

贵州草海越冬黑颈鹤飞出飞回夜栖地行为节律初步观察

孙喜娇^① 张明明^① Hannah Larson^② 胡灿实^① 栗海军^{①*}

① 贵州大学生物多样性与自然保护研究中心 贵阳 550025; ② 美国威斯康星大学尼尔森环境研究所

威斯康星麦迪逊 美国 53706

摘要: 野生动物行为节律常常是其对环境变化的一种行为适应。黑颈鹤 (*Grus nigricollis*) 越冬期会利用固定夜栖地, 形成每天早晨飞出觅食, 傍晚飞回夜栖的固定行为模式。为探索这一固定行为模式在越冬不同时期的变化及其影响因素, 利用瞬时扫描法对草海湿地全部 7 个固定夜栖地的黑颈鹤飞出和飞回夜栖地准确时间及飞出之前和飞回之后在夜栖地的行为节律进行了观察。并且保证越冬前期 (11 月 9 日至 12 月 31 日)、中期 (1 月 1 日至 2 月 21 日) 和后期 (2 月 22 日至 3 月 31 日) 3 个阶段的调查时间分别不低于 15 d。结果表明, 越冬不同时期黑颈鹤飞出夜栖地时间差异极显著 ($F = 23.38, P < 0.01$), 飞回夜栖地时间存在显著性差异 ($F = 3.51, P < 0.05$)。整个越冬期, 黑颈鹤飞出夜栖地时间在中期延后, 而到后期则更为提前, 越冬前期、中期和后期飞出夜栖地的平均时间分别为 7:34 时、7:40 时和 7:13 时; 而飞回夜栖地时间逐渐延后, 平均时间由前期的 17:12 时, 至中期的 17:40 时和后期的 18:15 时。黑颈鹤飞出夜栖地之前的行为在越冬前期、中期和后期差异极显著 ($F = 1\ 768.25, df = 12, P < 0.01$), 飞回夜栖地之后的行为在前期、中期和后期差异亦极显著 ($F = 793.98, df = 12, P < 0.01$)。越冬前期、中期和后期, 黑颈鹤飞出夜栖地之前的行为与飞回夜栖地之后的行为均差异极显著 (前期 $F = 2\ 723.16, df = 6, P < 0.01$; 中期 $F = 1\ 979.48, df = 6, P < 0.01$; 后期 $F = 5\ 098.18, df = 6, P < 0.01$)。黑颈鹤在飞出夜栖地前的 80 min 内, 其行为以保养 (34.32%) 和休息 (32.38%) 为主; 而飞回夜栖地后的 90 min 内, 以觅食 (43.04%) 和休息 (23.68%) 为主。飞出时刻与日出时刻呈显著强相关 ($r = 0.832, n = 48, P < 0.01$), 飞回时刻与日落时刻呈显著弱相关 ($r = 0.353, n = 47, P < 0.01$)。日出时间与黑颈鹤飞出夜栖地的时间的差值 (Y_1) 受飞离时的空气湿度 (W) 影响, 二者成反比, $Y_1 = 0.469 - 0.625W, P < 0.05$ 。黑颈鹤飞回夜栖地时刻与日落时刻的差值 (Y_2) 受当天平均温度 (T) 的影响较为显著, $Y_2 = 1.231 - 0.107T, P < 0.05$, 当天平均温度越高黑颈鹤飞回夜栖地时间越早, 温度越低, 黑颈鹤飞回夜栖地的时间越晚。研究结果对于进一步探讨黑颈鹤完整夜栖行为及其对干扰的适应性具有重要意义。

关键词: 黑颈鹤; 越冬期; 夜栖地; 行为节律; 草海

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2018) 02-180-11

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31400353), 贵州省重大科技专项 (黔科合重大专项字[2016]3022-1 号), 贵州省教育厅自然科学研究项目 (黔教合 KY 字[2015]354 号), 贵州省留学人员科技创新项目 (黔人项目资助合同[2016]18 号) 及贵州省科技厅与贵州大学联合基金项目 (黔科合 LH 字[2014]7682);

* 通讯作者, E-mail: hjsu@gzu.edu.cn;

第一作者介绍 孙喜娇, 女, 硕士研究生; 研究方向: 野生动物生态与保护; E-mail: 1107617211@qq.com。

收稿日期: 2017-11-13, 修回日期: 2018-01-30 DOI: 10.13859/j.cjz.201802003

Field Observations on the Behavior of Wintering Black-necked Cranes (*Grus nigricollis*) at Roosting Sites in Caohai, Guizhou

SUN Xi-Jiao^① ZHANG Ming-Ming^① Hannah LARSON^② HU Can-Shi^① SU Hai-Jun^{①*}

① Research Center for Biodiversity and Nature Conservation, Guizhou University, Guiyang 550025, China; ② Nelson Institute for Environmental Studies, University of Wisconsin-Madison, WI 53706, USA

Abstract: Time budget and behavioral rhythm of animals can be regarded as a kind of behavioral adaptation to environmental conditions. The Black-necked Crane (*Grus nigricollis*) use fixed roosting sites during overwintering periods and have a daily behavioral pattern of flying out from the roosting sites in the morning to forage and flying back in the evening to roost. To explore the time budget and factors influencing this behavior during different periods of winter, a field study by means of instantaneous scan sampling was conducted on the flight and behavior patterns of Black-necked Cranes at seven roosting sites at the Caohai wetland. The field observations were conducted in the whole winter, which divided into three periods: early winter (Nov. 9 - Dec. 31), mid-winter (Jan. 1 - Feb. 21) and late winter (Feb. 22 - Mar. 31). Based on the known behavioral spectrum of Black-necked Cranes and previous observation results (Li et al. 2005), crane behavior at roosting sites before the morning departure and after the evening return was classified into 8 categories and 14 types (Table 1). One-way analysis of variance (ANOVA) was used to test the time differences of the daily departure and return flights between three periods of winter. The results showed that both departure and return times were significantly different between the three periods. Compared with early winter, the departure time from roosting sites was delayed in middle winter and advanced in late winter (mean times: 7:34, 7:40, and 7:13 in the morning), while the return time to roosting sites became gradually later throughout the winter (from 17:12 to 18:15 in the late afternoon) (Fig. 2). A Chi-square $R \times C$ table test was used to compare patterns of the departure and return times from roosting sites as well as the behavioral differences before departure and after return between different periods of winter. There was a significant difference of the behavior before departure among early, mid, and late winter ($F = 1\ 768.25$, $df = 12$, $P < 0.01$), so as to the behavioral differences after their return to the roosting sites ($F = 793.98$, $df = 12$, $P < 0.01$). The behavior of the cranes before the morning departure and after the evening return was significantly different in the early winter period ($F = 2\ 723.16$, $df = 6$, $P < 0.01$), mid-winter period ($F = 1\ 979.48$, $df = 6$, $P < 0.01$), and late winter period ($F = 5\ 098.18$, $df = 6$, $P < 0.01$) (Table 2). The occurrence frequency of various types of behavior in the crane roosting population within 80 min before morning departure and 90 min after evening return were recorded. For the 80-minute period before the morning departure from the roosting site, maintaining (34.32%) and resting (32.38%) were the dominant behaviors, while foraging (43.04%) and resting (23.68%) were the dominant behaviors within the 90-minute period after the evening return (Fig. 3). The Pearson correlation coefficient was used to test the correlation between the flight times and the sunrise and sunset times. The departure times were significantly related with sunrise time ($r = 0.832$, $n = 48$, $P < 0.01$), while the return times were weakly correlated with sunset time ($r = 0.353$, $n = 47$, $P < 0.01$). Multiple linear regression analysis was used to test the effects of temperature and humidity on the departure and return time changes. The difference between the sunrise time and the crane departure time (Y_1) was affected by

humidity at the time of the departure (W) ($Y_1 = 0.469 - 0.625W$, $P < 0.05$). The difference between the sunrise time and the crane departure time (Y_1) was inversely proportional to humidity at the time of departure (W). The difference between the sunset time and the crane return time (Y_2) was affected by mean daily temperature (T) ($Y_2 = 1.231 - 0.107T$, $P < 0.05$). Our results can be meaningful and useful for further exploring the roosting behavior of Black-necked Cranes as well as their behavioral adaptations to human disturbances.

Key words: Black-necked Crane, *Grus nigricollis*; Wintering period; Roosting site; Activity rhythm; Caohai

野生动物的活动节律受食物资源、环境变量、人为干扰、隐蔽条件等因素影响，是动物行为学研究的重要内容之一 (Shao et al. 2015)。鸟类与兽类一样均具有较为固定的行为谱模式 (蒋志刚 2012)，黑颈鹤 (*Grus nigricollis*) 作为最后一种被科学家发现记录的大型鹤类，其繁殖行为和繁殖模式 (蒋政权等 2017, Zhang et al. 2017)、迁徙路线 (Kong et al. 2014)、越冬行为 (卯霞等 2014) 均已有研究报导，尤其是在越冬期的种群数量分布 (李凤山等 2003)、行为谱描述 (李筑眉等 2005) 以及夜栖息地生境特征和生境利用 (Lu et al. 1938, Bishop et al. 1998, 贺鹏等 2011) 等方面均已有一定的研究。

大多数鸟类都存在夜栖行为，选择合适的地点栖息过夜是许多候鸟迁徙和越冬存活的关键因子之一 (原宝东等 2012)。每年 10 月初黑颈鹤从青藏高原繁殖地南迁至低纬度地区越冬，其中贵州草海湿地是黑颈鹤的重要越冬地之一。黑颈鹤在草海越冬期的夜栖地十分固定，并形成清晨从夜栖地飞出觅食，傍晚飞回夜栖地休息的固定行为模式，因此，夜栖地的存在对于越冬黑颈鹤种群有着至关重要的作用。由于黑颈鹤均涉水夜栖，集群而立，常难以抵近和彻夜观察其夜栖行为。但黑颈鹤每日在夜栖地规律性地飞出之前和飞回之后的行为则易于观察和记录，这一规律性行为的节律变化可能是鹤群对夜栖地环境条件变化的行为响应，对于揭示和分析黑颈鹤越冬期对生境变化的行为适应对策具有重要意义。为深入了解草海越冬黑颈鹤的夜栖行为，以加强对黑颈鹤种群及其固定夜栖地的保护管理，本研究对越冬期黑颈鹤飞出和飞回夜栖地的行为节律进行了

观察与分析。

1 研究区域和方法

1.1 研究区域

贵州草海湿地位于贵州省西北部威宁县西南隅、乌蒙山脉的腹心地带 ($26^{\circ}47' \sim 26^{\circ}52'N$, $104^{\circ}10' \sim 104^{\circ}20'E$)，是我国亚热带高原湿地生态系统的典型代表，也是黔西北和滇东北高原最重要的鸟类越冬栖息地 (张海波等 2014)。贵州草海湿地保护区海拔 2 171.70 m，平均水深 1.35 m，水域约 25 km²。黑颈鹤于每年 10 月底陆续飞来草海越冬，至翌年 3 月陆续飞走，近 5 年越冬种群数量均保持在 1 500 ~ 2 000 只左右，并在草海形成 7 处稳定夜栖地，分别为刘家巷、康家海子、王家院子、胡叶林、温家屯、阳关山和江家湾 (图 1)。

1.2 野外调查

2016 年 10 月至 2017 年 3 月间，利用单筒望远镜 (SWAROVSKI-STS65HD) 在上述 7 个夜栖地观察取样。由于无法观察到整个夜晚黑颈鹤的栖息行为，同时其行为频率变化也主要集中在飞出夜栖地之前和飞回夜栖地之后两个阶段，本研究取样时间主要为鹤群飞出前和飞回后阶段。取样记录包括两方面内容，一是记录飞出时间和飞回时间，分别为第一批开始飞离夜栖地黑颈鹤的起飞时间和第一批飞回夜栖地的落地时间；二是记录和统计飞出前 80 min 内与飞回后 90 min 内黑颈鹤的行为，统计各类行为发生频率。根据黑颈鹤的行为谱 (李筑眉等 2005)，结合预观察结果，将飞出前与飞回后行为定义为 8 类 14 种 (表 1)，将发生频率较低的“饮水”和“舞蹈”等行为单独列入“其

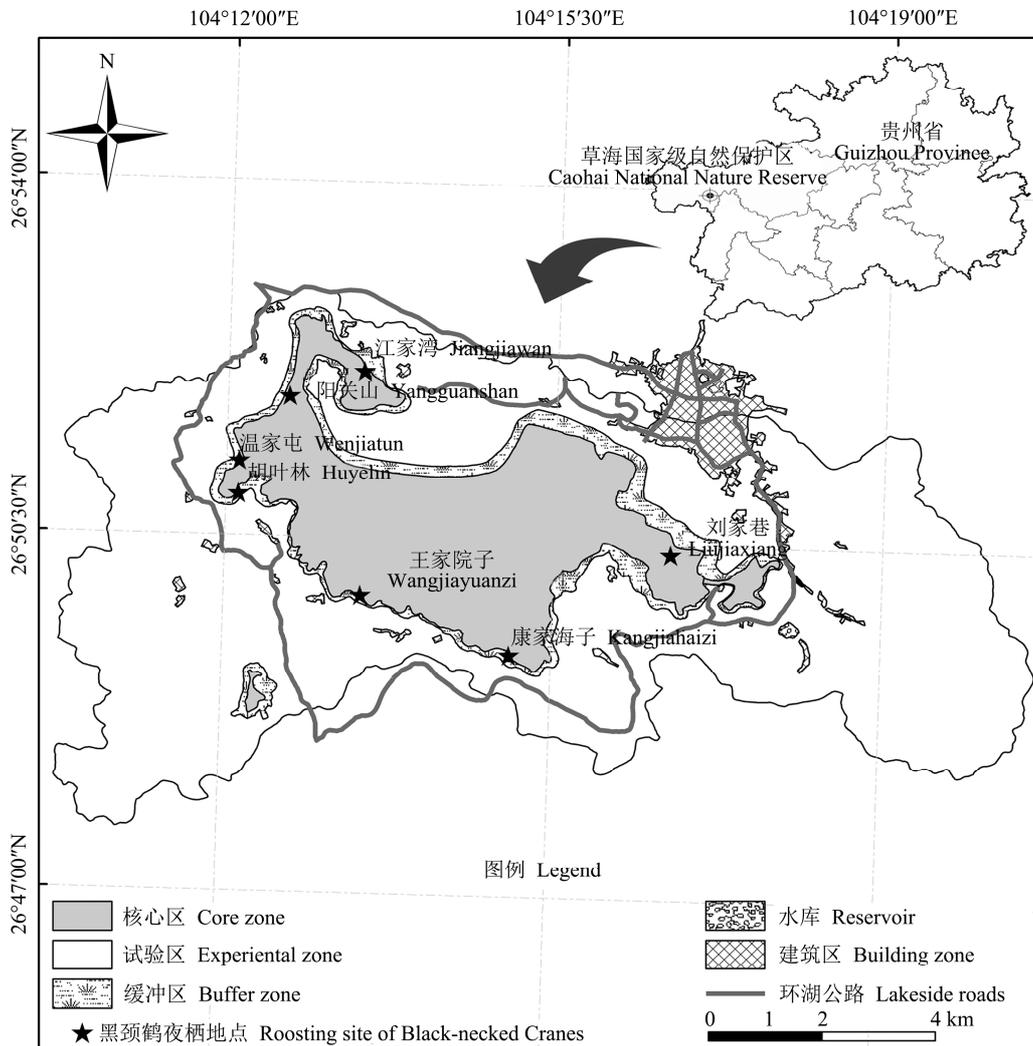


图 1 研究地概况（草海国家级自然保护区范围）

Fig. 1 Location of study site (Field observation spots in Caohai National Nature Reserve)

他”中。行为观察采用瞬时扫描法(Martin et al. 1986), 每次群体扫描时长不超过 3 min, 同时记录下夜栖群体大小、混群对象等信息。使用贵州草海保护区管理部门在湿地设置的小型自动气象站(Delta-T 公司, WS-GP2 型)采集记录黑颈鹤飞出和飞回夜栖地时间及行为当天的温度、湿度、一天的平均温度等气象信息和每天的日出日落时间。

由于随着冬季时间推移, 气候与食物条件均会发生较大变化。因此, 为探究黑颈鹤在越冬期的变化情况, 本研究将其越冬时间平均划

分为前期、中期和后期 3 个阶段, 分别为 11 月 9 日至 12 月 31 日、翌年 1 月 1 日至 2 月 21 日和 2 月 22 日至 3 月 31 日。由于冬季贵州草海周边常出现大雾天气, 且四周环山不易消散, 因此本文统计数据都是选在没有大雾的天气记录, 并且保证越冬前期、中期、后期 3 个阶段的调查时间分别不低于 15 d。共记录飞出夜栖地时间 59 d, 飞回夜栖地时间 55 d。飞出夜栖地前行为观察 52 d, 飞回夜栖地后行为观察 50 d, 累积扫描抽样 1 031 次。其中, 记录温家屯飞出夜栖地前行为 17 d (越冬前期 6 d、

表 1 草海越冬黑颈鹤夜栖地行为类别及其描述

Table 1 Categories and definitions of roosting behaviors of wintering Black-necked Cranes at the Caohai Wetland

分类 Category	行为定义 Behavior definition	行为描述 Behavior Description
	站立 Stand	单腿或双腿站立，静止不动 Using one leg or two legs to stand, motionless
休息 Resting	休息 Resting	头埋于背部羽毛中，静止站立 The head is buried in the back feathers while standing still
	卧地休息 Resting on the ground	在干燥的地方下蹲，向孵卵鹤一样伏下 Resting in a dry place in a position similar to brooding
觅食 Foraging	觅食 Foraging	与取食有关的探取、食物处理（甩动、啄碎等）、吞咽的过程 Eating food, handling food (throwing, pecking, etc) and swallowing
运动 Motion	走动 Walking	非取食的搜寻 Searching (non-foraging)
	洗头 Washing head	将头部放在水中剧烈抖动 Shaking head in the water
保养 Maintaining	打蓬 Clapping	身体垂直站立，用力前后煽动双翅或者上下抖动双翅 Standing upright, raising wings or shaking wings before and after exertion
	理羽 Preening	用喙反复的梳理羽毛 Combing feathers repeatedly with the beak
警戒 Alert	警戒 Vigilance	颈部伸直转动头部观察周围或受惊时的叫声 Straightening the neck, turning the head, and looking around or when scared
鸣叫 Sounds	鸣叫 Hooting	声音不大的单声或几声的鸣叫 Making a single or a few loud sounds
	鸣唱 Calling	头部向上仰起，有规律地鸣叫 Raising the head and calling regularly
争斗 Flight	争斗 Attack	仪式化威胁和直接争斗 Ritual threat and fighting behavior
	驱赶 Eviction	一只追逐另外一只，使其离开 One crane chasing another and driving it away
其他 Others	其他 Others	喝水、跳舞 Drinking water, dancing

中期 6 d、后期 5 d) 和飞回夜栖地后行为 18 d (越冬前期、中期、后期各 6 d)，刘家巷飞出夜栖地前行为 9 d (越冬前期 6 d、中期 3 d、后期 0 d) 和飞回夜栖地后行为 8 d (越冬前期 5 d、中期 3 d、后期 0 d)，胡叶林飞出夜栖地前行为 5 d (越冬前期和中期各 2 d、后期 1 d) 和飞回夜栖地后行为 7 d (越冬前期 4 d、中期 2 d、后期 1 d)，阳关山飞出夜栖地前行为 3 d (越冬前期、中期、后期各 1 d) 和飞回夜栖地后行为 2 d (均为后期记录)，康家海子飞出夜栖地前行为 7 d (越冬前期 1 d，中期 2 d，后期 4 d) 和飞回夜栖地后行为 4 d (越冬中期 4 d)，王家院子飞出夜栖地前行为 6 d (越冬前期 1 d、中期 3 d、后期 2 d) 和飞回夜栖地后行为 7 d (越冬前期 2 d、中期 3 d、后期 2 d)，江家湾飞出

夜栖地前行为 5 d (越冬前期 2 d、中期 1 d、后期 2 d) 和飞回夜栖地后行为 4 d (越冬前期和中期各 1 d，后期 2 d)。

1.3 数据分析

为了了解黑颈鹤越冬不同时期的行为变化，利用单因素方差分析 (ANOVA) 检验不同时期飞出飞回时间差异， $R \times C$ 表卡方检验黑颈鹤在越冬地越冬前中后 3 个时期飞出夜栖地之前和飞回夜栖地之后的行为差异性，以及比较越冬 3 个时期不同飞出夜栖地之前和飞回夜栖地之后的行为差异。统计分析时，将每次记录黑颈鹤飞出和飞回夜栖地的开始时间视为原点，统计飞出前 80 min 与飞回后 90 min 内的黑颈鹤夜栖地种群各类行为发生频率。利用 Pearson 相关系数检验飞出、飞回时刻与日出、

日落时刻间的相关性。多元线性回归分析方法检验温湿度对黑颈鹤飞出、飞回夜栖地时刻变化的影响。所有数据运用 SPASS 18 软件和 Origin8.0 分析与绘图。本文统计检验差异显著性的标准: 极显著 $P < 0.01$, 显著 $P < 0.05$, 不显著 $P > 0.05$ 。相关系数 r 为 0.8 ~ 1.0 极强相关, 0.6 ~ 0.8 强相关, 0.4 ~ 0.6 中等程度相关, 0.2 ~ 0.4 弱相关, 0.0 ~ 0.2 极弱相关或无相关。

2 研究结果

2.1 飞出和飞回夜栖地时间变化

越冬期贵州草海黑颈鹤飞出夜栖地的时间总体平均为 7:29 时, 其中, 越冬前期平均时间为 7:34 时, 中期平均为 7:40 时, 后期平均为 7:14 时。所记录的飞出夜栖地时间最早的为 6:58 时, 出现在越冬后期; 最晚的为 8:01, 出现在越冬前期。单因素方差分析表明, 越冬不同时期飞出夜栖地时间存在极显著差异 ($F = 23.38$, $P < 0.01$), 其中, 前期与中期飞出时间差异不显著 ($P > 0.05$), 而后期与前期、中期差异均极显著 ($P < 0.01$)。

贵州草海黑颈鹤飞回夜栖地的时间总体平均为 17:40 时, 其中, 越冬前期飞回时间平均为 17:30 时, 中期平均为 17:41 时, 后期平均为 18:16 时。飞回时间最早不早于 12:16 时, 出现在前期; 最晚不晚于 19:27 时, 出现在后期。单因素方差分析表明, 飞回夜栖地时间在越冬不同时期存在显著性差异 ($F = 3.51$, $P < 0.05$), 前期与后期飞回时间差异显著 ($P < 0.05$), 而中期与前期、后期差异均不显著 ($P > 0.05$)。(图 2)。

2.2 飞出前和飞回后的行为及节律

黑颈鹤飞出夜栖地之前 80 min 行为及飞回夜栖地之后 90 min 的行为在越冬期前期、中期和后期均有极显著差异 ($P < 0.01$); 同时, 黑颈鹤在越冬前期飞回夜栖地之后的行为节律与飞出夜栖地之前的行为节律也有极显著差异 ($P < 0.01$) (表 2)。

越冬前期黑颈鹤飞出夜栖地前 80 min 内,

主要行为是保养 (34.86%) 和休息 (39.07%), 其次是运动 (13.64%)、觅食 (5.19%)、警戒 (4.17%)、鸣叫 (1.10%)、攻击 (1.85%) 和其他 (0.11%), 各行为比例变化幅度较小 (图 3)。越冬中期黑颈鹤飞出夜栖地前 80 min 内, 休息 (40.41%) 和保养 (26.83%) 行为占主要比例, 其次是运动 (17.00%)、警戒 (6.76%)、觅食 (6.31%)、攻击 (1.40%)、鸣叫 (0.97%) 和其他 (0.32%), 且在飞出前 55 min 时保养行为急速增加, 休息行为急速减少 (图 4)。越冬后期黑颈鹤飞出夜栖地前 80 min 内, 主要行为是保养 (37.17%) 和休息 (31.65%), 其次是警戒 (11.89%)、运动 (10.11%)、觅食 (7.56%)、鸣叫 (1.09%)、攻击 (0.46%) 和其他 (0.06%), 在飞出夜栖地前 70 min 之后夜栖地大部分鹤已经飞离, 少量较晚飞出夜栖地的个体以警戒和保养行为为主 (图 5)。黑颈鹤在越冬前期、中期和后期飞出夜栖地前的 80 min 内的行为都是以保养和休息为主。

越冬前期, 黑颈鹤在飞回夜栖地之后的 90 min 内, 觅食 (28.02%) 和休息 (31.92%) 是主要行为, 其次是保养 (15.86%)、运动 (11.06%)、警戒 (5.64%)、鸣叫 (4.21%)、攻击 (2.29%) 和其他 (0.99%), 此时期与越冬中期和后期相比, 各行为比例变化幅度较大, 并且在飞回夜栖地之后的 30 min 左右有一个休息高峰期 (图 3)。越冬中期, 飞回夜栖地之后的 90 min 内, 觅食 (42.11%) 和保养 (20.16%) 为主要行为, 其次是休息 (18.55%)、运动 (8.78%)、警戒 (7.22%)、攻击 (1.17%)、其他 (1.14%) 和鸣叫 (0.86%) 行为, 与越冬前期飞回夜栖地后的行为相比, 觅食比例明显增加, 鸣叫行为减少, 各行为比例变化平缓 (图 4)。越冬后期, 飞回夜栖地之后 90 min 内, 主要行为以觅食 (47.37%) 和休息 (22.72%) 为主, 其次是保养 (19.13%)、鸣叫 (0.76%)、运动 (5.32%)、警戒 (2.93%)、攻击 (1.01%) 和其他 (0.76%), 此时期飞回夜栖地后的各行为比例变化平稳, 休息行为逐渐平缓增加, 觅

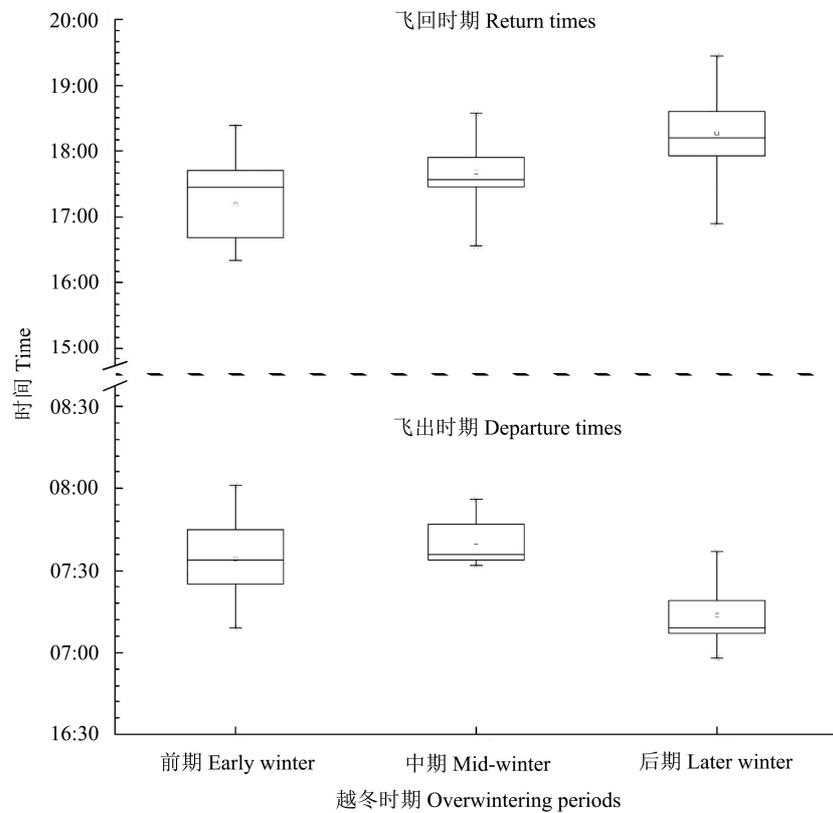


图 2 草海湿地越冬期黑颈鹤飞出夜栖地和飞回夜栖地时间统计

Fig. 2 Time statistics of departure and return times of Black-necked Cranes from roosting sites in different overwintering periods at the Caohai Wetland

表 2 草海湿地黑颈鹤不同越冬期飞出飞回夜栖前后行为节律差异

Table 2 Statistical significance of behavioral patterns of departure and return times of black-necked cranes from roosting sites between different overwintering periods at the Caohai wetland

对比组 Comparison group	卡方值 Chi-square χ^2	自由度 Degree of freedom <i>df</i>	<i>P</i> 值 <i>P</i> -value
飞回 (前、中、后) Return (early, middle, later)	1 768.25	12	< 0.01
飞出 (前、中、后) Departure (early, middle, later)	657.02	14	< 0.01
前期 (飞出、飞回) Early (departure, return)	2 765.43	7	< 0.01
中期 (飞出、飞回) Middle (departure, return)	2 032.33	7	< 0.01
后期 (飞出、飞回) Later (departure, return)	5 123.12	7	< 0.01

$P < 0.01$ 差异极显著。 $P < 0.01$ significantly different.

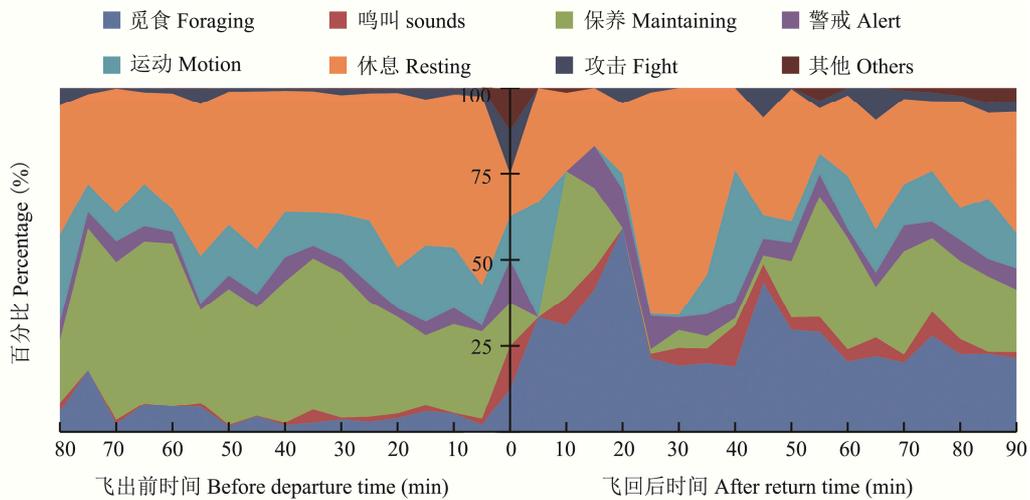


图3 黑颈鹤在越冬前期飞出夜栖地前和飞回夜栖地后的行为时间分配

Fig. 3 Time budget of Black-necked crane behavior before departure and after return from the roosting sites in early winter

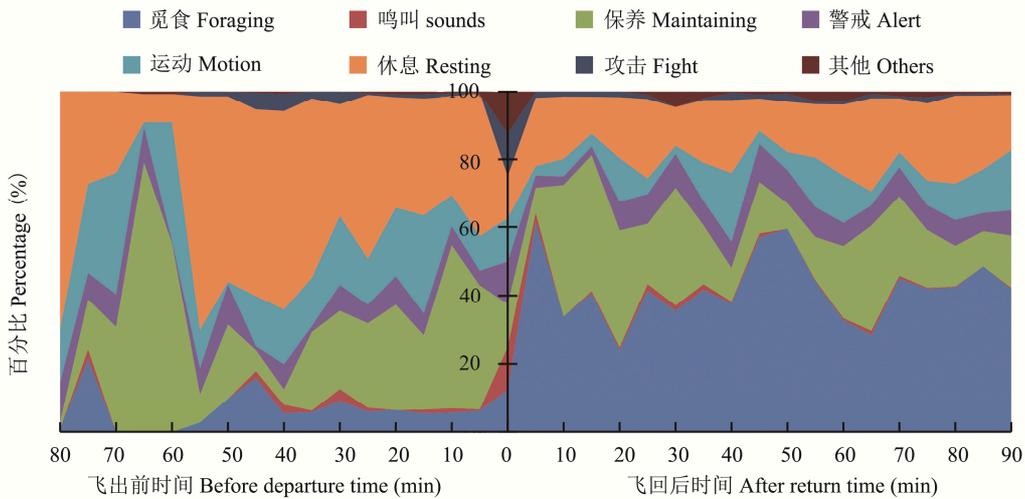


图4 黑颈鹤在越冬中期飞出夜栖地前和飞回夜栖地后的行为时间分配

Fig. 4 Time budget of Black-necked crane behavior before departure and after return from the roosting sites in mid-winter

食行为逐渐平缓减少，且此时期觅食行为比例是越冬3个时期所占比例最大的一个时期（图5）。黑颈鹤在越冬前期、中期和后期飞回夜栖地之后90 min内都是以觅食和休息行为为主。

2.3 气象因素对黑颈鹤飞出飞回夜栖地时间的影响

Pearson 相关性检验表明，黑颈鹤开始飞

出夜栖地时刻与日出时刻呈显著强相关 ($r = 0.832, n = 48, P < 0.01$)，飞回时刻与日落时刻呈弱相关 ($r = 0.353, n = 47, P < 0.01$)。多元线性回归分析结果显示，日出时间与黑颈鹤飞出夜栖地时间的差值 (Y_1) 与飞离时的空气湿度 (W) 的关系为 $Y_1 = 0.469 - 0.625 W, P < 0.05$ ，日出时间和黑颈鹤飞出夜栖地时间的差

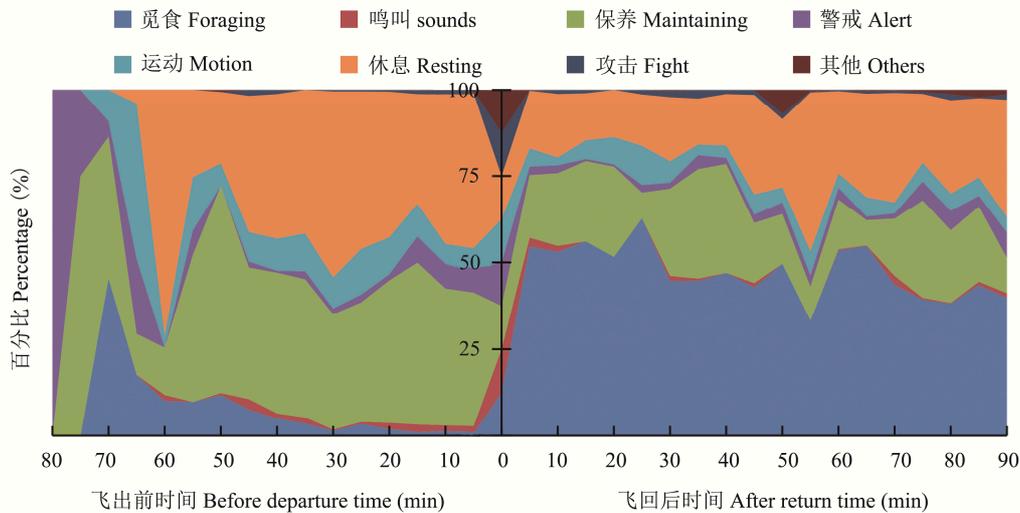


图5 黑颈鹤在越冬后期飞出夜栖地前和飞回夜栖地后的行为时间分配

Fig. 5 Time budget of Black-necked crane behavior before departure and after return from the roosting sites in later winter

值 (Y_1) 与飞出夜栖地时的空气湿度 (W) 成反比, 即湿度越小, 黑颈鹤飞出夜栖地的时间越早。黑颈鹤飞回夜栖地时刻与日落时刻的差值 (Y_2) 受当天平均温度 (T) 的影响显著, $Y_2 = 1.231 - 0.107T$, $P < 0.05$, 当天平均温度越高黑颈鹤飞回夜栖地时间越早, 温度越低, 黑颈鹤飞回夜栖地的时间越晚。

3 讨论

3.1 越冬不同时期飞出飞回夜栖地时间及其变化

黑颈鹤飞出夜栖地时间从越冬前期到后期的变化是, 在越冬中期延后而到越冬后期则比越冬前期更为提前, 飞回时间从前期到后期逐渐延后, 这一行为使得黑颈鹤在越冬后期停留在夜栖地的时间 (778 min) 比前期 (844 min) 少 66 min。进一步分析发现, 黑颈鹤在越冬后期飞出夜栖地前 55 min 休息行为比例急速下降, 警戒、运动和保养行为比例增加, 主要是因为夜栖地大部分鹤已经飞出, 仅剩少数晚飞的鹤造成的, 以上时间都说明越冬后期黑颈鹤在外觅食的时间明显增加。一方面主要是越冬后期接近黑颈鹤春季迁徙, 而迁徙鸟类在迁飞

前体内脂肪积蓄需达到体重的 25% ~ 50% (郑光美 2012); 另一方面是黑颈鹤越冬地草海, 越冬后期比越冬前期和中期昼长增加。因此在越冬后期黑颈鹤在外觅食时间明显延长。

根据统计分析结果, 贵州草海黑颈鹤越冬期飞出夜栖地的时间 (7:29 时) 相比以往记录的草海黑颈鹤飞出时间 (7:10 时, 李凤山等 1992) 延后 19 min, 这主要是草海保护区对黑颈鹤夜栖地的保护和看管力度不断加大, 管理模式不断完善, 减少了干扰黑颈鹤夜栖地的因素。同时, 相比云南大山包黑颈鹤在越冬期飞出夜栖地时间 (7:18 时, 孔德军等 2008) 延后 11 min, 在夜栖地之外的时间 (551 min) 比云南大山包黑颈鹤 (643 min) 短 92 min。这一现象的原因可能主要与黑颈鹤所处的环境有关, 贵州草海黑颈鹤所处海拔相对较低, 气温较高 (姚运生等 2004), 夜栖地周边农耕地多, 食物丰富度大, 人为干扰因素少, 相比云南大山包的越冬种群在觅食地的时间少。

3.2 越冬不同时期飞出前飞回后行为节律变化

每种鸟花费在每种行为上的时间和能量都会影响鸟的生存 (Orians 1961), 能够对时间和能量进行分配是动物应对环境的不断变化并一

定程度上保留对其适应的有利手段 (Caraco 1979)。在自然选择中, 每一个物种都有有利于自己的最佳时间分配和行为节律 (Baldwin et al. 1938)。R × C 表卡方检验结果显示, 黑颈鹤飞出夜栖地之前和飞回夜栖地之后的行为在越冬前期、中期和后期的不同阶段有极显著差异, 黑颈鹤在越冬前期刚结束长途迁徙, 到达越冬地处于急需补充能量和休息的阶段 (图 3); 中期黑颈鹤飞出之前和飞回之后的行为可能受到食物量变少, 气温逐渐降低的影响; 后期黑颈鹤准备春季迁徙至繁殖地, 有脂肪积累和迁徙兴奋 2 个阶段的生理准备活动 (郑光美 2012), 导致黑颈鹤在飞出夜栖地之前的行为与前期和中期差异显著。越冬前期、中期和后期黑颈鹤飞出夜栖地之前和飞回夜栖地之后的行为差异显著, 黑颈鹤飞出夜栖地和飞回夜栖地所受干扰因素不同, 飞出夜栖地之前的行为主要受天气影响, 飞回夜栖地主要与觅食地人为活动、食物量和平均温度有关。黑颈鹤在越冬的 3 个时期飞回后的主要行为都有觅食行为, 这是因为, 黑颈鹤在越冬地的食物主要以植物性为主 (李凤山 1999, 李文娟等 2009, 刘小葛等 2009), 越冬地的恶劣环境导致其需要不断补充食物, 抵御高寒环境。贵州草海黑颈鹤越冬地的 7 个夜栖地全部在草海边的浅水区, 水生植物种类丰富, 浅水区周边生物量较丰富, 可以为飞出前和飞回夜栖地的黑颈鹤提供继续觅食的场所。使得黑颈鹤飞回夜栖地之后的主要行为中以觅食为主, 这也是黑颈鹤为适应高原特殊的环境条件而发展出的生存策略。

3.3 气象因素对飞出飞回行为节律的影响

黑颈鹤飞出夜栖地时间与日出时间极显著相关 ($r = 0.832$, $n = 48$, $P < 0.01$), 飞回时间与日落时间弱相关 ($r = 0.353$, $n = 47$, $P < 0.01$), 具有明显的昼夜节律。除此之外, 多元线性回归分析表明, 黑颈鹤飞出夜栖地时间与当时的空气湿度 (W) 成反比, 空气湿度越大黑颈鹤飞出夜栖地时间越晚。贵州草海早上的空气湿度大, 往往伴随着大雾天气, 导致湿度

大的早上能见度低。鹤在大雾天气趋向于选择延期飞出夜栖地 (Kirsch et al. 2015), 同时众多研究也表明, 鸟类避免在能见度低的条件下飞行, 有利于减少碰撞事件, 降低飞行危险系数 (Flock 1972, Wessels 1987), 而日出进一步提高能见度, 增快大雾的消散速度。黑颈鹤飞回夜栖的时间与当天平均气温成反比, 当天平均气温越高黑颈鹤飞回夜栖地时间越早, 其主要原因是平均气温高, 草海周边黑颈鹤的觅食地 (农耕地) 人为活动增加。另外, 平均气温高相比寒冷的天气减少了能量损失, 从而缩短了觅食时间。

3.4 保护建议

草海黑颈鹤的夜栖地多分布在草海周边的浅水区, 距离人们可到达距离很近。人为活动会严重影响黑颈鹤在夜栖地的行为节律, 调查期间发现草海草海保护区黑颈鹤夜栖地早上干扰较大, 尤其是观鸟游客、摄影爱好者、渔船等近距离靠近夜栖地, 导致黑颈鹤提前结束夜栖飞离夜栖地的事情时有发生。针对以上问题特提出以下保护建议: (1) 为避免游客毫无顾忌地进入夜栖地, 在大力宣传草海旅游的同时也大力宣传保护黑颈鹤, 提高游客保护黑颈鹤的意识, 同时加强对周边居民的管理, 禁止其带游客进入夜栖地。(2) 发展生态旅游, 文明旅游, 在距离黑颈鹤夜栖地的安全范围划定禁止区域和可拍摄区域, 或者修建不易跨越的沟渠。同时也能有效缓解工作人员的管理压力。

(3) 鼓励百姓在草海周边多种植马铃薯和玉米等农作物, 提高百姓的保护意识, 加强工作人员对黑颈鹤的关注度, 从而避免黑颈鹤受伤的情况发生。

致谢 感谢贵州草海国家级自然保护区管理委员会刘文处长、李振吉副处长、王汝斌科长及贵州大学学生李光容、常灵乐、武大伟等在外业工作中给予的帮助和支持。

参 考 文 献

Baldwin S P, Kendigh S C. 1938. Variations in the weight of birds.

- Auk, 55(3): 416–467.
- Bishop M A, Zhouma C, Yanling S, et al. 1998. Winter habitat use by Black-necked Cranes (*Grus nigricollis*) in Tibet. *Wildfowl*, 49: 228–241.
- Caraco T. 1979. Time budgeting and group size: A test of theory. *Ecology*, 60(3): 618–627.
- Flock W L. 1972. Radar observations of bird migration at cape prince of wales. *Arctic*, 25(2): 83–98.
- Kirsch E M, Wellik M J, Suarez M, et al. 2015. Observation of Sandhill Cranes' (*Grus canadensis*) flight behavior in heavy fog. *Wilson Journal of Ornithology*, 127(2): 281–288.
- Kong D J, Feng-Shan L I, Yang X J. 2014. Using bird banding and recovery to study the migration of Black-necked Cranes (*Grus nigricollis*) in China. *Zoological Research*, 35(Suppl 1): 20–38.
- Lu G, Wang R, Ma L, et al. 1938. Characteristics of dry upland roosts of the Black-necked Crane (*Grus nigricollis*) wintering in Yongshan, China. *Wilson Journal of Ornithology*, 129(2): 323–330.
- Martin P, Bateson P. 1986. *Measuring behavior: An introductory guide*. Independent, 63(3): 206–207.
- Orians G H. 1961. The Ecology of Blackbird (*Agelaius*) social systems. *Ecological Monographs*, 31(3): 285–312.
- Shao M Q, Guo H, Peng C, et al. 2015. Preliminary study on time budget and foraging strategy of wintering oriental white stork at Poyang Lake, Jiangxi Province, China. *Pakistan Journal of Zoology*, 47(1): 71–78.
- Wessels H. 1987. Crane (*Grus grus*) migration over the Netherlands. *Aquila*, 93/94: 91–105.
- Zhang L, Shu M, An B, et al. 2017. Biparental incubation pattern of the Black-necked Crane on an alpine plateau. *Journal of Ornithology*, 158(3): 697–705.
- 贺鹏, 孔德军, 刘强, 等. 2011. 云南纳帕海越冬黑颈鹤夜栖地特征. *动物学研究*, 32(2): 150–156.
- 蒋政权, 李凤山, 冉江洪, 等. 2017. 若尔盖湿地保护区黑颈鹤巢期及影响因子. *生态学报*, 37(3): 1027–1034.
- 蒋志刚. 2012. *动物行为学方法*. 北京: 科学出版社.
- 孔德军, 杨晓君, 钟兴耀, 等. 2008. 云南大山包黑颈鹤日间越冬时间分配和活动节律. *动物学研究*, 29(2): 195–202.
- 李凤山. 1999. 贵州草海越冬黑颈鹤觅食栖息地选择的初步研究. *生物多样性*, 7(4): 257–262.
- 李凤山, 马建章. 1992. 越冬黑颈鹤的时间分配、家庭和集群利益的研究. *野生动物*, (3): 36–41.
- 李凤山, 杨芳. 2003. 云贵高原黑颈鹤的种群数量和分布. *动物学杂志*, 38(3): 43–46.
- 李文娟, 张昆巽, 吴兆录, 等. 2009. 云南会泽自然保护区黑颈鹤可利用食物研究. *云南大学学报: 自然科学版*, 31(6): 644–648.
- 李筑眉, 李凤山. 2005. *黑颈鹤研究*. 上海: 上海科技教育出版社.
- 刘小葛, 刘婧, 张文, 等. 2009. 拉市海灰鹤越冬后期的日活动行为时间分配及食性分析. *西部林业科学*, 38(3): 76–80.
- 卯霞, 丁伟, 李国刚, 等. 2014. 云南巧家马树黑颈鹤日间越冬时间分配和活动节律. *野生动物学报*, 35(3): 307–310.
- 姚运生, 任丽娟. 2004. 我国气温分布规律. *吉林农业科技学院学报*, 13(2): 11–12.
- 原宝东, 蒋爱伍, 李晓东, 等. 2012. 鸟类夜栖地选择研究进展. *生态学杂志*, 31(8): 2145–2151.
- 张海波, 粟海军, 刘文, 等. 2014. 草海国家级自然保护区冬季主要水鸟群落结构与生境的关系. *生态与农村环境学报*, 30(5): 601–607.
- 郑光美. 2012. *鸟类学*. 北京: 北京师范大学出版社.