

# 荒漠伯劳的递食位置与同胞竞争

马东辉 姚星星 李建亮 卢梦洁 包新康\*

兰州大学生命科学学院 兰州 730000

**摘要:** 亲鸟递食位置可以调控雏鸟之间的竞争, 而异步孵化会使不同孵出顺序雏鸟的体况产生等级差异。雏鸟可以通过竞争巢中有利位置来获得更多的食物资源, 从而提高自身生长发育速度和存活率。本研究于 2013 和 2014 年两年的 4 至 8 月对甘肃安西荒漠保护区桥子片区 22 巢荒漠伯劳 (*Lanius isabellinus*) 的递食行为进行研究。结果发现, 荒漠伯劳亲鸟递食的位置主要集中在 1 个 ( $n = 13$ , 比例超过 50%) 或 2 个 ( $n = 9$ , 合并比例超过 60%) 位置上, 具有一定的可预测性; 处于亲鸟递食位置直线方向上的雏鸟获食次数显著高于两侧位置 ( $n = 22$ ,  $P < 0.001$ )。但异步孵化雏鸟的孵出顺序与其在巢内占据直线 ( $df = 4$ ,  $F = 0.211$ ,  $P > 0.05$ ) 和两侧位置 ( $df = 4$ ,  $F = 0.068$ ,  $P > 0.05$ ) 的次数都不具相关性; 并且不同孵出顺序雏鸟间平均获食次数无明显差异 ( $df = 4$ ,  $F = 0.090$ ,  $P > 0.05$ ); 拟合不同孵出顺序的雏鸟生长曲线发现, 不同孵出顺序雏鸟的体重增长率也没有表现出明显差异 ( $df = 4$ ,  $F = 0.637$ ,  $P > 0.05$ )。研究结果表明, 荒漠伯劳亲鸟趋于固定递食位置并向直线方向递食; 但雏鸟间具有较小的同胞竞争, 出飞等级差异不显著, 这可能与繁殖地短暂的食物丰富度和雏鸟本身对于乞食与获食之间的利弊权衡有关。

**关键词:** 荒漠伯劳; 递食位置; 异步孵化; 同胞竞争; 繁殖行为

**中图分类号:** Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2020) 04-430-10

## Feeding Position of the Parents and Sibling Competition among the Nestlings in Rufous-tailed Shrike (*Lanius isabellinus*)

MA Dong-Hui YAO Xing-Xing LI Jian-Liang LU Meng-Jie BAO Xin-Kang\*

School of Life Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

**Abstract:** In birds, sibling competition of nestlings could be controlled by feeding position of parents on the nest edge, and asynchrony hatching might exacerbate this competition. In the meantime, the nestlings can get more food for their growth and survival by competing for advantageous positions in the nest. From April to August in 2013 and 2014, 22 nests of Rufous-tailed Shrike (*Lanius isabellinus*) in Gansu Anxi Extreme-Arid Desert National Nature Reserve had been found, and we videotaped the feeding behavior of these nests from 1-day-old nestling until fledglings to check the parents feeding positions and nestlings food-receiving sites.

**基金项目** 国家自然科学基金项目 (No. 31672296, 31172104);

\* 通讯作者, E-mail: baoxk@lzu.edu.cn;

**第一作者介绍** 马东辉, 男, 硕士研究生; 研究方向: 鸟类行为生态学; E-mail: madh18@lzu.edu.cn。

收稿日期: 2019-12-01, 修回日期: 2020-05-20 DOI: 10.13859/j.cjz.202004003

Meanwhile, we measured body weight of all nestlings every two days using electronic scale (precision of 0.01 g) to calculate the growth curves. All data analysis was made in SPSS 19.0. Specifically, Chi-square test was used to find significant difference among four feeding positions of parents, and one-way ANOVA was used to analyze the relationship between the hatching order of nestlings and the frequency which the nestlings occupied linear or bilateral sites in the nest when they got food, and the relation between the hatching order of nestlings and the average times of nestlings getting food. Our results showed that the parents feeding positions were predictable and mainly gathered at 1 ( $n = 13$ , proportion  $> 50\%$ ) or 2 sites ( $n = 9$ , addition proportion  $> 60\%$ ) (Table 1), and the nestlings in the straight line of the parents feeding position got more food than those in the two sides ( $n = 22$ ,  $P < 0.001$ , Table 2). Furthermore, the hatching order of nestlings was not correlated with the frequency they occupied linear ( $df = 4$ ,  $F = 0.211$ ,  $P > 0.05$ , Fig. 2) or bilateral ( $df = 4$ ,  $F = 0.068$ ,  $P > 0.05$ , Fig. 2) positions in the nest, and there was no significant difference in food getting frequency among the nestlings with different hatching order ( $df = 4$ ,  $F = 0.090$ ,  $P > 0.05$ , Table 3). The growth rate of nestlings' weight in different hatching order did not show significant difference ( $df = 4$ ,  $F = 0.637$ ,  $P > 0.05$ , Table 4). The parents of Rufous-tailed Shrike preferred to feed in a straight direction with fixed feeding position to control the sibling competition of nestlings, but the shrike siblings were in week competition, we suggest that it was associated with the short-term food richness of the breeding areas, and the trade-off between begging and food intake of the nestlings themselves.

**Key words:** Rufous-tailed Shrike, *Lanius isabellinus*; Feeding position; Asynchrony hatching; Sibling competition; Reproductive behavior

亲鸟递食对于晚成雏鸟的生长发育及存活具有至关重要的作用, 亲鸟递食位置能够调节雏鸟间的同胞竞争、影响雏鸟的乞食行为 (Kölliker et al. 1998)。相较于只能从固定方向访巢的洞巢鸟或以人工巢箱繁殖的鸟类 (Leonard et al. 1996, Kölliker et al. 1998), 开放巢鸟类的亲鸟能更加有效地利用巢边空间从不同方向访巢, 选择不同的递食位置来调控雏鸟之间的竞争, 以筛选出竞争能力最强的后代或使自身的繁殖收益最大化 (Mcrae et al. 1993, Ostreiher 2001)。

雏鸟间的竞争主要表现为对于亲鸟衔来食物的抢夺, 为了从亲鸟处获得满足自身生长的食物, 雏鸟需要调整自身的乞食行为或抢占巢内的最佳获食位置。若亲鸟投入到巢内的食物资源固定, 则体型较大的雏鸟比体型较小的雏鸟更加容易抢占巢内最佳位置, 或者发育较早的雏鸟能更加清楚地判断亲鸟的递食信号。因此较早孵出的雏鸟通常处于主导地位, 能获得更

多的食物 (Khayutin 1985, Bachman et al. 1998, Rydén et al. 2010)。

荒漠伯劳 (*Lanius isabellinus*) 隶属于雀形目 (Passeriformes) 伯劳科 (Laniidae) 伯劳属。具有明显的雌雄性二态特征, 为典型的社会性单配制鸟类、婚外配比例较低 (刘方庆 2016)。常见于荒漠地区疏林地带及绿洲、村落附近, 多栖息在枝头或电线上, 有“雀形目中的猛禽”之称。主要以昆虫为食, 也捕食一些小型两栖爬行类动物。一般一年繁殖一次, 繁殖季为 4~8 月, 雌雄共同筑碗状的开放巢; 产卵期 3~6 d, 窝卵数 2~6 枚, 5 枚最为常见。异步孵化, 雌鸟产下第一枚卵后开始坐巢, 但在满窝之前的坐巢时长较短、频次较少; 雄鸟负责警戒和情饲。雌雄共同育雏, 育雏前期雌鸟主要负责暖雏并将雄鸟带回的食物转递给雏鸟, 雄鸟主要负责捕食及保卫巢。雏鸟约 14 日龄离巢, 离巢后仍需亲鸟继续抚育一段时间后才能独自活动。

繁殖地的食物资源状况是限制亲本抚育的

最大因素,也直接关系到后代的存活。因此亲本需要根据繁殖地的资源状况而采取不同的递食策略来保证尽可能多的较高质量的后代个体存活(Leonard et al. 2000)。而异步孵化导致的不同孵出顺序雏鸟间的体况等级差异则为高质量后代的产生提供了先决条件,先孵出的雏鸟会在亲鸟递食过程中占优(Lack 1947, Bengtsson et al. 1983, Drummond et al. 1986),在食物资源有限的情况下,这种优势会被放大,并最终作用于亲鸟的繁殖输出大小。那么,荒漠伯劳作为一种生活在干旱少雨、多风沙天气的荒漠环境中的开口巢异步孵化鸟类,其亲鸟的递食位置及雏鸟的同胞竞争状况如何,引发了我们的关注。

## 1 研究地点及研究方法

### 1.1 研究地

本研究于 2013 和 2014 年的 4 至 8 月,在甘肃省安西极旱荒漠国家级自然保护区(94°45'~97°00' E, 39°52'~41°53' N)南片区桥子乡的人工林中开展。保护区年平均降水量为 58.2 mm,年平均蒸发量 2 758.5 mm,干燥度为 11.7,年相对湿度 39%~41%,属极干旱气候。保护区年平均气温 8.74 °C,最高气温达 42.8 °C,最低气温为 -29.3 °C,年均日温差为 16.1 °C。研究地点位于戈壁山前冲积扇平原的底部,人工林周边分布有村落、农田、水库湿地,海拔 1 327 m。人工林 90%树种为沙枣(*Elaeagnus angustifolia*),还有怪柳(*Tamarix ramosissima*)、二白杨(*Populus gansuensis*)、旱柳(*Salix matsudana*) (刘迺发等 2006)。

### 1.2 研究方法

**1.2.1 野外数据收集与处理** 在研究区域内搜寻繁殖的荒漠伯劳 24 巢,对找到的巢每日巡查,记录产首枚卵的日期、窝卵数、窝雏数。待雏鸟孵出后,用记号笔在雏鸟头部按照出壳顺序进行标记,同时剪指甲标记不同个体。用香山 EHA701 电子秤(广东香山衡器集团股份有限公司,精确度为 0.01 g)每隔一天测量一次雏鸟的体重。

在 22 巢的巢上方悬挂微型相机(AEE HD50,深圳一电科技有限公司),记录雏鸟各日龄时亲鸟的育雏行为及雏鸟的巢内行为。记录时间为每天的 8:00 至 15:00 时。对野外录像进行回放以提取亲鸟和雏鸟育雏期间在巢内的行为数据。

将亲鸟递食位置划分为 4 个区域。由于搜集到的伯劳巢数量不多,巢所在位置的微环境不容易测定量化,巢周围干扰程度是否影响亲鸟递食以及如何影响亲鸟递食、亲鸟主要觅食地相对巢所在位置的方位均不确定。假设这些天然存在的因子不会对亲鸟的递食产生影响,在巢的内部划分亲鸟递食的相对位置——将录像机正下方的巢位置定义为 1 号位置,按照顺时针划分巢边位置,分为 1、2、3、4 区域(图 1a),每个区域内角为 90°。

对获得食物雏鸟在巢中的位置划分为 7 个区域,将离亲鸟递食站立的巢边位置区域定义为下,直线远端为上,周边按夹角 60°划分为左下、左上、右上、右下。获得食物雏鸟头部所处的区域为其获食位置(图 1b)。

**1.2.2 数据分析** 所有数据均用 SPSS (19.0) 软件进行分析,统计显著水平为 0.05,极显著为 0.01。

根据雏鸟体征数据与日龄用逻辑斯蒂模型拟合雏鸟的生长曲线(Ricklefs 1967)。逻辑斯蒂方程为  $W = K / (1 + e^{(a-bt)})$ ,其中,  $K$  代表雏鸟出飞时的体征参数,  $a$  代表雏鸟的最快生长时间,  $b$  代表雏鸟的最大生长速率,  $t$  代表雏鸟日龄。计算不同孵出顺序雏鸟的平均获食率,即相同孵出顺序雏鸟总的获食次数与该孵出顺序雏鸟总数量之比。

采用卡方检验(Chi-square test)对 22 巢荒漠伯劳亲鸟递食位置进行比较分析,以检验雏鸟是否可以提前预测亲鸟的递食方向;采用符号秩检验方法(Wilcoxon signed-ranks test)分析雏鸟获食时所占据的巢中位置是否存在差异;单因素方差分析(one-way ANOVA)检验雏鸟孵出的先后顺序(孵出顺序)是否影响其平均

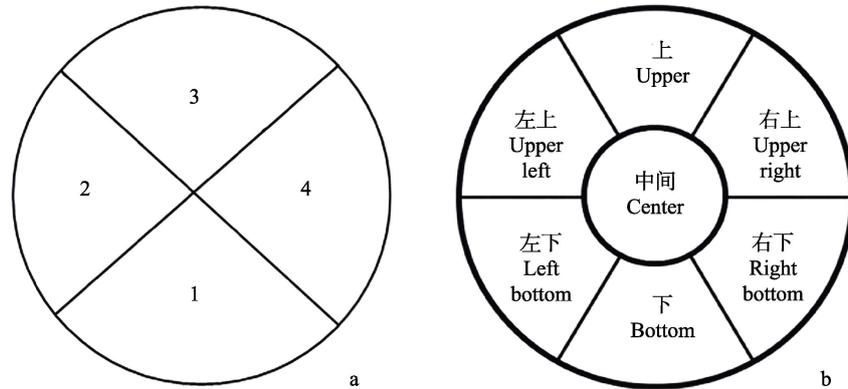


图 1 荒漠伯劳巢中位置划分

Fig. 1 The divided areas in the Rufous-tailed shrike nest in one feeding event

a. 亲鸟递食位置划分; b. 雏鸟获食位置划分。a. The feeding position of parents; b. The food-getting position of nestlings.

获食率、获食时占据巢中直线和两侧位置的次数，以及雏鸟的体重增长率、达到最快生长速率的时间和预估出飞体重这 6 项指标，以探寻此鸟种的同胞竞争大小；同时单因素方差分析也被用来讨论 24 巢荒漠伯劳最后一只雏鸟孵出时巢内雏鸟的体重差异，以探讨荒漠伯劳的异步孵化程度。

## 2 研究结果

### 2.1 亲鸟递食位置及雏鸟获食位置

**2.1.1 亲鸟访巢及递食方位** 对荒漠伯劳亲鸟的递食位置进行卡方检验，22 巢中仅有 1 巢亲鸟递食位置不固定，4 个位置间无显著差异 ( $\chi^2 = 2.198$ ,  $df = 3$ ,  $P > 0.05$ )；其余 21 巢递食位置主要集中在某 1 个 ( $n = 12$ , 比例超过 50%) 或 2 个 ( $n = 9$ , 合并比例超过 60%) 位置上，位置间差异显著 (表 1)。

**2.1.2 雏鸟巢中位置对获食率的影响** 对 22 巢荒漠伯劳育雏过程的野外录像中，共统计到 5 860 次清晰的雏鸟获食事件 (表 2)。处于巢内上、下、中、左上、左下、右上、右下共计 7 个位置的雏鸟所获食的次数具有明显差异。其中，乞食时处于巢内“下”位置的雏鸟获得食物的次数最多，为 1 589 次，占总获食次数的 27.12%，其次为“上”和“中”位置，分别

为 1 492 次 (25.46%) 和 1 411 次 (24.08%)。而“左上”“左下”“右上”以及“右下”位置所占比例相差无几，分别是 6.88%、5.56%、5.53% 以及 5.38%。

将“下”“中”以及“上”位置定义为亲鸟递食的直线方向，“左上”“左下”“右上”以及“右下”位置定义为两侧方向。在统计到的 5 860 次清晰的雏鸟乞食事件中，位于亲鸟递食位置直线方向雏鸟的总获食次数为 4 492 次，占总乞食事件的 76.66%，而位于两侧方向雏鸟的总获食次数为 1 368 次，占总乞食事件的 23.34%。雏鸟乞食时，处于直线方向雏鸟的获食次数与两侧方向雏鸟的获食次数之间具有显著差异 (Wilcoxon signed-ranks test:  $n = 22$ ,  $Z = -4.107$ ,  $P < 0.001$ )，亲鸟更加倾向于将食物递给处于巢内直线位置上的雏鸟；处于左侧和右侧位置雏鸟获得食物次数差异不显著 (Wilcoxon signed-ranks test:  $n = 22$ ,  $Z = -0.544$ ,  $P > 0.05$ )。

**2.1.3 雏鸟孵出顺序与平均获食次数间的关系** 22 巢伯劳中，2 巢窝雏数为 2，5 巢窝雏数为 3，8 巢窝雏数为 4，6 巢窝雏数为 5，仅有 1 巢为 6 只雏鸟，为避免误差未将该巢第 6 只雏鸟统计在内。分析雏鸟孵出顺序与平均获食次数间的关系，第 2 只孵出雏鸟的平均获食

次数高于其余雏鸟，第 5 只孵出雏鸟的平均获食次数最低，但是单因素方差分析不同孵出顺序雏鸟间的平均获食次数，并无明显差异 ( $df=4$ ,  $F = 0.090$ ,  $P > 0.05$ ) (表 3)。

表 1 亲鸟递食位置比例分布

Table 1 The proportion of parental feeding position

巢编号 Nest number	不同位置递食比例 Proportion of parental feeding position (%)				卡方检验 Chi-square test		
	1	2	3	4	$\chi^2$	$df$	$P$
E1	9.45	32.28	18.90	39.37	27.362	3	< 0.001
EB13	8.62	72.41	4.31	14.66	141.586	3	< 0.001
EB19	25.83	3.75	70.42	0.00	166.075	2	< 0.001
EB20	0.72	69.57	23.91	5.80	162.580	3	< 0.001
EB25	28.42	12.63	37.89	21.05	13.168	3	< 0.001
F13	22.77	32.78	43.62	0.83	334.354	3	< 0.001
F16	33.77	10.43	38.26	17.54	143.681	3	< 0.001
F2	28.10	40.50	23.14	0.83	43.071	3	< 0.001
F21	63.80	7.70	27.47	1.03	743.306	3	< 0.001
F31	16.77	53.16	25.55	4.52	396.990	3	< 0.001
F33	12.75	16.71	57.22	13.31	196.790	3	< 0.001
F35	16.71	20.68	40.79	21.81	48.983	3	< 0.001
F36	3.06	62.40	16.99	25.91	255.391	3	< 0.001
F44	13.21	46.23	37.11	3.46	152.667	3	< 0.001
F7	18.34	49.84	31.19	0.63	330.213	3	< 0.001
MB21	20.37	27.16	27.78	24.69	2.198	3	> 0.05
MB22	57.65	42.35	0.00	0.00	3.976	1	< 0.05
MB23	14.52	24.75	29.04	28.38	20.710	3	< 0.001
MB3	0.00	53.85	21.79	24.36	29.692	2	< 0.001
WB16	6.02	37.35	50.60	6.02	50.735	3	< 0.001
WB27	26.14	5.68	51.14	17.05	39.455	3	< 0.001
WB7	41.78	6.85	50.00	1.37	104.795	3	< 0.001

表 2 雏鸟巢中位置、孵出顺序与获食频次间的关系

Table 2 Food-getting times in relationship to hatching order and position of nestlings

雏鸟位置 Nestling position	雏鸟孵出顺序 Hatching order						总计 Total	占比 (%) Proportion	平均值 Mean	标准差 Standard deviation (SD)
	1	2	3	4	5	6				
上 Upper	357	397	290	256	110	82	1 492	25.46	249	117.3
下 Bottom	361	429	376	262	83	78	1 589	27.12	265	139.4
中 Center	361	364	310	224	96	56	1 411	24.08	235	122.2
左上 Upper right	88	98	88	72	33	24	403	6.88	67	28.5
右上 Upper left	76	73	63	76	30	6	324	5.53	54	26.7
左下 Left bottom	73	78	83	43	30	19	326	5.56	54	24.8
右下 Right bottom	83	70	70	56	24	12	315	5.38	53	25.8
总计 Total	1 399	1 509	1 280	989	406	277	5 860			

表 3 不同孵出顺序雏鸟的平均获食次数

Table 3 Average food-getting times of nestlings in different hatching order

雏鸟孵出顺序 Nestlings' hatching order	样本量 Sample size (n)	获食次数 Feeding times	
		平均值 Average	标准差 Standard deviation (SD)
1	22	64	49.5
2	22	69	47.7
3	20	63	45.5
4	15	66	48.3
5	7	58	32.9

### 2.1.4 雏鸟孵出顺序与获食位置间的关系

同样去除孵出顺序为 6 的那只雏鸟数据后, 对不同孵出顺序的雏鸟在获食时所占巢中位置的平均次数进行分析。第 2 只孵出雏鸟获食时占据巢中直线位置的平均次数最多, 为 (54.1 ± 37.3) 次, 第 5 只孵出的雏鸟占据直线位置的平均次数最少, 只有 (41.1 ± 23.1) 次, 但方差分析不同孵出顺序雏鸟获食时占直线位置的次数并无明显差异 ( $df = 4, F = 0.211, P > 0.05$ ) (图 2a)。

不同孵出顺序雏鸟占据巢内两侧位置获食的次数亦无明显差异 ( $df = 4, F = 0.068, P > 0.05$ ) (图 2b)。

### 2.2 雏鸟的生长发育

利用逻辑斯蒂方程拟合不同窝雏数和孵出顺序雏鸟的体重生长曲线, 该曲线呈“S”型 (图 3a)。不同窝雏数, 雏鸟的体重生长率及

预计出飞体重均无明显差异 (表 4)。不同孵出顺序的雏鸟间, 第 2 只及第 5 只孵出雏鸟的体重生长率最大, 而第 2 只雏鸟达到最大生长率的时间最早, 第 5 只雏鸟达到最大生长率的时间则最晚。方差分析结果表明, 不同孵出顺序雏鸟的体重生长率并无明显差异 ( $df = 4, F = 0.637, P > 0.05$ ), 雏鸟孵出顺序与其生长达到最快生长速率的时间呈现正相关 ( $df = 4, F = 3.377, P < 0.05$ ), 越早孵出的雏鸟达到最大生长速率所需要的时间越短 (图 3b)。不同孵出顺序雏鸟的预计出飞体重差异不显著 ( $df = 4, F = 0.064, P > 0.05$ ), 但第 5 只孵出雏鸟的预计出飞体重最低。

## 3 讨论

### 3.1 荒漠伯劳趋于固定递食位置向直线方向递食

开放巢鸟类亲鸟的访巢位置可随机变化, 亲鸟可以通过在巢边随机分配递食位置来“测试”雏鸟, 然后根据雏鸟的综合素质递食, 比如雏鸟的警戒性及灵敏性, 而不仅仅是雏鸟的竞争力 (Ostreiher 2001)。但也有研究发现, 有的鸟类更倾向于选择固定的访巢及递食位置, 以便雏鸟可以精准判断食物资源的方向, 从而对巢内雏鸟的同胞竞争进行调控 (Mcrae et al. 1993, Kacelnik et al. 1995)。本研究中, 荒漠伯劳亲鸟递食站位在人为划分的四个区域上存

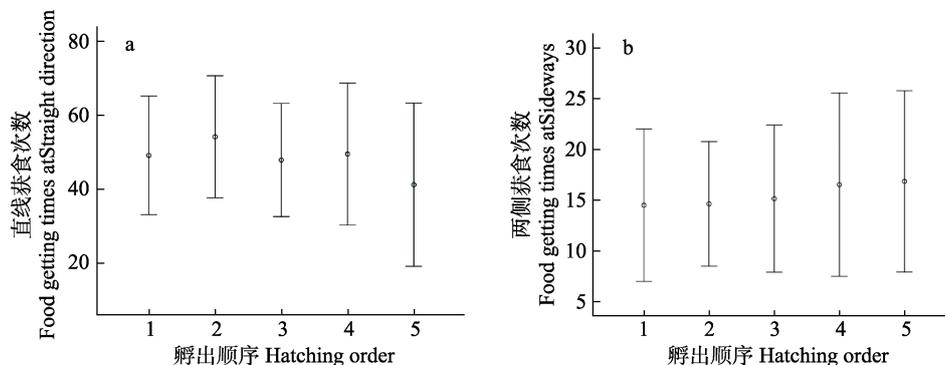


图 2 雏鸟孵出顺序与获食位置间关系

Fig. 2 The relationship between hatching order and nestling position when it got foods

a. 雏鸟直线位置获食; b. 雏鸟两侧位置获食。a. Nestling got food at straight direction; b. Nestling got food at sideways.

表 4 不同窝雏数、孵出顺序的雏鸟体重生长参数统计

Table 4 Growth curves of nestling in relation to brood sizes and hatching order

		<i>K</i>	<i>a</i>	<i>b</i>
窝雏数 Brood size (ind)	1~2	28.32 ± 1.24	2.63 ± 0.20	0.45 ± 0.04
	3~4	29.06 ± 0.62	2.59 ± 0.09	0.41 ± 0.02
	5~6	28.02 ± 0.87	2.55 ± 0.08	0.41 ± 0.02
孵出顺序 Hatching order	1	29.07 ± 0.71	2.44 ± 0.09	0.42 ± 0.02
	2	29.06 ± 0.57	2.15 ± 0.07	0.44 ± 0.02
	3	28.63 ± 0.69	2.61 ± 0.09	0.42 ± 0.02
	4	28.15 ± 1.86	2.72 ± 0.21	0.39 ± 0.05
	5	25.80 ± 2.07	2.85 ± 0.24	0.44 ± 0.06

表中数据均以平均值 ± 标准误形式给出; *K*. 雏鸟出飞体重的预估值; *a*. 雏鸟达到最大体重增长率的时间; *b*. 雏鸟的体重增长率。

These figures were listed in Table 4 with Mean ± standard error (SE). *K*. The body weight estimated value of nestlings when they fly; *a*. The time that nestling reach to the fastest growth rate of its body weight; *b*. The growth rate of nestlings' body weight.

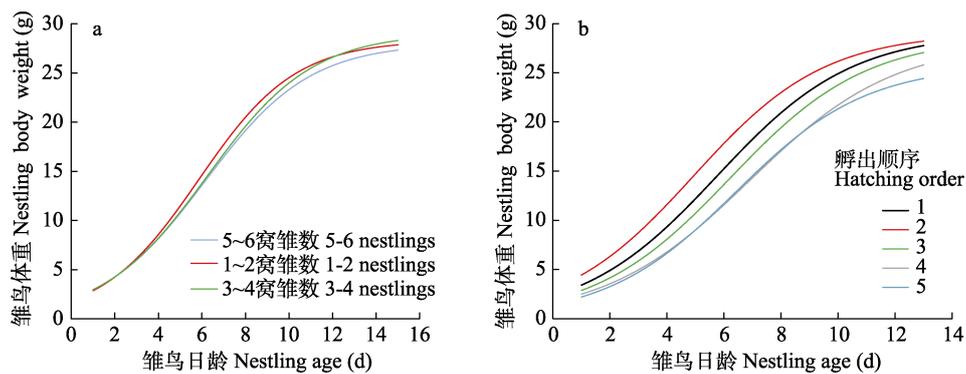


图 3 不同窝雏数 (a) 及不同孵出顺序 (b) 雏鸟体重生长曲线

Fig. 3 The growth curves in body weight of nestlings within nests of different brood size (a) and hatching order (b)

在显著差异, 对雏鸟而言具有可预测性, 表明荒漠伯劳雌雄亲鸟的访巢及递食位置相对固定。这与田雀鹀 (*Spizella pusilla*) (Best 1977) 及草原林莺 (*Dendroica discolor*) (Nolan 1978) 这两种开放巢鸟类亲鸟访巢及递食位置的研究结果相一致, 它们都会选择固定的访巢及递食位置来调控巢内雏鸟间的同胞竞争, 使最优雏鸟优先获食。而 Ostreiher (2001) 对开放巢鸟类阿拉伯鹁鹑 (*Turdoides squamiceps*) 的研究却发现, 其亲鸟随机访巢且递食位置随机均匀分布于巢边。

荒漠伯劳亲鸟递食位置相对固定可能存在其主观选择的原因, 旨在调控雏鸟间的同胞竞争; 也可能是某些客观存在的原因所导致的,

例如巢所在位置的某些方向存在人类活动等干扰因素或者某种物理阻挡 (例如茂密交错的树枝), 或者亲鸟觅食地集中在巢树的相对固定位置上, 从而使亲鸟携带食物进入巢内时总是沿着固定的方向。本研究对 22 巢荒漠伯劳的巢址进一步分析发现, 荒漠伯劳主要筑巢于沙枣主干树杈部 (16 巢) 及怪柳灌丛主干部 (6 巢)。有 17 巢 (77.27%) 所在位置几十厘米范围内无阻挡亲鸟进巢的较密树枝, 其余巢均在 1 或 2 个方向上存在阻止亲鸟进巢的密集树枝或者粗树干, 由于巢树本身枝条较密, 导致亲鸟每次进巢递食都不是直接到达巢边, 而需要先进入树丛, 再跳跃到达巢边完成递食。巢树附近无道路农田, 也并非处在林缘地带。因此, 荒

漠伯劳在巢边选择相对固定的位置递食, 并非客观条件的限制, 而是其一种行为策略。

荒漠伯劳雏鸟在巢内不同位置的获食频率具有明显差异, 位于亲鸟递食位置直线方向的雏鸟获食几率最大, 尤其是处在离亲鸟最近位置上的雏鸟; 而位于亲鸟递食位置两侧方向的雏鸟获食频次最低。亲鸟选择直线位置递食的原因可能是, 向直线位置的雏鸟递食比其余位置更加节约时间, 抑或是为了避免多次随机复查雏鸟状态所带来的不必要时间消耗。亲鸟的递食行为常常伴随着巢址被天敌发现, 雏鸟被捕食的风险, 所以采取何种递食方式使得递食时所消耗的时间最短、效率最高是亲鸟需要首先考虑的问题 (Kölliker et al. 1998)。荒漠伯劳繁殖于荒漠生境, 亲鸟在寻找食物方面可能需要花费更多的精力, 因此需要选择高效的递食策略来减轻其繁殖压力。面对处于巢内不同位置乞食的雏鸟, 向离其最近位置上的雏鸟递食必然是提高递食效率的最佳选择 (Ostreiher 2001)。

### 3.2 荒漠伯劳雏鸟间的同胞竞争并不激烈

对于雏鸟而言, 食物资源的匮乏使得巢内的同胞竞争更加激烈, 面对可预测的亲鸟递食位置, 提前争夺离亲鸟最近的有利位置是巢内雏鸟的必然选择 (Budden et al. 2001, Rodriguezgirones et al. 2001, Kilner 2002)。亲鸟的异步孵化策略使雏鸟在出壳时产生体况等级差异 (Anderson 1989)。很多研究表明, 雏鸟孵出顺序与其占据巢内有利位置的频次呈现负相关, 越早孵出的雏鸟, 占据巢内有利位置的频次越高, 获食率也越高 (Mcrae et al. 1993, Kölliker et al. 1998, Ostreiher 2001, Rydén et al. 2010)。异步孵化策略亦能使不同孵出顺序雏鸟之间体重生长率及出飞体重具有明显差异, 越早孵出的雏鸟, 其体重增长速率越大, 达到最大生长速率的时间越短, 而最晚孵出的雏鸟体况最差 (Bryant et al. 1990, Magrath 1990, Slagsvold 1997)。对荒漠伯劳不同孵出顺序雏鸟获食时所占据的巢中位置频次的研究结果显示, 雏鸟的孵出顺序与其获食时占据有利位置

的次数并无明显相关性, 从而造成不同孵出顺序雏鸟间平均获食次数并无明显差异。无差异的获食率也使得雏鸟间的体重生长率无显著差异。造成这种结果的原因可能有, 1) 繁殖地食物资源相对丰富, 能够满足荒漠伯劳亲鸟及雏鸟的生存需求; 2) 荒漠伯劳的异步孵化程度并不高, 导致不同孵出顺序雏鸟最初身体等级差异不显著; 3) 雏鸟本身具有权衡当前竞争最佳获食位置的能量消耗与获食收益的能力。

繁殖地的资源状况是限制亲本抚育的重要因素 (Leonard et al. 2000), 而亲本抚育直接关系到晚成雏鸟的存活 (Royle et al. 2013), 因此可以说繁殖地的资源状况直接关系到雏鸟的生存状况 (Badyaev 1997)。但由于本研究并未对繁殖地的食物资源状况进行系统调查, 在此只能作为一种推测, 当繁殖地的食物资源状况能够满足成鸟和雏鸟的能量需求时, 雏鸟间的同胞竞争将会减弱。

至于异步孵化程度, 荒漠伯劳雏鸟大多在 1 d 之内全部孵出, 相继孵出的雏鸟其出壳间隔一般在 2 h 以内。最后一只雏鸟出壳时, 不同孵出顺序雏鸟的平均体重差异显著 (方差分析,  $df=4$ ,  $F=6.760$ ,  $P<0.01$ , 表 5)。后验结果表明, 先孵出的 2 只雏鸟体重显著高于后孵出的 3 只雏鸟, 两个等级内部差异并不显著。说明荒漠伯劳的异步孵化程度较高, 但雏鸟最初的身体等级差异并不是绝对递减的, 而是表现为两个有差异的等级集体。雏鸟出飞时的体重趋势与此大致保持一致, 却有明显减弱的状况, 表现为不同孵出顺序雏鸟的预计出飞体重差异不显著。

争夺巢内的有利位置也会消耗较多的精力及能量 (Bengtsson et al. 1983, Rebecca et al. 1997)。在后期亲本抚育过程中, 亲鸟选择固定的访巢及递食位置, 饥饿的雏鸟竞争最佳获食位置, 而不太饥饿的雏鸟降低乞食强度、不去竞争有利位置, 从而节约能量, 使得食物可以在巢内均等分配, 所以不同孵出顺序雏鸟的体重生长率并无明显差异。这或许是荒漠伯劳雏

表 5 最后一只雏鸟孵出时不同孵出  
顺序雏鸟的平均体重 (g)

Table 5 Average body weight of different hatching  
order when the last nestling was hatched

孵出顺序 Hatching order	样本量 Sample size (n)	体重 Body weight (g)	
		平均 Average	标准差 Standard deviation (SD)
1	24	4.74	0.73
2	24	4.30	0.81
3	22	3.96	0.78
4	15	3.63	0.82
5	7	3.41	0.76

鸟同胞竞争较弱的一个合理解释, 但无法量化是这种解释的一大缺陷。

固定的递食位置会激化巢内的同胞竞争 (Mcrae et al. 1993, Kacelnik et al. 1995)。但荒漠伯劳雏鸟不同孵出顺序与占据巢中有利位置、获食率无显著相关性, 与雏鸟体重增长率亦无相关性, 同胞竞争并不激烈, 且具有较高的出飞率 (96.53%, 本研究结果)。基于以上的分析, 我们认为虽然荒漠伯劳具有较高的异步孵化程度, 但却并未伴随着激烈的同胞竞争, 这可能主要得益于繁殖地短期内丰富的食物资源以及雏鸟对于乞食投入和获食收益之间潜在的权衡。

**致谢** 感谢丁励博士在数据处理以及写作方面给予的帮助, 感谢甘肃安西极旱荒漠国家级自然保护区的工作人员对于本研究给予的场地支持及研究过程中的帮助。

## 参 考 文 献

- Anderson D J. 1989. The role of hatching asynchrony in siblicidal brood reduction of two booby species. *Behavioral Ecology & Sociobiology*, 25(5): 363–368.
- Bachman G C, Chappell M A. 1998. The energetic cost of begging behaviour in nestling house wrens. *Animal Behaviour*, 55(6): 1607–1618.
- Badyaev A V. 1997. Altitudinal variation in sexual dimorphism: a new pattern and alternative hypotheses. *Behavioral Ecology*, 8(6): 675–690.
- Bengtsson H, Rydén O. 1983. Parental feeding rate in relation to

- begging behavior in asynchronously hatched broods of the great tit *Parus major*: An Experimental Study. *Behavioral Ecology & Sociobiology*, 12(6): 243–251.
- Best L B. 1977. Patterns of feeding field sparrow young. *Wilson Bulletin*, 89(4): 625–627.
- Bryant D M, Tatner P. 1990. Hatching asynchrony, sibling competition and siblicide in nestling birds: Studies of swiftlets and bee-eaters. *Animal Behaviour*, 39(4): 657–671.
- Budden A E, Wright J. 2001. Begging in nestling birds // Nolan V. *Current Ornithology: volume 16*. New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 83–118.
- Drummond H, González E, Osorno J L. 1986. Parent-offspring cooperation in the blue-footed booby (*Sula nebouxi*): social roles in infanticidal brood reduction. *Behavioral Ecology & Sociobiology*, 19(5): 365–372.
- Kacelnik A, Cotton P A, Stirling L, et al. 1995. Food allocation among nestling starlings: Sibling competition and the scope of parental choice. *Proceedings of the Royal Society of London*, 259(1356): 259–263.
- Khayutin S N. 1985. Sensory factors in the behavioral ontogeny of altricial birds. *Advances in the Study of Behavior*, 15(5): 105–152.
- Kilner R M. 2002. Sex differences in canary (*Serinus canaria*) provisioning rules. *Behavioral Ecology & Sociobiology*, 52(5): 400–407.
- Kölliker M, Richner H, Werner I, et al. 1998. Begging signals and biparental care: nestling choice between parental feeding locations. *Animal Behaviour*, 55(1): 215–222.
- Lack D. 1947. The significance of clutch-size in the Partridge (*Perdix perdix*). *Journal of Animal Ecology*, 16(1): 19–25.
- Leonard M, Horn A. 1996. Provisioning rules in tree swallows. *Behavioral Ecology & Sociobiology*, 38(5): 341–347.
- Leonard M L, Horn A G, Gozna A, et al. 2000. Brood size and begging intensity in nestling birds. *Behavioral Ecology*, 11(6): 196–201.
- Magrath R D. 1990. Hatching asynchrony in altricial birds. *Biological Reviews*, 65(4): 587–622.
- Mcrae S B, Weatherhead P J, Montgomerie R. 1993. American robin nestlings compete by jockeying for position. *Behavioral Ecology & Sociobiology*, 33(2): 101–106.
- Nolan V. 1978. *The Ecology and Behavior of the Prairie Warbler Dendroica discolor*. USA: American Ornithological Society Press, 1–595.
- Ostreiher R. 2001. The importance of nestling location for obtaining food in open cup-nests. *Behavioral Ecology & Sociobiology*,

- 49(5): 340–347.
- Rebecca K, Rufus A J. 1997. Begging the question: are offspring solicitation behaviours signals of need? *Trends in Ecology & Evolution*, 12(1): 11–15.
- Ricklefs R E. 1967. A graphical method of fitting equations to growth curves. *Ecology*, 48(6): 978–983.
- Rodriguezgirones M A, Enquist M, Lachmann M. 2001. Role of begging and sibling competition in foraging strategies of nestlings. *Animal Behaviour*, 61(4): 733–745.
- Royle N J. 2013. An introduction to behavioural ecology. *Animal Behaviour*, 85(3): 686–687.
- Rydén O, Bengtsson H. 2010. Differential begging and locomotory behaviour by early and late hatched nestlings affecting the distribution of food in asynchronously hatched broods of altricial birds. *Ethology*, 53(3): 209–224.
- Slagsvold T. 1997. Brood division in birds in relation to offspring size: sibling rivalry and parental control. *Animal Behaviour*, 54(6): 1357–1368.
- 刘方庆. 2016. 荒漠伯劳繁殖生态——卵大小、亲本投入及婚外父权. 兰州: 兰州大学硕士学位论文.
- 刘迺发, 杨曾武. 2006. 甘肃安西极旱荒漠国家级自然保护区二期综合科学考察. 兰州: 兰州大学出版社.