



朱帅飞,陈思,吴庆明,等.放牧活动下白鹤行为模式的适应性响应[J].江西农业大学学报,2026,48(1):208–218.
ZHU S F,CHEN S,WU Q M,et al.Adaptive responses of Siberian crane behavior patterns under grazing activities[J].Acta agricul-
turae universitatis Jiangxiensis,2026,48(1):208–218.

放牧活动下白鹤行为模式的适应性响应

朱帅飞,陈 思*,吴庆明*,邓文攸

(东北林业大学 野生动物与自然保护地学院,黑龙江 哈尔滨 150000)

摘要:【目的】人类活动引发白鹤(*Grus leucogeranus*)栖息地的丧失与退化,已成为威胁其生存的主要原因,而在白鹤的迁徙停歇地常存在人类活动—放牧活动。本研究旨在明确放牧活动下白鹤的行为表达情况,揭示其行为适应的阈值和策略,为放牧活动影响下的白鹤保护提供科学依据。【方法】于2023年10月和2024年4月,在白鹤迁徙停歇地—内蒙古图牧吉国家级自然保护区,采用瞬时扫描取样法开展白鹤行为观察工作,系统性分析放牧活动存在下白鹤行为模式的表现形式,以及成鹤与幼鹤面对放牧活动的行为差异及日节律响应的差异。【结果】(1)随着牧群大小的增加,白鹤的回避行为逐渐成为主导,15头牧群大小是白鹤行为策略转变的临界点。(2)成鹤以回避行为为主,表现出更强的风险感知与规避能力;而幼鹤觅食效率低且风险感知弱,需更多时间探索空间。(3)成鹤主动优化能量利用,高效应对风险;幼鹤行为被动,依赖模仿学习,效率较低;二者差异体现不同生存阶段的差异化适应策略。(4)白鹤通过能量优化(增加静息节能)与时间错峰(错开核心活动与放牧高峰)策略,实现对放牧干扰的适应性改变。【结论】白鹤行为对放牧活动的响应呈非线性阶梯式变化,其行为策略表现出显著的梯度适应性。

关键词:放牧活动;行为模式响应;成幼差异;白鹤

中图分类号:S862 文献标志码:A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):

文章编号:1000-2286(2026)01-0208-11

CSTR:32399.14.aauj.2026019



Adaptive responses of Siberian crane behavior patterns under grazing activities

ZHU Shuaifei, CHEN Si*, WU Qingming*, DENG Wenyong

(College of Wildlife and Nature Reserves, Northeast Forestry University, Harbin 150000, China)

Abstract: [Objective] Habitat loss and degradation caused by human activities have become the main threats to the survival of the Siberian crane (*Grus leucogeranus*), with grazing activities frequently occurring in its migration stopover sites. This study aims to clarify the behavioral expression of Siberian cranes under grazing activities, reveal the threshold and strategies of their behavioral adaptation, and provide a scientific basis for the

收稿日期:2025-05-30 修回日期:2025-07-03 接受日期:2025-07-08

基金项目:国家重点研发计划项目(2023YFF1305000)和国家自然科学基金项目(32271557)

Project supported by the National Key Research and Development Program of China(2023YFF1305000) and the National Natural Science Foundation of China(32271557)

作者简介:朱帅飞,硕士生, orcid.org/0009-0008-2654-8564, 2583058675@qq.com; *共同第一作者; *通信作者:吴庆明,教授,主要从事鸟类生态学研究, orcid.org/0009-0003-0092-1002, qingmingwu@126.com.

©《江西农业大学学报》编辑部,开放获取 CC BY-NC-ND 协议

conservation of Siberian cranes affected by grazing activities. [Method] In October 2023 and April 2024, behavioral observations of Siberian cranes were conducted in the Tumuji Nature Reserve—a key migration stopover site—using the Instantaneous and Scanning Sampling method. A systematic analysis was performed on the behavioral patterns of Siberian cranes in the presence of grazing activities, as well as the behavioral differences and diurnal rhythm responses between adult and juvenile cranes when facing grazing disturbances. [Result] (1) With the increase in herd size, avoidance behavior gradually became dominant in Siberian cranes, and a herd size of 15 individuals was identified as the critical threshold for behavioral strategy shifts. (2) Adult cranes primarily exhibited avoidance behavior, demonstrating stronger risk perception and evasion capabilities, while juvenile cranes had lower foraging efficiency and weaker risk perception, requiring more time for spatial exploration. (3) Adult cranes actively optimized energy utilization to efficiently respond to risks, whereas juvenile cranes displayed passive behaviors and relied on imitation learning with lower efficiency. These differences reflect the differentiated adaptation strategies of different life stages. (4) Siberian cranes adapted to grazing disturbances through two main strategies: energy optimization (increasing resting behavior to save energy) and temporal niche partitioning (staggering core activities from peak grazing periods). [Conclusion] The response of Siberian crane behavior to grazing activities shows a nonlinear stepwise change, its behavioral strategies demonstrate remarkable gradient adaptability.

Keywords: grazing activities; behavioral pattern response; differences in adulthood; Siberian crane

【研究意义】人类活动干扰是影响鸟类生存的关键因素之一,人为干扰对鸟类的影响不仅体现在鸟类分布区系和群落结构方面(主要包括不同湿地中鸟类的分布及种群动态变化^[1]),还会对鸟类觅食、警戒行为^[2]、繁殖策略^[3]以及种群动态产生影响^[4]。作为人类干扰活动之一的放牧活动,是作用于植物植被群落结构演变及动物繁殖生态过程的关键驱动因子^[5]。内蒙古图牧吉国家级自然保护区作为白鹤重要的迁徙中途栖息地常存在放牧活动,其中牲畜踩踏、牧人活动会导致白鹤栖息地碎片化^[6],迫使个体中断觅食、繁殖等行为,而过度放牧导致湿地植被退化(如挺水植物减少),破坏白鹤的隐蔽场所与食物资源(如水生植物、底栖动物)^[7],同时牲畜粪便会污染水体,降低水质,可能引发白鹤疾病或改变其觅食生境选择。本研究聚焦放牧活动这一特定人类干扰形式,通过量化分析不同放牧强度下白鹤行为模式的适应性变化,旨在揭示白鹤对人为干扰的行为响应机制及其生态适应策略。为协调湿地保护与牧业发展提供科学参考,对实现生物多样性保护与区域可持续发展的双赢目标具有重要实践意义。【前人研究进展】放牧活动对生物行为和生存的影响。对食肉目生物行为活动的研究中发现,人类的放牧活动占用了有限的活动时间资源,压缩了食肉目动物的活动时间,迫使它们把白天的活动转移到夜间^[8]。根据阿拉善地区啮齿动物对放牧活动的行为响应研究发现,放牧干扰可借助对啮齿动物种群数量、栖息地植被状况及土壤特性的作用,对其觅食行为产生间接影响,不同的啮齿动物倾向于不同的摄食策略来响应放牧干扰^[9]。对卧龙自然保护区大熊猫栖息地研究发现,放牧直接干扰大熊猫栖息地生态的主要影响为啃食践踏改变草本层物种结构,降低植被覆盖;破坏主食竹根系笋芽,压缩竹林生长空间;迫使大熊猫迁徙、活动范围破碎化,中小型动物改变行为模式,还增加人兽冲突风险,影响食物链稳定性^[10]。

【本研究切入点】白鹤(*Grus leucogeranus*)在世界自然保护联盟(international union for conservation of nature, IUCN)红色名录中属于极危(CR)等级^[11],其生存受到栖息地丧失、人为干扰和气候变化的威胁^[12]。但目前对于白鹤的研究多集中在越冬生态、种群数量、行为模式方面,在人类放牧活动与行为模式方面关注较少^[13-15]。内蒙古图牧吉国家级自然保护区作为白鹤重要的迁徙中途栖息地,白鹤在此地面临着放牧、捕鱼、农业种植区扩张、游客拍照等多种人为因素干扰^[16]。因此,亟须开展针对特定的人为干扰因素—放牧活动对白鹤行为模式的响应的研究。【拟解决的关键问题】本研究拟以图牧吉保护区的白鹤作为研究对象,采取瞬时扫描取样法分析不同生活史阶段白鹤受放牧活动影响引发的行为模式适应性响应,旨在揭示牧群大小对白鹤行为的影响、分析成鹤与幼鹤在放牧干扰下产生的不同时间分配的原因,以及放牧活动下白鹤成幼日节律的差异及对其的响应。通过上述研究,阐明放牧干扰梯度下白鹤的行为适应策略,平衡人为活动与白鹤的和谐共生。

1 研究方法

1.1 数据收集

本研究野外观察数据采集时段为 2023 年 10 月 27 日—11 月 8 日、2024 年 4 月 23—30 日。行为观测采用瞬时扫描取样法(instantaneous and scanning sampling),借助 SWAROVSKI 20×60 单筒望远镜、BOSMA 10×42 双筒望远镜,于视野开阔无遮挡区域,随机选取 20 只白鹤成鸟与 10 只幼鸟作为观察样本,每 5 min 记录 1 次行为数据并同步采集环境信息。实际取样时间为 06:00—17:00,理论覆盖日出至日落时段。

以牧群规模作为放牧活动的干扰变量,牧群大小的数量单位为头,在本研究中,根据牧群大小将其分为 3 组,分别为 7 头牧群观察组、15 头牧群观察组和 20 头牧群观察组,3 个牧群不混群,且整体活动。

1.2 白鹤行为谱

白鹤的行为谱构建,主要依据 Masatomi^[17]中对鹤类(丹顶鹤)个体行为分类体系研究成果中的行为描述、目前白鹤行为研究进展^[18-21]及正式研究前对野外白鹤行为的预观察,本研究的白鹤行为谱,共有 8 类,定义见表 1。

表 1 白鹤行为定义
Tab.1 Definition of Siberian crane Behavior

行为 Behavior	定义 Definition
静息 Resting	白鹤单脚或双脚站立,闭眼静止,呈现放松状态,包含双脚静息与单脚静息 2 种表现
站立 Standing	白鹤单脚或双脚直立,目视前方或头贴颈部,保持静止姿态。该行为处于非放松状态,是警戒行为发生前的过渡状态
游走 Locomotion	白鹤在水平空间内从一处移动至另一处,常见于新环境巡查、更换觅食区域等场景
理羽 Preening	白鹤用喙从尾脂腺提取油脂,梳理、清洁羽毛
觅食 Feeding	白鹤在栖息地通过目视搜寻、喙部探寻、衔取、处理、吞咽等一系列动作获取食物,包含边行边觅食行为
警戒 Vigilance	白鹤中断当前活动,抬头、绷直颈部,目光凝视特定方向或环顾四周,观察判断环境潜在威胁
鸣叫 Tweet	白鹤张开喙部,头部朝向上方并快速连续摆动,通过鸣管发出声音
回避 Avoiding	受人类活动干扰,白鹤通过扇动翅膀飞行躲避,存在短距离位置变换或长距离、长时间迁飞 2 种形式

1.3 数据分析

针对野外采集的白鹤行为数据,通过统计各行为单元的发生频次及该行为频次占全日总行为频次的百分比,量化白鹤的日活动节律。采用 Excel 软件对白鹤行为数据进行初步处理,分析其日间活动变化节律及各行为类型的时间分配特征,并对放牧活动下成年白鹤和幼年白鹤的日节律特征进行对比,进一步探究放牧活动下白鹤成幼的行为活跃度、行为模式偏好及对其行为节律的响应。借助 Excel 与 SPSS 26.0 软件开展白鹤行为数据分析,采用单因素方差分析探究放牧活动影响下的白鹤行为模式差异;针对白鹤成体与幼体在放牧活动中的行为差异,运用独立样本 *t* 检验进行比较;以成体与幼体作为固定因子,通过双因素方差分析放牧活动对白鹤行为的主效应及交互效应。所有数据均以平均值±标准误(mean±SE)表示。

2 结果与分析

2.1 放牧活动下白鹤行为模式表达

由图 1 可知,在放牧活动影响下,白鹤成幼整体的日间行为谱表现出显著的策略性调整,其行为时间分配主要集中于理羽、觅食和回避等核心行为模块。在无放牧活动影响的情况下,白鹤的行为时间分配为 7.47% 的时间用于静息、4.39% 的时间用于站立、9.12% 的时间用于游走、19.08% 的时间用于理羽、43.09% 的时间用于觅食、15.50% 的时间用于警戒和 1.44% 的时间用于鸣叫。随着牧群规模梯度变化,白鹤的行为时间分配呈现以下差异:与无放牧活动对比,(1)牧群大小为 7 头时,白鹤的行为分配表现出显

著偏好性,30.60%的时间用于理羽,29.80%用于觅食,静息和回避行为投入中等时间,而警戒、游走、站立和鸣叫4类行为的时间占比显著压缩。(2)牧群大小为15头时,白鹤的行为分配模式发生适应性改变,在维持理羽(27.67%)和觅食(25.50%)行为的基础上,回避行为占比显著增加至23.17%,静息和警戒行为次之,站立、游走和鸣叫行为的时间进一步减少。(3)牧群大小为20头时,白鹤的行为策略发生根本性转变,回避行为(29.50%)成为主导行为,与觅食行为(20%)共同构成主要时间分配,理羽、游走和警戒行为次之,站立、鸣叫和静息行为则呈现低频表达。运用单因素方差分析研究3个牧群相互之间对白鹤行为的差异性,结果表明:与牧群大小为7头时(2.80%)相比,牧群大小为20头时白鹤游走行为(13.75%)有显著差异($P<0.001$);与牧群大小为15头时(2.50%)相比,牧群大小为20头时白鹤游走行为(13.75%)有显著差异($P<0.001$);与牧群大小为15头时(0.50%)相比,牧群大小为20头时白鹤鸣叫行为(0.75%)有显著差异($P=0.032$)。

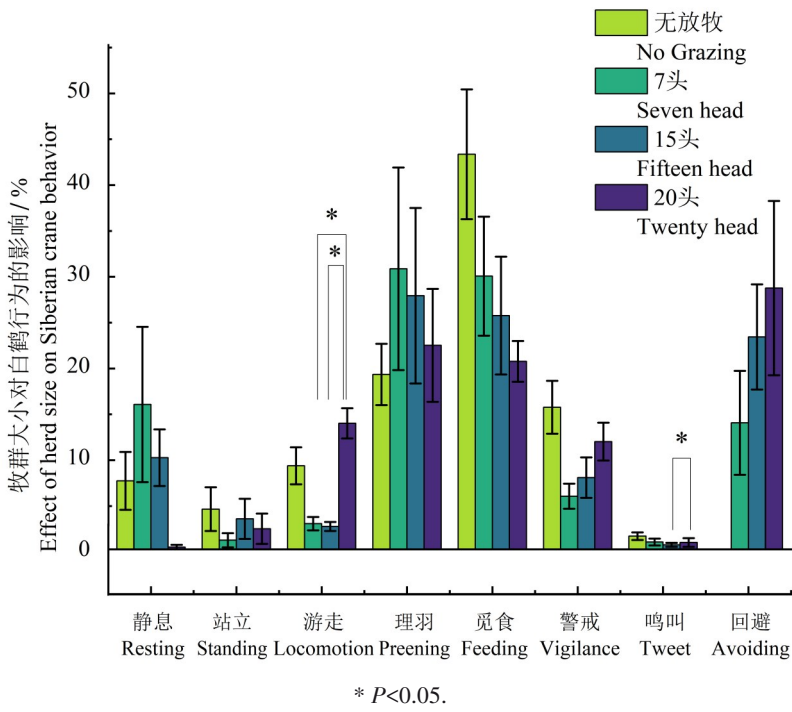


图1 牧群大小对白鹤行为的影响

Fig.1 Effect of herd size on Siberian crane behavior

运用单因素方差分析研究牧群大小对白鹤行为的差异性(表2),结果表明:不同牧群大小对于游走($F=9.028, P=0.009$)行为呈显著差异($P<0.05$),对比游走行为在不同牧群大小下的平均值发现,放牧20头观察组>放牧15头观察组,放牧20头观察组>放牧7头观察组。

表2 牧群大小对白鹤行为的影响

Tab.2 Effect of herd size on Siberian crane behavior

分析项目	静息	站立	游走	理羽	觅食	警戒	鸣叫	回避
Analytical item	Resting	Standing	Locomotion	Preening	Feeding	Vigilance	Tweet	Avoiding
<i>F</i>	1.474	0.448	45.885	0.390	0.602	2.066	3.143	1.593
<i>P</i>	0.268	0.625	<0.001**	0.686	0.564	0.0169	0.080	0.243

** $P<0.01$.

2.2 放牧活动伴存下成鹤与幼鹤的行为时间分配差异

在放牧活动的综合影响下,成鹤与幼鹤的行为时间分配存在差异(图2)。成鹤在回避(27.78%)、理羽(24.11%)、觅食(22.56%)、静息(11.67%)、站立(2.67%)和鸣叫(0.67%)行为的时间占比均高于幼鹤,而幼鹤的警戒(9.11%)和游走(8.22%)行为占比显著高于成鹤。然而,独立样本 t 检验结果显示,成鹤与幼鹤的行为模式无显著差异。

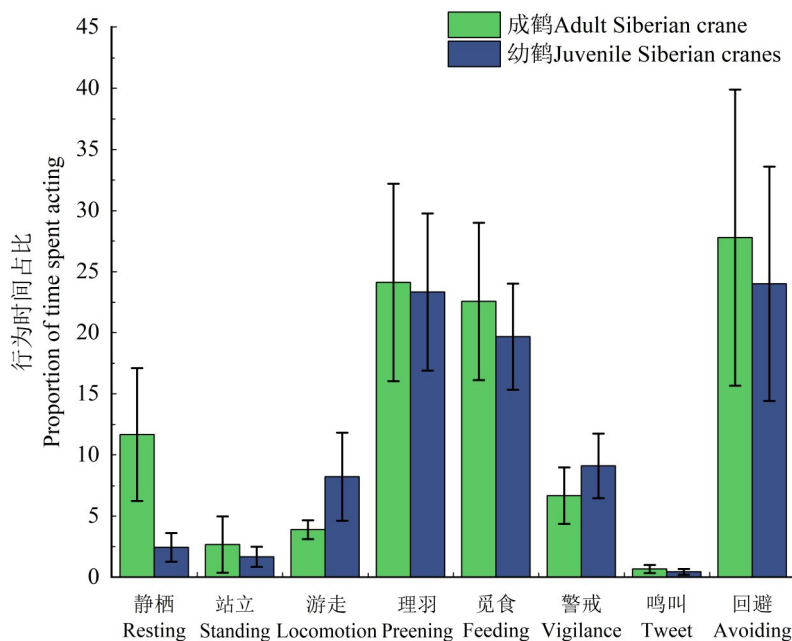


图 2 不同放牧数量对成幼白鹤行为时间差异的影响

Fig.2 Differences in the behavior of Siberian cranes under grazing activities

通过双因素方差分析成鹤、幼鹤与牧群规模的交互作用,发现该交互效应对白鹤的静息($F=5.347$, $P=0.022$)、游走($F=12.442$, $P<0.001$)、理羽($F=3.949$, $P=0.048$)和回避($F=15.744$, $P<0.001$)行为存在显著影响。进一步通过简单效应分析交互项对白鹤行为的具体作用,结果如下:(1)静息行为。幼鹤的静息行为未随牧群规模变化产生显著波动,呈现相对稳定的模式;而成鹤在 15 头牧群规模下的静息行为占比显著高于 20 头($P=0.003$, $d=3.549$)和 7 头($P=0.014$, $d=2.815$)牧群,即在中等放牧强度下表现出更频繁的静息行为,与高、低强度放牧形成显著差异。(2)游走行为。幼鹤在 20 头牧群(高强度放牧)下的游走行为显著多于 15 头($P<0.001$, $d=-6.348$)和 7 头($P<0.001$, $d=5.844$)牧群,且效应量极大,表明高强度放牧显著增加幼鹤的游走行为;在 15 头和 7 头牧群规模下(中低强度放牧),成鹤与幼鹤的游走行为差异较小,说明中低强度放牧对白鹤活动模式影响有限。此外,成鹤的游走行为未随放牧强度变化产生显著改变,保持相对稳定。(3)理羽行为。幼鹤的理羽行为在低放牧强度下频率最高,中等强度时显著减少,高强度时介于两者之间;成鹤在低强度放牧时的理羽行为显著多于中等($P=0.005$, $d=-3.329$)和高强度($P=0.001$, $d=-3.915$)放牧情况,而中等强度(15 头)与高强度(20 头)放牧之间无显著差异。(4)回避行为。幼鹤回避行为呈现“中等强度(15 头)>低强度(7 头)>高强度(20 头)”的趋势,反映出幼鹤面对放牧活动干扰时的行为反应策略不够成熟。成鹤在 20 头牧群大小下回避行为显著多于 15 头($P=0.003$, $d=-3.502$)和 7 头($P=0.001$, $d=3.939$)的情况,说明成鹤在高强度放牧(20 头)下表现出爆发式的回避行为,显著多于中低强度情况,而在 15 头和 7 头间无显著差别(表 3)。

2.3 放牧活动下白鹤成幼日节律的差异

在放牧活动影响下,成年与幼年白鹤的行为日节律存在显著差异,主要体现在行为活跃度、峰值谷值分布及行为模式的时间偏好上(图 3)。

(1)静息行为:成鹤和幼鹤的静息行为均全天不活跃,成鹤静息行为呈“双峰双谷”模式,谷值出现在 11:00—12:00、14:00—15:00,峰值出现在 13:00—14:00、15:00—16:00,幼鹤静息行为呈“单峰双谷”模式,谷值为 11:00—12:00、15:00—16:00,仅在 13:00—14:00 出现单一峰值,成鹤峰值时段更长;

(2)站立行为:成鹤和幼鹤的站立行为均全天不活跃,幼鹤站立行为出现双峰值(成鹤为单峰),且谷值多出现在下午,幼鹤站立行为谷值为 13:00—14:00、15:00—16:00,峰值在 12:00—13:00、14:00—15:00,成鹤站立行为谷值在 11:00—12:00,峰值为 12:00—13:00;

表 3 基于双因素方差分析成幼鹤牧群大小交互作用下对白鹤行为的影响
Tab.3 Effects of the interaction of adult crane herd size on the behavior of Siberian cranes

分析项目 Analytical item	成幼白鹤	幼鹤			成鹤		
	Adults and juveniles	Juvenile Siberian cranes			Adult Siberian cranes		
	牧群大小组对比	15 vs 20	15 vs 7	20 vs 7	15 vs 20	15 vs 7	20 vs 7
均值差值 Mean different	静息	1.333	-2.667	-4.000	29.000	23.000	-6.000
	游走	-21.000	-1.667	19.333	-4.333	-1.333	3.000
	理羽	-22.000	-32.000	-10.000	7.330	-41.670	3.000
	回避	39.667	7.333	-32.333	-66.667	8.333	75.000
<i>t</i>	静息	0.200	-0.400	-0.600	4.346	3.447	-0.899
	游走	-7.774	-0.617	7.157	-1.604	-0.494	1.111
	理羽	-2.510	-3.130	-0.980	0.720	-4.080	-4.080
	回避	2.552	0.472	-2.080	-4.288	0.536	4.825
<i>p</i>	静息	0.999	0.999	0.999	0.003	0.014	0.999
	游走	<0.001**	0.999	<0.001**	0.404	0.999	0.865
	理羽	0.160	0.030*	0.999	0.999	<0.001**	<0.001**
	回避	0.076	0.999	0.179	0.003	0.999	0.001
<i>d</i>	静息	0.163	-0.326	-0.489	3.549	2.815	-0.734
	游走	-6.348	-0.504	5.844	-1.310	-0.403	0.907
	理羽	-1.760	-2.260	-0.800	0.590	-3.330	-3.920
	回避	2.083	0.385	-1.698	-3.502	0.438	3.939

* $P<0.05$ ** $P<0.01$.

(3)游走行为:成鹤游走行为全天不活跃,谷值在 11:00—12:00、15:00—16:00,峰值为 10:00—11:00、13:00—14:00,幼鹤游走行为下午开始活跃,谷值为 12:00—13:00、15:00—16:00,峰值在 10:00—11:00、14:00—15:00,幼鹤游走行为的活跃时段集中于下午(成鹤无明显时段偏好),且下午峰值(14:00—15:00)更突出;

(4)理羽行为:成鹤理羽行为上午活跃,峰值在 13:00—14:00,谷值为 12:00~13:00、15:00—16:00,幼鹤理羽行为全天活跃,峰值在 11:00—12:00、15:00—16:00,谷值为 10:00—11:00、12:00—13:00,成鹤理羽集中于上午,呈“单峰双谷”,幼鹤理羽全天均匀分布,呈“双峰双谷”,且下午峰值(15:00—16:00)更显著;

(5)觅食行为:成鹤和幼鹤觅食行为均全天活跃,成鹤觅食行为峰值在 11:00—12:00、15:00—16:00,谷值为 12:00—13:00,幼鹤觅食峰值在 10:00—11:00、14:00—15:00,谷值为 13:00—14:00、15:00—16:00,成鹤觅食峰值偏中午和傍晚,幼鹤峰值偏上午和下午早期,且幼鹤下午低谷(15:00—16:00)更明显;

(6)警戒行为:成鹤和幼鹤警戒行为均全天活跃但频率低于觅食,成鹤警戒行为峰值在 10:00—11:00、12:00—13:00,谷值为 11:00—12:00、15:00—16:00,幼鹤警戒行为峰值在 12:00—13:00、15:00—16:00,谷值为 11:00—12:00、13:00—14:00,成鹤警戒峰值偏上午,幼鹤峰值偏下午,两者谷值时段相似但幼鹤下午低谷(13:00—14:00)更集中;

(7)鸣叫行为:成鹤和幼鹤鸣叫行为均全天不活跃,成鹤鸣叫行为仅在 11:00—12:00 出现谷值,幼鹤鸣叫行为存在 2 个微小峰值(10:00—11:00、12:00—13:00),谷值为 11:00—12:00,幼鹤鸣叫行为偶有短暂活跃,而成年几乎无活跃时段;

(8)回避行为:成鹤回避行为中午开始活跃,峰值在 14:00—15:00,谷值为 15:00—16:00,幼鹤回避全天较早活跃(10:00 起),无峰值,成鹤回避行为集中于下午,幼鹤活跃起始时间更早,持续时间更长。

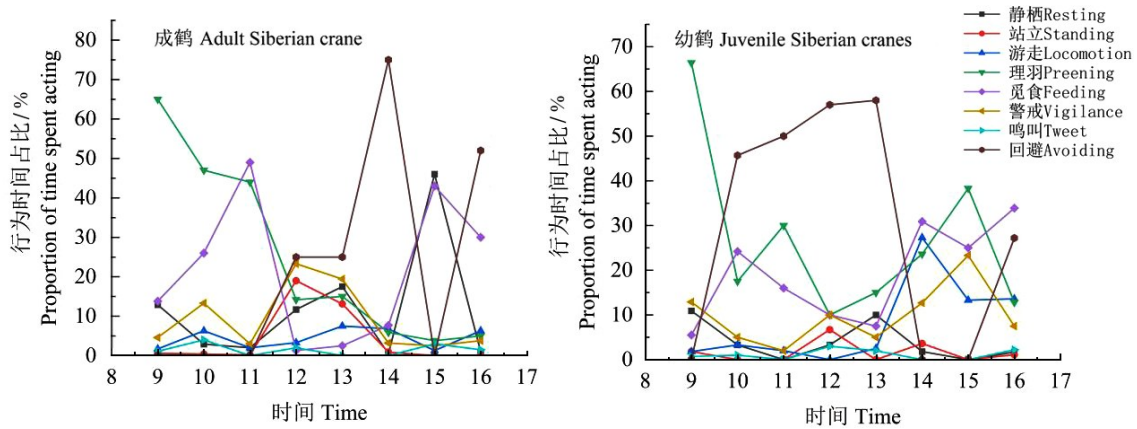


图3 放牧活动下白鹤成幼行为日节律

Fig.3 Daily activity rhythms of adult and juvenile Siberian cranes under grazing activities

2.4 放牧活动驱动下白鹤行为节律响应

在放牧活动驱动下,白鹤的行为节律呈现显著适应性调整(图4)。放牧活动致使白鹤静栖行为的日节律由分散的多峰模式收缩为集中的双峰结构,且行为强度大幅衰减。站立行为遭受明显抑制,仅于午间出现瞬时活跃。游走行为的活跃高峰数量锐减,其高频活动时段较无放牧状态显著延后。觅食行为的节律特征发生显著偏移,峰值与谷值均向后推迟,且全天发生频次显著提升。警戒行为的活跃峰值提前至放牧初期,尽管整体活跃度维持低位,却在干扰伊始即进入警觉状态。鸣叫行为的昼夜节律波动微弱,整体保持低强度水平,且在放牧压力下呈现持续减少趋势。回避行为展现出最为剧烈的响应变化,活动频率急剧攀升,表明白鹤能够快速感知放牧威胁并主动采取规避策略。

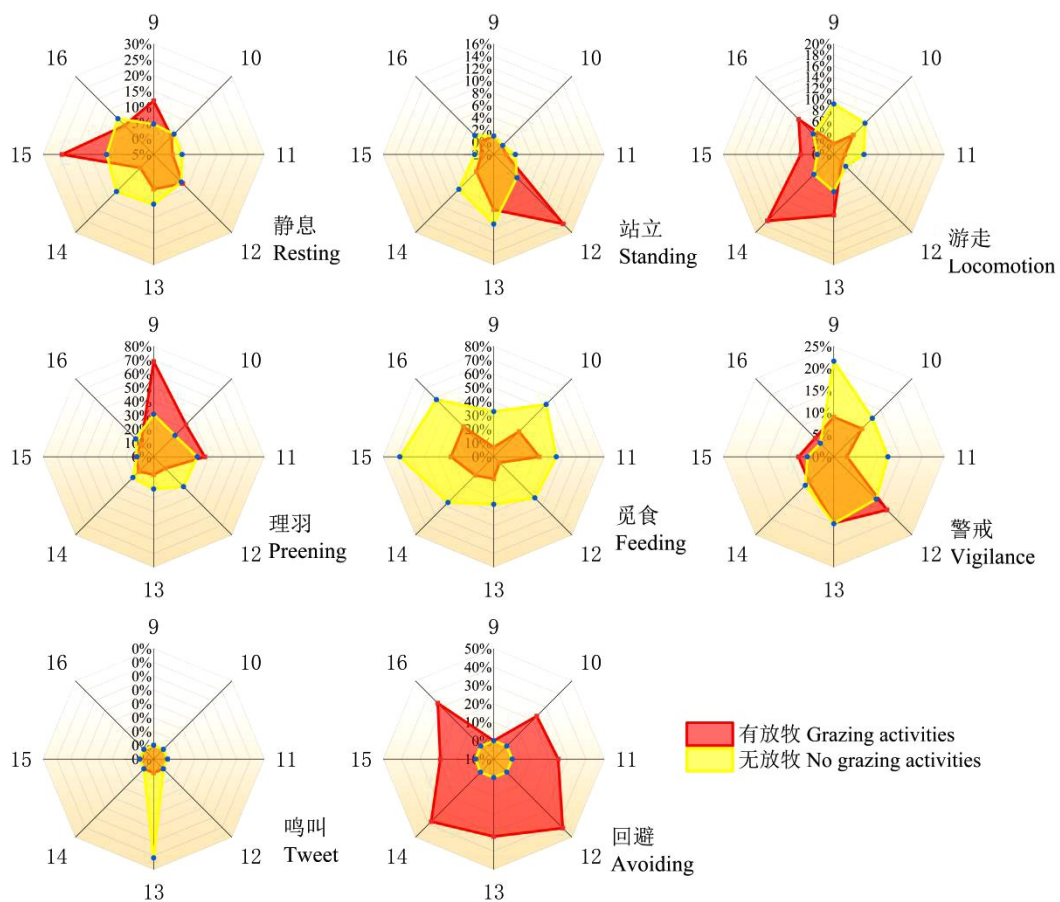


图4 放牧活动驱动下白鹤行为节律响应

Fig.4 Differences in the behavioral rhythms of Siberian cranes driven by grazing activities

3 讨论

在放牧活动影响下,白鹤日间行为谱对牧群规模的响应呈现非线性特征,其行为策略表现出显著的梯度适应性。在低强度的放牧活动(7头)时,白鹤以理羽、觅食等基础行为为主导,体现低干扰下能量获取与生理维护的优先级。此时警戒行为受到抑制,表明7头牧群未对白鹤构成实质威胁。在中强度的放牧活动(15头)时,回避行为显著增加,与理羽、觅食共同构成主导行为。白鹤通过调整行为策略,增加警戒行为以应对干扰^[22]。在高强度的放牧活动(20头)时,回避行为成为绝对主导,觅食与理羽行为占比下降,且回避强度随牧群规模增大而提升,表明白鹤对放牧干扰存在临界响应阈值。当牧群超过20头时,回避策略成为首选,但这也导致觅食效率降低。警戒行为在中强度放牧时小幅上升,高强度时略有回落,白鹤转向以高效规避风险的回避行为为主。本研究表明,牧群规模超过15头可能是白鹤行为策略转变的关键节点。牧群大小对游走行为影响显著,20头牧群的干扰效应显著高于15头和7头,暗示大规模牧群可能加剧栖息地扰动,迫使白鹤通过增加游走行为寻找安全区域,超过耐受阈值时则直接飞离^[23]。另一方面,牧群规模扩大可能降低白鹤被捕食风险,从而减少个体警戒行为需求,转而增加游走探索。其余七类行为(如静息、理羽等)对牧群规模变化不敏感,可能因受内源性生理调节主导,或牧群规模尚未突破其干扰阈值。综上,白鹤行为对牧群规模的响应具有选择性,游走行为可作为放牧干扰的潜在指示指标。

白鹤的成体和幼体在面对周围环境中人类活动时,由于各自的生理机能和身体形态等方面的差异会产生不同的行为模式^[24-25]。成鹤与幼鹤的主要行为是回避行为,但成鹤回避行为的时间配比高于幼鹤,成鹤对周围环境变化有较强的感知能力。除此之外,成鹤静息行为、站立行为、理羽行为和觅食行为占比高于幼鹤,而幼鹤的游走行为、鸣叫行为和警戒行为占比高于成鹤。此时的幼鹤处于生长的早期阶段,觅食效率低,对周围环境警戒性高,将花费大量的时间用于寻找食物。而成鹤觅食效率高,用于寻找食物的游走行为的时间配比较低。在满足自身觅食需求之外,将更多的时间分配在理羽、静息、站立这类能量消耗较小的休息行为中。成鹤面对放牧活动的影响表现出规避特征,幼鹤则表现为警戒特征。在交互作用影响下,成鹤在15头牧群时静息行为最多,反映出成鹤对于中等放牧干扰的适应性特征,幼鹤静息行为则呈现出稳定性的特征,幼鹤正处于生长期,要满足基础的休息行为以及对周围风险感知能力较弱,在静息行为的时间分配较为稳定。幼鹤的游走行为在20头牧群时活动强度激增,而成鹤在不同牧群大小的游走行为则呈现出稳定性,幼鹤的空间探寻能力高于成鹤且觅食效率低,需增加游走行为。成幼鹤的理羽行为在7头牧群时均最多,面对牧群干扰表现出最优的时间分配策略。幼鹤的回避行为在15头牧群时最多,成鹤则在20头牧群最多,成鹤拥有比较成熟的风险回避策略,而幼鹤缺乏风险评估经验^[26-27]。

成鹤觅食效率高、能量储备充足,可通过延长静息时间降低代谢消耗,属于一种“能量优化”——以最小能量消耗实现生存、繁殖等关键生命活动;幼鹤生长需大量能量,但觅食效率低,需压缩静息时间,碎片化休息以平衡觅食与发育需求^[18]。成鹤站立行为单峰集中于中午,利用牧群活动低频时段集中观察环境,减少能量浪费,幼鹤双峰分布于上下午,因风险感知能力弱,需通过更多站立行为持续监测周围,弥补经验不足。成鹤游走行为全天低频且均衡,依赖成熟觅食经验,无需高频游走即可定位资源,仅在上午和中午短暂活动,规避放牧高峰,幼鹤下午显著活跃,觅食技巧生疏,需通过下午高强度游走扩大搜索范围,同时模仿成鹤行为路径学习生存技能。成鹤上午集中理羽,清晨湖泊环境(如水位、温度)适宜清洁,且放牧干扰较少,体现对环境条件的主动利用,幼鹤全天分散理羽,缺乏风险评估能力,碎片化完成清洁。成鹤集中觅食,避开干扰高峰,体现“时间错峰”策略,幼鹤因缺少经验与能量消耗大而多次分散觅食^[28]。成鹤警戒高峰与觅食高峰重叠,显示对干扰的可控评估。幼鹤警戒峰值响应随牧群活动被动提高警觉,低谷因短暂静息导致警觉性下降,反映响应机制不成熟。成鹤全天沉默,通过低存在感减少人鹤冲突,幼鹤偶发短暂峰值,缺乏生存经验,通过偶发鸣叫传递不安或寻求成鹤庇护,属于本能反应。成鹤下午集中回避,主动在干扰高峰时段撤离,策略精准,幼鹤全天活跃且持续,无明显峰值,反映其无法判断干扰等级,只能通过长时间回避降低风险,行为效率低。

相比于无放牧活动,放牧活动下白鹤的静息行为、站立行为、理羽行为、鸣叫行为和回避行为增加。白鹤通过增加静息行为峰值来弥补放牧活动对其造成的影响,为了减少自身能量消耗,将更多的时间用于静息。警戒行为峰值减少并推迟,表明白鹤对放牧活动的干扰具备一定的适应性。

4 结 论

放牧活动下,面对牧群压力的增加,白鹤的行为策略从“理羽—觅食”双主导转向“回避”主导,15头牧群压力下可能是白鹤行为转变的重要节点。白鹤通过增加基础维持行为和减少能量消耗来应对放牧干扰,针对放牧活动用回避来代替警戒。白鹤成体与幼体因生理差异对放牧活动呈现不同行为策略,成鹤具备更强的环境感知与风险评估能力,回避行为时间占比更高,幼鹤处于生长早期,觅食效率低、警戒性高,游走行为占比更高。放牧干扰下,白鹤成幼因生理需求、经验和风险感知能力差异,日节律显著不同。成鹤主动优化能量利用,高效应对风险,幼鹤行为被动,依赖模仿学习,效率较低,二者差异体现不同生存阶段的差异化适应策略。放牧干扰显著改变白鹤行为时间分配,静息等行为增加,觅食等减少,行为节律相应调整。白鹤通过能量优化(增加静息节能)与时间错峰(错开核心活动与放牧高峰)策略,实现对放牧干扰的适应性改变。

致谢:黑龙江挠力河国家级自然保护区管理局项目和中央高校基本科研业务费专项资金资助项目(2572022DS11)同时对本研究给予了资助,谨致谢意!

参考文献 References:

- [1] RIPPLE W J, ESTES J A, BESCHTA R L, et al. Status and ecological effects of the world's largest carnivores[J]. *Science*, 2014, 343(6167): 1241-1244.
- [2] 陈水华, 丁平, 郑光美, 等. 城市化对杭州市湿地水鸟群落的影响研究[J]. *动物学研究*, 2000, 21(4): 279-285.
CHEN S H, DING P, ZHENG G M, et al. Impacts of urbanization on the wetland waterbird communities in Hangzhou [J]. *Zoological research*, 2000, 21(4): 279-285.
- [3] HOLMES N, GIESE M, KRIWOKEN L K. Testing the minimum approach distance guidelines for incubating Royal penguins *Eudyptes schlegeli* [J]. *Biological conservation*, 2005, 126(3): 339-350.
- [4] 王彦平, 陈水华, 丁平. 杭州城市行道树带的繁殖鸟类及其鸟巢分布[J]. *动物学研究*, 2003, 24(4): 259-264.
WANG Y P, CHEN S H, DING P. Breeding birds and their nests in street tree strips in Hangzhou City [J]. *Zoological research*, 2003, 24(4): 259-264.
- [5] 陈乐勇. 放牧干扰对栗斑腹鸫繁殖生态的影响[D]. 长春: 吉林农业大学, 2017.
CHEN L Y. Grazing effects on reproductive ecology of *Emberiza jankowskii* [D]. Changchun: Jilin Agricultural University, 2017.
- [6] 曾颖. 放牧对大熊猫栖息地和主食竹影响内在机制探究: 以美姑大风顶国家级自然保护区为例 [D]. 南充: 西华师范大学, 2023.
ZENG Y. The study of internal mechanism of grazing effect on habitat and staple food bamboo of giant panda: a case in Meigu Dafengding National Nature Reserve [D]. Nanchong: China West Normal University, 2023.
- [7] 褚少杰, 王怡璇, 段利民, 等. 不同放牧强度对典型草原区河谷湿地土壤碳氮磷生态化学计量特征的影响[J]. *中国草地学报*, 2023, 45(10): 12-21.
CHU S J, WANG Y X, DUAN L M, et al. Effects of different grazing intensities on ecological stoichiometric characteristics of soil carbon, nitrogen and phosphorus in typical grassland valley wetlands [J]. *Chinese journal of grassland*, 2023, 45(10): 12-21.
- [8] 罗雪玲, 蒲冠桦, 尹华康, 等. 马边大风顶自然保护区放牧对食肉目群落的影响[J]. *四川动物*, 2024, 43(6): 704-716.
LUO X L, PU G H, YIN H K, et al. Impacts of livestock grazing on carnivore communities in the Mabian Dafengding Nature Reserve [J]. *Sichuan journal of zoology*, 2024, 43(6): 704-716.
- [9] 刘丽娜, 袁帅, 李鑫, 等. 阿拉善荒漠啮齿动物优势种觅食活动对不同放牧方式的响应[J]. *兽类学报*, 2023, 43(6): 689-701.
LIU L N, YUAN S, LI X, et al. Feeding behavior of sympatric rodents in the Alxa Desert in response to different grazing pat-

- terns[J].Acta theriologica Sinica,2023,43(6):689-701.
- [10] 王晓.放牧对卧龙自然保护区大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)及其栖息地影响研究[D].南充:西华师范大学,2020.
- WANG X.Study on the effect of livestock grazing on giant pandas(*Ailuropoda melanoleuca*)and their habitat in Wolong Nature Reserve[D].Nanchong:China West Normal University,2020.
- [11] 刘小燕,张增信,李军,等.基于MaxEnt模型的白鹤越冬栖息地潜在适生区分布研究[J].南京林业大学学报(自然科学版),2024,48(5):181-188.
- LIU X Y,ZHANG Z X,LI J,et al.An prediction of the potential distribution of suitable habitat for *Grus leucogeranus* using the MaxEnt model[J].Journal of Nanjing forestry university(natural sciences edition),2024,48(5):181-188.
- [12] NIU Z G,ZHANG H Y,WANG X W,et al.Mapping wetland changes in China between 1978 and 2008[J].Chinese science bulletin,2012,57(22):2813-2823.
- [13] 孙志勇,孔凡前,缪沛君,等.基于MaxEnt模型的鄱阳湖白鹤生境适宜性评价[J].南方林业科学,2023,51(4):70-74.
- SUN Z Y,KONG F Q,MIAO L J,et al.Habitat suitability evaluation of *Leucogeranus leucogeranus* in Poyang Lake based on MaxEnt model[J].South China forestry science,2023,51(4):70-74.
- [14] 范巍巍,王宇嘉,李晓民.吉林莫莫格春季白鹤觅食地生境初步研究[J].野生动物,2012,33(1):18-22.
- FAN W W,WANG Y J,LI X M,et al.A preliminary study on spring foraging habitat of Siberian crane in Momoge,Jilin Province [J].Chinese journal of wildlife,2012,33(1),18-22.
- [15] 相桂权,张洪岩,吴景才,等.莫莫格湿地景观格局变化对白鹤停歇种群动态的影响[J].东北师范大学学报(自然科学版),2010,42(3):126-131.
- XIANG G Q,ZHANG H Y,WU J C,et al.Effects of changing landscapes on trends of stopover population in Siberian crane at Momoge Wetland[J].Journal of northeast normal university(natural science edition),2010,42(3),126-131.
- [16] 王子健.迁徙期图牧吉保护区水鸟群落特征及人为干扰的影响[D].哈尔滨:东北林业大学,2019.
- WANG Z J.Characteristics of waterfowl community and effects of human disturbance in the Tumuji Protected Area during migration period[D].Harbin:Northeast Forestry University,2019.
- [17] MASATOMI H.Individual(non-social)behavioral acts of hooded cranes *Grus monacha* wintering in Izumi,Japan[J].Journal of ethology,2004,22(1):69-83.
- [18] 邵明勤,龚浩林,戴年华,等.鄱阳湖围垦区藕塘越冬白鹤的时间分配与行为节律[J].生态学报,2018,38(14):5206-5212.
- SHAO M Q,GONG H L,DAI N H,et al.Study on time budgets and behavioral rhythm of wintering Siberian cranes in a lotus pond reclamation area in Poyang Lake[J].Acta ecologica Sinica,2018,38(14):5206-5212.
- [19] 高洁.迁徙停歇地不同取食生境对白鹤生态习性影响研究[D].长春:东北师范大学,2022.
- GAO J.Study on the effects of different feeding habitats to ecological habits of Siberian cranes in migratory stopover sites [D].Changchun:Northeast Normal University,2022.
- [20] LIU H J,BU R C,LIU J T,et al.Predicting the wetland distributions under climate warming in the Great Xing'an Mountains, northeastern China[J].Ecological research,2011,26(3):605-613.
- [21] 植毅进,卢萍,戴年华,等.鄱阳湖滨藕塘生境中白鹤取食行为研究[J].生态学报,2019,39(12):4266-4272.
- ZHI Y J,LU P,DAI N H,et al.Foraging behaviour of Siberian cranes in lotus pond habitats surrounding Poyang Lake[J].Acta ecologica Sinica,2019,39(12):4266-4272.
- [22] 王文娟,王榄华,侯谨谨.人工生境已成为鄱阳湖越冬白鹤的重要觅食地[J].野生动物学报,2019,40(1):133-137.
- WANG W J,WANG L H,HOU J J.Man-made habitats have become important foraging areas of Siberian cranes[J].Chinese journal of wildlife,2019,40(1):133-137.
- [23] SAGAR R,RAGHUBANSHI A S,SINGH J S.Tree species composition,dispersion and diversity along a disturbance gradient in a dry tropical forest region of India[J].Forest ecology & management,2003,186(1/2/3):61-71.
- [24] 杨延峰,张国钢,陆军,等.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[J].生态学报,2012,32(23):7280-7288.
- YANG Y F,ZHANG G G,LU J,et al.Diurnal activity patterns and environmental factors on behaviors of Bar-headed Geese *Anser indicus* wintering at Caohai Lake of Guizhou,China[J].Acta ecologica Sinica,2012,32(23):7280-7288.

- [25] 王彦平,陈水华,丁平.惊飞距离:杭州常见鸟类对人为侵扰的适应性[J].动物学研究,2004,25(3):214-220.
WANG Y P, CHEN S H, DING P. Flush distance: bird tolerance to human intrusion in Hangzhou[J]. Zoological research, 2004, 25(3): 214-220.
- [26] 肖超.非繁殖期白鹤行为模式的群体差异与季节响应及气候影响分析[D].哈尔滨:东北林业大学,2023.
XIAO C. Analysis of population difference, seasonal response and climate impact of behavior pattern of Siberian crane in non-breeding season[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2023.
- [27] 张琦,李浙,吴庆明,等.河南民权湿地公园青头潜鸭越冬行为模式及性别差异[J].生态学报,2020,40(19):7054-7063.
ZHANG Q, LI Z, WU Q M, et al. Overwintering behavior pattern and sex difference of *Aythya baeri* in Henan Minquan Wetland Park[J]. Acta ecologica Sinica, 2020, 40(19): 7054-7063.
- [28] 张琼,钱法文.白鹤幼鹤行为发育[J].生态学报,2015,35(21):7236-7243.
ZHANG Q, QIAN F W. Behavioral development of juvenile Siberian crane[J]. Acta ecologica Sinica, 2015, 35(21): 7236-7243.

(责任编辑:刘俊峰)



第一作者简介:朱帅飞,农学硕士,主要从事鸟类生态学研究。



通信作者简介:吴庆明,教授,塔里木大学园艺与林学院副院长,农学博士,生物学博士后,博士生导师(东北林业大学林学学博、林业专博,塔里木大学生物学学博)。国家林业和草原自然保护区创新联盟秘书长、中国野生动物保护协会鹤类联合保护委员会副秘书长、中国湿地保护协会常务理事、黑龙江省动物学会秘书长、黑龙江流域湿地保护网络秘书、IUCN鹤类专家组成员、IAPA自然教育工作专家组成员和监测协作工作专家组成员、黑龙江省哈尔滨市香坊区人民检察院《生物多样性公益诉讼保护基地》客座教授,主要感兴趣濒危鸟类生态学、鸟类多样性、鸟类声景生态学、园艺鸟类学方面的研究,主持国家自然科学基金、国家重点研发计划项目子课题、科技部新疆三考子课题等项目50余项。