

三宝鸟繁殖期领域性的初步研究*

江望高 诸葛阳

(云南大学生物系) (杭州大学生物系)

鸟类领域性是鸟类生态学研究中的一个引人入胜而又争议颇多的课题(Nice, 1941; Hinde, 1956) 由于对鸟类的领域性与生态因素、种群密度之间关系的深入讨论(Davies, 1978; Brown, 1969; Wesolowski, 1981), 使得这一课题已成为鸟类种群生态学研究的重要内容之一。了解各种鸟类的领域性表现和特点, 无论在理论上和实践上都是有一定的意义的。

我国鸟类生态学研究工作主要集中在鸟类繁殖习性和区系分布等方面, 个体行为生态学的研究相对较为薄弱(郑光美, 1981), 至于对鸟类领域性的专门研究尚未见报道。

我们于1981年4月下旬至8月初, 在浙江西天目山禅源寺一带对三宝鸟(*Eurystomus orientalis calonyx* SHARPE) 在繁殖期所表现的领域行为进行了观察, 本文即对这些材料进行分析。

一、西天目山自然环境和作区概况

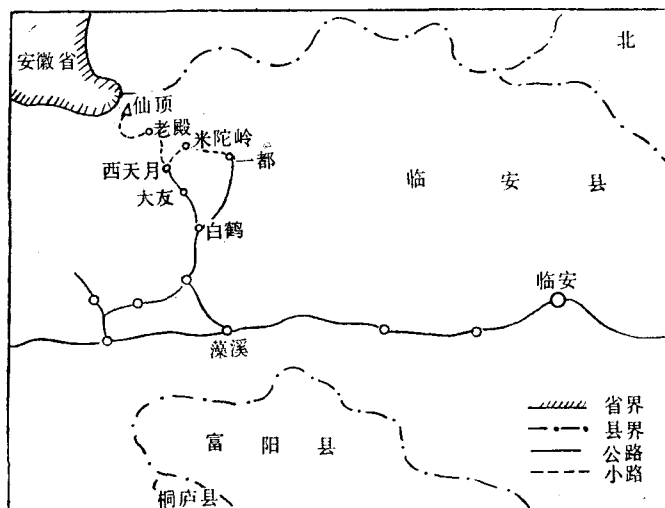
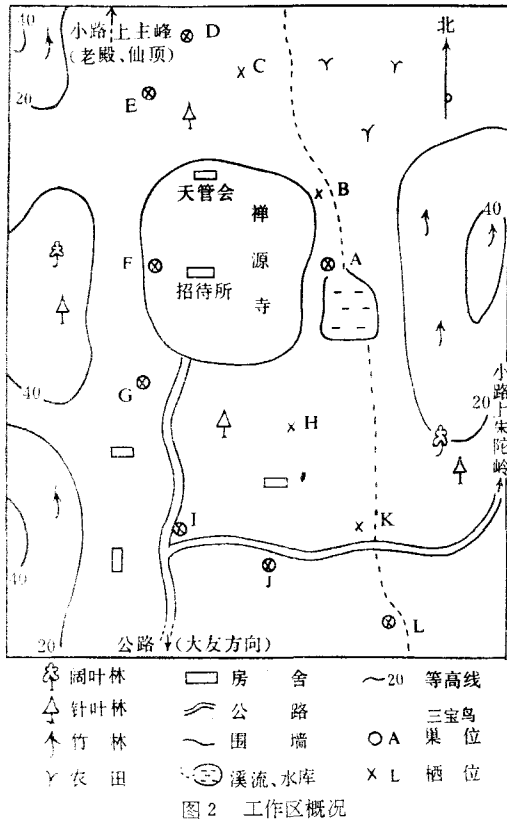


图1 西天目山地理位置

* 本文蒙钱国桢教授、郑光美副教授审阅并指导, 野外工作得到鲍毅新同志协助, 作者谨致谢意。

西天目山地处浙江西北, 北纬 $30^{\circ}21'$, 东经 $119^{\circ}25'$ (见图1)。1956年国务院将西天目山



南坡划为自然保护区。该地区自然地理及鸟类群落的研究工作已多有报道(冯怀珍, 1956; 钱国桢等, 1964_b、1965), 本文从略。工作区选在西天目山禅源寺近周约20公顷区域内。禅源寺海拔340米, 其近周除北侧有小片柳杉林外, 东西山坡主要为毛竹林, 其间杂有柳杉、马尾松、枫香、榧等针、阔叶树, 并有小片混交林, 北侧偏东为梯田, 当年植稻。梯田与柳杉林之间杂生灌丛, 并有小溪流过, 于禅源寺东侧注入小水库。禅源寺近周基本上是森林、农田的交互地带。工作区植被及建筑物分布见图2。

二、工作方法

自1981年4月下旬至8月初累计共进行了160余小时的观察。工作主要于上午10:30以前进行, 亦包括少数14:00以后及个别全天观察。

以步测及丈绳测量, 绘制工作区草图, 将三宝鸟巢位或栖位位置标于图上。按分布将领域编号(见图3)。

对于各对领域鸟每次飞行的时间、停栖位置、运动轨迹按领域编号, 不分性别一并记录。

对于侵入领域的非本领域的三宝鸟个体的入侵时间、运动轨迹加以记录, 并将领域鸟的反应分5级加以记录。

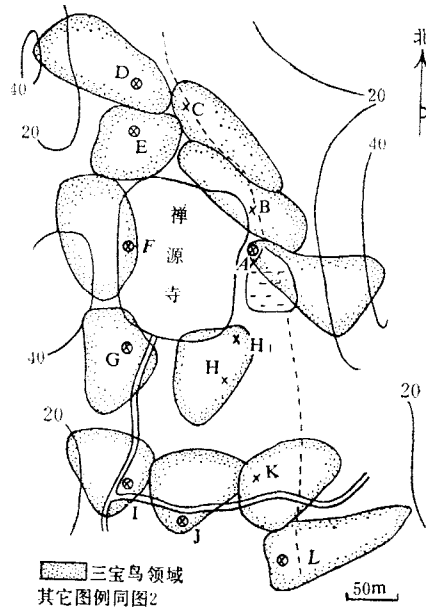


图3 领域分布

三宝鸟领域面积仿Odum *et al.*(1955)法求出。

对于在三宝鸟领域内活动的它种鸟类的活动情况与三宝鸟的反应亦加以记录。

三、结 果

1. 活动频率

令平均每小时每对三宝鸟的飞行次数为活动频率。

1) 产卵前期 三宝鸟迁抵繁殖地到开始产卵, 其间约40天。以每2至3天所录各对三宝鸟的飞行次数除以观察所用小时数为该对鸟该时期内的活动频率。将相邻两组各对三宝鸟的活动频率进行差异显著性检验, 差异不显著则合并, 而以差异显著的组为界。合并后取加权平均值得出各领域活动频率值。我们发现在产卵前期的前后两阶段(4月27日—5月11日及5月13日—6月4日)该值差异极显著(范福仁, 1980), 记为产卵前期 I 和 II。

2) 卵期和雏期 由于各领域的三宝鸟进入卵期和雏期在时间上略有差异, 为了比较时说明问题, 该两时期数据得自各对三宝鸟处于相同阶段(同步时期)的材料。

以上计4个时期活动频率经 t 值检验, 差异显著。因6月6日至12日数据取自各对三宝鸟繁殖的不同步时期, 故该数据为参考。

以上各阶段活动频率值见表1。

表1 繁殖期各阶段的活动频率

活动频率 繁殖阶段	领域编号								
	A	B	C	D	E	F	G	H	加权平均
产卵前期 I (4月27日—5月11日)	16.00	—	12.80	15.20	—	17.33	12.0	12.00	14.93
产卵前期 II (5月13日—6月4日)	6.07	8.64	7.20	8.63	7.90	—	8.0	6.81	7.70
各领域阶段交互(参考) (6月6日—12日)	9.00	11.20	领域鸟 消失	3.90	4.22	4.89	—	—	4.89
卵 期 (6月14—19日)	3.69	领域鸟 消失	领域鸟 消失	4.61	3.57	—	—	—	4.13
雏 期 (7月12—19日)	10.86	领域鸟 消失	领域鸟 消失	10.93	11.43	16.00	12.00	—	11.18

2. 入侵与保卫

按不同阶段统计入侵次数并将该值除以该阶段观察时间为入侵频率。

将领域鸟对入侵者的反应按不同阶段以下列5级程度统计: 无反应(R_0), 鸣叫而未起飞(R_1), 起飞但未逼近入侵者(R_2), 逼近驱赶但未发生撞击或啄击(R_3), 撞击或啄击(R_4)。

以上结果见表2。

3. 领域面积

以记录的领域三宝鸟任一只每次飞行后栖停位置为标于图上的一个点。飞行轨迹虽加记

录但因轨迹上的点无参照标准,故舍去。当三宝鸟侵入相邻领域停栖时,因该点位置属它对领域鸟,不属追踪观察的三宝鸟领域范围,故据定义(见后文)舍去。以直线连接最外部的点构成多边形求面积。若以每录10点求一次面积,则随点数增加一般会出现一系列递增的面积值。绘制点-面积曲线,取该曲线平缓处即每增10点而面积值增加小于10%时的值为所求领域之面积。

表2 入侵频率及(对入侵者)保卫领域相对程度

繁殖阶段	入侵次数	入侵频率	(总)观察时数	无反应 R_0	鸣叫 R_1	巡行 R_2	驱赶 R_3	撞(啄)击 R_4	保卫飞行 $\sum R_i$	$\sum R_i / \sum R$ %	总飞行次数	保卫性飞行所占比例 %
产卵前期 I	24	3.20	7.5	0	0	1	12	11	24	100	112	21.43
产卵前期 II	31	0.59	52.83	1	1	26	3	0	29	93.55	407	7.13
不同步时期(参考)	6	0.24	24.75	0	0	6	0	0	6	100	121	4.96
卵期	6	0.13	46.25	2	0	4	0	0	4	66.67	191	2.09
雏期	39	0.95	41.00 ¹⁾	7	4	19	9	0	28	71.79	355	7.89
Σ	106	0.62	172.33	10	5	56	24	11	91	85.85	1,186	7.67
领域稳定后(去产卵前期 I) Σ	82	0.50	164.83	10	5	55	12	0	67	81.71	1,074	6.24

¹⁾ 含 A 领域 7.22 全天资料。

表3 A、D、E 领域各阶段面积

繁殖阶段	领域编号	测量日期	测量用时(小时)	领域面积(公顷)	平均值
产卵前期	A	5月16—17, 19, 22日	7.0	0.63	0.64 ± 0.05 ($n=3$)
	D	5月11, 29, 31日	6.0	0.73	
	E	5月21—23日	7.75	0.53	
卵期	A	6月19, 29日	4.75	0.63 ¹⁾	0.89 ± 0.15 ($n=3$)
	D	6月14, 17—19日	23.6	1.15	
	E	6月14—18日	9.75	0.90	
雏期	A	7月13, 15日	6.75	1.70	1.30 ± 0.23 ($n=3$)
	D	7月13—17, 19日	6.0	1.30	
	E	7月13—15, 17, 19日	1.75	0.91 ¹⁾	

¹⁾ 点不足,以上阶段为基础,继续点-面积曲线法求得。

A、D、E 3 对三宝鸟各阶段领域面积值见表 3; 领域多边形见图 4、图 5。

由于观察过程分散在不同阶段或由于点数不足,其它几对三宝鸟领域面积值仅供参考见表 4,多边形图见图 6。

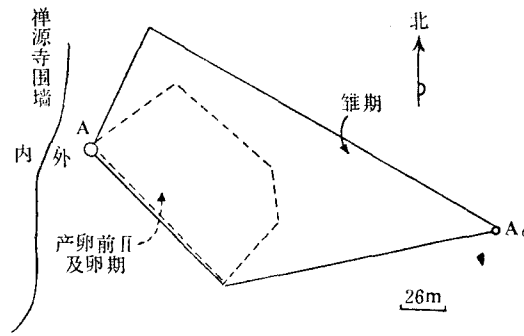


图4 A领域面积变化

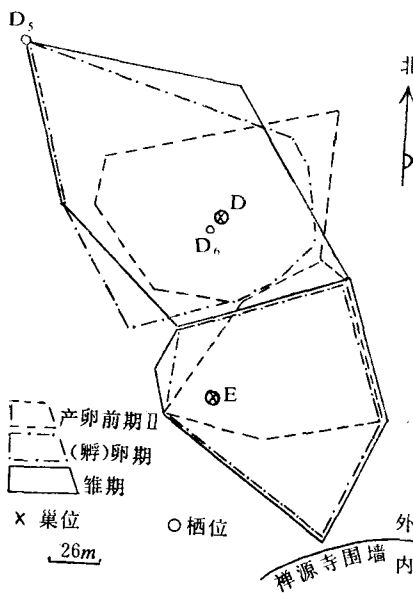


图5 D、E面积变化

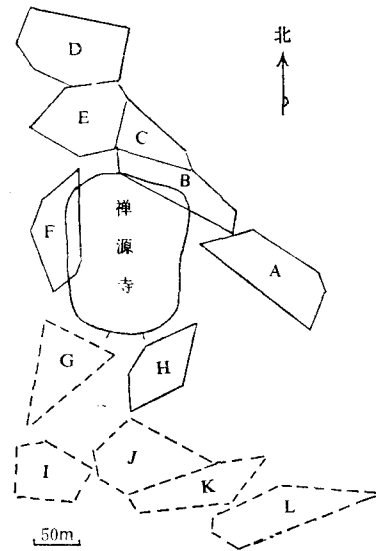


图6 领域多边形图

表4 其它对三宝鸟领域面积(参考)

编号	面积(公顷)	观察日期	所用小时	(作为参考)原因
B	0.54	5月15日—6月12日	15.0	领域鸟6月14日后消失
C	0.26	4月27日—5月31日	5.25	领域鸟6月1日以后消失
F	0.38	4月27日—6月12日、7月12—30日	5.75	测量跨阶段
G	0.47	4月27日—5月12日、7月12—29日	零星观察	测量点数不足
H	0.36	4月27日—5月31日、6月6日、7月15日	5.5	测量跨阶段
I	0.38	4月27日—5月31日、7月15日	零星观察	测量点数不足
J	0.54	同上	同上	同上
K	0.40	同上	同上	同上
L	0.55	7月16日、17日、18日	1.75	

4. 种间关系

为研究三宝鸟领域与其它种鸟关系, 收录了在三宝鸟A、B、C、D、E、F诸领域内活动的28种鸟的种类、关系、取食基底和取食方式, 见表5。其中, 三宝鸟对其有一次以上排斥行为的鸟类计5种, 遭遇情况见表6。

表5 三宝鸟领域内活动的鸟类

种	类	关 系 ¹⁾	取食基底、方式
赤腹鹰	<i>Accipiter soloensis</i>	领域重叠	地面、扑取
山斑鸠	<i>Streptopelia orientalis orientalis</i>	过境	地面、拾取
姬啄木鸟	<i>Picumnus innominatus chinensis</i>	偶见	树皮、凿取(含啄拾)
黑枕绿啄木鸟	<i>Picus canus guerini</i>	领域重叠	同上、凿取
斑啄木鸟	<i>Dendrocopos major mandarinus</i>	过境	同上
星头啄木鸟	<i>Dendrocopos canocapillus scintilliceps</i>	过境	同上
家燕	<i>Hirundo rustica gutturalis</i>	巢区 ²⁾ 重叠	空中、掠捕
金腰燕	<i>Hirundo daurica japonica</i>	同上 ²⁾	同上
白鹡鸰	<i>Motacilla alba leucopsis</i>	过境	地面、拾取
绿脚篱鹀	<i>Spiqixos semitorques semitorques</i>	偶见	叶簇(多于灌丛)、拾取
黑鹇	<i>Hypsipetes madagascariensis leucocephalus</i>	过境	叶簇、拾取
黑枕黄鹩	<i>Oriolus chinensis diffusus</i>	巢区重叠	叶簇、拾取
灰卷尾	<i>Dicrurus leucophaeus leucogenis</i>	偶见	叶簇、拾取(含天空、掠捕)
发冠卷尾	<i>Dicrurus hottentottus brevisrostris</i>	领域重叠	同上
松鸦	<i>Garrulus glandarius sinensis</i>	领域重叠	枝叶间、拾取
红嘴蓝鹩	<i>Cissa erythrorhyncha erythrorhyncha</i>	过境	枝叶间、拾取
喜鹊	<i>Pica pica sericea</i>	领域重叠	地面、拾取
秃鼻乌鸦	<i>Corvus frugilegus pastinator</i>	过境	地面、拾取
红尾水鸲	<i>Rhyacornis fuliginosus fuliginosus</i>	领域重叠	水面(或水边)、拾取
黑背燕尾	<i>Enicurus leschenaulti sinensis</i>	领域重叠	同上
乌鸫	<i>Turdus merula mandarinus</i>	领域重叠	地面(含叶簇)、拾取
画眉	<i>Garulax canorus canorus</i>	巢区重叠	叶簇、地面(于灌丛)、拾取
大山雀	<i>Parus major commixtus</i>	领域重叠	叶簇、拾取
普通鸲	<i>Sitta europaea sinensis</i>	偶见	树枝、啄取
暗绿绣眼	<i>Zosterops japonica simplex</i>	过境	(枝间)叶簇、拾取
山麻雀	<i>Passer rutilans saturatus</i>	领域重叠	地面、拾取
白腰文鸟	<i>Lonchura striata swinhoe</i>	同上	地面(几全植食性)、拾取
斑文鸟	<i>Lonchura punctulata topela</i>	偶见	同上

1) 28种鸟与三宝鸟领域关系。其中领域重叠为在三宝鸟领域内发现该种鸟有巢者。巢区重叠为未发现该鸟领域表现者。2) 两燕被认为无领域性表现(Nice, 1941)。

表6 三宝鸟对它种鸟的排斥

被排斥者	靠近次数	无反应 R_0	巡行 R_2	驱赶 R_3	撞(啄)击 R_4	反应(R_2-R_4)所占比例 (%)
秃鼻乌鸦	8 ¹⁾	0	0	7	1	100.0
红嘴蓝鹩	5	1	1	3	0	80.0
松鸦	3	1	0	2	0	66.7
灰卷尾	3	1	1	1	0	66.7
发冠卷尾	9	5	2	2	0	44.4

¹⁾ 为进入领域范围的次数。

四、分析及讨论

三宝鸟的繁殖及一般生态资料国内外已有一些报道 (La Touche, 1934; 郑作新, 1963; 山阶, 1980; Лимвиненко, 1960) 本文从略。据我们 1981 年西天目山各生境鸟类数量统计工作 4 至 7 月资料, 三宝鸟在该时期是西天目山低山地带的优势种之一。工作区内共发现 12 对, 其中 B、C 两对未进入卵期而相继消失。

1. 繁殖期不同阶段三宝鸟的活动频率

许多作者在研究繁殖习性时注意到鸟类在占区和育雏时活动频繁, 孵卵时活动减少 (赵正阶, 1980)。但究竟差异到何种程度, 并无定量标准。考虑到飞行是鸟类活动最显著的特征, 我们试以活动频率进行定量比较。

表 1 可见, 4 月下旬至 5 月中旬活动频率达最高值, 此后下降至卵期达最低值, 至雏期复又回升到较高水平; 与整个繁殖周期活动频率加权平均值 (6.89 次/时) 相比较, 各阶段活动频率的变化呈“U”形曲线如图 7。

初抵繁殖地因激烈争夺领域, 三宝鸟飞行活动最频繁; 孵卵时除满足自身需要的捕食飞行外, 其它活动锐减; 育雏时因对食物需求不断增长, 取食飞行愈见频繁; 这些必然导致活动频率的变化曲线呈现“U”形。

值得注意的是, 产卵前期的活动频率有较大的变化: 5 月上旬以前其值高达 14.93, 这远高于产卵前期后阶段的值。其原因固然与在前阶段记录到较多的求偶飞行有关, 但据观察, 我们认为这主要在于三宝鸟的领域行为, 即前阶段有更频繁的领域性飞行, 包括表 2 所未列的领域巡行 (R_2)。由于活动频率在该时期的大幅度变化, 并考虑到 5 月中旬以前三宝鸟激烈争夺领域和中旬以后它们稳固地占据了领域的不同表现, 我们认为该阶段以划分为产卵前期 I 和 II 这样两个时期为好。

简言之, 活动频率这一指标定量地比较了三宝鸟在繁殖周期不同阶段飞行活动的变化程度, 并从这一角度反映了不同阶段繁殖活动的某些数量特征。此外亦反映了领域性活动是三宝鸟繁殖行为中一个重要的内容。

2. 领域性

1) 定义 为简明, 本工作取 Noble (1939) 定义: “领域 (Territory) 即任何所保卫的区域”。

2) 领域类型 据观察, 三宝鸟繁殖期的活动, 包括“修缮”¹⁾巢、交配、产卵、孵卵、

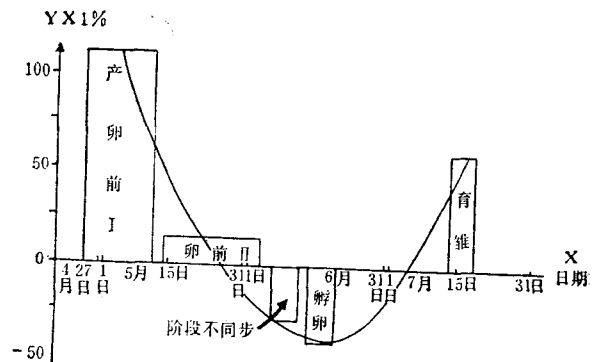


图 7 活动频率变化曲线

1) 三宝鸟不自营巢。观察资料与 Bakar (1927) 等资料同。

育雏诸过程均在领域内进行;三宝鸟育雏的几乎全部食物取自领域内,故可得出结论:三宝鸟在西天目山繁殖期所占据的领域应属Nice (1941) 所划分类别中“A型”,即“交配、筑巢、饲喂幼鸟所用地面”。

3) 关于三宝鸟的领域行为 对鸟类领域行为的最早期的研究就已经包括了鸣叫、领域巡行、驱赶及争斗等诸方面内容 (Altum, 1868)。每对三宝鸟的雌雄个体正是以这些行为来保卫它们的共同的领域的。

①鸣叫与巡行:“鸣叫是要求领域间隔的必要手段”(同上)。三宝鸟鸣声“粗厉”(郑作新, 1963)。领域鸟一发现入侵者,常先鸣叫,继以翻腾或驱赶乃至攻击。亦见到在领域鸟鸣叫声中远栖边缘或洞中孵卵的其配偶飞回(出)参与驱赶入侵者。

巡行指三宝鸟在领域上空的巡视性飞行。关于三宝鸟的飞行,郑作新(1963)记为“颠簸不定形甚特殊”。就西天目所见,三宝鸟的飞行姿态可分三类。一类为振翅飞行,两翅上下煽动,与鸢类飞行无大差别,特点为动作平稳。该姿态常见于三宝鸟的长距离飞行中。第二类为俯冲滑翔,常见于自高处返回下方巢洞时。姿态为翅自肩角处折回,躯体与翅成底边向前的三角形,翅不振动,且此时多不鸣叫。最后一类即颠簸飞行,其特点为方向不定、忽高忽低,且常伴以喧闹的鸣叫。取该姿态的飞行多在领域上空高于树冠层处,但也有时从领域内树木间穿过。这种姿态是领域巡行时常取的姿态,亦常为对入侵者发动攻击之前奏。当然,巡行并不一定以有入侵者为前提。

鸣叫和巡行都是领域鸟宣告领域已被占据的行为表现,它们在很大程度上可以使领域鸟避免采取争斗这种“极度危险”(Slater, 1978)的手段,有和缓种内激烈竞争的作用。

②争夺目标——栖位: Emlen (1957) 提出:“并无证据表明区域是领域行为争夺的目标”。通过观察,我们以为三宝鸟争夺的直接目标是栖停位置。

我们曾注意到, B、C 两对三宝鸟经过激烈争夺,到5月中旬均能稳固地占据了各自领域(图6)。但由于一侧与它领域相邻,另一侧无树可栖,于是扩展空间收效甚微。它们在本领域内均未找到适宜的巢(两处均见啄树动作, B址未见洞口, C址洞东西贯通),于是在占据领域达一个月之后相继放弃之并消失了。这使我们认识到,领域的争夺和初始建立不一定在于是否有适当的巢,而在于是否有适当的栖停位置。当然,我们可由此推断巢址和领域行为相结合可能是限制三宝鸟繁殖种群密度的因素之一。

从 B、C 及其它诸领域的初始争夺来看,争斗发生的位置、撞击动作之始均不在空中而在三宝鸟经常停栖的枝头。

此外,我们还对在 D 领域内 6 月 14 日至 18 日所记录的该对三宝鸟 111 次停栖的位置进行了分析。其中有 3 个点(树)停栖达 82 次占 73.87%, 分别为巢洞所在树、进入卵期,不时光顾是必然的; D₆ 为巢旁高大柳杉, D₅ 在山上、矗立于周围竹林之上。D₅、D₆ 及前述停栖位置都有共同的特点:位置高,可俯视巢址,视界开阔。联系对三宝鸟习性的观察就不难发现,占据这些位置既有利于捕食飞行的昆虫又有利于警戒敌害,而这两点则是三宝鸟成功繁殖的保障。

综上所述,我们认为适宜的栖位是三宝鸟初期争夺和尔后保卫的直接目标。

4) 入侵与保卫

①入侵者来源问题:我们没有资料说明研究区一带是否存在或有多少无领域三宝鸟。一般说来,这种个体通常是存在的 (Orlans *et al.*, 1964; Лимвиненко, 1960) 但是在我

们所记录的82次入侵(产卵前期 I 不计)中,仅9次来源不清,余者都是领域鸟(以停栖特点、领域内三宝鸟不多于2只、无驱赶行为发生定),占89.02%。其中主要是相邻领域的占有者,且入侵与保卫的领域行为多发生于领域交界处。

②领域鸟对入侵的反应:在不同阶段内领域鸟保卫领域的相对程度是不相同的,表现在量与质上。

产卵前期 I 为领域初建期,三宝鸟对入侵者反应最强烈。表2可见,对所录24次入侵,领域鸟100%地有积极反应而无例外,其中11次发生争斗、 R_4 占46%,12次表现为驱赶、 R_3 占50%。占据领域乃是三宝鸟成功繁殖的前提和保障,因而无论从个体还是从种的延续角度来看,这种激烈争夺并保卫领域都是必要的。

产卵前期 II:与前一段相比较, R_4 已无记录, R_3 也大为减少(从50%降到10%)。此期对入侵行为,领域鸟的反应主要表现为巡行(R_2 占89.66%)。这种伴以鸣叫的巡行是三宝鸟各占领域已趋完成时保卫领域的一种适当表现,激烈的争夺已显得很没必要了。但应注意到领域鸟对入侵的警惕性似无显著下降(R_0 仅占3.23%)。

卵期:领域鸟对领域保卫水平进一步下降。一方面 R_3 、 R_4 已无记录,另一方面有2次(占1/3) R_0 。事实上,此时入侵频率已达最低值(0.13),忙于孵卵的三宝鸟相互干挠已很不明显,很少发生的入侵看来是可以容忍的。

雏期:共录入入侵39次,领域鸟对此有28次(占71.79%)采取 R_2 、 R_3 反应,内 R_3 为9次约占1/3。从中可以看出,一方面入侵频率增高,达领域稳定以后最高值,表明了三宝鸟此期扩展空间的要求较为强烈;另一方面,领域鸟保卫领域的水平有所回升。其原因显然是与对食物需求的增长有关。

5) 领域面积的变化 不同对的三宝鸟所占领域以及同一领域在不同阶段的面积是不尽相同的。表3所列雏期面积为1.30公顷(± 0.23 , $n=3$),这与钱国桢等(1964a)所估计的三宝鸟雏期捕食范围下限相去不多。按Schoener(1968)所述领域面积与体重相关关系来看是相当小的。分析起来可能有如下几方面原因:首先是测量方法,两领域间若无停栖树木,则构画多边形时实际被分割的栖息地被舍掉了,这是采用Odum *et al.*法所致,但由于做相对比较,此法仍可取;其次是三宝鸟取食习性所决定,空中追捕昆虫者其地面领域面积可能会小于地面或叶簇间捕食者的;最后,三宝鸟在禅源寺密度较高,领域似有被压缩的现象。这三者使三宝鸟领域面积显得较小。

鸟类领域的面积在繁殖周期的不同阶段常有变化(Odum *et al.*, 1955; Stengen, 1958、1959; Stefanski, 1967; Yarrow, 1970; Welsh, 1975)。当然也有相当稳定而变化不大的(Beason *et al.*, 1974)。其中Stenger所研究的*Seiurus aurocapillus*的领域面积以交配前为大,筑巢产卵时有相当程度的收缩,孵卵及育雏时又增大到与交配前相当的水平。Stefanski所研究的*Parus atricapillus*与前情况相似。而Odum *et al.*(1955)、Root(1969)、Yarrow及Welsh等所研究的各种鸟的领域均为初建时大而育雏期达最小,并有提出这一变化为领域的食物功能提供反证的。

就我们观测结果而言,三宝鸟的领域在产卵前期较小而雏期最大(t 值检验、差异显著)增大了一倍。我们认为,在缺乏食物资源丰度变化资料的前提下,仅根据领域面积变化来肯定或否定领域的食物功能都是不严格的。一般来说,面对雏期食物需要量增大的压力,亲鸟除选择较大的昆虫个体(事实上13日龄雏鸟食物已与成体无异)外,主要是增加取食频次。

从领域面积变化和三宝鸟取食位置的观察来看,三宝鸟在雏期还开拓了新的空间以保障食物供给。前文对表 2 的分析亦为此提供了佐证。领域在雏期达最大的现象对保障三宝鸟雏鸟的发育是有积极意义的。

6) 种间关系 任何一个种都不可能孤立存在。在三宝鸟的领域内就共存着许多其它种的鸟类。分析三宝鸟与它们的关系,有助于理解三宝鸟在西天目山鸟类群落中的地位及深入理解三宝鸟领域的生物学意义。

表 7 发冠卷尾、三宝鸟捕食层次比较*

数值 层次*	发 冠 卷 尾		三 宝 鸟	
	飞行次数	比例 (%)	飞行次数	比例 (%)
(天)	1	5.56	16	64.00
(上 $\frac{1}{2}$)	3	16.67	8	32.00
(下 $\frac{1}{2}$)	11	61.11	0	0
(地)	3	16.67	1	4.00
Σ	18	100.0	25	100.0

* 将活动层次近似地看作捕食层次;层次划分见图 8。

鸟类群落中各成员分占生态位的情况是可以从它们取食¹⁾基底和方式来加以分析的(Holmes *et al.*, 1979)。从表 4 可见在取食方式和基底(含天空)上与三宝鸟相交或相同的种类仅有家燕、金腰燕、灰卷尾与发冠卷尾。两种燕与三宝鸟个体大小差异显著,它们的食物个体在大小上应有显著差异(Hespenheide, 1971)。灰卷尾未在研究区内繁殖。发冠卷尾

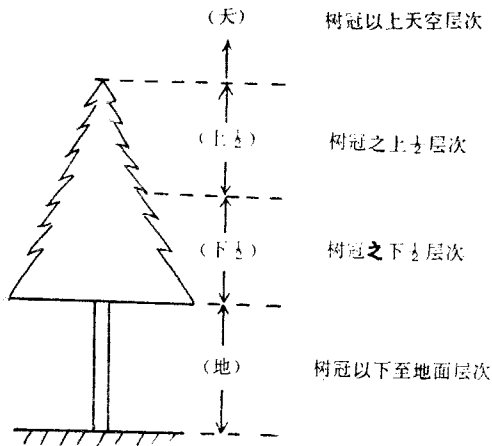


图 8 活动层次示意图

所建领域与三宝鸟的有重叠,且观察到发冠卷尾亦在空中追捕昆虫。为搞清两者关系,基于取食空间高度对于鸟类群落中成员分占生态位的重要性(Holmes *et al.*, 1979),我们曾对两者活动层次进行了调查,结果见表 7。从中可以看出发冠卷尾基本上是属于叶簇间捕食的种类,应该为它们与三宝鸟在同一区域内是分层占据不同的生态位的(图 8)。

以上分析就解释了三宝鸟与表 5 中大多数种类尽管领域(或活动区域)有交互,但多可相安无事或如有冲突但因靠近次数不多而不发生激烈排斥(如对发冠卷尾仅 2 次驱赶)的现象。

表 6 所列 3 种鸦科鸟类遭到领域三宝鸟的驱赶。这是因为鸦科鸟类有捕食幼鸟、毁巢食

(1) 可认为这些鸟类于繁殖期均取食昆虫(参见郑作新, 1963, 1966)。

卵的习性。值得指出的是三宝鸟对为害最大的秃鼻乌鸦反应最强烈。

鸟类的领域性是种内竞争(资源—食物、空间……)的一种表现(Nice, 1941; Hinde, 1956); 亦有人提出种间领域性的概念(Orians *et al.*, 1964), 这是指作为瓜分资源而可能表现出的一种种间竞争关系。从以上资料来看, 研究区内三宝鸟没有表现出与其它鸟类之间的这种竞争。三宝鸟驱赶敌害与作为领域性表现的对同类个体的驱赶在本质上是不同的, 这是在讨论领域问题时应引起注意的。

参 考 文 献

- 冯怀珍 1956 浙江天目山自然地理概述。浙江师院学报(2): 153—161。
 赵正阶 1980 灰鹤繁殖习性的初步观察。动物学研究1(4): 523—528。
 郑光美 1981 我国鸟类生态学的回顾与展望。动物学杂志(1): 63—68。
 郑作新(主编) 1963 中国经济动物志。科学出版社。289—599页。
 郑作新等 1966 中国动物图谱(鸟类)。科学出版社。38, 110, 151页。
 范福仁 1980 生物统计学(第二版)。江苏科技出版社。122—141页。
 钱国桢等 1964a 在育雏期中鸟巢搬移实验中的初步观察。动物学杂志(5): 209—213。
 钱国桢等 1964b 天目山习见鸟类, 若干生态问题的初步研究I. 区系动态。华东师范大学学报(自然科学版)(2): 85—98。
 钱国桢等 1965 天目山习见鸟类若干生态问题的初步研究II. 密度与数量波动问题。华东师范大学学报(自然科学版)(2): 49—56。
 山阶芳磨 1980 日本の鸟类及と生态。出版科学总会研究所刊P.468—473。
 Baker, E. C. Stuart 1927 The fauna of British India, including Ceylon and Burma. (2nd Ed.) Taylor & Francis, London. IV: 228.
 Beason, R. C. and E. C. Franks 1974 Breeding behaviour of the horned lark. *Auk* 91: 65—74.
 Brown, J. L. 1969 Territorial behavior and population regulation in birds. *Wilson Bull.* 81: 293—329.
 Davies, N. B. 1978 "Ecological questions about territorial behavior", in *Behaviour ecology*. Krebs, J. R. & N. B. Davies, eds. Blackwell Sci. Publication, London. pp. 317—350.
 Emlen, J. T. 1957 Defended area?—A critique of the territory concept and of conventional thinking. *Ibis* 99:352.
 Hesperheide, H. A. 1971 Food preference and the extent of overlap in some insectivorous birds, with special reference to the Tyrannidae. *Ibis* 113:59—72.
 Hinde, R. A. 1956 The biological significance of the territories of birds. *Ibis* 98: 340—369.
 Holmes, R. T., R. E. Bonny and S. W. Pacala 1979 Guild structure of the Hubbard Brook bird community: a multivariate approach. *Eco.* 60: 512—529.
 La Touche, J. D. D. 1934 A handbook of the birds of eastern China. Taylor & Francis, London. II. 64—68.
 Nice, M. M. 1941 The role of territory in bird life. *Amer. Midl. Nat.* 21: 441—487.
 Noble, G. K. 1939 The role of dominance in the social life of birds. *Auk* 56: 263—273.
 Odum, E. P. and E. J. Kuenzler 1955 Measurement of territory and home range size in birds. *Auk* 72: 128—137.
 Orians, G. H. and Mary F. Willson 1964 Interspecific territories of birds. *Eco.* 45: 737—745.
 Root, R. B. 1969 The behavior and reproductive success of the Blue-gray Gnatcatcher. *Condor* 71: 16—31.
 Schoener, T. W. 1968 Size of feeding territories of birds. *Eco.* 49: 123—141.
 Slater, P. J. B. 1978 "Some more general effects of hormones", in *Sex hormones and behaviour*. Edward Arnold (Publishers) Ltd. London. pp. 51—52.
 Stefanski, R. A. 1967 Food habits and available food of Ovenbirds in relation to territory size. *Auk* 75: 335—346.
 Stenger, J. and J. B. Falls 1959 The utilized territory of the Ovenbird. *Wilson Bull.* 71: 125—140.
 Welsh, D. A. 1975 Savannah sparrow breeding and territoriality on a Nova Scotia Dune Beach. *Auk* 92: 235—251.
 Wesolowski, T. 1981 Population restoration after removes of wrens (*Troglodytes troglodytes*) breeding in primaeval forest. *J. Anim. Eco.* 50: 809—814.
 Yarrow, R. M. 1970 Changes on Redstart breeding territory. *Auk* 87: 359—361.
 Литвиненко, Н. М. 1960 К ЭКОЛОГИИ ВОСТОЧНОГО ШИРОКОРОТА (*Eurystomus orientalis* abundus Ripley) Зоо. ЖУРНАЛ 39: 1403—07.

TERRITORIALITY IN BROAD-BILLED ROLLERS DURING THEIR BREEDING SEASON

JIANG WANGGAO

(Department of Biology, Yunnan University)

ZHU GUOYANG

(Department of Biology, Hangzhou University)

More than 160 hours observations on the territorial behaviour of the broad-billed rollers were made in the West Tianmu Mountain, Zhejiang Province, from April to August, 1981.

Activity Frequency (A. F. = mean times of flying, a pair perhour) was suggested as an index to quantitate the varying amount of flying activities of the birds. (1) The A. F. variation during the whole breeding cycle was characterized by a "U" shaped curve. (2) When territories were first established, the A. F. value got to its top of the curve (14.93), while incubating, it dropped to its bottom (4.13). (3) Since there was a violent fluctuation of A. F. value within the prenesting period, we considered it proper to divide this period into two, Prelaying Period I and Period II, expressing respectively two stages of a pair of birds competing for and managing the territory.

After giving a description of the rollers' territorial behaviour and some analyses, some conclusions have been drdwn here. (1) The broad-billed roller was strongly territorial. Both sexes of a pair defened their common territory. (2) According to the classification proposed by Nice (1941), the broad-billed roller was essentially to fit into "Type A" of territory. (3) The causes of occupying smaller size of territories by these birds as well as the relationship between territories and the rollers' foraging were discus. sed (4) The perching sites were considered as the direct objects that they competed for. The combination of the rollers' territoriality and nesting sites might be the limiting factor to the rollers population density. (5) On the basis of analysing niches of 28 species of birds moving about there, we considered that there were no species very similar to the roller ecologically. Furthermore, the essential differences between the territoriality, the interspecific territoriality and the relationship of predatorprey were emphasized.