

# 野生鸟类应激反应的生理机制及其生态意义 \*

张淑萍 \*\* 陈 聰 王培哲 刘盛林 陈晓宇

(中央民族大学生命与环境科学学院, 北京 100081)

**摘要** 应激反应是动物应对不利环境条件时的生理、内分泌及行为变化。该反应用于动物的行为和生存力产生重要影响。突发的恶劣气候、被捕食、人类干扰等不利刺激可引起鸟类的突发应激。栖息地中长期缺乏食物、存在捕食者、季节变化以及社群中的社会性控制等生态因素可使鸟类发生慢性应激。突发应激是野生鸟类应对突发不利刺激的适应性反应,而慢性应激则可影响野生鸟类的免疫力、生殖力和体重,最终影响种群的存活力。本文综述了野生鸟类应激反应的生理机制及其生态意义,以期为我国的鸟类生态学研究提供借鉴。

**关键词** 鸟类; 应激反应; 种群动态; 社会行为

**中图分类号** Q958.1 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2010)11-2280-06

**Physiological mechanism and ecological implications of wild bird stress response.** ZHANG Shu-ping, CHEN Cong, WANG Pei-zhe, LIU Sheng-lin, CHEN Xiao-yu (College of Life and Environment Science, Minzu University of China, Beijing 100081, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2010, 29(11):2280–2285.

**Abstract:** Stress response is the physiological, hormonal, and behavioral changes that enable an animal to cope with a stressor, and has great influence on the behaviors and survivability of the animal. Harsh weather, predation risk, and human disturbance can induce acute stress of wild birds, while food scarcity, predators, seasonal changes, and social domination are the main factors inducing chronic stress of wild birds. The acute stress can help the wild bird individuals withstand brief periods of stress, while the chronic stress can have adverse effects, e.g., suppressing immune and reproduction functions and reducing body mass, which finally devastate the survivability of wild bird population. This paper reviewed the physiological mechanism and ecological implications of wild bird stress response to encourage Chinese ornithologists to pay attention to the topic.

**Key words:** birds; stress response; population dynamic; social behavior.

加拿大生理学家 Selye(1946)最早提出的应激反应(stress response)是脊椎动物在面临不利环境条件时的主要生理应对机制,其特征为糖皮质激素升高并通过调整糖代谢、脂代谢等方式来提高脊椎动物对不利环境的适应性。应激反应由环境刺激诱发并对动物的行为和生存力产生重要影响,因而与脊椎动物的行为与种群动态等生态学问题密切相关(Romero, 2004)。自20世纪70年代开始,以美国华盛顿大学为代表的研究者已在野生鸟类的应激生

理领域开展了大量研究工作,对引发野生鸟类应激反应的生态诱因、生理机制以及生态效应有了深入了解(Wingfield & Farner, 1978; Rogers et al., 1993; Brown et al., 2005)。我国对应激反应的认识则主要来自于对哺乳动物和人体的研究(郭争鸣和冯志强, 2005; 王玢和左明雪, 2009; 边疆晖和吴雁, 2009),对野外环境中鸟类的应激生理及其生态学意义的研究尚为空白。本文从应激反应的生理机制、诱发野生鸟类应激反应的生态因子以及鸟类应激反应的生态效应3个方面简要介绍了国外野生鸟类应激生理生态学研究的现状,以期为国内鸟类生态学的研究提供新的研究思路。

\* 国家自然科学基金项目(30900181)、111引智工程项目(2008-B08044)和国家大学生创新实验计划资助项目(NMOE200812001)。

\*\* 通讯作者 E-mail: springzsp@sina.com  
收稿日期: 2010-04-01 接受日期: 2010-08-17

## 1 应激反应的生理机制

鸟类应激反应的最早表现为外周血皮质酮(鸟类的糖皮质激素)浓度升高,下丘脑-垂体-肾上腺皮质(HPA)轴参与皮质酮分泌的调控(Sapolsky, 2000; Romero, 2004)。首先,大脑皮质接受外界环境刺激信号的输入,将信号投射至下丘脑并刺激下丘脑分泌促肾上腺皮质激素释放激素(CRH),CRH进而刺激腺垂体释放促肾上腺皮质激素(ACTH),由ACTH促进肾上腺皮质释放皮质酮(Sapolsky, 2000)。在应激条件下,HPA轴活动增强而使血浆皮质酮含量显著增加,引起肌肉紧张度增加、心脏收缩力增强等广泛的生物学效应从而提高机体对环境刺激的反应能力(Romero, 2004)。

皮质酮由肾上腺皮质束状带分泌入外周血,以“游离态”和“结合态”2种形式存在,并于肝内被降解。游离态皮质酮可穿越靶细胞膜,与胞内受体结合进而介导下游广泛的生物学效应。而结合态皮质酮则不能进入靶细胞发挥效应。当皮质酮含量增加时,血浆中的皮质酮结合蛋白(corticosteroid-binding protein,CBP)将与游离态皮质酮结合形成结合态皮质酮,以控制过量皮质酮进入靶细胞(Sapolsky, 2000)。

未受刺激时,血浆皮质酮的分泌与降解保持平衡,皮质酮水平维持稳定,称为基础皮质酮。基础皮质酮有增强心血管功能的作用,为机体所必须,被称为允许作用(permissive action)。应激条件下这种平衡被打破,血浆中皮质酮水平显著增加。靶细胞内含有I型和II型两种皮质酮受体,I型受体介导允许作用,皮质酮通过与之结合而增加血管壁对儿茶酚胺的敏感性使儿茶酚胺的缩血管作用表现出来,提高血管张力,增强心血管功能;II型受体介导应激反应,提高机体对应激刺激的耐受和生存能力。I型受体的结合能力强但饱和度低,II型受体与之相反,当I型受体被基础皮质酮饱和后,II型受体才与刺激诱导产生的皮质酮作用引发一系列应激反应(Buchanan, 2000; Sapolsky, 2000; Romero, 2004)。

## 2 诱发野生鸟类应激反应的生态因素

### 2.1 突发应激和慢性应激

Selye(1946)所指的不利刺激主要包括短时间内被捕食者攻击、受恐吓、突发的灾害气候等突发刺激,之后的研究表明引起糖皮质激素分泌量增加

的因素和方式应分为2类,一类是由突发刺激(acute stressor)引起的,此时血浆中糖皮质激素的水平高于基础水平20倍左右(Romero, 2004)。另一类刺激则是慢性刺激(chronic stressor),长期受种群中其他个体的威胁、长期的恶劣天气、长期食物缺乏、栖息环境内个体间拥挤以及被寄生等因素均可成为慢性刺激,慢性刺激可使鸟类的基础血浆皮质酮水平缓慢上升并长期维持较高水平(Dallman, 1993; Dallman & Bhatnagar, 2001; Romero, 2004)。因此,根据诱发刺激持续的时间长度可将应激反应分为突发应激(acute stress)和慢性应激(chronic stress)。

### 2.2 诱发突发应激的生态因素

研究表明,突发的恶劣气候、被捕食、人类干扰等不利刺激可引起鸟类的突发应激反应。Wingfield研究组对生活在阿拉斯加的灰蓝灯草鹀(*Junco hyemalis*) (Rogers et al., 1993)、铁爪鹀(*Calcarius lapponicus*) (Astheimer et al., 1995)、白冠带鹀(*Zonotrichia leucophrys*) (Wingfield et al., 1983)等雀形目鸟类进行的有关风暴引发的应激反应及其对鸟类繁殖的影响研究说明,风暴可引发处于换羽、孵卵、育雏等时期雀形目鸟类的血浆皮质酮水平迅速升高,该反应甚至使一些鸟类放弃繁殖。Müller等(2006)对蓝山雀(*Parus caeruleus*)的研究认为,当捕食行为危及被捕食者的生命安全时,被捕食者表现突发应激反应,其血浆基础皮质酮水平显著升高。Mullner等(2004)研究了亚马逊河流域的生态旅游对麝雉(*Opisthocomus hoazin*)雏鸟皮质酮水平的影响,发现在游客活动区内的离巢雏鸟的皮质酮水平显著高于不受干扰的个体,表明人类干扰可诱发野生鸟类的突发应激。

### 2.3 诱发慢性应激的生态因素

栖息地中长期缺乏食物、存在捕食者、季节变化以及社群中的社会性控制等生态因素均可使鸟类发生慢性应激。

Schoech等(2004)研究了美国佛罗里达州的灌丛鹀(*Aphelocoma coerulescens*)血浆皮质酮水平和食物可获得性的关系,对野外灌丛鹀人工补充脂肪和蛋白质后测定血浆皮质酮含量,并与全年均可得到人类喂食的城郊种群进行比较。结果发现,城郊种群的皮质酮水平低于补充食物后的野外种群,野外种群中补充高脂肪高蛋白食物的个体血浆皮质酮含量低于补充低脂肪低蛋白食物的个体及未补充食物

的个体。这说明食物缺乏是诱发慢性应激反应的因素之一,食物获取量与血浆皮质酮含量呈负相关。Jenni-Eiermann 等(2008)对繁殖期家燕(*Hirunda rustica*)的食物可获得性与血浆皮质酮水平的关系研究也得到类似的结论。对歌带鹀(*Melospiza melodia*)野外种群的控制性实验研究发现,栖息地内食物短缺和天敌密度高 2 种因素同时存在时歌带鹀血浆基础皮质酮浓度最高,存在其中一种因素时居中,而 2 种因素均不存在时最低,表明食物缺乏与天敌密度高两种因素可共同引发小型鸟类产生慢性应激(Clinchy et al., 2004)。

大约 75% 的鸟类基础皮质酮分泌表现出随季节变化的模式,基础皮质酮水平在换羽期和秋季低于冬季和繁殖期(Romero, 2002; Landys et al., 2006)。其原因主要有以下 3 方面,首先不同季节的代谢需求量不同导致皮质酮含量随季节变化,其次不同季节鸟类表现各种行为所依赖的皮质酮含量不同,最后在不同季节鸟类分泌不同含量的皮质酮以应对即将出现的胁迫因素。对灰脸圆尾鹱(*Pterodroma macroptera*)繁殖期不同阶段基础皮质酮水平变化的研究发现,孵育期的基础皮质酮水平显著高于繁殖期的其他阶段(孵育准备期和雏鸟抚养期),这是由于孵育期成鸟的能量储备显著高于繁殖期的其他阶段(Adams et al., 2005)。类似的研究还有 Lormee 等(2003)以红脚鲣鸟(*Sula sula*)为对象的研究。近期对 64 种鸟类的研究发现,鸟类的窝卵数以及所处纬度与繁殖期血浆基础皮质酮水平显著正相关(Bókony et al., 2009);对红领带鹀(*Zonotrichia capensis costaricensis*)的研究发现,干旱季节雌雄个体均表现慢性应激(Busch et al., 2010)。以上结果表明,基础皮质酮水平随季节变化是鸟类适应繁殖期的高能量需求以及栖息地资源条件变化的进化结果。

社群中其他个体的社会性控制也可诱发慢性应激(Schwabl et al., 1988; Creel, 2001)。Schwabl 等(1988)研究了白喉带鹀(*Zonotrichia albicollis*)等雀形目鸟类的社群地位与皮质酮水平的关系,发现捕捉所产生的突发刺激不会导致在社群中处于较高地位的雄性成年个体皮质酮水平升高,而会导致地位较低的雌性个体和出生一年的雄性个体皮质酮水平迅速升高。低等级的一岁雌性个体基础皮质酮水平最高,高等级的成年雄性个体基础皮质酮水平最低。在被笼养的群体中,供给食物的量和分布可使处于

中间地位的群体产生较大的个体间皮质酮水平差异,其原因在于中间阶层的群体在社群中所处地位与高等级和低等级的群体相比具有更多的不确定性,因此食物的分配对该群体产生更大的影响。

对斑姬鹟(*Ficedula hypoleuca*)的研究发现,生活在铜污染严重地区的斑姬鹟基础皮质酮水平与无污染地区的个体无显著差异,因此污染物积累与皮质酮的水平无关(Eeva et al., 2005)。

### 3 野生鸟类应激反应的生态效应

突发应激反应是野生鸟类应对突发不利刺激的适应性反应,在此过程中皮质酮的快速升高可通过糖原异生作用(gluconeogenesis)促使血糖含量升高,为脑提供更多的能量而提高神经系统的兴奋性以迅速躲避天敌、恶劣气候以及发现食物(Wingfield et al., 1983, 1994; Marra & Holberton, 1998)。此外,对高山山雀(*Parus gambeli*)的实验结果显示,注射皮质酮的山雀可以找到更多隐藏食物的地点,表明血浆皮质酮含量随环境的快速变化可增强鸟类的记忆力,从而提高其生存力(Saldanha et al., 2000; Pravosudov, 2003)。

然而,长期高浓度的皮质酮对机体是有害的。在突发应激后血浆中高水平的皮质酮可通过抑制下丘脑和腺垂体分泌各种相关促激素而达到抑制自身分泌的作用,该负反馈调节机制可使血浆皮质酮迅速恢复到正常水平(Dallman, 1992; de Kloet, 1993)。当突发刺激转变为慢性刺激时,负反馈调节机制则会钝化甚至失效(Dallman, 1992),失控的 HPA 轴不断刺激皮质酮的分泌,破坏了原有皮质酮分泌-降解平衡而导致血浆皮质酮长期维持高水平,慢性应激发生。由此引发的一系列副反应将对机体产生毒害作用(Romero, 2004)。大量实验已证明,长期高水平的皮质酮可抑制鸟类的繁殖和免疫能力、降低体质进而降低存活率,从而影响野生鸟类的种群动态。

#### 3.1 慢性应激对鸟类免疫能力的影响

皮质酮可通过影响血浆中白细胞和抗体的数量而对免疫能力产生影响。皮质酮可使附着在小血管壁上的边缘中性粒细胞进入血液循环增加中性粒细胞的比例,并通过抑制淋巴细胞 DNA 合成过程而降低淋巴细胞的比例而降低免疫力(Casto et al., 2001; Owen-Ashley et al., 2004; Roberts et al., 2007)。对家麻雀(*Passer domesticus*)的研究发现,皮质酮的分泌还可造成抗体数量减少而产生免疫抑

制性(Evans *et al.*, 2000; Buchanan *et al.*, 2003)。

### 3.2 慢性应激对鸟类繁殖能力的影响

皮质酮可通过影响下丘脑-垂体-性腺内分泌轴而抑制鸟类的繁殖。皮质酮可抑制促性腺激素释放激素的生成,进而减少黄体生成素的释放,并降低性腺对黄体生成素的敏感性,最终抑制性腺发育和性激素的释放(Wingfield & Sapolsky, 2003)。对美国佛罗里达州的野外灌丛鹀(*Aphelocoma coerulescens*)人工补充脂肪和蛋白质后记录繁殖起始时间并测定血浆皮质酮、雄性睾酮及雌性雌二醇含量,结果显示补充高脂肪高蛋白(HFHP)个体的血浆皮质酮含量低于补充高脂肪低蛋白(HFLP)及未补充食物(CNT)的个体,补充食物的个体繁殖起始时间早于CNT个体,且HFHP个体繁殖时间早于HFLP个体,雄性HFHP个体血浆睾酮含量高于HFLP及CNT的个体,而补充食物对雌性个体血浆中雌二醇含量没有影响(Schoech *et al.*, 2004),以上结果表明高水平的皮质酮使鸟类的雄性激素水平下降并使繁殖延迟。

皮质酮对繁殖能力的影响除表现在降低性激素水平外,还表现在对后代性别比例的影响。对繁殖期雌性日本鹌鹑(*Coturnix coturnix japonica*)的皮质酮水平与后代性别比例关系的研究显示,日本鹌鹑后代性别比例与母体皮质酮水平显著相关,高皮质酮水平导致产生更多的雌性后代(Pike & Petrie, 2006),该结果表明皮质酮可能是鸟类性别决定中的一种相关因素,但其影响性别决定的机理尚未明了。

### 3.3 慢性应激对鸟类种群存活率的影响

高水平的皮质酮不仅可降低鸟类的免疫力,还可通过抑制外周组织蛋白质的合成并加速其分解而造成组织蛋白质广泛破坏,出现肌肉消瘦、骨质疏松、皮肤变薄、体重下降等现象(Marra & Holberton, 1998; Romero, 2004),因此慢性应激可导致鸟类个体的体质下降进而影响种群的存活率。Brown等(2005)用3年的时间研究了野生红石燕(*Petrochelidon pyrrhonota*)的种群存活率与种群平均皮质酮水平的关系,通过测定种群平均皮质酮水平并采用标记重捕法检测种群3年内的生存状况。结果发现极高和极低皮质酮水平的种群的存活率均低于中等皮质酮水平的种群,并且种群的年存活率随血浆皮质

酮含量的增加而减少。Kitaysky等(1999)对三趾鸥(*Larus tridactylus*)的研究表明,在栖息地质量较差时,由于亲鸟的觅食难度增加而减弱喂食频率,可导致幼鸟的基础皮质酮水平升高而降低其对突发刺激的反应能力,最终可使幼鸟的成活率降低。

处于慢性应激状态的雌鸟还可将皮质酮传递到卵中,进而影响幼鸟的体质(Sockman & Schwabl, 2001; Hayward & Wingfield, 2004; Saino *et al.*, 2005)。对鹌鹑(*Coturnix coturnix*)注射皮质酮后分析卵黄中皮质酮含量与母体血液中皮质酮含量的关系,结果发现,高皮质酮水平的雌鸟会把皮质酮传递到卵黄中,卵黄中高浓度的皮质酮可影响胚胎的发育和降低幼鸟的生长率(Hayward & Wingfield, 2004)。Saino等(2005)使即将产卵的雌性家燕(*Hirundo rustica*)面对捕食者的威胁,发现其产下的卵中皮质酮含量显著升高。此外,还发现注射过皮质酮的卵孵化率显著降低,并且孵化出的幼鸟体重显著小于正常卵孵化的幼鸟,其羽毛生长速度也显著偏慢。以上研究说明,卵中高水平的皮质酮严重影响后代质量,最终可影响种群的存活率。

## 4 展望

应激反应是野生鸟类应对不利环境条件的主要生理机制。栖息地的气候变化、食物条件、捕食者数量、季节变化以及社群中的社会性控制等不利因素均可诱发野生鸟类发生应激反应。短期的皮质酮水平升高可增强鸟类对环境的适应能力,但长期高水平的皮质酮可通过影响鸟类的免疫能力和繁殖能力而不利于鸟类的生存,进而影响野生鸟类的种群动态。野生鸟类的应激反应由生态因子引发继而对鸟类的生态及行为学特征产生重要影响,因此应激反应与野生鸟类生态学研究密切相关。具体可有以下3个方面的应用:第一,由于栖息地质量的下降等生存压力可诱发慢性应激,因此种群的慢性应激水平可作为评估栖息地质量的参考指标用于鸟类保护的研究中。第二,慢性应激可导致鸟类个体存活率下降以及繁殖力降低,因而对慢性应激水平的评估还可应用于野外鸟类种群生态学的研究,可将内分泌、栖息地质量以及种群的存活率及繁殖率结合分析从而深入了解影响种群动态的机理。最后,由于社群地位可影响个体皮质酮水平的变化,因而可将慢性

应激水平与鸟类的社会行为研究结合,进而更深入地理解行为发生的生态和内分泌机理。

## 参考文献

- 边疆晖, 吴 雁. 2009. 哺乳动物的生理应激反应及其生态适应性. *兽类学报*, **29**(4): 352–358.
- 郭争鸣, 冯志强. 2005. 生理学. 北京: 人民卫生出版社.
- 王 珍, 左明雪. 2009. 人体及动物生理学(第3版). 北京: 高等教育出版社.
- Adams NJ, Cockrem JF, Taylor GA, et al. 2005. Corticosterone responses of grey-faced petrels (*Pterodroma macroura*): Are higher during incubation than during other breeding stages? *Physiological and Biochemical Zoology*, **78**: 69–77.
- Astheimer LB, Buttemer WA, Wingfield JC. 1995. Seasonal and acute changes in adrenocortical responsiveness in an arctic-breeding bird. *Hormone and Behavior*, **29**: 442–457.
- Bókony V, Lendvai ÁZ, Liker A, et al. 2009. Stress response and the value of reproduction: Are birds prudent parents? *American Naturalist*, **173**: 589–598.
- Brown CR, Brown MB, Raouf SR, et al. 2005. Effects of endogenous steroid hormone levels on annual survival in cliff swallow. *Ecology*, **86**: 1034–1046.
- Buchanan KL, Evans MR, Goldsmith AR. 2003. Testosterone, dominance signalling and immunosuppression in the house sparrow *Passer domesticus*. *Behavior Ecology and Sociobiology*, **55**: 50–59.
- Buchanan KL. 2000. Stress and the evolution of condition-dependant signals. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**: 157–160.
- Busch S, Addis EA, Clark AD, et al. 2010. Disentangling the effects of environment and life-history stage on corticosterone modulation in Costa Rican Rufous-Collared Sparrows, *Zonotrichia capensis costaricensis*. *Physiological and Biochemical Zoology*, **83**: 87–96.
- Casto JM, van Nolan J, Ketterson ED. 2001. Steroid hormones and immune function: Experimental studies in wild and captive dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). *American Naturalist*, **157**: 408–420.
- Clinchy M, Zanette L, Boonstra R, et al. 2004. Balancing food and predator pressure induces chronic stress in songbirds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **271**: 2473–2479.
- Creel S. 2001 Social dominance and stress hormones. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**: 491–497.
- Dallman MF, Bhatnagar S. 2001. Chronic stress and energy balance: Role of the hypothalamo-pituitary-adrenal axis// McEwen BS, Goodman HM, eds. *Handbook of Physiology*. Oxford: Oxford University Press; 197–210.
- Dallman MF. 1992. Stress, feedback and facilitation in the hypothalamo-pituitary-adrenal axis. *Journal of Neuroendocrinology*, **4**: 517–526.
- Dallman MF. 1993. Feast and famine: Critical role of glucocorticoids with insulin in daily energy flow. *Front Neuroendocrinology*, **14**: 303–347.
- de Kloet ER. 1993. Functional implications of brain corticosteroid receptor diversity. *Cell and Molecular Neurobiology*, **13**: 433–455.
- Eeva T, Hasselquist D, Lange fors A, et al. 2005. Pollution related effects on immune function and stress in a free-living population of pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Journal of Avian Biology*, **36**: 405–412.
- Evans MR, Goldsmith AR, Norris SR. 2000. The effects of testosterone on antibody production and plumage colouration in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Behavior Ecology and Sociobiology*, **47**: 156–163.
- Hayward LS, Wingfield JC. 2004. Maternal corticosterone is transferred to avian yolk and may alter offspring growth and adult phenotype. *General and Comparative Endocrinology*, **135**: 365–371.
- Jenni-Eiermann S, Glaus E, Grüebler M, et al. 2008. Glucocorticoid response to food availability in breeding barn swallows (*Hirundo rustica*). *General and Comparative Endocrinology*, **155**: 558–565.
- Kitaysky AS, Wingfield JC, Piatt JF. 1999. Dynamics of food availability, body condition and physiological stress response in breeding Black-legged Kittiwakes. *Functional Ecology*, **13**: 577–584.
- Landys MM, Ramenofsky M, Wingfield JC. 2006. Actions of glucocorticoids at a seasonal baseline as compared to stress-related levels in the regulation of periodic life processes. *General and Comparative Endocrinology*, **148**: 132–149.
- Lormée H, Jouventin P, Trouve C, et al. 2003. Sex-specific patterns in baseline corticosterone and body condition changes in breeding Red-footed Boobies *Sula sula*. *Ibis*, **145**: 212–219.
- Marra PP, Holberton RL. 1998. Corticosterone levels as indicators of habitat quality: Effects of habitat segregation in a migratory bird during the non-breeding season. *Oecologia*, **116**: 284–292.
- Müller C, Jenni-Eiermann S, Blondel J, et al. 2006. Effect of human presence and handling on circulating corticosterone levels in breeding blue tits (*Parus caeruleus*). *General and Comparative Endocrinology*, **148**: 163–171.
- Mullner A, Linsenmair KE, Wikelski M. 2004. Exposure to ecotourism reduces survival and affects stress response in hoatzin chicks (*Opisthocomus hoazin*). *Biological Conservation*, **118**: 549–558.
- Owen-Ashley NT, Hasselquist D, Wingfield JC. 2004. Androgens and the immunocompetence handicap hypothesis: Unravelling direct and indirect pathways of immunosuppression in song sparrows. *American Naturalist*, **164**: 490–505.
- Pike TW, Petrie M. 2006. Experimental evidence that corticosterone affects offspring sex ratios in quail. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **273**: 1093–1098.
- Pravosudov VV. 2003. Long-term moderate elevation of corti-

- costerone facilitates avian food-catching behaviour and enhances spatial memory. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **270**: 2599–2604.
- Roberts ML, Buchanan KL, Hasselquist D, et al. 2007. Effects of testosterone and corticosterone on immunocompetence in the zebra finch. *Hormones and Behavior*, **51**: 126–134.
- Rogers CM, Ramenofsky M, Ketterson ED, et al. 1993. Plasma corticosterone, adrenal mass, winter weather, and season in nonbreeding populations of dark-eyed juncos (*Junco hyemalis hyemalis*). *Auk*, **110**: 279–285.
- Romero LM. 2002. Seasonal changes in plasma glucocorticoid concentrations in free-living vertebrates. *General and Comparative Endocrinology*, **128**: 1–24.
- Romero LM. 2004. Physiological stress in ecology: Lessons from biomedical research. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**: 249–255.
- Saino N, Romano M, Ferrari RP. 2005. Stressed mothers lay eggs with high corticosterone levels which produce low-quality offspring. *Journal of Experimental Zoology*, **303A**: 998–1006.
- Saldanha CJ, Schlinger BA, Clayton NC. 2000. Rapid effects of corticosterone on cache recovery in mountain chickadees (*Parus gambeli*). *Hormones & Behavior*, **37**: 109–115.
- Sapolsky RM. 2000. How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory, and adaptive actions. *Endocrinology Review*, **21**: 55–89.
- Schoech SJ, Bowman R, Reynolds SJ. 2004. Food supplementation and possible mechanisms underlying early breeding in the Florida scrub-jay (*Aphelocoma coerulescens*). *Hormones and Behavior*, **46**: 565–573.
- Schwabl H, Ramenofsky M, Schwabl-Benzinger I, et al. 1988. Social status, circulating levels of hormones, and competition for food in winter flocks of the white-throated sparrow. *Behaviour*, **107**: 107–121.
- Selye H. 1946. The general adaptation syndrome and the diseases of adaptation. *Journal of Clinic Endocrinology*, **6**: 117–230.
- Sockman KW, Schwabl H. 2001. Plasma corticosterone in nestling American kestrels: Effects of age, handling stress, yolk androgens, and body condition. *General and Comparative Endocrinology*, **122**: 205–212.
- Wingfield JC, Farner DS. 1978. The annual cycal of plasma LH and steroid hormones in feral populations of the White-crowned Sparrow *Zonotrichia leucophrys gambelii*. *Biology of Reproduction*, **19**: 1046–1056.
- Wingfield JC, Sapolsky RM. 2003. Reproduction and resistance to stress: When and how. *Journal of Neuroendocrinology*, **15**: 711–724.
- Wingfield JC, Moore MC, Farner DS. 1983. Endocrine responses to inclement weather in naturally breeding populations of white-crowned sparrows (*Zonotrichia leucophrys pugetensis*). *Auk*, **100**: 56–62.
- Wingfield JC, 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 Part C*, **108**: 299–306.

**作者简介** 张淑萍,女,1974年生,博士,副教授。主要从事鸟类生态学研究。E-mail: springzsp@sina.com

**责任编辑** 刘丽娟