

云南纳帕海越冬黑颈鹤日间行为模式与年龄和集群的关系

王 凯^{1,2}, 杨晓君^{1,*}, 赵健林³, 余红忠³, 闵 龙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 保护办, 云南 香格里拉 674400)

摘要: 2006年10月—2007年5月, 在云南省西北部纳帕海, 采用路线调查结合瞬时扫描行为取样法, 对越冬黑颈鹤(*Grus nigricollis*)种群的时间分配及其与年龄、集群和时间的关系进行了观察。结果说明, 黑颈鹤越冬活动主要是以觅食为主, 占日间时间的(76.81±9.1)%。越冬期间黑颈鹤日间行为的节律性较为明显, 具有适应高寒气候的特点。集群形式对成鹤的行为有着显著影响, 集群和家庭中活动的成鹤在觅食、警戒和争斗中存在显著差异($F_{1,76}=0.27, 0.77, U=279, P=0.001-0.000$)。年龄是影响鹤群行为的因素之一。幼鹤相比成鹤有较多的觅食时间和休息时间, 警戒行为比例较低($F_{1,76}=0.04-2.59, U=188-299, P=0.006-0.000$), 且不受集群形式的影响。随着越冬期间的早、中、晚3个时期的环境变化, 黑颈鹤的时间分配有显著变化($F_{2,36}=4.63-26.54, \chi^2_2=5.29-13.68, P=0.0016-0.000$)。不同越冬地的黑颈鹤行为存在差异。气候、食物资源和人为影响可能是造成这些差异的主要因素。

关键词: 云南; 纳帕海; 黑颈鹤; 时间分配; 活动节律; 年龄; 集群

中图分类号: Q959.7 文献标识码: A 文章编号: 0254-5853-(2009)01-0074-09

Relations of Daily Activity Patterns to Age and Flock of Wintering Black-necked Crane (*Grus nigricollis*) at Napa Lake, Shangri-La in Yunnan

WANG Kai^{1,2}, YANG Xiao-jun^{1,*}, ZHAO Jian-lin³, YU Hong-zhong³, MIN Long³

(1. Kunming Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Kunming Yunnan 650223, China; 2. Graduate University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. Protection Office of Shangri-La Forest Bureau of Yunnan Province, Shangri-La Yunnan 657000, China)

Abstract: From October 2006 to May 2007, daily activity patterns and the relationship between time budget and age, wintering stage, flocking behavior of Black-necked Cranes were studied at Napa Lake Nature Reserve, Shangri-La of Yunnan Province. We compartmentalized the winter season into three stages based on the amount of change the Black-necked Crane habited on Napa Lake Nature Reserve. The statistics from test results show significant differences among different stages in foraging, vigilance, preening, resting, locomotion, aggression, and flying ($F_{2,36}=4.63-26.54, \chi^2_2=5.29-13.68, P=0.0016-0.000$). During the study period, Black-necked cranes devoted most of their daily activity time to foraging, which is about 76.81±9.1%. The percent time spent foraging showed two peaks; one peaking in the middle morning and another higher peak during late afternoon. The postponing of higher foraging peaks is a behavioral adjustment in response to the frigid weather of morning. Adult Black-necked Cranes showed significant differences in foraging, vigilance and aggression between flocks and families ($F_{1,76}=0.27, 0.77, U=279, P=0.001-0.000$), but there were no significant differences in juveniles ($U=735-558, P=0.924-0.062$). Adults foraging in flocks showed an advantage for having more foraging time and less vigilance than family-based units. Juveniles spent more time in foraging and resting compared to adults, with less time in vigilance and aggression contrary. There are differences with wintering behavior between various wintering areas. We explain these activity changes as a consequence of a behavioral adaptation to the local environment changes, while climate and food resources are important factors that affect wintering behavior.

Key words: Yunnan; Napa Lake; Black-necked Crane; Time budget; Behavior rhythm; Age; Flock

收稿日期: 2008-08-25; 接受日期: 2008-12-19

基金项目: 中国科学院西部之光联合学者资助项目; 国家科技支撑计划重要湿地物种资源监测技术与示范课题资助项目; 国际鹤类基金会资助项目

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

第一作者简介: 王凯(1980-), 男, 硕士研究生, 主要从事鸟类行为生态学研究

黑颈鹤 (*Grus nigricollis*) 为国家I级重点保护动物。对黑颈鹤越冬行为的研究, 始见于上世纪80年代, 而越冬期的时间分配研究在近几年才有报道。Li & Ma (1992) 在贵州草海第一次对越冬黑颈鹤的时间分配和领域行为进行了研究和描述, 说明黑颈鹤在越冬期同样具有较强的领域性, 并对集群和领域的利益作了初步探讨; Kong et al (2008) 在云南昭通大山包对越冬黑颈鹤的时间分配及环境因子对其影响进行了分析, 尤其关注了温度对黑颈鹤行为的影响; Canjue et al (2008) 对在西藏越冬的黑颈鹤行为分配也作了简单的报道。上述研究表明东部 (草海和大山包) 和西部 (西藏) 越冬种群的行为模式存在着一定的差别。虽然Zhao et al (2008) 对在云南纳帕海越冬黑颈鹤的行为模式和取食栖息地进行了简单描述, 但系统的时间分配和相关行为生态学研究仍然没有开展。考虑到中部越冬种群与东部和西部越冬种群相比, 有相对较小的种群数量 (Li & Yang, 2005), 了解黑颈鹤中部越冬时间分配及其与环境的关系, 是根据不同越冬种群的特点制定相应保护管理对策的重要依据。

集群是迁徙鸟类越冬时期的主要活动形式。对灰鹤 (*Grus grus*) 的研究表明, 越冬行为模式及其变化是对其越冬地环境和气候的适应 (Alonso & Alonso, 1993)。集群形式对灰鹤行为有着重要的影响 (Alonso et al, 2004), 不同年龄阶段的需求和经验造成了其在行为上的差异 (Aviles & Bednekoff, 2007)。黑颈鹤作为唯一的高原鹤类, 越冬期间有明显的集群行为和不同的集群形式 (Liu et al, 2008), 对黑颈鹤适应越冬生活应该有积极的作用。2005—2006年冬季, 我们在云南纳帕海自然保护区, 对越冬黑颈鹤的日行为模式与年龄及集群的关系进行了观察, 并与东、西部越冬种群的观察结果进行了对比分析, 现将有关结果报道如下。

1 研究地点及方法

1.1 研究地区概况

纳帕海自然保护区 (东经99°37'—99°43', 北纬27°49'—27°55') 位于云南省西北部的迪庆藏族自治州香格里拉县西北部, 距县城2.5 km, 是一处典型的山间盆地, 地势平坦, 海拔3266m。湖盆南北长10km, 东西宽2.3—4.2km (Mu, 2007)。保护区总面积34.35km² (Zhao et al, 2008), 其中近1/2为草甸和耕地, 1/2为湿地。丰水期湖面面积31.5 km², 冬

季湖水大多沿山脚9个天然落水洞泄漏, 大部分湖体成为浅水沼泽, 为黑颈鹤及其他一些水鸟的越冬提供了一个良好的湿地生态环境 (Li & Yang, 2005; Liu et al, 2006)。

1.2 研究方法

1.2.1 调查方法 调查时间从2006年10月9日起至2007年5月10日止。种群数量采用定点观察法统计。清晨在鹤离开夜栖地前 (7:00—8:30), 利用单筒望远镜 (Nikon, 25—56×) 扫描记录每个夜栖地黑颈鹤的种群数量。每周统计1次, 特殊情况如恶劣气候影响观察效果时, 在本周内调整统计时间。

行为数据以样线法和瞬时扫描法 (Martin & Bateson, 1986; Lehner, 1979) 结合。样线环绕纳帕海自然保护区一周, 长 20.3 km。样线两边有效观察范围最远 1 km, 覆盖了黑颈鹤在纳帕海的主要活动区域, 为避免对保护区中间活动鹤的重复记录, 观察中以贯穿保护区中间的河流为界。根据日出、日落以及鹤群飞离和返回夜栖地的时间, 确定每日的取样时间为 7:00—8:30 至 17:30—20:00。每两天调查一次, 遇大雪、大雨和大雾等影响观察的天气时, 向后顺延一天。以单筒望远镜 (Nikon, 25—56×) 观察记录样线两边黑颈鹤的集群大小、结构和行为等。为保证各地点的不同时段均有记录, 每个观察日的起点和方向按顺序轮换。行为学观察采用瞬时扫描法, 对样线中观察到的鹤群连续进行 12 次扫描, 每次扫描均以顺时针方向逐一记录每个个体的行为模式, 取样时间为 30s; 当集群鹤数量大于 10 只, 无法在 30 s 内完成观察记录时, 采取分次统计, 每次以顺时针方向顺次取 10 只, 扫描后再取 10 只的方法, 将每次记录时间控制在 30 s 内, 达到取样间隔时间的统一性。

参照 Li & Ma (1992, 2000) 对黑颈鹤和 Hiroyuki (2004) 对白鹤的行为分类标准, 对黑颈鹤的越冬行为类别按如下记录: 1.警戒: 包括扬头, 扬头行走; 2.觅食: 包括摄食、搜寻及处理食物; 3.理羽: 包括啄理羽毛、涂脂; 4.行走: 即平头行走; 5.休息: 包括卧地、睡觉及缩头站立不动; 6.鸣叫: 争斗性鸣叫、警戒性鸣叫; 7.争斗: 包括啄击、仪式化威胁、打斗及驱赶行为、躲避攻击和逃遁; 8.飞行: 包括转换觅食地的飞行及飞行巡视; 9.其他行为: 包括饮水、起舞、洗浴等行为。

黑颈鹤主要以集群和家庭两种形式活动。我们

将以家庭为单位独立活动的鹤群定义为家庭鹤, 实际观察中有 2 只成鹤、2 只成鹤带幼鹤 (1—2 只) 的家庭鹤结构; 大于一个家庭组成共同活动的鹤群为集群鹤。Li & Ma (1992) 在草海的研究中分群的尺度为个体间相距 200 m, 但纳帕海保护区内鹤群活动密度较大, 群间的距离比较小。我们把群间距离在 100 m 范围内活动的个体, 划归为一个单独活动群。

根据越冬灰鹤领域家庭很少更换家庭领域 (Alonso et al, 2004) 的结果, 我们把具有同一组成 (两成一幼、两成两幼或成对成鹤) 的家庭在一定地域内长期 (>3 个月) 活动, 并能观察到明显领域行为的家庭定义为具有稳定领域的家庭鹤。

1.2.2 数据分析 由于单个完整的样线记录中不能保证全天各个时段都能有均衡的记录, 我们以两个样线行走方向相反的完整工作日为一周期。整个越冬季中, 共进行有效调查 78 天, 有效周期 39 个, 共观察 2 683 个群体, 13 533 只次, 统计行为 162 396 次。数据处理时, 以每个群体的行为时间分配作为一个独立的数据样本, 群体的行为时间分配以 12 次扫描记录中各行所占的比例计算, 每一个周期的行为时间分配, 以该周期中各群体时间分配比例的平均数计算。整个越冬期的时间分配, 以各个周期的平均数计算。我们以每周期中各个日时间段的平均值来统计分析日节律的变化。

所有数据分析均在 SPSS for windows 11.0 软件中进行。通过 Kolmogorov-Smirnov 检验行为数据是否符合正态分布。对符合正态分布的数据者, 用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 检验 (方差齐性, Homogeneity-of-variance 检验) 或 *T* 检验 (*T*-test); 不符正态分布的数据, 采用 Kruskal-Wallis *H* 或 Mann-Whitney *U*-test 的非参数检验 (Alonso & Alonso, 1993; Siegel & Castellan, 1988)。

2 结果

2.1 越冬时间和越冬时期的划分

据观察记录, 自 2006 年 10 月 17 日首批越冬黑颈鹤迁飞到达纳帕海, 至 2007 年 5 月 20 日最后一只黑颈鹤北迁离开纳帕海为止, 黑颈鹤越冬种群在纳帕海共计停留 215 天。成鹤的数量呈现出越冬早期和晚期较高的双峰型, 幼鹤数量除早期的增长和最后的减少之外, 整个越冬季数量比较稳定 (图 1)。

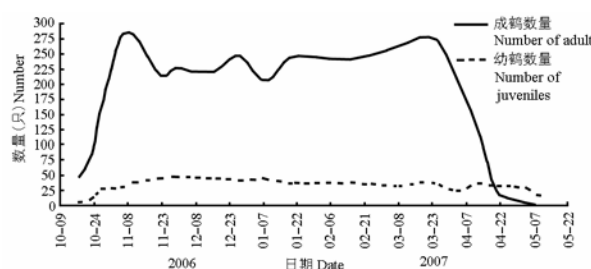


图 1 2006/2007 年越冬时期纳帕海黑颈鹤种群的数量变化
Fig. 1 Number of wintering Black-necked Cranes at Napa Lake, Yunnan, China in the winter of 2006/2007

根据在夜栖地统计的越冬黑颈鹤数量变化, 将黑颈鹤在纳帕海越冬的季节分为 3 个时期:

早期 (10—11 月): 2006-10-19—2006-11-19。黑颈鹤从繁殖地迁飞而来, 鹤群数量迅速上升、达到最大值 (320 只), 之后随着部分鹤群向外迁飞, 鹤群数量下降, 至一个稳定水平。

中期 (12—2 月): 2006-11-20—2007-02-30。此时期为在纳帕海越冬黑颈鹤种群数量的稳定时期, 此时鹤群的数量保持在一个较平稳的水平, 约为维持在 260—280 只之间。

晚期 (3—4 月): 2007-03-01—2007-04-20。进入春季后, 天气渐暖, 黑颈鹤越冬种群准备回迁至繁殖地, 在其他地方越冬的黑颈鹤再次在纳帕海聚集, 使纳帕海黑颈鹤的种群数量再次上升。迁飞期到来之后, 随着鹤群的迁离而导致鹤群数量的迅速下降, 到成鹤的 90% 以上已经飞离为止。

2.2 日间节律

黑颈鹤日间的活动具有明显的节律性, 觅食行为在日间活动中呈双峰型, 有早晚两个觅食高峰期, 分别出现于 10:00—12:00 和 14:00—19:00, 觅食晚高峰持续时间长、觅食强度高, 在 18:00 时段觅食比例达到了最高峰, 为 80.57%。理羽的最高峰出现在早上 7:00—8:00, 下午 13:00 时段有一小高峰。走动和休息行为中午高峰比较明显, 均出现在下午 13:00 觅食低谷时期, 另外休息行为在早 7:00 及走动行为在晚 19:00 各有一个高峰 (图 2)。警戒及其余各种行为在日时间段中无显著变化 ($\chi^2_{11}=19.61-12.97$, $P=0.051-0.627$)。从 7:00—20:00, 不同时间段 (1h) 间鹤群的觅食 ($\chi^2_{11}=32.05$, $P=0.000<0.001$); 理羽 ($\chi^2_{11}=33.3$, $P=0.000<0.001$); 走动 ($\chi^2_{11}=18.44$, $P=0.048<0.05$) 行为存在着明显变化。

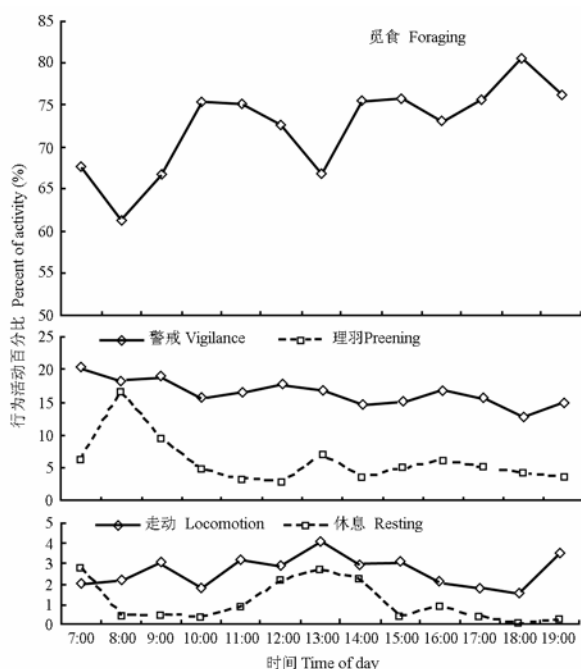


图 2 纳帕海越冬黑颈鹤主要行为活动日节律
Fig. 2 Diurnal rhythm of the wintering Black-necked Crane at Napa Lake, Yunnan, China

2.3 时间分配

越冬期黑颈鹤的主要时间用在觅食, 为 $(76.81 \pm 9.1)\%$; 其次是警戒, 为 $(11.84 \pm 5.6)\%$; 两种行为共占 88.65% 。接下来是理羽 $(5.18 \pm 4.2)\%$ 和走动 $(3.37 \pm 2.25)\%$, 而休息 $(1.32 \pm 1.7)\%$ 、飞行 $(0.59 \pm 0.89)\%$ 、鸣叫 $(0.41 \pm 0.63)\%$ 、争斗 $(0.22 \pm 0.30)\%$ 和其他 $(0.22 \pm 0.47)\%$ 所占比例较少。

2.4 行为时间分配的时期变化

在越冬期的早、中、晚 3 个时段间, 黑颈鹤的觅食 ($F_{2,36}=14.12, P=0.000$)、警戒 ($F_{2,36}=4.63, P=0.016$)、走动 ($F_{2,36}=26.54, P=0.000$)、休息 ($\chi^2_2=13.68, P=0.001$)、鸣叫 ($\chi^2_2=9.11, P=0.011$)、争斗 ($\chi^2_2=8.93, P=0.012$) 和飞行 ($\chi^2_2=12.92, P=0.002$) 行为有显著性差异, 理羽 ($F_{2,36}=2.48, P=0.098$) 和其他 ($\chi^2_2=5.29, P=0.071$) 行为无显著性差异; 进一步分析表明, 早晚两个时期, 黑颈鹤行为模式比较相似, 两个时期黑颈鹤在觅食、走动、休息、争斗行为中均无显著差异。而越冬中期的黑颈鹤行为模式跟早、晚两个时期中的行为模式差别比较大 (表 1)。

2.5 集群形式

纳帕海越冬黑颈鹤的活动形式主要有集群和家庭两种。只见到过 2 次独鹤, 在此不作讨论。在

观察到的 13533 只次黑颈鹤中, 集群鹤占 58.73% , 家庭鹤占 41.27% 。未繁殖成功的成鹤或亚成鹤倾向于选择集群活动, 81.20% 的个体在集群中活动, 18.80% 的个体以家庭形式活动。相反, 携带有幼鹤越冬的哺育家庭则更倾向于以家庭形式单独活动, 66.50% 的哺育家庭以家庭形式单独活动, 33.50% 以集群形式活动。

集群方式对越冬行为有着重要影响。集群中的成鹤用于觅食和争斗行为的时间比例较家庭中的成鹤多 ($F_{1,76}=0.27, P=0.001$; $U=279, P=0.000$), 用于警戒的时间较少 ($F_{1,76}=0.77, P=0.000$), 其余的行为比例较相似, 无显著差别 (表 2)。集群与家庭中的幼鹤, 其各种主要的行为均无显著差异 ($U=735-558, P=0.924-0.062$), 说明集群方式对幼鹤行为并不产生影响。

家庭鹤在越冬期间具有较强的领域性, 能观察到明显的领域行为。在观察到的 1983 个群次的家庭鹤中, 平均每天有 25 ± 13 ($n=78$) 个家庭, 其中有 12 个带幼鹤家庭和 2 个成对成鹤家庭长期维持着稳定的家庭领域, 占家庭鹤的 56% 。在观察到的 700 群次的集群鹤活动中, 没有发现明显的领域行为。

2.6 成幼鹤时间分配差异

因为幼鹤的行为不受集群方式的影响, 所以不考虑幼鹤的集群方式。结果显示: 幼鹤有较高的觅食时间, 相似于集群鹤中的成鹤, 较低的争斗时间比例, 相似于家庭鹤中的成鹤; 同时相对所有的成鹤, 幼鹤拥有更多的休息和走动的时间, 较少的警戒、理羽和鸣叫行为的时间 ($F_{1,76}=0.0-2.59, U=188-299, P=0.006-0.000$) (表 2)。

3 讨论

3.1 高原越冬黑颈鹤行为模式特点

黑颈鹤是唯一一种越冬和繁殖均在高海拔地区的鹤类, 其行为因适应高海拔环境而具有其自身的特点。高的觅食时间比例和傍晚更高的觅食强度, 是黑颈鹤适应于高原越冬环境的两个主要行为特点, 体现了越冬黑颈鹤对高寒环境的行为适应。黑颈鹤在越冬期间的觅食时间比例明显高于灰鹤 (*Grus grus*) (Alonso & Alonso, 1992, 1993; Alonso et al, 2004)、丹顶鹤 (*Grus japonensis*) (Lü & Chen, 2006)、白头鹤 (*Grus monacha*) (Eguchi et al, 1987)。这可能与黑颈鹤越冬地海拔高, 气候寒冷有关。在

表 1 越冬期各时间段黑颈鹤活动的时间分配
Tab. 1 Time budget of wintering Black-necked Crane in different stages (Values are means±SD)

行为 Behavior	时间分配 Activity budget (%)				统计检验 Statistics test F/U 值和 P 值					
	早期 Early stage n=7	中期 Middle stage n=22	晚期 Late stage n=10		早期 Early stage / 中期 Middle stage	早期 Early stage / 晚期 Late stage	早期 Early stage / 晚期 Late stage	中期 Middle stage / 晚期 Late stage	中期 Middle stage / 晚期 Late stage	中期 Middle stage / 晚期 Late stage
觅食 Foraging	69.90±5.2	76.82±3.7	67.55±6.7	One-way ANOVA	$F_{1,27}=14.99$	$P=0.001^{***}$	$F_{1,15}=0.58$	$P=0.455$	$F_{1,30}=25.16$	$P=0.000^{***}$
警戒 Vigilance	17.63±3.4	14.82±1.9	17.12±3.0		$F_{1,27}=7.43$	$P=0.011^*$	$F_{1,15}=0.10$	$P=0.752$	$F_{1,30}=6.48$	$P=0.016^*$
理羽 Preening	4.95±3.0	5.43±2.2	7.50±3.4		$F_{1,27}=0.21$	$P=0.651$	$F_{1,15}=2.50$	$P=0.135$	$F_{1,30}=4.19$	$P=0.050$
走动 Ambulation	3.52±1.3	1.65±0.9	4.58±1.3		$F_{1,27}=17.53$	$P=0.000^{***}$	$F_{1,15}=2.63$	$P=0.125$	$F_{1,30}=54.93$	$P=0.000^{***}$
休息 Resting	1.93±1.2	0.40±0.6	1.29±0.4	Mann-/ Whitney U-test	$U=13.00$	$P=0.001^{**}$	$U=23.00$	$P=0.242$	$U=49.00$	$P=0.012^*$
鸣叫 Call	1.38±0.8	0.40±0.3	0.34±0.3		$U=21.00$	$P=0.004^{**}$	$U=9.00$	$P=0.011^*$	$U=101.00$	$P=0.714$
争斗 Aggression	0.31±0.2	0.13±0.1	0.25±0.1		$U=37.00$	$P=0.044^*$	$U=32.00$	$P=0.770$	$U=44.00$	$P=0.007^{**}$
飞行 Flying	0.84±0.83	0.34±0.3	1.12±0.4		$U=55.00$	$P=0.27$	$U=23.00$	$P=0.242$	$U=18.00$	$P=0.000^{***}$
其他 Others	0.16±0.15	0.13±0.12	0.41±0.37		$U=71.00$	$P=0.76$	$U=19.00$	$P=0.118$	$U=55.00$	$P=0.025^*$

* $P<0.05$; ** $P<0.01$; *** $P<0.001$. n=Sample size.

表 2 越冬期黑颈鹤不同集群形式中成鹤和幼鹤活动的时间分配
Tab. 2 The time budget of wintering Black-necked Crane of different flocks and age (Values are means±SD)

行为 Behavior	时间分配 Activity budget (%)				统计检验 Statistics test F/U 值和 P 值					
	集群鹤 (成鹤) Adults in flocks n=39	家庭鹤 (成鹤) Adults in families n=39	幼鹤 Juvenile n=39		集群鹤(成鹤) Flocks (Adults)/ 家庭鹤(成鹤) Families (Adults)	集群鹤(成鹤) Flocks (Adults)/ 幼鹤 Juvenile	集群鹤(成鹤) Flocks (Adults)/ 幼鹤 Juvenile	家庭鹤(成鹤) Families (Adults)/ 幼鹤 Juvenile	家庭鹤(成鹤) Families (Adults)/ 幼鹤 Juvenile	家庭鹤(成鹤) Families (Adults)/ 幼鹤 Juvenile
觅食 Foraging	77.96±8.5	71.35±8.2	81.12±7.9	T-test	$F_{1,76}=0.27$	$P=0.001^{**}$	$F_{1,76}=0.58$	$P=0.094$	$F_{1,76}=0.048$	$P=0.000^{***}$
警戒 Vigilance	11.74±3.5	17.05±4.3	6.7±3.0		$F_{1,76}=0.77$	$P=0.000^{***}$	$F_{1,76}=0.59$	$P=0.000^{***}$	$F_{1,76}=2.59$	$P=0.000^{***}$
理羽 Preening	4.96±3.7	6.43±5.1	4.17±3.4		$F_{1,76}=0.66$	$P=0.15$	$F_{1,76}=0.36$	$P=0.331$	$F_{1,76}=1.67$	$P=0.024^*$
走动 Ambulation	3.03±2.2	2.66±2.0	4.44±2.1		$F_{1,76}=0.09$	$P=0.44$	$F_{1,76}=0.04^*$	$P=0.006^{**}$	$F_{1,76}=0.16$	$P=0.000^{***}$
休息 Resting	0.65±1.4	0.86±1.2	2.44±1.8	Mann-/ Whitney U-test	$U=704$	$P=0.572$	$U=188$	$P=0.000^{***}$	$U=294$	$P=0.000^{***}$
鸣叫 Call	0.59±0.63	0.63±0.77	0.02±0.12		$U=727$	$P=0.740$	$U=285$	$P=0.000^{***}$	$U=220$	$P=0.000^{***}$
争斗 Aggression	0.46±0.38	0.10±0.2	0.11±0.2		$U=279$	$P=0.000^{***}$	$U=214$	$P=0.000^{***}$	$U=738$	$P=0.799$
飞行 Flying	0.43±0.58	0.59±0.84	0.74±1.1		$U=709$	$P=0.605$	$U=701$	$P=0.549$	$U=744$	$P=0.868$
其它 Others	0.16±0.23	0.30±0.6.8	0.21±0.37		$U=704$	$P=0.57$	$U=726$	$P=0.729$	$U=677$	$P=0.393$

* $P<0.05$; ** $P<0.01$; *** $P<0.001$. n=Sample size.

高寒气候下个体能量消耗较大，黑颈鹤通过提高觅食时间来获得更多的食物，实现对高寒环境的适应。

从日间行为的节律性来看，黑颈鹤觅食行为呈早晚双峰型的日节律。这种早晚的觅食高峰，是动物对夜间长时间不能觅食的一种行为调整和生理

需要 (MacMillen, 1990)。黑颈鹤夜间不能进食, 尤其在严寒的夜晚, 消耗了大量的能量之后, 早上需要尽快地大量补充食物, 形成早间觅食行为的高峰; 傍晚在入夜之前, 再次提高觅食为晚间的消耗准备充足的食物; 中午的休息高峰和觅食行为低谷的出现可能与中午植食性鸟类对水的需求有关 (MacMillen, 1990)。黑颈鹤在越冬期中植物性食物所占比例很大 (Li et al, 1997), 所以在中午时段黑颈鹤往往会减少觅食活动, 而移动到有水源的地方补充水分和休息, 因此出现休息和走动行为的高峰。纳帕海越冬黑颈鹤觅食行为的傍晚高峰高于早间高峰, 一方面可能与储存夜晚所需的能量有关, 另一方面也体现了纳帕海气候环境的特点。纳帕海冬季的气温低, 而日温差大, 早晚气温最低可达 -15°C , 中午气温在 5°C 左右。在早上 7:00—8:00 间, 鹤群开始离开夜栖地时气温一般在 -5°C 以下。在极度严寒的气候条件下, 温度是影响日间行为节律变化的重要因素 (Gjerde & Wegge, 1987)。为了避免在早间低温中觅食的更大能量消耗, 黑颈鹤把白天主要的活动高峰期延后到气温比较温暖、食物可获得性更高的下午。这种下午觅食活动高于上午的现象, 是对高寒越冬环境的行为调整, 在严寒地区越冬的松鸡类中普遍存在 (Gjerde & Wegge, 1987)。同时, 在早间的低温下, 冻结的湿地也是影响黑颈鹤觅食行为的重要因素。

3.2 不同时期环境因素对黑颈鹤越冬行为的影响

纳帕海黑颈鹤在不同越冬时期, 日活动行为时间分配的变化与越冬黑颈鹤的种群数量、气候和环境条件的变化等因素有密切关系。越冬早期纳帕海气候温暖, 食物资源丰富, 鹤群往往形成较大的集群。这时, 鹤群能在相对较少的觅食时间中满足能量上的需要, 这样有了较多其他活动的时间; 同时高密度的集群活动增加了鹤群的争斗 (Alonso & Alonso, 1993; Alonso et al, 2004)。一个月后, 大部分集中的食物资源已经被消耗殆尽, 部分鹤群飞离纳帕海, 再次飞往其他越冬地越冬, 鹤群数量下降, 进入越冬中期。中期食物资源远不如早期丰富, 鹤群主要以家庭形式分散在各地觅食。这时鹤群主要以家庭形式活动, 并且建立了一定的领域。越冬中期留在纳帕海越冬的鹤群的数量相对较小, 鹤群结构比较稳定, 争斗行为减少, 更多的时间用于觅食。同时越冬中期大量的降雪和早晚低温气候下冰冻的水面, 严重影响了黑颈鹤的觅食。在食物贫乏、

气候恶劣的条件下, 黑颈鹤尽量减少争斗等不必要行为的发生, 最大的提高了觅食的时间, 保证足够食物的摄取。所以, 越冬中期黑颈鹤觅食行为的时间比例最高, 而其余几种行为的时间比例均低于越冬早期和晚期。越冬晚期, 天气回暖, 当地青稞的播种给鹤群带来了丰富和集中的食物资源, 鹤群再次以集群活动为主, 多集中在农地觅食。此时鹤群的数量、气候和食物条件, 均与早期相似。行为上也相似, 除鸣叫行为外, 其他行为均无显著差别。鸣叫行为, 在早期最高的原因, 可能是与领域的建立有关。鸣叫行为是维护家庭领域的重要行为 (Liu et al, 2006), 越冬早期一些繁殖家庭开始建立自己的家庭领域, 鸣叫行为最高。飞行在晚期显著高于中期, 反映了晚期鹤群的迁飞行为及其相关的飞行准备活动。

黑颈鹤越冬行为中期和早晚两期明显分化的现象, 不同于越冬灰鹤觅食和警戒行为从早期到晚期的单向变化。灰鹤在越冬早期的觅食比例最高, 在恢复因迁徙所消耗的大量体力后, 逐渐较少了觅食的时间, 越冬晚期的觅食时间最少; 警戒行为则与之相反 (Alonso & Alonso, 1993)。灰鹤的这种行为变化特点是由于当地充足食物供给条件下形成的。越冬的黑颈鹤为适应高海拔地区的寒冷气候及食物资源相对贫乏的自然环境, 在越冬中期需要更多的觅食时间; 越冬早期和后期气候相对温暖、食物丰富, 觅食时间则较少。这反映了黑颈鹤应对高原环境不同时期变化的行为调整特点。

3.3 集群形式和领域

集群形式对黑颈鹤的行为有着重要的影响。集群鹤相对于家庭鹤拥有更多的觅食时间。集群中的多个个体可共同分担警戒任务, 使单个个体减少警戒的时间 (Caraco, 1979; Aviles & Bednekoff, 2007), 从而增加个体的觅食时间。相反, 家庭鹤花费了较多的警戒时间减少了一定的觅食时间, 但稳定的家域为幼鹤提供了更稳定的生长环境。

集群鹤倾向于食物资源集中的地域集群觅食, 消耗完该地域的食物后再转移到其他地方觅食, 没有固定的觅食场所, 也不存在领域。集群鹤的觅食只是对丰富食物的追求, 缺乏对长期食物资源可获得性的管理或计划, 存在很大的投机性。当栖息地食物资源发生变化, 不再有足够的食物供应时, 成鹤能再次或多次迁徙, 寻找到另一适合的栖息地, 但对于幼鹤来说再次迁徙的体力消耗将有可能大

大降低其生存的几率。家庭鹤具有较强的领域性,在警戒其他动物捕食威胁的同时,还需注意防范其他鹤入侵其领域,因此增加了警戒时间,减少了在觅食时间上的投入。但家庭鹤所建立的家庭领域中栖息地环境多样性高、具有稳定的水源和食物资源(Alonso et al, 2004)。这种稳定领域中所拥有的可掌握和持续利用的稳定食物资源,为家庭鹤特别是幼鹤的成功越冬提供了稳定的保证。另外,集群中的高争斗性对幼鹤也是很不利。研究表明,具有领域的繁殖家庭其幼鹤的成活率要明显高于集群中的幼鹤(Alonso et al, 2004),这是家庭鹤选择建立家庭领域的最终目的。为了更大帮助幼鹤的成长、最大提高其后代的生存机会,家庭中的成鹤承担了更多的保护和抚育的任务,减少了觅食和休息的时间。而在无幼鹤可哺育的年间,往年具有领域的成鹤转而选择集群活动(Alonso et al, 2004)。可见,集群活动对于非繁殖的成鹤来说是有优势的,家庭活动的优势主要体现在为有利于幼鹤的成长。

纳帕海为季节性湖泊湿地,冬季降水少,水体在排水的作用下不断减少,大片湖泊水面逐渐成为浅水沼泽,为黑颈鹤提供了理想的觅食场所,但随着水位的持续下降,原有的觅食场所干枯,而又产生了新的浅水沼泽,造成黑颈鹤觅食地的不稳定变化,在一定程度上加大了集群活动的越冬风险,在这种环境下为了保证幼鹤成功越冬,带有幼鹤的哺育家庭更倾向于在少数有稳定水源供给的栖息地建立家庭领域。同时有限的稳定栖息地资源也是限制黑颈鹤家庭建立家庭领域的重要因素。这可能是纳帕海有 41.27%越冬黑颈鹤、66.50%的哺育家庭选择家庭活动的主要原因。

幼鹤的成功越冬是保证黑颈鹤种群增长的关键。越冬时期哺育家庭的领域又是保证幼鹤成功越冬的重要因素。家庭领域的建立需要足够的多样性栖息地环境和食物资源。片断化、单一化的栖息地将丧失黑颈鹤越冬的栖息地多样性和利用性,严重影响家庭领域的建立。保持和恢复多样性的栖息地资源和保证栖息地水源的供给是增加可用性家庭领域环境的关键,也是保证幼鹤成长和种群稳定增长的重要因素。随着纳帕海自然保护区周边居民对经济增长的需求,在黑颈鹤越冬栖息地内大量放养家畜,破坏了纳帕海湿地的多样性,致使湿地环境不断退化、水源枯竭,这将是维持纳帕海黑颈鹤种群增长面临的最大问题。

3.4 幼鹤行为时间分配特点

年龄因素对黑颈鹤的越冬行为有着显著影响。幼鹤行为与成鹤不同,不受集群方式的影响。幼鹤拥有相似于集群鹤的高觅食时间和相似于家庭鹤的低争斗行为;同时幼鹤的警戒行为只有成鹤的一半,而有着高于成鹤近一倍的休息时间。幼鹤更多的时间用来觅食,一方面是幼鹤生长的需要,另一方面与幼鹤觅食经验相对缺乏,取食效率较低有关。因此,投入更多的时间来觅食也是幼鹤成功越冬的保证。同时,充足的休息时间是幼鹤快速成长的有利条件。幼鹤在其身体尚未发育完全的情况下,需要在越冬期的短短几个月的时间内做好来年春季单独活动的准备,这使得其最迫切的任务就是更快地强壮和成熟起来。在观察中发现,幼鹤觅食时经常在两成鹤之间走动,向成鹤乞食,这也是幼鹤有着比较高的走动行为的原因。

3.5 黑颈鹤不同越冬种群的比较

不同越冬种群间的时间分配存在差异,纳帕海越冬黑颈鹤觅食和社群行为的时间比例,均高于西藏、贵州草海和云南大山包,而警戒行为则低于其他越冬种群(表 3)。几个越冬地黑颈鹤行为的差异可能是气候和栖息地类型及食物资源的不同而产生的。纳帕海虽然海拔高度低于西藏,但西藏黑颈鹤越冬地为河谷地带,气温反而略高于纳帕海。大山包和草海海拔相对较低,冬季也相对温暖(表 4)。纳帕海冬季相对寒冷的气候可能是造成该地越冬黑颈鹤觅食时间比例较高的原因之一。食物资源也是影响鸟类取食时间的因素(Enoksson, 1990)。农地是黑颈鹤越冬时期的重要食物来源,粗放的耕作方式使农田中残留的大量谷物,为越冬的黑颈鹤提供了丰富的食物(Canjue et al, 2008)。纳帕海农地面积小,越冬黑颈鹤对农地的利用最低,可能是其觅食时间比例高的另一主要原因。大山包自然保护区对黑颈鹤的人工投食(Kong et al, 2008b),在一定程度上增加了黑颈鹤食物的丰富度,减少了觅食时间。警戒行为与人为干扰有一定的关系,纳帕海黑颈鹤主要在沼泽湿地中活动,人为活动干扰相对少,警戒压力较小,因此具有较低的警戒行为比例。鹤群密度对社群行为的重要影响,不同栖息地中黑颈鹤的社群行为与各地的种群密度(表 3)成正相关($r=0.948$, $P=0.026$, $n=4$)。

从不同越冬地黑颈鹤越冬行为的比较中可以看出,气温和食物资源是影响黑颈鹤越冬行为的两

个主要因素，种群密度也对其时间分配有一定的影响。因此，进一步证明了个体的时间分配是其在环境和自身能量需求的反映（Caraco, 1979），各种行为活动的时间分配既是动物适应当地环境条件的自然选择结果，也是影响动物活动的全部因素综合作用表现（Yang et al, 1995）的结果。

表 3 不同越冬地黑颈鹤的行为时间分配和种群密度
Tab. 3 Time budget and population density of wintering Black-necked Crane at different winter habitats

越冬地 Wintering habitat	行为时间分配比例 Time budget(%)					种群密度 ⁴ (只/km ²) Population density
	觅食 ¹ Foraging	警戒 Vigilance	休整 ² Maintenance	走动 Ambulation	社群 ³ Society	
纳帕海 Napa lake	76.81	11.84	6.50	3.37	0.63	8.15
西藏澎波河谷 Tibet ^a	73.00	14.00	6.20	5.60	0.40	5.39
大山包 Dashanbao ^b	63.43	18.75	10.32	4.90	0.36	4.68
草海 Caihai ^c	75.81	14.55	6.71	2.55	0.30	2.13

¹ 觅食行为包括：取食和搜寻行为；² 休整包括：理羽和休息行为；³ 社群行为定义参照 Li & Ma (1992)；⁴ 种群密度=保护区种群数量(N)/保护区面积(S)。
^a 西藏相关数据来自 Bishop & Tsamchu (2005), Canjue et al (2008)；^b 大山包相关数据来自 Kong et al (2008b)；^c 草海相关数据来自 Li & Ma(1992), Li &Li (2005)。
¹ Foraging include feeding and searching; ² Maintenance include preening and resting; ³ Society's definition see Li & Ma (1992).
⁴ Population density=N/S, N means the Population of study area, S means the acreage of study area.
^a Data of Tibet come from Bishop & Tsamchu (2005), Canjue et al (2008)；^b Data of Dashanbao come from Kong et al (2008b); ^c Data of Caohai come from Li & Ma(1992), Li &Li (2005).

表 4 黑颈鹤三大种群越冬地气候和栖息地选择
Tab. 4 Climate and habitat selection of different Black-necked Crane's wintering areas

越冬地 Wintering habitat	海拔 Altitude (m)	1 月均温 Average temperature of January (°C)	栖息地选择比例 Habitat selection %		
			湿地 Wetland	农地 Farmland	草地 Grassland
纳帕海 Napa lake ^a	3 260	-3.8	53.10	18.01	28.89
西藏澎波河谷 Tibet ^b	3 750—3 950	0.2—-5	11.53	77.5	10.95
大山包 Dashanbao ^c	3 000—3 200	-1	47.65	39.98	12.37
草海 Caohai ^d	2 170	1.9	66.45	26.37	7.15

^a 纳帕海气温来自 Mu (2007); ^b 西藏相关数据来自 Li &Li (2005), Canjue et al (2008); ^c 大山包相关数据来自 Kong et al (2008a, 2008b); ^d 草海相关数据来自 Li & Ma (1992), Li &Li (2005).
^a Temperature of Napa lake come from Mu (2007); ^b Data of Tibet come from Li &Li (2005), Canjue et al (2008);
^c Data of Dashanbao come from Kong et al (2008a, 2008b);^d Data of Caohai come from Li & Ma (1992), Li &Li (2005).

参考文献:

Alonso JC, Alonso JA. 1992. Daily activity and intake rate patterns of wintering common cranes (*Grus grus*) [J]. *Ardea*, **80**: 343-351.

Alonso JA, Alonso JC. 1993. Age-related differences in time budgets and parental care in wintering common cranes [J]. *Auk*, **110**: 78-88.

Alonso JC, Bautista LM, Alonso JA. 2004. Family-based territoriality vs flocking in wintering common cranes (*Grus grus*) [J]. *Journal of Avian Biology*, **35**: 434-444.

Aviles JM, Bednekoﬀ PA. 2007. How do vigilance and feeding by common cranes *Grus grus* depend on age, habitat, and flock size? [J]. *J Avian Biol*, **38**: 690-697

Bishop MA, Tsamchu D. 2005. History and influence of a nature reserve on a local population of wintering Black-necked Cranes in Tibet [A]. In: Wang QS, FS. Crane Research in China [M]: Yunnan Education Publishing House, 19-25.[Mary Anne Bishop, 仓决卓玛. 2005. 西藏一个黑颈鹤自然保护区的历史及其对当地黑颈鹤越冬种群的影响. 见: 王岐山, 李凤山. 中国鹤类研究. 昆明: 云南教育出版社, 155-160.]

Canjue ZM, YL, Li JC. 2008. Time budget in daytime of Black-necked Cranes in wintering period in Tibet [J]. *Chinese Wildlife*, **29**(1): 15-20.[仓决卓玛, 杨 乐, 李建川. 2008. 西藏黑颈鹤越冬期昼间行为的时间分配. 野生动物, **29**(1): 15-20.]

Caraco T. 1979. Time budget and group size: a theory [J]. *Ecology*, **60**(3): 611-617.

Eguchi K, Nagata H, Takeish M, Henmi Y, Takatsuka M.1987. Foraging and time budget of the Hooded Cranes in a wintering area at Yashiro, Japan [A]. In: International Crane Foundation.Proceedings 1987 International Crane Workshop [C]. Wisconsin, USA: Karaboo, 305-310.

Enoksson B. 1990. Time budgets of Nuthatches *Sitta europaea* with supplementary food [J]. *Ibis*, **132**: 575-583.

Gjerde I, Wegge P. 1987. Activity patterns of Capercaillie, *Tetrao urogallus*, during winter [J]. *Holarct.Ecol*, **10**: 286-293.

Hiroyuki Masatomi. 2004. Individual (non-social) behavioral acts of hooded cranes *Grus monacha* wintering in Izumi, Japan [J]. *J Ethol*, **22**: 69-83.

- Kong DJ. 2008. Studies on wintering behavior and conservation of Black-necked Cranes *Grus nigricollis* at Dashanbao, Yunnan, China[D]. Master thesis, Graduate University of Chinese Academy of Sciences.[孔德军. 2008. 云南大山包黑颈鹤(*Grus nigricollis*)越冬行为和保护研究. 中国科学院研究生院.]
- Kong DJ, Yang XJ, Zhong XY, Dao MB, Zhu Y. 2008. Diurnal Time budget and behavior rhythm of wintering Black-necked Crane (*Grus nigricollis*) at Dashanbao in Yunnan [J]. *Zool Res*, **29**(2): 195-202.[孔德军, 杨晓君, 钟兴耀, 道美标, 朱 勇. 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.]
- Lehner PN. 1979. Handbook of Ethological Methods [M]. New York & London: Garland STPM, 108-127.
- Li F, Wang QX, Lu S, Cai YJ. 2007. Time budget and activity rhythm of Siberian Crane during day at stopover site in spring in Zhalong wetland [J]. *Chinese Journal of Zoology*, **42**(3): 68-72.[李 枫, 汪青雄, 卢珊, 蔡勇军. 2007. 扎龙湿地白鹤春季停歇地昼间行为时间分配及活动规律. 动物学杂志, **42**(3): 68-72.]
- Li FS, Ma JZ. 1992. Wintering time budget and benefit study between family and group Black-necked Cranes [J]. *Chinese Wildlife*, **3**: 36-41, 29.[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, 29.]
- Li FS, Ma JZ. 2000. Behavioral ecology of Black-Necked Crane during winter at Caohai, Guizhou, China [J]. *Acta ecologica sinica*, **20**(2): 293-298.[李凤山, 马建章. 2000. 越冬黑颈鹤个体行为生态的研究. 生态学报, **20**(2): 293-298.]
- Li FS, Nie H, Ye CH. 1997. Microscopic analysis on herbivorous diets of wintering Black-necked Cranes (*Grus nigricollis*) at Caohai, China [J]. *Zool Res*, **18**(1): 51-57.[李凤山, 聂 卉, 叶长虹. 1997. 黑颈鹤越冬期间植物性食物的显微分析. 动物学研究, **18**(1): 51-57.]
- Li FS, Yang F. 2005. Distribution and population of Black-necked Cranes on the Yunnan-Guizhou Plateau [A]. In: Wang QS, Li FS. Crane Research in China [M]. Kunming: Yunnan Education Publishing House, 29-37.[李凤山, 杨 芳. 2005. 云贵高原黑颈鹤的分布和种群现状. 见: 王岐山, 李凤山. 中国鹤类研究. 昆明: 云南教育出版社, 29-37.]
- Li ZM, Li FS. 2005. Black-necked Crane Study [M]. Shanghai: Shanghai Technological and Educational Press, 67-105.[李筑眉, 李凤山. 2005. 黑颈鹤研究. 上海: 上海科技教育出版社, 67-105.]
- Liu Q, Zhu JG, Yang XJ, Zhao JL, Yu HZ. 2006. Territorial behavior of a Black-necked Crane family wintering at Napahai Lake, Yunnan [A]. In: Wang YC, Wang ZJ, Gao ZW, Yang L. Avian Protection Harmonious Development [C]. Kunming: Yunnan Science & Technology Press, 73-81.[刘 强, 朱建国, 杨晓君, 赵建林, 余红忠. 2006. 一个黑颈鹤家庭的领域行为观察. 见: 王月冲, 紫 江, 高正文, 杨 岚. 爱护鸟类和谐发展. 昆明: 昆明科技出版社, 73-81.]
- Liu Q, Zhu JG, Yang XJ, Zhao JL, Yu HZ. 2008. Flock of Black-necked Crane Wintering at Napahai Nature Reserve, China[J]. *Zool Res*, **29**(5): 553-560.[刘 强, 朱建国, 杨晓君, 赵建林, 余红忠. 2008. 云南省纳帕海自然保护区越冬黑颈鹤的集群特征. 动物学研究, **29**(5): 553-560.]
- Lü SC, Chen WH. 2006. Influence of environmental factors in overwintering behavior of Red-crowned Crane [J]. *Chinese Wildlife*, **27**(6): 18-20. [吕士成, 陈卫华. 2006. 环境因素对丹顶鹤越冬行为的影响. 野生动物杂志, **27**(6): 18-20.]
- MacMillen RE. 1990. Water economy of granivorous birds: A predictive model [J]. *Condor*, **92**: 379-392.
- Martin P, Bateson P. 1986. Measuring Behaviour[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 48-66.
- Mu JQ. 2007. The issues of ecological environment protection of Napahai Wetland and countermeasures [J]. *Forest Inventory and Planning*, **32**(4): 114-117.[穆静秋. 2007. 纳帕海湿地生态环境保护的问题与对策. 林业调查规划, **32**(4): 114-117.]
- Siegel S, Castellan NJ. 1988. Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences [M]. New York: McGraw-Hill.
- Yang XJ, Yang L. 1995. The time budget of captive Lady Amherst's Pheasant (*Chrysolophus amherstiae*) in breeding season [J]. *Zool Res*, **16**(2): 178-184.[杨晓君, 文贤继, 杨 岚. 1995. 笼养白腹锦鸡繁殖季节的时间分配. 动物学研究, **16**(2): 178-184.]
- Zhao JL, Han LX, Feng L, Wu ZR, Yu HZ. 2008. Wintering behaviors and habitat using of Black-necked Crane in Napahai Nature Reserve, Yunnan Province [J]. *Sichuan Journal of Zoology*, **27**(1): 78-91.[赵建林, 韩联宪, 冯 理, 吴忠荣, 余红忠. 2008. 云南纳帕海黑颈鹤越冬行为与生境利用初步观察. 四川动物, **27**(1): 78-91.]