

黄腹山鹪莺育雏行为和雏鸟生长

丁志锋^{①②} 梁健超^{①②#} 潘新园^{①②③④} 胡慧建^{①②*}

① 广东省生物资源应用研究所 广州 510260; ② 广东省野生动物保护与利用公共实验室 广州 510260;

③ 中国科学院华南植物园 广州 510650; ④ 中国科学院大学 北京 100049

摘要: 2007年3~9月,在广东省肇庆市江溪村对黄腹山鹪莺(*Prinia flaviventris*)的育雏行为和雏鸟生长进行了研究。通过取食行为观察、育雏食物分析和雏鸟身体量度的测量来研究黄腹山鹪莺亲鸟繁殖投资和雏鸟的生长规律。研究期间,利用隐蔽帐观察窗进行行为观察,观察距离在5 m以内;在雏鸟身体上用无味彩笔标号以区别雏鸟个体;10日龄前,标记于雏鸟背部,10~12日龄,标记在雏鸟跗跖处;对部分数据进行双变量相关分析,利用 Logistic 曲线拟合雏鸟形态增长,并比较每个回归方程斜率间的差异。结果显示:1)黄腹山鹪莺育雏由雌雄共同承担,育雏期(11.9±0.4) d (n=7巢)。幼雏出壳后亲鸟早晚暖雏,第7天起亲鸟白天不再暖雏;2)随雏鸟的生长,喂食次数和食物种类逐渐增加,雏鸟日龄与喂食次数极显著相关(r=0.995, P<0.01);3)育雏期雏鸟食物皆为动物性食物,以蜘蛛目物种所占比例最大(40.95%),其他包括幼虫及直翅目、鳞翅目、鞘翅目、蜻蜓目等节肢动物;4) Logistic 曲线方程中,体重的生长率常数k值最大,与其他k值之间存在显著性差异(P<0.05);5)黄腹山鹪莺体重、体长、尾长、翼长、嘴峰、嘴裂、第三根初级飞羽(简称为P3)、跗跖及爪各参数间的相关系数均为0.9以上(P<0.01),参数之间在一定程度上可相互代替;6)黄腹山鹪莺雏鸟的发育遵循最重要的功能优先发育的原则,符合能量分配假说。黄腹山鹪莺喂食次数、雏鸟生长速率(k值)相对较高,可能与当地丰富的食物资源有关,也可能是对巢址环境多变的适应。

关键词: 黄腹山鹪莺; 喂食次数; 雏鸟生长; 逻辑斯蒂曲线

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2016) 06-969-08

Feeding Behavior and Nestling Growth of Yellow-bellied Prinia (*Prinia flaviventris*)

DING Zhi-Feng^{①②} LIANG Jian-Chao^{①②#} PAN Xin-Yuan^{①②③④} HU Hui-Jian^{①②*}

① Guangdong Institute of Applied Biological Resources, Guangzhou 510260; ② Guangdong Public Laboratory of Wild Animal Conservation and Utilization, Guangzhou 510260; ③ South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650;

④ University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31572257) 和广东省科学院青年科学研究基金项目 (No. qnjj201405);

* 通讯作者, E-mail: 13922339577@139.com;

第一作者介绍 丁志锋, 男, 博士; 研究方向: 鸟类生态学; E-mail: dingzhf@163.com;

并列第一作者 梁健超, 男, 硕士; 研究方向: 景观生态学; E-mail: 13760813102@163.com。

收稿日期: 2016-01-23, 修回日期: 2016-05-27 DOI: 10.13859/j.cjz.201606004

Abstract: Nestling behavior and nestling growth of Yellow-bellied Prinia (*Prinia flaviventris*) were observed in Zhaoqing, Guangdong, China, from March to September, 2007. In this study, we recorded the food consume, nestling food composition and nestling measurements of Yellow-bellied Prinia to investigate its parental investment and nestling development pattern. The feeding behavior was observed through the window of hidden tent in a distance within 5 m from the nest. Nestlings were marked with colored, odorless pen on their backs when younger than 10 days old, and on their tarsus when nestlings were 10, 11 and 12 days old. Bivariate correlation was employed to analyze the relationship between nestling age and types of food fed by their parents, and the correlation matrix of nestling measurements. Also, logistic growth curve was used to fit the nestling growth data, and the k value of each regression was performed a significance test. Our results showed that: 1) Nestlings were fed by both parents, with the nestling period of 11.9 ± 0.4 d ($n = 7$). When nestlings were less than 7 days old, parents spent more time on warming nestlings in the morning and evening; 2) Feeding frequency and the types of food increased as nestlings grew older, with nestling age positively correlated with parental feeding frequency ($r = 0.995$, $P < 0.01$); 3) Nestlings were fed with arthropods only, with the spiders being the most (40.95%) and others including larvae, Orthoptera, Lepidoptera, Coleoptera, Odonata and so on (Fig. 1); 4) The k value of growth curve for body weight (Fig. 2) was the maximum value (Table 1), and differed significantly from other k values ($P < 0.05$) of length growth curves (Fig. 3); 5) All the correlation coefficients among body measurements (body weight, body length, tail length, wing length, culmen length, gap length, the third primary feather (abbreviated as 'P3' below) and length of tarsus and claw) of nestlings were larger than 0.9 ($P < 0.01$, Table 2), indicating that body parameters could be replaced each other at some extent; 6) The most important functions of the nestling organ developed preferentially (Table 3), in accordance with the energy allocation hypothesis. In summary, Yellow-bellied Prinia had relatively higher feeding frequencies and k values, possibly due to rich food source in our study area, and/or an adaption to highly variable nest habitats.

Key words: Yellow-bellied Prinia, *Prinia flaviventris*; Feeding frequency; Nestling growth; Logistic growth curve

亲鸟为提高子代的成活率而进行亲代投资 (Trivers 1972), 育雏行为, 即亲鸟抚育出壳后雏鸟的行为活动, 是亲代投资中的重要行为之一, 也被认为是亲体在当前繁殖与未来繁殖、亲体存活与繁殖之间的权衡 (Stearns 1992)。喂食次数作为衡量亲代抚育的一种方式, 在雌、雄鸟间具有一定的稳定性 (Ringsby et al. 2009)。在长期的进化过程中, 鸟类在行为和生理上形成了一系列对策来保证亲体存活与双亲投入的收益最大化 (Angelier et al. 2009)。

雏鸟的生长与发育受多种因子包括遗传和环境的影响, 在个体间、家族群之间和种群间皆有相应的变化模式, 准确量化不同层次的变

化模式对于了解鸟类生长与发育的生态和进化过程至关重要 (Sofaer et al. 2013)。对于雀形目鸟类而言, 常用 Logistic 曲线来描述鸟类生长情况 (Starck et al. 1998, Tjørvé et al. 2010), 其中, 生长率常数 (growth rate constant, k) 在种内及种间的比较有助于阐明雏鸟生长过程中的各项影响因素及其相互关系 (Dawson et al. 2005), 如 McCarty (2001) 发现相距 2 km 的两个研究地点的双色树燕 (*Tachycineta bicolor*) 生长率常数存在差异, 可能与研究地点的巢密度有关。

黄腹山鹪莺 (*Prinia flaviventris*) 是南方地区广泛分布的扇尾莺科 (Cisticolidae) 鸟类 (郑

作新等 2010), 其尾羽具有逆变化现象(丁志锋等 2007), 该现象的出现可能是对高繁殖投资的适应, 由于亲代高投资需要, 更换成空气动力学效果更好的短尾羽, 从而减少能量消耗、利于躲避敌害而提高繁殖率(丁志锋等 2008)。育雏、雏鸟生长是鸟类繁殖期的重要环节之一, 而有关黄腹山鹪莺这方面的研究很少(Madge 2016), 为揭示黄腹山鹪莺的生存对策及可能的决定机制, 我们于 2007 年 3~9 月对其育雏及雏鸟生长模式进行了研究。

1 研究方法

1.1 研究地自然概况

研究地位于广东省肇庆市江溪村(23°12'~23°13'N, 112°42'~112°43'E)。此地自然概况和植被特征详见张建新(2007)以及丁志锋等(2007)前期研究。

1.2 研究方法

观察亲鸟的行为(鸣叫、衔材筑巢等)或潜在的筑巢生境, 寻找黄腹山鹪莺的巢, 并进行标记和测量。对其中适宜观察的 1 巢进行重点监测, 观察育雏期亲鸟的行为及食物种类组成, 观察点距鸟巢约 5 m, 视野清晰, 并使用迷彩隐蔽帐结合芦苇隐蔽, 通过隐蔽帐的观察窗进行观察。对 3、5、7、9 日龄雏鸟的食物组成进行各类别百分比统计, 如 3 日龄雏鸟共接受喂食 209 次, 其中蜘蛛目 91 次, 占比为 43.50%。并对 3、5、7、9 日龄雏鸟进行 6:00~19:00 时的全天观察, 实行 3 人轮换制, 以保证观察的连续性和完整性。

雏鸟的身体度量值测量在每天的同一时间进行, 在雏鸟身体上用无味彩笔标号以区别雏鸟个体。10 日龄前, 标记于雏鸟背部, 10~12 日龄, 标记在雏鸟跗跖处。亲鸟抗干扰能力较强, 涂抹颜色并不会出现弃巢等情况而影响繁殖成功率。由于雏鸟个体太小, 成鸟身体量度特征如跗跖、趾长和爪长数据对于雏鸟较难测量, 为减少数据误差, 雏鸟从跗跖近体端起直到爪末端测量, 称为跗跖及爪, 其他测量参数

包括体重、体长、尾长、翼长、嘴峰、嘴裂和第三根初级飞羽(the third primary feather, 简称 P3) 长度。使用 HEC-300 电子秤(量程 100 g, 精度 0.01 g)称量体重, 使用 UPMachine CS108 数显卡尺(量程 200 mm, 精度 0.01 mm)测量身体度量值, 文中体重数据以平均值 \pm 标准差(Mean \pm SD)表示。

对部分数据进行双变量相关分析(bivariate), 利用 Logistic 曲线拟合雏鸟形态增长, 根据 Zar(1996)的方法来比较每个回归方程间 z 值的差异, 其统计表达式为 $t = (b_1 - b_2) / S_{b_1, b_2}$, 式中, b_1 和 b_2 为回归斜率, S_{b_1, b_2} 为回归斜率间的标准误(standard error of regression coefficients), 然后通过 t 分布得到概率分布值 P , 所有显著性差异设定为 $P < 0.05$ 。以上所有分析在 SPSS 13.0 软件中完成。

2 结果

2.1 育雏行为

共发现 44 个黄腹山鹪莺巢, 其中, 成功产卵的巢有 25 个, 成功孵化的巢有 14 个, 有雏鸟成功出飞的巢 8 个。黄腹山鹪莺雌、雄亲鸟共同育雏, 育雏期(11.9 \pm 0.4) d ($n = 7$ 巢)。有 3 种喂食方式: (1) 通过亲鸟传递喂雏, 主要在育雏初期亲鸟暖雏时出现; (2) 雌鸟觅食回巢喂雏; (3) 雄鸟觅食回巢喂雏。幼雏出壳后亲鸟早晚暖雏, 雏鸟 3 日龄时亲鸟暖雏 5 238 s, 5 日龄时亲鸟暖雏 11 199 s, 这主要对幼鸟起维持体温和保护作用, 7 日龄起白天不再暖雏。育雏的早期(第 3、5 日龄)亲鸟有情饲行为(在多数情况下, 雌鸟如同雏鸟乞食一样接收雄鸟嘴对嘴喂食的行为, 称为情饲行为, Lack 1940)。

对 1 巢黄腹山鹪莺累积观察 52 h, 喂食 1 340 次。随着雏鸟的增长, 喂食次数逐渐增加: 3 日龄时, 喂食次数共 209 次, 5 日龄为 310 次, 7 日龄为 367 次, 9 日龄为 454 次。黄腹山鹪莺雏鸟离巢后, 仍在巢周围活动, 跟踪观察另 1 巢发现, 雏鸟在 12 日龄离巢后仍在亲鸟领

域内活动, 接受亲鸟喂食, 直到雏鸟离巢 12 d 后才离开亲鸟领域独自活动。亲鸟在巢周围 10 m 范围内寻食。全天有 2 个喂食高峰期, 3、5 日龄为 12:00 ~ 14:00 时和 16:00 ~ 18:00 时, 7、9 日龄为 6:00 ~ 8:00 时和 16:00 ~ 18:00 时。

黄腹山鹪莺皆以动物性食物喂雏, 包括蜘蛛目、直翅目、鳞翅目、鞘翅目、蜻蜓目等节肢动物和幼虫。雏鸟 3 日龄时, 亲鸟喂食的食物中蜘蛛目物种和幼虫占比为 68.40%, 5 日龄为 64.20%, 7 日龄为 69.20%, 9 日龄为 50.00% (图 1)。随雏鸟增长, 喂雏食物的种类逐渐增多, 3 日龄为 3 种, 5 日龄为 5 种, 7 日龄为 4 种, 9 日龄为 6 种。相关分析表明, 雏鸟日龄与育雏食物种类无显著相关关系 ($r = 0.80, P > 0.05$)。

2.2 雏鸟生长发育

黄腹山鹪莺雏鸟的形态学参数生长曲线呈“S”型 (图 2, 3)。对 4 巢 15 只雏鸟的形态指标进行 Logistic 曲线方程拟合 (表 1)。其中, 除体长与嘴峰、翼长与跗跖及爪的斜率之间无

显著性差异外 ($P > 0.05$), 其余各参数的斜率间差异均显著 ($P < 0.05$)。

对黄腹山鹪莺雏鸟的体重、体长、跗跖及爪、嘴峰长、体长和翅长各指标间的相关性进行分析, 各参数之间的相关系数均为 0.9 ($P < 0.01$) 以上 (表 2), 参数之间在一定程度上可相互代替。

为了方便分析外部器官 (翼长、跗跖及爪、嘴峰等) 的线性增长量变化, 假设雏鸟阶段 (雏鸟阶段指孵化出雏至雏鸟 12 日龄, 1/4、1/2、3/4 阶段分别指 3 日龄、6 日龄和 9 日龄) 生长过程中各器官的总增长量为 1, 然后将雏期分为以下 4 个阶段: t_1 (新生雏 ~ 1/4 雏期), t_2 (1/4 ~ 1/2 雏期), t_3 (1/2 ~ 3/4 雏期), t_4 (3/4 ~ 离巢), 计算出每种量度在各阶段增长的百分比。在 t_1 阶段, 嘴峰和体长的增加比例最大; 在 t_2 阶段体重、嘴裂、跗跖及爪增长量最大; t_3 阶段第三根初级飞羽 (P3)、翼长增长量最大, t_4 阶段尾长增长量最大。这 8 种外部器官在不同阶段的生长量具有明显差异性, 说明了

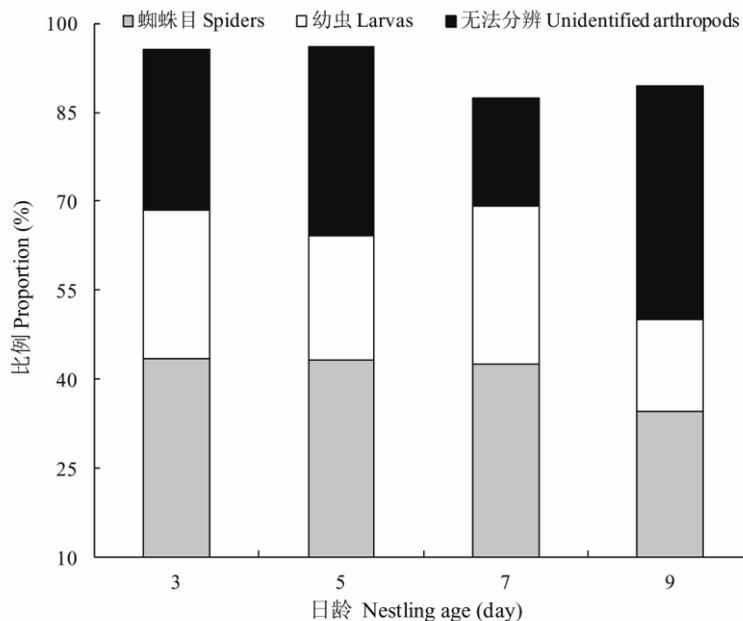


图 1 黄腹山鹪莺不同日龄雏鸟食物组成 (仅列出各日龄占比前 3 位的食物)

Fig. 1 Food composition of juvenile of Yellow-bellied Prinia in different stages (Only the major food components shown in the figure)

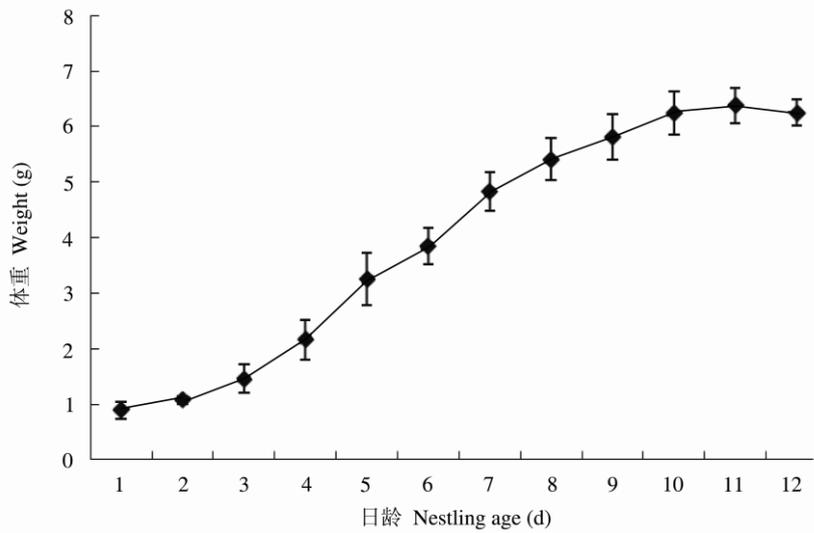


图 2 黄腹山鹡鸰雏鸟体重增长曲线

Fig. 2 The weight growth curve of nestling of Yellow-bellied Prinia

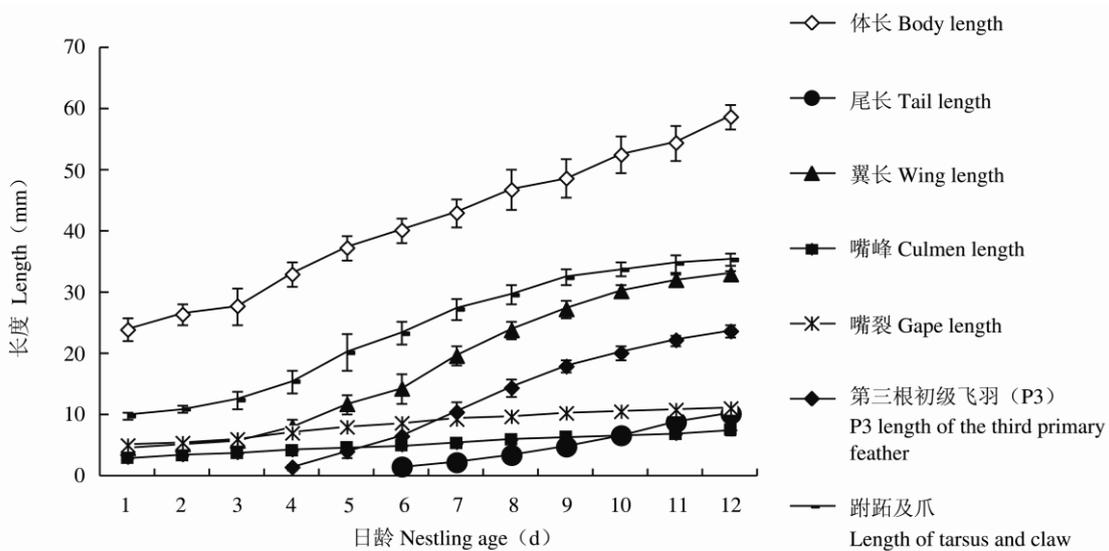


图 3 黄腹山鹡鸰体长等生长曲线

Fig. 3 The length growth curve of nestling of Yellow-bellied Prinia

当时最重要的功能优先发育的原则。

3 讨论

黄腹山鹡鸰仅在育雏早期(3.5 日龄的 6:00 ~ 8:00 时)亲鸟有情饲行为。有关情饲行为的进化,赵亮等(2005)综述了 4 种主要假说:即维持婚约假说、雄性质量假说、雌性营养假

说和维持繁殖成功率最大化假说。实际上,这些假说之间并不相互排斥,情饲行为最初可能由性选择进化而来,然后通过自然选择来维持(Helfenstein et al. 2003)。其形成原因是多方面的,暖雏的亲鸟离巢觅食需消耗能量,另一方面暖雏的能量消耗也很高,因此情饲行为可增加配偶的生存几率、提高后代的成活率。

表 1 黄腹山鹪莺雏鸟形态增长拟合方程 ($n = 15$)

Table 1 Logistic equations of nestlings growth curves of Yellow-bellied Prinia ($n = 15$)

参数 Parameters	渐近线 (a) Asymptote	斜率 (k) Growth rate	拐点 (t_0) Inflexion	Logistic 曲线方程 Logistic curve equation	R^2
体重 Body weight (W) (g)	6.62 ± 0.13	0.53 ± 0.028	5.17	$W = 6.62 / (1 + 15.48e^{-0.53t})$	0.996
体长 Body length (L_1) (mm)	75.92 ± 5.34	0.18 ± 0.017	5.43	$L_1 = 75.92 / (1 + 2.66e^{-0.18t})$	0.995
翼长 Wing length (L_2) (mm)	37.80 ± 1.63	0.42 ± 0.030	6.77	$L_2 = 37.80 / (1 + 17.16e^{-0.42t})$	0.994
嘴峰 Culmen length (L_3) (mm)	10.36 ± 0.82	0.17 ± 0.016	5.95	$L_3 = 10.36 / (1 + 2.75e^{-0.17t})$	0.996
嘴裂 Gape length (L_4) (mm)	12.20 ± 0.29	0.27 ± 0.019	2.45	$L_4 = 12.20 / (1 + 1.94e^{-0.27t})$	0.995
跗跖及爪 Length of tarsus and claw (L_5) (mm)	39.24 ± 1.39	0.35 ± 0.027	4.74	$L_5 = 39.24 / (1 + 5.26e^{-0.35t})$	0.993

t 为雏鸟日龄。 t refers to nestling age of Yellow-bellied Prinia.

表 2 黄腹山鹪莺体重、体长等身体参数间的相关性 ($n = 15$)

Table 2 Correlation matrix of body mass, body length and other body measurements of Yellow-bellied Prinia ($n = 15$)

参数 Parameters	体长 (mm) Body length	翼长 (mm) Wing length	嘴峰 (mm) Culmen length	嘴裂 (mm) Gape length	跗跖及爪 (mm) Length of tarsus and claw
体重 Body weight (g)	0.983**	0.981**	0.978**	0.994**	0.999***
体长 Body length (mm)		0.984**	0.997**	0.988**	0.989**
翼长 Wing length (mm)			0.985**	0.969**	0.986**
嘴峰 Culmen length (mm)				0.984**	0.985**
嘴裂 Gape length (mm)					0.995**

** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$.

表 3 黄腹山鹪莺雏鸟外部器官生长量的阶段变化

Table 3 Nestlings development in different stages of Yellow-bellied Prinia

	生长量 Nestlings development (%)							
	体重 Weight (g)	体长 Body (mm)	尾长 Tail (mm)	翼长 Wing (mm)	嘴峰 Culmen (mm)	嘴裂 Gape (mm)	第三根初级飞羽 P3 The third primary feathers (mm)	跗跖及爪 Tarsus and claw (mm)
t_1	0.11	0.11	0.00	0.04	0.17	0.17	0.00	0.10
t_2	0.45	0.36	0.16	0.30	0.27	0.43	0.28	0.42
t_3	0.37	0.24	0.32	0.46	0.30	0.27	0.48	0.36
t_4	0.07	0.29	0.52	0.20	0.26	0.13	0.24	0.12

灰色突出显示为每一阶段增长量最大的器官。

Numbers highlighted in grey are maximum ones in each stage.

黄腹山鹪莺亲鸟的喂雏次数比同科大小类似的黄眉柳莺 (*Phylloscopus inornatus*) (刘焕金等 1986)、黑眉苇莺 (*Acrocephalus bistrigiceps*) (王子玉等 1991) 多, 这在一定程度上是由种的特异性决定的 (Ringsby et al.

2009), 同为鹪莺属的纯色山鹪莺 (*Prinia inornata*) 也具备高繁殖投资的特点 (张建新 2007), 这与多种环境因子有关, 如繁殖季节长短、资源可预测性等 (赵亮等 2005, Angelier et al. 2009)。

黄腹山鹧鸪的育雏食物以蜘蛛目物种和幼虫为主, 与繁殖期杂色山雀(蔡玥等 2014)的取食偏好一致。这可能是其提高繁殖率而采取的一种取食策略, 鳞翅目幼虫和蜘蛛目物种可以消化和代谢植物中的维生素 E, 而食虫鸟类捕食这类食物后, 可以有效利用这些物质建立自身的抗氧化系统(Arnold et al. 2010)。在育雏期间, 亲鸟喂雏次数、喂雏食物种类均有上升趋势, 与雏鸟总的生长能量随日龄增加有关。

黄腹山鹧鸪体重的 k 值是所有身体度量值中最大的, 与其他 k 值之间存在显著性差异, 表明了雏鸟体重的增速最快, 但出飞前体重并未超过成鸟(未发表数据), 这可能与亲鸟取食对策有关, 如果亲鸟取食频次高且规律性强, 则雏鸟体重常低于成体体重(Ricklefs 1973), 也可能与捕食压力有关(Remeš et al. 2002)。雏鸟身体各器官 k 值大小与食物丰富度、捕食压力、体型大小及发育类型有关(Ricklefs 1976), 其中, 食物资源是决定鸟类生长率的重要因子(Dawson et al. 2005), 黄腹山鹧鸪具有相对较高的体重增长率, 可能与当地丰富的食物资源有关(丁志锋 2008)。野外调查发现, 部分黄腹山鹧鸪也会进行二次繁殖, 这与台湾地区黄腹山鹧鸪的繁殖习性一致(Lin et al. 1988), 其前提也可能与可利用的食物资源较丰富有关。此外, 黄腹山鹧鸪巢址植物以象草(*Pennisetum purpureum*)为多(丁志锋等 2008), 人工种植的象草频繁被收割, 导致黄腹山鹧鸪巢的损失率较高, 因此较高的 k 值可能亦是对多变环境的适应(Remeš et al. 2002)。

能量分配假说认为, 晚成鸟在早期由于降低了雏鸟产热调节的能量所需, 因而将较多的能量用于生长, 因此晚成鸟在早期发育阶段, 分配用于生长的能量应该是最高的(Dawson et al. 1960)。黄腹山鹧鸪在早期生长发育过程中, 体重、体长、嘴峰、嘴裂的生长速度很快; 后期以翼长、尾长、第 3 根初级飞羽的生长最快, 体现了雏鸟阶段的后期与体温调节能力(羽毛)相关的器官优先发育的原则, 这与高寒草甸常

见的 10 种小型雀形目鸟类发育规律相似(郑光美 1995), 这种结果和能量分配假说是一致的。

致谢 审稿专家对论文的修改提出了宝贵的意见; 在野外工作过程中江溪村村民钟四强和马四提供了很大的便利和帮助, 象头山国家级自然保护区的陈新贵协助进行了部分工作, 在此一并致谢。

参 考 文 献

- Angelier F, Chastel O. 2009. Stress, prolactin and parental investment in birds: a review. *General and Comparative Endocrinology*, 163(1): 142–148.
- Arnold K E, Ramsay S L, Henderson L, et al. 2010. Seasonal variation in diet quality: antioxidants, invertebrates and blue tits *Cyanistes caeruleus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 99(4): 708–717.
- Dawson R D, Lawrie C C, O'Brien E L. 2005. The importance of microclimate variation in determining size, growth and survival of avian offspring: experimental evidence from a cavity nesting passerine. *Oecologia*, 144(3): 499–507.
- Dawson W R, Evans F C. 1960. Relation of growth and development to temperature regulation in nestling Vesper sparrows. *Condor*, 62(5): 329–340.
- Helfenstein F, Wagner R H, Danchin E, et al. 2003. Functions of courtship feeding in black-legged kittiwakes: natural and sexual selection. *Animal Behaviour*, 65(5): 1027–1033.
- Lack D. 1940. Courtship feeding in birds. *Auk*, 57(2): 169–178.
- Lin L S, Alexander P S, Severinghaus L L. 1988. Breeding ecology of tawny and yellow-bellied wren warblers (*Prinia subflava* and *P. flaviventris*). *Bulletin of the Institute of Zoology Academia Sinica*, 27(1): 57–66.
- Madge S. 2016. Yellow-bellied Prinia (*Prinia flaviventris*)// del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J, et al. *Handbook of the Birds of the World Alive*. Barcelona: Lynx Edicions. [M/OL]. [2016-03-27]. <http://www.hbw.com/node/58590>.
- McCarty J P. 2001. Variation in growth of nestling tree swallows across multiple temporal and spatial scales. *Auk*, 118(1): 176–190.
- Remeš V, Martin T E. 2002. Environmental influences on the

- evolution of growth and developmental rates in passerines. *Evolution*, 56(12): 2505–2518.
- Ricklefs R E. 1973. Pattern of growth in birds. *Ibis*, 110(4): 419–451.
- Ricklefs R E. 1976. Growth rates of birds in the humid New world tropics. *Ibis*, 118(2): 179–207.
- Ringsby T H, Berge T, Saether B E, et al. 2009. Reproductive success and individual variation in feeding frequency of House Sparrows (*Passer domesticus*). *Journal of Ornithology*, 150(2): 469–481.
- Sofaer H R, Chapman P L, Sillett T S, et al. 2013. Advantages of nonlinear mixed models for fitting avian growth curves. *Journal of Avian Biology*, 44(5): 469–478.
- Starck J M, Ricklefs R E. 1998. *Avian Growth and Development: Evolution within the Altricial-precocial Spectrum*. Cambridge: Oxford University Press.
- Stearns S C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Tjørvæ K M C, Tjørvæ E. 2010. Shapes and functions of bird-growth models: how to characterise chick postnatal growth. *Zoology*, 113(6): 326–333.
- Trivers R L. 1972. Parental investment and sexual selection // Campbell B. *Sexual Selection and the Descent of Man*. Chicago: Aldine, 136–179.
- Zar J H. 1996. *Biostatistical Analysis*. New Jersey: Prentice-Hall.
- 蔡玥, 李东来, 李其久, 等. 2014. 杂色山雀繁殖期与非繁殖期食物组成及利用. *动物学杂志*, 49(6): 811–819.
- 丁志锋, 唐思贤, 张建新, 等. 2007. 黄腹山鹪莺成鸟的秋季换羽. *动物学杂志*, 42(6): 28–33.
- 丁志锋, 袁玲, 朱成林, 等. 2008. 黄腹山鹪莺的营巢特征. *动物学研究*, 29(3): 270–276.
- 刘焕金, 苏化龙, 冯敬义, 等. 1986. 黄眉柳莺的数量及其繁殖生态. *四川动物*, 5(1): 16–18.
- 王子玉, 王增富, 李春霞, 等. 1991. 棕扇尾莺在连云港地区繁殖. *动物学杂志*, 26(2): 53–54.
- 张建新. 2007. 纯色鹪莺 (*Prinia inornata*) 繁殖生态及换羽研究. 上海: 华东师范大学硕士学位论文.
- 赵亮, 张晓爱, 刘泽华. 2005. 青海北部高寒草甸雀形目鸟类繁殖生态学的研究进展. *动物学研究*, 26(6): 659–665.
- 郑光美. 1995. *鸟类学*. 北京: 北京师范大学出版社.
- 郑作新, 卢汰春, 杨岚, 等. 2010. *中国动物志: 鸟纲 第十二卷. 雀形目: 鹪科 III 莺亚科 鹪亚科*. 北京: 科学出版社, 287–290.