谨致谢意。

载, 1967—1987年间松毛虫曾有6次大面积发生, 约2—3 a大发生一次。1983年第一代松毛虫大发生后, 种群数量开始衰落。从1985年开始在鸟类研究区以虫粪法监测虫情, 连续4 a取37个固定样点的虫粪数(取每月最高的24 h虫粪数), 结果见图1。按世代划分, 1985年3—5月(越冬后代)时的虫粪数仍相对较高, 以后世代逐渐减少, 1986年越冬后代甚至没能收到虫粪。1987年后虫粪数开始增加, 1988年越冬后代的虫粪数约为1987年同期的6倍。

通过每5 d定期检查巢箱, 获得大山雀的繁殖资料。巢箱区主要设在毛竹园分场的松、栎混交林地块, 以分场驻地为中心, 半径约1 000 m。有关巢箱的检查、判断重复窝及计算繁殖季节持续时间的方法已经报道^[1]。

雏鸟孵出后, 扎颈法收集雏鸟食物直至离巢, 每次扎颈时间1 h, 每窝每日2—3次, 均匀分布在白日各小时中, 扭力天平称食物鲜重。另选不扎颈的巢窝, 每隔24 h或48 h定时称量体重, 半导体点温度计量测取出巢时的雏鸟肛温。选择孵出时间整齐一致的一窝雏鸟标记, 游标卡尺(分度值0.02 cm)量测身体各部发育, 计算窝平均值。1987和1988年的每年4月, 扎颈、称量和观测的巢窝各占有雏窝数的1/3。

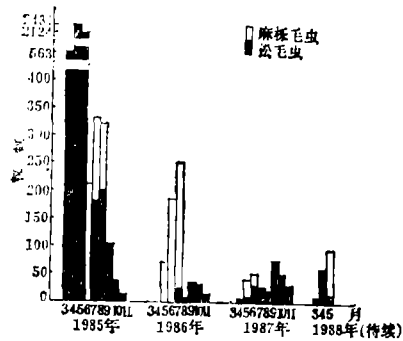


图1 混交林地块落粪收集, 示虫粪数相对变化

二、结果与分析

(一) 雏鸟的形态特征及生长

1. 形态特征 1988年4月, 检查巢箱发现竹125号内4雏刚脱离卵壳, 定为0日龄。刚孵出的雏鸟全身光滑无毛, 仅在头, 背及两臂上各一簇绒毛, 两眼泡状, 紧闭, 肚大呈球形, 体重平均1.10 g ($X_D = 0.02$), 轻于卵的平均重量1.34 g。后2 d, 体重和体长增长。到3日龄时, 先是臂上羽域出现黑色, 4日龄时其它部位的羽域都可见黑色, 5日龄的雏鸟, 羽鞘突出表皮, 外侧尾羽长度不超过1 mm。6—7日龄时, 雏鸟双眼已见一缝, 羽枝开始冒出羽鞘, 翅上及尾上复羽已露出表皮。8日龄的雏鸟, 飞羽羽片展出羽鞘约2.3 mm, 尾羽羽枝展出约1 mm, 此时外侧尾羽长度达4.9 mm。随着羽片的伸展, 头、背、两翅上的绒毛一直嵌在羽枝的顶端。11日龄时两眼圆睁, 肛周有毛, 14日龄时(离巢前)背羽已丰满, 只腹中部至肛门裸露。

2. 雏鸟生长 1988年量测5窝雏鸟的结果见图2。1日龄的雏鸟, 取出巢箱时的肛温为19.4 °C, 体重1.51 g, 体长32.0 mm, 翅长、跗蹠、中趾、中趾爪、后爪及嘴峰的长度(mm)分别为5.7、6.4、3.4、1.3、1.3和3.6。6日龄前, 窝平均生长比较显著, 7日龄后, 跗蹠、中趾、爪、嘴峰的增长缓慢, 而随着羽枝的伸展, 翅长及外侧尾羽的生长显著。体温和体重的增加也比较显著, 2日龄后的雏鸟活动性逐渐增强, 没有量测标准体长。

量测雏鸟生长的目的, 一是积累资料, 二是为准确判断雏鸟日龄寻找依据。以便准确地

确定每窝雏鸟开始孵出的日期，这也是准确地确定不同日龄雏鸟食量及食物组成的基础。图 2 几项变化显著的是体温波动较大，只体重、翅长及外侧尾羽的变化随日龄变化明显增加且呈良好的直线相关(图 3)。其中外侧尾羽长度变化与日龄间的直线相关性最好 ($Y = 2.42X - 14$, $X \geq 6$ 日龄, $r = 0.99$)。因此,在定期检查巢箱时,对于 6 日龄前的雏鸟主要依据形态特征判断日龄, 6 日龄后根据外侧尾羽长度修正。实际应用时,由于每窝雏鸟出壳时间有时相差 1—2 d, 可根据平均尾羽长度确定日龄范围。

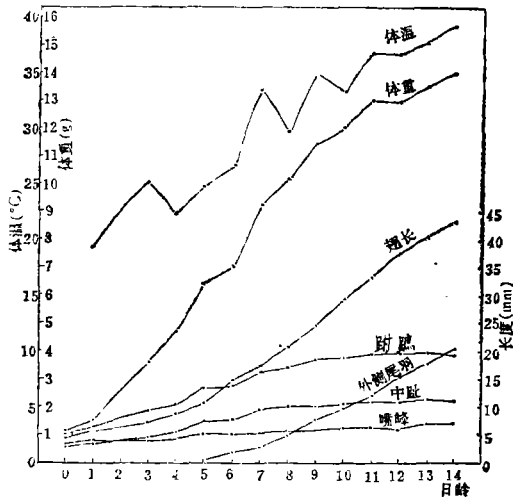


图 2 大山雀雏鸟生长曲线

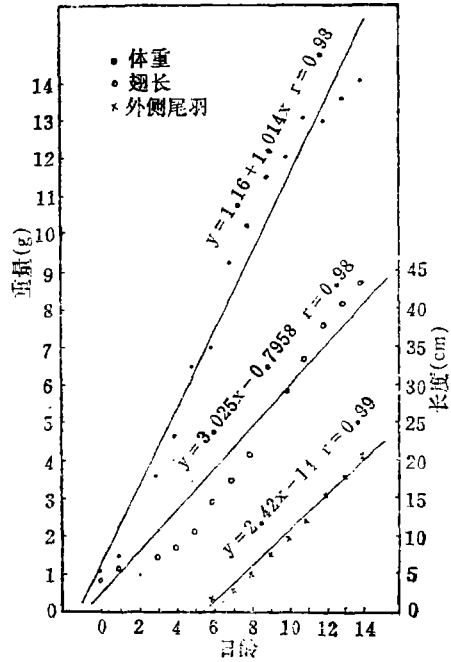


图 3 大山雀雏鸟体重、翅长及外侧尾羽生长与日龄间的关系

(二) 雏鸟的日食量及松毛虫食块比率

1. 日食量及松毛虫食块比率 雏鸟的日食量是分析雏期捕食作用的基础数据。1987年连续30 d, 对10窝424只雏鸟200次扎颈结果见表 1。从 2—3 日龄至离巢, 每只雏鸟单位时间内平均得到 1.15 个食块, 平均重量为 17.4 mg ($X_D = 5.5$)。随着日龄增加, 食物重量也增加。初期增加显著, 4—5 日龄后有波动, 10—11 日龄时已达最大值, 以后的日龄阶段, 除 12—13 日龄外, 基本稳定在同一水平(表 2)。如以每日 12h 喂食时间计算, 平均每日每只雏

表 1 大山雀雏鸟单位时间内的食物重量及松毛虫食块比率 (1987.4.15—5.15)

项 目	雏 鸟 日 龄 (窝 平 均)													Σ	\bar{X}	X_D
	2—3	—4	—5	—6	—7	—8	—9	—10	—11	—12	—13	—14	—15			
扎颈雏数	4	32	40	29	41	42	34	38	43	35	42	35	9	424		
扎颈次数	2	16	19	12	19	17	18	16	20	19	20	15	7	200		
食 块 数	4	39	43	31	47	46	36	43	56	40	48	44	10	487		
松毛虫食块数	2	2	5	7	9	7	9	8	12	9	12	12	6	100		
松毛虫食块比率(%)	50.0	5.1	11.6	22.6	19.1	15.2	25.0	18.6	21.4	22.5	25.0	27.3	60.0		24.9	14.8
食物重量(mg)/雏·次	4.5	9.1	14.5	17.7	17.2	18.8	16.1	19.8	22.7	22.3	18.4	22.4	22.7		17.4	5.5
日食量(mg)	54	109	174	212	206	226	193	238	272	268	221	269	272		209	65.7

鸟得到13.8个食块,重量为209 mg ($X_D = 65.7$)。不同日龄阶段的雏鸟食物中都有松毛虫食块,平均为食块总数的24.9% ($X_D = 14.8$)。雏鸟食物组成的这一特点,使之雏期阶段日平均食物中松毛虫比率可大量增加。

表2 大山雀单位时间内食物重量的多范围秩检验

日龄 (d)	2-3	3-4	4-5	8-9	6-7	5-6	12-13	7-8	9-10	11-12	13-14	10-11	14-15
食物量(mg)/雏·次	4.5	9.1	14.5	16.1	17.2	17.7	18.4	18.8	19.8	22.3	22.4	22.7	22.7
秩检验													

2. 日平均食物中松毛虫比率的年变化 1985年开始,每年4—5月都进行雏鸟食物分析,结果见表3(因1986年迟至4月10日才有雏鸟孵出^[1],故没有进行分析)。比较各年之间每只雏鸟单位时间内得到的平均食块数,差别不显著($t = 1.60, 0.14$ 和 $2.00, F > 0.05$)。而松毛虫食块比率的年差别显著($F' = 10.66, 12.88$ 和 $5.70, P < 0.05$)。

表3 大山雀第一批雏鸟阶段,日平均食物中松毛虫比率

日期 (年·月·日)	窝数	扎颈次数	雏数	食块数	松毛虫食块数	平均食块/雏·次	松毛虫食块/雏·次	松毛虫食块比率(%)
1985 4.14-23	3.5 (1.0)	7.4 (5.2)	10.3 (7.3)	10.5 (7.0)	3.3 (2.5)	1.04 (0.20)	0.40 (0.21)	38.4 (21.0)
1987 4.15-23	3.0 (0.5)	7.8 (2.1)	15.3 (4.6)	17.7 (5.2)	2.6 (1.2)	1.17 (0.14)	0.18 (0.09)	15.2 (7.6)
1988 4.15-23	2.9 (1.1)	5.1 (1.8)	8.9 (4.9)	9.6 (5.7)	8.1 (5.2)	1.05 (0.09)	0.91 (0.17)	86.3 (14.7)

注:括号内数字为日平均数的标准离差。

结合龙山林场松毛虫历史发生情况和1985年以后的虫情监测看,1985年越冬后代(3—5月)尽管虫粪数相对较高,但已处于1983年大发生后的衰落阶段,雏鸟食物中松毛虫比率为38.4%。1986年和1987年松毛虫种群数量维持在低水平,雏鸟食物中松毛虫比率相应较低(15.2%)。随着1987年下半年后松毛虫种群数量逐步上升,1988年第一批雏鸟阶段(3—5月)松毛虫虫粪数约为1987年同期的6倍,雏鸟食物中松毛虫比率达到86.3%。可以看出,随着猎物密度增加,大山雀捕食猎物的个体数也增加,表现出明显的功能反应。

(三) 大山雀生育力的年变化

鸟类的生育力取决于繁殖开始时亲鸟的年龄、繁殖季节的长短和时间分布形式、每年产几窝、窝卵数、窝雏数及雏离巢成功率等因素^[2]。1986年和1987年大山雀第一批雏鸟阶段产卵窝数分别占全年总数的79%和68%,成功窝数分别占全年总数的75%和65%^[1],因此,第一批雏鸟阶段的生育力参数可以反映出年变化。1985—1988年的变化情况见表4,其中1985年对利用林场原有旧巢箱的检查日期较迟,没有计算产卵开始时间。

表 4 大山雀第一批雏鸟阶段生育力参数的年变化

项 目	1985年	1986年	1987年	1988年	\bar{X}
窝 卵 数 ^① (个)	6.36 (5—8)	6.40 (5—9)	6.68 (5—8)	6.91 (5—10)	6.57 (5—10)
窝 雏 数 ^① (个)	5.91 (4—8)	4.80 (1—9)	5.45 (3—8)	5.89 (2—8)	5.46 (1—9)
产卵开始日期 ^② (日/月)	—	4/IV (30/III—13/IV)	28/III (17/III—13/IV)	26/III (5/III—25/IV)	30/III (5/III—25/IV)

① 据成功巢窝计算, 1985—1988年分别为11、15、31和19窝(括号内为范围)。

② 据产卵巢窝计算, 不包括重复窝, 1986—1988年分别为23、38和38窝(括号内为范围)。

4年平均计, 第一批雏鸟阶段的窝卵数为6.57, 窝雏数为5.46。比较1986—1988三年的变化, 窝卵数和窝雏数虽有不断增多的趋势, 但统计检验差别不显著。就每年平均产卵开始日期而言, 1988年仅较1987年提早2 d, 而1987年明显较1986年提前($t = 4.68, P < 0.05$)。1986年是松毛虫种群密度最低的年份, 第一枚卵出现日期分别较1987年和1988年晚13 d和25 d。一般认为, 影响鸟类数量的某些因子, 如窝卵数和繁殖期的长短等, 是通过长期自然选择进化形成的。大多数情况下与亲鸟可能找到的用来饲喂幼鸟的食物最大数量和出现日期相一致^[1]。大山雀窝卵数范围为5—10枚, 北纬每差一度, 第一窝卵平均产卵开始日期相差1.6 d^[2]。这些本能行为都在一定范围内波动。波动的原因有直接因子(如日照时间)的影响, 也有食物丰富程度及出现日期等终极因子的影响。Lack (1955) 注意到英国的山雀在毛虫数量多的年份窝卵数较多, 高山山雀(*Parus gambel*) 在节肢动物多的年份窝卵数也明显高于其它年份^[3]。

龙山林场的大山雀种群, 随着1986—1988年松毛虫种群数量上升, 窝卵数和窝雏数也逐年增加, 似乎表现出是因害虫的繁殖而引起的数量反应。但统计检验差别不显著, 这可能有两方面原因: ①松毛虫数量还没达到较高程度; ②样本数较少。窝卵数和窝雏数只能根据成功巢窝计算, 由于经常检查及天敌破坏, 许多鸟在卵期弃巢。因此, 在龙山林场继续观察1—2 a是完全必要的。另一方面, 随着龙山林场松毛虫数量逐年上升, 大山雀繁殖开始时间明显提前, 其原因可能很复杂, 但繁殖开始时间的提前结果可能为产生第二窝卵提供较多的机会, 这也是数量反应的一种方式。

鸟类对猎物密度的数量反应和功能反应包括着复杂的生物学和生态学问题。数量反应可因繁殖引起, 也可因“侵入”和“闯入”而引起^[11]。功能反应可分为基本成分(对猎物密度增加的作用)及辅助成分(喜食性及取食行为)^[4], 而且捕食者及猎物密度都可影响这两类反应中的每一类反应^[7]。我们只根据大山雀部分生育力参数及雏鸟食物中松毛虫的比率对松毛虫种群密度的功能反应和数量反应作了分析, 结果只能是初步的。

参 考 文 献

- [1] 楚国忠, 1988, 浙江龙山林区大山雀繁殖季节持续时间、雏鸟食物组成及对松毛虫的捕食作用, 林业科学研究, 1(1): 80—89。
 [2] Anderson, T. R., 1978, Population studies of European sparrows in North America. Occasional Papers of the Museum of Natural History, the University of Kansas 70, 1—58,

- [3] Buckner, C. H. et al., 1965, Avian predation on the larch sawfly, *Pristiphora erichsonii* (HTG) (Hymenoptera: Tenthredinidea), *Ecology*, 46, 223—236.
- [4] Buckner, C. H., 1967, Avian and mammalian predators of forest insects, *Entomophaga*, 12, 491—501.
- [5] Dahlsten, D. L., 1979, The use of nesting boxes to study the biology of the mountain chickadee (*Parus gambeli*) and its impact on selected forest insects. P. 217—260 in Dickson, J. G. et al. eds., *Proceedings of the symposium, the role of insectivorous birds in forest ecosystems*. New York: Academic Press, 1979, P. 381.
- [6] Gage, S. H. et al., 1970, The feeding response of some forest birds to the black-headed budworm, *Can. J. Zool.*, 48, 359—366.
- [7] Holling, C. S., 1961, *Ann. Rev. Entomol.*, 6, 113.
- [8] Lack, D., 1954, *The natural regulation of animal numbers*, London: Oxford Univ. Press, P. 343.
- [9] Orell, M. et al., 1983, Timing and length of the breeding season of the great tit *Parus major* and the willow tit *P. montanus* near Oulu, northern Finland, *Ardea* 71, 183—198.
- [10] Otvos, I. S., 1979, The effects of insectivorous bird activities in forest ecosystems: An evaluation. P. 341—374 in Dickson, J. G. et al. eds., *Proceedings of the symposium, the role of insectivorous birds in forest ecosystems*, New York: Academic Press, 1979, P. 381.
- [11] Solomon, M. E., 1949, The natural control of animal populations, *J. Anim. Ecol.*, 18, 1—35.

GROWTH AND FEEDING AMOUNTS IN THE NESTLING PERIOD, FUNCTIONAL AND NUMERICAL RESPONSE OF GREAT TIT TO CHANGES IN MASSON PINE MOTH DENSITIES

Chu Guozhong

(The Research Institute of Forestry CAF)

Abstract Nestling growth, feeding amounts and percent occurrence of masson pine moth (*Dendrolimus punctatus*) in the nestling diet of great tit (*Parus major*) during the first nestling periods for 4 years were investigated at Long Shan Farm, northern part of Zhejiang province where the densities of masson pine moth changed regularly from 1967—1988.

Growth characteristics considered mainly were body weight, standard wing length and the length of outermost tail feathers. The best correlation between the length of outermost tail feathers and the age of days from hatching ($Y = 2.42X - 14, X \geq 6$ days, $r = 0.99$) was used to determine the average age of a brood accurately. On that basis, the average fresh weight of nestling diet in different age of days were estimated ($X = 209$ mg $X_D = 65.7$) by the crop content analysis for 30 days. Masson pine moth can be found in the nestling diet from 2—3 days to the day before fledging.

The changes of clutch size, brood size, laying start and the percent occurrence of masson pine moth in the nestling diet of great tits during the first nestling periods from 1985—1988 were compared. Our data suggested that there are observable functional response of great tits to changes in moth densities but the numerical response caused by breeding are not obvious.

Key words great tit; nestling growth; masson pine moth; functional and numerical response