

巢中的位置对鸫岩鹀亲鸟递食率的影响*

李明财 赵亮 李来兴 张晓爱** 易现峰

(中国科学院西北高原生物研究所 西宁 810001)

摘要: 2002年4~8月在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站研究了鸫岩鹀(*Prunella rubeculoides*)亲鸟的递食率与巢中位置的关系。结果表明:亲鸟的总递食率对巢中的每个具体位置有显著变化(Kruskal-Wallis $H = 14.633, P < 0.01, df = 3$);雄性和雌鸟对巢中的位置有不同的响应,雄性对巢中的每个具体位置的递食率有显著差异($H = 16.720, P < 0.01, df = 3$),而雌性递食率差异不显著($H = 3.557, P > 0.05, df = 3$);雄鸟和雌鸟间递食的方式随着日龄和日时间变化也有显著差异。结果证实巢中的位置能够影响鸫岩鹀亲代资源的分配,同时也证实了鸫岩鹀双亲对巢中的位置有不同的响应。

关键词: 鸫岩鹀;位置;递食率

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263(2003)06-28-05

Effect of Nestling Positions in Nests on the Parental Feeding Rates in Robin Accentor (*Prunella rubeculoides*)

LI Ming-Cai ZHAO Liang LI Lai-Xing ZHANG Xiao-Ai YI Xian-Feng

(Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China)

Abstract: This study was carried out in the Haibei Alpine Meadow Ecological System Station, the Chinese Academy of Sciences, during the breeding season of robin accentor in 2002. We investigated the relationship between nestling positions in nests and parental feeding rates of robin accentor (*Prunella rubeculoides*). There was significant variation in the proportion of total parental (male + female) feedings given to each position (Kruskal-Wallis $H = 14.633, P < 0.01, df = 3$). However, male and female parents responded differently to the certain positions of nestlings in the nests. The proportions of male parental feedings given to each nestling position were significantly different ($H = 16.720, P < 0.01, df = 3$), by contrast, the proportions of female parental feeding to each nestling position weren't significantly different ($H = 3.557, P > 0.05, df = 3$). Furthermore, the pattern of food allocation was significantly different between male and female parents. We argue that nestlings positions can affect their share of parental resources and male and female parents response differently to different nestling positions in nests.

Key words: Robin Accentor; Position; Feeding rate

* 国家自然科学基金资助项目(No.39870121);

** 通讯作者, E-mail: Mingcaili3394@163.com;

第一作者简介 李明财, 27岁, 硕士研究生; 研究方向: 鸟类生态学。

收稿日期: 2003-02-05, 修回日期: 2003-08-30

鸟类中亲子冲突与子代间冲突的结合为检验动物通讯系统进化稳定性理论提供了一个理想的实验场所^[1-7]。多种晚成鸟及半晚成鸟都已特化了吸引亲代注意力以及乞求食物的方式。例如,银鸥(*Larus argentatus*)雏鸟啄食亲鸟的喙部以乞求亲代增加对它们的投入^[8]。鹭类和白鹭类雏鸟间的竞争通常是相互侵扰,而且常常上升到“兄弟”间相互残杀的地步^[9,10]。异步孵化的雀形目鸟类没有很强有力的杀伤性技巧和武器,因此不能进行直接的争斗。雀形目鸟类之间的竞争通常是通过更为微妙的方式进行,从而导致雏鸟间不同的存活率。雀形目鸟类子代控制亲代食物分配的方式主要表现在两个方面:一方面,亲代根据雏鸟乞鸣的强度来调整对每个雏鸟以及整窝雏鸟的食物分配^[11-15];另一方面,雏鸟通过改变他们在巢中的位置来改变它们得到食物的比例^[16]。目前,大多数研究多集中于乞鸣对亲鸟食物分配的影响,而对雏鸟在巢中的位置对亲鸟食物分配影响的研究不多,国内几乎没有。本研究以鸫岩鹟(*Prunella rubeculoides*)为研究对象,(1)检验亲鸟进巢时停留位置的变化;(2)检验巢中位置与亲鸟递食率是否有联系;(3)检验雌雄鸟递食方式随日龄和日时间变化是否有差异;(4)窝雏数对亲鸟递食率及雏鸟存活率的影响。通过上述4点的研究,探讨除乞鸣以外的另一种子代影响亲代食物分配的机制——雏鸟在巢中的位置对亲代食物分配的影响,为雀形目鸟类育幼行为的进化提供证据。

1 研究地点和方法

1.1 研究地点 研究于2002年4~8月鸟类繁殖季节在中国科学院海北高寒草甸生态定位站进行。该地的地理环境和地貌已有很多报道^[17],本文不再赘述。鸫岩鹟栖在地面营开放巢^[18],是典型的双亲育幼,通常为产2~4枚卵^[19]。

1.2 研究方法 于2002年4~8月选定九窝鸫岩鹟鸟巢,并加以标记。巢通常是根据孵化期雌鸟进巢时发现的。其中两窝被破坏掉。找

到鸟巢后每天对孵化中的鸟巢进行观察,对卵进行标记,监督卵孵化顺序以确定雏鸟相对年龄。整个育雏过程中的亲鸟递食行为用摄像头与监视器相连进行观察,摄像镜头距监视器约为35~40 m。这样就减少了在观察期间对鸟巢的人为干扰。在亲鸟进巢递食过程中作者记录了亲鸟性别、进巢时间、出巢时间、亲鸟在巢边停留位置以及雏鸟在巢中的位置。把亲鸟每次进巢、递食、出巢定义为一次递食(a feeding trip)。每窝雏孵化后进行连续观察,每天从早上07:00时开始,晚上19:00时结束。雨天除外。为了分析方便,以3 h为单位把每天的递食行为分为四个阶段:07:00~10:00,10:00~13:00,13:00~16:00,16:00~19:00。在整个观察中,摄像镜头对鸫岩鹟亲鸟行为影响不大,没有发生亲鸟弃巢。

另外,为了分析巢中位置对亲鸟递食率的影响,采用与Bengtsson和Ryden^[20]类似的方法,将每个巢人为地分为五个部分(图2)。中心部分、中心以外到巢边缘之间区域分为四个相等部分,这五部分是雏鸟在巢中的位置,而巢边缘是亲鸟进巢递食时停留的位置。为了比较雏鸟在巢中的位置与亲鸟进巢停留位置之间的空间关系,用亲鸟进巢停留位置来定义雏鸟在巢中位置,如图2中箭头表示亲鸟进巢时停留的位置,从而可以据此将雏鸟在巢中的位置分为“近”(直接在亲鸟停留巢边缘的下面)、“远”(与亲鸟停留处相反的一侧)、“侧”(在亲鸟停留处两侧的位置)、“中心”(巢中央处)。因为左右位置与亲鸟进巢时的距离相等,所以把左右合在一起处理,记为“侧”。这样在每次亲鸟进巢递食时都可以记录到亲鸟停留位置以及首先递食给位于哪个位置的雏鸟。

为了验证雏鸟能否通过竞争有利位置来影响亲代食物分配,首先要知道每窝雏亲代进巢时是否会停留在巢边的某个特定位点。因为鸫岩鹟是营开放巢的,所以理论上亲鸟可以从巢边缘的任何一个位置进巢。作者统计了每个巢中亲鸟在进巢时的位置,并用非参数检验加以分析。

1.3 数据分析 数据处理全部用 SPSS 10.0 进行。用非参数检验分析巢中位置对亲鸟递食率影响。日龄和日时间对递食率影响用单因素或双因素方差分析。双亲递食率是否有显著性差异用 *t*-检验分析。所有检验都是双尾的。

2 结果

2.1 亲鸟进巢位置 在 7 窝雏共 5 753 次亲鸟进巢递食中,对亲鸟在进巢时的位置用非参数检验,结果表明,亲鸟进巢时并不是随机的,每个进巢位置之间存在着显著性差异(Kruskal-Wallis $H = 36.666, P < 0.01, df = 3$)。有两个位置是亲鸟进巢时优先选择的。从总共 7 窝雏亲鸟进巢位置统计数来看最先选择的某个特定进巢地点占进巢总次数的 67.23% (图 1)。这说明亲鸟在进巢时是非常有规律的,这与 Susan B^[21] 预报的结果一致。

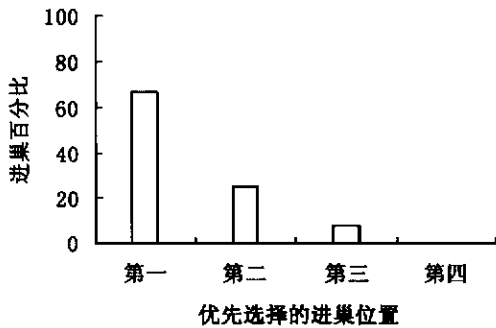


图 1 双亲在进巢时优先选择的进巢位置
分别记为第一,第二,第三,第四区域

2.2 巢中位置对亲鸟递食率的影响 为了检验巢中位置能否影响亲鸟递食率,记录亲鸟进巢饲喂时哪个位置的雏鸟首先得到食物。非参数检验结果表明,每个位置总递食率(雌性+雄性)之间存在着显著性差异(Kruskal-Wallis $H = 14.633, P < 0.01, df = 3$),且中心位置得到的食物最多(图 2)。雄鸟对每个位置递食率也存在显著性差异(Kruskal-Wallis $H = 16.720, P < 0.01, df = 3$)。与此相反,雌鸟对每个位置的递食率差异不显著(Kruskal-Wallis $H = 3.557, P > 0.05, df = 3$)。所以造成差异的主要因素在于雄鸟的递食方式。

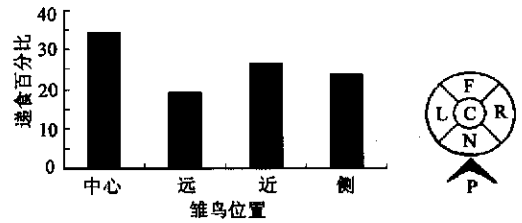


图 2 每个位置的雏鸟所得到亲鸟递食的百分比
箭头表示亲鸟进巢时的位置

2.3 日时间 日时间对亲鸟递食率有显著影响(图 3; $F = 2.985, df = 3.39, P < 0.05$)。每日 10:00~13:00 时递食率最高,雌鸟和雄鸟递食率随日时间变化有显著性差异($t = 15.873, df = 79, P < 0.05$)。雄性每天中的平均递食率小于雌性。

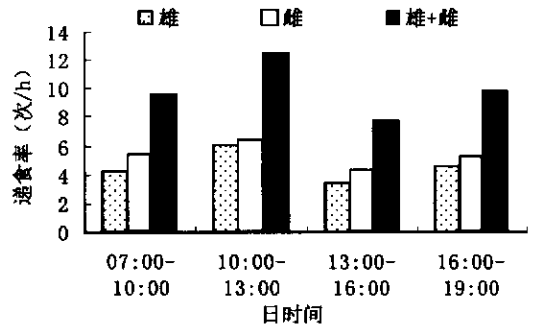


图 3 雄鸟和雌鸟递食率随日时间的变化

2.4 日龄 在 5 753 次递食中,雌鸟递食 3 082 次(占 53.58%),雄鸟递食 2 671 次(占 46.42%)。尽管雌鸟平均递食率大于雄性,但两性总递食率之间无统计学上的差异[$F(1, 13) = 1.466, P > 0.05$]。雌雄平均递食率随日龄变化显著(雄, $r = 0.888, n = 10, P < 0.01$; 雌, $r = 0.879, n = 10, P < 0.01$),而且随日龄变化雌雄之间差异显著(图 4, $t = 6.815, df = 9, P < 0.01$)。从育雏的第 1~8 d 雌雄递食率上升,到第 8 d 达最大,之后 8~10 d,雄鸟和雌鸟递食率都逐渐下降。

2.5 窝雏数对亲鸟递食率及雏鸟存活率的影响 观察的 7 窝雏中,亲鸟递食率随窝雏数的改变而改变($r = 0.975, P < 0.05$),窝雏数越大,递食率越高。但是每只雏鸟平均得食次数并没有显著的变化($r = -0.308, P > 0.05$)。随着窝

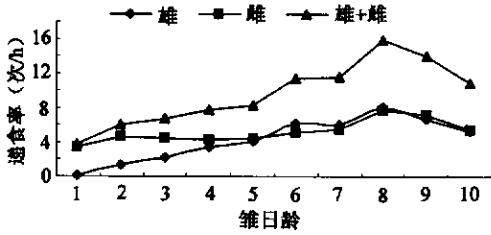


图4 雄鸟和雌鸟递食率随雏鸟日龄的变化

雏数的增加, 鹁岩鹳雏鸟的离巢体重 ($r = 0.692, P > 0.05$) 以及雏期 ($r = 0.484, P > 0.05$) 变化不显著, 除有一只雏鸟死掉外, 其余雏鸟都是成功地出飞。

3 讨论

本研究发现处于中心位置的鹁岩鹳雏鸟更易得到食物且得食比例最高。所以子代竞争到中心位置就会增加其得食机会。尽管雄性和雌性亲鸟对巢中不同位置有不同的响应, 但亲鸟的总递食率对应巢中的每个具体位置有显著变化, 所以可以认为雏鸟在巢中的位置能够影响亲鸟的递食率。这也就为定义亲子通讯以及子代同胞之间的竞争进化提供了信息。在以前的研究中有两方面的证据表明雀形目鸟类雏鸟能够调整在巢中的位置以利于得到更多的食物。(1) 几项研究已经报道了多种鸟类雏鸟在巢中运动^[22-24]; (2) 许多亲鸟都倾向于优先停留到巢边某个特定位置, 并且优先递食给在巢中某个特定位置的雏鸟^[16]。甚至一些营开放巢的鸟类, 如: 原野雀鹀 (*Spizella pusilla*) 亲鸟本应该停留在巢边任何位置, 可是偏偏停留在某个特定位置以利于递食给子代^[25]。这些都说明位置能够影响食物分配。本研究还证实巢中心位置是鹁岩鹳在分配食物时的最有利位置, 且亲鸟进巢时在巢边停留的位置是有规律的, 往往是某个固定位置。作者认为子代对亲代在巢边停留的位置是可以预测的。在亲代下一次进巢递食之前子代就应该朝这个有利位置竞争以增加其得食机会。

作者发现鹁岩鹳雄性亲鸟和雌性亲鸟的总递食率无显著性差异。这就支持了在单配制的

雀形目鸟类中双亲在育雏中的作用都很重要的预测。亲代递食率和雏鸟日龄之间存在线性变化。这与其它几种雀形目鸟类的研究结果一致^[26,27]。日龄和日时间变化对亲鸟递食率都有影响, 雌雄在随日时间变化所表现出的不同或许与每天雌性亲鸟和雄性亲鸟的行为模式不同有关。

尽管雄性和雌性在育雏中作用相同, 但双亲递食模式的某些方面却是不同的。首先, 双亲对巢中位置响应不同。其次, 雄鸟和雌鸟递食率随日龄和日时间变化不同。随雏鸟日龄的增加, 鹁岩鹳雏鸟间的竞争加强导致雏鸟不断地试图从亲代那里得到更多的食物。雌性亲鸟常常是拒绝递食给竞争力强的雏鸟 (乞鸣声较大的或处于有利位置的)。与此相反, 雄性亲鸟很少拒绝而是直接递食给处于最有利位置的雏鸟。食物的这种分配模式表明, 雌性亲鸟的行为有利于降低先孵化出的雏鸟垄断食物的能力。不过到目前为止为什么亲鸟对雏鸟在巢中位置以及乞鸣有不同的响应并且有不同的食物分配方式还不清楚。Elizabeth 和 Robery^[28]认为有两种可能: (1) 雌雄亲鸟对子代身体状况有不同的了解; (2) 食物分配中存在着性别上的冲突。此外, 作者认为雌性亲鸟更可能根据子代的长远存活利益出发分配食物, 因为雌性对子代的了解多于雄性。这是因为雌性在孵化以及育雏早期花费了比雄性多的时间。

本研究在自然条件下 (对窝雏数未加处理) 观察了窝雏数与亲鸟递食率及子代出飞率的关系, 结果与 Murphy^[29] 预报的一致。窝雏数对亲代递食率与子代成活率的影响将在对窝雏数进行增减处理且增加样本数时进一步验证。

参 考 文 献

- [1] Trivers R L. Parent-offspring conflict. *Am Zool*, 1974, 14: 149 ~ 264.
- [2] Zahavi A. Reliability in communication systems and the evolution of altruism. In: Stonehouse B, Perrins C M ed. *Evolutionary Ecology*. London: Macmillan, 1977. 253 ~ 259.
- [3] Parker G A, Macnair M R. Models of parent-offspring conflict. I. Monogamy. *Anim Behav*, 1978, 26, 97 ~ 110.

- [4] Harper A B. The evolution of begging: sibling competition and parent offspring conflict. *Am Nat*, 1986, **128**:99 ~ 114.
- [5] Godfray H C J. Signalling of need by offspring to their parents. *Nature*, 1991, **352**:328 ~ 330.
- [6] Godfray H C J. Signalling of need between parents and young: parent-offspring conflict and sibling rivalry. *Am Nat*, 1995, **146**:1 ~ 24.
- [7] Johnstone R A, Grafen A. Dishonesty and the handicap principle. *Anim Behav*, 1993, **46**:759 ~ 764.
- [8] Drummond H. A review of parent-offspring conflict and brood reduction in the peleca-Niformés. *Colon Waterbirds*, 1987, **10**:1 ~ 15.
- [9] Mock D W. Siblicidal aggression and resource monopolization in birds. *Science*, 1984, **225**:731 ~ 733.
- [10] Mock D W, Lamey T C, Williams C F, et al. Flexibility in the development of heron sibling aggression in an intraspecific test of the prey size hypothesis. *Anim Behav*, 1987, **35**:1 386 ~ 1 393.
- [11] Uif O, Johan B, Henrik G S. Begging affects parental effort in the pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca*. *Behav Ecol Sociobiol*, 1997, **41**:381 ~ 384.
- [12] Alex Kacelnik, Peter A Cotton, Liam Stirling, et al. Food allocation among nestling starlings: sibling competition and the scope of parental choice. *Proc R Soc Lond B*, 1995, **259**:259 ~ 263.
- [13] Bengtsson H, Ryden O. Parental feeding rate in relation to begging behavior in asynchronously hatched broods of the great tit *Parus major*. *Behav Ecol Sociobiol*, 1983, **12**:243 ~ 251.
- [14] Smith H G, Mmontgomerie R. Nestling American robins compete with siblings by begging. *Behav Ecol Sociobiol*, 1991, **29**:307 ~ 312.
- [15] Redondo T, Castro F. Signalling of nutritional need by magpie nestlings. *Ethology*, 1992, **92**:193 ~ 204.
- [16] Ryden O, Bengtsson H. Differential begging and locomotory behavior by early and late hatched nestlings affecting distribution of food in asynchronously hatched broods of altricial birds. *Z Tierpsychol*, 1980, **53**:209 ~ 224.
- [17] 张晓爱, 邓合黎. 海北高寒草甸鸟类种群结构的季节性变化. *动物学报*, 1986, **32**:180 ~ 188.
- [18] 张晓爱. 高寒草甸十种雀形目鸟类的繁殖生物学研究. *动物学报*, 1982, **28**:190 ~ 199.
- [19] 张晓爱, 邓合黎. 高寒草甸雀形目鸟类的窝雏数大小与繁殖对策初步分析. 高寒草甸生态系统, 1991, **3**:189 ~ 197.
- [20] Bengtsson H, Ryden O. Ddevelopment of parent-young interaction in asynchronously hatched broods of altricial birds. *Z Tierpsychol*, 1981, **56**:255 ~ 272.
- [21] Susan B, Patrick J, Robert M. American robin nestlings compete by jockeying for position. *Behav Ecol Sociobiol*, 1993, **33**:101 ~ 106.
- [22] Skutch A F. *Parent Birds and Their Young*. Austin:University of Texas Press, 1976.
- [23] Reed J R. Song sparrow "rules" for feeding nestlings. *Auk*, 1981, **98**:828 ~ 831.
- [24] Greug-Smith P. Weight difference, brood reduction, and sibling competition among nestling stonechats *Saxicola torquata* (Aves: Turdidae). *J Zool London*, 1985, **205**:453 ~ 465.
- [25] Best L B. Patterns of feeding field sparrow young. *Wilson Bull*, 1977, **89**:625 ~ 627.
- [26] Howe H F. Evolution aspects of parental care in the Common Grackle, *Quiscalus quiscula*. *Evolution*, 1979, **33**:41 ~ 51.
- [27] Pinkowski B C. Feeding of nestling and fledgling Eastern Blue birds. *Wilson Bull*, 1978, **90**:84 ~ 88.
- [28] Elizabeth A K, Robert D M. Food allocation in crimson rosella broods: parents differ in their responses to chick hunger. *Anim Behav*, 2000, **59**:739 ~ 751.
- [29] Murphy M T. Clutch size in the eastern kingbird: factors affecting nestling survival. *Auk*, 1983, **100**:326 ~ 334.