

迁徙鸟类中途停歇期的生理生态学研究

马志军¹, 王 勇², 陈家宽¹

(1. 复旦大学生物多样性科学研究所, 生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 上海 200433;

2. Center for Forestry and Ecology, A labama A & M University, P. O. Box 1208, Normal, A labama, USA 35762)

摘要: 大多数候鸟的迁徙活动由迁徙飞行和中途停歇两个部分组成。在迁徙过程中, 鸟类要多次交替经历消耗能量的飞行阶段和积累能量的中途停歇阶段。从鸟类在中途停歇时期的能量积累速度、体重变化模式以及迁徙飞行中的禁食或食物限制、食物种类的改变、中途停歇的能量快速积累过程对消化器官的影响等方面, 对目前迁徙鸟类的生理生态学研究成果进行回顾, 并提出有待解决的问题及今后的研究方向。

关键词: 迁徙鸟类; 中途停歇地; 能量积累速度; 表型可塑性; 生理生态; 能量生态

文章编号: 1000-0933(2005)11-3067-09 **中图分类号:** Q 958.13 **文献标识码:** A

Physiological ecology of migratory birds during the stopover periods

MA Zhi-Jun¹, WANG Yong², CHEN Jia-Kuan¹ (1. Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Institute of Biodiversity Science, Fudan University, Shanghai, 200433, China; 2. Center for Forestry and Ecology, A labama A & M University, P. O. Box 1208, Normal, A labama, USA 35762). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(12): 3067~ 3075.

Abstract Most avian migration is consisted of migratory flights and stopover. Fuel is consumed during the former and deposited during the later period. Avian migrants are adapted to the frequent alternations between energy consumption and deposition. This paper reviewed the studies of the energetic ecology of migratory birds during stopover periods focusing on the rate of energy deposition, patterns of body mass change and phenotypic plasticity of digestive organs. Future research directions of the physiological ecology of stopover migrants were also discussed.

Anticipating energetic demanding, avian migrants deposit fat stores before migration. However, they often have to periodically replenish depleted energy stores during stopovers. Fat is the main source of migration energy of avian migrants although more studies recently documented the use of protein during migration. Fuel deposition rate at the stopover sites affects the speed and the probability of a successful migration. Migrants can increase the fuel depositions through increasing foraging time, feeding rate and possibly assimilation rate. Some birds can decrease the fuel consumption rate during stopover through hibernation. Affected by the food resources, inter- and intra-species competition, predation risk and weather conditions, fuel deposition rate varies among stopover sites. Studies have suggested that the availability of food resources is the key factor which determines the fuel deposition rate. Molting, an energetically expensive event, decrease the fuel deposition rate of some species, especially in fall.

The pattern of body mass change of stopover migrants is organ and time dependent. The muscle mass of flight organs increases over stopover period and reaches maximum just before migrants depart the stopover sites; the mass of digestive organs increases during the early period of stopover and decreases before migrants depart the stopover sites. The mass of digestive organs just before the departures is similar to that when the birds arrive at the stopover sites. This pattern indicates

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30400057)、上海市科委重大资助项目(04DZ19301, 04DZ19303); 上海市青年科技启明星计划项目(05QMX1406); 复旦大学青年科学基金资助项目

收稿日期: 2004-10-03; **修订日期:** 2005-05-25

作者简介: 马志军(1972~), 男, 山东龙口人, 博士, 副教授。主要从事鸟类生态学研究。E-mail: zhijunm@fudan.edu.cn

Foundation item: National Natural Science Foundation of China (No. 30400057), Shanghai Scientific & Technology Foundation (No. 04DZ19301, 04DZ19303), Shanghai Youth Scientific and Technology Morning Star Programme (No. 05QMX1406) and Fudan University Youth Foundation

Received date: 2004-10-03; **Accepted date:** 2005-05-25

Biography: MA Zhi-Jun, A ssociate professor, mainly engaged in avian ecology. E-mail: zhijunm@fudan.edu.cn

that birds are adapted to the variations of functional requirements of different body systems between migratory fly and fuel deposition periods and are optimized through special regulation mechanisms. However, this pattern has not been observed in migrants during short-distance migration.

During stopover, the size and mass of digestive organs increase with the increase of food intake. However, the activity of digestive enzyme and the rate of assimilation do not change obviously. Many birds change their food choice from carnivory to phytophagy or omnivory, which is coupled with the increase of digestive organs, activity of digestive enzyme, and in some cases, the assimilation rate. However, the phenotypic plasticity of digestive organs is limited, fasting during a long-distance migration can result in the reduction of the size and function of digestive organs.

Energetic ecology of stopover bird migrants still need to further address: (1) body composition change during migration, (2) effect of the availability and type of food resources on the digestive organs during stopovers, (3) integrative effects of migration on the physiological ecology, (4) energetic ecology under natural conditions, and (5) the fuel deposition rate over the entire migration journals of a migrant.

Key words: migratory birds; stopover sites; fuel deposition rate; phenotypic plasticity; physiological ecology; energetic ecology

大多数候鸟的迁徙活动由迁徙飞行和中途停歇两个部分组成。其中, 迁徙飞行是一个快速的能量消耗阶段^[1, 2], 中途停歇则是快速的能量积累阶段^[3]。候鸟在迁徙过程所消耗的能量约占其整个生活史所消耗能量的一半, 其中, 大部分能量是在中途停歇时期所补充的^[4, 5]。然而, 受到种内和种间竞争、天敌、气候条件等因素的影响^[1, 6], 鸟类在中途停歇时期用来补充能量的时间通常是有限的。因此, 在中途停歇地能量积累的多少和能量积累的速度是决定迁徙速度和能否成功迁徙的重要因素^[7]。同时, 迁徙的速度和到达繁殖地时的身体状况又会直接或间接影响鸟类的繁殖成功率^[8]。

在迁徙过程中, 大部分鸟类要多次交替经历飞行和中途停歇阶段。适应于不同阶段的环境条件以及满足不同阶段的生理需求, 候鸟在长期的进化过程中形成了一系列的特征来适应能量消耗和积累之间的频繁转变。本文从鸟类在中途停歇时期的能量积累速度、体重变化模式、食物的变化以及能量消耗和积累过程对消化器官的影响等方面, 对目前迁徙鸟类中途停歇时期的生理生态学的研究成果进行回顾, 并提出有待解决的问题及今后的研究方向。

1 迁徙鸟类在中途停歇地的能量积累速度

脂肪是能量储备的主要形式。迁徙时期, 鸟类储备大量的脂肪以保证迁徙飞行时期的能量需求。另外, 脂肪在氧化过程中所产生的代谢水对于维持鸟类在迁徙过程中的水分平衡也具有重要作用^[9]。Alerstam 和 Lindström 的研究表明, 通常情况下, 雀形目鸟类的身体脂肪含量不超过其体重的 5%, 而迁徙期间其脂肪含量可占其体重的四分之一, 甚至能够达到 70%^[10]。在 20 世纪 60 年代, 人们认为候鸟在迁徙时期的体重变化仅仅是由于迁徙飞行过程中的脂肪消耗以及在中途停歇地的脂肪积累所引起的^[9, 11~13]。Jenni-Eiermann 和 Jenni^[14]以及 Williams 等^[15]的研究也发现, 鸟类的体重与体内甘油三酯的含量成正相关, 与甘油和 β -羟基丁酸盐的含量成负相关, 进一步证明了脂肪代谢对体重变化的重要性。近年来的大量研究表明, 在迁徙过程中, 鸟类的体重变化不仅来自于脂肪含量的变化, 同时, 鸟类的瘦体重 (lean body mass), 包括蛋白质的含量, 在迁徙过程也发生明显的变化^[16~19]。由于脂肪代谢能够产生两倍于同体积的蛋白质或碳水化合物代谢所产生的能量^[20], 身体脂肪和蛋白质含量的比例将直接影响着鸟类携带能量的多少。一般来讲, 在迁徙时期, 小型雀形目鸟类 73%~82% 的体重增加是由于脂肪含量增加引起的, 其他主要为湿蛋白^[21, 22]。Landys-Ciannelli 等认为, 鸟体蛋白质含量的变化反映了在迁徙过程中内部器官和肌肉组织也发生了一定程度的变化^[23]。一些研究还表明, 在迁徙飞行的最后阶段, 当鸟类携带的脂肪所产生的能量不足时, 构成飞行器官的肌肉组织中的蛋白质可通过分解释放能量, 以保证鸟类能够到达中途停歇地^[24]。

受到食物的可获得性、觅食、消化、吸收等因素的限制, 动物单位体重日代谢能的摄入量有一个极限。由于鸟类在迁徙过程中需要补充大量的能量, 因此, 在中途停歇时期, 鸟类每日代谢能摄取的上限是其能量积累速度的一个重要限制因子^[25]。Kirkwood 的研究表明, 恒温动物的最大日代谢能摄入量为 $W^{0.72} \times 2200 \text{ kJ kg}^{-1}$ ^[26]。然而, 由于鸟类在迁徙时期具有特殊的生理调节功能, 其单位体重日代谢能的摄入速率大大高于恒温动物的一般水平^[27], 从而保证鸟类可以快速积累能量。根据 Kirkwood 的恒温动物最大日代谢能摄入量的标准, 体重约 22g 的鸟类每天可增加瘦体重的 6.2%^[26]。通过增加日代谢能的摄取量来提高能量积累速度, 相似体重的鸟类在迁徙时期每天体重可以增加瘦体重的 7.7%~12.4%^[25]。在风洞实验中, 欧歌鸫 *Luscinia luscinia* 甚至每天可增加瘦体重的 14.7%^[28]。由于具有极高的代谢能摄入量, 鸟类在中途停歇时期的体重也迅速增加。

在中途停歇时期, 一方面, 鸟类可增加每天的觅食时间和提高摄食速率, 通过增加代谢能摄入速率来提高能量积累速度^[29]; 另一方面, 在离开中途停歇地之前, 一些鸟类在晚上可进入蛰伏状态, 从而使能量的消耗大大减少^[24]。例如, 正常情况下, 棕煌蜂鸟每天晚上要消耗 0.24g 脂肪以维持其新陈代谢, 而在离开中途停歇地之前, 棕煌蜂鸟通过进入蛰伏状态, 其每晚仅需

消耗 0.02g 脂肪^[24, 30]。

同一种鸟类的不同个体之间的能量积累速度常存在很大差异。研究发现, 体重较重的鸟类通常具有较高的能量积累速度^[31]。其中的原因可能是多方面的: (1) 体重较重的个体需要在保养, 觅食, 飞行等行为上消耗更多的能量, 中途停歇地的食物供应不足将导致其能量积累速度降低^[32]; (2) 体重较重的鸟类已积累了较多的能量, 因此在领域的保护方面比体重较轻的鸟类投入少^[33]; (3) 体重较轻的鸟类需要加快能量积累速度以降低捕食风险^[34]; (4) 携带大量的能量储备进行迁徙飞行要消耗多余的能量, 因此, 鸟类自身携带能量的多少将影响鸟类在中途停歇地的能量积累速度。随着能量储备的增加, 鸟类的能量积累速度将逐渐减慢^[32]; (5) 鸟类一般在即将离开中途停歇地时其体重达到最大值。这时, 鸟类开始调整其生理状态, 从能量积累状态转为飞行状态, 导致能量积累速度减慢^[35, 36]。在对灰白喉林莺 *Sylvia communis*^[35]、芦莺 *A crocephalus scirpaceus*^[31, 36] 以及庭园林莺 *Sylvia borin*、蒲苇莺 *A crocephalus schoenobaenus*^[31] 的研究中都发现, 当鸟类即将离开中途停歇地的时候, 其能量积累速度明显下降。Wang 和 Moore 研究了在北美洲和南美洲之间长距离迁徙的鹁类的取食行为、体内能量状态和能量积累速度的相互关系, 发现春季刚完成跨越墨西哥湾迁徙后, 没有皮下脂肪积累的和有皮下脂肪积累的鸟类相比, 在停歇时期可以采用更多的取食方式, 利用更多的栖息地类型, 其取食效率显著增加, 体重增加和能量积累速度也明显加快^[37]。

由于换羽需要消耗大量的能量, 处于换羽期的鸟类的能量积累速度常显著下降^[38, 39]。一些鸟类(如芦莺 *A crocephalus scirpaceus*) 在迁徙时期同时进行换羽, 这导致其能量积累速度较低^[31, 40]。而换羽结束后, 其能量积累速度迅速增加。在对野外自然条件下(如斑尾塍鹬 *L. in osa lapponica*^[29]) 和人工饲养条件下(如蓝喉歌鸲 *Luscinia svecica*^[41]) 的鸟类的研究中都得到了类似的结果。

受到食物资源、种内和种间竞争、天敌以及气候条件等因素的影响, 鸟类在不同中途停歇地的能量积累速度具有明显的差异。其中, 食物资源是能量积累速度的一个重要限制因子^[25]。食物的可获得程度、食物资源的季节变化以及年际变化等对鸟类的能量积累速度有显著影响。为了适应食物资源的波动, 一些鸟类在迁徙时期能够改变食性, 利用在中途停歇地大量分布的食物资源, 从而获得较高的能量积累速度^[31]。但如果不同中途停歇地之间的能量积累速度差异较大, 鸟类必须在离开中途停歇地时携带更多的能量, 以保证其能够到达下一个适宜的中途停歇地^[42]。对于采取最短时限(time minimization) 迁徙对策的鸟类, 能量积累速度是决定其中途停歇时间的长短和离开中途停歇地时能量携带多少的一个重要因素, 以决定其选择适当的时间和地点进行中途停歇^[10, 42]。Schaub 和 Jenni 认为, 如果鸟类在不同中途停歇地之间的能量积累速度相差较大, 鸟类将难以根据在前一个中途停歇地的能量积累速度来预测在下一个中途停歇地的能量积累速度^[7]。这将使鸟类在离开中途停歇地的时候必须携带更多的能量储备, 从而使鸟类的迁徙速度下降^[42, 43]。而当在不同中途停歇地的能量积累速度差异较小时, 鸟类可以通过在前一个中途停歇地的能量积累速度来预测在下一个中途停歇地的能量积累速度, 从而不需要携带过多的能量储备其迁徙速度大大加快^[7]。

2 鸟类在中途停歇地的体重变化

在迁徙过程中, 鸟类需要面对不同的栖息环境、气候条件以及天敌等各种不利因素。为了迅速完成迁徙活动, 鸟类需要在中途停歇地快速补充能量以降低在迁徙时期所面临的外界压力^[32, 44]。然而, 很多研究表明, 长途迁徙的鸟类在刚刚到达中途停歇地时, 其能量摄入速率较低, 体重增加缓慢, 甚至有所降低; 在中途停歇地停歇一段时间后, 其能量摄入速率、体重以及脂肪含量才开始迅速增加^[21, 22, 24, 45, 46]。一些研究人员从生态学的角度来解释这种现象, 认为迁徙鸟类在到达一个新的中途停歇地时, 需要花费较长的时间来休息和警戒^[47]; 或需要适应新的栖息地特征(如新的食物类型, 食物资源的分布, 天敌威胁等)^[48]; 刚到达中途停歇地的鸟类由于和其他鸟类之间的竞争而无法获得充足的食物^[49, 50]; 一些鸟类需要一段时间建立领域^[51]等。另外, 人为的捕捉导致鸟类的觅食时间减少和对其他行为的影响也可能导致鸟类的能量摄入速度降低^[52]。

根据鸟类在中途停歇时期身体组成成分的变化, Carpenter 等提出: 长途迁徙的鸟类在到达中途停歇地的初期体重增加缓慢是由于营养物补充的限制所造成的。鸟类在飞行过程中不仅消耗脂肪, 而且也消耗一定量的蛋白质。鸟类到达中途停歇地后首先必须恢复在飞行过程中所消耗的蛋白质。当蛋白质含量恢复后, 才开始进行脂肪积累^[24]。由于蛋白质恢复的速度非常慢, 而脂肪的积累速度较快^[53], 因此, 鸟类在到达中途停歇地的初期体重增加缓慢, 甚至有所下降, 当蛋白质得到补充后, 其体重才开始迅速增加。这种观点在对蜂鸟、家鹅以及一些鸚形目和雀形目鸟类的研究中已获得了实验证据的支持^[16, 54~56]。

近年来, 很多研究表明, 鸟类生理特征的变化, 特别是消化器官生理特征的变化是影响鸟类在中途停歇时期体重变化的最重要原因^[24, 57]。为了适应飞行, 鸟类在即将开始迁徙^[58, 59]以及在迁徙飞行过程中^[21, 28, 60]小肠、肝脏、胰腺等发生萎缩, 重量减少。因而刚到达中途停歇地的鸟类的消化器官尚未恢复, 食物的消化和营养物质的吸收都受到了限制, 其代谢能的摄入速率较低^[21, 28]。即使是在食物充足的中途停歇地, 其最初阶段的体重增加速度仍非常缓慢^[24, 41, 46]。当消化器官的功能恢复后, 其摄食速度和能量积累速度迅速增加^[61, 62]。因此, 在中途停歇地消化器官重量的减少和鸟类能量补充速度的生理限制之间具有一定的因果关系^[18, 60, 61]。这种解释在对迁徙的鸣禽的研究中获得了大量的支持证据^[18, 21, 22, 59, 61]。如 Lee 等对黄腰林莺 (*Dendroica roica*

coronata) 的研究表明, 食物限制可导致小肠、肝脏和胰腺的重量分别减少 18.2%、19.3% 和 21.9%^[57]。随着消化器官重量的逐渐恢复, 鸟类的摄食速度增加, 体重也迅速增加^[61]。

如果蛋白质是构成消化器官的主要成分之一, 那么“营养物限制”和“消化器官生理特征改变”这两种解释是一致的^[17, 53, 63, 64]。Lindström 等发现, 迁徙鸟类在到达中途停歇地的最初时期, 其基础代谢率迅速增加。由于脂肪含量的变化对基础代谢率的变化几乎没有影响, 这表明鸟类在到达中途停歇地的初期参与代谢活动的器官的重量有所增加^[28]。Karasov 和 Pinshow 对黑顶林莺的研究表明, 在黑顶林莺禁食期间, 其小肠、胃和肝脏重量下降, 蛋白质的含量也随之下降^[18]。但是从能量需求的角度来说, 从蛋白质所能得到的能量只占总能量的 5%^[65, 66], 因此, 蛋白质的减少可能与减轻体重以减少飞行时的能量消耗有密切的关系。

根据对斑尾塍鹬^[67]、红腹滨鹬 *Calidris canutus*^[68] 以及黑颈鸛 *Podiceps nigricollis*^[58] 等的研究结果, 长距离迁徙鸟类在中途停歇时期消化器官和飞行器官的变化模式为^[67]: 构成飞行器官的肌肉组织的重量在中途停歇时期一直呈增加趋势, 在鸟类离开中途停歇地的前期达到最大值; 消化器官的重量在中途停歇的早期阶段呈增加趋势, 随后逐渐减少, 在离开中途停歇地的前期, 其重量和到达中途停歇地初期的鸟类相似。这表明, 鸟类能够通过其自身的调整机制以适应迁徙飞行和补充能量这两个截然不同的生理活动。但对于相邻中途停歇地之间距离较短的鸟类, 其一次飞行的距离和时间较短, 迁徙飞行对鸟类的影响较小, 在到达中途停歇地后, 鸟类可以迅速恢复取食、消化以及营养物质吸收的效率, 其体重能够迅速增加^[57]。

3 消化器官对迁徙活动的适应性

由于鸟类的繁殖地、越冬地以及不同中途停歇地之间在食物种类、质量等方面的差异以及迁徙飞行中长时间的禁食或短时间食物限制所引起的消化器官萎缩, 迁徙鸟类的消化器官在结构和功能等方面频繁发生剧烈的变化^[53]。近年来的研究表明, 鸟类的消化器官具有一定的可塑性(如内脏器官的大小, 消化酶的水解活性, 食物的消化速度, 食物在消化道的停留时间, 营养物的吸收速度和吸收效率等), 以适应食物和食性的改变以及迁徙飞行的生理需要。消化器官的可塑性对迁徙鸟类成功克服迁徙过程中所面临的生理挑战是至关重要的^[17]。

在迁徙过程中, 迁徙鸟类交替经历进食和不进食阶段。研究结果表明, 鸟类在经历飞行和经历食物限制或禁食后的体重、代谢能摄入速率和基础代谢率等指标的变化相同, 这表明鸟类在飞行中和食物限制或禁食过程中经历了相似的生理过程^[28]。目前大多数的研究采用食物限制或禁食来模拟迁徙飞行过程中缺乏食物供应而导致鸟类生理特征的变化。其中, 限制食物供应的方法多用于模拟一次迁徙的距离和时间较短的鸟类^[57], 而禁食多用于模拟一次迁徙距离和时间较长的鸟类^[18, 21, 60]。研究表明, 限制食物供应和禁食对食物的消化具有不同的影响。限制食物供应的鸟类在取消食物供应的限制后, 其觅食活动和消化功能迅速得到恢复, 体重也迅速增加; 而禁食的鸟类在取消禁食后, 其觅食活动和消化功能恢复较慢, 体重的增加也非常缓慢^[21, 22, 61, 60]。这两者的差异说明了限制食物供应和禁食对消化器官可能具有不同程度的影响: 食物供应减少可能导致消化器官萎缩, 从而影响营养成分的吸收和能量的摄取。而在长期禁食的情况下, 消化器官可能受到一定程度的损伤, 在恢复正常的功能之前, 消化器官必须进行修复。另外, 消化器官萎缩所引起的消化酶缺乏也影响着鸟类的食物利用和食性选择。在对哺乳动物的禁食和限制食物的研究中, 也发现了类似的现象^[69, 70]。这表明, 鸟类消化器官的可塑性具有一定的限度, 连续的长时间迁徙所引起的长时间禁食会导致消化器官大小和消化功能的降低^[18, 57, 60, 61]。

在到达中途停歇地后, 尽管一些鸟类的消化器官的重量及功能还未完全恢复, 但当食物资源充足时, 鸟类仍可保持正常的觅食和消化能力。Lee 等对黄腰林莺的研究表明, 经过 3d 的限制食物使黄腰林莺的消化器官重量降低约 20%, 消化腺的分泌能力下降, 双糖酶、氨基肽酶、淀粉酶等消化酶的消化能力降低了 37%~48%^[57]。但当恢复食物供应后, 其觅食和消化能力可保持正常的水平, 体重也迅速增加。McWilliam 和 Karasov 的研究也发现, 黄腰林莺能够在不改变消化效率和食物在消化道内停留时间的情况下, 其食物摄入量可增加 50%^[71]。而随着摄取食物量的增加, 消化器官的重量也增加^[71, 72]。这表明, 黄腰林莺在正常条件下具有一定潜在的消化能力^[57]。然而, 鸟类潜在消化能力的大小取决于迁徙过程中消化器官的受损程度。如果鸟类在迁徙过程中消化道组织大量减少, 并且当到达中途停歇地时已经耗尽了后备的消化能力, 那么鸟类在快速觅食和增机体重之前首先要恢复消化器官的正常功能^[57]。

根据最佳消化模型^[73, 74]的预测, 延长摄食时间的间隔将导致食物在消化道内的停留时间和消化效率的增加并加快鸟类在迁徙过程中的能量摄取速度。McWilliam 和 Karasov 对笼养条件下黄腰林莺的食物在消化道内的消化时间以及脂类的吸收效率的研究表明, 在间隔一段时间获得食物的鸟类比无限制摄食的鸟类的摄食量可增加 50%。尽管摄食量的变化引起消化器官大小的变化, 但食物在整个消化道内的停留时间没有显著变化^[71]。另外, 消化酶的活性以及营养物的吸收速度也没有发生显著变化^[71, 72, 57]。这和最佳消化模型的预测结果是不符的。鸟类并不象预测的那样通过提高食物的消化效率或营养物的吸收效率来增加能量的摄取, 而是通过提高摄食效率来增加其能量的摄取量^[71]。这也表明鸟类在正常时期的消化能力并没有达到最大, 而是具有一定的潜在消化能力。

过去的研究认为,很多鸟类能随着可获得的食物种类的变化而改变其食性。如在秋季迁徙时期,一些鸟类的食性由肉食性变为植食性或杂食性(动植物混食)^[75~77]。但是近年的研究证明,迁徙时期鸟类食性的变化是一个不需要外界食物变化刺激的自动过程^[78]。在迁徙的中途停歇时期,动植物混食(果实和昆虫)能使一些鸣禽的能量积累速度显著增加^[79,80]。随着食物种类的改变,消化器官的大小和相关酶活性也发生变化,并影响着营养物的吸收速度^[81,82]。目前,有关食物种类的变化对迁徙鸟类的研究已得到一些初步结论:(1)食物中碳水化合物的成份增加时,消化酶中双糖酶的含量并不增加;而当食物中蛋白质的含量增加时,消化酶中氨基肽酶的含量增加^[81,83~85]。这和其他脊椎动物的消化酶分泌随食性改变而发生变化不同^[86,87]。(2)食物种类的变化对食物中不同营养物的吸收量具有不同的影响。当食物中蛋白质浓度增加时,一些鸟类的氨基酸的吸收量增加,另一些鸟类的氨基酸吸收量没有变化;当食物中葡萄糖的浓度增加时,其吸收量并没有增加^[82,88,89]。(3)当食物的质量下降时(食物中所含的能量较低),鸟类将增加摄食量,从而使消化器官的体积和重量都增加^[90~92]。(4)食物种类的变化直接影响食物在消化道内的停留时间。一般来讲,种子等谷类食物在消化道内的停留时间最长,昆虫类食物的停留时间较短,果实类食物的停留时间最短^[93~95]。(5)营养物的吸收率与食物的营养组成有关。如鸟类可吸收花蜜中95%以上的营养物,而对种子、昆虫以及果实的吸收率则在75%左右^[81,94]。

4 研究展望

(1) 迁徙过程中鸟体组成成分的变化 了解鸟类迁徙过程中身体组份的动态变化是研究鸟类迁徙最基本的问题之一。身体组份的动态变化影响着鸟类对营养成份的需求,这和资源的可获得性以及鸟类对中途停歇地的选择、停歇时间、迁徙速度以及最终迁徙能否成功有着直接关系。例如,如果在迁徙过程中消耗的能量来自脂肪和蛋白质,那么仅仅用脂肪来估计迁徙距离将会过高估计鸟类的迁徙距离。虽然一些学者认为蛋白质代谢是在脂肪被消耗完以后才开始^[24],由于鸟类的消化器官在迁徙时期具有一定可塑性,鸟类在迁徙的准备阶段或前期就已经可以利用蛋白质代谢作为能量来源^[17]。为了准确预测鸟类可迁徙的距离,必须确定鸟类在到达中途停歇地时体内蛋白质和脂肪的比例。已有研究表明,在蛋白质代谢过程中,飞行肌是蛋白质的主要来源^[96],但其他器官的作用和提供能量的比例尚不十分清楚。如果在迁徙过程中鸟类身体组成中蛋白质的含量大量减少,那么在中途停歇时期蛋白质的补充是非常关键。

在目前进行的相关研究中,大部分利用鸟类样品中脂肪量和体重之间的关系来确定蛋白质的含量。然而,该方法在理论上和方法上都存在一定缺陷,特别是无法用同一种群内不同个体的数据来反映某一个体身体组分的变化^[16]。采用对鸟类没有伤害的方法(如TOBEC,同位素稀释法等)对鸟类进行跟踪研究,重复测量个体的蛋白质和脂肪含量,对于了解迁徙过程中鸟类身体组成成分的变化具有重要作用。

(2) 不同中途停歇地食物条件的变化对消化功能的影响 食物是迁徙鸟类能量和营养物质的来源。目前大部分研究都是通过控制食物类型和食物数量来分析食物供应的变化对消化器官的某一特征或多个特征的影响。为了综合了解食物的变化对消化系统的影响,需要同时分析食物的变化所引起的消化系统相关指标的变化,如消化器官的解剖学特征,食物在消化道的停留时间,消化酶的水解速率,营养物的吸收速度,以及食物的消化效率等。预测食物的变化对消化系统的影响对于了解迁徙鸟类消化系统的调节机制及其生态意义具有重要作用。该方面有待开展的工作包括:1)消化酶的调节机制,特别是葡萄糖在体内的主动和被动吸收的相关调节机制;2)营养物的传输速度及相关因子的研究;3)消化调节所需的时间长度(食物质量和摄入量发生变化后,消化系统需要多长时间做出反应);4)鸟类的潜在消化能力有多大,以及潜在消化能力是如何调节的? Bairlein 认为迁徙鸟类体重的增加是由于取食量增加和消化效率提高两方面的共同作用。庭园林莺体重增加的60%是由于取食量增加,而40%是由于消化效率的提高^[78]。但McWilliam 和 Karasov^[71]、McWilliam 等^[72]以及Lee 等^[57]发现鸟类并非通过提高食物的消化效率或营养物的吸收效率来增加能量的摄取,而只是通过提高摄食效率来增加其能量的摄取。这些研究结果的差异是否是由于在鸟类种类、迁徙习性、迁徙时期、中途停歇阶段等方面的差异造成的,目前尚不得而知。

(3) 迁徙过程对鸟类的综合影响及鸟类的响应机制 在迁徙过程中,候鸟在迁徙飞行时期的能量消耗和中途停歇时期的能量补充之间进行频繁的快速转换。鸟类必须对其自身的生理机能进行综合调节,才能适应这个特殊的生活史阶段。目前大部分的研究工作集中在消化器官的调节和响应机理方面的研究,而涉及其他器官和系统的研究较少。已有研究表明,在中途停歇的能量补充过程中,红细胞压积(Hct)、血红蛋白浓度(Hb)以及细胞的平均血红蛋白浓度(MCHb)都呈增加趋势,并在离开中途停歇地之前达到最大值^[23,97],从而使得迁徙飞行时鸟类的循环系统在氧气传输方面具有更高的效率,这对于适应携带能量而导致的体重增加以及长时间的连续飞行对氧气的需求具有重要意义。此外,内分泌激素(生殖类固醇、甲状腺素、泌乳刺激素、肾上腺酮等)也参与鸟类的迁徙的调节^[23,98]。如对肾上腺酮的研究表明,刚到达中途停歇地的鸟类的血浆中肾上腺酮的浓度较高。在中途停歇过程中,其浓度随着能量的积累不断增加,并在再次开始迁徙飞行之前达到最大值。这表明肾上腺酮和鸟类迁徙的飞行兴奋有着密切的联系^[23]。Totzke 等的研究表明,胰岛素、胰高血糖素对鸟类的能量储存和利用具有重要的调节作用,并对鸟类的葡萄糖-脂肪酸循环^[99]具有一定影响^[100]。然而,目前对大部分激素在迁徙活动中的作用还不十分清楚。在迁徙过程中,

鸟类需要协调自身各器官、系统的功能以适应复杂多变的外界环境。因此,综合研究迁徙过程中鸟类生理特征的变化,对于了解鸟类的行为、迁徙对策、以及迁徙过程中鸟类的行为活动对鸟类生理活动的影响以及鸟类对迁徙活动的适应机制具有重要意义。

(4) 自然的迁徙条件下对中途停歇生态学的研究 目前,涉及迁徙鸟类生理生态学研究的绝大多数研究都是在实验室内开展的,多采用改变光照周期、禁食和改变食物、食性等方法来模拟自然的迁徙条件。然而,自然迁徙和人工模拟的条件相差很远。实验条件下和自然条件下鸟类的消化系统以及身体组成的可塑性之间可能存在很大差异。另外,对鸟类在中途停歇地的能量积累速度的研究多采用重捕的方法,通过测量体重的变化或估计皮下脂肪的含量来确定能量积累速度^[31, 101~104]。但捕捉对鸟类体重有一定的影响。虽然有人以提供食物的方法将鸟类吸引到自动称重装置上觅食,以获得鸟类每天的体重变化和能量积累速度的数据^[33, 35],但和自然状态相比,人工投喂食物的方法大大提高了食物的可获得程度。因此,未来工作的重点将是改进研究方法,使鸟类接近自然的迁徙状态以研究鸟类迁徙过程中的生理特征变化^[28, 96, 105, 106]。

(5) 整个迁徙过程中迁徙鸟类能量积累速度的研究 鸟类的迁徙可以是一些短距离的飞行和少数长距离飞行所组成的,通过高质量的中途停歇地,能量储备得到补充以用于下一个飞行时期。鸟类迁徙的理论模型的预测表明,一次飞行的距离和中途停歇地的选择依赖于潜在中途停歇地的可获得性及其质量优劣、短期的环境因子以及各种选择压力^[10, 42, 43, 103]。然而,目前大部分的研究都是仅在一个或几个中途停歇地开展的,在整个迁徙过程的不同时期鸟类能量积累速度的变化及其影响因子的研究还少有报道^[31]。通过研究鸟类在迁徙过程中不同时间的能量积累速度的变化,有助于了解鸟类在不同中途停歇地的能量积累速度的差异,这对于进一步确定鸟类迁徙过程中所受到的选择压力,了解其能量积累速度的制约因素以及对鸟类迁徙理论的补充和完善都具有重要意义。

References

- [1] Alerstam T. *Bird migration*. Cambridge: Cambridge University Press, 1990
- [2] Butler P J, Woakes A J. The physiology of bird flight. In: Gwinner E ed. *Bird migration: Physiology and Ecophysiology*. Berlin: Springer-Verlag, 1990. 300~318
- [3] Ramenofsky M. Fat storage and fat metabolism in relation to migration. In: Gwinner E ed. *Bird migration: physiology and ecophysiology*. Berlin: Springer-Verlag, 1990. 331~351.
- [4] McNeil R, Cadieux F. Fat content and flight range capabilities of some adult spring and fall migrant North American shorebirds in relation to migration routes on the Atlantic Coast. *Naturaliste Canadien*, 1972, **99**: 589~606
- [5] Drent R, Piersma T. An exploration of the energetics of leap-frog migration in Arctic breeding waders. In: Gwinner E ed. *Bird Migration: Physiology and Ecophysiology*. Berlin: Springer-Verlag, 1990. 399~412
- [6] Alerstam T, Hedenström A. The development of bird migration theory. *Journal of Avian Biology*, 1998, **29**: 343~369
- [7] Schaub M, Jenni L. Stopover durations of three warbler species along their autumn migration route. *Oecologia*, 2001, **128**: 217~227.
- [8] Smith R J, Moore F R. A rival fat and reproductive performance in a long-distance passerine migrant. *Oecologia*, 2003, **134**: 325~331.
- [9] Odum E P, Rogers D T, Hicks D L. Homeostasis of the nonfat components of migrating birds. *Science*, 1964, **143**: 1037~1039.
- [10] Alerstam T, Lindström Å. Optimal bird migration: the relative importance of time, energy, and safety. In: Gwinner E ed. *Bird migration: physiology and ecophysiology*. Berlin: Springer-Verlag, 1990. 331~351.
- [11] Connell C E, Odum E P., Kale H. Fat-free weights of birds. *Auk*, 1960, **77**: 1~9.
- [12] LeFebvre E A. The use of $D_2^{18}O$ for measuring energy metabolism in *Columba livia* at rest and in flight. *Auk*, 1964, **81**: 403~416
- [13] Hicks D L. Adipose tissue composition and cell size in fall migratory thrushes (Turdidae). *Condor*, 1967, **69**: 387~399.
- [14] Jenni-Eiermann S, Jenni L. Plasma metabolite levels predict individual body mass changes in a small long-distance migrant, the Garden Warbler. *Auk*, 1994, **111**: 888~899.
- [15] Williams T, Guglielmo C G, Egele O, et al. Plasma lipid metabolites provide information on mass change over several days in captive western sandpipers. *Auk*, 1999, **116**: 994~1000.
- [16] Van der Meer J, Piersma T. Invited perspectives in Physiological Zoology: Physiologically inspired regression models for estimating and predicting nutrient stores and their composition in birds. *Physiological Zoology*, 1994, **67**: 305~329.
- [17] Piersma T, Lindström Å. Rapid reversible changes in organ size as a component of adaptive behaviour. *Trends in Ecology and Evolution*, 1997, **12**: 134~138.
- [18] Karasov W H, Pinshow B. Changes in lean mass and in organs of nutrient assimilation in a long-distance migrant at a springtime stopover site. *Physiological Zoology*, 1998, **71**: 435~448.
- [19] Battley P F, Piersma T, Dietz M W, et al. Empirical evidence for differential organ reductions during trans-oceanic bird flight. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 2000, **267**: 191~195.

- [20] Schmidt-Nielsen K. *Animal physiology: adaptation and environment*. Cambridge: Cambridge University Press, 1990.
- [21] Klaassen M, Biebach H. Energetics of fattening and starvation in the long-distance migratory garden warbler, *Sylvia borin*, during the migratory phase. *Journal of Comparative Physiology*, 1994, **164B**: 362~ 371.
- [22] Klaassen M, Lindström Å, Zijlstra R. Composition of fuel stores and digestive limitations to fuel deposition rate in the long-distance migratory thrush nightingale, *Luscinia luscinia*. *Physiological Zoology*, 1997, **70**: 125~ 133.
- [23] Landys-Ciannelli M M, Jukema J, Piersma T. Blood parameter changes during stopover in a long-distance migratory shorebird, the bar-tailed godwit *Limosa lapponica taimyrensis*. *Journal of Avian Biology*, 2002, **33**: 451~ 455.
- [24] Carpenter F L, Hixon M A, Beuchat C A, et al. Biphase mass gain in migrant hummingbirds: Body composition changes, torpor, and ecological significance. *Ecology*, 1993, **74**: 1173~ 1182.
- [25] Lindström Å. Maximum fat deposition rates in migrating birds. *Ornis Scandinavica*, 1991, **22**: 12~ 19.
- [26] Kirkwood J K. A limit to metabolisable energy intake in mammals and birds. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 1983, **75A**: 1~ 3.
- [27] Lindström Å, Kvist A. Maximum energy intake rate is proportional to basal metabolic rate in passerine birds. *Proceeding of the Royal Society, London B*, 1995, **261**: 337~ 343.
- [28] Lindström Å, Klaassen M, Kvist A. Variation in energy intake and basal metabolic rate of a bird migrating in a wind-tunnel. *Functional Ecology*, 1999, **13**: 352~ 359.
- [29] Scheiffarth G, Wahls S, Ketzenberg C, et al. Spring migration strategies of two populations of bar-tailed godwits, *Limosa lapponica*, in the Wadden Sea: time minimizers or energy minimizers? *Oikos*, 2002, **96**: 346~ 354.
- [30] Carpenter F L, Hixon M A. A new function for torpor: fat conservation in a wild migrant hummingbird. *Condor*, 1988, **90**: 373~ 378.
- [31] Schaub M, Jenni L. Fuel deposition of three passerine bird species along migration route. *Oecologia*, 2000, **122**: 306~ 317.
- [32] Klaassen M, Lindström Å. Departure fuel loads in time minimizing migrating birds can be explained by the energy costs of being heavy. *Journal of Theoretical Biology*, 1996, **183**: 29~ 34.
- [33] Lindström Å, Hasselquist D, Bensch S, et al. Asymmetric contests over resources for survival and migration: a field experiment with bluethroats. *Animal Behaviour*, 1990, **40**: 453~ 461.
- [34] Lima S L. Predation risk and unpredictable feeding conditions: determinants of body mass in birds. *Ecology*, 1986, **67**: 377~ 385.
- [35] Fransson T. A feeding experiment on migratory fuelling in whitethroats, *Sylvia communis*. *Animal Behaviour*, 1998, **55**: 153~ 162.
- [36] Merom K, Yom-Tov Y, McCleery R. Philopatry to stopover site and body condition of transient reed warblers during autumn migration through Israel. *Condor*, 2000, **102**: 441~ 444.
- [37] Wang Y, Moore F R. Long-distance bird migrants adjust their foraging behavior in relation to energy stores. *Acta Zoologica Sinica*, (in press).
- [38] Murphy M E. Energetics and nutrition of molt. In: Carey C ed. *Avian energetics and nutritional ecology*. New York: Chapman Hall, 1996: 158~ 198.
- [39] Spina F, Massi A. Post-nuptial moult and fat accumulation of the ashy-headed wagtail (*Motacilla flava cinereocapilla*) in northern Italy. *Vogelwarte*, 1992, **36**: 211~ 220.
- [40] Herremans M. Body-moult and migration overlap in reed warblers (*Acrocephalus scirpaceus*) trapped during nocturnal migration. *Geofaut*, 1990, **80**: 149~ 158.
- [41] Lindström Å, Daan S, Visser G H. The conflict between moult and migratory fat deposition: a photoperiodic experiment with bluethroats. *Animal Behaviour*, 1994, **48**: 1173~ 1181.
- [42] Weber T P, Ens B J, Houston A I. Optimal avian migration: a dynamic model of fuel stores and site use. *Evolutionary Ecology*, 1998, **12**: 377~ 401.
- [43] Weber T P, Houston A I, Ens B J. Optimal departure fat loads and site use in avian migration: an analytical model. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 1994, **258**: 29~ 34.
- [44] Lindström Å, Ålerstam T. Optimal fat loads in migrating birds: a test of the time minimization hypothesis. *American Naturalist*, 1992, **140**: 477~ 491.
- [45] Biebach H, Friedrich W, Heine G. Interaction of body mass, fat, foraging and stopover period in trans-sahara migrating passerine birds. *Oecologia*, 1986, **69**: 370~ 379.
- [46] Moore F, Kerlinger P. Stopover and fat deposition by North American wood-warblers (Parulinae) following spring migration over the Gulf of Mexico. *Oecologia*, 1987, **74**: 47~ 54.
- [47] Schilch R, Grattarola A, Spina F, et al. Protein loss during long-distance migratory flight in passerine birds: adaptation and constraint. *Journal of Experimental Biology*, 2002, **205**: 687~ 695.
- [48] Dierschke V, Delingat J, Schmalphann H. Time allocation in migrating Northern Wheatears (*Oenanthe oenanthe*) during stopover: Is refuelling limited by food availability or metabolically? *Journal of Fur Ornithologie*, 2003, **144**(1): 33~ 44.

- [49] Hansson M, Pettersson J. Competition and fat deposition in goldcrests (*Regulus regulus*) at a migration stopover site. *Vogelwarte*, 1989, **35**: 21~ 31.
- [50] Moore F R, Wang Y. Evidence of food-based competition among passerine migrants during stopover. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1991, **28**: 85~ 90.
- [51] Rappole J H, Warner D W. Relationships between behavior, physiology and weather in avian transients at a migration stopover site. *Oecologia*, 1976, **26**: 193~ 212.
- [52] Mueller H C, Berger D D. Analysis of weight and fat variations in transient Swainson's Thrasher. *Bird-banding*, 1966, **37**: 83~ 112.
- [53] McWilliams S R, Karasov W H. Phenotypic flexibility in digestive system structure and function in migratory birds and its ecological significance. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*, 2001, **128**: 579~ 593.
- [54] Carpenter F L, Paton D C, Hixon M A. Weight gain and adjustment of feeding territory size in migrant hummingbirds. *PNAS*, 1983, **80**: 7259~ 7263.
- [55] Chérel Y, Robin J P, LeMaho Y. Physiology and biochemistry of long-term fasting in birds. *Canadian Journal of Zoology*, 1988, **66**: 159~ 166.
- [56] Selman R G, Houston D C. A technique for measuring lean pectoral muscle mass in live small birds. *Ibis*, 1996, **138**: 348~ 350.
- [57] Lee K A, Karasov W H, Caviedes-Vidal E. Digestive response to restricted feeding in migratory yellow-rumped warblers. *Physiological and Biochemical Zoology*, 2002, **75**(3): 314~ 323.
- [58] Jehl J R Jr. Cyclical changes in body composition in the annual cycle and migration of the eared grebe *Podiceps nigricollis*. *Journal of Avian Biology*, 1997, **28**: 132~ 142.
- [59] Piersma T, Gill R E Jr. Guts don't fly: small digestive organs in obese bar-tailed godwits. *Auk*, 1998, **115**: 196~ 203.
- [60] Karasov W H, Pinshow B. Test for physiological limitation to nutrient assimilation in a long-distance passerine migrant at a springtime stopover site. *Physiological and Biochemical Zoology*, 2000, **73**: 335~ 343.
- [61] Hume I D, Biebach H. Digestive tract function in the long-distance migratory garden warbler, *Sylvia borin*. *Journal of Comparative Physiology*, 1996, **166B**: 388~ 395.
- [62] Gannes L Z. Mass change pattern of blackcaps refueling during spring migration: Evidence for physiological limitations to food assimilation. *Condor*, 2002, **104**: 231~ 239.
- [63] Piersma T, Koolhaas A, Dekinga A. Interactions between stomach structure and diet choice in shorebirds. *Auk*, 1993, **110**: 552~ 564.
- [64] Piersma T. Phenotypic flexibility during migration: optimization of organ size contingent on the risks and rewards of fueling and flight. *Journal of Avian Biology*, 1998, **29**: 511~ 520.
- [65] Blom C R. Avian energy storage. *Current Ornithology*, 1990, **7**: 59~ 113.
- [66] Bauchinger U, Biebach H. The role of protein during migration in passerine birds. *Biotologiae Conservatione della Fauna*, 1989, **102**: 299~ 305.
- [67] Landys-Ciannelli M M, Piersma T, Jukema J. Strategic size changes of internal organs and muscle tissue in the Bar-tailed Godwit during fat storage on a spring stopover site. *Functional Ecology*, 2003, **17**: 151~ 159.
- [68] Piersma T, Gudmundsson G A, Lillendahl K. Rapid changes in the size of different functional organ and muscle groups during refueling in a long-distance migrating shorebird. *Physiological and Biochemical Zoology*, 1999, **72**: 405~ 415.
- [69] Miura S, Tanaka S, Yoshioka M, et al. Changes in intestinal absorption of nutrients and brush border glycoproteins after total parenteral nutrition in rats. *Gut*, 1992, **33**: 484~ 489.
- [70] Holt P R, Yeh K Y. Effects of starvation and refeeding on jejunal disaccharidase activity. *Digestive Diseases and Sciences*, 1992, **37**: 827~ 832.
- [71] McWilliams S R, Karasov W H. Test of a digestion optimization model: effect of variable-reward feeding schedules on digestive performance of a migratory bird. *Physiological Zoology*, 1998, **71**: 168~ 178.
- [72] McWilliams S R, Caviedes-Vidal E, Karasov W H. Digestive adjustments in cedar waxwings to high feeding rate. *Journal of Experimental Biology*, 1999, **283**: 394~ 407.
- [73] Cochran P A. Optimal digestion in a batch-reactor gut: the analogy to partial prey consumption. *Oikos*, 1987, **50**: 268~ 230.
- [74] Martínez del Río C, Karasov W H. Digestion strategies in nectar- and fruit-eating birds and the sugar composition of plant rewards. *American Naturalist*, 1990, **136**: 618~ 637.
- [75] Herrera C M. Adaptation to frugivory of Mediterranean avian seed dispersers. *Ecology*, 1984, **65**: 609~ 617.
- [76] Izhaki I, Safriel U N. Why are there so few exclusively frugivorous birds? Experiments on fruit digestibility. *Oikos*, 1989, **54**: 23~ 32.
- [77] Bairlein F. Nutrition and food selection in migratory birds. In: Gwinner E ed. *Bird Migration: Physiology and Ecophysiology*. Berlin: Springer-Verlag, 1990. 198~ 213.
- [78] Bairlein F. How to get fat: nutritional mechanisms of seasonal fat accumulation in migratory songbirds. *Naturwissenschaften*, 2002, **89**: 1~ 10.

- [79] Bairlein F. Body mass of garden warbler (*Sylvia borin*) on migration: a review of field data. *Neogebarte*, 1991, **36**: 48~ 61.
- [80] Parrish J D. Patterns of frugivory and energetic condition in nearctic landbirds during autumn migration. *Condor*, 1997, **99**: 681~ 697.
- [81] Afik D, Karasov W H. The trade-offs between digestion rate and efficiency in warblers and their ecological implications. *Ecology*, 1995, **76**: 2247~ 2257.
- [82] Karasov W H. Digestive plasticity in avian energetics and feeding ecology. In: Carey C ed. *Avian energetics and nutritional ecology*. New York: Chapman and Hall, 1996. 61~ 84.
- [83] Martinez del Rio C, Bruggen K, Wimmer M, *et al*. An experimental and comparative study of dietary modulation of intestinal enzymes in European starlings *Sturnus vulgaris*. *Physiological Zoology*, 1995, **68**: 490~ 511.
- [84] Sabat P, Novoa F, Bozinovic F, *et al*. Dietary flexibility and intestinal plasticity in birds: a field and laboratory study. *Physiological Zoology*, 1998, **71**: 226~ 236.
- [85] Caviedes-Vidal E, Afik D, Martinez del Rio C, *et al*. Dietary modulation of intestinal enzymes of the house sparrow *Passer domesticus*: testing an adaptive hypothesis. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*, 2000, **125**: 11~ 24.
- [86] Stevens C E, Hume I D. *Comparative Physiology of the Vertebrate Digestive System*. Cambridge: Cambridge University Press, 1995.
- [87] Karasov W H, Hume I D. Vertebrate gastrointestinal system. In: Dantzler W H ed. *Handbook of Physiology. Section 13: Comparative Physiology, Vol. 1*. New York: Oxford University Press, 1997. 409~ 480.
- [88] Caviedes-Vidal E, Karasov W H. Glucose and amino acid absorption in house sparrow intestine and its dietary modulation. *American Journal of Physiology*, 1996, **40**: R561~ R568.
- [89] Afik D, Darken B W, Karasov W H. Is diet shifting facilitated by modulation of intestinal nutrient uptake? Test of an adaptational hypothesis in Yellow-rumped Warblers. *Physiological Zoology*, 1997, **70**: 213~ 221.
- [90] Miller M. Gut morphology of mallards in relation to diet quality. *Journal of Wildlife Management*, 1975, **39**: 168~ 173.
- [91] Kehoe F P, Ankney C D, Alisauskas R T. Effects of dietary fiber and diet diversity on digestive organs of captive mallards *Anas platyrhynchos*. *Canadian Journal of Zoology*, 1988, **66**: 1597~ 1602.
- [92] Starck J M, Kloss E. Structural responses of Japanese quail intestine to different diets. *Deutsche Tierärztliche Wochenschrift*, 1995, **102**: 146~ 150.
- [93] Castro G, Stoyan N, Myers J P. Assimilation efficiency in birds: a function of taxon or food type? *Comparative Biochemistry and Physiology*, 1989, **92A**: 271~ 278.
- [94] Karasov W H. Digestion in birds: chemical and physiological determinants and ecological implications. *Studies in Avian Biology*, 1990, **13**: 391~ 415.
- [95] Levey D J, Karasov W H. Gut passage of insects by European Starlings and comparison with other species. *Auk*, 1994, **111**: 478~ 481.
- [96] Lindström Å, Kvist A, Piersma T, *et al*. Avian pectoral muscle size rapidly tracks body mass changes during flight, fasting and fueling. *Journal of Experimental Biology*, 2000, **203**: 913~ 919.
- [97] Piersma T, Everaarts J M, Jukema J. Build-up of red blood cells in refueling bar-tailed godwits in relation to individual migratory quality. *Condor*, 1996, **98**: 363~ 370.
- [98] Wingfield J C, Schwabl H, Mattocks P W Jr. Endocrine mechanisms of migration. In: Gwinner E ed. *Bird Migration: Physiology and Ecophysiology*. Berlin: Springer-Verlag, 1990. 232~ 256.
- [99] Randle P J, Garland P B, Hales C N, *et al*. The glucose fatty acid cycle: its role in insulin sensitivity and metabolic disturbance of diabetes mellitus. *Lancet*, 1963, **1**: 785~ 789.
- [100] Totzke U, Hübinger A, Bairlein F. Glucose utilization rate and pancreatic hormone response to oral glucose loads are influenced by the migratory condition and fasting in the garden warbler (*Sylvia borin*). *Journal of Endocrinology*, 1998, **158**: 191~ 196.
- [101] Bibby C J, Green R E. Autumn migration strategies of reed and sedge warblers. *Ornis Scandinavica*, 1981, **12**: 1~ 12.
- [102] Åkesson S, Hedenström A, Hasselquist D. Stopover and fat accumulation in passerine birds in autumn at Ottenby, southeastern Sweden. *Ornis Svecica*, 1995, **5**: 81~ 91.
- [103] Wang Y, Moore F R. Spring stopover of intercontinental migratory thrushes along the northern coast of the Gulf of Mexico. *Auk*, 1997, **114**: 263~ 278.
- [104] Wang Y, Finch D M, Moore F R, *et al*. Stopover ecology and habitat use of migratory Wilson's Warbler. *Auk*, 1998, **115**: 829~ 842.
- [105] Klaassen M, Kvist A, Lindström Å. Flight costs and fuel composition of a bird migrating in a wind tunnel. *Condor*, 2000, **102**: 444~ 451.
- [106] Kvist A, Lindström Å. Maximum daily energy intake: it takes time to lift the metabolic ceiling. *Physiological and Biochemical Zoology*, 2000, **73**: 30~ 36.