

中国的噪鹛及其研究现状

柳鹏飞^① 李娜^① 张娟丽^① 秦雪雪^① 楼瑛强^② 孙悦华^②

① 陇东学院生命科学与技术学院, 甘肃省高校陇东生物资源保护与利用省级重点实验室 庆阳 745000;

② 中国科学院动物研究所 动物生态与保护生物学院重点实验室 北京 100101

摘要: 中国的噪鹛种类丰富, 共计有 40 种之多, 其中噪鹛属 28 种, 彩翼噪鹛属 12 种。本文综述了我
国噪鹛类分布、分类现状和已报道的噪鹛类生态学研究结果, 主要包括繁殖生态、身体大小性二态、
配偶选择、体温调节和适应性产热、鸣唱等方面的研究。以期为后续深入研究提供参考。

关键词: 噪鹛; 分类; 分布; 研究现状

中图分类号: Q958 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263 (2018) 02-292-10

Research Status on the Ecology of Laughingthrushes in China

LIU Peng-Fei^① LI Na^① ZHANG Juan-Li^① QIN Xue-Xue^① LOU Ying-Qiang^② SUN Yue-Hua^②

① *School of Life Sciences and Technology, Longdong University, University Provincial Key Laboratory for Protection and Utilization of*

Longdong Bio-resources in Gansu Province, Qingyang 745000; ② *Key Laboratory of Animal Ecology and Conservative Biology,*

Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

Abstract: China is rich in the resources of laughingthrushes, with 40 species, 28 in *Garrulax* and 12 in *Trochalopteron*. In this paper, we summarized their distribution (Fig. 1), as well as studies on ecology, such as breeding ecology, sexual dimorphism, mating pattern, thermoregulation, adaptive thermogenesis and sing behaviours, in order to provide reference for the further research in the future.

Key words: Laughingthrush, *Garrulax* and *Trochalopteron*; Classification; Distribution; Research status

噪鹛 (Laughingthrush) 是隶属于雀形目 (Passeriformes) 噪鹛科 (Leiothrichidae) 噪鹛属 (*Garrulax*) 和彩翼噪鹛属 (*Trochalopteron*) 的 66 种鸟类, 主要分布在我国西南和东南亚, 为典型的东洋界物种 (图 1) (Gill et al. 2017)。中国分布有 40 种噪鹛, 占全部噪鹛种数的 60.6% (郑作新 1982, Gill et al. 2017), 其中中国特有种 15 种, 分别为画眉 (*G. canorus*)、台湾画眉 (*G. taewanus*)、黑额山噪鹛 (*G.*

sukatschewi)、褐胸噪鹛 (*G. maesi*)、斑背噪鹛 (*G. lunulatus*)、白点噪鹛 (*G. bieti*)、大噪鹛 (*G. maximus*)、台湾白喉噪鹛 (*G. ruficeps*)、靛冠噪鹛 (*G. courtoisi*)、山噪鹛 (*G. davidi*)、台湾棕噪鹛 (*G. poecilorhynchus*)、棕噪鹛 (*G. berthemyi*)、橙翅噪鹛 (*T. elliotii*)、灰腹噪鹛 (*T. henrici*)、玉山噪鹛 (*T. morrisonianum*) (雷富民等 2006, Gill et al. 2017)。

基金项目 陇东学院博士人才引进科研启动项目;

第一作者介绍 柳鹏飞, 男, 博士; 研究方向: 鸟类生态学; E-mail: pfliu0120@126.com.

收稿日期: 2017-08-02, 修回日期: 2017-12-23 DOI: 10.13859/j.cjz.201802015

1 噪鹛类的分类及系统演化

关于噪鹛的分类，一直是学者们关注的焦点，目前仍然存在争议 (Cibois 2003, Luo et al. 2009, 张强等 2010)。对于种的界定和亚种分化、噪鹛类的演化、起源与分布，学者们观点也不尽相同 (郑作新等 1963, 李桂垣等 1979, 郑宝赉等 1980, 郑作新等 1982, 1987, 杨岚 2002, Dickinson et al. 2014, 雷富民等 2006, Li et al. 2006, 张强等 2010, 郑光美 2011)。郑作新 (1982) 基于噪鹛类的分布、形态特征与亚种分化，提出中国噪鹛类的起源中心在横断山地区，由于不断进化和竞争排斥，形成了当前的分布格局。Luo 等 (2009) 基于核基因和线粒体基因测序结果，并结合不同种的行为和繁殖特征的研究结果认为，横断山地区可能并不是噪鹛类的起源中心，噪鹛类可能是多点起源，并系发生。这项研究的结果同时建议，恢复彩翼噪鹛属 (*Trochalopteron*)，暂定 *Ianthocincla* 为 *Garrulax* 的一个亚属，含白点噪鹛、斑背噪鹛、眼纹噪鹛 (*G. ocellatus*)、大噪鹛等 (Luo et al. 2009, 刘阳等 2011)。按照这一结果，山噪鹛、画眉、白颊噪鹛 (*G. sannio*)、黑喉噪鹛 (*G. chinnensis*)、棕噪鹛等羽色相对单调且鸣唱行为复杂的种亲缘关系较近，隶属于噪鹛属 *Garrulax*；橙翅噪鹛、黑顶噪鹛 (*T. affine*)、蓝翅噪鹛 (*T. squamatum*) 等羽色多样者，为另一枝系——彩翼噪鹛属 *Trochalopteron*；灰翅噪鹛 (*G. cineraceus*) 的亲缘关系与白点噪鹛、眼纹噪鹛、斑背噪鹛、大噪鹛等更加接近，其形态特征也与这些种相似，同样具有灰色的翅羽和白色的尾端，更倾向于归入 *Ianthocincla* 亚属 (Luo et al. 2009)。这一研究还结合形态及已报道之噪鹛生活史特征进行讨论：噪鹛属 *Garrulax* 所产卵为蓝色无斑点卵；彩翼噪鹛属 *Trochalopteron* 属所产卵为蓝绿色，且在钝端有黑色、棕色或者锈红色斑点，这也说明噪鹛类生活史特征产生分化 (Luo et al. 2009)；这一研究对所涉及之 23 种

噪鹛的亚种分化也给出了新的思考 (Luo et al. 2009)。对喜马拉雅和东南亚森林鸟类系统地理学的相关研究也证明，噪鹛属和彩翼噪鹛属是独立发生的 (Päckert et al. 2012)。草鹛属 (*Babax*) 由于与噪鹛属相似的生态和生活史特征，加之分子遗传学提供的证据 (Luo et al. 2009)，草鹛属与噪鹛属，特别是山噪鹛亲缘关系较近，近年来建议将草鹛属并入噪鹛属 (Alström et al. 2013)。我国现有草鹛属鸟类 3 种，分别为矛纹草鹛 (*B. lanceolatus*)、大草鹛 (*B. waddelli*)、棕草鹛 (*B. koslowi*)，关于这几种鸟类的研究相对欠缺 (李德浩等 1979, 左红卫等 1995, Lu 2004, Lu et al. 2007, 徐霄等 2012, Alström et al. 2013)，应该加强草鹛属生态学的研究，为讨论噪鹛科鸟类的系统发生和分类补充参考资料。

关于噪鹛类的分布格局，郑作新 (1982) 提出中国噪鹛类的起源中心在横断山地区，由于不断进化和竞争排斥，形成了当前的分布格局。Luo 等 (2009) 认为横断山地区可能并不是噪鹛类的起源中心。台湾分布的几种噪鹛以前认为是大陆种类的亚种 (刘如筭等 2000)，现已确定为独立种 (Gill et al. 2017)。叶江霞等 (2013) 基于 GIS 技术对我国噪鹛科鸟类分布状况的分析，认为中国噪鹛科鸟类水平分布具有不均性，西南山地分布最多，其次是滇南山地；横断山地和滇南山地是两个分布中心。我们根据噪鹛类在国内各省区的分布记录 (郑光美 2011)，绘制了噪鹛在中国各省区的分布图 (图 1)，不难看出，我国噪鹛类主要分布在中国的西南山地，在这一地区分布种类最多，尤其是横断山和青藏高原东缘。北方分布的噪鹛主要是山噪鹛、黑脸噪鹛 (*G. perspicillatus*) 和橙翅噪鹛。

目前，噪鹛类已从画眉科 (Timaliidae) 分出，独立为噪鹛科，包括噪鹛属、彩翼噪鹛属等 13 个属 (Gill et al. 2017)。

2 噪鹛类生态生物学研究

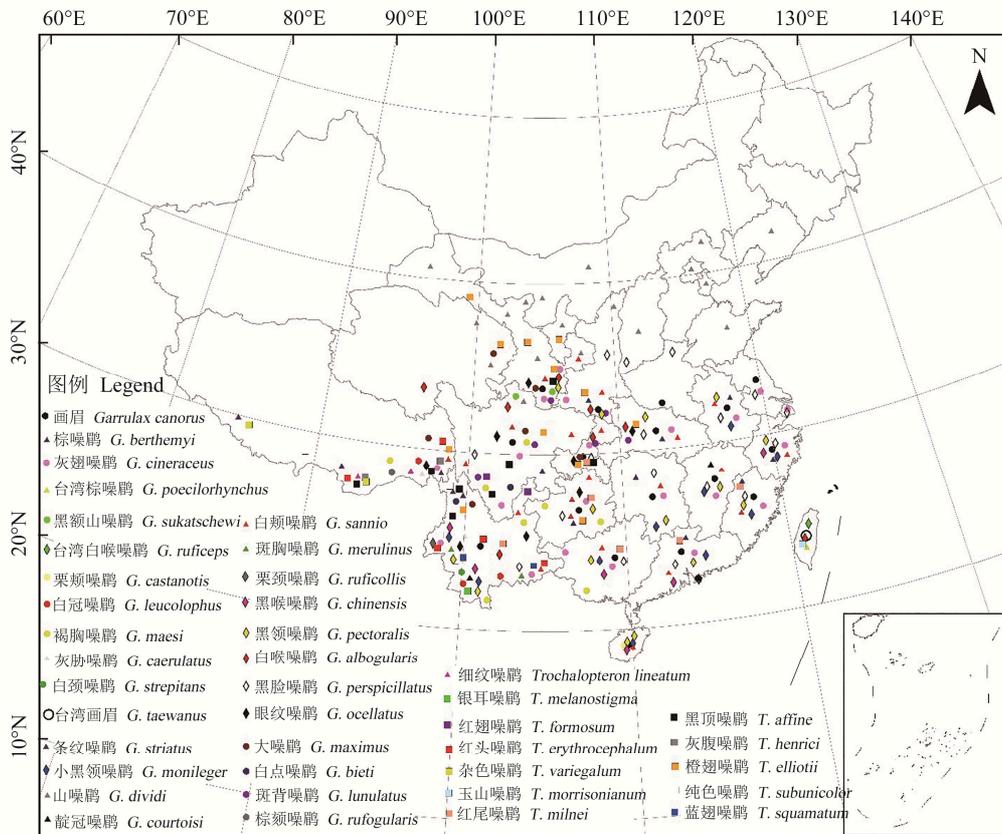


图 1 噪鹛在中国各省的分布

Fig. 1 The Laughingthrush species and its distribution range in China

本图主要参考《中国鸟类分类与分布名录》(郑光美 2011) 和 *IOC World Bird List* (Gill et al. 2017) 绘制, 其中每个点代表每种噪鹛的分布点。

This figure been draw in accordance with the distribution record of A Checklist on the Classification and Distribution of the Birds of China (Zheng Guang-Mei 2011) and *IOC World Bird List* (Gill et al. 2017), each speck instead the recorded distribution site of each Laughingthrush species.

目前国内对噪鹛的生态生物学研究主要涉及噪鹛属 13 个种和彩翼噪鹛属 4 个种, 包括繁殖生态 (蒋迎昕等 2007b, c, Lu et al. 2008, Wang et al. 2011, Fu et al. 2011)、身体大小性二态 (Liu et al. 2016, 2017)、配偶选择 (Liu et al. 2016, 2017)、鸣唱 (刘如笋等 1997a, b)、系统发育 (Luo et al. 2009) 和体温调节及适应性产热 (Xia et al. 2013, Wu et al. 2015) 等方面。到目前为止, 还没有对任何一种噪鹛做过系统全面的研究。

2.1 繁殖生态

繁殖期是鸟类生活史的重要阶段, 繁殖期

的行为、能量分配是理解鸟类进化与适应的关键。生活于不同环境的鸟类, 采取不同的繁殖对策, 其繁殖时间、窝卵数和孵化期等存在差异。很多雀形目鸟类的高海拔种群相对于低海拔种群, 其窝卵数较小、卵较大、孵化期相对较长、出飞雏鸟数较少 (Blackburn 1991, Badyaev 1997, Badyaev et al. 2001a)。噪鹛类分布广泛, 从热带到温带、低海拔到高海拔均有分布。窝卵数差异较大, 最小为 2 枚, 最大为 7 枚, 热带和亚热带种类窝卵数相对较多 (Ali et al. 2002, Lu et al. 2008)。我国噪鹛类的窝卵数在 3~6 枚不等 (王淑珍等 1983, 郑作新等

1987, 李桂垣等 1993, 赵正阶 2001, 蒋迎昕等 2005, 关猛猛 2012), 噪鹛属鸟类窝卵数多为 3~5 枚, 彩翼噪鹛属窝卵数多 3~4 枚; 有相当一部分种类的繁殖资料缺失 (郑作新等 1987), 以后应关注这些基础生物学的研究。噪鹛科另一种鸟类灰胸薮鹛 (*Liocichla omeiensis*) 的繁殖期在 4~8 月, 平均窝卵数 (2.9 ± 0.2) 枚 (Fu et al. 2011)。

在甘肃莲花山海拔 3 600 m 生境中, 大噪鹛窝卵数 2~3 枚, 出飞雏鸟数 1 只 (Wang et al. 2010)。与其同一生境生活的黑额山噪鹛, 窝卵数 2~5 枚, 出飞雏鸟数 2~3 只 (Wang et al. 2011)。生活于西藏高原的灰腹噪鹛, 窝卵数 2~3 枚, 出飞雏鸟数 1~3 只, 孵卵期为 16 d (Lu et al. 2008)。在甘肃莲花山保护区海拔 2 100 m 的农田灌丛生境中, 山噪鹛的平均窝卵数 3.21 枚, 孵卵期 14 d; 橙翅噪鹛平均窝卵数 3.39 枚, 孵卵期 13 d。繁殖成功时, 这两种噪鹛的出飞雏鸟数与所产窝卵数相同 (柳鹏飞 2016)。这些结果显示, 噪鹛类窝卵数和出飞雏鸟数, 随其生活海拔的升高而减少 (表 1); 高海拔种类, 由于恶劣的生存环境, 将更多的能量投入到更少的后代, 以提高雏鸟质量和存活率 (Lu et al. 2008)。这种适应模式与其他雀形目鸟类的研究报告一致 (Blackburn 1991, Badyaev 1997, Badyaev et al. 2001a)。

关于鸟类卵色的进化, 现在主要的解释有: 保护色以降低捕食风险 (Wallace 1889, Lack 1958)、增加卵的热调节能力和卵壳硬度

(Solomon 1997, Gosler et al. 2005)、与性选择和系统发生相关 (Moreno et al. 2003, Chen et al. 2016)。噪鹛类卵色大多为蓝色 (郑作新等 1987, Ali et al. 2002, Wang et al. 2010, 2011), 噪鹛属多无斑点, 彩翼噪鹛属多有斑点, 这可能与系统发育相关。此外, 这种卵色还可能与反巢寄生行为有关。山噪鹛的巢寄生者可能为大杜鹃 (*Cuculus canorus*)、中杜鹃 (*C. saturatus*), 橙翅噪鹛的巢寄生者为鹰鹃 (*Hierococcyx sparveroides*) (胡运彪等 2013), 鹰鹃还可在白颊噪鹛 (蒋迎昕等 2007a) 以及喜鹊 (*Pica pica*) 巢中寄生繁殖 (郑作新等 1991)。

噪鹛类的繁殖时间大多集中于 4~7 月 (罗时有等 1989, 蒋迎昕等 2007b, c, Lu et al. 2008, Wang et al. 2010, 2011, 郑光美 2016), 噪鹛类的巢址选择表现出种间差异 (张可银等 2003, 蒋迎昕等 2007b, c, Lu et al. 2008, 朱峰等 2010, Wang et al. 2010, 2011), 营巢树的选择主要是其生境中的优势种, 表现出较高的适应性; 巢距地面高度多在 1.5 m 左右。对不同噪鹛繁殖生态的研究, 可以为讨论和理解其系统进化提供一定依据 (Luo et al. 2009)。

2.2 噪鹛类性二态研究

身体大小性二态 (sexual size dimorphism, SSD) 是动物界较为普遍的规律, 是自然选择和性选择共同作用的结果 (Darwin 1871, Andersson 1994); 鸟类的身体大小在一定程度上决定其适合度 (Andersson 1994, Szekely et al.

表 1 不同海拔生境中噪鹛的基础繁殖数据

Table 1 The basic breeding data of Laughingthrush species in different altitude

鸟种 Species	海拔 (m) Altitude	平均窝卵数 (枚) Clutch size	出飞雏鸟数 (只) Chicks fledged (ind)	孵卵期 (d) Incubation period
灰腹噪鹛 <i>Trochalopteron henrici</i>	4 500	2.60	1~3	16
大噪鹛 <i>Garrulax maximus</i>	3 600	2.20	1	—
黑额山噪鹛 <i>T. sukatschewi</i>	3 600	3.50	2~3	—
山噪鹛 <i>G. dividi</i>	2 100	3.21	3.21	14
橙翅噪鹛 <i>T. elliotii</i>	2 100	3.39	3.39	14

“—”表示无研究记录。— No research report.

2007)。橙翅噪鹛和山噪鹛都表现出雄性偏向的性二态，性选择在这两种噪鹛性二态进化与维持中可能起主要作用 (Liu et al. 2016, 2017)。对噪鹛科另一种鸟类黄痣薮鹛 (*L. steerii*) 的研究也发现雄性偏向的性二态，并认为性选择促进了其进化 (Mays et al. 2006)，雄性偏向的性二态在噪鹛科鸟类可能普遍存在。

很多鸟类被认为雌雄羽色属于性单态 (sexual monomorphic)。近年来越来越多的研究表明，即使在人类眼中雌雄同色的种类，其羽色性二态在雀形目鸟类中广泛存在 (Badyaev et al. 2003, Eaton 2005, Dale et al. 2015, Dunn et al. 2015)。羽色性二态是自然选择和性选择共同作用的结果 (Darwin 1871, Dale et al. 2015, Dunn et al. 2015)，是衡量性选择压力的重要指标，同时羽色的两性差异可以表明性选择作用的表型特征 (Badyaev et al. 2003, Mays et al. 2006)。噪鹛类雌雄鸟羽色相似，没有明显的性二态。噪鹛属种类羽色多单调，比如画眉、山噪鹛；彩翼噪鹛属种类则羽色多样，异常艳丽，比如橙翅噪鹛、红尾噪鹛 (*T. milnei*)、红翅噪鹛 (*T. formosum*) 等。橙翅噪鹛雌雄鸟羽色在紫外光波长范围内，有明显性二态；山噪鹛雌雄鸟羽色在可见光范围内存在性二态 (柳鹏飞 2016)。对黄痣薮鹛的研究结果与橙翅噪鹛相似 (Mays et al. 2006)。这些研究提示我们，噪鹛类羽色性二态可能普遍存在。噪鹛属羽色雌雄差异可能在可见光范围；彩翼噪鹛属羽色性二态可能更多地表现在紫外光范围。

2.3 婚配制度与配偶选择

关于噪鹛类婚配制度的研究报道非常少。已报道的黑脸噪鹛、靛冠噪鹛为合作繁殖 (柯站华等 2011, 刘道强等 2016)，其他噪鹛如灰腹噪鹛、大噪鹛、黑额山噪鹛等都属于社会性单配制 (Lu et al. 2008, Wang et al. 2010, 2011)。对鸟类合作繁殖的系统分析研究表明，噪鹛科鸟类可能比其他类群更多地倾向于合作繁殖 (Cockburn 2006)。

对于配对方式的研究，可以更好地理解性选择和物种形成。橙翅噪鹛基于身体大小 (嘴峰长和跗跖长) 选型配对 (Liu et al. 2016)；山噪鹛基于嘴峰长选型配对。值得注意的是，山噪鹛配对个体之间体温呈显著正相关 (Liu et al. 2017)。根据生态代谢理论 (metabolic theory of ecology, MTE; Brown et al. 2004)，这种相互配偶选择又可能与生理状态相关，雌雄鸟都倾向于选择与自身生理节奏同步的个体配对。噪鹛类领域行为复杂；求偶炫耀行为目前知之甚少 (付义强等 2011, 柴璐艳等 2014)。山噪鹛在全年的大部分时间，配对雌雄鸟一起活动，当领域内出现入侵者时，配对雌雄鸟同时靠近入侵者，并由雄鸟先发起攻击，表现出很强的联合领域保护行为。这与很多有二重唱行为的热带鸟类行为特点相似，比如黄痣薮鹛 (Weng et al. 2012)。这表明，雌雄鸟联合领域保护在噪鹛科鸟类可能是普遍的行为。

2.4 鸣唱行为

噪鹛类雄鸟具有复杂的鸣唱行为和出色的效鸣能力，例如画眉、山噪鹛、黑喉噪鹛等 (雷富民等 2006)。鸣唱的功能有：占区、驱赶、雌雄应答、求偶等；鸣叫的功能主要有：召唤、示警、集群觅食、共同防御等 (俞清等 1996, 刘如笋等 1997a, b, 李明等 2009)。棕噪鹛鸣声复杂多变，可分为单声鸣叫、双声鸣叫、鸣唱和效鸣 (邬小红等 2007)。画眉的鸣唱则语句复杂、效鸣能力突出，是噪鹛中最善于鸣唱的种类 (雷富民等 2006)。噪鹛属鸟类雄鸟的鸣唱行为复杂，具有效鸣能力；彩翼噪鹛属鸟类雄鸟鸣唱相对简单，没有效鸣能力。

噪鹛类雌鸟也可鸣唱，相对雄鸟单调，可与雄鸟形成二重唱，例如斑背噪鹛 (俞清等 1996)、白冠噪鹛 (*G. leucolophus*) (Vencl et al. 1976)。雄鸟鸣唱的主要功能是标记领域和吸引配偶。性选择促进和维持了雄鸟鸣唱行为的进化。雌鸟鸣唱行为主要存在于热带鸟类中，并且是比较古老的性状，温带鸟类雌鸟鸣唱能力

在反复的迁徙过程中丢失 (Price et al. 2009, Odom et al. 2014, Price 2015)。鸟类二重唱的主要功能是形成配对、维持配偶关系、配偶相互保护和防止婚外配 (Odom et al. 2014)。山噪鹛雄鸟有很强的效鸣能力, 鸣唱行为复杂。雌鸟鸣唱相对单调, 没有效鸣能力; 雌鸟鸣唱的主要作用是吸引配偶、与雄鸟保持联系、宣告繁殖状态、与雄鸟形成二重唱 (柳鹏飞 2016)。这与对很多热带雀形目鸟类的研究结果是一致的 (Odom et al. 2014)。

2.5 生理生态

噪鹛类分布广泛, 是比较生理生态学研究理想物种。画眉具有相对较高的体温和热传导、相对较低的基础代谢率 (basal metabolic rate, BMR)、相对较窄的热中性区 (thermal neutral zone, TNZ)、相对较高的蒸发失水 (evaporative water loss, EWL), 这与其生存环境温暖潮湿的气候特点相适应, 生境中代谢产热和水经济利用的选择压力较低 (Xia et al. 2013); 在冬季环境温度降低时, 适应性地提高产热能力以维持体温恒定 (Wu et al. 2015); 冬季的摄入能和同化能显著高于夏季, 在冬季通过增加能量摄入和消化道重量来适应高能量需求 (吴梦斯等 2015)。

生理生态学研究结果可以帮助我们更好地理解动物对环境的适应, 例如季节变化、不同环境中水分的经济利用、对环境可食用量的生理响应等。在不同环境中的生理变化体现了表型可塑性, 这对于理解生态物种形成非常重要。比如山噪鹛对于北方冬季低温的适应产生的适应性进化 (张俊范等 1989)。通过生理生态学的研究, 可以更好地理解噪鹛对于环境的适应。噪鹛系统发生的研究结果揭示, 由于气候环境变化, 橙翅噪鹛由高海拔地区扩散到海拔较低的区域, 通过对不同海拔梯度的适应分化为 3 个不同的生态群 (Qu et al. 2011), 这可能是通过其生理适应实现的。

3 噪鹛类的保护

我国噪鹛类虽然丰富, 但其中一些物种数量稀少。由于栖息地的丧失, 有些噪鹛在野外已很难见到。何芬奇等 (2016) 认为: 赤尾噪鹛指名亚种 (*T. milnei milnei*) 当前的受威胁程度在极危与野外功能性灭绝之间。斑背噪鹛、斑胸噪鹛 (*G. merulinus*)、画眉、黑喉噪鹛、红翅噪鹛和红尾噪鹛列入《中国物种红色名录》的近危种, 黑额山噪鹛、白点噪鹛列为易危种 (汪松等 2004)。褐胸噪鹛被列为濒危鸟类的近危物种 (Bird Life International 2001)。何芬奇等 (2006) 建议将靛冠噪鹛、黑额山噪鹛、斑背噪鹛、白点噪鹛、斑胸噪鹛提升为濒危种。黑额山噪鹛和白点噪鹛已被列入《亚洲鸟类红皮书》(BirdLife International 2001) 的易危种。其中, 靛冠噪鹛在动物园的保护养殖和江西婺源保护区的建立, 为这些濒危噪鹛类的保护提供了很好的参考 (刘道强等 2016)。鉴于条纹噪鹛 (*G. striatus*)、栗颈噪鹛 (*G. ruficollis*)、白颈噪鹛 (*G. strepitans*)、杂色噪鹛 (*T. variegatum*)、蓝翅噪鹛、纯色噪鹛 (*T. subunicolor*) 在我国数量稀少, 应注意保护。画眉、山噪鹛、黑喉噪鹛、棕噪鹛等善于鸣唱, 常被捕为笼鸟, 每年交易数量巨大, 应注意保护。特别是画眉, 由于其善鸣好斗, 每年都有不同年龄段的画眉被大量捕为笼养鸟, 这对其野外种群的长期生存非常不利。

噪鹛为中国鸟类资源最为丰富的类群之一, 关于其生物学、生态学的基础研究工作相对缺乏、滞后, 这限制了对噪鹛类分类、分布、起源与演化的理解。特别是噪鹛类共存机制的研究, 只有零星报道 (郭远杰等 2015)。根据噪鹛类的分布特点, 我国西南山地 (特别是横断山地区) 是研究噪鹛类共存机制的理想地区。噪鹛类的分类一直备受关注 and 争议, 不能从单一角度分析, 应该综合形态、生理、行为等生物及生态学研究 and 分子研究的结果来讨论。同

时, 噪鹛类也是研究合作繁殖、社会行为等生态学理论的理想类群。噪鹛属鸣唱行为复杂, 是研究二重唱进化机制的理想物种。彩翼噪鹛属羽色艳丽多样, 雌雄差异不明显, 可作为研究雌雄第二性征趋同进化的物种。因此, 应加强噪鹛类的研究, 充分利用我国这一宝贵的自然资源, 使我国鸟类生态学和行为学研究取得更为鼓舞人心的成果。

致谢 感谢陇东学院土木工程系王东博士在分布图绘制工作中提供的帮助。

参 考 文 献

- Ali S, Ripley S D. 2002. Handbook of the Birds of India and Pakistan Together with those of Bangladesh, Nepal, Sikkim, Bhutan, and Sri Lanka: Laughingthrushes to the Mangrove Whistler. 2nd ed. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Alström P, Olsson U, Lei F. 2013. A review of the recent advances in the systematics of the avian superfamily Sylvioidea. *Chinese Birds*, 4(2): 99–131.
- Andersson M. 1994. Sexual Selection. Princeton: Princeton University Press.
- Badyaev A V. 1997. Avian life history variation along altitudinal gradients: an example with cardueline finches. *Oecologia*, 111(3): 365–374.
- Badyaev A V, Ghalambor C K. 2001a. Evolution of life histories along elevational gradients: trade-off between parental care and fecundity. *Ecology*, 82(10): 2948–2960.
- Badyaev A V, Hill G E. 2003. Avian sexual dichromatism in relation to phylogeny and ecology. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 34: 27–49.
- Badyaev A V, Whittingham L A, Hill G E. 2001b. The evolution of sexual size dimorphism in the house finch. III. Developmental basis. *Evolution*, 55(1): 176–189.
- BirdLife International. 2001. Threatened birds of Asia: the BirdLife International Red Data Book. Vol. 1 - 2. Cambridge, UK: BirdLife International.
- Blackburn T. 1991. An interspecific relationship between egg size and clutch size in birds. *The Auk*, 108: 973–977.
- Brown J H, Gilgooly J F, Allen A P, et al. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85(7): 1771–1789.
- Chen L J, Zhu L, Yang X N, et al. 2016. Are egg colors and patterns signs of phylogenetic relatedness in Parrotbills? *Ornithological Science*. 15(2): 119–125.
- Cibois A. 2003. Mitochondrial DNA phylogeny of babblers (Timaliidae). *The Auk*, 120(1): 35–54.
- Cockburn A. 2006. Prevalence of different modes of parental care in birds. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 273(1592): 1375–1383.
- Dale J, Dey C J, Delhey K, et al. 2015. The effects of life history and sexual selection on male and female plumage colouration. *Nature*, 527: 367–370.
- Darwin C. 1871. *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. London: John Murray.
- Dickinson E C, Christidis L. 2014. *The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World*. 4th ed. Eastbourne, UK: Aves Press.
- Dunn P O, Armenta J K, Whittingham L A. 2015. Natural and sexual selection act on different axes of variation in avian plumage colour. *Science Advances*, 1(2): 140–155.
- Eaton M D. 2005. Human vision fails to distinguish widespread sexual dichromatism among sexually “monochromatic” birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(31): 10942–10946.
- Fu Y Q, Dowell S D, Zhang Z W. 2011. Breeding ecology of the Emei Shan Liocichla (*Liocichla omeiensis*). *The Wilson Journal of Ornithology*, 123(4): 748–754.
- Gill F, Donsker D. 2017. IOC World Bird List. version 7.1. [M/OL]. [2017-07-02]. <http://www.worldbirdnames.org/>.
- Gosler A G, Higham J P, Reynolds S J. 2005. Why are birds' eggs speckled? *Ecology Letter*, 8: 1105–1113.
- Lack D. 1958. The significance of the colour of turdine eggs. *Ibis*, 100: 145–166.
- Li S H, Li J W, Han L X, et al. 2006. Species delimitation in the Hwamei *Garrulax canorus*. *IBIS*, 148(4): 698–706.
- Liu P F, Sun Y H. 2016. Sexual size dimorphism and assortative mating in Elliot's Laughingthrush *Trochalopteron elliotii*. *Ardea*,

- 104(2): 177–181.
- Liu P F, Sun Y H. 2017. Sexual size dimorphism and assortative mating in Plain Laughingthrush *Garrulax divide concolor*. The Wilson Journal of Ornithology, (In Press).
- Lu X. 2004. Conservation status and reproductive ecology of giant babax *Babax waddelli* (Aves, Timaliinae), endemic to the Tibet plateau. *Oryx*, 38(4): 418–425.
- Lu X, Gong G, Zeng X. 2008. Reproductive ecology of Brown-cheeked Laughingthrushes (*Garrulax henrici*) in Tibet. *Journal of Field Ornithology*, 79(2): 152–158.
- Lu X, Ma X, Fan L. 2007. Nesting and cooperative breeding behaviours of a High-Altitude Babbler, Tibetan Babax *Babax koslowi*. *Acta Ornithologica*, 42(42): 181–185.
- Luo X, Qu Y H, Han L X, et al. 2009. A phylogenetic analysis of Laughingthrushes (Timaliidae: *Garrulax*) and allies based on mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Zoologica Scripta*, 38(1): 9–22.
- Mays H L, Doucet S M, Yao C T, et al. 2006. Sexual dimorphism and dichromatism in Steere's Liocichla (*Liocichla steerii*). *Journal of Field Ornithology*, 77(4): 437–443.
- Moreno J, Osorno J L. 2003. Avian egg colour and sexual selection: does eggshell pigmentation reflect female condition and genetic quality? *Ecology Letter*, 6(9): 803–806.
- Odom K J, Hall M L, Riebel K, et al. 2014. Female song is widespread and ancestral in songbirds. *Nature communications*, 5(3): 1–6.
- Päckert M, Martens J, Sun Y H, et al. 2012. Horizontal and elevational phylogeographic patterns of Himalayan and Southeast Asian forest passerines (Aves: Passeriformes). *Journal of Biogeography*, 39(3): 556–573.
- Price J J. 2015. Rethinking our assumption about the evolution of bird song and other sexually dimorphic signals. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 3(40): 1–5.
- Price J J, Lanyon S M, Omland K E. 2009. Losses of female song with changes from tropical to temperate breeding in the New World blackbirds. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 276(1664): 1971–1980.
- Qu Y, Luo X, Zhang R, et al. 2011. Lineage diversification and historical demography of a montane bird *Garrulax elliotii*-implications for the Pleistocene evolutionary history of the eastern Himalayas. *BMC Evolutionary Biology*, 11(1): 174–191.
- Solomon S E. 1997. *Egg and Eggshell Quality*. Iowa: State University Press.
- Szekely T, Lislevand T, Figuerola J. 2007. Sexual size dimorphism in birds. Sex, size and gender roles: Evolutionary studies of sexual size dimorphism. *Bioscience*, 58(5): 27–37.
- Vencl F, Soucek B. 1976. Structure and Control of Duet Singing in the White-Crested Laughing Thrush *Garrulax leucolophus*. *Behaviour*, 57(3): 206–225.
- Wallace A R. 1889. *Darwinism: An Exposition of the Theory of Natural Selection with Some of Its Applications*. London: Macmillan.
- Wang J, Jia C X, Tang S H, et al. 2010. Breeding of the Giant Laughingthrush *Garrulax maximus* at Lianhuashan, Southern Gansu, China. *The Wilson Journal of Ornithology*, 122(2): 388–391.
- Wang J, Jia C X, Tang S H, et al. 2011. Breeding biology of the snowy-cheeked laughingthrush *Garrulax sukatschewi*. *The Wilson Journal of Ornithology*, 123(1): 146–150.
- Weng Y S, Yuan H W, Yao C T, et al. 2012. Male and female Steere's liocichlas respond differently to solo and stereo duet playback. *Animal Behaviour*, 83(2): 487–493.
- Wu M X, Zhou L M, Zhao L D, et al. 2015. Seasonal variation in body mass, body temperature and thermogenesis in the Hwamei, *Garrulax canorus*. *Comparative Biochemistry and Physiology: Part A*, 179: 113–119.
- Xia S S, Yu A W, Zhao L D, et al. 2013. Metabolic thermogenesis and evaporative water loss in the Hwamei (*Garrulax canorus*). *Journal of Thermal Biology*, 38(8): 576–581.
- 柴璐艳, 赵璐玲, 纪维雯, 等. 2014. 城市白颊噪鹛群体非繁殖季节的行为节律及时间分配. *四川动物*, 33(1): 66–70.
- 付义强, 张正旺, 陈本平, 等. 2011. 四川老君山自然保护区红翅噪鹛冬季栖息地选择. *动物学杂志*, 46(5): 48–54.
- 关猛猛. 2012. 山噪鹛亲本递食策略及雏鸟乞食模式研究. 兰州: 兰州大学硕士学位论文.

- 郭远杰, 孙小楠, 徐一宁, 等. 2015. 泉山森林公园两种噪鹛的数量分布和空间生态位. *四川动物*, 34(6): 925-929.
- 何芬奇, 程松林, Melville D S, 等. 2016. 试论赤尾噪鹛指名亚种的受胁程度. *动物学杂志*, 51(3): 492-496.
- 何芬奇, 杨岚. 2006. 黄喉噪鹛分类地位新议. *动物学杂志*, 41(5): 127.
- 胡运彪, 王晓鹏, 常海忠, 等. 2013. 鹰鹞在橙翅噪鹛巢中寄生繁殖. *动物学杂志*, 48(2): 292-293.
- 蒋迎昕, 梁伟, 杨灿朝, 等. 2007a. 鹰鹞在白颊噪鹛巢中寄生繁殖. *四川动物*, 26(3): 509.
- 蒋迎昕, 孙悦华, 经宇. 2005. 四川九寨沟山噪鹛繁殖巢记述. *动物学杂志*, 40(2): 54-54.
- 蒋迎昕, 孙悦华, 梁伟. 2007b. 贵州宽阔水赤尾噪鹛繁殖巢记述. *动物学杂志*, 42(2): 16.
- 蒋迎昕, 朱永智, 孙悦华. 2007c. 甘肃卓尼橙翅噪鹛繁殖生态报道. *四川动物*, 26(3): 555-556.
- 柯焄华, 龙婉婉, 黄祖豪, 等. 2011. 合作繁殖鸟类黑脸噪鹛的夏季族群分布格局. *井冈山大学学报: 自然科学版*, 32(2): 108-111.
- 雷富民, 卢汰春. 2006. 中国鸟类特有种. 北京: 科学出版社.
- 李德浩, 王祖祥. 1979. 西藏棕草鹛的一新亚种——玉曲亚种. *动物分类学报*, 4(3): 27.
- 李桂垣, 张清茂, 温安祥. 1993. 四川雀形目鸟巢和鸟卵记述. *四川动物*, 12(3): 24.
- 李桂垣, 张清茂, 张瑞云. 1979. 四川斑背噪鹛的一新亚种——凉山亚种. *动物分类学报*, 4(1): 93-94.
- 李明, 郭延蜀, 韩艳良, 等. 2009. 白颊噪鹛四川亚种繁殖期鸣声声谱分析. *四川动物*, 28(6): 913-916.
- 刘道强, 吴志勇, 王晓虹, 等. 2016. 圈养靛冠噪鹛合作繁殖行为初探. *野生动物学报*, 37(3): 228-233.
- 刘如筭, 丁文宁, 赵欣如. 1997a. 丽色噪鹛鸣声的语图结构初步分析. *动物学报*, 43(增刊): 69-72.
- 刘如筭, 徐延恭. 2000. 中国大陆与台湾画眉亚科鸟类渊源初探. *动物分类学报*, 25(1): 106-113.
- 刘如筭, 俞清, 丁文宁, 等. 1997b. 橙翅噪鹛的声行为. *动物学报*, 43(增刊): 73-78.
- 刘阳, 何芬奇, 危蹇. 2011. 略谈白点鹛的分类与分布. *动物学杂志*, 46(3): 142-143.
- 柳鹏飞. 2016. 甘肃莲花山橙翅噪鹛和山噪鹛性二态与配偶选择. 北京: 中国科学院大学博士学位论文.
- 罗时有, 王滢, 沈君梁. 1989. 画眉繁殖生态的研究. *四川动物*, 8(3): 15-16.
- 汪松, 解焱. 2004. 中国物种红色名录. 北京: 高等教育出版社.
- 王淑珍, 郑宝贇, 杨岚. 1983. 西双版纳五种鸟巢和卵的记述. *动物学研究*, 4(4): 308-308.
- 郭小红, 郭延蜀. 2007. 笼养状态下棕噪鹛华南亚种鸣声的初步研究. *动物学杂志*, 42(4): 123-128.
- 吴梦斯, 赵丽丹, 王润梅, 等. 2015. 画眉冬夏两季能量收支和消化道形态特征比较. *生态学杂志*, 34(4): 1031-1037.
- 徐霄, 杨灿朝, 梁伟. 2012. 矛纹草鹛 (*Babax lanceolatus*) 的巢址选择. *海南师范大学学报: 自然科学版*, 25(4): 442-445.
- 杨岚. 2002. 红头噪鹛一新亚种描述 (雀形目: 鹛科: 画眉亚科). *动物学研究*, 23(4): 311-314.
- 叶江霞, 吴明山, 洪磊, 等. 2013. 基于 GIS 的中国画眉科鸟类地理分布格局研究. *四川动物*, 32(4): 515-520.
- 俞清, 刘如筭, 雷富民, 等. 1996. 斑背噪鹛在繁殖季节的鸣声语图分析//中国动物学会鸟类学分会. 中国鸟类学研究. 北京: 中国林业出版社, 343-347.
- 张俊范, 周智颖, 王润元, 等. 1989. 四川画眉亚科鸟类对环境气温的适应分歧. *四川动物*, 4: 25-28.
- 张可银, 阮祥峰, 杜志勇, 等. 2003. 画眉的巢址选择. *动物学杂志*, 38(3): 86-88.
- 张强, 邹发生, 张敏, 等. 2010. 中国画眉科鸟类分布格局探讨. *动物分类学报*, 35(1): 135-144.
- 赵正阶. 2001. 中国鸟类志: 下卷 雀形目. 长春: 吉林科学技术出版社.
- 郑宝贇, 杨岚. 1980. 画眉的一新亚种——孟连亚种. *动物学研究*, 1(3): 391-395.
- 郑光美. 2016. 北京地区山噪鹛繁殖巢记述. *动物学杂志*, 51(5): 832.
- 郑光美. 2011. 中国鸟类分类与分布名录. 2 版. 北京: 科学出版社.
- 郑作新. 1963. 黑领噪鹛的两亲缘种在国内的亚种分化, 包括一新亚种. *动物学报*, 15(3): 471-476.
- 郑作新. 1982. 中国噪鹛属的演化及其起源地和边缘区之种的比较研究. *动物学报*, 28(3): 204-209.

- 郑作新, 等. 1987. 中国动物志: 鸟纲 第 11 卷: 画眉亚科. 北京: 科学出版社.
- 朱峰, 周材权, 杨志松, 等. 2010. 四川南充白颊噪鹛的繁殖行为观察. 动物学杂志, 45(4): 150-155.
- 郑作新, 等. 1991. 中国动物志: 鸟纲 第 6 卷: 鸽形目-鸚形目-鹑形目. 北京: 科学出版社.
- 左红卫, 田应洲, 李松. 1995. 矛纹草鹛的繁殖习性. 六盘水师专学报: 自然科学版, (4): 6-10.