

两种雀形目鸟类的窝雏数处理实验：检验 Lack 假说

张晓爱，赵 亮，刘泽华，易现峰

(中国科学院西北高原生物研究所，西宁 810001)

摘要：于 1997~1999 年在位于青海省北部的中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站进行。选择地面筑巢的小云雀(*Alauda gulgula*)和灌丛筑巢的黄嘴朱顶雀(*Acanthis flavirostris*)为代表进行窝雏数处理实验。根据 Lack 假说的预报检验(1)常见窝卵数是否是最大生产力窝卵数；(2)窝雏数处理对雏鸟质量和亲鸟投入是否产生影响；(3)两种鸟的响应方式是否相同。其结果如下：①小云雀和黄嘴朱顶雀的常见窝卵数分别是 3 和 5 枚，年间变化不明显，用幼鸟出飞率作为生产力，两种鸟的扩增窝幼鸟出飞率下降，常见窝卵数(分布频率最高)等同于最大生产力窝卵数；②小云雀的幼鸟的生长参数不随窝雏数的改变而变化，而黄嘴朱顶雀有明显变化，说明窝雏数处理对后者幼鸟质量有明显影响。③用递食率作为亲鸟投资指标，小云雀亲鸟的递食率随窝雏数的增加而增加，但雏期不变；而黄嘴朱顶雀递食率不变，但雏期延长。④扩增窝雏数后，两种亲鸟表现出不同的响应方式，小云雀表现为提高单位时间递食次数，而黄嘴朱顶雀延长育幼时间。这两种方式不是通过影响雏鸟质量就是通过影响亲鸟存活率来降低子代和亲代的适合度。结果支持了自然选择将窝卵数调节到亲鸟能喂活最大数量子代的限度，即常见窝卵数就是最大生产力窝卵数的 Lack 假说。

关键词：雀形目鸟；窝雏数；处理；进化；Lack 假说

Manipulating brood size experiments of two species passerine birds——Testing Lack’s hypothesis

ZHANG Xiao-Ai, ZHAO Liang, LIU Ze-Hua, LI Lai-Xing (Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining, 810001). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(4): 657~664.

Abstract: The experiments were carried out at Haibei Alpine Meadow Ecological Research Station, the Chinese academy of science, in northern Qinghai province from 1997 to 1999. Through experimentally manipulating brood size, the effects of various broods on nestling development and adult survival of small skylark (*Alauda gulgula*) and twite (*Acanthis flavirostris*) were analysis to test Lack’s hypotheses. We performed manipulating brood size experiments by adding or removing one, two, or three nestling in selected nests having similar hatching time, while keeping the original number in other nests to serve as control. According the prediction of Lack’s hypothesis, we were going to test the following problems. (1) Was the common clutch size the maximal production clutch size actually? (2) Did the manipulating brood size affect on nestling quantity and parents effort? (3) Were the patterns responding to manipulating brood size of birds the same? The results shown: ① the common clutch sizes of small skylark and twite

基金项目：国家自然科学基金资助项目(39670126, 39870121)

收稿日期：2001-10-21；**修订日期：**2002-04-05

作者简介：张晓爱(1941~)，女，甘肃人，研究员，主要从事鸟类生态学，生态系统生态学研究。

Foundation item: This work received supports from Natural Science Foundation of China (No. 39670126, 39870121)

Received date: 2001-10-21; **Accepted date:** 2002-04-05

Biography: ZHANG Xiao-Ai, Professor, majored in Avian Ecology and Ecosystem Ecology

were 3 and 5, respectively, and those were stable and changed insignificantly among years. The fledging rates decreased to some extent with enlarging the natural brood sizes by increasing 1 or 2 nestlings. If the productivity was assessed through the fledging rate of the young, the most common clutch size would mean the most productivity (the highest fledging rate). ② the growth parameters of small skylark's nestling were varies insignificantly with the change of brood size, but those of twite had the significant change. The result showed that the manipulating brood size had more significant effect on the latter than the former. ③ the feeding rate of small skylark parents was increase with the increasing of brood size, but it's nestling period didn't vary. On the contrary, for twite, the feeding rate didn't vary, and the nestling period delayed with the increase of brood size. ④two species parents took on different patterns responding to enlarging brood size. Small skylark took on improve the feeding times per hour. However, twite took on delaying the period of parents care. The two patterns descended offspring or parent fitness through the effect on nestling quantity or parent survival. The above results supported that natural selection adjusted clutch size to the maximal number that the parents fed offspring as possibly as they can, i. e. , the results supported the Lacks hypothesis the common clutch size being actually the most production clutch size.

Key words: passerine birds; brood size; treatment; evolutionl; Lack's hypothesis

文章编号:1000-0933(2003)04-0657-08 中图分类号:Q111.2+3 文献标识码:A

窝卵数代表了亲鸟现在繁殖和将来繁殖数量之间的折中和子代的“质”与“量”之间的折中,是生活史进化理论的主要组成部分。Lack^[1]认为雀形目鸟类应该产生它们能成功喂活到繁殖年龄的最大数量子代的窝卵数。如果窝卵数是可遗传的,那么,一个种群中的最大生产力窝卵数将等于常见窝卵数(分布频率最大)。因此,该学说包括两部分实质性内容:(1)窝卵数是由亲鸟能获得饲喂幼鸟食物的最大能力决定的;(2)常见窝卵数(平均窝卵数)代表了最大生产力窝卵数。为了证明该假说的合理性,鸟类学家们不是用自然种群(未处理种群),就是用改变自然窝雏数的种群的研究方法检验该预报。某些研究支持了 Lack 假设^[2~5]。另一些则得出与他的预报相反的结果。其中,部分研究表明,大于平均窝雏数巢的出飞幼鸟数随窝雏数的增大而增大^[6~8];甚至有些研究得出雏鸟质量与窝雏数没有关系^[9~11]或实验扩增后的窝出飞幼鸟数更多,而且雏重不比对照窝的同日龄雏轻^[12~14]的结果。于是,该问题引起了争论^[15],如何解释 Lack 假设与这些结果之间的不一致就成了鸟类窝卵数进化问题研究的主要焦点。

为此,已经提出了许多各持己见的假设,其中最具有影响的有以下几种:(1)代价假设^[16];(2)欠年效应假设^[17];(3)“崖-缘”假设^[18];(4)最适投资假设^[19];(5)空间变化假设^[20];(6)巢被捕食假设^[13];(7)限制繁殖机会假设^[21]等。另外,值得注意的是有些学者对山雀和燕类的体外寄生虫对窝卵数的制约作用产生了兴趣^[22~26],认为体外寄生虫多发生在较大窝卵数的窝中,因而,产大窝卵数个体存活率小于产低窝卵数个体。最近,还对窝卵数对产卵和孵化价影响作一进步的研究^[27]。

目前对 Lack 假说的检验从两个方向进行:(1)不同地理纬度雀形目鸟类或相似种平均窝卵数的变化^[28,29];(2)不同地区,不同种的常见窝卵数是否是最大生产力窝卵数的讨论^[7,16,17,30~35]。通过对高寒草甸两种常见的不同巢型雀形目鸟类窝雏数处理来检验 Lack 假说。根据 Lack 假说的预报检验:①常见窝卵数是否是最大生产力窝卵数;②窝雏数处理对雏鸟质量和亲鸟投入是否产生影响;③两种鸟的响应方式是否相同。

1 材料与方法

本实验于 1997~1999 年在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站进行。该地区位于青藏高原东北部及边缘,祁连山东段,大通河河谷的西北部;地处北纬 37°37',东经 101°19',境内海拔 3200~3800m,年平均温度 0℃,平均最高温度 12.2℃,平均最低温-15.1℃。景观开阔、结构简单,以草甸、低矮的灌丛及沼泽组成^[36]。选择地面筑巢的小云雀(*Alauda gulgula*)和灌丛筑巢的黄嘴朱顶雀(*Acanthis flavirostris*)为代表进行窝雏数处理实验。从发现鸟巢开始进行标记、编号、监测产卵日期(用铅笔在卵壳上标记产出顺序)。雏

鸟出壳后,用剪爪法标记。选择出壳时间相近的新生雏,在自然窝雏数基础上进行增、减处理。实验设计示于表 1。

表 1 小云雀和黄嘴朱顶雀的初始窝卵数和实验处理后的窝雏数

Table 1 Mean number of eggs laid by female small skylark *Alauda gulgula* and twite *Acanthis flavirostris* and number of nestling under each treatment removal or addition

种类 Species	项目 Subjects	处理组 Treatment					
		−3	−2	−1	0	+1	+2
小云雀	样本数 ^①		7	5	13	10	4
<i>Acanthis flavirostris</i>	初始窝卵数 ^②		3.0±0.00	3.0±0.00	3.0±0.00	3.0±0.00	3.0±0.00
	处理后窝雏数 ^③		1.0±0.00	2.0±0.00	3.0±0.00	4.0±0.00	5.0±0.00
黄嘴朱顶雀	样本数	5	8	11	9	8	7
<i>Alauda gulgula</i>	初始窝卵数	5.0±0.00	5.0±0.00	4.64±0.53	5.0±0.00	4.5±0.53	4.57±0.53
	处理后窝雏数	2.0±0.00	3.0±0.00	3.64±0.51	5.0±0.00	5.5±0.92	6.57±0.53

①Samples ②Original clutch size ③Brood size after treatment

雏鸟生长用体重计量。从雏鸟出壳开始,每天 9:00~12:00 用感量为 0.01g 的便携式电子天平称量,直止出窝。体重增长曲线用 Logistic 方程($W_{(t)} = \frac{W}{1 - Ae^{-kt}}$, $W_{(t)}$ = 雏鸟的在第 t 日龄的体重; t = 日龄; W = 第 i 个生长指标的最大量; A, k 是常数)拟合,模拟出生长率(k)和最大生长率出现时间($d, T = \ln A/k$)。在整个实验过程中,观察记录不同窝雏数的幼鸟离巢体重、雏期、营巢成功率(%)及亲鸟递食率(次/h)等参数。全部数据用 SPSS 10.0^[37] 统计软件进行统计分析。

参数定义:① 生产力,每窝出飞幼鸟数×繁殖次数/繁殖季节。② 常见窝卵数,在观察种群中出现频率最高的窝卵数。③ 最大生产力窝卵数,是指育出成活到繁殖年龄的最大子代数数量的窝卵数,本文用出飞幼鸟数最多的窝卵数来表示。④ 个体雏期,指从雏鸟出壳至离巢的时间;整窝雏期,指从第一只雏鸟出壳到最后一只幼鸟离巢的时间。⑤ 递食率指单位时间内亲鸟的递食次数(次/h)。离巢成功率指每个实验组的离巢幼鸟数目占全部雏鸟数目的比例。⑥ 离巢幼鸟体重,指幼鸟出窝当天体重。

2 结果

2.1 窝卵数的分布频率和稳定性

现将小云雀和黄嘴朱顶雀两种鸟的窝卵数的分布频率示于图 1。根据 1976~1986^[38]和 1998~1999 年的窝卵数的统计资料看,这两种鸟的窝卵数年间变化不显著(小云雀, $t = 2.015, P = 0.4921 > 0.01, n = 5$; 黄嘴朱顶雀, $t = 0.7874, P = 0.2305 > 0.01, n = 6$)。说明这两鸟的窝卵数分布是稳定的。

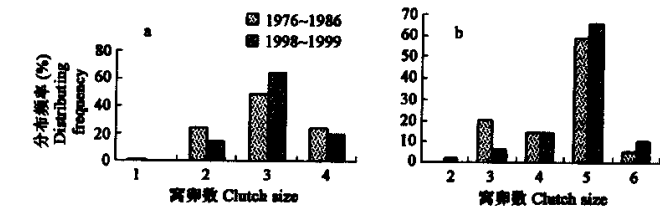


图 1 窝卵数的自然分布

Fig. 1 Natural distributions of clutch size

a 小云雀(*Alauda gulgula*); b 黄嘴朱顶雀(*Acanthis flavirostris*)

小云雀为 3 枚的窝卵数分布频率最高,黄嘴朱顶雀为 5 枚的最高(如图 1),其分布频率在 50%~70% 之间。因此小云雀和黄嘴朱顶雀的常见窝卵数分别为 3 枚和 5 枚。

2.2 窝雏数的处理实验

2.2.1 窝雏数处理对生产力的影响 将生产力分为两种:一是所有巢的生产力,指某一组幼鸟的离巢总数除以这组巢的总数;另一种是成功巢的生产力,是某一组雏鸟的离巢总数除以成功巢的数目。这二者的区别主要在于前者包含所有影响雏鸟存活的因素,而后者主要考虑内因对雏鸟存活的影响。现将小云雀和黄嘴朱顶雀各处理组和对照组的这两种生产力列于表 2。

表 2 小云雀和黄嘴朱顶雀各处理组式和对照组的生产力

Table 2 Productive of manipulated groups and control group in small skylark *Alauda gulgula* and twite *Acanthis flavirostris*

种类 Species	处理组 Treat- ments	窝雏数 Brood size	所有巢的生产力			成功巢的生产力			失败原因 The causes of failure
			Productivity of all nests			Productivity of successful nests only			
			样本数 Samples	生产力 Productivity	出飞率(%) Fledging rate	样本数 Samples	生产力 Productivity	出飞率 Fledging rate	
小云雀 <i>Acanthis flavirostris</i>	-2	1	7	1	100	7	1	100	
	-1	2	5	2	100	5	2	100	
	0	3	13	2.31±1.3	77	10	3	100	P
	+1	4	10	2±2.1	50	5	4	100	P
	+2	5	4	0	0	0	0	0	P,SC,NS
朱顶雀 <i>Alauda gulgula</i>	-3	2.0±0.0	5	2.0±0.0	100	5	2.0±0.0	100	
	-2	3.0±0.0	8	2.34±1.4	78	6	3.0±0.0	100	P
	-1	3.64±0.5	11	2.91±1.5	80	9	3.56±0.0	100	P,LT
	0	5.0±0.0	9	4.33±1.7	87	8	4.88±0.0	100	P
	+1	5.5±0.9	8	3.75±3.2	68	5	6.0±0.71	100	P,D
	+2	6.57±0.5	7	3.43±3.5	55	4	6.0±0.58	86	P,W,SC,NS

P;天敌 predator; LT;低温 low temperature; D;疾病 disease; W;大风 wind;SC;同胞竞争 sibling conflict;NS;巢的容积 nest size

从所有巢的生产力来看,小云雀和黄嘴朱顶雀的对照组都最高,但出飞率不同。小云雀“减少”组最大,黄嘴朱顶雀的“对照”组最大。该结果与 Lack 假说一致。从成功巢来看,两种鸟都在“增加”组最高,除了小云雀增加到 5 只时,成功率为 0 外,其他的窝都能 100%的离巢。同样,黄嘴朱顶雀窝雏数增加 2 只时,飞出率为 86%,而其它处理组都是 100%。该结果说明最大生产力窝卵数大于常见窝卵数,与 Lack 假说又不一致。

另外,小云雀最大自然窝卵数是 4,黄嘴朱顶雀是 6。在处理实验中发现,窝雏数加至大于最大自然窝卵数时,小云雀(如,5 只/窝)不能成功的完全育出,要么整窝鸟被天敌捕食,要么窝雏数减小(要么饿死最小雏,要么被挤出巢外)。而黄嘴朱顶雀加至 7 只仅有少数(33.3%)巢可以全部成功育成飞出,成功率相当低。

2.2.2 窝雏数改变对幼鸟生长参数的影响 各处理后的幼鸟生长参数示于表 3。黄嘴朱顶雀的生长率 k 的最大值和最大生长速率都发生在“-2”组,然后随窝雏数的增加而下降。最大生长速率出现的时间在对照组最早(4.6d)。虽然“-3”组的窝雏数最少,但生长参数偏低。其原因是热调节的群体效应减弱,使用于热调节的能量增加,从而减缓了生长率。小云雀的生长率 k 和最大生长速率随着窝雏数的增加而减小,最大生长速率出现的时间推迟。与黄嘴朱顶雀不同的是,小云雀的“-2”组虽然窝雏数最少,但生长参数最优。

2.2.3 对幼鸟离巢体重和雏期的影响 两种鸟的各处理组的幼鸟离巢体重和雏期的变化示于表 4。随着窝雏数的增加,黄嘴朱顶雀的幼鸟离巢重降低($r=-0.901, p<0.01$),雏期延长($r=0.954, p<0.01$),而小云雀的幼鸟离巢重($r=-0.418, p>0.05$)和雏期($r=0.864, p>0.05$)不显著。黄嘴朱顶雀的最大出飞重出现在“-3”组,小云雀的最大出飞重出现在“0”组。

表 3 各处理组的幼鸟生长参数
Table 3 The growth parameters of nestling under each treatment groups

种类 Species	项目 Subjects	处理 Treatment					
		-3	-2	-1	0	+1	+2
小云雀 <i>Acanthis flavirostris</i>	样本数(窝)Samples	—	7	5	10	10	—
	生长率 Growth rate	—	0.60	0.58	0.50	0.48	—
	最大生长速出现时间(d) Time of max. grow rate day	—	3.32	4.18	4.41	4.71	—
黄嘴朱顶雀 <i>Alauda gulgula</i>	最大生长速率 Max. growth rate	—	3.36	3.35	3.24	2.81	—
	样本数(窝)Samples	5	6	9	8	5	5
	生长率 Growth rate	0.47	0.51	0.47	0.46	0.42	0.36
	最大生长速出现时间(d) Time of max. grow rate day	6.06	6.18	6.02	4.61	6.68	7.14
	最大生长速率 Max. growth rate	1.50	1.60	1.52	1.43	1.39	1.25

表 4 各处理组的幼鸟离巢体重和雏期
Table 4 Fledging mass and nestling period under each treatment groups

种类 Species	项目 Subjects	处理 Treatment					
		-3	-2	-1	0	+1	+2
小云雀 <i>Acanthis flavirostris</i>	离巢体重(g) ^①	—	21.5±1.03	21.6±1.54	23.5±2.78	19.8±2.11	—
	雏期(d) ^②	—	8.03±0.66	8.59±0.78	8.3±1.10	8.9±1.86	—
黄嘴朱顶雀 <i>Acanthis flavirostris</i>	离巢体重(g)	13.3±1.50	12.9±0.86	12.2±1.03	12.5±1.46	10.6±0.96	10.2±0.81
	雏期(d)	11.1±0.89	12.8±0.94	12.2±1.03	13.4±1.24	14.5±1.55	14.9±1.87

①Fledgling weight(g) ②Nestling duration(d) ③Nestling period, day

2.2.4 对亲鸟递食率的影响 这两种鸟的递食率与窝雏数的关系表现出完全不同的形式(图 2)。黄嘴朱顶雀的递食率不随窝雏数的改变而改变($r=0.387, p>0.05$), 不管窝雏数怎样改变, 亲鸟的递食率基本保持不变(2.2 次/h)。很明显, 小云雀的递食率随窝雏数的改变而改变($r=0.975, p<0.05$), 窝雏数越大, 递食率越高。

3 讨论

3.1 最大生产力窝卵数

按照 Lack 假设的预报, 附加 1~2 只雏鸟后, 两种亲鸟都不能喂活全部窝雏。小云雀和黄嘴朱顶雀的最大自然窝卵数分别为 4 和 6, 当加至超过该限度(+2 组)时, 显示出相似的结果。小云雀的出飞率为 0, 黄嘴朱顶雀为 33.3%, 说明小云雀根本不能喂活大于自然窝雏数的雏, 而黄嘴朱顶雀只有少部分鸟能喂活大于自然窝卵数的窝雏。造成巢失败的原因主要是天敌的捕食作用和巢的容积大小(表 2), 进一步说明亲鸟提供食物的能力不是限制本地区窝卵数大小的最主要原因^[38,39]。雏鸟生长到一定限度就被挤出巢外, 不是被雨淋就是被晾晒而死或整窝雏被天敌破坏。因此这两种鸟的常见窝雏数就是最大生产力窝雏数, 支持了 Lack 假说的预报。然而大部分研究倾向常见窝卵数小于最大生产力窝卵数^[40~41]。

据 Boyce 和 Perrins^[28]报道, 大山雀(*Parus major*)的最适窝卵数是 8.53 枚卵, 而最大生产力是 12 只, 甚至更多。造成这一结果的原因是, 几乎所有研究都是在人工控制的巢箱中进行的^[40~42]。使用巢箱的优点

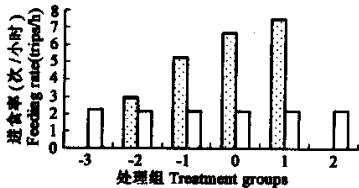


图 2 不同处理下的亲鸟递食率
Fig.2 Feeding rate of parents under various treatments

▨ *Alauda gulgula* □ *Acanthis flavirostris*

是易捕捉、易操作及易获得详实资料,但缺点是生活在人工巢箱中的鸟遭受天敌袭击的机会相对较少,可能是造成幼鸟出飞率高的原因之一。另外,每种鸟巢的容积是有限的,鸟巢的大小与亲鸟将要包容的幼鸟数相适应,附加雏长到一定日龄后往往因过于拥挤,个别雏被挤出巢外(不一定是外来雏)致死,本文的结果证实了这一点。而人工巢箱必然为巢的扩展提供了可塑空间,不致被弃之巢外,因此在食物保持中等水平的情况下只要亲鸟提供足够的食物就会比自然窝的存活率高。Slagsvold 和 Lifjeld^[43]也讨论了巢大小对窝卵数的制约问题。大山雀若不是在巢箱育幼,它的自然巢如何能容下如此多的幼鸟,实在难以置信。因此,笔者认为除了鸟种和地区差异外,方法,是造成检验结果与 Lack 假设不符的重要原因之一。

从所有观察巢的生产力来比较,两种鸟都是对照组最高,但出飞率不同,小云雀的“减”组最高,黄嘴朱顶雀对照组最高(表 2)。该结果与 Lack 假说一致。然而,再从成功巢来看,两种鸟都是扩增窝最高,又与 Lack 假说不一致。因此进一步分析窝雏数改变后对幼鸟质量和亲鸟投入的影响。

3.2 窝卵数改变对幼鸟质量的影响

雏鸟在生长发育过程中可能会遭遇到各种内、外因素的影响,内在因素主要有成鸟提供食物的能力和同胞之间的竞争;外在因素,例如天敌捕食、传染疾病、风雨等,通常使整窝雏鸟死亡。扩增窝的雏鸟表现出较低的体重增长率(表 3)、出飞重及雏期的延长(表 4),说明超过自然窝雏数后生产力的增加是以雏鸟质量的下降为代价的,幼鸟质量的下降必然带来以后死亡率的相对增加,表现出量(生产力)与质(幼鸟质量)之间的折中关系^[44,48]。雏期的延长将给雏鸟和亲鸟都会增加被捕食的风险。

以小云雀为代表的一种类型是随窝雏数的减少生长率 k 和最大生长速率下降,最大生长率出现时间延迟。3 种参数都在“—2”组最优。黄嘴朱顶雀虽在“—2”组 k 最大,但最大生长率出现时间在“0”组最早(4.6d),即常见窝雏数的幼鸟生长状况最好。而黄嘴朱顶雀的“—3”组不但窝雏少,而且生长参数偏低。造成这种差异的原因是巢环境不同,群体效应在两种鸟的体温调节中所起作用不同,因而能量分配方式也不同^[45~47]。

另外,幼鸟出飞重及雏期长度也是幼鸟质量优/劣的标志,幼鸟离巢体重越大,出飞后的存活率必然越高。雏期的长短反映了亲-幼鸟经历捕食风险的大小,生长越快的雏出窝越早,风险越小,亲鸟的繁殖投入也相对增加。从幼鸟出飞重和雏期长度的响应来看,黄嘴朱顶雀相关显著,小云雀不显著。许多学者对其它鸟种的研究也显示出相似结果,例如,Robinson 和 Rotenberry^[15]报道,虽然莺鹋鹀(*Troglodytes aedon*)的扩增窝比对照窝和减缩窝飞出较多的幼鸟,但 12 日龄雏鸟体重明显比这两组低。减缩窝飞出较少的幼鸟,但同日龄雏重比其它两组较好。因此,他们的结论是:产小窝卵数的亲鸟能够喂活附加雏鸟,但是以出飞幼鸟体重的下降为代价的。扩增窝的雏鸟明显的比同样窝雏数的自然窝的同龄雏体重轻,本研究的这两种幼鸟的响应方式相似,都支持了改进后的 Lack 假说^[1,2]。

3.4 窝雏数改变后繁殖投入的增加

用亲鸟的递食率作为双亲繁殖投入。有趣的是两种亲鸟对窝雏数的改变表现出完全不同的响应模式(见图 2)。小云雀随窝雏数的增加而递增;黄嘴朱顶雀不随窝雏数的改变而改变,始终保持在—稳定速率(2.2 次/h)上。其原因可能是前者以虫育幼,捕捉食物的几率性很强,限制了每次携带食物的量,属“单载荷”(Single-load)型。因此,只有靠增大觅食次数来弥合雏鸟的需求,表现出较大的育幼能力的可塑性。黄嘴朱顶雀以鲜嫩草子育雏,食物来源丰富,易获得最大食物量并具有储藏食物的素囊,属“多-载荷”(Multi-load)型。再从雏鸟的最大出飞重出现时间的延迟来看,每次携带的食物量也不会有明显变化,因此该速率代表了它的最大饲喂能力。另外,观察发现,两种饲幼方式也不同。小云雀每次只喂 1~2 只雏;黄嘴朱顶雀将一次负载食物分配给每只雏鸟。这种行为差异也可能与食物来源的多寡有关。对于黄嘴朱顶雀是否每次携带食物的量有所增加,虽无资料证明,但从窝雏数增加到超过最大自然窝雏数时的幼鸟生长率、离巢体重及初期长短等指标的变化来看,每次携带食物的量不会有较大的改变。说明黄嘴朱顶雀的递食率已经代表了亲鸟的最大饲喂能力。

虽然窝雏数的改变对黄嘴朱顶雀亲鸟的递食率没有影响,但是幼鸟的雏期随着窝雏数增大而延长,而小云雀的递食率随窝雏数的增大而增大,但是雏期不变。因此,看来这两种亲鸟对窝雏数的改变的响应方

式不同:小云雀以改变单位时间内递食的次数为主,而黄嘴朱顶雀以延长育雏时间为主。

4 结论

生活史进化的最重要理论之一是有机体的繁殖率是在子代的“质”(如幼子重)与“量”(如生产力)之间的折中和现在与将来繁殖之间的折中(trade-off)。虽然两种幼鸟对窝雏数增加的响应方式有何不同,但是增加窝雏数后不是幼鸟的质量(生长参数改变)下降,就是成体的繁殖投入增加(递食率增加)。小云雀表现出亲鸟投入增加,幼鸟质量不变;黄嘴朱顶雀表现出亲鸟投入不变,幼鸟质量下降。小云雀和黄嘴朱顶雀的常见窝卵数(最大分布频率窝卵数)分别为 3 和 5 枚,就是 Lack 假设中代表最大生产力窝卵数。结果支持了 Lack 假说,即,常见窝卵数就是最大生产力窝卵数。完全符合“质”“量”之间的折中关系。

References:

- [1] Lack D. The significance of clutch size. Part I and II. *Ibis*, 1947, **89**: 302~352.
- [2] Lack D. The significance of clutch size, Part III. *Ibis*, 1948, **80**: 24~50.
- [3] Hogstedt G. Evolution of clutch size in birds: adaptive variation in relation to territory quality. *Science*, 1980, **210**: 1148~1150.
- [4] Murphy M T. Clutch size in the eastern kingbird: factors affecting nestling survival. *Auk*, 1983, **100**: 326~334.
- [5] Martin T E. Food as a limit on breeding birds: A life-history perspective. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 1987, **18**: 453~487.
- [6] Bryant D M. Reproductive costs in the house martin (*Delichon urbica*). *Journal of Animal Ecology*, 1979, **126**: 63~71.
- [7] Biflsma R G. Breeding season, clutch size and breeding success in the bullfinch *Pyrrhula pyrrhula*. *Ardea*, 1982, **70**: 25~30.
- [8] Smith J. Does fecundity reduce survival in song sparrows? *Evolution*, 1981, **35**: 1142~1148.
- [9] Aslenmo C. Reproductive effort and return rate of male Pied Flycatchers. *American Naturalist*, 1979, **114**: 748~753.
- [10] Murphy E C. Seasonal variation in reproductive output of House Sparrows: the determination of clutch size. *Ecology*, 1978, **59**: 1189~1199.
- [11] Stearns S C. The evolution of Life histories. Oxford University Press, New York, 1992.
- [12] DeSteven D. Clutch size, breeding success and parental survival in the tree swallow *Iridoprocne bicolor*. *Evolution*, 1980, **34**: 278~291.
- [13] Slagsvold T. Clutch size variation in passerine birds: the nest predation hypothesis. *Oecologia*, 1982, **54**: 159~169.
- [14] Finke M A, Millinkovich D J & Thompson C F. Evolution of clutch size: an experimental test in the house wren (*Troglodytes aedon*). *Journal of Animal Ecology*, 1987, **50**: 99~114.
- [15] Robinson K D & Rotenberry J T. Clutch size and reproductive success of house wrens rearing natural and manipulated broods. *Auk*, 1991, **108**: 277~284.
- [16] Willams G C. natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *American Naturalist*, 1966, **100**: 687~690.
- [17] Boyce M S and Pettifor C M. Optimizing Great Tit clutch size in a fluctuating environment. *Ecology*, 1987, **68**: 142~153.
- [18] Smith R R and Fretwell S D. The optimal balance between size and number of offspring. *American Naturalist*, 1974, **108**: 499~506.
- [19] Morris D W. Optimal allocation of parental investment. *Oikos*, 1987, **49**: 332~339.
- [20] Morris D W. Environmental network, compensating life histories, and habitat selection by white-footed mice. *Evol. Ecol.*, 1992, **6**: 114~129.
- [21] Chase J M. On the limited breeding opportunities hypothesis for avian clutch size. *American Naturalist*, 1996, **147**: 655~658.
- [22] Møller A P. parasites, predators and nest boxes: facts and artefacts in nest box studies of birds? *Oikos*, 1989, **56**: 421~423.
- [23] Richner H, Oppliger A and Christe P. Effect of an ectoparasite on reproduction in Great Tits. *Journal of Animal Ecology*, 1993, **63**: 703~710.
- [24] Richner H and Heeb P. Are clutch and brood size patterns in birds shaped by ectoparasites? *Oikos*, 1995, **73**: 435

- ~441.
- [25] Oppliger A, Christe P and Richner H. Clutch size and malarial parasites in female great tits. *Behavioral Ecology*, 1997, **8**:148~152.
 - [26] Brown C R and Brown M B. Fitness components associated with clutch size in cliff swallows. *Auk*, 1999, **116**:467~486.
 - [27] Visser M E & Lessells C M. The costs of egg production and incubation in great tits *Parus major*. *Proc. R. Soc. Lond.* 2001(B), **268**:1271~1277.
 - [28] Yom-Tov Y. The reproductive rate of Australian Passerines. *Aust. Wildl. Res.*, 1987, **14**:319~330.
 - [29] Sanz J J. Geographical variation in breeding parameters of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ibis*, 1997, **139**:107~114.
 - [30] Cody M L. A general theory of clutch size. *Evolution*, 1966, **20**:174~184.
 - [31] Nur N. The consequences of brood size for breeding blue tits I. Adult survival, weight change and the cost of reproduction. *Journal of Animal Ecology*, 1984, **53**:497~517.
 - [32] Nur M. The cost of reproduction in birds; an examination of the evidence. *Ardea*, 1988, **76**:155~168.
 - [33] Nur M. the consequences of brood size for breeding Blue Tits. III. Measuring the cost of reproduction: survival future fecundity and differential dispersal. *Evolution*, 1988b, **42**:351~362.
 - [34] Forbes L S and Mock D W. Food, information and avian brood reduction. *Ecoscience*, 1996, **3**:45~33.
 - [35] Bonabeau E, Deneubourg J L and Theraulaz G. Within-brood competition and the optimal partitioning of parental investment. *American Naturalist*, 1998, **152**:419~427.
 - [36] Yang F T. A general view of the natural geography in the region of the research station of alpine meadow ecosystem. *Alpine Meadow Ecosystem*, 1982, **1**:1~8.
 - [37] SPSS 10.0 for windows, SPSS Inc., 1999.
 - [38] Zhang X A, Deng H L. Paimary analysis of clutch size and breeding strategy for passerine birds in alpine meadow. *Alpine Meadow Ecosystem*, 1991, **3**: 189~197.
 - [39] Zhang X A, Zhao L, Liu Z H. Breeding productivity of passerine birds in alpine meadow in northern Qinghai. *Acta Zoologica Sinica*, 2000, **46**:265~270.
 - [40] Cave A T. The breeding of the kestrel, *Falco tinnunculus*, in the reclaimed area *Oostelijk flevoland*. *Netherlands Journal of Zoology*, 1968, **18**:313~407.
 - [41] Perrins C & Moss D. Reproductive rates in the Great Tit. *Journal of Animal Ecology*, 1975, **44**:695~706.
 - [42] Smith H G, Källander H & Nilsson J Å. The trade-off between offspring number and quality in the great tit *Parus major*. *Journal of Animal Ecology*, 1989, **58**:383~402.
 - [43] Slagsvold T & Lifjeld J T. Ultimate adjustment of clutch size to parental feeding capacity in a passerine bird. *Ecology*, 1988, **69**:1918~1922.
 - [44] Zhao L, Li L X, Zhang X A. Effects of hatching behavior on offspring quality in two species passerines. *Zoological Research*, 2002, **23**(1):25~30.
 - [45] Zhang X A, Deng H L. Comparative study on thermoregulation of three species passerine nestling in alpine meadow. *Zoological Research*, 1994, **15**(3):51~57.
 - [46] Zhang X A, Zhao L, Xu Z Q. Several basis problems of avian ecological energetics. *Zoological Research*, 2001, **22**(3):238~241.
 - [47] Zhao L, Zhang X A, Li L X. Incubating behavior of the horned lark (*Eremophila alpestris*) and small skylark (*Alauda gulgula*). *Acta Zoologica Sinica*, 2002, **48**(5):695~699.
 - [48] Zhao L, Zhang X A, Li M C. Effects on nestling growth by brood manipulation in two passerine birds. *Chinese Journal of Zoology*, 2002, **37**(3):6~8.

参考文献:

- [36] 杨福国. 青海高寒草甸生态系统定位站的自然地理概况. 高寒草甸生态系统, 1982, **1**:1~8.
- [38] 张晓爱, 邓合黎. 高寒草甸雀形目鸟类的窝卵数及繁殖对策的初步研究. 高寒草甸生态系统, 1991, **3**: 189~197.
- [39] 张晓爱, 赵亮, 刘泽华. 青海省海北地区高寒草甸雀形目鸟类的繁殖生产力. 动物学报, 2000, **46**:265~270.
- [44] 赵亮, 李来兴, 张晓爱. 两种雀形目鸟类孵化行为对子代质量的影响. 动物学研究 2002, **23**(1):25~30.
- [45] 张晓爱, 邓合黎. 高寒草甸三种雀形目雏鸟热调节机制的比较研究. 动物学研究, 1994, **15**(3):51~57.
- [46] 张晓爱, 赵亮, 胥志清. 鸟类能量学的几个基本问题. 动物学研究, 2001, **22**(3):238~241.
- [47] 赵亮, 张晓爱, 李来兴. 角百灵和小云雀的孵化行为. 动物学报, 2002, **48**(5):695~699.
- [48] 赵亮, 张晓爱, 李明才. 窝雏数处理对两种雀形目幼鸟生长的影响. 动物学杂志, 2002, **37**(3):6~8.