

# 杂色山雀亲代喂食与子代乞食间的行为

李 静 殷江霞 尹黎献 李 乐 常 鹏 万冬梅\*

辽宁大学生命科学院 辽宁省动物资源与疫病防治重点实验室 沈阳 110036

**摘要:**在育雏期,晚成鸟的子代一般都是由双亲共同来抚育,子代为了更好地存活,会用自己的方式竞争获得更多的食物和更好的生存空间,同时亲代也会根据子代的乞食信号来分配食物。2011年3~7月采用针孔摄像技术录制了杂色山雀(*Parus varius*)育雏期巢内亲代与子代间的行为,统计了亲鸟站位、雏鸟站位、雏鸟乞食强度及亲鸟的喂食情况等数据。分析结果表明:(1)雌雄亲鸟在巢中的站位各有特点,雄鸟在整个育雏期都喜欢站在距离巢口较近的位置;雌鸟站位不太固定,前期离巢口相对较远,中期和后期离巢口相对较近;(2)雏鸟离亲鸟越近,乞食强度越大,获得食物的机会就越多;离亲鸟越远的雏鸟越不爱乞食,所以站位对雏鸟的食物获得影响最大;(3)雌鸟承担主要的育雏任务,喂食频率远大于雄鸟;(4)育雏期的不同阶段雏鸟乞食强度、亲鸟喂食频率变化很大:中期雏鸟乞食强度最大,亲鸟喂食频率最高,后期雏鸟乞食强度最弱;(5)整个育雏期雌性亲本没有表现出明显的偏爱行为,但雄性亲本在中、后期更偏爱体型大的雏鸟。可见杂色山雀子代的行为和体型大小影响着亲代的食物分配,亲代也会根据雏鸟日龄调整站位和喂食行为。

**关键词:**杂色山雀;乞食行为;食物分配;亲代偏爱;喂食频率

中图分类号:Q958 文献标识码:A 文章编号:0250-3263(2012)04-19-09

## The Behavior of Parental Feeding and Offspring Begging by *Parus varius*

LI Jing YIN Jiang-Xia YIN Li-Xian LI Le CHANG Peng WAN Dong-Mei\*

Department of Life Science, Liaoning University, Key Laboratory of Animal Resource and Epidemic Disease Prevention, Liaoning Province, Shenyang 110036, China

**Abstract:** Nestlings raised by parent compete for food or for better position in the nest to get the best chance of survive. Meanwhile, parents deliver food by the begging signal of nestlings. To investigate the behavior of parent-nestling we video recorded the position of parents and each nestlings, begging intensity, feeding frequency of each nestlings in 10 broods of the *Parus varius* from March to July in 2011. Our results showed that: (1) paternal and maternal adults took a different position when they deliver food. Paternal adults preferred to position near the nest entrance. In contrast, maternal adults changed their position, they stood far away from the nest entrance in the early stage and moved close to the entrance in the mid and late stage; (2) nestlings that were closer to parents begged more intensely and had a higher probability of receiving food; nestlings farther from parents begged less. Therefore, position of the nestlings had greatly influence on the food receiving; (3) females delivered food with a significantly higher frequency than males; (4) the begging intensity was varied at different nest stage, higher in the earlier and lower in the later period; (5) females showed no preference on the size of nestlings, whereas males preferentially provided food for the largest-sized

**基金项目** 国家自然科学基金项目(No. 31071927, 31100271);

\* 通讯作者, E-mail: wandongmei@lnu.edu.cn;

**第一作者介绍** 李静,女,硕士研究生;研究方向:鸟类学;E-mail: jingjing\_lijing@yahoo.com.cn。

收稿日期:2012-01-16,修回日期:2012-04-19

nestlings. The food-distribution pattern in *P. varius* was determined by nestling behavior and body size, and parents also adjusted their positions to deliver food as the nestlings growing.

**Key words:** *Parus varius*; Beg behavior; Food distribution; Parentally biased favouritism; Feeding frequency

大多数鸟类存活下来都要经历一个较高的死亡率的过程,不同的选择压力对雏鸟的存活有制约作用,但目前在这方面的研究中很少关注育雏期雏鸟的生长情况<sup>[1]</sup>。亲代子代间的相互作用可能会影响雏鸟能否成功出飞,进而影响子代生存<sup>[2]</sup>。雏鸟为了能够获得更多的食物,会通过喙张开的大小、脖子伸长度、站位变化、乞食时间长短等多种乞食行为来吸引亲代注意以竞争食物<sup>[3-6]</sup>,如通过大声乞食、攀爬竞争抢占优势站位等行为获取食物<sup>[7]</sup>,而且雏鸟还会根据竞争激烈的程度,改变自己的乞食行为,从而获取亲代的注意<sup>[8]</sup>。雏鸟乞食强度的差异会对亲鸟的喂食偏好造成影响,这种诚实的乞食信号会导致亲鸟忽略掉其他因素,直接优先喂食给表现出最明显饥饿状态的个体<sup>[2,9]</sup>。另外,研究还发现,亲鸟站位甚至会影响到巢中雏鸟的站位,如大山雀(*Parus major*)的亲鸟各自喜爱喂食巢边固定位置的雏鸟,迫使雏鸟去选择“父亲”或者“母亲”<sup>[10]</sup>。其实雏鸟之间这些竞争行为也是其合作的一个标志。虽然不同个体会采用独特的发声方式来吸引亲鸟喂食,但是由于雏鸟几乎是在同一时间发出乞食声音,这样就可通过减少带宽、增加音量的方式吸引亲鸟注意,从而表现出合作<sup>[11]</sup>。另外,不同性别的雏鸟发出的声音会有一定差异,亲鸟据此可以识别“儿子”和“女儿”,这种识别方式导致了双亲对雏鸟性别的喂食偏爱,针对这种偏爱,雏鸟会采取混淆彼此声音以迷惑亲鸟的策略来获取更多的食物,这也是雏鸟间合作的一种体现<sup>[12]</sup>。

“性别分配”理论认为,由于外在条件、遗传因素引起的雏鸟在生理或者是体型上的差异,会使亲鸟在对其生殖投入上存在差别。对于雌雄亲鸟的喂食偏好,有的对雏鸟体型大小有所选择,有的对雏鸟的性别有所选择,但对不同鸟种的研究结果大相径庭<sup>[13-14]</sup>。例如在欧

亚鸫(*Erithacus rubecula*)的研究中发现,为了减少潜在的配偶竞争者,雄性亲鸟会选择喂食给“女儿”,因为喂食“女儿”比喂食“儿子”更有益<sup>[15-16]</sup>;青山雀(*Cyanistes caeruleus*)的双亲多喂食距自己较近的雏鸟,而且雌鸟倾向喂食体型小的雏鸟<sup>[17]</sup>,正因为亲鸟在喂食时对雏鸟的性状有不同的喜好,最终产生了偏爱<sup>[18]</sup>。以上探讨的喂食行为模式,多是通过人为操纵实验得出的结论,实验者或者操纵巢中雏鸟数量以改变巢内需求状况<sup>[6]</sup>,或者操纵巢中部分雏鸟的饥饿度,以此来检测雏鸟的乞食行为与亲鸟喂食间的关系<sup>[17]</sup>。

国内的相关研究主要是集中在通过焦点动物取样法、完全记录法或扫描取样法等方法进行亲代的育雏行为观察<sup>[19-21]</sup>、雏鸟的生长发育特征<sup>[22-24]</sup>以及出飞后雏鸟行为<sup>[25]</sup>等的描述。尚未见运用针孔摄像技术对巢箱进行全天候的录像跟踪来收集数据,进而相对精确、深入地探讨亲代和子代间如何交流方面的研究。杂色山雀(*P. varius*)为狭域分布、雌雄同色同型的社会性单配制小型森林洞巢鸟类,雏鸟晚成,迄今还无人涉猎其自然状态下育雏期亲鸟和雏鸟间的行为交流。为此我们通过悬挂人工巢箱,于2011年3~7月对杂色山雀育雏期巢箱中行为进行了针孔摄像,并通过录像回放的方式统计分析杂色山雀双亲和子代间的不同行为表现及彼此间的交流情况,以期为社会性单配制鸟类的亲子交流理论的完善提供参考和依据。

## 1 研究地区与研究方法

**1.1 研究地区** 研究地点位于辽宁省大连市仙人洞国家级自然保护区,该保护区南濒黄海,北靠千山,地理坐标为东经 122°53'24" ~ 123°03'30",北纬 39°54'00" ~ 40°03'00",海拔 200 ~ 600 m,因该保护区濒临黄海,夏季受海洋性季风影响,多为东南风,冬季多为西北风。四季温

和,雨热同季,光照和降雨集中,并具有一定的海洋性气候特点。属暖温带湿润季风气候区,植物资源丰富多样,共有维管束植物 108 科 399 属 831 种,其中木本植物 192 种,草本植物 639 种,苔藓植物 140 种,真菌类植物 67 种,地衣植物 66 种,为杂色山雀提供了丰富的食物和巢材资源<sup>[26]</sup>。

**1.2 野外工作** 2011 年 3 月开始对巢箱进行监测,每 7 d 一次,若观察到巢箱底部出现巢材,则每隔 1 d 观察一次,对有卵的巢箱每天观察并确认亲鸟身份,记录雏鸟孵化时间。将雏鸟出生日期定义为 1 日龄,为了方便区分每只雏鸟,用染料在雏鸟头部进行独特标识。

采用针孔摄像技术,将针孔摄像头悬挂于人工巢箱顶部,利用无线影音接收机进行接收,整个录像过程都用蓄电池进行供电。每次录像归来及时将一天录像结果导入电脑或者刻录成光盘。共录制了 10 巢杂色山雀的巢中行为。排除被蛇吃、游客干扰等未能成功繁殖的巢箱,有 7 巢完整的录像数据,所有的分析都基于这 7 巢的数据。每巢雏鸟为 4~7 只,平均 $(5.29 \pm 1.07)$ 只( $n=7$ )。将育雏期划分为 3 个时期,分别为前期(1~5 日龄)、中期(6~10 日龄)和后期(11~出飞日龄),雏鸟大致在 17 日龄左右出飞。每个时期至少录制一次,若因意外情况导致录像时长不足,则进行补录。每巢的录像天数为 3~5 d,平均为 $(4.57 \pm 0.54)$  d。每日录像时间为 7:00~17:00 时,每巢录像时长为 35~50 h,平均为 $(40.86 \pm 5.81)$  h。7 巢全部录像时长包括育雏前期 104.5 h,中期 83.5 h,后期 110 h。

每次录像时用电子秤测量雏鸟体重(精确度 0.01 g),然后根据巢中雏鸟的体重情况人为地将雏鸟的重量划分为大、中、小 3 个梯度。一般每巢中最大、最小 2 个极端雏鸟体重相差不到 2 g,因此以每相差 0.6 g 左右为一个梯度,但有些巢箱会有例外,2 个梯度之间相差很大,将根据具体情况而定。例如,有些巢里会有 1 只或者 2 只雏鸟体重特别大或者特别小,可以将这些雏鸟直接划入最大或者最小的组内,然

后其他的雏鸟再根据规则划分。

**1.3 录像数据收集** 把录像导入电脑中反复观看,根据雏鸟头部染料颜色和形状的差异来区分各雏鸟,并记录如下数据:亲鸟站位,雏鸟站位,雌雄亲鸟各自喂食次数和雏鸟的乞食强度。

雏鸟站位:参照 Dickens 等<sup>[27]</sup>的研究方法将圆形的鸟巢划分为 5 个区域,其中黑点代表喂食亲鸟喙的位置,离喂食亲鸟喙最近的位置定义为 1,最远的位置定义为 5,中心的位置定义为 3,1 的两侧为 2,5 的两侧为 4。外围的 6 个部分间的夹角均为 60°(图 1)。

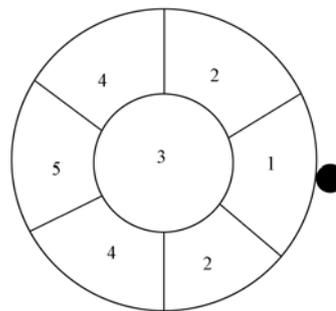


图 1 雏鸟站位分布

Fig. 1 The position of nestlings

黑点代表喂食亲鸟喙位置。

The black dot represents feeding beak of parent birds.

亲鸟站位:即亲鸟喂食时的站位。其中白色圆圈代表巢口位置,巢口的位置定义为 0°,从巢口开始,每 30°为一个区域。共划分 6 个区域,即 1(0°~30°)、2(30°~60°)、3(60°~90°)、4(90°~120°)、5(120°~150°)、6(150°~180°),以 0°~180°为中轴两端对称排列(图 2)。

雏鸟乞食强度:根据雏鸟的脖子伸长度和喙张开的大小将雏鸟的乞食强度分为 5 个等级:0 = 安静,未张嘴; I = 微张嘴,嘴微张仅见狭窄开口; II = 持续张嘴颈部未完全伸直; III = 持续张嘴颈部完全伸直; IV = 持续张嘴颈部完全伸直且有鼓动翅膀等动作。

亲鸟喂食频率:通过彩色脚环区分雌雄亲鸟,分别统计雌雄双亲每日对各只雏鸟的喂食次数。

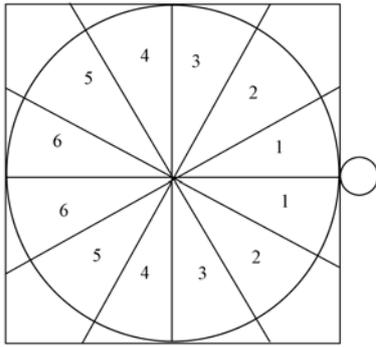


图 2 亲鸟站位分布

Fig.2 The position of parents

白色小圆圈代表巢口位置。

White small circle represents the nest entrance.

**1.4 数据处理** 利用统计软件 SPSS (version 17.0) 执行数据统计与分析。采用配对样本 *t*-检验分析雌雄亲代间喂食差异, 并通过配对样本 *t*-检验分析不同时期每只亲鸟喂食次数差异, 通过多个相关样本检验检测亲本对雏鸟体型大小有无喂食偏爱, 输入的顺序为小、中、大。显著水平:  $P < 0.05$  表示差异显著,  $P < 0.01$  表示差异极显著。

## 2 结果与分析

**2.1 亲鸟站位** 杂色山雀亲鸟站位情况见图 3。在整个育雏期, 雄鸟的站位主要以 1、2 号位置为主, 占总站位数的 60.00%; 6 号位置的站位比例最低, 并且随着雏鸟日龄的增长逐渐减少, 育雏前期 6 号位占 4.20%, 到后期甚至降为 0。3、4、5 号站位比例相对比较稳定, 均为 12.75% 左右。结果显示, 在整个育雏期雄鸟都喜欢站在距离巢口较近的位置来喂食雏鸟。

雌鸟在育雏的前、中、后期站位有很大变化。前期站位离巢口相对较远, 中期和后期站位离巢口相对较近。各站位分布比例为: 前期 1 号站位仅占 0.51%, 5、6 号站位为 19.90%; 后期 1 号站位增长到 18.30%, 5、6 号站位减少到 0; 前期和中期雌鸟在 2、4 号站位比例很大, 达 79.06%; 到后期, 4 号站位由前期的 34.69% 降到 15.32%, 2 号站位则由 33.16% 增长到 46.81%。随着雏鸟日龄的增长, 1、2、3 号

站位逐渐增多, 4、5、6 号站位逐渐减少, 也就是说随着育雏期的延长雌鸟的站位距离巢口越来越远。

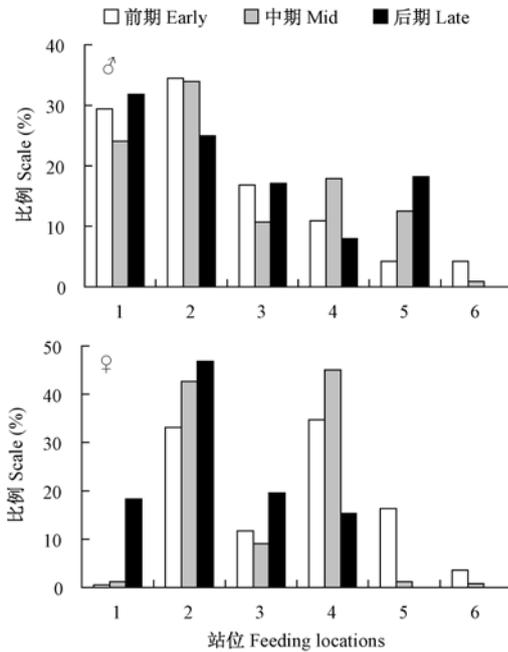


图 3 育雏期雌雄亲鸟的站位变化

Fig.3 The position variation of male and female in different nestling stages

**2.2 雏鸟站位** 为了研究雏鸟站位、乞食与亲鸟喂食之间的关系, 将雏鸟分为 3 种状态: 乞食获得食物, 乞食未获得食物, 未乞食。在育雏的 3 个阶段, 其共同规律是距离亲鸟越远, 雏鸟获得食物的比例越小; 距离亲鸟越远, 未乞食的雏鸟占的比例越大(图 4)。

**2.3 雏鸟乞食强度** 在育雏期的不同阶段, 雏鸟乞食强度的变化见图 5, 纵坐标代表各时期不同乞食强度所占比例。可以明显地看出, 前期以乞食强度 II、III 为主, 占总乞食的 84.35%; 中期乞食强度 IV 有所增加, 由前期的 7.65% 增加到 20.99%; 后期以乞食强度 II 为主, 占总乞食的 61.75%。也就是说中期雏鸟乞食强度最激烈, 后期乞食强度最弱。由于中期乞食强度都很大, 所以乞食强度为 I 的雏鸟获得食物的概率为 0(图 6), 乞食强度为 II 的雏鸟获得食物的概率也很低, 仅为 5.52%, 只

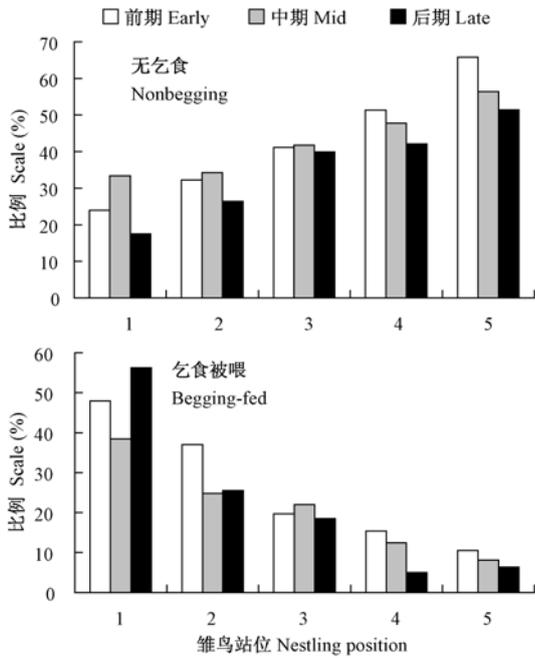


图 4 雏鸟站位与乞食及获得食物间的关系  
 Fig. 4 The relationship between positions and food receiving of nestlings

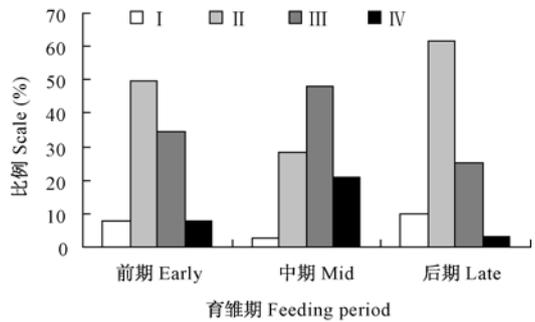


图 5 不同的乞食强度在育雏期不同阶段所占的比例  
 Fig. 5 The begging intensity in different nestling stages

有乞食强度为 III、IV 的雏鸟才有机会获得食物。

将雏鸟分为乞食获得食物和乞食未获得食物两类,如图 6 所示,横坐标代表乞食强度,纵坐标代表每个乞食强度雏鸟获得食物的比例。可以看出 3 个时期都是随着乞食强度的增大,雏鸟获得食物的机会增多。

**2.4 亲鸟喂食频率** 育雏期亲鸟的喂食频率见图 7。7 巢数据中有 1 巢在中期和后期的时候父本不在了,分析时未包含其数据。对雌雄

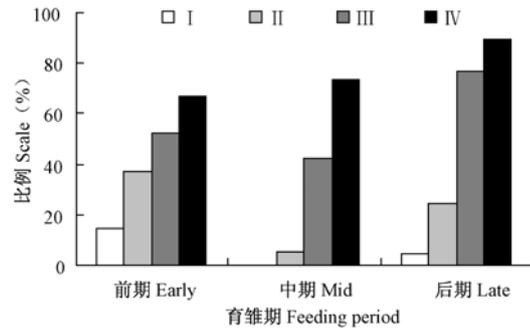


图 6 育雏期雏鸟的乞食强度与获得食物的关系  
 Fig. 6 The relationship between begging intensity and food taken of nestlings in different nestling stages

亲鸟喂食次数进行配对样本 *t*-检验,雌鸟喂食次数明显大于雄鸟 ( $t = 4.404, df = 18, P = 0.000$ ),说明杂色山雀的雌鸟在育雏期担任主要的喂食任务。对杂色山雀亲鸟在各个时期喂食频率进行配对样本 *t*-检验,结果显示,雌性亲鸟喂食频率(前期-中期  $t = -4.657, df = 6, P = 0.003$ )和雄性亲鸟喂食频率(前期-中期  $t = -3.136, df = 5, P = 0.026$ )以及双亲合并后共同的喂食频率(前期-中期  $t = -3.833, df = 5, P = 0.012$ )都是前期与中期差异显著,亲鸟中期喂食频率明显高于前期,而后期喂食频率与前期和中期相比差异均不显著。

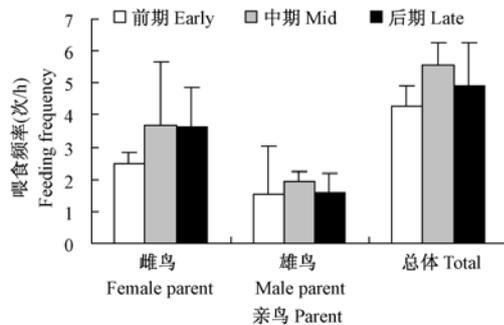


图 7 育雏期亲鸟的喂食频率  
 Fig. 7 Feeding frequency of parents in nestling period

**2.5 亲代偏爱** 在研究各雏鸟之间通过乞食行为来竞争食物过程中,发现双亲在喂食过程中对雏鸟的大小(主要依据体重大小)会有所偏爱(图 8)。雄鸟在中期和后期都有偏爱大的雏鸟的倾向,雌鸟在后期有偏爱小的雏鸟的倾

向;但随后通过多个相关样本检验,结果却显示只有雄鸟在中、后期表现出了明显地偏爱大的雏鸟,其他时期双亲均未表现出明显的偏爱(表1)。

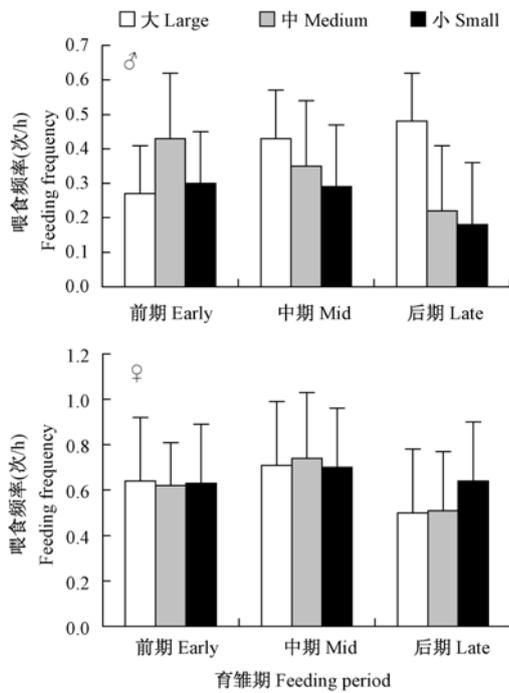


图8 亲代喂食频率与雏鸟大小间的关系  
Fig. 8 The relationship between feeding frequency by parent and nestling size

表1 杂色山雀双亲对大、中、小3类雏鸟喂食次数多个相关样本检验

Table 1 Test for several related samples of the number of feeds distributed to the largest, the medium-sized, and the smallest nestlings by male and female *Parus varius*

亲本 Parent	时期 Period	自由度 Degree of freedom <i>df</i>	样本数 Sample size <i>n</i>	卡方值 Chi-Square	P 值 P value
雄鸟 Female parent	前期 Early	2	5	0.400	0.819
	中期 Mid	2	6	8.087	0.018 *
	后期 Late	2	6	6.909	0.032 *
雌鸟 Male parent	前期 Early	2	5	1.200	0.549
	中期 Mid	2	6	0.737	0.692
	后期 Late	2	6	2.333	0.311

\*  $P < 0.05$

一般认为雏鸟主要是通过声音和行为向成鸟传达需求信息,通过乞食行为来反映其饥饿程度、告知亲鸟其营养需求<sup>[28]</sup>。适当延长乞食时间、占据有利的巢中位置,都有助于雏鸟获得

### 3 讨论

本研究显示,杂色山雀雌雄亲鸟在巢中各有自己相对固定的站位,雄鸟在整个育雏期多站在距离巢口较近的位置;雌鸟前期站位离巢口相对较远,中期和后期站位离巢口则较近。结合野外观察数据我们分析可能的原因是:在整个育雏期,雄鸟都是以带回食物为主,前期常常仅是将食物直接在巢口递给巢中的雌鸟,由雌鸟来喂食,中期和后期除外出觅食外,也不需要再进行巢窝清理等工作,所以在巢中的停留时间很短,喂食结束随即飞走,站在离巢口较近的位置可以方便进出,节省能量;另外我们还发现,雄鸟警惕性非常高,稍有动静就迅速离巢,所以离巢口较近的站位也可能是出于安全性的考虑。而雌鸟则不同,除了喂食任务之外,还要负责初期的暖雏和清理巢窝等工作,所以前期雌鸟很少站在1号位置,主要是为了顺利地接到雄鸟从巢口递来的食物;到了中、后期,雌鸟不需要再进行辅助喂食的工作,就选择了一个比较折中的位置,即巢的中部偏前,这样既兼顾了巢箱整理工作,又减少了出入巢箱和在巢箱中移动的能量消耗,还能有效地观察巢箱外的动静。

食物<sup>[29]</sup>。本研究显示,杂色山雀双亲会根据雏鸟的乞食强度和与自己的距离来分配食物,乞食强度越大,离亲鸟越近,获得食物的机会越多。在育雏期的不同阶段雏鸟的乞食强度有很

大差异,育雏前期雏鸟较小较弱,而且尚未睁开眼睛,乞食强度均处于比较低的水平,以强度Ⅱ为主;育雏中期乞食强度加大,以强度Ⅲ为主,强度Ⅳ所占的比例开始增加;随着日龄的继续增大,雏鸟的乞食强度越来越弱,又退回到强度Ⅱ为主。导致这种现象的原因,可能是随着日龄的增长,雏鸟逐渐地了解了亲代的喂食习惯,会根据具体情况来调节乞食强度,占据有利的位置。如果并不饥饿,或者清楚获得食物的机会小,雏鸟会选择乞食,或者非常弱的乞食,以减少能量消耗。距离亲鸟远的雏鸟乞食强度较小甚至不乞食,可能因为它们并不饥饿,所以乞食强度弱,也不积极攀爬占据有利位置;也可能是由于距离亲鸟远的雏鸟清楚自己所在的位置获得食物的几率比较小,若要一定获得食物需要很强的乞食强度,因此为了节约能量所以选择不乞食。

雏鸟的日龄是影响亲鸟对食物选择的主要因素,也间接地影响亲鸟的喂食行为<sup>[30]</sup>,亲鸟会依照雏鸟的日龄来调整食物种类和喂食频率<sup>[31]</sup>。雏鸟的日龄还会影响亲鸟的喂食时间长短,日龄较小时喂食时间长,随着日龄的增大,喂食时间也会缩短<sup>[32]</sup>。杂色山雀双亲的喂食频率随着雏鸟日龄的增长而变化明显。从录像观测中发现,育雏期前期亲鸟喂食次数少,喂食时间比较长,并且会选择小的食物来喂食。因为前期雏鸟较小,需要食物量也少,另外太大的食物会很难吞食下去,当咽不下去时亲鸟还要重新叼出来再次喂食,浪费时间,所以选择较小的食物喂食也是亲鸟节省能量的一个策略。前期亲鸟入巢后并不立即喂食,而是观察一下再喂食,因此喂食时间相对比较长。到育雏中期雏鸟身体快速成长,需要的食物量也迅速增多,每次喂食多些,可以延长下次喂食的时间,同时还可以减少频繁外出觅食的体力消耗<sup>[28]</sup>,因此中期亲鸟喂食频率明显增加,每次喂食的食物量和食物种类也在增多。育雏后期,雏鸟的体质量与各外部器官基本呈较慢增长或平衡状态<sup>[33]</sup>,此时亲鸟的喂食频率开始有所减少,可能是为了雏鸟出飞作准备。

很多研究都显示,雏鸟的体型大小会影响亲代喂食行为,不同的鸟种会表现出不同的偏爱或者无偏爱。如斑胸草雀(*Taeniopygia guttata*)雄性亲鸟会选择喂食体型大的、颜色较鲜艳的雏鸟,而雏鸟体型的大小与颜色的鲜艳度却不会影响雌鸟的喂食行为<sup>[34]</sup>;绿背山雀(*P. monticolus*)雄性亲鸟偏爱喂养大型或中型的雏鸟,雌性亲鸟并未表现出偏爱行为<sup>[35]</sup>;青山雀的雄性亲鸟偏爱喂养大的雏鸟,雌性亲鸟更愿意喂养小的雏鸟<sup>[17]</sup>;双色树燕(*Tachycineta bicolor*)的雏鸟体型大小并不影响双亲的喂食偏爱<sup>[36]</sup>。我们的研究显示,杂色山雀雌性亲鸟在3个阶段中均未表现出明显的偏爱行为;但雄性亲鸟在中、后期表现出了明显偏爱体型大的雏鸟。

亲鸟喂食的过程就是自身能量和时间的消耗。Nicholas 等人<sup>[37]</sup>通过对壮丽细尾鹈鹕(*Malurus cyaneus*)的研究,发现亲代间或许存在着互补的关系,雌鸟喂食次数多,雄鸟喂食次数少,反之亦然。在本研究中也发现,杂色山雀雄性亲鸟喂食频率远少于雌性亲鸟喂食频率。在其他的雀形目鸟类中也发现类似的现象,如家麻雀(*Passer domesticus*)<sup>[38]</sup>的雌鸟喂食次数多于雄鸟,但绿背山雀<sup>[35]</sup>和青山雀<sup>[39]</sup>正好相反,雄鸟喂食次数多于雌鸟。在没有外界因素干扰的情况下,无论哪只亲本承担主要育雏责任,都不会影响子代的成功出飞<sup>[37,40]</sup>,但这种现象或许决定哪个亲本在配偶选择中起主要作用。已有很多研究发现小型鸟有着较高比例的婚外配<sup>[41-42]</sup>,婚外配现象可能会成为影响亲代行为很重要的一个因素,对于雌性亲鸟承担主要喂食责任的杂色山雀就有着很高的婚外配比例,我们随机选择了10巢便于录像的杂色山雀,其中9巢收集到了雏鸟血样(1窝雏鸟被蛇吃,没取到血样),9巢中7巢有婚外父权现象,在58只雏鸟中有26只是婚外配的子代,婚外子代比例高达44.83%。然而像绿背山雀这种以雄性亲鸟为主要喂食承担者的鸟类中,虽然也存在着婚外配,但婚外子代比例仅为6.78%<sup>[35]</sup>。因此高比例的婚外父权现象可能

可以帮助我们解释杂色山雀配偶雄性的喂食频率为何少于雌性,但还需要更多的证据。

**封面照片** 张明 2010 年 10 月摄于辽宁本溪。

**致谢** 实验过程中承蒙辽宁仙人洞国家级自然保护区领导及相关工作人员的大力支持与帮助,特此致谢。

## 参 考 文 献

- [ 1 ] Mulard H, Danchin É. The role of parent-offspring interactions during and after fledging in the Black-legged Kittiwake. *Behavioural Processes*, 2008, 79(1): 1–6.
- [ 2 ] Dreiss A, Lahlah N, Roulin A. How siblings adjust sib-sib communication and begging signals to each other. *Animal Behaviour*, 2010, 80(6): 1049–1055.
- [ 3 ] Trivers R L. Parent-offspring conflict. *American Zoologist*, 1974, 14(1): 249–264.
- [ 4 ] Kilner R, Johnstone R A. Begging the question: are offspring solicitation behaviors signals of need? *Trends in Ecology and Evolution*, 1997, 12(1): 11–15.
- [ 5 ] Mock D W, Parker G A. *The Evolution of Sibling Rivalry*. Oxford: Oxford University Press, 1997.
- [ 6 ] Kilner R M, Noble D G, Davies N B. Signals of need in parent-offspring communication and their exploitation by the common cuckoo. *Nature*, 1999, 397(6721): 667–672.
- [ 7 ] Ellis J M S, Langen T A, Berg E C. Signalling for food and sex? Begging by reproductive female white-throated magpie-jays. *Animal Behaviour*, 2009, 78(3): 615–623.
- [ 8 ] Kim S Y, Noguera J C, Morales J, et al. The evolution of multicomponent begging display in gull chicks: sibling competition and genetic variability. *Animal Behaviour*, 2011, 82(1): 113–118.
- [ 9 ] Soler M, de Neve L, Roldán M, et al. Do great spotted cuckoo nestlings beg dishonestly? *Animal Behaviour*, 2012, 83(1): 163–169.
- [ 10 ] Tanner M, Kölliker M, Richner H. Differential food allocation by male and female great tit, *Parus major*, parents: are parents or offspring in control? *Animal Behaviour*, 2008, 75(4): 1563–1569.
- [ 11 ] Horn A G, Leonard M L. Acoustic interactions in broods of nestling birds (*Tachycineta bicolor*). *Journal of Comparative Psychology*, 2008, 122(3): 298–304.
- [ 12 ] McDonald P G, Ewen J G, Wright J. Brood sex ratio does not affect helper effort in a cooperative bird, despite extreme sex-biased dispersal. *Animal Behaviour*, 2010, 79(1): 243–250.
- [ 13 ] Trivers R L, Willard D E. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science*, 1973, 179(4068): 90–92.
- [ 14 ] Slagsvold T, Amundsen T, Dale S. Selection by sexual conflict for evenly spaced offspring in blue tits. *Nature*, 1994, 370(6485): 136–138.
- [ 15 ] Harper D G C. Brood division in robins. *Animal Behaviour*, 1985, 33(2): 466–480.
- [ 16 ] Slagsvold T. Brood division in birds in relation to offspring size: Sibling rivalry and parental control. *Animal Behaviour*, 1997, 54(6): 1357–1368.
- [ 17 ] Dickens M, Hartley I R. Differences in parental food allocation rules: evidence for sexual conflict in the blue tit? *Behavioral Ecology*, 2007, 18(4): 674–679.
- [ 18 ] Parker G A. Models of parent-offspring conflict. V. Effects of the behaviour of the two parents. *Animal Behaviour*, 1985, 33(2): 519–533.
- [ 19 ] 官天培, 胡婧, 周昭敏, 等. 棕背伯劳的育雏行为. *西华师范大学学报: 自然科学版*, 2006, 27(2): 167–169.
- [ 20 ] 周友兵, 张璟霞, 胡锦鑫, 等. 小灰山椒鸟的育雏行为. *生物学通报*, 2005, 40(3): 24–25.
- [ 21 ] 张顺楠, 刘鹏, 赵文阁, 等. 红尾伯劳的育雏行为及雏鸟生长. *哈尔滨师范大学自然科学学报*, 2008, 24(1): 83–86.
- [ 22 ] 范喜顺. 荒漠伯劳的繁殖及雏鸟生长发育. *动物学杂志*, 2008, 43(4): 118–121.
- [ 23 ] 王众, 贾陈喜, 孙悦华. 中杜鹃寄生繁殖及雏鸟生长一例. *动物学杂志*, 2004, 39(1): 103–105.
- [ 24 ] 于国海, 乔桂芬, 孙孝维, 等. 红颈苇鹀育雏行为及雏鸟发育观察. *吉林林业科技*, 2008, 37(2): 29–31.
- [ 25 ] 胡婧, 官天培, 周材权, 等. 棕背伯劳的雏鸟生长和出飞后行为发育的初步观察. *四川动物*, 2007, 26(1): 152–154.
- [ 26 ] 王鹏, 邱英杰. 辽宁仙人洞国家级自然保护区: 科学考察集. 北京: 中国林业出版社, 2002: 1–9.
- [ 27 ] Dickens M, Berridge D, Hartley I R. Biparental care and offspring begging strategies: Hungry nestling Blue Tits move towards the father. *Animal Behaviour*, 2008, 75(1): 167–174.
- [ 28 ] Jacot A, Valcu M, van Oers K, et al. Experimental nest site limitation affects reproductive strategies and parental investment in a hole-nesting passerine. *Animal Behaviour*, 2009, 77(5): 1075–1083.
- [ 29 ] Roulin A, Dreiss A, Fioravanti C, et al. Vocal sib-sib

- interactions: how siblings adjust signalling level to each other. *Animal Behaviour*, 2009, 77(3): 717–725.
- [30] Limmer B, Becker P H. Improvement in chick provisioning with parental experience in a seabird. *Animal Behaviour*, 2009, 77(5): 1095–1101.
- [31] Ros A F H, Fagundes T, Oliveira R F. Adjustment of brood size and androgen levels in a teleost species with exclusive male parental care. *Animal Behaviour*, 2009, 78(1): 25–33.
- [32] 金春日, 王爽, 万冬梅, 等. 杂色山雀的繁殖生态. *生态学杂志*, 2007, 6(12): 1988–1995.
- [33] Rehling A, Spiller I, Krause E T, et al. Flexibility in the duration of parental care: zebra finch parents respond to offspring needs. *Animal Behaviour*, 2012, 83(1): 35–39.
- [34] Levréro F, Durand L, Vignal C, et al. Begging calls support offspring individual identity and recognition by zebra finch parents. *Comptes Rendus Biologies*, 2009, 332(6): 579–589.
- [35] Shiao M T, Chuang M C, Wang Y. Differential food distribution by male and female green-backed tits (*Parus monticolus*) in relation to nestling size. *The Auk*, 2009, 126(4): 906–914.
- [36] Whittingham L A, Dunn P O, Clotfelter E D. Parental allocation of food to nestling tree swallows: the influence of nestling behaviour, sex and paternity. *Animal Behaviour*, 2003, 65(6): 1203–1210.
- [37] MacGregor N A, Cockburn A. Sex differences in parental response to begging nestlings in superb fairy-wrens. *Animal Behaviour*, 2002, 63(5): 923–932.
- [38] Ringsby T H, Torborg B, Saether B E, et al. Reproductive success and individual variation in feeding frequency of House Sparrows (*Passer domesticus*). *Journal of Ornithology*, 2009, 150(2): 469–481.
- [39] Greico F. Prey selection in blue tits *Parus caeruleus* as a response to food levels. *Acta Ornithologica*, 1999, 34(2): 199–203.
- [40] 苏循瑞. 山地次生林中大山雀窝卵数与繁殖成功的关系. 长春: 东北师范大学硕士学位论文, 2006: 9–36.
- [41] Slagsnold T. Brood division in birds in relation to offspring size: Sibling rivalry and parental control. *Animal Behaviour*, 1997, 54(6): 1357–1368.
- [42] Riley H T, Bryant D N, Carter R E, et al. Extra-pair fertilizations and paternity defence in House Martins, *Delichon urbica*. *Animal Behaviour*, 1995, 49(2): 495–509.