

朱鹮雏鸟血浆皮质酮水平的日龄变化模式

于海悦^① 张军风^② 邱国强^③ 姜家虎^① 丁长青^{①*}

① 北京林业大学生态与自然保护学院 北京 100083; ② 陕西省林业科学院秦岭大熊猫研究中心 周至 710402;

③ 浙江省德清县生态林业综合服务中心 湖州 313200

摘要: 应激反应是指动物在受到不利刺激时, 为维持正常状态所采取的适应性机制, 主要表现为下丘脑-垂体-肾上腺轴 (HPA 轴) 被激活并分泌应激激素, 鸟类的主要应激激素是皮质酮。人工繁育在朱鹮 (*Nipponia nippon*) 的保护过程中发挥了重要的作用, 雏鸟期是朱鹮生长发育的关键时期, 研究笼养朱鹮雏鸟应激激素随日龄的变化有助于提升饲养管理水平, 并为野外应激生理研究与朱鹮保护提供指导和借鉴。本研究通过采集 23~34 日龄朱鹮雏鸟的血液样本, 来探究朱鹮雏鸟的应激反应随日龄增长的变化模式。为进一步了解朱鹮雏鸟应激反应的发育特点, 本研究将雏鸟期分为雏鸟期前期 (日龄 23~28 d) 和雏鸟期后期 (日龄 29~34 d), 并采集了朱鹮成鸟的血液样本。研究结果显示, 朱鹮雏鸟的血浆基础水平皮质酮和日龄无显著相关性 ($R = 0.340, P > 0.05$), 血浆应激皮质酮水平和日龄呈显著正相关 ($R = 0.492, P < 0.05$)。朱鹮雏鸟的血浆基础皮质酮水平在雏鸟期前期和后期没有显著差异 ($P > 0.05$), 但两个时期均显著低于成鸟水平 ($P < 0.01$)。朱鹮雏鸟前期的血浆应激皮质酮水平显著低于雏鸟后期 ($P < 0.05$), 与成鸟相比, 雏鸟前期与成鸟差异极显著 ($P < 0.01$), 雏鸟后期与成鸟差异显著 ($P < 0.05$)。本研究还发现朱鹮雏鸟的血浆基础皮质酮水平及应激皮质酮水平随日龄增长的变化模式在性别间无显著差异。建议在朱鹮雏鸟的饲养管理和野生种群保护工作中, 在雏鸟 23 日龄后尽量减少人为干扰; 在朱鹮雏鸟的野外应激生理研究中, 应选择 23~34 日龄个体。

关键词: 朱鹮; 雏鸟; 血浆皮质酮; 饲养管理

中图分类号: Q955 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263 (2024) 04-562-08

Variation Patterns of Plasma Corticosterone Levels with Age in Nestlings of Crested Ibis *Nipponia nippon*

YU Hai-Yue^① ZHANG Jun-Feng^② QIU Guo-Qiang^③ JIANG Jia-Hu^① DING Chang-Qing^{①*}

① School of Ecology and Nature Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083;

② Research Center for the Qinling Giant Panda, Shaanxi Academy of Forestry, Zhouzhi 710402;

③ Deqing County Ecological Forestry Comprehensive Service Center, Huzhou 313200, China

Abstract: [Objectives] Stress response refers to the adaptive mechanism adopted by animals to maintain

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 32270554);

* 通讯作者, E-mail: cqding@bjfu.edu.cn;

第一作者介绍 于海悦, 女, 硕士研究生; 研究方向: 鸟类学; E-mail: yuhaiyueyuhy@163.com。

收稿日期: 2022-07-24, 修回日期: 2023-07-12 DOI: 10.13859/j.cjz.202322126

normal physiological activities when they were subjected to noxious stimuli. It is characterized by the activation of the hypothalamic-pituitary-adrenal axis (HPA axis) and the production of stress hormones, which is corticosterone in most bird species. Artificial propagation plays an essential role in the conservation of Crested Ibis (*Nipponia nippon*). Nestling period is the key period of growth and development of Crested Ibis. Studying the changes of stress hormones in captive nestlings with age helps to improve the level of feeding management and to provide guidance for field stress physiological research protocols. In this study, the stress response pattern of Crested Ibis was investigated by detecting the plasma levels of the nestlings by the age of different days (23 - 34 d), as well as the effect of sex on this pattern. [Methods] This study was conducted at the Research Center for the Qinling Giant Panda, Zhouzhi of Shaanxi Province, from May to June 2021. Blood samples were collected from 20 Crested Ibis nestlings, ranging from 23 - 34 d to study the variation patterns of plasma corticosterone levels with age in nestlings. All birds were captured and subjected to a standardized capture stress protocol. Blood collected within 3 min was used as the baseline corticosterone level, and blood collected at 15 min after capture was then detected for the stress corticosterone level. We identified sex to preliminarily explore its effect on this pattern. In order to further understand the development characteristics of the stress response of nestlings, we divided the nestling period into the early period of nestlings (23 - 28 d) and the late period of nestlings (29 - 34 d) and collected blood samples of 5 adults. We used Spearman correlation analysis to analyze the correlation between baseline corticosterone level, stress corticosterone level, and age. One-way ANOVA was used to compare baseline corticosterone levels among nestling periods and adults. Mann-Whitney *U* test and Kruskal-Wallis test were used to compare stress corticosterone levels between nestling periods and among nestling periods and adults. In addition, we used general linear model to explore the effect of sex on this variation pattern. [Results] Our results suggested that there was no significant correlation between the baseline corticosterone level and the age ($R = 0.340, P > 0.05$). There was a significant positive correlation between the stress corticosterone level and the age ($R = 0.492, P < 0.05$) (Fig. 3). The plasma baseline corticosterone level of nestlings in the two periods showed no significant difference ($P > 0.05$), but adults had a significantly higher baseline corticosterone level than these two periods of nestlings ($P < 0.01$) (Fig. 4). Plasma stress corticosterone levels of nestlings were significantly higher in the late period than in the early period ($P < 0.05$), and there was a significant difference between the early period and the adult period ($P < 0.01$), as well as between the late period and the adult period ($P < 0.05$) (Fig. 5). Sex had no significant effect on the variation pattern of plasma baseline corticosterone level or plasma stress corticosterone level (Table 1, 2). [Conclusion] To summarize, our findings indicated that age did not affect plasma baseline corticosterone levels. Plasma stress corticosterone levels were positively correlated with age. We suggested that human disturbance should be gradually reduced after 23 d of age in the breeding and management of nestlings, and nestlings from 23 - 34 d should be selected in the field stress physiological study.

Key words: Crested Ibis, *Nipponia nippon*; Nestlings; Plasma corticosterone; Breeding management

朱鹮 (*Nipponia nippon*) 是国家一级重点保护野生动物, 被世界自然保护联盟 (International Union for Conservation of

Nature, IUCN) 列为濒危物种。历史上, 朱鹮曾广泛分布在东亚地区, 但由于环境污染、非法捕猎和农药过度使用等原因, 朱鹮野生种群

数量急速下降,一度被认为野外灭绝(*extinct in the wild*, EW)。直到1981年,我国的科研人员在陕西洋县重新发现了全世界仅存的7只野生朱鹮个体(刘荫增 1981)。经过近40年的有效保护,野生朱鹮种群不断发展壮大(王超等 2020)。人工繁育在朱鹮的保护过程中发挥了重要的作用,雏鸟期是朱鹮生长发育的关键时期,合理的管护能提高朱鹮雏鸟的成活率,并有助于朱鹮雏鸟健康生长(路宝忠 1989, 黄治学等 2004)。但与此同时,人为干扰可能会作为一种应激源,诱发朱鹮雏鸟的应激反应(stress response),其导致的高水平皮质酮(corticosterone)对雏鸟的生长发育有害(Müllner et al. 2004, Romero 2004, 张肖 2012)。因此,需要了解朱鹮雏鸟在生长发育不同时期应激反应的变化情况,以优化对朱鹮雏鸟的管护方式,提升饲养管理水平。同时,针对野生朱鹮的繁殖生态学研究也需要了解不同日龄雏鸟在人类干扰下的反应水平,作为野外研究操作的指导依据。

应激反应是指动物机体在受到内部和外部的不利刺激时,为了维持内部环境稳态和正常生理活动所产生的适应性生理应对机制(Seyle 1936, Sapolsky et al. 2000, Romero 2004, Szabo et al. 2012),表现为下丘脑-垂体-肾上腺轴(hypothalamic-pituitary-adrenal axis, HPA轴)激活并分泌糖皮质激素(glucocorticoids)。鸟类主要的糖皮质激素是皮质酮(Sapolsky et al. 2000, Romero 2004)。在应激状态下,血浆中升高的皮质酮可以通过增强糖原异生作用(gluconeogenesis)为大脑供能,以提高神经系统的兴奋性(Wingfield et al. 1994, Sapolsky et al. 2000),增加肌肉紧张度和觅食行为,并增强记忆力和躲避天敌的能力(Dallman et al. 1992, Wingfield et al. 1998, Saino et al. 2005)。当机体长期暴露在应激源下时,血浆中的皮质酮会长期保持在较高水平,可对机体的免疫、繁殖和生长发育等产生负面影响(Sapolsky et al. 1986, Dallman et al. 1992, Romero 2004)。

已有研究表明,鸟类的晚成雏在巢内生长发育期间的应激反应较弱(Sapolsky et al. 1986),随着日龄的增长,雏鸟会发育出有助于应对干扰的生理和行为能力,相应的应激反应强度和持续性会逐渐升高,在接近出飞时会表现出相当于成鸟的应激反应能力(Blas et al. 2006, Wada et al. 2007, Rensel et al. 2010)。朱鹮是典型的晚成鸟,雏鸟生长发育期间完全依赖亲鸟喂食,雏鸟行为随日龄的增长逐渐完善。朱鹮雏鸟在40~45日龄离巢,在35日龄左右时,已能表现出较强的活动能力(丁长青 2004)。本研究以人工繁育的朱鹮雏鸟为研究对象,通过检测23~34日龄雏鸟的血浆皮质酮水平,探究朱鹮雏鸟的血浆皮质酮水平随日龄的变化模式及影响因素,将为朱鹮的人工繁育工作及野生朱鹮繁殖研究与保护提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究地点与研究方法

本研究于2021年5和6月在陕西周至楼观台陕西省林业科学院秦岭大熊猫研究中心进行,共采集了20只朱鹮雏鸟(雄鸟14只,雌鸟6只)和5只朱鹮成鸟的血液样本。为防止过早采样对雏鸟的不利影响,所采集血液样本的雏鸟日龄分布为23~34日龄。为了避免皮质酮的日节律变化对研究结果的干扰,采样操作均在上午8:00~11:00时进行。在采样过程中实施了标准的捕获抑制法(Wingfield et al. 1992, Li et al. 2008)。在工作人员碰触到雏鸟时开始计时,采样前,先给雏鸟带上头套。采样时,将翅展开露出明显的翅下静脉,用酒精棉球消毒皮肤,用1 ml的注射器采集血液300 μl,将3 min内采集的血液作为基础水平,将第15 min采集的血液作为应激水平。采血结束后,使用干净的脱脂棉球按压采血部位;同时,将注射器中的血样移至1.5 ml抗凝离心管(含抗凝剂EDTA-K₂)中。为将血样高效充分分离,使用高速离心机(Kylin-Bell, LX-300)用10 000

r/min 的转速离心 1 min, 将上清液(血浆)转移到新的无菌离心管中, 保存至 -20 °C 冰箱, 避免激素降解。

本研究由北京福瑞润泽生物技术有限公司使用放射免疫分析试剂盒(RK-019)应用竞争性放射免疫分析法检测朱鹮雏鸟和成鸟的血浆样本。往试管中加入血浆样本、纯化的鸟类皮质酮抗体和放射性同位素 I¹²⁵(碘 125)标记的皮质酮抗原, 形成抗原-抗体复合物。混匀后在 4 °C 温育 20~24 h。加入分离剂后, 室温放置 15 min, 然后在 4 °C 下 3 800 r/min 离心 15 min, 吸弃上清。用放免仪(XH6080, 西安核仪器厂)测定标记抗原-抗体复合物的放射性计数(cpm), 利用标准曲线计算样品中的皮质酮浓度。

1.2 数据处理和分析

为防止过早采样对雏鸟生长发育的不利影响, 本研究取样雏鸟日龄分布为 23~34 日龄(视为雏鸟期)。为了解朱鹮雏鸟在生长发育过程中血浆皮质酮水平的变化情况、扩大样本量以进行统计学分析, 并与成鸟进行对比, 本研究结合朱鹮雏鸟的发育特点, 将 23~28 日龄(共 6 d)视为雏鸟期前期, 将 29~34 日龄(共 6 d)视为雏鸟期后期(Sims et al. 2000, Blas et al. 2006, Wada et al. 2007)。两个时期的样本量分别为 11 只和 9 只。

使用 Kolmogorov-Smirnov 检验验证血浆基础水平皮质酮数据和血浆应激水平皮质酮数据的正态性。使用 Spearman 相关性分析描述血浆基础水平皮质酮和血浆应激水平皮质酮与日龄的相关性。使用单因素方差分析(one-way analysis of variance, one-way ANOVA)比较雏鸟不同时期的基础水平皮质酮的差异, 同时比较雏鸟不同时期和成鸟之间的基础水平皮质酮的差异。由于血浆应激水平皮质酮的数据不符合正态分布, 本研究使用非参数 U 检验(Mann-Whitney U test)比较雏鸟不同时期的应激水平皮质酮的差异, 使用 Kruskal-Wallis 检验比较雏鸟不同时期和成鸟之间应激水平皮

质酮的差异。以血浆皮质酮水平作为因变量, 性别和日龄为固定因子, 体重为协变量, 建立一般线性模型(general linear model, GLM), 探究上述因子对血浆皮质酮水平的影响。数据的统计分析使用 SPSS 25.0 完成, 显著性水平设为 0.05, 所有作图均使用 GraphPad Prism 8 软件完成。

2 结果

2.1 血浆皮质酮水平和日龄的相关性

朱鹮雏鸟血浆基础皮质酮浓度为 (0.079 ± 0.023) μg/L (n = 20), 血浆应激皮质酮浓度为 (0.105 ± 0.042) μg/L (n = 20) (图 1, 2)。

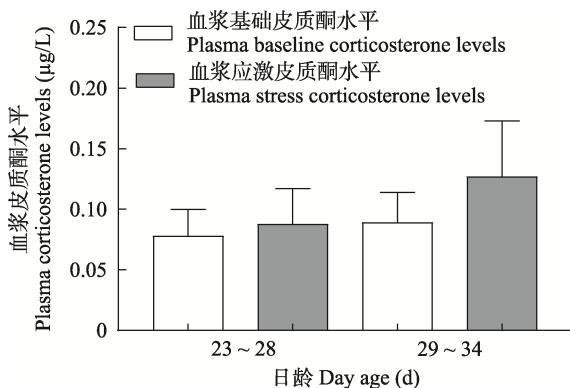


图 1 朱鹮雏鸟不同日龄的血浆皮质酮水平

Fig. 1 Plasma corticosterone levels in different age of *Nipponia nippon* nestlings

23~28 日龄雏鸟的样本量为 11, 29~34 日龄雏鸟的样本量为 9。The sample size for 23~28 day age nestlings is 11, the sample size for 29~34 day age nestlings is 9.

朱鹮雏鸟基础皮质酮浓度和日龄无显著相关性(Spearman 相关分析, R = 0.340, P > 0.05), 雏鸟应激皮质酮浓度与日龄呈显著正相关(Spearman 相关分析, R = 0.492, P < 0.05)(图 3)。

2.2 不同时期血浆皮质酮水平变化

雏鸟期前期(23~28 日龄)和后期(29~34 日龄)之间的基础水平皮质酮没有显著差异(Mann-Whitney U 检验, P > 0.05), 但两个时

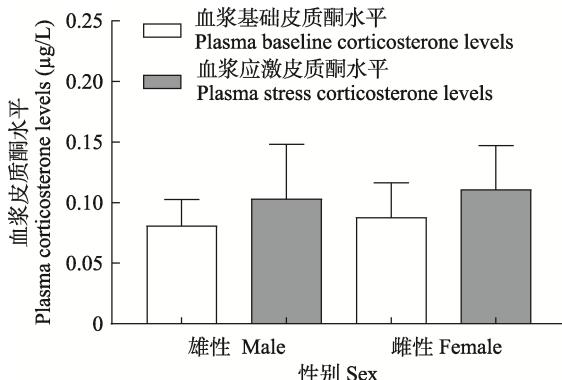


图2 朱鹮雏鸟不同性别的血浆皮质酮水平

Fig. 2 Plasma corticosterone levels in different sex of *Nipponia nippon* nestlings

雄性雏鸟的样本量为 14，雌性雏鸟的样本量为 6。

The sample size for male nestlings is 14, the sample size for female nestlings is 6.

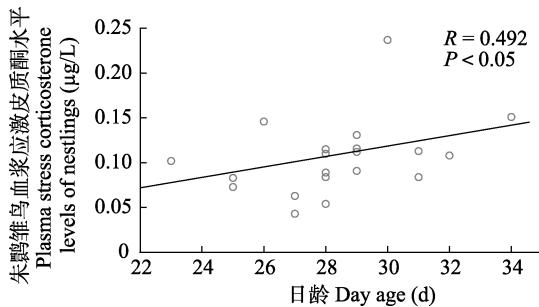


图3 朱鹮雏鸟血浆应激皮质酮水平和日龄的相关性

Fig. 3 Correlation between plasma stress corticosterone levels and age of *Nipponia nippon* nestlings

期雏鸟与成鸟的基础水平皮质酮均差异极显著 (Kruskal-Wallis 检验, $P < 0.01$) (图 4)。

雏鸟期后期 (29 ~ 34 日龄) 血浆应激水平皮质酮显著高于雏鸟期前期 (24 ~ 28 日龄) ($P < 0.05$), 雏鸟期前期和成鸟的应激水平皮质酮差异极显著 ($P < 0.01$), 雏鸟期后期和成鸟应激水平皮质酮之间也表现出显著差异 ($P < 0.05$) (图 5)。

2.3 雏鸟血浆皮质酮水平的影响因子

一般线性模型分析结果表明, 朱鹮雏鸟的基础水平皮质酮与其日龄不相关 ($P > 0.05$),

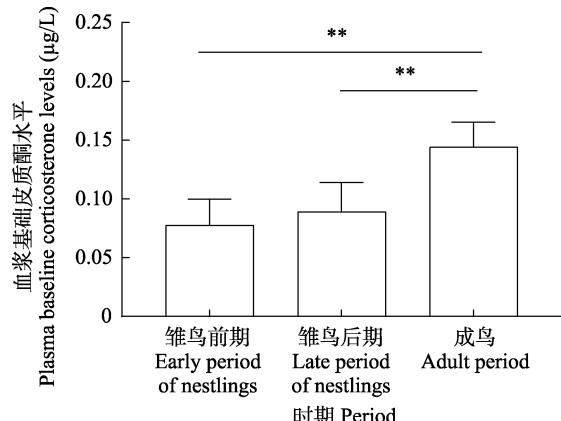


图4 不同时期朱鹮血浆基础水平皮质酮

Fig. 4 Plasma baseline corticosterone levels in different periods of *Nipponia nippon*

雏鸟期前期样本量为 11, 雏鸟期后期样本量为 9, 成鸟样本量为 5; ** $P < 0.01$ 。

The sample size for early period is 11, the sample size for late period is 9, and the sample size for adult period is 5; ** $P < 0.01$.

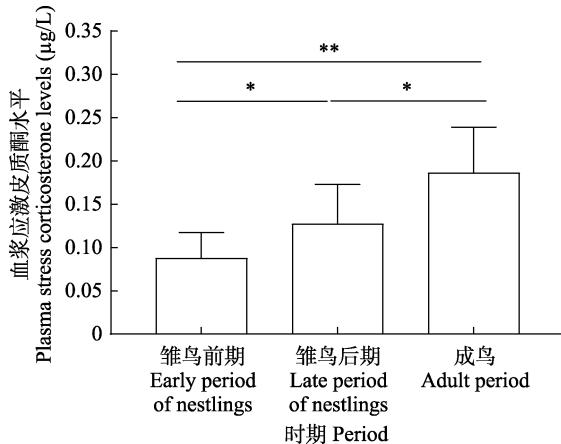


图5 朱鹮不同时期血浆应激水平皮质酮

Fig. 5 Plasma stress corticosterone levels of *Nipponia nippon* in different periods

雏鸟期前期样本量为 11, 雏鸟期后期样本量为 9, 成鸟样本量为 5; * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$ 。

The sample size for early period is 11, the sample size for late period is 9, and the sample size for adult period is 5; * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$.

但不同性别差异显著, 雌鸟明显高于雄鸟 ($P < 0.05$), 但日龄和性别无显著交互作用 ($P > 0.05$) (表 1)。

表1 影响朱鹮雏鸟血浆基础水平皮质酮水平的主效应检验

Table 1 Test of main factors affecting plasma baseline corticosterone level of *Nipponia nippon* nestlings

源 Origin	III类平方和 Class III sum of squares	自由度 Degree of freedom	均方 Mean square	F 值 F value	P 值 P value
截距 Intercept	0.004	1	0.004	20.839	0.006
体重 Body mass (g)	0.003	1	0.003	14.989	0.012
性别 Sex	0.002	1	0.002	6.911	0.031
日龄 Age (d)	0.007	9	0.001	1.755	0.350
性别 × 日龄 Sex × Age	0.001	3	0.000	2.022	0.230

P < 0.05 表示差异性显著。*P < 0.05* indicates significant differences.

在血浆应激皮质酮的影响因子分析中, 发现朱鹮雏鸟的血浆应激水平皮质酮与日龄和性别均具显著相关关系 (*P < 0.05*), 但日龄和性别无显著交互作用 (表 2)。

3 讨论

3.1 朱鹮雏鸟血浆基础水平皮质酮随日龄的变化

本研究发现, 朱鹮雏鸟的血浆基础水平皮质酮和日龄之间没有显著相关性, 雏鸟期前期 (23~28 日龄) 和雏鸟期后期 (29~34 日龄) 的基础皮质酮水平也没有显著差异。在机体中, 基础水平的皮质酮用于维持正常的生理功能, 应对正常生活中可以预测的能量需求以维持动态平衡, 朱鹮雏鸟的血浆基础皮质酮水平在 23~34 日龄期间含量保持稳定, 表示在雏鸟的生长发育阶段, 朱鹮雏鸟会维持稳定的血浆基础水平皮质酮, 以满足生长发育期间维持正常

生理功能的需要。同样地, 在小嘲鸫 (*Mimus polyglottos*) (Sims et al. 2000)、白鹳 (*Ciconia ciconia*) (Blas et al. 2006)、南美企鹅 (*Spheniscus magellanicus*) (Walker et al. 2005) 和白冠带鹀 (*Zonotrichia leucophrys* *nuttalli*) (Wada et al. 2007) 等许多晚成性鸟类物种中, 均没有表现出血浆基础水平皮质酮和日龄之间的相关性增长。值得注意的是, Sims 等 (2000) 发现, 小嘲鸫雏鸟的血浆基础水平皮质酮在生长发育过程中没有随日龄的增长而变化, 但在接近出飞时基础皮质酮水平会有提升, 推测这可能有助于离巢独立。而南美企鹅雏鸟的血浆基础水平皮质酮不仅没有表现出与日龄的相关性增长, 即使接近出飞时, 也没有升高 (Walker et al. 2005)。因此, 在朱鹮野生种群的研究中, 需尽可能覆盖更大的日龄跨度, 以避免错过朱鹮雏鸟血浆基础水平皮质酮随日龄变化的关键时期。

表2 影响朱鹮雏鸟血浆应激水平皮质酮水平的主效应检验

Table 2 Test of main factors affecting plasma stress corticosterone level of *Nipponia nippon* nestlings

源 Origin	III类平方和 Class III sum of squares	自由度 Degree of freedom	均方 Mean square	F 值 F value	P 值 P value
截距 Intercept	0.004	1	0.004	26.805	0.003
体重 Body mass (g)	0.002	1	0.002	16.444	0.010
性别 Sex	0.001	1	0.001	5.562	0.047
日龄 Age (d)	0.029	9	0.003	13.063	0.028
性别 × 日龄 Sex × Age	0.001	3	0.000	1.908	0.246

P < 0.05 表示差异性显著。*P < 0.05* indicates significant differences.

3.2 朱鹮雏鸟血浆应激水平皮质酮随日龄的变化

朱鹮雏鸟的血浆应激水平皮质酮随日龄的增长而增长，并且显著低于成鸟水平。朱鹮雏鸟是典型的晚成雏，被孵出后浑身裸露，不能自主活动，完全依赖亲鸟和巢生存，生长发育期间双亲共同抚育，雏鸟行为随着日龄的增长逐渐完善（丁长青 2004）。针对其他晚成雏的研究也报道了类似的发育模式。小嘲鸫的雏鸟在发育过程中，应激反应随日龄的增长而增长，并且在接近出飞时达到和成鸟相当的水平（Sims et al. 2000）。南美企鹅雏鸟的应激反应低于成鸟，且反应水平会随日龄增长（Walker et al. 2005）。在白鹳中也同样证实了 HPA 轴的活动性和个体发育是相同的渐进模式（Blas et al. 2006）。值得注意的是，Sims 等（2000）通过给小嘲鸫注射外源性促肾上腺皮质激素（adrenocorticotropic hormone, ACTH）检测是否 HPA 轴中垂体到肾上腺皮质部分抑制了应激反应的发生，结果发现注射 ACTH 的雏鸟（对照组注射生理盐水）能表现出和成鸟相当的应激水平。这表明此时雏鸟的肾上腺皮质已经具有正常分泌皮质酮的能力，但 HPA 调节所必须的感觉和脑功能尚未成熟（Sims et al. 2000）。同样，在南美企鹅（Walker et al. 2005）和白冠带鹀（Wada et al. 2007）的研究中也得到了相同的结果。

3.3 雏鸟应激反应日龄模式在朱鹮人工繁育及野生种群研究与保护中的应用

皮质酮是鸟类的主要应激激素，通过检测鸟类体内的皮质酮水平，能从生理角度量化鸟类个体的应激状态（Dantzer et al. 2014）。本研究中，朱鹮雏鸟的血浆基础水平皮质酮保持稳定，血浆应激水平皮质酮表现出随日龄增长而增长的变化模式。在朱鹮的保护工作中，人工繁育具有十分重要的作用，但也不可避免地带来人为干扰，这可能会诱发朱鹮雏鸟的应激反应，对其生长发育产生不利影响。本研究发现，在 23 ~ 34 日龄期间，朱鹮雏鸟的应激反应随

日龄的增长而增强，表明朱鹮雏鸟在生长发育早期的应激反应较弱，人为干扰带来的影响有限，但随着日龄的增长，同样的干扰会导致更高水平的皮质酮。因此，在朱鹮雏鸟的饲养管理过程中，有必要随着雏鸟日龄的增长，合理安排接触雏鸟的时间，最大程度地减少人为干扰对朱鹮雏鸟存活和正常生长发育的影响。同时，通过了解人工繁育朱鹮雏鸟应激反应的日龄模式，有助于在野生朱鹮雏鸟应激生理研究中选择合适日龄范围，同时在保护工作中注重在雏鸟离巢前减少人类活动对朱鹮巢的干扰。

致谢 感谢陕西省林业科学院秦岭大熊猫研究中心为本研究提供的支持和帮助；感谢中央民族大学张淑萍教授在本文写作和修改过程中提供的宝贵意见。

参 考 文 献

- Blas J, Baos R, Bortolotti G R, et al. 2006. Age-related variation in the adrenocortical response to stress in nestling White Storks (*Ciconia ciconia*) supports the developmental hypothesis. General and Comparative Endocrinology, 148(2): 172–180.
- Dallman M F, Akana S F, Scribner K A, et al. 1992. Stress, feedback and facilitation in the hypothalamo-pituitary-adrenal axis. Journal of Neuroendocrinology, 4(5): 517–526.
- Dantzer B, Fletcher Q E, Boonstra R, et al. 2014. Measures of physiological stress: a transparent or opaque window into the status, management and conservation of species? Conservation Physiology, 2: 10.1093/conphys/cou1023.
- Li D, Wang G, Wingfield J C, et al. 2008. Seasonal changes in adrenocortical responses to acute stress in Eurasian Tree Sparrow (*Passer montanus*) on the Tibetan Plateau: comparison with House Sparrow (*P. domesticus*) in North America and with the migratory *P. domesticus* in Qinghai Province. General and Comparative Endocrinology, 158(1): 47–53.
- Müllner A, Eduard L K, Wikelski M. 2004. Exposure to ecotourism reduces survival and affects stress response in Hoatzin Chicks (*Opisthocomus hoazin*). Biological Conservation, 118(4): 549–558.

- Rensel M A, Boughton R K, Schoech S J. 2010. Development of the adrenal stress response in the Florida Scrub-jay (*Aphelocoma coerulescens*). General and Comparative Endocrinology, 165(2): 255–261.
- Romero L M. 2004. Physiological stress in ecology: Lessons from biomedical research. Trends in Ecology and Evolution, 19(5): 249–255.
- Saino N, Romano M, Ferrari R P, et al. 2005. Stressed mothers lay eggs with high corticosterone levels which produce low-quality offspring. Journal of Experimental Zoology, 303(11): 998–1006.
- Sapolsky R, Meaney M. 1986. Maturation of the adrenocortical stress response: Neuroendocrine control mechanisms and the stress hyporesponsive period. Brain Research Reviews, 11(1): 65–76.
- Sapolsky R M, Romero L M, Munck A U. 2000. How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory, and preparative actions. Endocrine Reviews, 21(1): 55–89.
- Selye H. 1936. A syndrome produced by diverse noxious agents. Nature, 138(3479): 32.
- Sims C G, Holberton R L. 2000. Development of the corticosterone stress response in young Northern Mockingbirds (*Mimus polyglottos*). General and Comparative Endocrinology, 119(2): 193–201.
- Szabo S, Tache Y, Somogyi A. 2012. The legacy of Hans Selye and the origins of stress research: a retrospective 75 years after his landmark brief “letter” to the editor of nature. Stress, 15(5): 472–478.
- Wada H, Hahn T P, Breuner C W. 2007. Development of stress reactivity in White-crowned Sparrow nestlings: total corticosterone response increases with age, while free corticosterone response remains low. General and Comparative Endocrinology, 150(3): 405–413.
- Walker B G, Wingfield J C, Boersma P D. 2005. Age and food deprivation affects expression of the glucocorticosteroid stress response in Magellanic Penguin (*Spheniscus magellanicus*) chicks. Physiological and Biochemical Zoology, 78(1): 78–89.
- Wingfield J C, Maney D L, Breuner C W, et al. 1998. Ecological bases of hormone-behavior interactions: The “life history stage”. American Zoologist, 38(1): 191–206.
- Wingfield J C, Suydam R, Hunt K. 1994. The adrenocortical responses to stress in Snow Buntings (*Plectrophenax nivalis*) and Lapland Longspurs (*Calcarius lapponicus*) at Barrow, Alaska. Comparative Biochemistry and Physiology, 108(3): 299–306.
- Wingfield J C, Vleck C M, Moore M C. 1992. Seasonal changes of the adrenocortical response to stress in birds of the sonoran desert. The Journal of Experimental Zoology, 264(4): 419–428.
- 丁长青. 2004. 朱鹮研究. 上海: 上海科技教育出版社.
- 黄治学, 任建设, 潘广林, 等. 2004. 人工饲养条件下朱鹮自然繁殖研究. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 32(2): 91–94.
- 刘荫增. 1981. 朱鹮在秦岭的重新发现. 动物学报, 27(3): 273.
- 路宝忠. 1989. 朱鹮的人工投食. 野生动物, 10(5): 23–24.
- 王超, 张亚祖, 曾键文, 等. 2020. 中国野生朱鹮的繁殖现状和种群数量. 林业科学, 56(11): 143–150.
- 张肖. 2012. 朱鹮 (*Nipponia nippon*) 粪便中类固醇激素和免疫球蛋白的研究. 北京: 北京林业大学硕士学位论文.