

鸟类的贮食行为及研究*

鲁长虎 吴建平

(东北林业大学野生动物资源学院 哈尔滨 150040)

摘要 本文从6个方面综述了对鸟类贮食行为的研究概况。1. 鸟类贮食行为的概念。2. 鸟类贮食类型。3. 主要贮食鸟类类群。4. 贮食鸟类的重取机制。5. 鸟类贮食行为的进化。6. 鸟类贮食行为的研究展望。

关键词 鸟类 贮食行为

鸟类的觅食策略(foraging strategy)是鸟类行为生态学研究的重要内容,涉及鸟类的觅食方式、觅食时间、觅食地及食物选择等。鸟类的贮食行为(food hoarding behavior)是一种特殊的觅食策略。这种行为因其复杂性吸引了众多研究者。我国在这方面的研究很少,现将国外的研究综述如下。

1 鸟类贮食行为的概念

鸟类将食物贮藏起来,以后又重新取食即贮食行为^[1]。此定义包括两层含义:贮藏和重取。贮藏(storing/caching)是将食物保存起来以免同种或异种个体采食。重取(reforaging)即重新取食所贮物。在贮藏和重取之间有一段

受限(食物缺乏、恶劣天气不利觅食、觅食危险大等),贮食鸟类就可利用贮食物,而非贮食鸟类就可能被迫迁移,迁徙或丧失体重。

贮藏一般包括4个过程,准备(preparation):鸟类在获取食物后对食物进行特殊处理。如星鸦在获取球果后用长喙啄出松籽,吞入专门暂存食物的舌下囊中。搬运(transport):将食物从食源处运到贮藏处。如星鸦携带松籽飞到林外远处。放置(placement):选择好贮点(cache),存放食物,贮点少可能仅一个,多甚至上千个。如星鸦从舌下囊中吐出松籽,用喙插入土层中,每点一至数粒。隐盖(concealment):在存放好食物以后,贮食者通常作一些掩盖以免被其它个体采食。如星鸦把泥土

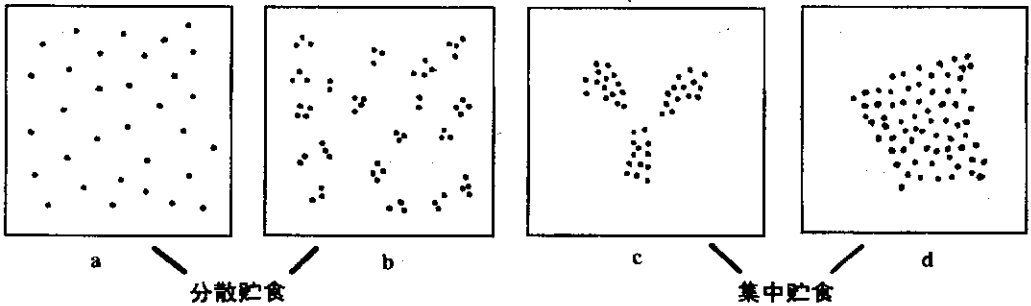


图1 鸟类的贮食类型

时间间隔,这个延迟取食的时间有长有短,短则几小时,长可达数月。很显然贮食行为是较高级的觅食策略,它意味着鸟类具有在时间、空间上控制食物可获性的能力。如果环境中的食物

* 国家自然科学基金资助项目,批准号 39370137;
第一作者介绍:鲁长虎,男,31岁,讲师,博士;
收稿日期:1996-04-15,修回日期:1996-10-14

和草盖在松籽上再压上一小石块。重取一般包括重新发现(recovery)和采食(feeding)两过程。如星鸦飞回贮食地,用喙挖出松籽然后吃掉。上述6个过程不是每种鸟的贮食行为都完全包括的,可能缺乏某一过程。一般认为搬运过程是贮食行为中最显著和最重要的部分^[2]。

在贮藏和重取的间隔中,许多鸟类具有保护贮点行为(cache-protecting behavior)。这与鸟类的贮食类型有关。

2 鸟类的贮食类型

根据鸟类的贮点分布情况可分为两类:分散贮食(scatter hoarding)和集中贮食(larder hoarding)^[3](见图1)。分散贮食的贮点多且分布在大面积范围内,其贮藏有两种典型方式:一种是每一贮点贮藏一个食物体(Sa)。如沼泽山雀(*Parus palustris*)将获得的每个食物(如种子)分别藏在树皮缝、苔藓下^[4]。另一种是每一贮点贮藏几个食物体(Sb)。如加州星鸦(*Nucifraga columbiana*)把获得的坚果、种子在每个贮点埋藏1-14粒^[5]。集中贮食的贮点

少,分布在较小范围内,其贮藏也有两种典型方式:一种是有几个贮点(Lc)。如花头鸫鹀(*Glaucidium passerinum*)将啮齿类贮藏在几个地方^[6]。另一种是仅一个贮点(Ld)。如仓鸺(*Tyto alba*)将食物贮藏在巢洞内^[7]。

两种类型除了贮点分布不同外,贮藏方式也有区别:分散贮食一般每一贮点只贮藏一次,集中贮食则往返于一个贮点多次贮藏。尽管这样,二者有时也还不能截然区分。例如橡实啄木鸟(*Melanerpes formicivorus*)将橡子置于桔树干上自啄洞中,一洞一粒,可属Sa型,但由于洞数极多且紧密相连,算做Ld型也可^[8]。

分散贮藏者由于贮点多而分散,一般无保护贮点行为,但每一贮点隐盖较好。集中贮藏者保护行为明显,贮点隐蔽性较差。

3 贮食鸟类类群

贮食鸟类主要集中于9个科内(见表1),多是猛禽和一些杂食性鸟类,其中以鸦类和山雀类研究得最多。

表1 具有贮食行为的鸟类类群

贮食鸟类	贮点分布 ^a	食物类型 ^b	贮点位置 ^c	贮藏时间 ^d
鹰科	S	MM, SM, Bi	F, T	S
隼科	S, L	SM, Bi, Re, A	F, T	S
草鹞科	L	SM	N	S, L
鸱鸺科	L, S	SM, Bi, I	N, C, F, T	S, L
啄木鸟科	L, S	Nu, I	T, C	L
鸦科	S	Nu, I, Ca	SF, L	L
山雀科	S	S, Nu, I	F, T, S, L	S, L
鹀科	S	S, I	T, S	S, L
伯劳科	S, L	SM, Bi, Re, I	Sp, T	S, L

a. S 分散型; L 集中型。

b. A 两栖类; Bi 鸟类; Ca 腐尸; I 无脊椎动物; MM 中型兽类; Nu 坚果; Re 爬行类; S 种子; SM 小型兽类。

c. C 巢洞; F 树叶间; L 杂物堆; N 巢; S 上层; Sp 树刺; T 树枝。

d. S 10天以下; L 10天以上。

4 贮食鸟类的重取机制

贮食鸟类尤其是分散贮食者如何重新发现

众多的贮点是贮食行为研究的核心问题。目前主要有5种假说^[9]:(1)贮点贮物散发出化学物质为线索,比如嗅觉线索。(2)贮点周围景观为

线索。(3)鸟类随机寻找。(4)鸟类在其偏爱的一定区域内随机寻找。(5)空间记忆为线索,记住贮点位置。其中(1)和(3)假说可能性不大。这方面研究主要在实验条件下针对沼泽山雀和星鸦进行的。

沼泽山雀的贮食行为属 Sa 型,在实验室里每次叼起一粒葵花籽或花生飞到某处贮藏,可在几小时或几天之后重取。Sherry 等^[10]在实验室内为沼泽山雀提供了可以贮藏葵花籽的边长 1m 的苔藓盘,实验结果证明,相隔 24h 后仍能显示出它们记住哪儿藏有葵花籽。Shetteworth^[11]在实验室里立了许多树枝,树枝上钻了一些一粒大麻籽大小的洞,总数达 100 个。结果表明山雀贮藏 12 粒并于 2.5h 后重取的话,每只鸟找到一粒只发生两次错误,如果随机寻找要约 8 个洞才能发现一粒。进一步实验设计证明:沼泽山雀能记住哪儿藏有食物,并记住它已经搜索过的地点而不会重复搜索。

星鸦的贮食行为属于 Sb 型。Tomback^[12]在野外的观察表明星鸦不是采用反复试验的方法来找它的贮点的,其探寻成功率达 2/3。Vander Wall^[9]在室外养鸟场让 2 只星鸦埋藏种子于沙地里,然后让 4 只星鸦去寻找。实验证明贮藏的 2 只成功率达 70%,非贮藏者仅为 10%。进一步研究表明,星鸦贮点的设立是参照两端物体的。让 1 只星鸦在鸟舍中的一个椭圆形沙地上埋藏种子,在椭圆两端各放上 4 块石头。然后将椭圆向右侧加长 20cm,右端的石头也相应移动。两天后让星鸦重取,星鸦成功地挖出了左边的种子,但在右边产生了 20cm 的差错。显然,星鸦是依靠对于近旁的石头的位置而记忆的。

5 贮食行为的进化

贮食鸟类的贮食行为为何得以进化?为什么其它鸟类没有贮食行为?这是贮食行为研究的另一重要内容。一般认为食物和营养缺乏是贮食行为进化的原因,贮食行为的进化必须满足一个前提:贮食者的适合度(fitness)应大于不贮食者,即贮食行为的出现增大了个体成活、配

对和繁育后代的可能性。Andersson 等^[13]提出了一个满足该前提的模型:

$$P > \frac{C}{G} + PrM$$

式中: P 贮食者的重取率;

C 每贮一物的适合度损失;

G 每吃一物的适合度获得;

Pr 食物缺乏时,非贮者发现食物的可能性;

M 在贮藏和食物缺乏季节间,未被贮藏的食物增值性。如 $M < 1$,可能是未被贮藏的种子腐烂。

不同的贮食类群贮食进化的动力可能不同,一般有 2 种假说。(1)取食地假说(feeding site hypothesis):鸟类在取食后将未吃掉的食物就地贮藏,久之成为贮食行为。鸫类将食物楔进树皮缝中取食,其贮点多位于树皮缝内。鸦类多在地面觅食,贮点多位于地面。啄木鸟类贮点位于树干上,伯劳类贮点位于树刺上,山雀类贮点位于树叶间等适用于此假说。(2)食物运送假说(food delivery hypothesis):鸟类将食物运回巢内给配偶或幼鸟吃,多余的食物积累形成贮备。猛禽类贮点多位于巢附近或巢内,可用此假说解释^[14]。

6 贮食行为研究展望

贮食行为的研究目前主要是从行为生态学角度进行的,重视行为与环境间的关系。对鸟类空间记忆能力的研究已促使人们逐渐转向贮食行为的生理基础研究(行为生理学),尤其是神经和激素机理研究。行为生态学和行为生理学的结合是贮食行为新的研究趋向。很多学者认为对贮食鸟类重取行为中的空间记忆能力的研究与鸟类迁徙研究有着某些共同点,因此贮食行为研究很有前途。

贮食植物种子的鸟类贮食行为研究对了解动植物间相互关系极为重要,尤其是贮食行为对植物的扩散作用日益受到重视。有些植物的天然更新甚至只能依赖鸟类(兽类)的贮食才能完成,如我国东北著名的红松。因此,鸟类贮食

行为的研究不仅具有重要的理论意义,也具有相当的实践意义。

参 考 文 献

- 1 Andersson, M. Food storing. In: *A dictionary of birds*. Edited by B. Campvell and E. Lack. Eermillton, S. Dak. ; Buteo Books. 1985. 235 - 237.
- 2 Smith, C. C. and O. J. Reichman. The evolution of food caching by birds and mammals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1984, 15: 329 - 351.
- 3 Vander Wall, S. B. *Food hoarding in mammals*. Chicago: The University of Chicago Press. 1990. 1 - 445.
- 4 Cowie, R. J., J. R. Krebs and D. F. Sherry. Food storing in marsh tits. *Anim. Behav.*, 1981, 29: 1252 - 1259.
- 5 Vander Wall, S. B. and R. P. Balda. Ecology and evolution of food-storage behavior in conifer-seed-caching corvids. *Z. Tierpsychol.*, 1981, 56: 217 - 242.
- 6 Solheim, R. Caching behavior, prey choice and surplus killing by pygmy owls during winter, a functional response of a generalist predator. *Ann. Zool. Fenn.*, 1984, 21: 301 - 308.
- 7 Kaufman, D. W. Captive barn owls stockpile prey. *Bird-banding*, 1973, 44: 225.
- 8 Koenig, W. D. Acorn storage by acorn woodpeckers in an oak woodland: An energetic analysis. In *Proceedings of the Symposium on the Ecology, Management, and Utilization of California Oaks*. Edited by T. R. Plumb. Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station, 1980, 44.
- 9 Vander Wall, S. B. An experimental analysis of cache recovery in Clark's nutcracker. *Anim. Behav.*, 1982, 30: 84 - 94.
- 10 Sherry, D. F., J. R. Krebs and R. J. Cowie. Memory for the location of stored food in marsh tits. *Anim. Behav.*, 1981, 29: 1260 - 1266.
- 11 Shettleworth, S. J. Memory in food-hoarding birds. *Sci. Am.*, 1983, 248: 102 - 110.
- 12 Tomback, D. W. How nutcrackers find their seed stores. *Condor*, 1980, 82: 10 - 19.
- 13 Andersson, M. and J. Krebs. On the evolution of hoarding behavior. *Anim. Behav.*, 1978, 26: 7079 - 7081.
- 14 Ritchie, R. J. Food caching behavior of nestling wild hawk-owls. *Raptor Rev.*, 1980, 14: 59 - 60.