

笼养条件下冠斑犀鸟合作繁殖行为

阙腾程^① 胡艳玲^② 潘志文^① 张才昌^① 陈月妃^①

(^①广西南宁市动物园 南宁 530003; ^②上海交通大学农业与生物学院 上海 200030)

摘要:在2003~2005年,每年的2~10月,通过对南宁动物园犀鸟园一窝处于繁殖中的冠斑犀鸟(*Anthracoceros albirostris*)生殖合作的观察。结果发现,冠斑犀鸟的生殖合作行为属于“集中帮手”类型。帮手鸟的介入方式是通过食物传递为纽带,从接触雄亲鸟为起点,帮助雄亲鸟运送食物、哺育和护巢。它们之间无亲缘关系,合作是一种互惠合作式的利它行为。帮手的存在主要是性比率失调。

关键词:冠斑犀鸟;生殖合作;帮手;利它行为

中图分类号:Q958 文献标识码:A 文章编号:0250-3263(2006)05-13-05

Cooperation Breeding Behavior of Malabar Pied Hornbill in Captive Breeding Cage

QUE Teng-Cheng^① HU Yan-Ling^② PAN Zhi-Wen^① ZHANG Cai-Chang^① CHEN Ye-Fei^①

(^① Nanning Zoo of Guangxi, Nanning 530003;

^② Department of Agriculture and Biology, Shanghai Jiaotong University, Shanghai 200030, China)

Abstract: From 2003 to 2005, observation on cooperation breeding behavior of a nest Malabar Pied Hornbill (*Anthracoceros albirostris*) was carried out from Feb. to Oct. each year in the hornbill garden of Nanning Zoo. The Malabar Pied Hornbill's cooperation breeding belonged to helping in nest style. The helper bird approached the male by transmitting food. There isn't obvious blood relationship between the helper and breeder. Their mutual cooperation benefited each other. The helper provided help in passing food to the female and nestling, and also in nest guarding. The main reason for the existence of helper was the shortage of females.

Key words: Malabar Pied Hornbill; Breeding cooperation; Helper; Altruistic behavior

生殖合作(breeding cooperation)行为是一种特殊的利它行为(altruistic behavior),是指多于两个成年个体参与抚育工作的过程或指那些靠牺牲自身生殖而增加其他个体生殖成功率的行为^[1]。在动物界中生殖合作行为并不少见,鸟类中至少有300种以上存在此种行为^[2],但犀鸟中并未见此类报道。冠斑犀鸟(*Anthracoceros albirostris*)的繁殖从雌性入巢到雏鸟出巢一直把自己封闭在巢洞内,保护和哺育均由雄鸟担负^[3]。如此的哺育关系增加了雄性的负担,为其他鸟类参与生殖合作提供了机会。本文通过对南宁市动物园犀鸟园的一窝处于繁殖中的冠斑犀鸟的观察,追踪了一只处于帮手(helper)地

位的雌性冠斑犀鸟对生殖鸟的帮助,对帮手鸟的生殖合作行为以及与生殖鸟的关系作了记录,并对观察结果及形成原因进行了分析。

1 观察地点、对象及方法

1.1 观察地点 实验是在南宁市动物园犀鸟园内进行。犀鸟园于1998年底建成并于同年

基金项目 广西南宁市科学研究与技术开发基金资助项目(No. 20040243C);

第一作者介绍 阙腾程,男,兽医师,研究方向:鸟类饲养与行为研究;E-mail: qtch0714@163.com

收稿日期 2006-03-05,修回日期 2006-07-09

开放,占地面积为 7 000 m²,笼高为 25 m 的梯形人工大型鸟园。园里植被茂盛,有多种乔、灌木。乔木以大叶榕 (*Ficus altissima*)、小叶榕 (*F. microcarpa*)、水蒲桃 (*Syzygium jambos*)、樟树 (*Cinnamomum camphora*)、人面子 (*Dracontomelon duperreanum*) 为主。灌木以红绒球 (*Callianda haematocephala*)、九里香 (*Murraya paniculata*)、鱼尾葵 (*Caryota ochlandra*) 等其他热带植物为主。园内建有人工溪流、池塘、假山、小土坡、竹林等。犀鸟园为开放型鸟园,游客可直接进入园内游览,主要饲养有双角犀鸟 (*Buceros bicornis*) 39 只 (14 ♂, 25 ♀)、花冠皱盔犀鸟 (*Aceros undulatus*) 21 只 (4 ♂, 17 ♀)、冠斑犀鸟 (2 ♂, 9 ♀) 等多种鸟类。

巢区位于笼的中西部,在梯形笼的顶端,高约 24 m,固定在巢柱上,为圆柱形,体积为 $0.6 \times 0.15^2 \pi \text{m}^3$,巢下 10 m 处周围是树木,犀鸟有足够的飞行空间。

1.2 观察对象 实验对象为南宁市动物园犀鸟园内 2003 ~ 2005 年间进行繁殖的 1 对冠斑犀鸟和 1 只雌性帮手鸟,生殖鸟的雄性命名为 AM1,雌鸟命名为 AF1,帮手鸟命名为 HF2。AM1 和 AF1 从广西西大明山引进, HF2 为边境救护,来自于越南,因此确认它们的亲缘关系较远。行为的记录对象是巢区的 3 只鸟间的相互合作、竞争和排斥行为。

1.3 观察方法及行为记录 采用目标取样法 (focal sampling) 进行观察,即在繁殖期 (2 ~ 10 月) 每周利用一天的时间 (早上 6:30 至下午 18:00 时) 跟踪观察 3 只犀鸟在巢区范围内所表现出的合作、竞争和排斥等行为,脱离巢区的行为不作观察记录。记录帮手鸟与生殖合作有关的几组行为:运送食物、喂食、守巢、交流、护巢、报警、逃逸行为。

1.4 行为记录及行为定义

运送食物 (food carry):帮手鸟在觅取食物后 (包括人工投喂和自然觅食),运送到巢洞口的过程。由于巢箱位置较高,爬升角度大,往往不能一次飞到目的地,一般要经过 2 ~ 3 个阶梯才能到达洞口。

喂食 (nurture):帮手鸟与雌亲鸟以巢洞口的缝隙为界面,帮手鸟把食物从食道中反吐出来,传递给生殖雌鸟的过程。一次反吐往往只吐出一个食物团。

守巢 (nest defend):帮手鸟长时间站在或卧在洞口站板上,守候在巢箱的洞口旁。

交流 (exchange):犀鸟间的相互鸣叫或回应以及相互间的身体接触。

护巢 (nest protect):帮手鸟在巢区附近驱赶或攻击其他冠斑犀鸟或小体型鸟类的行为。

报警 (alarm):当有双角犀鸟靠近巢时,帮手鸟尖声鸣叫,向雄鸟和巢中的雌鸟发出警报。

逃逸 (escape):当双角犀鸟进入巢区或飞向洞口时,由于实力对比过于悬殊,权衡利弊,选择逃跑的行为。

2 结果

2.1 帮手鸟的介入方式 HF2 从 2004 年起介入 AM1 与 AF1 的生殖活动。HF2 的介入时间选择在 AF1 封巢期间,常常是喂料期间接近 AM1,采食后递送食物给 AM1,最初 AM1 对 HF2 进行驱赶,但久而久之 AM1 就适应了 HF2 的方式,开始接受 HF2 传递的食物,直到此时 HF2 可以接近 AM1 并共同采食和运送食物, HF2 即转变成为一只生殖帮手鸟。在封巢期间, AF1 是行为的被动接受者,尽管它发现 HF2 介入了它们的家庭,但由于受巢箱的限制, AF1 的过激行为是在出巢后才表现,主要是驱赶和追咬,但在繁育后代的压力下, AF1 最终也接受了 HF2,这个过程整整持续了一年的时间。

2.2 帮手鸟的行为时间分配 行为的日时间分配上 (按白昼时间计),守巢行为占生殖合作行为的最大比例为 36%,行为出现时间主要集中在早上和 11:30 ~ 16:00 时,逃逸行为最小仅占 0.3%,往往出现在早上 8:00 时之前。HF2 的报警行为远大于逃逸行为,报警行为也可以看作是守巢行为的一个范畴,对雏鸟和亲鸟的安全十分重要。逃逸行为的出现是危险性最高的表现,一是为了自身安全,另外也是降低危险的最后一个对策——诱走敌人。运送食物及喂

食行为共占时间的 8% ,合计约 1 h ,运送食物是一个极其耗能为的行为 ,巢箱离地高约 24 m ,爬升角度大 ,不管是 HF2 还是 AM1 都难以一次性飞到巢箱 ,必须飞到一个制高点稍作休息之后才进行爬升。AM1 之所以接受 HF2 的帮助可能与这有关 ,HF2 运送食物集中在人工投喂的 3 个时间段 ,早上参与程度较低。HF2 在生殖合作上的投入是非常之大的 ,生殖合作的行为时间占了 HF2 日时间分配的一半以上 ,达 52.3% ,尚未包括觅食行为在内(图 1)。

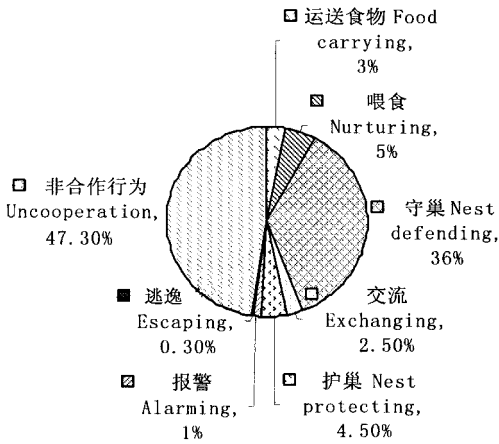


图 1 帮手鸟的生殖合作行为的时间比例分布图

Fig. 1 Time budget of helper in collaborating breeding

2.3 雄鸟从帮手鸟获得的收益 帮手鸟对雄亲鸟的贡献是明显的(表 1)。行为上,由于 HF2 协助哺育,在觅食和食物运送上明显减轻了 AM1 的负担,表现在运送次数减少,贡献率达 21.61% ,运送的食物总量减轻, HF2 贡献率为 32.81% ,尽管 AM1 仍然担负着主要的喂食任务,但可以腾出充足的时间进行觅食。除可

表 1 帮手鸟与雄亲鸟协作哺育

Table 1 The times of passing food by breeding male (AM1) in each year without and with helper

年份 Year	无合作年份 AM1 运食次数		有生殖合作年份运食次数			
	Times of passing food by AM1 in year without helper		Times of passing food by AM1 in each year with helper			
	产卵孵化期	育雏期	产卵孵化期		育雏期	
	Egg laying and hatching period	Nestlings raising period	Egg laying and hatching period		Nestling raising period	
		AM1	HF2	AM1	HF2	
2003	336 ± 25.51	533 ± 31.67				
2004			258 ± 22.30	129 ± 13.43	470 ± 15.80	225 ± 13.42
2005			276 ± 27.63	138 ± 16.45	505 ± 20.23	245 ± 17.90

减轻哺育压力外, AM1 还取得了与 HF2 的伴侣权,无可非议很可能也取得了交配权。HF2 的守巢不但对同类的侵巢起到了阻止作用,而且分散了双角犀鸟对 AM1 的安全威胁,但雄鸟与帮手鸟的频繁光顾巢区也可能引起双角犀鸟的注意,增加了巢区的危险性(对于双角犀鸟的进攻雄鸟是无力对付的),帮手鸟的加入分散了亲鸟的危险度。

2.4 雌亲鸟与帮手鸟间的利益冲突 亲鸟与帮手鸟间的利益冲突主要体现在雌亲鸟与帮手鸟之间,可以说是性的利益冲突。AM1 对 HF2 持的是一种默认的态度, AF1 对 HF2 的方式与 AM1 截然不同, AF1 对 HF2 的接受经历了一个很长的时间。起初 HF2 经常受到驱赶或攻击,但 HF2 始终追随在生殖鸟的周围。2004 年的观察发现,整个繁殖季节 AF1 对 HF2 都是一种不接受的状态,但在封巢期间默认 HF2 的喂食,当 AF1 破巢后却又拒绝 HF2 对幼鸟的喂食,并严格限制 HF2 靠近幼鸟。HF2 总是衔着食物徘徊在巢的周围,每当有机会就飞向巢哺育幼鸟,这种过激行为往往招致 AF1 的驱赶和攻击(aggressive)。经过一年的磨合, 2005 年繁殖期间 AF1 基本接受了 HF2 的生殖合作,驱赶和攻击行为在整个季节几乎没有发生,繁殖期过后 AF1 也常常与 HF2 相处在一起,说明 AF1 已确定 HF2 的帮手地位。换句话说 AF1 从 HF2 中获得的收益已大于 HF2 从其地位中所取得的收益,亲鸟所获得的收益主要体现在帮手鸟对育雏的贡献,还表现在对亲鸟本身的安全等方面,但雌亲鸟可能失去了配偶的专属权。

2.5 帮手鸟在生殖合作中的利益收支冲突

近年来南宁市动物园冠斑犀鸟种群数量在快速递减(图2),5年内种群数量从17只减至11只,损失超过50%,年递减率为11.45%,主要受两个因素制约。一是受制于种间因素,犀鸟园是一个人工种群,种群的组成并非自然选择的结果,园内存在一种捕食机制。观察中,当双角犀鸟饥饿时,就四处寻找食物并向其他鸟类或啮齿类发起攻击,捕食到的往往是一些小鸟或老鼠。冠斑犀鸟被捕食的几率很低,但危险性随时存在,每年都有被捕食的例子发生,结群可以更有效地防御捕食者。再者,冠斑犀鸟种内雌性竞争十分激烈,每年的繁殖季节都有冠斑犀鸟因为争夺配偶或相互之间的排斥而被叮死,仅2004、2005年间就有3例,占雌性总数的23.08%。HF2参与生殖合作可从图1得到反映,争得雄亲鸟的保护对每个非生殖雌鸟的自身安全尤为重要。帮手鸟要取得亲鸟的信任同样要付相当大代价,首先要担当繁重的哺育任务,要担负守巢和护巢的风险,还要时刻注意亲鸟的亲善行为,否则将招致驱逐或攻击。但收益远远大于生命的泯灭,从另一个角度讲争夺帮手地位就是争夺生存权。

方式分析,其生殖合作类型应属于巢中帮手类型。所谓的巢中帮手即帮手属于成年个体但本身不进行生殖,而为一个正在进行生殖的双亲家庭出力的行为^[2]。在巢中帮手类型的研究中,比较有代表意义的2个例子是檫鸟(*Aphelocoma coerulescens*)和白额蜂虎(*Merops bulcockoides*),Woolfenden和Jerram Brown^[4,5]分别对它们作了详细报道,奠定了鸟类巢中帮手类型的生殖合作的研究基础。冠斑犀鸟生殖合作行为虽然属于巢中帮手类型,但它并不总是表现在对育雏的数量和成功率上,而是表现在减轻雄亲鸟的哺育负担和担负一定的护巢任务,其行为和动机的特异性始终也是围绕争取繁殖的成功而博得亲鸟的赏识。

生殖合作的原因是有多方面的,总的原因是涉及到双方的利益,只有双方的利益都达到了最大化才会产生共鸣。关于生殖合作存在的原因,Krebs和Davies^[6]提出了生态压力学说,影响这种选择至少有4个生态因素(1)离群的风险(2)建立一个适宜领域的可能性(3)获得配偶的几率(4)一旦独立生活后能否成功地进行繁殖^[6]。在冠斑犀鸟的生殖合作行为机制中,占主要选择因素的可能是获得配偶几率受限制所致。犀鸟园内雌雄比例是9:2,由于冠斑犀鸟是单配制的鸟类,意味着有7只雌性个体在一生中没有生殖权的可能,在这种条件下,种内雌性个体在争夺生殖权权利的竞争是尤为激烈的,之前每年繁殖期都出现因相互争夺雄性出现死亡的例子,直到2只雄性的配偶都已确定下来,竞争才有所缓和。因此,在稳定期争取成为生殖合作者是雌性间的最优选择。一旦成为生殖帮手,就将有机会接触雄鸟,同期将带来生存权的扩大化或获得交配权,帮手鸟所获得的是一种无生殖的交配,因为帮手鸟即使营巢也得不到雄鸟的食物保障,仅是一种欲望上的满足,但无论如何帮手鸟地位的确立近期或远期利益都趋向于最大化。

冠斑犀鸟繁殖的特点是雌亲鸟从入巢起到产卵、孵化、育雏一直把自己封闭在巢洞内,在繁殖的护理上是非常到位的,凭借其大嘴及高

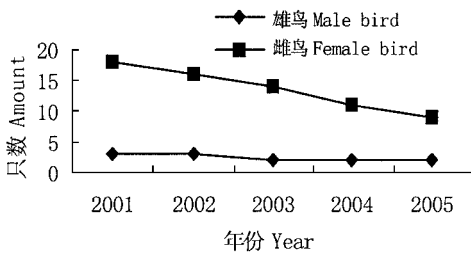


图2 近年冠斑犀鸟种群数量变化

Fig. 2 Numbers of male and females of Malabar Pied Hornbill of each year

3 讨论

自然界中生殖合作行为是一种普遍存在的现象,在很多食肉动物、啮齿动物和大约300种鸟类中都存在此种行为,生殖合作主要有两种类型,即穴(巢)中帮手和集体生殖^[2]。从冠斑犀鸟的繁殖特征及帮手的行为发生机制和介入

大的树木对天敌有一定的抵御作用,但在强敌的面前往往又非常易受伤害。笼养条件下冠斑犀鸟受侵袭的危险因素依然存在,双角犀鸟是它们繁殖及自身生命安全的巨大威胁。帮手鸟的加入为雌犀鸟提供了食物、护巢及报警等帮助,生态利益已远远大于交配权,最终导致 AF1 放弃配偶的专有权,允许 HF2 参与繁殖合作,可以认为亲鸟与帮手鸟的关系是一种互惠合作式的利它行为。Davies 和 Houston^[7]就曾经研究过 2 个杂色鹑鵒 (*Motacilla alba*) 为共同占有和保卫一个取食领域的合作行为。雄亲鸟是生殖的保护者又是哺育者,繁殖的投资十分巨大,帮手鸟的加入大大减轻了自己的哺育和被捕食压力,同时增加了自身基因表达的几率,符合基因层次的广义适合度。尚玉昌^[2]曾论述过印记或跟随反应学习识别机制,认为动物间即使存在亲缘关系,在时间和地域的隔离下也无法识别。据记录,笼内一只同 AM1 同批引入的雌鸟(个体可以识别,两者都是来自于广西西大明山,体型远大于越南救护的个体),尽管未配对也并没

有参与 AM1 的生殖合作, HF2 与 AM1 和 AF1 没有亲缘关系却积极哺育,可以认为冠斑犀鸟的生殖合作机制应属于一种非亲缘的合作机制。

参 考 文 献

- [1] 孙儒泳编著. 动物生态学原理. 北京: 北京师范大学出版社, 2001, 288 ~ 303.
- [2] 尚玉昌编著. 行为生态学. 北京: 北京师范大学出版社, 1998, 111 ~ 139.
- [3] 阙腾程, 胡艳玲. 笼养雄性冠斑犀鸟繁殖期取食与哺育活动研究. 广西科学院学报, 2005, 21(1): 23 ~ 26.
- [4] Woolfenden G E, Fitzpatrick J W. The Florida Scrub Jay. Princeton: Princeton University Press, NJ, 1984.
- [5] Jarman P J. The social organization of habitat relationships among breeding birds. *Wilson Bull*, 1974, 83: 215 ~ 267.
- [6] Krebs J R. Colonial nesting and social feeding as strategies for exploiting food resources in the Great Blue Heron (*Ardea herodias*). *Behaviour*, 1974, 51: 99 ~ 134.
- [7] Davies N B, Houston A I. Owners and satellites: the economics of territory defence in the pied wagtail (*Motacilla alba*). *J Anim Ecol*, 1981, 50: 157 ~ 180.