

# 狭域还是广域：杂色山雀和 大山雀行为特征比较

张丽 王娟 万冬梅\* 毕雨佳 张雷

辽宁大学生命科学院, 辽宁省动物资源与疾病防治重点实验室 沈阳 110036

**摘要:** 动物行为是个体与社群适应内外环境变化(刺激)所作出的动态反应。动物的行为特征对其适合度以及进化有着重要意义, 但关于鸟类行为特征对扩散以及分布的研究还较少, 本文以杂色山雀(*Sittiparus varius*)和 大山雀(*Parus cinereus*)这两种生活史策略相似、分布范围差异显著的雀形目鸟类为例, 采用经典新环境测试法对两物种探索性、活跃性、冒险性三种行为进行比较。Mann-Whitney *U*-test 结果显示, 大山雀的探索性( $Z = -2.582, P < 0.01$ )、活跃性( $Z = -5.148, P < 0.001$ )、冒险性( $Z = -2.046, P < 0.05$ )得分均显著高于杂色山雀, 证明广域分布的大山雀探索性、活跃性及冒险性明显强于狭域分布的杂色山雀。我们由此猜想鸟类行为特征可能会与种群的分布范围相关; 通过对鸟类行为特征的探究或许可以间接预测种群未来的发展方向, 为种群的保护提供指导。

**关键词:** 杂色山雀; 大山雀; 行为特征; 探索性; 活跃性; 冒险性

**中图分类号:** Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2019) 04-471-07

## Narrow or Wide Distribution? A Comparison of Behavioral Traits between the Varied Tit (*Sittiparus varius*) and Great Tit (*Parus cinereus*)

ZHANG Li WANG Juan WAN Dong-Mei\* BI Yu-Jia ZHANG Lei

Laboratory of Animal Resource and Epidemic Disease Prevention, Department of Life Sciences,

Liaoning University, Shenyang 110036, China

**Abstract:** Animal behavior is the response of individuals and communities to internal and external environmental changes (stimulus). Behavioral traits are important for animal fitness and evolution. There are few studies on the dispersal and distribution of birds' behavioral traits. We investigated the Varied Tit (*Sittiparus varius*) and the Great Tit (*Parus cinereus*), two passerine birds with similar life history but different distribution ranges. A novel-environment test was used to compare three behavioral traits: exploratory, active and risk-taking behavior. The results showed that the exploratory (Mann-Whitney *U*-test:  $Z = -2.582, P < 0.01$ , Fig. 1), active (Mann-Whitney *U*-test:  $Z = -5.148, P < 0.001$ , Fig. 2) and risk-taking (Mann-Whitney

**基金项目** 国家自然科学基金项目 (No. 31872231);

\* 通讯作者, E-mail: wandongmei@lnu.edu.cn;

**第一作者介绍** 张丽, 女, 硕士研究生; 研究方向: 鸟类学; E-mail: 1259410439@qq.com。

收稿日期: 2019-01-02, 修回日期: 2019-05-23 DOI: 10.13859/j.cjz.201904003

U-test:  $Z = -2.046$ ,  $P < 0.05$ , Fig. 3) scores of the Great Tit were all significantly higher than those of the Varied Tit. Therefore, we suggest that bird behaviors may be related to the distribution range of the population. We suspect that the more widely distributed individuals are likely to be more exploratory, active and adventurous, as these behavioral traits will enable them to obtain more information about the resource availability and habitat quality in the challenging and dynamic environments. The study of species' behavior may predict the future development of the population and provide a reliable basis for conservation of populations.

**Key words:** *Sittiparus varius*; *Parus cinereus*; Behavioral trait; Exploration; Activity; Risk-taking

动物行为是个体与社群适应内外环境变化(刺激)所作出的动态反应。动物的行为特征不仅受遗传和环境两方面的影响,而且也是在进化过程中通过自然选择形成的(Krebs et al. 1997)。动物的栖息地一般是固定的,但由于外界环境的变化或动物种群本身的数量变化等原因,动物往往要离开原来的栖息地而发生扩散行为,扩散包括出生扩散(natal dispersal, 出生地到繁殖地的扩散)和繁殖扩散(breeding dispersal, 不同繁殖地间的扩散)(Lidicker et al. 1992)。扩散事实上是一种复杂的行为,可以简单地描述为迁出、转移、迁入三步,而跨越或不跨越适宜生境的边界是导致扩散的第一个行为成分(Baguette et al. 2007),因此动物个体行为与扩散有关(Korsten et al. 2013)。如探索性行为使得个体扩散时获得关于食物(Ward et al. 2004)、进食地点(Verbeek et al. 1994)、巢址质量(Zhao et al. 2016)、捕食者、逃跑路线(Santos et al. 2015)和潜在配偶(Pogány et al. 2018)等方面的信息。探索性强的个体表现出成为领导者的倾向(Harcourt et al. 2009, Kurvers et al. 2009),带领集体进行扩散(Dingemanse et al. 2003, Michelena et al. 2010, Nakayama et al. 2012, Aplin et al. 2014)。迁徙物种通常比非迁徙物种具有更强探索性(Poblete et al. 2018)。冒险行为是个体在觅食和风险之间权衡的结果(van Oers et al. 2005)。敢于冒险的个体更警觉,更不易被捕食(Møller 2009)。如冒险性强的雄性孔雀鱼(*Poecilia reticulata*)被捕食的风险较低(Godin 1995)。

而冒险性强的个体在其他情况下也会表现出冒险的行为,例如在探索、攻击和求偶的环境中(Coleman et al. 1998, Reaney et al. 2007)。如沼泽带鹀(*Melospiza georgiana*)在新环境中冒险性极低,食物点的访问次数几乎为零,这表明低的冒险性会限制沼泽带鹀探索开放的环境,因此在扩散过程中获得的利益就会大打折扣(Greenberg 1989)。活跃性代表个体活动的一般水平,对探索或冒险程度均有一定的影响(Réale et al. 2007),尤其是在竞争强度很高的情况下,积极活跃的个体会在竞争中胜过消极被动的个体,在扩散过程中其他条件相同的情况下,活跃的个体会获得更优质的资源(David et al. 2011)。

杂色山雀(*Sittiparus varius*)和大山雀(*Parus cinereus*)同为雀形目山雀科的小型洞巢鸟类,同域繁殖,均是从3月中下旬开始寻找配偶并筑巢,至7月下旬繁殖结束,均有二次繁殖现象(李乐等 2013),我们之前的研究表明二者食性也基本相似(蔡玥等 2014)。然而尽管两者有同域分布现象,但大山雀却属于广布种,我国各地均有分布,杂色山雀属狭布种,为东亚地区特有鸟类,我国仅分布在辽宁东部山区、吉林通化、山东、广东等沿海地区(郑光美 2017)。我们猜想分布更为广泛的大山雀个体很可能会表现出更强的探索性、活跃性和冒险性,因为这将使它们获得更多关于在这些具有挑战性和动态的环境中影响资源可用性和栖息地质量的非生物和生物条件的信息。为验证这个猜想,我们对野外大山雀和杂色山

雀的新环境行为(探索性、活跃性、冒险性)进行了测试。

## 1 研究地概况

本实验的研究地点位于辽宁省大连市庄河北部的辽宁仙人洞国家级自然保护区内, 地理坐标为 E 122°53'24" ~ 123°03'30", N 39°54'00" ~ 40°03'00", 海拔 200 ~ 600 m。当地属温带季风气候。保护区总面积约 3 574.7 hm<sup>2</sup>, 区内动物资源丰富, 分布有多种次级洞巢鸟, 如大山雀、杂色山雀、白眉姬鹀(*Ficedula zanthopygia*) 沼泽山雀(*Poecile palustris*)、普通鹀(*Sitta europaea*) 等(谭琨 2012)。本课题组从 2009 年始连续多年在保护区内悬挂人工巢箱, 为次级洞巢鸟提供了较为丰富的巢址资源, 同时也对入住巢箱内的鸟类开展相关的研究工作。

## 2 研究方法

### 2.1 野外实验

于 2018 年 4 至 7 月份, 在保护区范围内捕捉大山雀、杂色山雀, 采集血液样本并环志, 放入鸟袋(黑暗环境)中适应 5 min 后, 在原地进行 15 min 的新环境探索行为测试(van Oers et al. 2005)。实验共选择 3 种行为测试: 探索性、活跃性、冒险性。

实验装置为一个大型鸟笼(长 × 宽 × 高为 120 cm × 100 cm × 78 cm), 笼中固定放置 3 棵 Y 型树杈(高 70 cm), 并用牵引绳连接一个盒子作为惊吓装置(van Oers et al. 2004), 鸟笼四周用白布包围, 以减少人为干扰。测试对象进入笼内之后, 实验者在笼外用手机连接相机进行实时监测, 记录测试对象的行为表现。在本实验中, 3 种行为测试同时进行, 采用不同指标作为评价标准。实验结束后立刻把实验对象放回野外, 之后对录制的视频进行分析, 将这 3 种行为进行量化得到实验数据。

**2.1.1 探索性测试** 使用 15 min 内测试对象到达 Y 型树杈的数量作为探索性得分指标(Drent et al. 2003), 1 分为 15 min 内探索了 1

棵 Y 型树杈, 2 分为 15 min 内探索了 2 棵 Y 型树杈, 3 分为 15 min 内探索了 3 棵 Y 型树杈。得分越高代表其探索性越强(Dingemans et al. 2002)。

**2.1.2 活跃性测试** 之前的研究量化鸟类活跃性时大都使用行走、跳跃、飞行等指标(Zhao et al. 2016), 除了这些行为之外研究对象通常是静止的, 于是本实验用新环境中静止不动的时间来衡量活跃性。采用 15 min 内研究对象在鸟笼中最长静止时间作为活跃性指标, 最长静止时间越长代表其活跃性越弱。

**2.1.3 冒险性测试** 待被测对象适应 10 min 后, 在保证鸟能看到的情况下拖动惊吓装置给予惊吓, 观察其行为并打分, 1 分为未受到惊吓, 2 分为受到惊吓但未返回惊吓物周围查看, 3 分为受到惊吓并返回惊吓物周围查看。得分越高代表其冒险性越强(van Oers et al. 2005)。

### 2.2 性别鉴定

使用天根生化科技(北京)有限公司的试剂盒(TIANamp Genomic DNA Kit)提取杂色山雀、大山雀血样 DNA, 然后进行 PCR 扩增, 性别引物使用 P2/P8(由上海生工生物技术有限公司合成), RCR 反应条件: 94 °C 4 min; 94 °C 30 s, 50 °C 45 s, 72 °C 30 s, 35 个循环, 72 °C 7 min, 4 °C 保存。扩增产物进行琼脂糖凝胶电泳 30 min, 使用 Dolphin-Doc 凝胶成像系统(WEALTEC 公司)进行拍照, 结果中出现双条带为雌性, 单条带为雄性(霍雅鹏等 2009)。

### 2.3 数据分析

使用 SPSS (19.0) 对所得数据进行正态分布检验, 选择 Mann-Whitney U 检验进行进一步分析。分别对两种鸟类各自雌雄个体的三种行为进行分析发现, 性别的影响并不显著, 因此, 最终仅从种群水平上对两个物种的行为特征进行了比较。数据以平均值 ± 标准误(Mean ± SE) 表示,  $P < 0.05$  为差异显著。

### 3 结果与分析

实验共对 30 只大山雀、50 只杂色山雀进行了新环境行为测试。

#### 3.1 探索性

97%的大山雀探索了全部的 Y 型树杈, 另外 3%个体探索了 2 棵 Y 型树杈; 杂色山雀只有 74%完成全部 Y 型树杈的探索, 6%个体仅探索 1 个 Y 型树杈 (图 1a)。杂色山雀探索性平均得分 ( $2.7 \pm 0.08$ ) 分, 大山雀平均得分 ( $3.0 \pm 0.03$ ) 分, 杂色山雀整体得分显著低于大山雀 (Mann-Whitney *U*-test:  $Z = -2.582$ ,  $P < 0.01$ ) (图 1b)。测试时间内实验对象到达的 Y 型树杈的数量越多代表其探索性越

强, 与杂色山雀相比, 大山雀具有更强的探索性。

#### 3.2 活跃性

大山雀 97%的个体最长静止时间低于 100 s, 只有 3%的个体最长静止时间超过 200 s。而杂色山雀有 16%的个体最长静止时间超过 200 s, 12%的个体静止时间 100 ~ 200 s, 最长静止时间低于 100 s 的个体占 72% (图 2a)。大山雀平均最长静止时间 ( $18.1 \pm 9.0$ ) s, 杂色山雀平均最长静止时间 ( $106.8 \pm 27.1$ ) s。杂色山雀最长静止时间极显著高于大山雀 (Mann-Whitney *U*-test:  $Z = -5.148$ ;  $P < 0.001$ ) (图 2b)。最长静止时间越长代表其活跃性越弱, 结果说明杂色山雀活跃性要弱于大山雀。

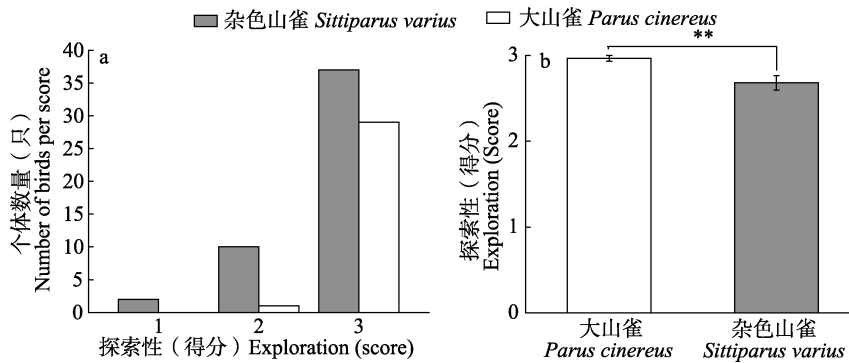


图 1 大山雀、杂色山雀探索性比较

Fig. 1 Exploratory comparison of *Parus cinereus* and *Sittiparus varius*

a. 描述分析结果; b. 统计分析结果。a. Descriptive results; b. Statistical results. \*\*  $P < 0.01$ .

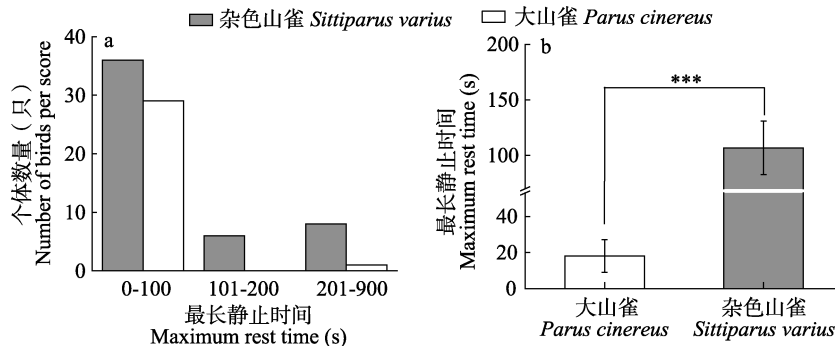


图 2 大山雀、杂色山雀活跃性比较

Fig. 2 Activity comparison of *Parus cinereus* and *Sittiparus varius*

a. 描述分析结果; b. 统计分析结果。a. Descriptive results; b. Statistical results. \*\*\*  $P < 0.001$ .

### 3.3 冒险性

在冒险性行为测试中, 43%的大山雀受到惊吓并返回惊吓物周围查看, 得分为3分, 仅22%杂色山雀得分为3分; 得分为2分(受到惊吓, 但未返回惊吓物周围查看)的大山雀个体占50%, 而杂色山雀占64%(图3a)。杂色山雀平均冒险性得分( $2.1 \pm 0.08$ )分, 大山雀平均冒险性得分( $2.4 \pm 0.10$ )分, 杂色山雀整体冒险得分显著低于大山雀(Mann-Whitney U-test:  $Z = -2.046, P < 0.05$ , 图3b)。杂色山雀冒险性低于大山雀。

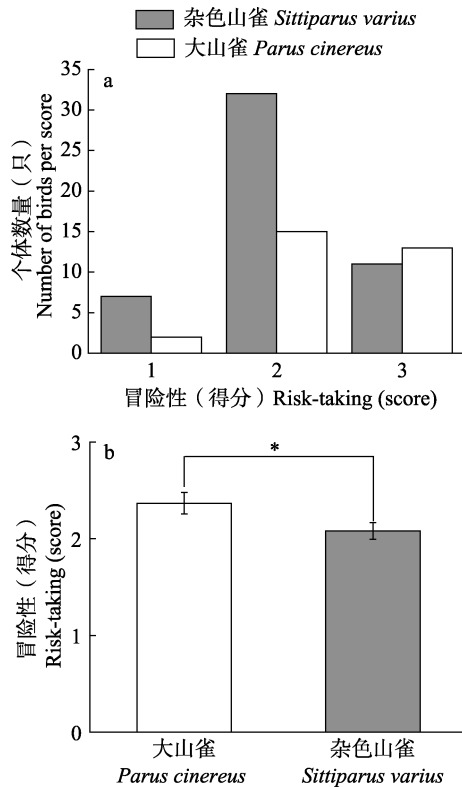


图3 大山雀、杂色山雀冒险性比较

Fig. 3 Risk-taking comparison of *Parus cinereus* and *Sittiparus varius*

a. 描述分析结果; b. 统计分析结果。

a. Descriptive results; b. Statistical results. \*  $P < 0.05$ .

## 4 讨论

本研究结果显示, 在物种水平上, 杂色山

雀不论是探索性、冒险性还是活跃性均显著低于大山雀, 这些结果与之前的预测相一致。

个体离开出生地区, 根据出生地和未来繁殖需求, 非随机地选择一个繁殖生境, 这种扩散行为不仅依赖于外界环境, 而且依赖于个体的行为特征(Lidicker et al. 1992)。扩散会开发新的资源, 对大多数物种在不断变化的自然环境中的生存至关重要(Ronce 2007)。在扩散过程中个体会面对很多风险, 比如被捕食风险、饥饿风险、与其他个体争斗等(Johnson et al. 1990, Isbell et al. 1993)。不同个体表现出的不同行为使其在扩散过程中付出的代价与收获的利益各不相同, 研究证明这种个体行为的差异与扩散行为之间存在较大关联(Cote et al. 2010)。在本研究中, 我们发现大山雀具有较强的探索性、活跃性和冒险性, 这种行为特征会使其在扩散时获得更大的收益, 如获得更优质的配偶(Pusey et al. 1987)、更适宜的栖息地和食物(Howard 1960)、避免近亲交配(Moore et al. 1984)等, 同时也加速了大山雀种群基因的散播; 而杂色山雀在同样的新环境中, 由于其弱的探索性、活跃性与冒险性, 使其探索新环境的动力和应变能力明显弱于大山雀, 进入新环境的收益相对降低, 而扩散活动中付出的代价可能会更大, 因此, 相比大山雀来说, 杂色山雀可能更倾向于不扩散或者小范围扩散, 而这在某种程度上降低了个体的流动性, 从而加剧了对当地资源的竞争(Frank 1995, Perrin et al. 2001)。随着全球气候变化及其栖息地破碎化的加剧, 扩散行为对野生种群生态学和遗传学的重要性正变得日益明显(Clobert et al. 2009)。

虽然从大的地理尺度上来说, 影响动物种群分布范围最重要的因素是地理和环境因素(Storch et al. 2003), 但也有研究表明, 扩散行为会影响鸟类的分布范围(Herrando et al. 2010), 在物种分布格局形成过程中起到一定的作用。物种的行为特征通过影响个体的扩散倾向和扩散能力起作用, 积极地扩散能使它们成

功地在空旷的栖息地定居或在现有物种范围之外发现新的栖息地 (Lidicker et al. 1992), 因此这种扩散就会不断进化, 进而对分布范围影响力也会不断加大。本文通过对比狭域分布的杂色山雀和广域分布的大山雀的行为特征, 发现两者差异很大, 大山雀强的探索性、活跃性以及强的冒险性使得其在扩散中不断获益, 因此更易形成广域分布; 而杂色山雀由于其弱的探索性、活跃性以及弱的冒险性导致其不容易扩散, 种群数量增加缓慢, 即使扩散到新的环境中也不易获益, 因此也就更易形成狭域分布, 这也与其在生态学上属衰落物种 (金春日等 2007) 的现象相一致。

总的来说, 鸟类的行为特征可能会通过影响个体扩散行为而影响种群分布, 进而影响物种的进化。对于狭域分布的物种, 行为特征观察可以有效地预测种群未来的发展, 通过研究动物种群整体的性格特征, 结合种群数量及栖息地质量, 预测其灭绝风险, 可以为野生动物的保护提供新的方向。尽管行为特征与种群扩散相关联, 但其对鸟类分布范围的影响大小目前并不清楚, 还有待深入研究。

## 参 考 文 献

- Aplin L M, Farine D R, Mann R P, et al. 2014. Individual-level personality influences social foraging and collective behaviour in wild birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1789): 20141016.
- Baguette M, van Dyck H. 2007. Landscape connectivity and animal behavior: functional grain as a key determinant for dispersal. *Landscape Ecology*, 22(8): 1117–1129.
- Clobert J, Le Galliard J F, Cote J, et al. 2009. Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. *Ecology Letters*, 12(3): 197–209.
- Coleman K, Wilson D S. 1998. Shyness and boldness in *pumpkinseed sunfish*: individual differences are context-specific. *Animal Behaviour*, 56(4): 927–936.
- Cote J, Clobert J, Brodin T, et al. 2010. Personality-dependent dispersal: characterization, ontogeny and consequences for spatially structured populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1560): 4065–4076.
- David M, Auclair Y, Cézilly F. 2011. Personality predicts social dominance in female zebra finches, *Taeniopygia guttata*, in a feeding context. *Animal Behaviour*, 81(1): 219–224.
- Dingemanse N J, Both C, Drent P J, et al. 2002. Repeatability and heritability of exploratory behaviour in great tits from the wild. *Animal Behaviour*, 64(6): 929–938.
- Dingemanse N J, Both C, van Noordwijk A J, et al. 2003. Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(1516): 741–747.
- Drent P J, van Oers K, van Noordwijk A J. 2003. Realized heritability of personalities in the great tit (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(1510): 45–51.
- Frank S A. 1995. Mutual policing and repression of competition in the evolution of cooperative groups. *Nature*, 377(12): 520–522.
- Godin J G J, Davis S A. 1995. Who dares, benefits: predator approach behaviour in the Guppy (*Poecilia reticulata*) deters predator pursuit. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 259(1355): 193–200.
- Greenberg R. 1989. Neophobia, aversion to open space, and ecological plasticity in song and swamp sparrows. *Canadian Journal of Zoology*, 67(5): 1194–1199.
- Harcourt J L, Ang T Z, Sweetman G, et al. 2009. Social feedback and the emergence of leaders and followers. *Current Biology*, 19(3): 248–252.
- Herrando S, Llimona F, Brotons L, et al. 2010. A new exotic bird in Europe: recent spread and potential range of Red-billed Leiothrix *Leiothrix lutea* in Catalonia (northeast Iberian Peninsula). *Bird Study*, 57(2): 226–235.
- Howard W E. 1960. Innate and environment dispersal of individual vertebrates. *American Midland Naturalist*, 63(1): 152–161.
- Isbell L A, Cheney D L, Seyfarth R M. 1993. Are immigrant vervet monkeys, *Cercopithecus aethiops*, at greater risk of mortality than resident? *Animal Behaviour*, 45(4): 729–734.
- Johnson M L, Gaines M S. 1990. Evolution of dispersal: theoretical

- models and empirical tests using birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21(1): 449–480.
- Korsten P, van Overveld T, Adriaensen F, et al. 2013. Genetic integration of local dispersal and exploratory behaviour in a wild bird. *Nature Communications*, 4: 2362.
- Krebs J R, Davies N B. 1997. *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. 4th ed. New Jersey: Wiley-Blackwell, 3.
- Kurvers R H J M, Eijkelenkamp B, van Oers K, et al. 2009. Personality differences explain leadership in barnacle geese. *Animal Behaviour*, 78(2): 447–453.
- Lidicker W Z, Stenseth N C. 1992. In *Animal Dispersal: Small Mammals as a Model*. London: Chapman & Hall, 21–36.
- Michelena P, Jeanson R, Deneubourg J L, et al. 2010. Personality and collective decision-making in foraging herbivores. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277(1684): 1093–1099.
- Møller A P. 2009. Basal metabolic rate and risk-taking behaviour in birds. *Journal of Evolutionary Biology*, 22(12): 2420–2429.
- Moore J, Ali R. 1984. Are dispersal and inbreeding avoidance related? *Animal Behaviour*, 32(1): 94–112.
- Nakayama S, Harcourt J L, Johnstone R A, et al. 2012. Initiative, personality and leadership in pairs of foraging fish. *Public Library of Science One*, 7(5): e36606.
- Perrin N, Lehmann L. 2001. Is sociality driven by the costs of dispersal or the benefits of philopatry? A role for kin-discrimination mechanisms. *The American Naturalist*, 158(5): 471–483.
- Poblete Y, Gutiérrez V, Cid V, et al. 2018. Intraspecific variation in exploratory behavior and elevational affinity in a widely distributed songbird. *Oecologia*, 186(4): 931–938.
- Pogány Á, Vincze E, Szurovecz Z, et al. 2018. Personality assortative female mating preferences in a songbird. *Behaviour*, 155(6): 481–503.
- Pusey A E, Packer C. 1987. *Philopatry and Dispersal*. Chicago: University of Chicago Press, 250–266.
- Réale D, Reader S M, Sol D, et al. 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*, 82(2): 291–318.
- Reaney L T, Backwell P R Y. 2007. Risk-taking behavior predicts aggression and mating success in a fiddler crab. *Behavioral Ecology*, 18(3): 521–525.
- Ronce O. 2007. How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 38(1): 231–253.
- Santos C D, Cramer J F, Parau L G, et al. 2015. Personality and morphological traits affect pigeon survival from raptor attacks. *Scientific Reports*, 5: 15490.
- Storch D, Konvicka M, Benes J, et al. 2003. Distribution patterns in butterflies and birds of the Czech Republic: separating effects of habitat and geographical position. *Journal of Biogeography*, 30(8): 1195–1205.
- van Oers K, Drent P J, De Goede P, et al. 2004. Realized heritability and repeatability of risk-taking behaviour in relation to avian personalities. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 271(1534): 65–73.
- van Oers K, Klunder M, Drent P J. 2005. Context dependence of personalities: risk-taking behavior in a social and a nonsocial situation. *Behavioral Ecology*, 16(4): 716–723.
- Verbeek M E M, Drent P J, Wiepkema P R. 1994. Consistent individual differences in early exploratory behaviour of male great tits. *Animal Behaviour*, 48(5): 1113–1121.
- Ward A J W, Thomas P, Hart P J B, et al. 2004. Correlates of boldness in three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 55(6): 561–568.
- Zhao Q S, Hu Y B, Liu P F, et al. 2016. Nest site choice: a potential pathway linking personality and reproductive success. *Animal Behaviour*, 118: 97–103.
- 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.
- 霍雅鹏, 曹军, 张宇婷, 等. 2009. 杂色山雀性别分子鉴定方法的研究. *辽宁林业科技*, (1): 3–7.
- 金春日, 王爽, 万冬梅, 等. 2007. 杂色山雀的繁殖成功率. *动物学杂志*, 42(3): 28–33.
- 李乐, 张雷, 殷江霞, 等. 2013. 人工巢箱条件下两种山雀鸟类的同域共存机制. *生态学报*, 33(1): 150–158.
- 谭琨. 2012. 辽宁仙人洞国家级自然保护区生物多样性调查及评价. 辽宁: 辽宁师范大学硕士学位论文, 6–8.
- 郑光美. 2017. *中国鸟类分类与分布名录*. 3版. 北京: 科学出版社, 202–205.