

消费者亚系统

三种雀形目鸟类伴巢行为的时间分配*

张晓爱

邓合黎

(中国科学院西北高原生物研究所)

(四川重庆自然博物馆)

摘 要

本文比较分析了高寒草甸地面筑巢的角百灵, 灌丛筑巢的黄嘴朱顶雀及洞穴筑巢的褐背拟地鸦伴巢行为的时间分配。地鸦雌雄共同筑巢, 其余两种主要由雌性承担。三种鸟都由雌性抱卵。在孵卵期间时间投资最大, 占总投资的50%以上。但因受巢型的影响, 时间分配模式各不相同。角百灵因无“情饲”行为, 雌性每次坐巢时间短, 出入频次高, 倾向于间断性孵化。其余两种有“情饲”行为, 坐巢时间长, 出入频次少, 倾向于连续性孵化。三种鸟都是双亲育雏。角百灵雌性传递食物频次高于雄性, 其余两种无显著性别差异。

关键词: 雀形目鸟类; 伴巢行为; 时间分配

晚成鸟的个体发育是在一个由亲鸟、雏鸟及巢组成的一种特殊环境中完成的。而稳定的热环境是它们完成生长发育的必要条件。因此亲鸟的伴巢行为及时间花费在保证繁殖成功中起重要作用。伴巢 (attending nest) 行为是指亲鸟在繁殖期的筑巢、防御、坐巢、传递食物等行为, 时间分配是研究这种行为的主要手段。Ellis (1982) 和 Schnace (1991) 分别报道了洞穴和地面营巢鸟类的伴巢行为和时间预算, 但缺少进一步的比较分析。本文报道的角百灵 (*Eremophila alpestris*), 褐背拟地鸦 (*Pseudopodoces humilis*) 及黄嘴朱顶雀 (*Acanthis flavirostris*) 分别代表高寒草甸的地面开放、洞穴封闭及灌丛营巢鸟类。比较研究它们伴巢行为的时间分配模式, 为进一步探讨其繁殖对策的进化及估测种群和群落能流提供依据。

* 国家自然科学基金, 中国科学院海北定位站基金资助项目。

研 究 方 法

本研究于1988—1991年5—8月的繁殖季节在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站进行。从鸟类出现配对或占领巢域行为开始跟踪观察。发现开始筑巢后，编号、标志，进行定位观察。用秒表记录每项活动的持续时间，输入录音机中。观察地点以不影响鸟的正常活动为宜。一般距巢穴10—20米远。时间记录分为连续观察（从清晨07：00开始；黄昏21：00结束）和阶段观察（从07：00—12：00；下一天从12：00—21：00交替进行）两种方式。角百灵间隔2天，朱顶雀间隔3天，地鸦间隔5天进行一次全天观察。分别记录两性成体在筑巢、产卵、孵化及育雏阶段往返巢的频次（次/小时）和坐巢时间（分/小时）。孵化期的坐巢时间只计白天时间。对两性同型种，捕捉其一作标记以示雌雄。为了便于比较，将每个繁殖阶段的平均坐巢时间占该阶段的可利用时间的百分比（平均坐巢时间/可利用时间×100%）作为伴巢指数。其中可利用时间指该繁殖阶段的日照时数，即鸟类可发现食物的白昼时间（表1）。文中所提累计时间是指平均坐巢时间（小时/天）乘上该种行为延续天数（表1）。表3中的比例是由雌、雄各占总累计时间的百分比。观察样本为角百灵5对，朱顶雀4对，地鸦5对。

表1 研究区的日照时数及3种鸟的繁殖日期

Table 1 The sunshine time (hours) at study area and breeding date of 3 species birds

日期 Date	日照时数 Sunshine hours	角百灵 <i>Eremophila alpestris</i>	褐背拟地鸦 <i>Pseudopodoces humilis</i>	黄嘴朱顶雀 <i>Acanthis flavirostris</i>
4月下旬 Last ten days of April	11.9		N(5)**	
5月上旬 First ten days of May	12.3		N(10)	
5月中旬 Middle ten days of May	12.6	N(3) E(3)	N(5) E(5)	
5月下旬 Last ten days of May	12.9	I(11)	E(1) I(10)	
6月上旬 First ten days of June	13.3	P(10)	I(4) P(6)	
6月中旬 Middle ten days of June	13.6	P(2)	P(10)	
6月下旬 Last ten days of June	14.0		P(9)	

续表1 cont. table 1

日期 Date	日照时数 Sunshine hours	角百灵 <i>Eremophila alpestris</i>	褐背拟地鸦 <i>Pseudopodoces humilis</i>	黄嘴朱顶雀 <i>Acanthis flavirostris</i>
7月中旬 Middle ten days of July	13.6			N(7)
7月下旬 Last ten days of July	13.3			E(5) I(6)
8月上旬 First ten days of August	12.9			I(5) P(6)
8月中旬 Middle ten days of August	12.6			P(8)

N. 筑巢 (Nesting); E. 产卵 (Egg-Laying); I. 孵化 (Incubating); P. 育雏 (Feeding nestlings); * * (5). 天数 (Days); 7月上旬日照时数与6月下旬相同 (Sunshine time in first ten days of July is the same with last ten days of June)

结 果

1. 筑巢期

三种鸟筑巢期间的频次和坐巢时间列于表2。角百灵和朱顶雀的雄性虽基本不参与筑巢，但前者偶尔有防卫或驱逐它鸟行为。而后者陪伴雌鸟飞行。两者雌、雄伴巢频次差异非常显著（相关系数分别为： $r=0.9541$, $p<0.01$ ； $r=0.8466$, $p<0.01$ ）。随时间推移，筑巢频次下降，每次持续时间上升（图1, 2）。地鸦利用废弃鼠洞筑巢，深达1—2米。为了拓展巢床，将筑巢活动的一半时间用于掘土。以植物茎叶和鼠毛为巢材，平均重达250克左右。要运输这么多的巢材，需要花费许多时间，因而两性共同承担筑巢任务。两性累计投资约50小时，雌、雄之间没有明显差异。角百灵平均巢材重15克，累计花费4.66小时，朱顶雀平均巢重30克左右，耗时12.87小时（表2）。

2. 产卵期

常见角百灵窝卵数为2.36（2—3）枚，朱顶雀4.50（4—5）枚，地鸦5.86（5—7）枚（张晓爱等，1991）。均为日产1卵，异步孵化。角百灵和地鸦在最后1枚卵产出之前开始抱卵（弱异步孵化）。朱顶雀在第1枚卵产出即开始抱卵（强异步孵化），其产卵期间的坐巢时间远比前两种多（图1, 2）。

3. 孵化期

三种鸟都是雌性承担抱卵任务。角百灵雄性有护域行为，其余两种有情饲 (courtship-feeding) 行为。前者伴巢频次高（3.70次/小时），坐巢时间短（9.25分/次）。其余两种频次低，坐巢时间长。地鸦1.75次/小时，坐巢21.35分/次；朱顶雀1.10次/小时，坐巢49.56

表 2 3种鸟的日均伴巢次数(次/时), 坐巢时间(时/天)及伴巢指数
 Table 2 Frequencies (times/hours), mean duration (h/d) and index of attending nest in daytime for 3 species of birds

繁殖阶段 Breeding stages	性别 Sex	角百灵 <i>Eremophila alpestris</i>			褐背拟地鸦 <i>Pseudopodoces humilis</i>			黄嘴朱顶雀 <i>Acanthis flavirostris</i>		
		次数 Frequencies	平均坐巢时间 Mean duration	伴巢指数 Index of attending nest	次数 Frequencies	平均坐巢时间 Mean duration	伴巢指数 Index of attending nest	次数 Frequencies	平均坐巢时间 Mean duration	伴巢指数 Index of attending nest
筑巢期 Nesting	♀	4.79±1.37*	1.53±0.62	12.86	3.26±1.98	1.33±0.86	10.81	3.96±1.66	1.72±0.50	12.65
产卵期 Egg-laying phase	♂	0.09±0.13	0.02±0.03	0.17	2.99±2.25	1.18±0.69	9.59	0.59±0.85	0.12±0.19	0.88
孵化期 Incubation phase	♀	2.22±0.75	3.50±1.59	27.8	1.00±0.27	0.73±0.57	5.66	0.96±0.18	7.23±2.95	54.36
	♂	0.25±0.04	0.16±0.15	1.37	0.43±0.20	0.08±0.05	0.62	0.73±0.22	1.01±1.63	7.59
育雏期 Parental care phase	♀	3.70±0.80	6.89±0.86	53.4	1.75±0.57	7.31±1.16	54.96	1.10±0.11	11.72±0.28	90.85
	♂	0.06±0.08	0.01±0.02	0.08	0.24±0.19	0.13±	0.98	1.01±0.19	0.41±0.15	3.18
	♀	7.19±1.54	2.18±1.44	16.39	5.03±1.46	2.43±1.70	17.61	1.33±0.28	5.25±3.96	41.67
	♂	4.01±1.42	0.53±0.17	3.98	4.80±1.41	0.97±0.32	7.03	1.45±0.33	0.48±0.21	3.81

Mean±SD

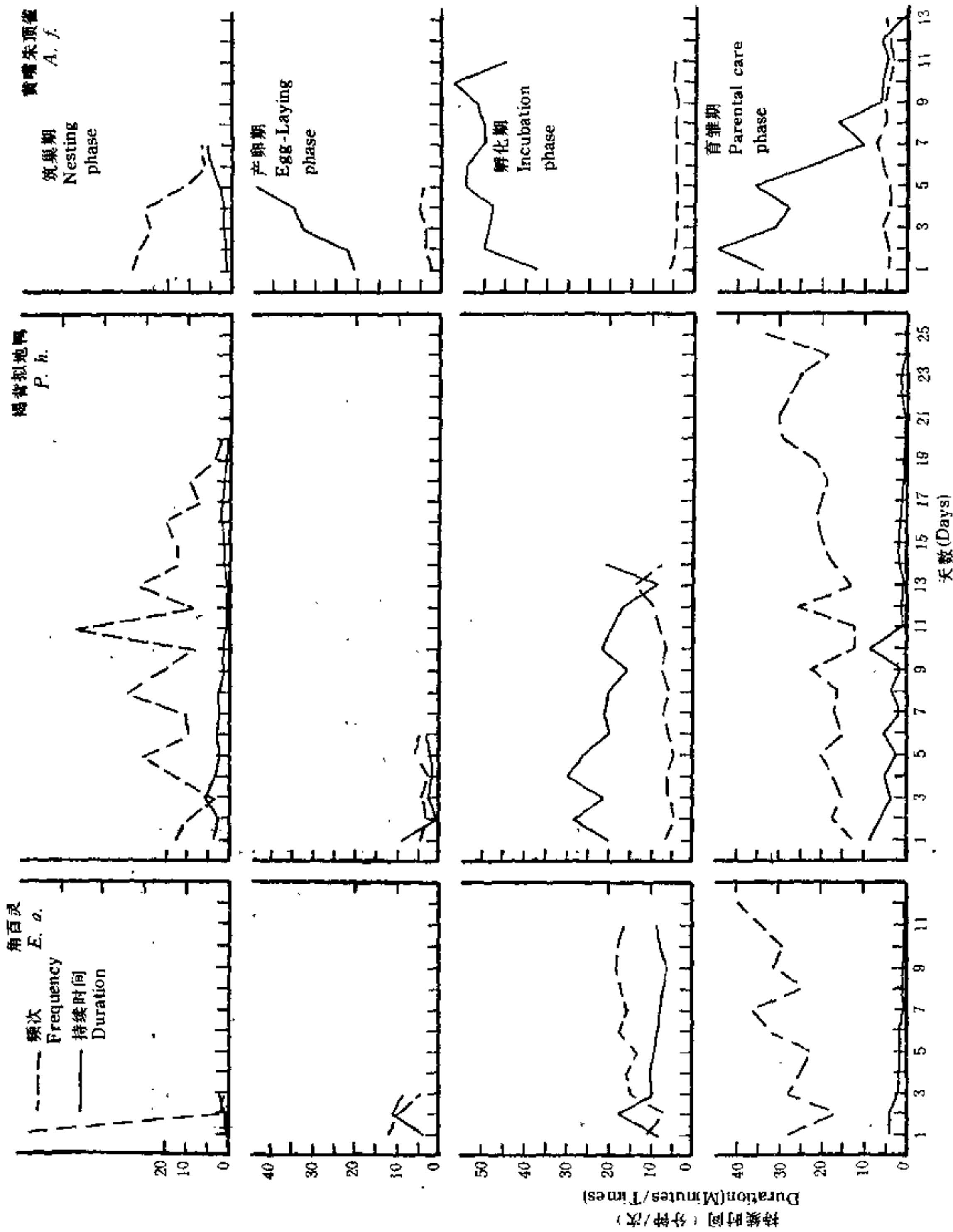


图1 3种鸟雌性伴巢频率和持续时间变化

Fig. 1 Changes of frequencies and duration of attending nest in 3 species of female birds

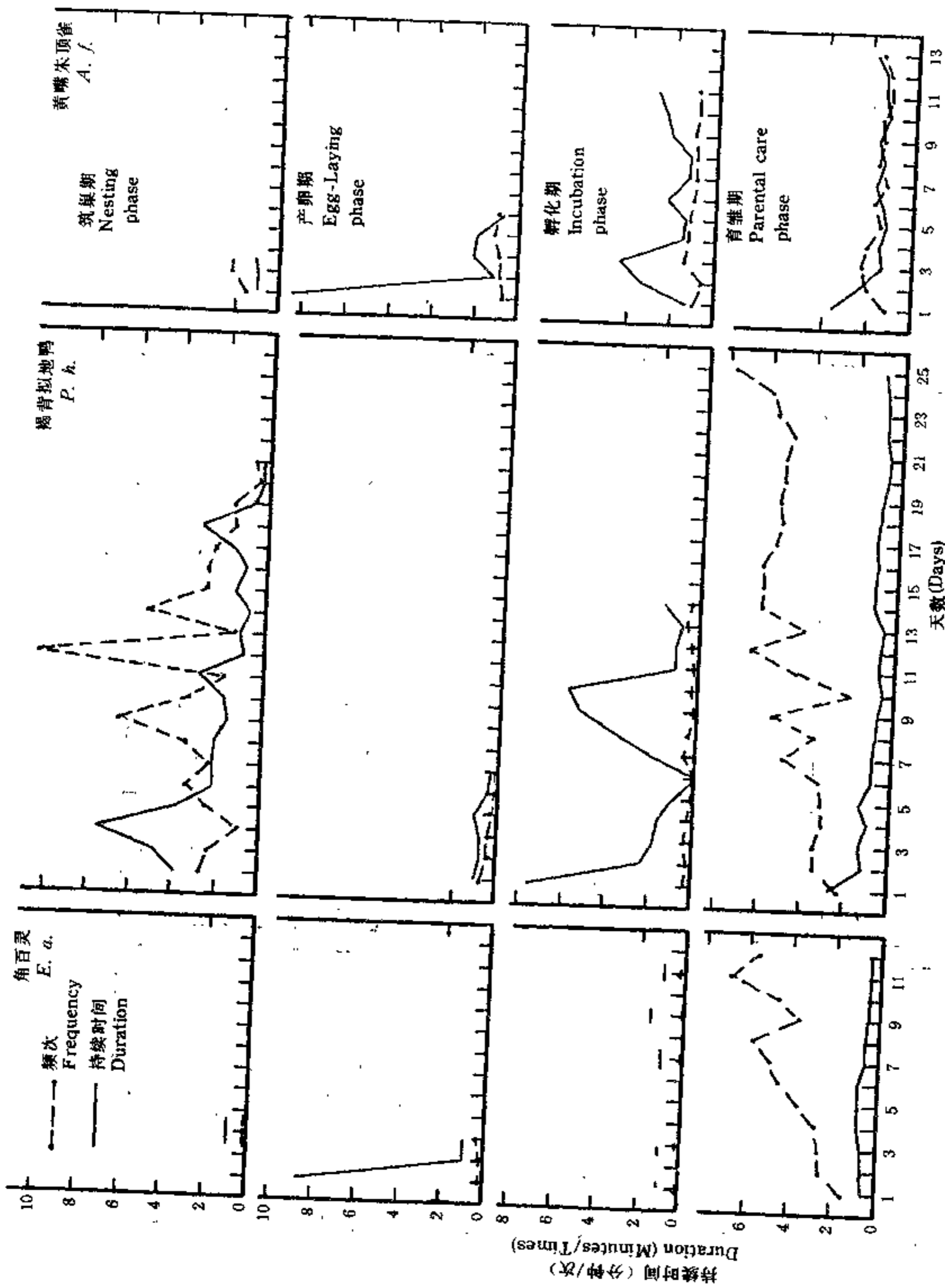


图2 3种鸟雌性伴巢频率和持续时间变化
Fig. 2 Changes of frequencies and duration of attending nest with days in 3 species of male birds

分/次。其伴巢指数分别为53.4, 54.96和90.85 (表2)。角百灵的频次为朱顶雀的3倍、地鸦的2倍, 因此可以看作是间断式孵化, 对朱顶雀可以看作是连续式孵化, 地鸦属两者之间。

4. 育雏期

角百灵、朱顶雀及地鸦育雏期分别为12、13及25天。三种鸟都是双亲育雏 (biparental care)。从图1、2看出角百灵雌性传递食物频次 (7.19次/小时), 远大于雄性 (4.01次/小时)。而其余两种则无显著性别差异。角百灵育雏总频次最高 (11.20次/小时), 地鸦次之 (9.83次/小时), 朱顶雀最低 (2.78次/小时), 抱雏时间都随雏体增长而下降。

讨 论

一种行为的功能和进化, 必须以保证繁殖活动的最大成功, 即留下存活到独立的最大数量的后代为目标。不同种类和性别的时间分配模式和能量分配一样, 是长期进化的结果。时间, 作为一种资源是有限的, 因而一种行为的时间花费多了, 则另一种行为的时间消耗必然减少。本文研究的三种鸟的伴巢行为也体现了这一协调原理。下面分阶段讨论。

1. 筑巢

从表3筑巢的累计时间和各阶段所占比例来看, 角百灵最少, 朱顶雀次之, 地鸦最多。其原因是角百灵地面筑巢, 受天敌威胁大, 因而选择逐步投资对策 (张晓爱等, 1991)。一旦第一次繁殖失败, 还可进行第二次繁殖投资, 所以巢的修筑快速而简单, 以免损失过大。朱顶雀巢隐蔽在灌丛中, 相对完全些, 选择一次性投资对策。虽然成体重 (12克) 只相当于角百灵 (34克) 的1/3, 但运输的巢材却相当于角百灵的1倍, 雌鸟花费的时间相当于角百灵的2倍 (表3)。洞穴筑巢的地鸦雏鸟发育缓慢, 雏期长, 巢体积庞大, 保温性能好。雌雄同建, 累计投资约50个小时, 也属一次性投资对策。

Von Haartman (1957) 报道森林洞穴鸟类因选择全面特殊的营巢地点竞争激烈。但高寒草甸有大量鼠洞穴因而地鸦没有竞争行为。

2. 孵化

从表3可以看出, 三种鸟在孵化期所占时间比例最大。角百灵采取间断式抱卵行为, 是由于地面开放巢可利用阳光辐射热作为部分维持卵温的热源 (Schnase 等, 1991), 从而使雌鸟可以随时离巢觅食, 而无需情饲 (Lifjeld, 1986)。朱顶雀的连续式孵化行为, 可能是由于卵体积小, 壳薄相对表面积大, 易受热交换速率的影响, 因而雌性不是抱卵, 就是蹲在巢沿遮阳; 有时连续数小时不离巢, 同时雄性有较强的情饲行为; 以保证最大的孵化成功率。地鸦的半连续式孵化可以看成是雌性保持卵温与雄性情饲能力之间的协调结果。

表3 繁殖期3种鸟伴巢的时间预算(小时)

Table 3 Time-budgets(hours)of attending nest in 3 species of birds during the breeding season

繁殖期 Breeding phase	性别 Sex	角百灵 <i>Eremophila alpestris</i>		褐背拟地鸦 <i>Pseudopodoces humilis</i>		黄嘴朱顶雀 <i>Acanthis flavirostris</i>	
		平均投入 (小时/天) Mean(h/d.)	累计投入 Accumulative invest- ments	平均投入 (小时/天) Mean (h/d.)	累计投入 Accumula- tive invest- ments	平均投入 (小时/天) Mean(h/d.)	累计投入 Accumula- tive invest- ments
筑巢期 Nesting phase	♀	0.53±0.62	1.60(1.4%)*	1.33±0.86	26.51(13.6%)	1.72±0.50	12.06(4.6%)
	♂	0.02±0.03	0.06	1.18±0.69	23.59	0.12±0.19	0.81
产卵期 Egg-lay- ing phase	♀	3.50±1.59	10.50(9.2%)	0.73±0.57	4.36(2.2%)	6.21±2.45	36.08(13.7%)
	♂	0.16±0.15	0.49	0.08±0.05	0.47	1.01±1.63	5.04
孵化期 Incubation phase	♀	0.89±0.86	75.80(66.8%)	7.31±1.16	102.40(52.7%)	4.35±0.64	139.82(53.1%)
	♂	0.01±0.02	0.16	0.13±0.12	1.79	0.41±0.15	4.51
育雏期 Parental care phase	♀	2.18±1.44	26.21(29.6%)	2.43±1.70	60.81(31.5%)	3.80±2.49	75.38(28.6%)
	♂	0.53±0.17	6.31	0.97±0.32	24.14	0.48±0.21	6.30
总计 Total	♀	1.78	114.11	2.95	194.08	4.02	263.34
	♂	0.09	7.02	0.59	49.99	0.51	16.66

* 这阶段累计投入占总投入的百分比 The accumulative investments during this phase account for by percentage of the total accumulative investments.

3. 育雏

三种鸟的婚配制度都是一雌一雄制,也就是两性共同育雏。但角百灵雌性的育雏频次(7.19次/小时)远大于雄性(4.01次/小时),这种差异在其他雀形目鸟类中也存在(Wolf等,1991)。角百灵两性育雏频次最高(11.2次/小时),是确保雏鸟最快生长,尽早脱离危险。地鸦和朱顶雀两性育雏频次基本与Kanpton(1984)报道的黄喉虫森莺(*Vermivora ruficapilla*)的情况相同。地鸦窝雏数比角百灵高,但育雏频次(9.83次/小时)比角百灵低。这是由于安全的筑巢条件,允许较长的雏期,较慢的器官发育。朱顶雀育雏频次最低(2.78次/小时),是因为以鲜嫩的植物种籽育雏,食物来源丰富,亲鸟和雏鸟都具嗉囊,又可贮备,从而以增加食物携带量来减少运输次数,有利于时间和能量的最佳利用。

总之,以上3种鸟的时间分配模式是由于筑巢特征、种间相互作用、气候、白昼长短

等环境因子及不同性别、窝卵数大小、雏鸟年龄及双亲觅食技巧和能力等有机体本身条件共同协调的结果。

参 考 文 献

- 张晓爱, 1982, 高寒草甸10种常见雀形目鸟类繁殖生物学的研究。动物学报28 (2): 190—199。
- 张晓爱, 邓合黎, 1991, 高寒草甸雀形目鸟类的窝卵数及繁殖对策的分析。高寒草甸生态系统, 第3集, 189—197, 科学出版社。
- Ellis J H. , 1982, The thermal nest environment and parental behavior of a burrowing, the Bank Swallow. *Condor*, 84: 441—443.
- Finch D M. , 1984, Parental expenditure of time and energy in the Abert's Towhee (*pipilo aberti*) *Auk*. 101: 473—486.
- Knapton R W. , 1984, Parental feeding of nestling nashville warblers: The effects of food type, brood-size, nestling age, and time of day. *Wilson Bull.* 96: 594—602.
- Lifjeld J T, Slagsvold T. , 1986, The function of courtship feeding during incubation in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*, *Anim Behav.* 34: 1441—1453.
- Schnase J L, Grant W E, Maxwell, T C, Leggett J J. , 1991, Time and energy budgets of Gassin's Sparrow (*Aimophila cassinii*) during the breeding season: evaluation through modelling. *Ecol. Modelling* 55: 852—319.
- Von Haartman L. , 1957. Adaptation in hole-nesting birds, *Evolution*, 339—347.
- Wolf L, Ketterson E D. , val Nolan Jr. , 1991, Female condition and delayed benefits to males that provide parental care, A removal study. *Auk*, 108: 371—380.

THE TIME ALLOCATION PATTERNS OF ATTENDING NEST BEHAVIOR IN THREE SPECIES PASSERIENS

Zhang Xiaoi

(Northwest Plateau Institut of Biology, The Chinese Academy of Sciences)

Deng Heli

(The Natural Museum of Chongqing, Szechuan)

Abstract

The time allocation patterns of attending nest behavior in Horned lack (*Eremophila alpestris*) nesting on open ground, Twite (*Acanthis flavirostris*) nesting in shrub and Hume's Ground Jay (*Pseudopodoces humilis*) nesting in burrow were investigated in Alpines meadow in china during breeding season from 1988-1991. The comparative results are summarized as follows:

1. Nest-building stage: there was no difference between the sexes in frequencies and durations in both of male and female builed nest of Hume's Ground Jay. The trips of nest-building were made mainly by females in Horned lack and Twites. The female contributed to rate of visiting nest much more than her pastner, at 4.79 ± 1.37 trips/h. (0.09 ± 0.13 for male) and 3.96 ± 1.66 trips/h. (0.59 ± 0.85 for male), respectively.

The total time invested in nest-building period by parents in the three species are 4.66h. for Horned lack, 12.87h. for twite and 50.89h. for Hume's Ground Jay.

2. Incubating behavior were mainly by females in all three species, but Hume's Ground Jay and twite have courtship-feeding. There were two incubating behavioral patterns: an intermittent type in Horend lack and a continual type in Twite, the Hume's Ground Jay was intermittent type. The index of attending nest of the stage were 53.4 and 54.96 respectively in Horned lack and Hume's Ground Jay, but it was much more in Twite (90.85) than other two species.

3. Parental feeding stage: There was no difference between the sexes in feeding rate in Hume's Ground Jay and Twite, However, in Horned lack, mean male feeding rate was 4.01 ± 1.46 trips/h. and mean female feeding rate was 7.19 ± 1.54 trips/h.

To sum up, The accumulative investement time during breeding were 117.11 hours by female and 7.07 hours by male in Horned lack; 194.08 hours by female and 49.99 by male in Hume's Ground Jay and 249.88 hours by female, 16.66 hours by male in Twites.

Key words: Passeriens; Attending nest behavior; Time allocation