

# 鄱阳湖围垦区藕塘生境小天鹅 与白鹤的种间关系

丁慧芳<sup>①</sup> 陈青<sup>①</sup> 王亚芳<sup>①</sup> 朱仔伟<sup>②④</sup>  
周海燕<sup>③</sup> 王文娟<sup>⑤\*</sup>

① 江西省流域生态演变与生物多样性重点实验室, 南昌大学生命科学研究院流域生态学研究所, 南昌大学生命科学学院  
南昌 330031; ② 江西省林业科学院 南昌 330013; ③ 南昌五星白鹤保护小区 南昌 330200;  
④ 江西鄱阳湖湿地保护与恢复国家长期科研基地和江西鄱阳湖湿地生态系统国家定位观测研究站 南昌 330031;  
⑤ 北京林业大学生态与自然保护学院, 北京林业大学东亚-澳大利西亚候鸟迁徙研究中心 北京 100083

**摘要:** 鄱阳湖是小天鹅 (*Cygnus columbianus*) 和白鹤 (*Leucogeranus leucogeranus*) 极为重要的越冬地, 它们均主要以沉水植物苦草 (*Vallisneria* spp.) 冬芽为食, 且通过觅食空间生态位分化减少种间竞争。近年来, 鄱阳湖苦草冬芽锐减导致大量小天鹅和白鹤由自然生境转移到南昌五星白鹤保护小区的藕塘觅食。大量小天鹅和白鹤集中在小片藕塘觅食可能导致种间竞争强度增加。因此, 本研究以五星白鹤保护小区藕塘为研究地点, 于 2021 年 11 月 10 日至 25 日, 采用瞬时扫描法和焦点动物法调查了藕塘与白鹤混群和不与白鹤混群时小天鹅的日间行为、单次取食时间和每分钟摄食成功频次, 并采用单因素方差分析或 Mann-Whitney *U* 检验对数据进行统计分析。结果表明, 小天鹅日间行为主要以觅食 (45.59%)、运动 (17.05%) 和休息 (15.92%) 为主。小天鹅和白鹤混群时的觅食行为比例和单次觅食时间显著高于不混群时, 表明小天鹅主要通过增加觅食时间以应对种间竞争的负面影响, 满足能量需求。小天鹅混群时的每分钟摄食成功频次显著高于不混群时, 这可能是由于小天鹅通过摆动脚蹼或者扁平喙啄食的方式较难取食到大块莲藕, 而白鹤到达藕田后, 通过长喙啄碎藕块后便于小天鹅取食, 进而提高了小天鹅的摄食成功率。本研究结果表明, 沉水植被退化引起的小天鹅和白鹤的食性改变和觅食空间变化导致了物种之间竞争强度增加, 在藕塘觅食的小天鹅通过增加觅食时间的方式应对种间竞争。本研究有助于评估沉水植被退化对小天鹅等珍稀濒危鸟类的潜在影响, 为鸟类保护政策的制定提供科学依据。

**关键词:** 南昌五星白鹤保护小区; 人工生境; 觅食时间; 行为节律; 种间竞争

**中图分类号:** Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2024) 02-161-11

**基金项目** 中央高校基本科研业务费专项 (No. BLX202252, BH2022-06), 国家自然科学基金项目 (No. 32160132);

\* 通讯作者, E-mail: wangwj870120@163.com;

**第一作者介绍** 丁慧芳, 女, 硕士研究生; 研究方向: 鸟类生态学; E-mail: ding0722123@163.com.

收稿日期: 2022-08-01, 修回日期: 2023-09-25 DOI: 10.13859/j.cjz.202422191

# Interspecific Relationships Between Tundra Swans *Cygnus columbianus* and Siberian Cranes *Leucogeranus leucogeranus* in the Lotus Ponds Reclamation Area Around Poyang Lake

DING Hui-Fang<sup>①</sup> CHEN Qing<sup>①</sup> WANG Ya-Fang<sup>①</sup> ZHU Zi-Wei<sup>②④</sup>  
ZHOU Hai-Yan<sup>③</sup> WANG Wen-Juan<sup>⑤\*</sup>

① Jiangxi Province Key Laboratory of Watershed Ecosystem Change and Biodiversity, Center for Watershed Ecology, Institute of Life Science and School of Life Science, Nanchang University, Nanchang 330031; ② Jiangxi Academy of Forestry, Nanchang 330013; ③ Nanchang Wuxing Siberian Crane Reserve, Nanchang 330200; ④ Jiangxi Poyang Lake Wetland Conservation and Restoration National Permanent Scientific Research Base, National Ecosystem Research Station of Jiangxi Poyang Lake Wetland, Nanchang 330031; ⑤ School of Ecology and Nature Conservation, East Asian-Australian Migratory Bird Migration Research Center, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

**Abstract: [Objectives]** Poyang Lake is the largest freshwater lake in China and one of the important wintering grounds for Tundra Swans *Cygnus columbianus* and Siberian Cranes *Leucogeranus leucogeranus*. They primarily feed on the tubers of the *Vallisneria* spp. in Poyang Lake, and reduce interspecific competition through spatial niche differentiation. In recent years, the quality of Poyang Lake wetland ecosystem has been deteriorating due to human activities and frequent flooding. The tubers of *Vallisneria* have been seriously degraded. A sharp decline of tubers of *Vallisneria* has led a large number of Tundra Swans and Siberian Cranes to shift their foraging habitats from natural wetlands to lotus ponds of the Nanchang Wuxing Siberian Cranes Reserve. Given the limited food resources in Lotus Ponds, the large numbers of Tundra Swans and Siberian Cranes at small lotus ponds may lead to an increase of interspecific competition, which may have a negative impact on the survival of one or both species. **[Methods]** In this study, we used the scan-sampling technique and focus animal method to investigate the diurnal behaviors, single feeding time, and foraging success frequency per minute of Tundra Swans in monospecific flocks and mixed-species flocks (i.e., flocks include Tundra Swans and Siberian Cranes) at lotus ponds of the Nanchang Wuxing Siberian Cranes Reserve. The investigations were conducted from November 10 to November 25, 2021. One-way ANOVA test or Mann-Whitney *U* test was used to analyze the data. **[Results]** The results indicated that foraging (45.59%), moving (17.05%), and resting (15.92%) were the main behaviors of Tundra Swans (Fig. 1). The peak foraging time of Tundra Swans was from 9:00 to 10:00 in the morning and from 16:00 to 17:00 in the evening, and the trough occurred from 11:00 to 12:00 in the noon (Fig. 2). These behavioral strategies may help Tundra Swans cope with the energy consumption at night. Tundra Swans in mixed-species flocks spent significantly higher proportion of time on foraging (47.62%) than that in monospecific flocks (43.34%) (Fig. 3). The average duration of feeding bouts of Tundra Swans in mixed-species flocks ( $10.90 \pm 4.92$  s) was significantly higher than that in monospecific flocks ( $9.96 \pm 6.56$  s) (Fig. 4). Interspecific competition might result in decreased food availability and lower foraging efficiency for Tundra Swans, hence Tundra Swans increased foraging time to compensate for the negative effects of interspecific competition and to satisfy the energy requirement.

The foraging success frequency of Tundra Swans was significantly higher in mixed-species flocks ( $0.69 \pm 0.55$  times/min) than that in the monospecific flocks ( $0.52 \pm 0.56$  times/min) (Fig. 4). Tundra Swans can hardly get chunks of lotus root by swinging their flippers or pecking with flat beaks. After Siberian Cranes arrived at the lotus ponds, they pecked the lotus root to pieces with their long beaks, which might facilitate Tundra Swan foraging and hence improving their foraging success. **[Conclusion]** The results of this study indicate that the degradation of submerged vegetation in Poyang Lake has changed the foraging habitats and foraging space of Tundra Swans and Siberian Cranes. A large number of Tundra Swans and Siberian Cranes are competing for food at the same lotus ponds, and interspecific competition intensifying, which may have a negative impact on their survival. Tundra Swans coped with the negative impacts of interspecific competition by increasing foraging time. Our study contributes to the assessment of the potential impacts of submerged vegetation degradation on endangered birds such as Tundra Swans and provides a scientific basis for the formulation of bird conservation policies.

**Key words:** Nanchang Wuxing Siberian Crane Reserve; Agricultural fields; Foraging time; The rhythms of behavior; Interspecific competition

生态位 (ecological niche) 主要是指一个种群在自然生态系统中所处的时间和空间位置, 及其与相关种群之间的相互关系 (Hutchinson et al. 1959), 主要描述物种对环境资源的利用, 揭示种间竞争关系。生态位主要包括时间、空间和营养等主要生态位维度 (Magurran 2005)。物种间生态位重叠度越高, 种间竞争强度越激烈 (丁鑫 2013)。竞争能力较强的物种通常会占据食物资源丰富的空间, 其余物种则在竞争中拓宽取食空间生态位, 从而满足自身生存 (袁庆华等 1995)。

小天鹅 (*Cygnus columbianus*) 为雁形目鸭科鸟类, 国家二级重点保护野生动物。在中国分布的小天鹅为 *bewickii* 亚种, 主要繁殖于西伯利亚苔原地区 (Beekman et al. 1985), 越冬于我国长江中下游、东南沿海及台湾地区 (赵正阶 2001)。长江中下游流域是小天鹅的重要越冬地, 种群数量约为 9.2 万只, 主要分布在鄱阳湖、洞庭湖、升金湖和崇明东滩, 其中鄱阳湖是小天鹅东亚迁徙种群重要的越冬地, 在此越冬种群数量最多 (Cao et al. 2010)。鄱阳湖小天鹅越冬种群的平均数量约为 5.4 万只, 约占长江中下游流域小天鹅总数量的 60% (单继红 2013)。它们呈聚集型空间分布, 主要分

布在鄱阳湖的大湖池、大汉湖、赛湖和珠湖等湖 (Cao et al. 2008)。白鹤 (*Leucogeranus leucogeranus*) 为鹤形目鹤科鸟类, IUCN 极危级物种, 国家一级重点保护野生动物, 主要繁殖于俄罗斯北部, 越冬于中国、印度和伊朗 (Meine et al. 1996)。最新统计数据表明, 全球约有 5 616 只白鹤, 其中约 86% 的个体在鄱阳湖越冬 (郭玉民, 未发表数据)。

沉水植物苦草 (*Vallisneria* spp.) 冬芽是小天鹅和白鹤在鄱阳湖的传统食物 (Zhang et al. 2010, Burnham et al. 2017)。为了减缓因食性生态位重叠带来的种间竞争, 小天鹅和白鹤在鄱阳湖形成了觅食空间生态位分化 (张笑辰等 2014)。白鹤主要在水深 20 cm 左右的浅水区和泥滩取食, 通过长喙挖掘底泥中苦草冬芽, 小天鹅的觅食地水深明显大于白鹤, 主要在水深 58 cm 左右的深水区取食 (张笑辰 2014)。小天鹅和白鹤通过在不同水深区取食, 减少了生态位重叠, 从而达到种间共存。

近年来, 人类活动、洪涝频发等因素使得鄱阳湖湿地生态系统质量不断恶化, 沉水植被退化严重 (简敏菲等 2015)。1983 年至 2013 年植被调查结果表明, 沉水植被面积减少 37.7% (胡振鹏等 2019)。苦草冬芽密度和生

物量也在不断下降,2010年、2012年和2015至2016年冬季,苦草冬芽的密度和生物量几乎降为零(Hou et al. 2020, Li et al. 2020)。食物的数量与分布是影响越冬鸟类栖息地选择的关键因子(Wang et al. 2013)。鄱阳湖苦草冬芽锐减,导致小天鹅和白鹤等以其为食的水鸟在自然生境无法获得足够的食物。为了满足能量需求,大量的白鹤和小天鹅转移到藕塘、稻田等人工生境中觅食(邵明勤等 2018, Hou et al. 2020)。南昌五星白鹤保护小区是由政府支持、民间筹办的保护小区,其中的藕塘是小天鹅和白鹤的重要觅食地,小天鹅和白鹤在藕塘主要取食未收割的莲藕(侯谨谨等 2019)。为了减少人为干扰,保护小区建有隐蔽棚及隔离栏等设施。近年来,保护小区吸引了大量的白鹤、小天鹅前来觅食。2020年冬季在藕塘觅食的白鹤数量高达2900只(陈青等 2022),2021年冬季,笔者记录到藕塘白鹤数量最高达1272只,小天鹅最高数量达1500只。

鄱阳湖沉水植被退化导致小天鹅和白鹤聚集于同一藕塘取食,食性和空间生态位高度重叠,在藕塘食物资源有限的情况下,两个物种间的竞争强度可能加剧。种间竞争会对一个或多个物种造成负面影响,包括摄食率降低(Goss-Custard 1980)、体重下降(Powell et al. 2020)、成活率降低(Lake et al. 2008)、数量减少(Kristiansen et al. 2002)等。为了缓解种间竞争对摄食率带来的负面影响,鸟类通常会增加觅食时间或啄食率以满足能量需求,因此,竞争者混群觅食时的觅食时间或啄食率将大于不混群时(Madsen et al. 1987, Zhang et al. 2016)。

鄱阳湖是濒危鸟类小天鹅和白鹤极为重要的越冬地,沉水植被退化导致原本存在觅食空间生态位分化的两个物种聚集于藕塘觅食,潜在种间竞争较大,这可能对某一个或两个物种的生存造成负面影响。因此,本研究以小天鹅为研究对象,调查了五星白鹤保护小区藕塘中小天鹅不混群及与白鹤混群时的日间行为、单次取食持续时间和每分钟摄食成功频次,旨在

探究小天鹅和白鹤在藕塘生境取食时的种间关系,以及种间互作对小天鹅觅食行为的影响。

## 1 研究地区与研究方法

### 1.1 研究地区

鄱阳湖(115°48' ~ 116°44' E, 28°25' ~ 29°45' N)位于长江南岸,是我国最大的淡水湖泊,与长江和五河(赣江、抚河、修水、信江和饶河)相互连通。作为一个过水性、吞吐型的浅水湖泊,鄱阳湖呈现“高水是湖、低水似河”的景观特征。每年4至9月丰水期间,湖区降水量增多,鄱阳湖呈现大型湖泊特征;10月至次年3月枯水期间,鄱阳湖水位下降,形成众多碟形湖。丰水期的洪水脉冲给鄱阳湖带来丰富的营养和有机物质,促进了动植物的生长;枯水期鄱阳湖水位下降,大面积草洲、泥滩、浅水等生境出露,为越冬水鸟提供了大量的觅食场所(Barzen 2012)。剧烈的水位波动使得鄱阳湖成为东亚-澳大利西亚迁徙路线上水鸟重要的越冬地(Wang et al. 2016)。

五星白鹤保护小区(116°11' ~ 116°19' E, 28°43' ~ 28°48' N)位于南昌市高新区鲤鱼洲,毗邻鄱阳湖。为了在沉水植被退化时给白鹤、小天鹅等食冬芽水鸟提供食物,保护小区种植1000余亩莲藕专供水鸟食用。丰富的食物资源吸引了大量的白鹤、小天鹅和鸿雁(*Anser cygnoides*)等珍稀濒危水鸟来此觅食(陆远鸿等 2021)。保护小区内包含1号(116°19'03" E, 28°45'27" N)、2号(116°18'45" E, 28°45'25" N)和3号(116°18'33" E, 28°45'21" N)3个藕塘。本研究选取视野开阔、易于观察且人为干扰较少的2号藕塘和3号藕塘为研究区域。

### 1.2 研究方法

于2021年11月10日至25日前往五星白鹤保护小区对小天鹅行为展开野外调查。11月初,小天鹅率先抵达保护小区的藕塘觅食。于11月10日至12日,对不混群小天鹅的日间行为进行为期3d调查。11月18日大量白鹤抵达藕塘觅食,于11月18日、11月24日和25日,

对与白鹤混群小天鹅的日间行为进行了为期 3 d 的调查。由于藕塘不存在白鹤不混群的情况, 无法比较混群和不混群时白鹤的行为差异, 因此未对白鹤行为开展调查。本次野外调查时间较短, 为了更加全面地了解小天鹅和白鹤的种间互作对小天鹅觅食行为的影响, 还需进一步开展野外调查。

小天鹅种群白天的活动区域相对稳定, 在没有人为干扰的情况下不会频繁更换觅食地 (廖嘉欣等 2015)。通过前期调查发现, 藕塘中小天鹅的活动区域较稳定, 因此在调查中选取藕塘区域超过 200 只的小天鹅群体, 观察距离约为 0.2 km。采用瞬时扫描法对小天鹅日间行为进行调查, 由于鄱阳湖冬季清晨湖面经常起雾, 能见度较低, 为了准确记录小天鹅的行为, 本研究观察时间从 9:00 时开始, 直至 17:30 时。

借助于施华洛世奇 (20 ~ 80 ×) 单筒望远镜, 每隔 10 min 从小天鹅群体分布区域的一端扫向另一端, 记录所有个体的行为 (Altmann 1974)。根据文献, 将小天鹅的行为分为觅食、休息、修整、警戒、社会、飞行和运动 7 类 (表 1) (戴年华等 2013)。为了比较小天鹅在不混群和混群时觅食行为的差异, 在观察小天鹅日间行为的间隔时间内, 采用焦点动物法每隔 10 min 随机选取群体中的 1 只小天鹅, 首先记录

其单次取食持续时间, 随后记录其在 2 min 的摄食成功频次。为了避免观察到重复个体, 从群体的一端到另一端随机选择个体, 调查过程中一人观察, 一人记录 (Tatu et al. 2007)。单次取食持续时间定义为小天鹅的喙进入水面寻找食物至喙离开水面的时间, 小天鹅搜寻或挖掘食物时出现停顿并有明显的吞咽动作则视作摄食成功。

### 1.3 数据分析

对于日间行为调查数据, 首先对小天鹅行为数据进行整理和统计, 将不同时间段各行为的发生频次加和, 再将其除以总行为频次, 从而得到各行为的时间分配比例 (Altmann 1974)。通过计算指定时间段内各类行为频次占总行为频次的百分比, 从而得到小天鹅的日行为节律。

为了检验混群与不混群两种群体类型对小天鹅行为的影响, 使用 SPSS 26.0 软件分析小天鹅不混群和混群时的行为占比、单次取食持续时间和每分钟摄食成功频次差异。采用 Shapiro-Wilk 检验法 (样本量小于 2 000) 检验统计数据是否符合方差齐性且正态分布。若数据检验结果符合正态分布且方差齐性, 则使用单因素方差分析 (one-way ANOVA) 检验; 若数据检验结果不符合正态分布, 则选择 Mann-Whitney *U* 检验 (双独立样本) 方法。文中的

表 1 小天鹅越冬行为定义

Table 1 Description of behaviors of Tundra Swans during wintering period

行为类型 Behavior types	行为描述 Behavior description
觅食 Foraging	颈浸于水中觅食或水面取食 Foraging or surface feeding with the neck immersed in water
休息 Resting	睡眠、单脚或双脚站立不动的行为 Sleep, the act of standing still on one or both feet
修整 Trimming	包括梳理、洗澡、抖头、抖羽、摆尾、挺胸拍翅 Including combing, bathing, shaking the head, shaking the feathers, swinging the tail, and holding the chest and wings
警戒 Vigilance	举头环视、扬头走动、远眺等 Look around, walk around, look away
社会 Socializing	包括友好、打斗、追赶和通讯行为 This includes acts of friendship, fighting, catching up and communicating
飞行 Flying	振翅飞离地面于空中产生一段位移 The flapping wings fly off the ground and cause a displacement in the air
运动 Moving	游泳、平头行走或奔跑 Swimming, walking flat or running

数据表达为平均值 ± 标准差 (Mean ± SD), 显著性水平设置为  $\alpha = 0.05$ 。

## 2 结果

### 2.1 行为时间分配

不混群时藕塘小天鹅总数量为 (1 453 ± 46) 只 ( $n = 3$ ); 混群时小天鹅数量为 (627 ± 75) 只, 白鹤数量约为 (574 ± 196) 只, 总数量为 (1 246 ± 144) 只 ( $n = 3$ )。方差分析显示, 混群与不混群时小天鹅的群体大小差异不显著 ( $F = 5.626, P > 0.05$ )。因此, 本研究未考虑群体大小对行为的影响。本研究共进行行为扫描 184 次, 26 885 只次。将所有日间行为数据整合分析, 觅食是小天鹅最主要的行为, 占比为 45.59%, 其次是运动 (17.05%)、休息 (15.92%)、修整 (10.00%) 和警戒 (9.75%) 行为 (图 1)。小天鹅取食行为高峰时段为 9:00 ~ 10:00 时和 16:00 ~ 17:00 时, 占比分别为 48.81% 和 48.93%, 下午各时段觅食行为占比波动不大。休息行为在 13:00 ~ 14:00 时达到高峰, 占比 22.22%。警戒行为在 16:00 ~ 17:00 时达到高峰, 占比 21.49% (图 2)。对混群与不混

群小天鹅行为进行差异分析, 其不混群时的觅食行为比例 (43.34%) 显著低于混群时的觅食行为比例 (47.62%) ( $F = 15.554, P < 0.001$ , 图 3)。此外, 小天鹅休息行为比例不混群时 (19.49%) 显著高于混群时 (12.71%) ( $F = 33.38, P < 0.001$ ), 运动行为比例不混群时 (14.19%) 显著低于混群 (19.61%) ( $F = 30.74, P < 0.001$ ), 警戒行为无显著差异 ( $P > 0.05$ , 图 3)。

### 2.2 单次取食时间和摄食成功频次

本研究共调查不混群的小天鹅 88 只和混群的小天鹅 97 只共 185 只的单次取食时间和每分钟摄食成功频次。小天鹅的取食方式主要是头浸式取食。不混群时小天鹅单次取食时间为 (9.96 ± 6.56) s, 与白鹤混群时单次取食时间增至 (10.90 ± 4.92) s, 混群和不混群时小天鹅的单次取食时间差异显著 (Mann-Whitney  $U$  检验,  $P < 0.05$ ); 小天鹅不混群时的摄食成功频次为 (0.52 ± 0.56) 次/min, 混群时的摄食成功频次增至 (0.69 ± 0.55) 次/min, 不混群和混群时的摄食成功频次差异显著 ( $F = 4.473, P < 0.05$ , 图 4)。

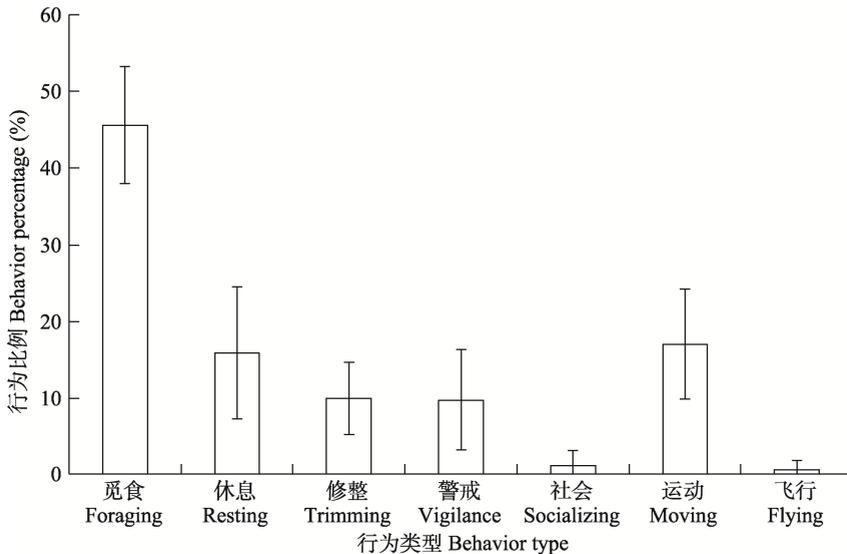


图 1 五星白鹤保护小区藕塘中小天鹅日间行为时间分配

Fig. 1 Time budgets of Tundra Swans at lotus ponds of the Wuxing Siberian Crane Reserve

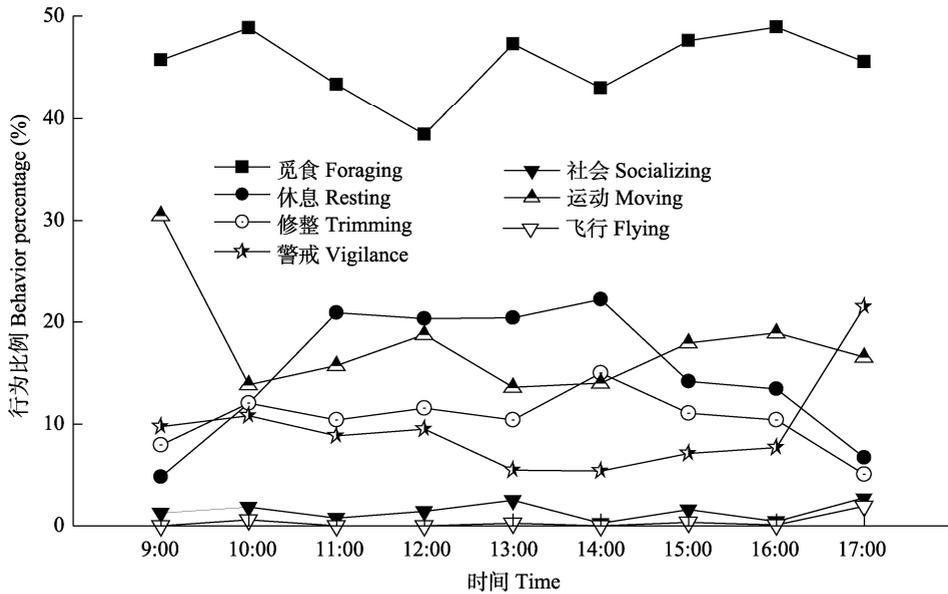


图 2 五星白鹤保护小区藕塘中小天鹅日行为节律

Fig. 2 The behavior rhythms of Tundra Swans at lotus ponds of the Wuxing Siberian Crane Reserve

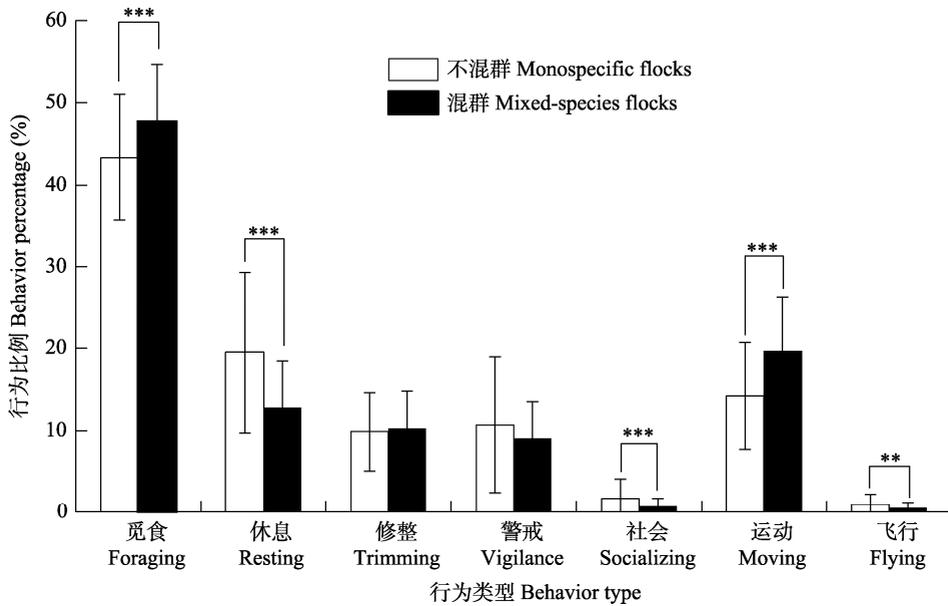


图 3 五星白鹤保护小区藕塘中不混群和混群小天鹅行为时间分配

Fig. 3 Time budgets of monospecific and mixed-species flocks of Tundra Swans at lotus ponds of the Wuxing Siberian Crane Reserve

\*\*\*  $P < 0.001$ ; \*\*  $P < 0.01$

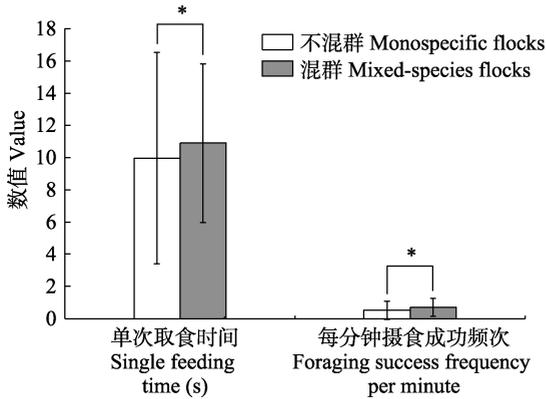


图4 五星白鹤保护小区藕塘中不混群和混群小天鹅单次取食时间、摄食成功频次

Fig. 4 Single feeding time and foraging success frequency of monospecific and mixed-species flocks of Tundra Swans at lotus ponds of the Wuxing Siberian Crane Reserve

\*  $P < 0.05$

### 3 讨论

#### 3.1 小天鹅行为时间分配

动物行为时间分配是动物对所处环境做出的综合表现 (Caraco et al. 1979), 在动物学研究中具有重要意义。鸟类在各种行为上的时间分配和能量支出, 是权衡能量与生态需求和压力的重要指标 (Muzaffar 2004), 了解鸟类的行为节律有利于了解鸟类的的生活习性和生理需求等 (Belovsky et al. 1986)。已有研究表明, 越冬期间大多数雁鸭类日间行为以觅食为主, 如鸿雁和豆雁 (*Anser fabalis*) 的觅食行为占比分别为 60.2% (张永 2009) 和 63.8% (刘静 2011), 其他行为占比较低。本研究结果表明, 五星白鹤保护小区藕塘中的越冬小天鹅的行为主要以觅食 (45.59%) 为主, 休息、运动等其他行为所占比例较低 (< 18%)。本研究与于超 (2020) 对升金湖周边芡实塘中小天鹅的日间行为研究结果相似, 芡实塘中小天鹅的行为主要以觅食为主 (59.77%), 休息、运动等行为占比较低 (< 16%)。此外, 本研究记录的小天鹅觅食行

为占比与洞庭湖自然水体 (45.47%, 廖嘉欣等 2015) 以及鄱阳湖洲滩 (52.6%, 李言阔等 2013), 小天鹅觅食行为占比相似。本研究结果与邵明勤等 (2018) 在同一地点记录的小天鹅行为占比结果不同, 本研究中觅食行为是小天鹅的主要行为, 而邵明勤等 (2018) 的研究结果中休息 (45.93%) 是小天鹅最主要的行为, 其次是觅食行为 (30.52%)。造成这种差异的原因可能是由于调查时间的不同, 本研究的调查时间为 11 月, 而邵明勤等 (2018) 的调查时间为 12 月至 2 月, 11 月正值小天鹅刚抵达鄱阳湖, 长距离迁徙使得小天鹅消耗了大量的能量, 因此在越冬前期小天鹅需要增加觅食时间以弥补迁徙期间的能量消耗, 从而积累脂肪。与我们的推测类似, 升金湖越冬小天鹅在 11 月份 (约 60%) 的觅食行为占比高于其他月份 (< 50%) (Cong et al. 2011)。

小天鹅的觅食高峰时间为上午 9:00 ~ 10:00 时和傍晚 16:00 ~ 17:00 时, 低谷出现在中午 11:00 ~ 12:00 时。小天鹅觅食行为出现早晚高峰期, 可能是由于小天鹅需要通过增加觅食时间摄取更多的食物, 以抵御夜间寒冷的能量消耗 (杨延峰等 2012, 张聪敏 2019)。中午 11:00 ~ 12:00 时出现了觅食低谷, 可能是由于白天气温较高, 小天鹅不需要取食大量食物来维持能量消耗 (戴年华等 2013)。小天鹅休息行为也具有明显的节律变化, 休息高峰出现在 13:00 ~ 14:00 时, 可能是由于随着中午温度的升高, 其供暖所需的能量减小 (Caraco 1979, 段酬苍 2017)。

#### 3.2 小天鹅与白鹤的种间关系

鸟类集群觅食能够获得更多的食物资源信息, 并及时发现威胁及干扰, 从而有利于增加集群成员的存活率 (Jullien et al. 2000), 然而集群觅食也会增加种内和种间的竞争强度, 降低其觅食效率 (Alatalo et al. 1985)。大量的小天鹅和白鹤聚集藕塘觅食, 取食相同的资源, 将导致潜在种间竞争强度增加。种间竞争包括 2 种主要形式: 干扰型竞争 (interference

competition) 和利用型竞争 (exploitative competition) (Maurer 1984)。干扰型竞争主要指一个物种在觅食时通过争斗、驱赶等行为直接干涉另一物种的觅食, 从而导致取食效率降低; 利用型竞争指由于一个物种的取食导致食物资源减少, 从而减少另一物种的食物资源, 物种之间不存在直接干涉 (Maurer 1984)。本研究调查未发现小天鹅和白鹤之间存在直接的争斗和驱赶等行为, 因此两个物种之间可能不存在干扰型竞争, 但是可能存在利用型竞争。小天鹅和白鹤混群时, 小天鹅的总觅食时间和单次取食时间均显著增加, 笔者认为种间竞争可能是导致小天鹅觅食时间增加的原因。大量白鹤和小天鹅聚集于五星白鹤保护小区觅食, 使得藕塘食物资源不断减少, 为了获得足够的能量, 小天鹅通过增加觅食时间的方式来应对种间竞争。与本研究结果类似, 粉脚雁 (*A. brachyrhynchus*) 和白颊黑雁 (*Branta leucopsis*) 混群时 (Madsen et al. 1987), 以及白额雁 (*A. albifrons*) 与加拿大黑雁 (*B. canadensis*) 混群时 (Kristiansen et al. 2002) 的觅食时间也显著高于不混群时。此外, 加拿大黑雁数量增加引起的竞争强度增加导致帝王雁 (*Chen canagica*) 的觅食时间增加 (Joel et al. 2002)。以上研究表明, 增加觅食时间可能是雁类应对种间竞争的常用策略。

当小天鹅和白鹤混群时, 小天鹅每分钟摄食成功频次显著高于不混群时, 该结果表明白鹤的存在显著提高了小天鹅的摄食成功率。在自然生境中, 小天鹅主要在深水区通过摆动脚蹼形成水流从而把苦草冬芽从底泥中带出来, 之后将脖子和喙伸入水中取食; 白鹤则用尖锐的喙挖掘埋藏在底泥中的食物。在藕塘里, 小天鹅通过摆动脚蹼的方式很难将大的莲藕从底泥中带出, 扁平的喙也很难将大块的莲藕啄开, 因此摄食成功率较低。当白鹤抵达藕塘后, 白鹤用有力的喙啄碎藕后有利于小天鹅取食, 笔者认为这可能是导致小天鹅摄食成功率提高的原因。

虽然藕塘等人工生境在沉水植被退化的情况下为鸟类提供了宝贵的食物资源, 但鸟类高密度集群利用有限的资源将导致种间竞争强度增加, 进而可能影响鸟类的适合度 (Keddy 2001)。本研究表明, 沉水植被退化引起的小天鹅和白鹤的食性及觅食空间变化导致了物种之间竞争强度增加, 小天鹅通过增加觅食时间的方式应对种间竞争。对于越冬水鸟来说, 积累足够的能量和脂肪尤为重要, 这将影响鸟类的迁徙时间、繁殖成功率以及种群数量等 (Newton 2004, Burnham et al. 2017)。为了进一步了解沉水植被退化对小天鹅、白鹤等鸟类的影响, 还需探究它们在越冬期的能量和脂肪积累情况, 进而评估其生存现状, 为鸟类保护政策的制定提供科学依据。

## 参 考 文 献

- Alatalo R V, Gusafsson L, Linden M, et al. 1985. Interspecific competition and niche shifts in Tits and the Goldcrest: An experiment. *Journal of Animal Ecology*, 127(6): 977–984.
- Altmann J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49(3/4): 227–267.
- Barzen J A. 2012. *Studying and Understanding Wetland Dynamics*. Beijing: Popular Science Press, 256–266.
- Beekman J H, Dirksen S, Slagboom T H. 1985. Population size and breeding success of Bewick's Swans wintering in Europe in 1983–4. *Wildfowl*, 36: 5–12.
- Belovsky G E, Slade J B. 1986. Time budgets of grassland herbivores: body size similarities. *Oecologia*, 70(1): 53–62.
- Burnham J, Barzen J, Pidgeon A M, et al. 2017. Novel foraging by wintering Siberian Cranes *Leucogeranus leucogeranus* at China's Poyang Lake indicates broader changes in the ecosystem and raises new challenges for a critically endangered species. *Bird Conservation International*, 27(2): 204–223.
- Cao L, Barth M, Lei G. 2008. New Anatidae population estimates for eastern China: Implications for current flyway estimates. *Biological Conservation*, 141(9): 2301–2309.
- Cao L, Zhang Y, Barter M, et al. 2010. Anatidae in eastern China during the non-breeding season: geographical distributions and

- protection status. *Biological Conservation*, 143(3): 650–659.
- Caraco T. 1979. Time budgeting and group size: a test of theory. *Ecology*, 60(3): 618–627.
- Cong P, Rees E C, Sun M M, et al. 2011. A comparison of behaviour and habitat use by Bewick's Swans *Cygnus columbianus bewickii* at wintering sites in China and Europe: preliminary observations. *Wildfowl*, 61(1): 52–73.
- Goss-Custard J D. 1980. Competition for food and interference amongst waders. *Ardea*, 68: 31–52.
- Hou J, Liu Y, Fraser J D, et al. 2020. Drivers of a habitat shift by critically endangered Siberian Cranes: Evidence from long-term data. *Ecology and Evolution*, 10(20): 11055–11068.
- Hutchinson G E. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals. *The American Naturalist*, 93(870): 145–159.
- Joel A S, Karen K L. 2002. Variation in foraging behavior and body mass in broods of Emperor Geese (*Chen canagica*): evidence for interspecific density dependence. *The Auk*, 119(4): 996–1009.
- Jullien M, Clobert J A. 2000. The survival value of flocking in neotropical birds: reality or fiction? *Ecology*, 81(12): 3416–3430.
- Keddy P A. 2001. *Competition*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 317–332.
- Kristiansen J N, Jarrett N S. 2002. Inter-specific competition between Greenland White-fronted Geese *Anser albifrons flavirostris* and Canada Geese *Branta canadensis* interior moulting in West Greenland: mechanisms and consequences. *Ardea*, 90(1): 1–13.
- Lake B C, Schmutz J A, Lindberg M S, et al. 2008. Body mass of pre fledging Emperor Geese *Chen canagica*: large-scale effects of interspecific densities and food availability. *Ibis*, 150(3): 527–540.
- Li Y K, Zhong Y F, Shao R Q, et al. 2020. Modified hydrological regime from the Three Gorges Dam increases the risk of food shortages for wintering waterbirds in Poyang Lake. *Global Ecology and Conservation*, 24: e01286.
- Madsen J, Mortensen C E. 1987. Habitat exploitation and interspecific competition of moulting geese in East Greenland. *Ibis*, 129(1): 25–44.
- Magurran A. 2005. *Evolutionary Ecology*. Oxford: Oxford University Press, 1–224.
- Maurer B A. 1984. Interference and exploitation in bird communities. *The Wilson Journal of Ornithology*, 96(3): 380–395.
- Meine C, Archibald G. 1996. *The cranes: Status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland: IUCN.
- Muzaffar S B. 2004. Diurnal time-activity budgets in wintering Ferruginous Pochard *Aythya nyroca* in Tanguar Haor, Bangladesh. *Forktail*, 20: 25–27.
- Newton I. 2004. Population limitation in migrants. *Ibis*, 146(2): 197–226.
- Powell L L, Ames E M, Wright J R, et al. 2020. Interspecific competition between resident and wintering birds: experimental evidence and consequences of coexistence. *Ecology*, 102(2): e03208.
- Tatu K S, Anderson J T, Hindman L J, et al. 2007. Diurnal foraging activities of mute Swans in Chesapeake Bay, Maryland. *Waterbirds*, 30(1): 121–128.
- Wang W J, Fraser J D, Chen J K. 2016. Wintering waterbirds in the middle and lower Yangtze River floodplain: changes in abundance and distribution. *Bird Conservation International*, 27(2): 167–186.
- Wang X, Fox A D, Cong P, et al. 2013. Food constraints explain the restricted distribution of wintering Lesser White-fronted Geese *Anser erythropus* in China. *Ibis*, 155(3): 576–592.
- Zhang Y, Cao L, Barter M, et al. 2010. Changing distribution and abundance of Swan Geese in the Yangtze River floodplain: The likely loss of a very important site. *Bird Conservation International*, 21(1): 36–48.
- Zhang Y, Prins H H T, Versluijs M, et al. 2016. Experimental evidence shows the importance of behavioural plasticity and body size under competition in waterfowl. *PLoS ONE*, 11(10): e0164606.
- 陈青, 汪志如, 汤文超, 等. 2022. 鄱阳湖周边稻田对白鹤的承载力. *生态学报*, 42(13): 1–8.
- 戴年华, 邵明勤, 蒋丽红, 等. 2013. 鄱阳湖小天鹅越冬种群数量与行为学特征. *生态学报*, 33(18): 5768–5776.
- 丁鑫. 2013. 珍稀树种福建柏的种群生态学研究. 厦门: 厦门大学硕士学位论文.
- 段酬苍. 2017. 东洞庭湖越冬小天鹅行为节律与活动范围研究. 湖

- 南: 湖南农业大学硕士学位论文.
- 侯谨谨, 王亚芳, 金斌松, 等. 2019. 鄱阳湖越冬白鹤在农业用地的食物组成. 动物学杂志, 54(1): 15-21.
- 胡振鹏, 林玉茹. 2019. 鄱阳湖水生植被 30 年演变及其驱动因素分析. 长江流域资源与环境, 28(8): 1947-1955.
- 简敏菲, 简美锋, 李玲玉, 等. 2015. 鄱阳湖典型湿地沉水植物的分布格局及其水环境影响因子. 长江流域资源与环境, 24(5): 765-772.
- 李言阔, 黄建刚, 李凤山, 等. 2013. 鄱阳湖越冬小天鹅在高水位年份的昼间时间分配和活动节律. 四川动物, 32(4): 498-503.
- 廖嘉欣, 赵运林, 徐正刚, 等. 2015. 洞庭湖小天鹅越冬中期行为节律研究. 西南林业大学学报, 35(6): 85-91.
- 刘静. 2011. 安徽升金湖国家级自然保护区豆雁的越冬食性和行为研究. 合肥: 中国科学技术大学硕士学位论文.
- 陆远鸿, 翁晓东, 卢萍, 等. 2021. 江西鄱阳湖鲤鱼洲白鹤小镇鸟类多样性研究. 江西师范大学学报: 自然科学版, 45(2): 172-179.
- 单继红. 2013. 鄱阳湖鸟类多样性、濒危鸟类种群动态及其保护空缺分析. 哈尔滨: 东北林业大学博士学位论文.
- 邵明勤, 张聪敏, 戴年华, 等. 2018. 越冬小天鹅在鄱阳湖围垦区藕塘生境的时间分配与行为节律. 生态学杂志, 37(3): 817-822.
- 杨延峰, 张国钢, 陆军, 等. 2012. 贵州草海越冬斑头雁日间行为模式及环境因素对行为的影响. 生态学报, 32(23): 7280-7288.
- 于超. 2020. 越冬小天鹅对食物资源变化的功能反应和行为适应. 合肥: 安徽大学博士学位论文.
- 袁庆华, 蒋文兰. 1995. 草地蜚蠊种群空间生态位研究. 甘肃科学学报, 7(1): 85-88.
- 张聪敏. 2019. 鄱阳湖围垦区雁鸭类的生态位分化及藕田两种雁类的行为对策. 南昌: 江西师范大学硕士学位论文.
- 张笑辰. 2014. 鄱阳湖国家级自然保护区沙湖越冬水鸟的群落特征及栖息地利用. 南昌: 南昌大学硕士学位论文.
- 张笑辰, 金斌松, 陈家宽, 等. 2014. 鄱阳湖四种水鸟的栖息地利用与水深和食物的关系. 动物学杂志, 49(5): 657-665.
- 张永. 2009. 安徽升金湖国家级自然保护区 2008/2009 鸿雁 (*Anser cygnoides*) 越冬生态学初步研究. 合肥: 中国科学技术大学硕士学位论文.
- 赵正阶. 2001. 中国鸟类志. 长春: 吉林科学技术出版社, 151-232, 410-421.