

云南省纳帕海自然保护区越冬黑颈鹤的集群特征

刘 强^{1,2}, 杨晓君^{1,*}, 朱建国^{1,*}, 赵健林³, 余红忠³

(1. 中国科学院昆明动物研究所, 云南 昆明 650223; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049;
3. 云南省香格里拉县林业局, 云南 香格里拉 674400)

摘要: 2004年10月—2005年5月, 在云南纳帕海自然保护区采用定点扫描法对越冬黑颈鹤 (*Grus nigricollis*) 的集群类型和集群大小进行了观察。结果表明黑颈鹤夜间集群夜栖, 形成较大的夜栖群, 平均群体大小为 67.9 只 (16—157, $n=17$); 按照有无灰鹤加入, 又将其分为同种集群和混种集群两种类型, 其中同种集群的黑颈鹤数量占整个越冬种群的 65.3%。在白昼, 黑颈鹤以家庭鹤、集群鹤及特殊群体 3 种类型活动, 家庭鹤和集群鹤的平均大小分别为 2.7 只 (2—4, $n=145$) 和 16.1 只 (3—65, $n=1017$)。黑颈鹤的集群大小并不稳定, 在日内和月份间均有明显变化 ($P=0.000<0.05$)。在越冬期, 最大集群形成于 12 月, 其次为 11 月和 1 月; 在日内, 早上 8 时集群最大, 随后减小并保持相对稳定, 18 时黑颈鹤开始向夜栖地靠拢, 使得集群再次开始增大。随后观察中还发现, 黑颈鹤的家庭解体过程开始于 3 月底, 当幼鹤被成鹤驱逐离群后, 逐渐加入集群鹤活动, 从而使得家庭鹤和集群鹤的大小和组成发生改变。黑颈鹤的集群大小和组成受自身状况、种内关系、天气、食物等多种因素的共同影响, 随时间和季节变动而发生变化, 是对自身、种群和环境条件变化的综合反映。

关键词: 黑颈鹤; 越冬期; 集群特征; 家庭解体

中图分类号: Q959.7 **文献标识码:** A **文章编号:** 0254-5853-(2008)05-0553-08

Flock of Black-necked Crane Wintering at Napahai Nature Reserve, China

LIU Qiang^{1,2}, YANG Xiao-jun^{1,*}, ZHU Jian-guo^{1,*}, ZHAO Jian-lin³, YU Hong-zhong³

(1. Kunming Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Kunming Yunnan 650223, China
2. Graduate University of the Chinese Academy of Science, Beijing 100049, China;
3. Shangri-La Forestry Bureau, Shangri-La, Yunnan 674400, China)

Abstract: From October 2004 to May 2005, flock size and composition of wintering black-necked cranes (*Grus nigricollis*) were studied using spot scanning technique at Napahai Nature Reserve in Yunnan province. At night, the mean wintering population size was 67.9 (16-157, $n=17$). Composed by common crane (*Grus grus*) or not, roost cranes were divided into sing-species flock and mixed-species flock. The numbers of crane in sing-species flock were 65.3% of total black-necked cranes. In the day, feeding flocks were classified into three types: family group comprised of breeding pair and their offspring ranging between two to four; sub-adult flock composed mainly by sub-adults ranging between three to 65 with an average size of 16.1 ($n=1017$); special flock composed by single cranes. Black-necked crane flocks were affected by season, temperature, breeding status, food abundance and availability, and their sizes changed significantly in daytime or between different months ($P=0.000<0.05$). After family breakup happened in late March, juveniles were drove away by their parents and then they got together to join the sub-adult flocks.

Key words: Black-necked Crane; Winter; Flock characteristics; Family breakup

集群生活是动物界的一种普遍现象。在群体中生活不仅可以减小自身被捕食的几率, 还可以增加

觅食效率, 从而提高自身的适合度 (Pulliam, 1973; Hamilton, 1971; Treisman, 1975)。动物集群的大小

收稿日期: 2008-03-12; 接受日期: 2008-08-17

基金项目: 国家重点基础研究发展计划资助项目(2007CB411600); 中国科学院知识创新项目(KSCX2-SW-119); 国际鹤类基金会资助项目; 中国科学院西部之光联合学者资助项目

* 通讯作者 (Corresponding author), E-mail: yangxj@mail.kiz.ac.cn; zhu@mail.kiz.ac.cn

和复杂性在不同类群的动物中有很大不同。在许多鱼类和两栖动物中,只在每年的生殖季节内才临时聚集在一起形成大的集群,而有些昆虫、鸟类和哺乳动物则整个一生都生活在一个庞大而结构复杂的社会中。即使在种内,动物集群的大小也是随着时间而变化的。受各种因素的影响,如热调节需求、捕食压力、资源竞争、扩散方式和季节效应等,动物的社群大小都有着明显的季节波动,有些社群甚至在 1 天内也会发生波动 (Shang, 1998; Jiang, 2004)。在某种程度上,集群大小直接反映了动物自身种群的健康状况以及相应的进化策略。因此,对有关物种特别是濒危物种开展有关集群特征的研究,将有助于我们进一步了解这个物种,并制定科学的保护和管理办法。

黑颈鹤是世界濒危的大型涉禽,全球数量仅为 8000 多只 (Li & Li, 2005),被列为国家 I 级重点保护野生动物, IUCN 全球性易危 (BirdLife International, 2006) 及 CITES 附录 I (UNEP-WCMC, 2005) 物种。世界现存的 15 种鹤中,黑颈鹤是唯一终身生活在高原上的鹤类,主要分布在中国的青藏高原和云贵高原地区 (Wang & Yang, 2000)。目前国内学者将黑颈鹤分为 3 个越冬种群:西部种群繁殖于新疆东南部、青海西部、西藏中西部,到西藏中南部的雅鲁藏布江河谷地带越冬,少部分飞越喜马拉雅山到不丹越冬;中部种群繁殖于青海南部,越冬于云南西北部的横断山区;东部种群繁殖于四川北部,越冬于云南东北部和贵州西北部 (Li, 2005)。目前,对黑颈鹤的分布、种群数量、习性等有很多报道和研究 (Li et al, 2005),但针对黑颈鹤集群行为进行的研究较少:除在一些黑颈鹤分布和习性研究中对越冬集群类型略有记述 (Wu, 1986; Yang, 1990; Wang & Shu, 2002; Dao & Chen, 2005; Li, 2005) 外, Li & Ma (1992) 在贵州草海对黑颈鹤东部越冬种群开展的越冬行为调查中重点对家庭鹤与集群鹤的时间分配和集群利益进行了对比,但未对黑颈鹤的集群类型和集群大小进行细致分析。尤其是针对集群的大小以及组成结构的研究尚无专门的研究报道。我们于 2004 年 10 月—2005 年 5 月间,在云南省纳帕海自然保护区对黑颈鹤中部越冬种群的集群类型、大小和组成结构进行了整个越冬期的跟踪观察,以期能够对深入研究黑颈鹤的集群行为及开展有效的保护工作提供基础依据。

1 研究地点和方法

1.1 研究地点

纳帕海自然保护区位于云南省西北部香格里拉县境内的大中甸盆地内 (27°51'N, 99°38'E),海拔在 3260—3300 m 之间,平均海拔 3265 m,东、西、北三面被海拔 3800—4449 m 的高山环抱,南部和大中甸盆地相连。在冬季 (旱季) 由于降水量较小 (只占全年降水量的 24%),湖底暴露形成大片浅水沼泽和沼泽化草甸,成为理想的黑颈鹤越冬栖息地 (Liu et al, 1989)。近年来越冬黑颈鹤种群数量约 250 只,占中部种群越冬数量的 84% (Yang, 2005)。每年 10 月黑颈鹤陆续从北方迁来,一直生活到次年的 5 月份。除了黑颈鹤之外,在保护区内还有灰鹤 (*Grus grus*)、黑鹳 (*Ciconia nigra*) 等 40 余种越冬水禽。

1.2 研究方法

1.2.1 调查方法 根据纳帕海实际的地貌特征,采用定点扫描法进行。具体方法为:在吓学保护站的山腰平台上设置一个固定观察点 (27°50'58.8"N, 99°39'46.7"E),高于湿地平面约 30m。观测时使用单筒望远镜 (Nikon, 20 mm×45 mm) 顺时针扫描整个可见区域,记录下每个鹤群的组成只数,对于能分辨出幼鹤和成鹤的群体则单独记录。每周观察一个整天,扫描时间为 8:30—18:00,每隔两小时对保护区扫描一次。由于 18:30 分太阳已落山,所以将最后一次扫描提前到 18:00 进行。为了减少恶劣天气对观测结果的影响,如遇雾天、阴天或下雪天等恶劣天气,则观测日顺延。黑颈鹤种群数量的调查采用夜栖地直接计数法。在整个越冬期间,只要符合观测条件,便于黑颈鹤飞离夜栖地前,在吓学观察点对各夜栖地的黑颈鹤进行直接计数。同时为了了解黑颈鹤各夜栖群的结构组成情况,在越冬稳定期的每月中旬,分别对各个夜栖地的夜栖群进行近距离统计,调查时辨识成幼个体并记录各自数量,以了解各夜栖群的群体结构及其变动情况。为避免各夜栖群数量变动产生的影响,还在黑颈鹤种群稳定期 (12 月上旬) 由多组人员采用同步调查方法,同时近距离统计各夜栖点黑颈鹤组成情况,最后得出整个纳帕海越冬黑颈鹤的成幼比例。

1.2.2 集群类型定义 根据昼夜变化,将黑颈鹤群体分为夜栖群和日间活动群。夜栖群是指当日傍晚 (一般为太阳落山后 1 小时) 至次日早晨黑颈鹤在

夜栖地的集群方式,再按照有无其它水禽加入则可以分为同种集群(完全由黑颈鹤组成)和混种集群(以黑颈鹤为主体,混有部分灰鹤)。白昼活动群是黑颈鹤日间觅食时的一种集群方式,按照群体数量以及群内个体的组成特点,可以进一步分为家庭鹤、集群鹤和特殊群体。其中家庭鹤是由亲鹤和幼鹤组成的集群形式,据预观察,有2只成鹤、1只成鹤带1只幼鹤、2只成鹤带1只幼鹤及2只成鹤带2只幼鹤4种形式。集群鹤是以亚成体鹤为主体的集群形式,偶尔会间杂有家庭鹤;而特殊群体主要为单独活动的成鹤(亚成鹤)以及离开父母而暂未结群的幼鹤。对于黑颈鹤群体的定义,以聚集的黑颈鹤群体最外围的个体间距离150 m为模糊分界值,小于150 m为同一群体,大于则定义为两个不同的群。

1.2.3 数据处理 定点扫描法共获得19天全天数据,共观察3400群次,计15683只次。所有观察数据均输入计算机中,采用SPSS 11.0进行数据统计分析。在对比日间以及越冬期不同月份间集群大小的差异性时,方差齐性检验表明数据不符合总体方差相等的前提假设而无法进行单因素的方差分析,因此采用多独立样本的非参数检验(K-W检验)进行。

2 结 果

2.1 越冬数量变化

种群数量统计共得到49天数据,结果显示黑颈鹤的越冬期可以明显分为3个时期,即迁来期(10月上旬—11月上旬)、稳定期(11月中旬—3月中旬)和迁离期(3月下旬—5月上旬)。迁来期是黑颈鹤从繁殖地迁来的时期,这个时期内黑颈鹤数量不断增长,至11月上旬迁徙完毕,随后保持一个相

对稳定的种群数量(224.1 ± 6.24 , $n=30$)。进入3月下旬,黑颈鹤开始集群陆续离开纳帕海飞往繁殖地,越冬数量开始快速下降,集中迁徙大约持续20天,至5月上旬方迁徙完毕(图1)。

2.2 夜栖群组成结构及数量变化

越冬黑颈鹤在纳帕海有4处主要夜栖地,分别位于共比村、吓学村、纳帕村和哈木古村附近。同步调查显示不同夜栖地的夜栖群大小和组成结构均会发生较大变化(表1),其中最大的集群为共比村夜栖群,由133只鹤组成,成幼比为5.6:1;最小的为纳帕村夜栖群仅有27只鹤,主要由家庭鹤组成,成幼比高达2.4:1。从图2可以看出在越冬稳定期,纳帕村和吓学村夜栖群一直稳定存在,而其他2处夜栖群的大小则有明显变化:其中哈木古村1月份才有夜栖群出现,而共比村夜栖群在3月份之前一直是最大的夜栖集群,进入3月份此夜栖群消失。

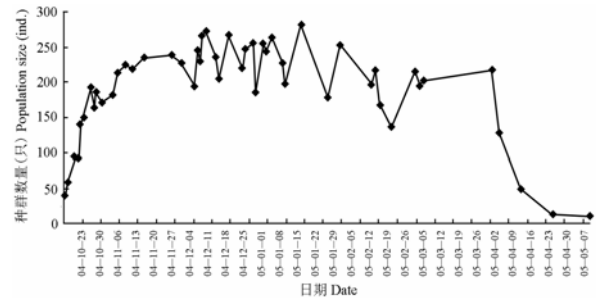


图1 2004—2005年越冬期纳帕海黑颈鹤种群变动
Fig. 1 Population dynamics of wintering Black-necked cranes at Napahai wetland from 2004 to 2005

2.3 白昼活动群组成结构及大小变化

2.3.1 白昼活动群组成结构 白昼活动群为黑颈鹤在白天觅食时的集群形态,每群平均个体数为 4.6 ± 0.15 只(1—150只, $n=3400$)。其中1—4只的

表1 各夜栖地黑颈鹤成幼组成以及共栖灰鹤数量

Tab. 1 Population structure of Black-necked Cranes and population size of co-roost Common Cranes in every roosting sites

夜栖地 Roosting site	黑颈鹤(只) Black-necked Crane(ind.)		灰鹤(只) Common Crane(ind.)
	成鹤及亚成鹤 Adult and sub-adult	幼鹤 Juvenile	
共比村 Gongbi	113	20	0
吓学村 Xiaxue	73	12	25
纳帕村 Napa	19	8	0
哈木古村 Hamugu	0	0	0
总计 Total	205	40	25

群体占总群数的 86.9%，5—60 只的群体占 12.6%，大于 60 只的群体仅占 0.5%。

调查结果显示，集群的大小和类型具有很强的对应关系：1 只全为特殊群体；2—4 只的群体中，家庭鹤占主体；而大于等于 5 只的群体中均为集群鹤（表 2）。进一步的分析表明，群体大小和组成在不同时期有一定的变化，集群鹤在迁来期群体规模较小，进入稳定期之后达到一个较大规模并保持稳定，进入迁离期规模无明显变化，但平均每群幼鹤数量则由迁来期和稳定期的小于 1 只上升到 3.8 只，另外家庭群的规模较迁来期也有较大增长（表 3）。

在繁殖成功的家庭鹤当中，2 成 1 幼家庭占 85.0%，2 成 2 幼家庭占 15.0%，1 成 1 幼家庭仅占很小的比例。

表 2 黑颈鹤群体类型和群体数量的关系
Tab. 2 Relationship between flock size and type of Black-necked Cranes

百分比 (%)	群体数量 (只) Flock size(ind.)				
	1	2	3	4	≥5
家庭鹤 Family	—	98.8	98.8	88.0	—
集群鹤 Flock	—	—	1.0	12.0	100.0
特殊群体 Other	100.0	1.2	0.2	—	—

表 3 不同越冬时期各黑颈鹤活动群的组成及大小

Tab. 3 Composition and size of different Black-necked Crane flock types in every wintering period

越冬期 Wintering period	家庭鹤大小 (只) Family size(ind.)		集群鹤大小 (只) Flock size(ind.)			
	迁来期(n=158)	稳定期(n=839)	迁离期(n=20)	迁来期(n=22)	稳定期(n=108)	迁离期(n=15)
	Autumn migration	Stable phase	Spring migration	Autumn migration	Stable phase	Spring migration
成体及亚成 Adult and Sub-adult	2.0+0.00	2.0+0.00	2.0+0.00	9.1+1.21	16.9+1.35	10.0+2.23
幼体 Juvenile	0.7+0.06	0.7+0.02	1.5+0.14	0.4+0.16	0.2+0.05	7.3+1.74
总计 Total	2.7+0.06	2.7+0.02	3.5+0.14	9.4+1.27	17.0+1.36	17.3+3.23

特殊群体只是偶尔发现，因此未在表中列出。

Special groups weren't analyzed here for their very low frequency to be discovered.

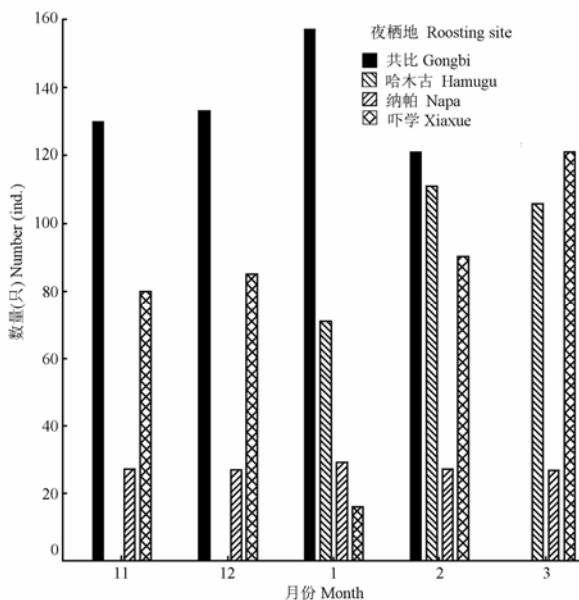


图 2 不同月份黑颈鹤在 4 个夜栖地的数量变化
Fig. 2 Number changes of Black-necked cranes in four roosting sites in different month

2.3.2 白昼活动群月间变化 非参数K-W检验表明，黑颈鹤的集群大小具有非常显著的月间变化 ($\chi^2=46.175$, $df=5$, $P=0.000<0.05$)。11 月份群体较

小，在 12 月份则迅速增大并达到整个越冬季的最大值，随后则逐渐减小，至 2 月份达到最小值，从 3 月份则持续增大一直到迁离越冬地。这种变化不但表现在集群鹤 ($\chi^2=29.869$, $df=5$, $P=0.000<0.05$) 大小的变化上，同时家庭鹤的月间群体大小也有非常显著的差异 ($\chi^2=34.736$, $df=5$, $P=0.000<0.05$) (图 3)。

2.3.3 白昼活动群日内数量变化 非参数K-W检验表明，在每天的不同时段，整个活动群大小变化显著 ($\chi^2=23.181$, $df=5$, $P=0.000<0.05$)，进一步分析显示，鹤群的变化主要是由集群鹤的大小在日内发生明显变化 ($\chi^2=25.472$, $df=5$, $P=0.000<0.05$) 所引起的，而家庭鹤变化不显著 ($\chi^2=4.053$, $df=5$, $P=0.542>0.05$)。集群鹤飞离夜栖地后多结大群觅食，并在 8 时形成一个高峰，然后集群逐渐分散成小群，至 12 时群体规模最小，在下午仍然保持较小的觅食群体，到傍晚时再次聚群以准备夜栖 (图 4)。

2.4 家庭解体

家庭解体发生于 3 月底，幼鹤离开亲鹤后逐渐加入集群活动，从而使得家庭鹤和集群鹤组成结构

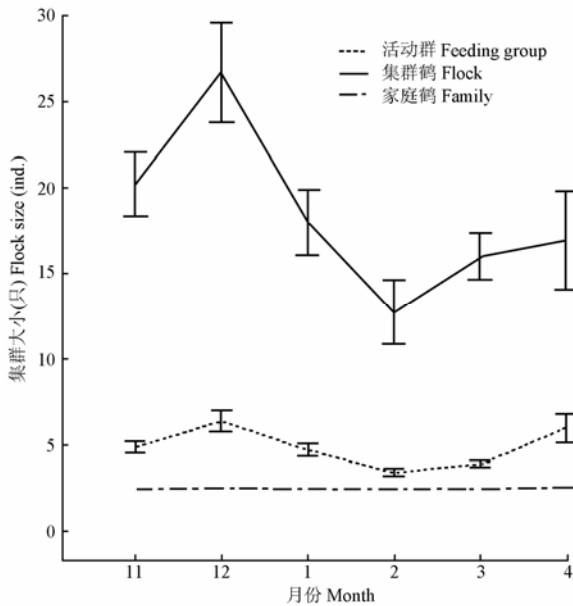


图 3 黑颈鹤越冬期各月份活动群的大小 (均值±标准误)
Fig. 3 Size changes of feeding flocks of Black-necked Crane in different months (Mean±SE)

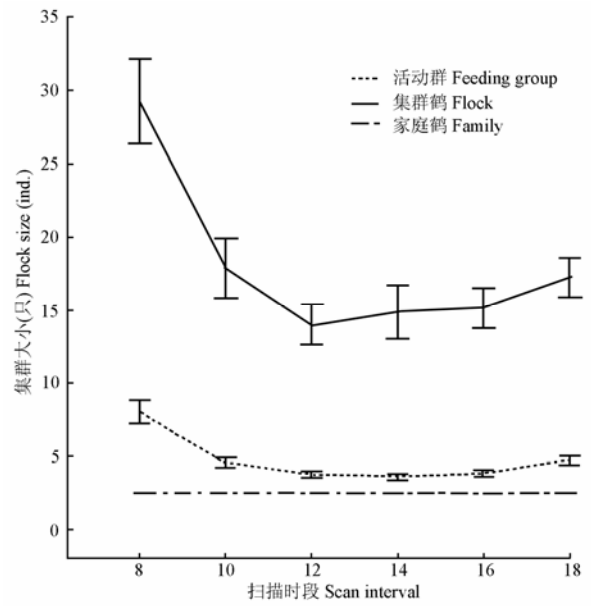


图 4 不同时段黑颈鹤活动群的大小 (均值±标准误)
Fig. 4 Size changes of feeding flocks of Black-necked Crane in different daytime scan intervals (Mean±SE)

发生改变，表现为带幼鹤的家庭鹤减少同时伴随着集群中幼鹤数量增加。通过观察，在 3 月 24 日第一次发现单独活动的幼鹤。4 月 1 日在集群鹤中观察到 4 只幼鹤，随后，混入集群中的幼鹤数迅速增加，4 月 13 日达到高峰；再后开始下降，到 4 月 25 日以后，仅有 1 个由 9 只幼鹤组成的小集群仍然在纳帕海活动。对家庭鹤的统计则表明 3 月 27 日以后携带幼鹤的家庭鹤数量在急剧减少 (图 5)。在 4 月 13 日发现的一个以幼鹤为主体的集群中含 32 只幼鹤和 15 只成鹤 (或亚成鹤)，此群体中幼鹤数量占稳定期幼鹤总数的 80%。该群体也说明集群中的幼鹤是在离开亲鹤后而非跟随亲鹤加入集群。

3 讨论

3.1 集群类型和适应意义

对于黑颈鹤越冬期集群形式的描述，在不同的研究中虽然分法不同，但基本上是将黑颈鹤的集群分为 2—4 种类型。其中 Dao & Chen (2005) 将昭通大山包的越冬黑颈鹤分成了集群鹤和家庭鹤两类；Wu et al (1986) 将草海的越冬黑颈鹤分为了家庭集群 (家庭鹤)、同种集群和混种集群；Wang & Shu (2002) 则将越冬黑颈鹤分成了家族群 (家庭鹤)、亚成体群 (集群鹤)、混合群 (混种集群) 及孤鹤

4 种类型。在纳帕海的观察结果表明，在整个越冬期这些类型均存在，但家庭鹤以及以亚成体为主体的集群鹤是黑颈鹤越冬期的两种主要结群形式；混种集群多是一种临时的集群形式；特殊群体 (孤鹤及离开父母而暂未结群的幼鹤) 出现的频次很少。这与繁殖季节黑颈鹤主要以繁殖对和非繁殖群两种形式存在 (Wu et al, 2005, Li & Li, 2005) 的

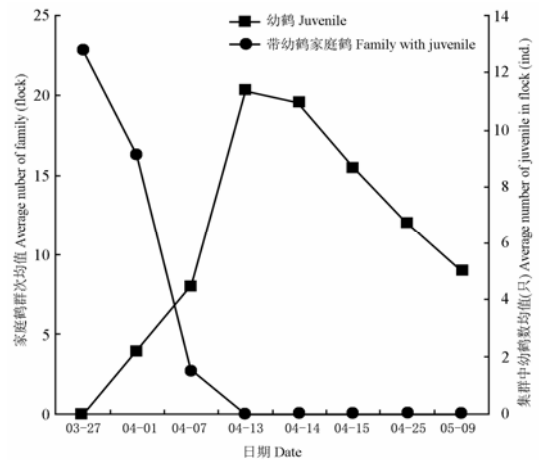


图 5 2005 年黑颈鹤迁离期带幼鹤家庭鹤数量和集群中幼鹤数量变化
Fig. 5 Number changes of juvenile in flocks and family with juvenile of Black-necked crane in fall migration period of 2005

结果相似。

在纳帕海越冬黑颈鹤夜间形成较大的夜栖集群, 仅有同种集群和混种集群两种形式, 这与在草海(Li, 2005)、大山包(Dao & Chen, 2005)、西藏(Yu et al, 1993)越冬的黑颈鹤观察结果相似; 也与丹顶鹤(*Grus japonensis*) (Ma & Li, 2002)、沙丘鹤(*Grus canadensis*) (Soine, 1981)、灰鹤(Yang et al, 1992)等鹤类相似; 同时观察中发现这种集群行为与在当地越冬的黑鹳、斑头雁(*Anser indicus*)、绿头鸭(*Anas platyrhynchos*)、斑嘴鸭(*Anas poecilorhyncha*)等众多的水禽相似。

黑颈鹤的日间集群有3种形式, 即集群鹤、家庭鹤、特殊群体。其中特殊群体出现的比例很少, 主要是以集群和家庭两种形式活动, 这与越冬期对灰鹤(Alonso et al, 2004)和白头鹤(*Grus monacha*) (Hu et al, 1994)、美洲鹤(*Grus americana*) (Bishop et al, 1981)等的观察结果相同。深入分析表明, 黑颈鹤的家庭群是相对稳定的集群方式, 而多个个体间的集群是一种临时性的不稳定集群, 在日内或不同月份均存在较大变化。通过比较还发现, 越冬季节和繁殖季节黑颈鹤的集群形式基本相同, 繁殖鹤在到达越冬地后仍然偏好于独立活动, 很少参与到亚成集群当中。这种繁殖期和越冬期集群形式相似的现象还见于丹顶鹤(Li & Zhao, 1991; Ma & Li, 2002)。

目前针对动物集群的假说主要有两种。第一种被称为多眼假说(many-eyes hypothesis), 即集群中的个体可以从其他个体中了解周围的安全情况(通过发出警告鸣叫或做出准备逃跑的行为), 这样就可以减少每个个体为了提防天敌而花费的警戒时间, 从而增加了用来觅食的时间(Pulliam, 1973)。第二种称为稀释效应(dilution effect), 即动物个体在群体中减小了自身被捕食的几率, 同时群体御敌也提高了自身的防御能力(Hamilton, 1971; Treisman, 1975)。在纳帕海越冬黑颈鹤夜间多选择湖缘或溪流汇合处、水深在10cm以上、陆生天敌不能穿越的浅水地带, 集较大群体夜栖。这种夜间的集群形式, 可能说明夜间黑颈鹤的防御能力弱, 容易遭到攻击, 加入到大群体中, 有利于及时发现危险并减少自己被捕食的几率, 适合度也就最高。

然而这两种假说均不能很好地解释黑颈鹤昼间形成的两种主要集群形式, 因为按照其理论对于

携带幼鹤(觅食能力低、防御天敌的能力低)的成鹤来讲可能加入大群体适合度更高。而黑颈鹤的家庭鹤在白天不加入集群的原因可能为: 1) 在纳帕海, 黑颈鹤白天的天敌非常少, 当地居民由于宗教信仰的原因, 不会对黑颈鹤造成伤害, 因此, 黑颈鹤无需再通过“稀释效应”来保护自己的后代; 2) 越冬黑颈鹤家庭鹤常具有较强的领域性(Li, 2005; Liu et al, 2005), 通过占有领域, 可以更好的满足家庭鹤的食物需要; 3) 家庭鹤中的成鹤可以减少为保护幼鹤所花的时间, 而在群体中幼鹤更容易受到攻击, 而且随着群体的增大, 被攻击的频率也会增高(Li & Ma, 1992; Alonso & Alonso, 1993; Alonso et al, 1995)。

3.2 集群变化

集群是黑颈鹤在长期的进化过程中形成的应对各种环境的适应机制。由于不同的生活史阶段以及各地区气候、食物以及人为干扰等因素的不同, 使得集群大小可能存在差异。观察发现, 黑颈鹤的平均群体大小在一天内常发生有规律的变化, 夜间栖息时最大, 清晨时黑颈鹤开始前往觅食地活动, 然后逐渐解体成小群分散到保护区各处, 至傍晚外出的黑颈鹤陆续返回夜栖地又重新结成大群。因此, 形成早晨和傍晚两个高峰。这一观察结果与Dao & Chen (2005)在云南大山包、Li & Li (2005)在贵州草海对越冬黑颈鹤的观察结果不同, 可能与黑颈鹤早晚和中午时必须要有沼泽等湿地有关。纳帕海浅水沼泽遍布于整个保护区, 黑颈鹤在各觅食地即可方便的获得其所需的水分和休息地, 因此, 中午不会因为水源地制约而再次结群。而在云南大山包和贵州草海, 黑颈鹤在早间外出觅食一段时间后均需返回沼泽地休息和饮水, 从而在中午休息地形成大的集群。

在不同的越冬时期, 黑颈鹤觅食群的大小亦表现出了明显的差异。在12月份, 觅食群大小有一个明显的增长, 其主要原因是这一时期由于水位下降造成大量动物性食物如泥鳅(*Misgurnus anguillicaudatus*)、鲫鱼(*Carassius carassius*)等在小面积浅水区富集, 于是众多的鹤被吸引到这一地区集中觅食, 从而使得种群大小明显增大。至1月份, 动物性食物基本耗尽, 这一地区已经变得不可利用, 于是觅食群又开始分散。随着时间推移, 黑颈鹤的食物愈来愈少, 这就迫使其必须分散群体, 以减小种内的食物竞争压力。食物的匮乏, 也迫使大量鹤

飞到保护区外的地区觅食。这与Shang (1998) 当高质量的食物资源呈强烈的斑块状分布时, 动物为了更有效地利用这些资源往往会形成较大的群体的观点相吻合。亦说明食物的可利用度以及时空变化对社群大小有着重要的影响 (Shang, 1998)。至4月初迁徙季节来临, 集群迁徙的习性使得各分散群体聚拢, 从而整个群体的集群大小也随之迅速增大。这说明黑颈鹤集群大小是随月份的变化而变化的, 这与Ding (2004) 对朱鹮 (*Nipponia nippon*) 的研究结果相似。

进一步分析表明: 大多数时间家庭鹤是独自活动的, 很少参与到大群当中, 家庭群是在越冬稳定期相对稳定存在的集群方式; 而集群鹤是一种临时性的不稳定集群, 集群鹤的大小变化导致了整个白昼活动群大小的变动。

3.3 家庭解体

在纳帕海的调查结果表明, 黑颈鹤中部种群的大部分家庭解体在迁离越冬地前完成。这与丹顶鹤 (Miho, 1994)、灰鹤 (Alonso et al, 1984) 和白枕鹤 (*Grus vipio*) (Ueta et al, 2001) 的相似, 而与 Ma & Li (2002) 对丹顶鹤家庭解体的阐述有所不

同, 他们认为丹顶鹤的家庭解体是在迁徙到达繁殖地后发生的。据 Wu et al (2007) 在若尔盖湿地的研究发现, 有部分黑颈鹤家庭解体发生在到达繁殖地 1—2 周后。这与 Ueta et al (2001) 对白枕鹤家庭解体的研究结果类似, 其研究对象 (4 个黑颈鹤家庭) 中有 3 只幼鹤在迁徙前期离开亲鹤, 而 1 只幼鹤到达繁殖地后才离开亲鹤。

在越冬后期, 幼鹤离开家庭后便迅速加入集群鹤当中, 这对于缺少了亲鹤保护的幼鹤来讲意义更加重大, 加入群体除了可以躲避天敌、减小被捕食风险以外, 更重要的还在于学习各种复杂的行为及技能, 例如食物辨识、婚舞等, 这些将是其生长发育和社会行为的重要组成部分。另外在社群中生活, 也有助于它们的社会化和建立配偶关系 (Wang & Yan, 2002)。

综上所述, 黑颈鹤的集群大小分别受自身状况 (年龄、繁殖、育幼、家庭组成)、种内关系 (领域)、天气 (温度、雨雪等)、食物 (多度、可利用度) 等多种因素的共同影响, 随时间和季节变动而发生变化, 是对自身、种群和环境条件变化的综合反映。

参考文献:

- Alonso JC, Veiga JP, Alonso JA. 1984. Familienauflo "sung und Abzug aus dem Winterquartier beim Kranich *Grus grus*[J]. *Journal für Ornithologie*, **125**(1): 69-74.
- Alonso JA, Alonso JC. 1993. Age-related differences in time budgets and parental care in wintering Common Cranes[J]. *Auk*, **110**(1): 78-88.
- Alonso JC, Alonso JA, Bautista LM, Munoz-Pulido R. 1995. Patch use in cranes: A field test of optimal foraging predictions[J]. *Anim Beh*, **49**(5): 1367-1379.
- Alonso JC, Bautista LM, Alonso JA. 2004. Family-based territoriality vs flocking in wintering Common Cranes (*Grus grus*) [J]. *J Avi Bio*, **35**: 434-444.
- Bishop MA, Blankinship DR. 1981. Dynamics of subadult flocks of Whooping Cranes Aransas national wildlife refuge, Texas, 1978-1981[A]. In: Lewis JC. Proceedings of the 1981 International Crane Workshop [C]. Tavernier: National Audubon Society, 180-189.
- BirdLife International. 2006. Species factsheet: *Grus nigricollis*. [EB/OL]. <http://www.birdlife.org>
- Dao MB, Chen B. 2005. Wintering habitats of Black-necked cranes at Dashanbao nature reserve [A]. In: Li FS, Yang XJ, Yang F. Status and Conservation of Black-necked Cranes on the Yunnan and Guizhou Plateau, People's Republic of China[C]. Kunming: Yunnan Nationalities Publishing House, 107-109. [道美标, 陈波. 2005. 大山包黑颈鹤越冬期生活习性初步调查. 见: 李凤山, 杨晓君, 杨芳. 云贵高原黑颈鹤的现状及保护. 昆明: 云南民族出版社, 107-109.]
- Ding CQ. 2004. Research on the Crested Ibis [M]. Shanghai: Shanghai Scientific & Technological Education Publishing House. [丁长青. 2004. 朱鹮研究. 上海: 上海科技教育出版社.]
- Hamilton WD. 1971. Geometry of the selfish herd[J]. *J Theor Biol*, **31**: 295-311.
- Hu HX, Xiao HZ, Wang YX, Zhao G, Yuan GL, Zhang L, Wang QZ. 1994. Ecology of the wintering population of Hooded Crane at Lake Longganhu [A]. In: Waterbird Specialist Group of Chinese Ornithological Association. Waterbird Research in China [M]. Shanghai: East China Normal University Press, 30-36. [胡鸿兴, 肖化忠, 王元香, 赵杆, 袁光林, 张鹭, 王庆忠. 1994. 龙感湖白头鹤 (*Grus monacha* Tommick) 越冬种群生态学. 见: 中国鸟类学会水鸟组. 中国水鸟研究. 上海: 华东师范大学出版社, 30-36.]
- Jiang ZG. 2004. Animal Behavior Principles and Species Conservation Methods [M]. Beijing: Science Press. [蒋志刚. 2004. 动物行为原理与物种保护方法. 北京: 科学出版社.]
- Li WF, Zhao HS. 1991. A preliminary study on ecological biology of the Red-crowned Cranes in the Xingkai lake natural protected area [J]. *J Heilongjiang Aug First Land Rec Uni*, **1**: 67-76. [李文发, 赵和生. 1991. 兴凯湖自然保护区丹顶鹤生态生物学初步研究. 黑龙江八一农垦大学学报, **1**: 67-76.]
- Li ZM, Li FS. 2005. Research on the Black-necked Crane [M]. Shanghai: Shanghai Scientific & Technological Education Publishing House. [李筑眉, 李凤山. 2005. 黑颈鹤研究. 上海: 上海科技教育出版社.]
- Li FS, Ma JZ. 1992. Study of time budget, family and flocks' benefit of wintering cranes[J]. *Chinese Wildlife*, **67**(3): 36-41. [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, **67**(3): 36-41.]
- Li FS. 2005. Statue and conservation of Black-necked Cranes [A]. In: Li FS,

- Yang XJ, Yang F. Status and Conservation of Black-necked Cranes on the Yunnan and Guizhou Plateau, People's Republic of China[C]. Kunming: Yunnan Nationalities Publishing House, 44-56. [李凤山. 2005. 黑颈鹤的现状和保护. 见李凤山, 杨晓君, 杨芳. 云贵高原黑颈鹤的现状与保护. 昆明: 云南民族出版社, 44-56.]
- Li FS, Fang SZ, Guan YH. 2005. Preliminary survey on wintering environment of Black-necked Cranes in northeast Yunnan [A]. In: Li FS, Yang XJ, Yang F. Status and Conservation of Black-necked Cranes on the Yunnan and Guizhou Plateau, People's Republic of China[C]. Kunming: Yunnan Nationalities Publishing House, 76-92. [李凤山, 方嗣昭, 管毓和. 2005. 滇东北黑颈鹤越冬栖息地环境初步调查. 见李凤山, 杨晓君, 杨芳. 云贵高原黑颈鹤的现状与保护. 昆明: 云南民族出版社, 76-92.]
- Liu DY, Liu ZT, Qian DR, Tang JS, Wang JH. 1989. Nature Reserves of Yunnan Province [M]. Beijing: Chinese Forestry Publishing House. [刘德隅, 刘中天, 钱德仁, 汤家生, 王建皓. 1989. 云南自然保护区. 中国林业出版社.]
- Liu Q, Zhu JG, Yang XJ, Zhao JL, Yu HZ. 2005. Territorial behavior of a Black-necked Crane family wintering at Napahai Lake, Yunnan [A]. In: Kunming Association for Science and Technology. International Forum on Man and Birds in Harmony[C]. Kunming: Yunnan Science & Technology Press, 73-81. [刘强, 朱建国, 杨晓君, 赵健林, 余红忠. 2005. 一个黑颈鹤家庭的越冬领域行为观察. 见: 昆明市科学技术协会. 人鸟和谐国际论坛. 昆明: 云南科技出版社, 73-81.]
- Ma YQ, Li XM. 2002. Research on the Red-crowned Crane [M]. Shanghai: Shanghai Scientific & Technological Education Publishing House. [马逸清, 李晓民. 2002. 丹顶鹤研究. 上海: 上海科技教育出版社.]
- Miho K. 1994. Family breakup of the Red-crowned Crane *Grus japonensis* at an artificial feeding site in eastern Hokkido, Japan[A]. In: Hiroyoshi Higuchi. The Future of Cranes and Wetlands[C]. Tokyo: Wild Bird Society of Japan Press.
- Pulliam HR. 1973. On the advantages of flocking [J]. *J Theor Biol*, **38**: 419-422.
- Soine PJ. 1981. Roost habitat selection of sandhill cranes in central north Dakata[A]. In: Lewis JC. Proceedings of the 1981 International Crane Workshop [C]. Tavernier: National Audubon Society, 88-94.
- Shang YC. 1998. Behavioral Ecology [M]. Beijing: Peking University Press. [尚玉昌. 1998. 行为生态学. 北京: 北京大学出版社.]
- Treisman M. 1975. Predation and the evolution of gregariousness. I. Models for concealment and evasion[J]. *Anim Beh*, **23**(Nov): 779-800.
- Ueta M, Higuchi H, Ozaki K. 2001. The timing of family break in White-naped Cranes[J]. *Strix*, **19**: 141-148.
- UNEP-WCMC. 2005. Checklist of Herpeto Fauna Listed in the CITES Appendices and in EC Regulation. 10th edition [M]. 338/97.
- Wang QS, Yan CW. 2002. The Cranes, Rails and Bustards of China[M]. Nantou: Fong-Huang Bird Garden.[王岐山, 颜重威. 2002. 中国的鹤、秧鸡和鹑. 国立凤凰谷鸟园.]
- Wang QS, Yang ZF. 2000. Progress of crane research in china [A]. In: Zheng GM, Yan CW. Studies on Chinese Ornithology: Proceedings of the 4th Ornithological Symposium of Mainland & Taiwan, China [C]. Beijing: Chinese Forestry Publishing House, 56-63.[王岐山, 杨兆芬. 2000. 中国鹤类研究进展. 见: 郑光美, 颜重威. 中国鸟类学研究: 第四届海峡两岸鸟类学术研讨会论文集. 北京: 中国林业出版社, 56-63.]
- Wang ZJ, Shu CY. 2002. A Tourist's Guide to Watching Yunnan's Birds [M]. Kunming: Yunnan Science and Technology Press. [王紫江, 苏承业. 2002. 云南观鸟旅游指南. 昆明: 云南科技出版社.]
- Wu ZK, Li ZM, Wang YH, Li RX. 1986. A study on the overwintering ecology of the Black-necked Crane (*Grus nigricollis*) in Caohai [A]. In: Institute of Biology, Guizhou Academy of Sciences. Scientific Survey Reports on the Lake Caohai Guizhou China[C]. Guiyang: Guizhou People's Publishing House, 251-260.[吴至康, 李筑眉, 王有辉, 李若贤. 1986. 草海黑颈鹤越冬生态研究. 见: 贵州科学院生物研究所. 草海科学考察报告. 贵阳: 贵州人民出版社. 251-260.]
- Wu HQ, Yang R, Yang XJ, Zha K, Zhang M. 2005. Population change of Black-necked Cranes in Huaha at Ruergai, Sichuan Province [A]. In: Li FS, Yang XJ, Yang F. Status and Conservation of Black-necked Cranes on the Yunnan and Guizhou Plateau, People's Republic of China[C]. Kunming: Yunnan Nationalities Publishing House, 170-176. [伍和启, 杨荣, 杨晓君, 扎科, 张明. 2005. 黑颈鹤在若尔盖花湖的数量波动. 见: 李凤山, 杨晓君, 杨芳. 2005. 云贵高原黑颈鹤的现状与保护. 昆明: 云南民族出版社, 170-176.]
- Wu HQ. 2007. The Ecology and Migration of Eastern Black-necked Cranes *Grus nigricollis* [D]. Ph.D. thesis, Kunming Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences. [伍和启. 2007. 黑颈鹤 *Grus nigricollis* 东部种群的生态及迁徙研究. 中国科学院昆明动物研究所博士学位论文.]
- Yang TL, Huang HX, Guan YH. 1992. Ecological behavior of Black-necked Crane and Common Crane wintering at Caohai[J]. *Env Pro Sci and Techno*, **2**: 44-49.[杨炯鑫, 黄鹤先, 管毓和. 1992. 草海黑颈鹤和灰鹤越冬期生态行为学的比较研究. 环保科技, **2**: 44-49.]
- Yang F. 2005. Report on a three year survey of Black-necked Cranes on the Yunnan and Guizhou plateau[A]. In: Li FS, Yang XJ, Yang F. Status and Conservation of Black-necked Cranes on the Yunnan and Guizhou Plateau, People's Republic of China [C]. Kunming: Yunnan Nationalities Publishing House, 59-64. [杨芳. 2005. 云贵高原鹤类和大型水禽调查总结. 见: 李凤山, 杨晓君, 杨芳. 云贵高原黑颈鹤的现状与保护. 昆明: 云南民族出版社, 59-64.]
- Yang L. 1990. Analysis of Crane species' distribution and their habitat conservation status in Yunnan[A]. In: Heilongjiang Forestry Department. Research and Conservation of World's Crane Species[C]. Beijing: Chinese Forestry Publishing House, 15-18.[杨岚. 1990. 云南鹤类的分布及栖息地现状的分析. 见: 黑龙江省林业厅. 国际鹤类保护与研究. 北京: 中国林业出版社, 15-18.]
- Yu YQ, Liu WL, Sang J. 1993. Ecological behavior of Black-necked Crane and Common Crane wintering at Caohai[J]. *Zool Res*, **14**(3): 250-251.[余玉群, 刘务林, 桑杰. 1993. 西藏拉萨河上游黑颈鹤越冬生态的初步研究. 动物学研究, **14**(3): 250-251.]