

# 迁徙鸟类对中途停歇地的利用及迁徙对策

马志军, 李 博, 陈家宽

(复旦大学生物多样性科学研究所, 生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 上海 200433)

**摘要:** 中途停歇地是迁徙鸟类在繁殖地和非繁殖地之间的联系枢纽, 对于迁徙鸟类完成其完整的生活史过程具有重要作用。从鸟类的迁徙对策、中途停歇地的选择、鸟类在中途停歇地的停留时间、体重变化和种群特征以及中途停歇地的环境状况等方面, 回顾了中途停歇生态学在近年来的研究进展, 并提出了在迁徙对策理论的实验研究, 小型鸟类在中途停歇地的停歇时间及体重变化的准确确定等目前有待解决的问题。

**关键词:** 迁徙鸟类; 迁徙对策; 中途停歇生态学; 中途停歇地

**文章编号:** 1000-0933(2005)06-1404-09    **中图分类号:** Q958.13    **文献标识码:** A

## Study on the utilitizaion of stopover sites and migration strategies of migratory birds

MA Zhi-Jun, LI Bo, CHEN Jia-Kuan    (*Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Institute of Biodiversity Science, Fudan University, Shanghai, 200433, China*). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(6): 1404~1412.

**Abstract:** As connections between breeding and non-breeding grounds, stopover sites are of importance for the whole life history of migrants. This paper reviewed several aspects of stopover ecology, including the migration strategies, selection of stopover sites, stopover duration, dynamics of body mass and population characteristics of migrants, and attributes of the habitats at stopover sites. The further research directions were also discussed in the field of stopover ecology.

The costs of time and energy associate with migration represent one of the most important aspects of the studies on migration strategies. To minimize the migration time, migrants with “time minimization strategy” can decrease the risk on the migration routes and arrive at the destination as soon as possible. Moreover, reducing the energy cost during migration is also an important strategy for the migrants. Birds with different migration strategies display different processes of energy deposition at the stopover sites.

Four types of stopover sites are identified, with reference to purposes to stop over: energy replenishment sites, rest sites, stages before overcoming ecological barriers, and temporary stopover sites. The same stopover site may be utilized differently by different birds, or by different populations of the same species, or even by the same population in different seasons of the year. As the distances between adjacent stopover sites vary, birds take different means of moving between them, jumping (for long distance), skipping (for medium distance) or hopping (for short distance).

Affected by ecological factors (such as food resource, natural enemies, intra- or inter-species competition), migrants show changes in population features at stopover sites. During northward migration, the male preceded female at stopover sites; and the adults preceded juveniles during southward migration. Migrants could maintain the optimal migration speed and stopover duration through estimating or forecasting the habitat conditions, or based on its energy deposition. The body mass of migrants at stopover sites is associated with habitat quality, stopover duration, energy replenishment rate, daily foraging time and migration strategies.

**基金项目:** 国家自然科学基金资助项目(30400057); 上海市科委资助项目(04DZ19303); WWF 资助项目; 复旦大学青年科学基金资助项目  
**收稿日期:** 2004-01-26; **修订日期:** 2004-12-26

**作者简介:** 马志军(1972~), 男, 山东龙口人, 博士, 副教授, 主要从事鸟类生态学研究。E-mail: zhijunm@fudan.edu.cn

**Foundation item:** National Natural Science Foundation of China (No. 30400057), Shanghai Scientific and Technology Programme (No. 04DZ19303); WWF Programme and Fudan University Youth Fund Programme

**Received date:** 2004-01-26; **Accepted date:** 2004-12-26

**Biography:** MA Zhi-Jun, Associate professor. mainly engaged in avian ecology.

Habitat conditions, especially the food resources and human disturbances, have profound effects on the migrants' selection of stopover sites. As alternatives, small habitats near the major stopover sites are also important for the migrants.

As a relatively new field, there is a considerable room for refining the theories and methodologies of stopover ecology. In particular, the following three aspects need to be investigated further: (1) researching on the stopover ecology of migrants along the whole migration routes, (2) determining the accurate stopover duration of small birds at stopover sites; and (3) estimating the change of body mass of small birds at given stopover sites.

**Key words:** migratory birds; migration strategy; stopover ecology; stopover sites

许多鸟类每年在繁殖地和非繁殖地(越冬地)之间进行上万公里长途迁徙<sup>[1]</sup>。在迁徙过程中,鸟类所消耗的能量是其在迁徙以前身体所积蓄能量的数倍<sup>[2]</sup>。为了完成长距离的迁徙,鸟类在迁徙途中需要在一系列的中途停歇地补充食物并积蓄能量,为下一阶段的飞行做准备。因此,中途停歇地是联系鸟类繁殖地和非繁殖地的枢纽<sup>[3]</sup>,对于鸟类的迁徙具有重要意义。在迁徙过程中,鸟类花费大量的时间在中途停歇地补充能量<sup>[4]</sup>,其能量的补充速度影响着鸟类的迁徙速度和迁徙方式,并决定着鸟类能否顺利完成整个迁徙活动<sup>[5]</sup>。另外,由于鸟类在到达繁殖地的初期可能面临着严寒、食物缺乏等不利的环境条件,在中途停歇地储备的能量和营养物质对一些鸟类的成功繁殖也起到至关重要的作用<sup>[6~8]</sup>。因此,中途停歇地对于迁徙鸟类完成其完整的生活史过程具有重要作用。

近年来,随着人们对迁徙鸟类中途停歇地重要性的认识,中途停歇生态学(stopover ecology)已成为迁徙鸟类研究的热点之一并开展了大量的工作。本文回顾了迁徙鸟类中途停歇生态学方面的研究进展,并提出有待解决的问题和今后的研究方向。

### 1 鸟类的迁徙对策

鸟类的迁徙活动受多方面因素(时间和能量的消耗、食物的可获得性、被捕食的风险、气候条件以及其他迁徙鸟类的行为等)的影响<sup>[9]</sup>。Alerstam 和 Lindström 等认为,鸟类在迁徙过程中会采取一套完整的迁徙对策,以达到缩短迁徙时间、减少能量消耗以及避免天敌的捕食等目的,从而使其迁徙活动达到最优<sup>[10~12]</sup>。由于迁徙对策的选择和中途停歇地的选择与利用模式密切相关<sup>[4, 12]</sup>,因此,迁徙对策是中途停歇生态学研究的重要内容之一。

目前,有关鸟类迁徙对策的研究集中在迁徙理论和模型方面的探讨,迁徙时间和能量消耗是迁徙对策研究的核心内容<sup>[4, 10, 12]</sup>。其中,研究较多的是时间最短(time minimization)对策,即鸟类缩短迁徙时间,以最快的速度完成整个迁徙过程<sup>[4, 10, 13~17]</sup>。采取时间最短对策的优势是由于采取该对策的鸟类能够尽早达目的地(繁殖地或非繁殖地),从而占据高质量的栖息地<sup>[18]</sup>。另外,通过减少在迁徙途中的停歇时间和停歇次数,可以降低整个迁徙过程(飞行时和中途停歇时)的能量消耗以及减少被天敌捕食的风险<sup>[4, 10]</sup>。鸟类的第 2 种迁徙对策是总能量消耗最小对策,采用该对策的鸟类通过减少在迁徙过程中的能量消耗,提高能量的利用率,从而使其在整个迁徙过程中消耗的总能量最小。第 3 种迁徙对策为携带额外能量所消耗的能量最小对策。由于携带过多的能量储备将使体重大大增加,从而增加鸟类在迁徙过程中所消耗的能量<sup>[18]</sup>,因此采用该对策的鸟类通过减少携带的能量,从而使其在迁徙过程中携带额外能量时所消耗的能量最小<sup>[10]</sup>。另外,由于风力和风向对鸟类的迁徙飞行也有很大影响,一些研究也考虑了风对鸟类迁徙对策的影响<sup>[10, 19, 20]</sup>。

预测不同迁徙对策的鸟类所采取的最佳行为涉及到迁徙过程的多个方面,如飞行速度、栖息地选择、能量积累以及离开中途停歇地的时间等<sup>[10]</sup>。由于鸟类在迁徙过程中的大部分时间和能量(大约 88%的时间,67%的能量。这里的能量是指在中途停歇时期完成各种活动所消耗的能量)是消耗在中途停歇时期,因此,鸟类在中途停歇时期所受到的强烈选择压力对鸟类迁徙对策的确定具有显著影响<sup>[4]</sup>。其中,采取不同迁徙对策的鸟类如何使其离开中途停歇地时携带的能量适应各自不同的能量积累速度是受到选择压力影响最强烈的方面之一<sup>[4, 10]</sup>。通过分析鸟类

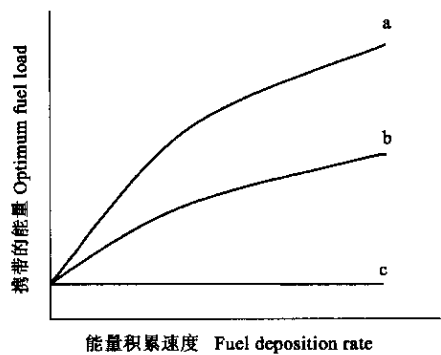


图 1 根据最佳迁徙对策理论,采用不同迁徙对策的鸟类在中途停歇地的能量积累速度和携带能量之间的关系

Fig. 1 The relationship between fuel deposition rate and optimum fuel load of migratory birds at the stopover sites according to the optimal migration strategies

图中所示的 3 种迁徙对策为:(a) 迁徙时间最短 Time minimum;(b) 整个迁徙过程的能量消耗最少 Least total energy cost of migration t;(c) 携带能量所消耗的额外能量最少(仿 Hedenström and Alerstam, 1997)<sup>[42]</sup>Least energy cost of transport (from Hedenström and Alerstam, 1997)<sup>[42]</sup>

在中途停歇地的能量积累情况,可以了解其采取的迁徙对策。采取时间最短对策的鸟类一般在离开中途停歇地时携带尽可能多的能量,以减少在迁徙途中的停歇次数。因此,随着它们在中途停歇地能量积累速度的增加,其携带的能量也显著增加;采取总能量消耗最小对策的鸟类并不需要在离开中途停歇地时携带更多的能量,因此,随着它们在中途停歇地能量积累速度的增加,其携带能量的增加较为缓慢<sup>[4]</sup>;而携带额外能量所消耗的能量最小的鸟类在离开中途停歇地时携带能量的多少并不随能量的积累速度的变化而改变(图 1)。

由于很多因素(如风向和风力、中途停歇地的数量、总的迁徙距离、季节变化以及鸟类在不同迁徙阶段的能量积累情况等)对鸟类迁徙对策的选择都可能影响<sup>[15~17, 19, 21~23]</sup>,目前,有关鸟类迁徙对策的选择是一个简单化的模式。根据对棕煌蜂鸟 *Selasphorus rufus* 的能量积累速度的研究结果<sup>[24]</sup>,Lindström 和 Alerstam 认为这种鸟类采取的是时间最短对策<sup>[15]</sup>。另外,Lindström 和 Alerstam<sup>[15]</sup>以及 Fransson<sup>[21]</sup>分别对野外投食的蓝点颏 *Luscinia svecica* 和灰白喉林莺 *Sylvia communis* 的能量积累速度和离开觅食地时携带的能量进行了测定。结果表明,这些长距离迁徙的鸟类采取的可能也是时间最短对策。

## 2 中途停歇地的选择

不同类型的中途停歇地对迁徙鸟类具有不同的作用。根据鸟类对中途停歇地的利用方式,可将中途停歇地分为 4 种类型:

(1)补给地 补给地是最常见的中途停歇地类型,也是目前中途停歇地研究的主要对象。由于长距离的连续飞行消耗大量的能量,鸟类在迁徙飞行过程中的体重迅速下降<sup>[25]</sup>。因此,鸟类需要在迁徙路线上具有一系列能够用来补充能量的补给地。鸟类在补给地停留的时间较长,在此期间摄入大量食物,其体重明显增加,积蓄的能量为鸟类继续飞行提供了保障。

(2)休息场所 一些中途停歇地仅仅是作为鸟类在长途迁徙过程中的临时休息场所。鸟类在这些场所仅做短暂停留,食物的摄取量很少甚至并不摄取食物,其体重基本保持不变<sup>[26]</sup>。

(3)飞越生态屏障前的停歇地 鸟类在每个中途停歇地都积累一定的能量,使其能够安全地到达下一个中途停歇地。但由于飞越高山、沙漠、大海等生态屏障需要更多的能量,一些鸟类在飞越生态屏障前,常常在一些高质量的中途停歇地储备大量的能量<sup>[27]</sup>。

(4)临时停歇地 这种中途停歇地的选择具有随机性,仅供迁徙过程中体质较弱的鸟类临时休息,或供鸟类在恶劣气候(暴雨、大风等)下进行临时停歇。通常情况下,在此停歇的鸟类很少<sup>[25]</sup>。

Melvin 和 Temple 根据沙丘鹤 *Grus canadensis* 对中途停歇地的利用方式,将中途停歇地分为两种类型。一种为“传统的中途停歇地”(traditional stopovers),即补给地,这种类型的停歇地在鸟类的迁徙路线上均匀分布,每年的迁徙季节,鸟类都在此停歇较长的时间;另一种为“非传统的中途停歇地”(nontraditional stopovers),即休息场所,鸟类在每天飞行结束时作为临时的栖息场所,鸟类在此仅做短暂的停留<sup>[28]</sup>。Hands 根据 形目鸟类在中途停歇地停留时间的长短,也将中途停歇地分为补给地和休息地<sup>[29]</sup>。但 Hands 自己也承认,这种分类有些武断,因为单个中途停歇地仅仅是迁徙途中一系列中途停歇地的组成部分,同一个中途停歇地对不同的鸟类,甚至对同种鸟类的不同种群或不同迁徙季节,可能具有不同的作用<sup>[29]</sup>。马志军等通过对长江河口区域南迁和北迁不同时期 形目鸟类群落特征的比较,也同意这个观点。他们认为,长江河口区域是鸟类北迁时期的重要中途停歇地;而对南迁的鸟类来说,该区域可能只是一些体质较弱的鸟类的临时休息场所<sup>[30]</sup>。

通常情况下,在鸟类的迁徙路线上,分布着许多可供利用的中途停歇地。然而,由于受到各种选择压力以及环境因素(如气候等)的影响,鸟类对中途停歇地的利用并不均匀,而是具有明显的选择性。例如,一些鸟类在迁徙途中仅在少数几个中途停歇地停留,而在中途停歇地之间进行长距离的飞行;一些鸟类在迁徙途中有许多中途停歇地,它们在各个中途停歇地之间只需做短距离的飞行<sup>[5]</sup>。Piersma 根据中途停歇地之间的距离,把鸟类的迁徙分为长距离的跳跃式(jump)迁徙,中等距离的蹦跳式(skip)迁徙以及短距离的轻跳式(hop)迁徙 3 种方式<sup>[31]</sup>。对于长距离跳跃式迁徙的鸟类来讲,虽然在相隔数千公里甚至上万公里的中途停歇地之间连续飞行将消耗大量的能量<sup>[32]</sup>,但这种迁徙模式可以减少多次停歇所花费的时间,从而加快迁徙的速度。按照 Alerstam 和 Lindström 的最佳迁徙对策理论<sup>[10]</sup>,采取这种长距离跳跃式迁徙的鸟类采用的是时间最短对策。对于短距离轻跳式的迁徙鸟类来讲,虽然增加它们在中途停歇的次数使迁徙的速度减慢,但这可以保证它们时刻携带着较充足的能量储备,以应对在迁徙途中以及在目的地可能遇到的恶劣环境条件<sup>[33]</sup>。这种迁徙模式是一种能量最大(energy maximization)对策,对于鸟类提高自身的存活率和繁殖的成功率都具有重要意义<sup>[7, 34]</sup>。Gudmundsson 等认为,从鸟类对中途停歇地的利用来讲,即使鸟类采取时间最短对策,在迁徙途中的一些尽管质量较差但适宜于停歇的地点对它们来说仍然是非常重要的<sup>[14]</sup>。中途停歇地之间距离的增加可能会导致鸟类从“短距离轻跳”变为“长距离跳跃”的迁徙模式<sup>[31, 33]</sup>。

Van der Veen 和 Lindström 的研究证实,携带较多的脂肪会降低鸟类的飞行速度,从而使鸟类更容易被捕食者所捕食<sup>[35]</sup>。因此,捕食者对鸟类的中途停歇地选择也有一定影响<sup>[10, 15]</sup>。Ydenberg 等在相距仅 35km 的两处具有不同捕食压力、不同食物资源状况的两个地点比较了西滨鹬 *Calidris mauri* 对中途停歇地的选择;在天敌相对较少的地点,食物资源相对匮乏,鸟类的脂肪积累速度较慢;在天敌相对较多的地点,食物资源丰富,鸟类的脂肪积累速度较快。研究结果表明,当西滨鹬到达中途停歇地

时,携带能量较少的鸟类选择食物资源丰富的地点,以获得较高的能量积累速度,而携带能量较多的鸟类选择天敌相对较少的地点,以获得较安全的栖息环境<sup>[36]</sup>。因此,鸟类可以通过选择不同的中途停歇地而在安全性和食物资源之间进行权衡。

### 3 鸟类在中途停歇地的生态特征

#### 3.1 鸟类在中途停歇地的种群特征

在北迁时期,大部分雀形目鸟类的种群在中途停歇地的性比常出现很大的偏移,这是由于不同性别的个体到达中途停歇地的时间不同所造成的<sup>[37]</sup>。一般来说,在春季,雄性个体比雌性个体更早经过中途停歇地,而雌性个体要稍晚一些<sup>[38]</sup>。这与雄性个体在繁殖地的领域以及配偶的竞争有关。在食物资源和气候条件允许的情况下,雄性个体将尽可能早地到达繁殖地,以占据高质量的栖息地,并在配偶的竞争中占据有利地位。而大部分雌性个体则赶在筑巢之前到达繁殖地<sup>[39, 40]</sup>。Yong 等人在春季对中途停歇的黑头威森莺 *Wilsonia pusilla* 的研究表明,在中途停歇地,雌性个体往往比雄性个体携带更多的能量储备,停歇的时间较短,能量的补充速度也更快。这为其快速到达繁殖地提供了保障<sup>[40]</sup>。而一雌多雄制的鸟类恰恰相反,雌性到达繁殖地的时间要早于雄性<sup>[41, 42]</sup>。

在迁徙期间,食物资源的波动,捕食压力,种内和种间的竞争,有限的栖息地等,都会给鸟类带来极大的压力。而对于第 1 次进行迁徙(秋季向南迁徙)的幼鸟来说,它们所受到的压力无疑比成鸟大得多<sup>[40]</sup>。例如,幼鸟的肌肉和羽毛还没有发育成熟,在迁徙飞行中可能会消耗更多的能量;由于缺乏经验,幼鸟在中途停歇时期的觅食效率会比成鸟低;由于幼鸟常处于较低的社群等级,这也使它们在与成鸟进行栖息地和食物资源的竞争中往往处于劣势;幼鸟在营养吸收和能量储存的效率方面也低于成鸟。因此,幼鸟在中途停歇地通常会停留更长的时间。一些研究表明,在南迁时期,与二龄以上的个体相比,当年繁殖个体的迁徙速度较慢,在到达中途停歇地时的能量储备较少,在中途停歇地停留的时间则更长<sup>[37~40, 43]</sup>。另外,由于不同性别、不同年龄的个体由于受到生态和生理因素(如换羽,双亲的育幼行为,不同的越冬地等)的影响,在中途停歇地时期在中途停歇地也会表现出不同的种群特征<sup>[37, 38, 44]</sup>。通过比较鸟类在中途停歇地的种群特征变化,可以更好地了解 and 预测种群的数量波动,这对进一步了解鸟类的整个迁徙过程和制定科学的保护对策都具有重要意义<sup>[45, 46]</sup>。

#### 3.2 鸟类在中途停歇地的停留时间

在迁徙过程,鸟类在中途停歇地的停留时间要远远长于其迁徙飞行组成<sup>[4]</sup>,因此,鸟类整个迁徙过程所需的时间和迁徙速度主要是由其中途停歇地的停留时间所决定,鸟类可通过减少在中途停歇地的停留时间来缩短整个迁徙活动所需要的时间。中途停歇地的停留时间也是影响鸟类能量积累速度的重要因子,对于鸟类的迁徙活动具有重要作用<sup>[47]</sup>。

Alerstam 和 Lindström 在 1990 年提出了当鸟类采取不同的迁徙对策时,预测其在某一中途停歇地停留时间长度的模型<sup>[10]</sup>。根据这个模型,鸟类在中途停歇地的停留时间有两种预测方式:当采取时间最短对策时,鸟类认为在迁徙路线上具有稳定的环境条件,并根据这个假设来调整其中途停歇地的停留时间,从而使其在迁徙过程中所消耗的时间达到最短,这种预测为固定的期望值规则(fixed expectation rule)<sup>[10, 17, 22]</sup>。当采取迁徙过程消耗的总能量最少的对策时,鸟类根据在当前中途停歇地的能量积累速度,预测前方中途停歇地的环境状况,从而调整其中途停歇地的停留时间,即全局修正规则(global update rule)<sup>[22, 48, 49]</sup>。Erni 等认为,鸟类可以通过简单的中途停歇对策来决定其中途停歇地的停留时间<sup>[50]</sup>。他提出了两种简单的中途停歇对策:①鸟类在中途停歇地停留一段时间,直到能量储备达到一定水平,②不考虑能量积累情况,鸟类在中途停歇地停留固定的时间长度<sup>[50]</sup>。通过模拟夜行性的小型雀形目鸟类通过一段连续分布但能量积累速度不同的环境条件,Erni 等分析了不同的停歇对策对鸟类在中途停歇地停留时间的影响。结果表明,当采取简单的中途停歇对策时,即使鸟类在中途停歇地的停留时间长度发生小的波动,也不会影响总的迁徙时间。因此,鸟类在实际迁徙过程中可能不需要复杂的行为就可以保持最佳的迁徙速度<sup>[50]</sup>。

当食物资源充足时,鸟类的能量积累速度受同化作用速度的限制;但当食物资源有限时,鸟类的能量积累速度受可利用食物量的限制。根据最佳迁徙对策理论,当可利用的食物有限时,鸟类并不通过延长觅食时间来增加能量的积累,而是缩短在中途停歇地的停留时间<sup>[10]</sup>。由于在整个迁徙途中不可能在每个中途停歇地都存在高质量的栖息地,因此迁徙鸟类在迁徙过程中必须适应各种的栖息条件<sup>[47, 51]</sup>。考虑到鸟类的能量积累情况,这种适应性对鸟类在中途停歇地的停留时间具有显著影响<sup>[43, 51]</sup>;鸟类在高质量的中途停歇地将停留较长时间以进行快速的能量积累,而在质量较差的中途停歇地仅停留较短时间<sup>[52, 53]</sup>。当中途停歇地的食物资源在不同年份发生变化时,鸟类在中途停歇地的停留时间也会发生相应的波动<sup>[47]</sup>。

由于换羽需要大量的能量,迁徙途中换羽的鸟类在中途停歇地的能量积累速度降低<sup>[5]</sup>,停留时间延长<sup>[47]</sup>。Schaub 和 Jenni 对庭园林莺 *Sylvia borin*、芦苇莺 *Acrocephalus schoenobaenus* 和芦莺 *A. scirpaceus* 3 种长距离迁徙鸟类在不同中途停歇地的停留时间进行了比较<sup>[5, 47]</sup>。庭园林莺和芦苇莺在迁徙前和迁徙后换羽,而芦莺则是在迁徙过程中进行换羽。在迁徙初期,虽然芦莺在中途停歇地的停留时间最长,但其能量积累速度最慢。到了迁徙后期,芦莺换羽结束后,其能量积累速度加快,在中途停歇地的停留时间也减少,迁徙速度也明显增加<sup>[5, 47]</sup>。

目前研究表明,鸟类可能通过以下几种方式来确定其中途停歇地的停留时间长度:①鸟类可能天生具有飞行和能量补充的周期节律,它影响着鸟类在中途停歇地停留时间的长短。庭园林莺在迁徙季节每隔两星期体重则有节律地发生变化似乎暗示了这个现象<sup>[54]</sup>。Schaub 和 Jenni 的研究也发现,庭园林莺在不同停歇地具有稳定的停留时间<sup>[47]</sup>。②能量储存或能量积累速度决定了鸟类离开中途停歇地的时间。对迁徙对策的理论研究表明,鸟类在高质量的中途停歇地补充更多的能量储备可减少迁徙所需要的时间<sup>[10, 17]</sup>。③高空中风力、风向等状况也影响着中途停歇地的停留时间。鸟类在中途停歇地停留的时间长度和离开中途停歇地的时间受风的影响。利用夜晚适宜的风力和风向,鸟类可以减少飞行的能量消耗<sup>[16, 23]</sup>。④天敌也影响着鸟类在中途停歇地的停留时间。Fransson 和 Weber 的研究表明,当黑顶林莺 *Sylvia atricapilla* 发现在中途停歇地有天敌的威胁后,它的食物摄入量 and 能量积累速度增加,其离开中途停歇地的时间也比对照组明显提前<sup>[55]</sup>。

### 3.3 鸟类在中途停歇地体重变化

迁徙鸟类在中途停歇地的体重是否增加是评价中途停歇地质量的重要指标<sup>[56]</sup>。这个指标不仅代表了食物的数量,也代表了可利用食物资源的多少。因此,了解迁徙时期鸟类在不同中途停歇地的体重变化可为重要中途停歇地的确定提供依据。同样,通过分析不同停歇地鸟类在每小时、每天和每年的体重变化,可以了解鸟类在不同时间尺度上的体重变化情况<sup>[57~59]</sup>。Dunn 通过对纹胸林莺 *Dendroica magnolia* 在不同的中途停歇地的体重变化的比较表明:在秋季迁徙高峰期,纹胸林莺在 3 个不同的中途停歇地的体重都有明显增加,而在春季只在其中两个中途停歇地的体重有所增加<sup>[56]</sup>。这可能与中途停歇地的质量,特别是食物资源的状况有关<sup>[56]</sup>。Russell 等人的研究也表明:中途停歇地的栖息地质量下降会导致棕煌蜂鸟 *Selasphorus rufus* 的体重降低<sup>[60]</sup>。

鸟类在中途停歇时期的体重变化与其在中途停歇地的停留时间、能量摄入速度、能量的消耗以及每日的取食时间具有密切的联系<sup>[56, 59]</sup>。通过分析鸟类在中途停歇时期的体重变化,可以对鸟类的迁徙对策进行预测。Scheiffarth 等对在大西洋东部迁徙路线上斑尾塍鹬 *Limosa lapponica* 的非洲-西伯利亚种群和欧洲种群在威登海停留期间体重变化的研究表明,虽然两个种群的能量摄入速度没有显著差异,但非洲-西伯利亚种群通过增加每日觅食时间和减少能量消耗,使其能量积累速度大大高于欧洲种群,体重快速增加<sup>[61]</sup>。根据鸟类的迁徙对策理论,非洲-西伯利亚种群采取的是时间最短对策。Dänhardt 和 Lindström 采用给野外的欧亚鸲 *Erithacus rubecula* 人工投食的方法,来研究它们在离开中途停歇地前的体重变化。结果表明,鸟类在离开中途停歇地时携带能量的多少和体重的增加速度没有相关性。因此,欧亚鸲采取的是携带额外能量所消耗的能量最小的迁徙对策<sup>[9]</sup>。

## 4 中途停歇地的环境状况对鸟类的影响

鸟类对中途停歇地的选择与中途停歇地的环境状况密切相关。其中,食物资源是影响中途停歇地选择的重要因素之一。Boates<sup>[62]</sup>以及 Hicklin 和 Smith<sup>[63]</sup>的研究都表明,在一定范围内,当底栖动物的密度增加时, 形目鸟类的密度和取食效率都随之增加。但如果底栖动物的密度过大,将使 形目鸟类的种间或种内的密度制约效应增加,从而降低鸟类的取食效率<sup>[64]</sup>。然而, Goss-Custard 发现,红脚鹬 *Tringa totanus* 的摄食速率随底栖动物密度的增加而一直保持增加的趋势<sup>[65]</sup>。他认为,这可能是由于随着底栖动物密度的增加,其中个体较大的底栖动物数量也随之增加,而摄食较大个体的底栖动物可提供鸟类的取食效率。Mawhinney-Gilliland 对半蹼滨鹬的密度和底栖动物密度之间关系的研究也表明,半蹼滨鹬在中途停歇地的脂肪积累速度随着底栖动物密度的增加而明显加快<sup>[66]</sup>。

人类活动也是影响中途停歇地环境状况的重要因素。Shepherd 和 Boates 对南迁时期在加拿大东南部芬迪湾停歇的半蹼滨鹬 *Calidris pusilla* 的觅食研究表明:尽管人类在滩涂上采集的底栖动物主要为虹蚯蚓 *Glycera dibranchiata*,而半蹼滨鹬的主要食物为 *Corophium volutato* (螺赢蜚属),但在人类滩涂上采集底栖动物的区域,半蹼滨鹬的取食效率显著降低<sup>[67]</sup>。Shepherd 等认为,半蹼滨鹬取食效率的降低一方面与其主要食物——*C. volutator* 的密度下降有关,另一方面,由于半蹼滨鹬主要靠视觉和触觉觅食,采集底栖动物后的滩涂变得疏松且表面高低不平,增加了半蹼滨鹬发现食物的难度<sup>[67]</sup>。这将使半蹼滨鹬在中途停歇地花费更长的时间以补充身体的脂肪储备,从而导致其到达非繁殖地的时间推迟。由于在非繁殖地适宜的栖息地是有限的<sup>[1]</sup>,迟到的鸟类无法在非繁殖地获得高质量的栖息地<sup>[68]</sup>。另外,半蹼滨鹬取食效率的下降也可能使其在离开中途停歇地时无法携带足够的能量,从而无法完成长距离的迁徙活动。已有的证据表明,在离开中途停歇地时,体重较重的鸟类(携带能量较多)比体重较轻的鸟类(携带能量较少)在第 2 年的重捕率要高 1 倍左右<sup>[69]</sup>。这意味着中途停歇地的质量对鸟类完成其完整的生活史过程具有深远的影响。

主要中途停歇地附近的一些小面积栖息地对鸟类同样是非常重要的。Farmer 和 Parent 在通过对斑胸滨鹬 *Calidris melanotos* 在 3 个中途停歇地的无线电遥测表明,在小的空间尺度上,超过 40% 的鸟类在中途停歇时期只在同一地点活动,其中 90% 以上的鸟类的活动区范围小于 10km。但随着不同栖息地间距离的缩短,鸟类在栖息地之间的移动频率和移动范围都大大增加<sup>[3]</sup>。这表明,距离相近的栖息地可以使鸟类在栖息的利用上具有更多的选择性,减少鸟类在质量较差的栖息地上觅食所花费的时间,从而提高其觅食效率<sup>[3]</sup>。这与 Charnov<sup>[70]</sup>和 Pyke 等<sup>[71]</sup>提出的鸟类觅食理论是一致的:当本地的食物资源短缺时,鸟

类将迅速转移到食物资源丰富的其他地点觅食。因此,鸟类在中途停歇地的活动范围和栖息地的空间连接度有关。主要中途停歇地附近的一些小面积的栖息地也具有保护价值。

## 5 未来研究展望

中途停歇生态学是迁徙鸟类生态学的重要研究方向,它为完整了解迁徙鸟类的生活史过程提供了科学依据。在相关领域,我国利用环志对迁徙鸟类进行了较长时间的研究<sup>[72]</sup>,这对了解鸟类的迁徙规律以及对中途停歇地的保护起到了重要作用。但总体看来,我国所开展的工作多为迁徙时间、迁徙规律、种群数量及栖息地特征等方面的调查<sup>[30, 73, 74]</sup>,缺少对鸟类中途停歇生态的深入研究。而从中途停歇生态学研究的发展来看,由于该领域的研究历史较短,在理论和研究方法上都还处于起步阶段。

(1) 鸟类迁徙对策的研究 自从 Alerstam 和 Lindström 提出鸟类迁徙对策的理论以来,有关鸟类迁徙对策的研究开展了大量工作。由于气候、天敌、中途停歇地质量、迁徙距离等多方面因素对鸟类的迁徙活动都有影响,给迁徙对策的研究带来了很大困难。目前绝大多数鸟类迁徙对策的研究工作是对鸟类迁徙过程的模拟<sup>[4, 16~20]</sup>,实验研究方面的工作开展得很少。而相关的野外实验研究将对进一步了解和丰富鸟类迁徙对策的理论起到极大的推进作用。

(2) 中途停歇地的分布格局及中途停歇生态的系统研究 长距离迁徙鸟类的迁徙路线长达数千甚至上万公里,跨越多个国家和地区,这给对其迁徙路线上的全部中途停歇地的研究带来了巨大困难。由于湿地鸟类具有特殊的栖息地特征,且大量个体聚集在相对较小的空间范围,这使得它们的主要中途停歇地比较容易确定<sup>[1]</sup>。但对于雀形目等迁徙路线广泛的候鸟来说,其主要中途停歇地往往难以确定。目前有关鸟类中途停歇生态学的研究工作只是在一个或几个中途停歇地开展,缺乏对整条迁徙路线上的全部中途停歇过程开展完整的研究。因此,对鸟类在不同中途停歇地的生态及生理特征变化、不同中途停歇地的质量差异等知之甚少,对于不同中途停歇地对鸟类迁徙的重要性还了解很少。通过跨国、跨地区之间的合作,对迁徙路线上的中途停歇地进行系统的跟踪研究,对于了解迁徙鸟类的完整生活史过程具有重要意义。

(3) 鸟类中途停歇生态学研究的方法学 由于中途停歇生态学的研究历史较短,一些研究所采用的方法目前还不成熟,甚至缺乏有效的研究方法。例如,尽管可以采用卫星跟踪来确定大型鸟类在中途停歇地的停留时间<sup>[75]</sup>,但对小型鸟类却无法采取这种方法。目前大部分研究所得到的鸟类在中途停歇地的停留时间多为鸟类在中途停歇地的最短停留时间,即第 1 次和最后 1 次捕捉到该鸟之间的时间长度<sup>[43, 76]</sup>,无法确定鸟类在第 1 次捕捉前在中途停歇地的停留时间<sup>[77]</sup>。因此,鸟类在中途停歇地的停留时间往往被低估。另外,在研究鸟类在中途停歇时期的体重变化时,大多数研究通过标记-重捕的方法来比较鸟类的体重变化<sup>[78~80]</sup>。然而,这些鸟类体重的变化可能无法代表仅在中途停歇地仅停歇 1d 的鸟类。另外,由于鸟类在被捕捉后通常体重有所下降<sup>[79, 81]</sup>,造成了捕捉的个体和自然条件下的个体在体重上存在一定差异。因此,鸟类在中途停歇地的停留时间和体重变化等方面的研究方法有待于改善,以便能够准确反映迁徙鸟类在中途停歇地的生态特征。

## References:

- [1] Myers J P, Morrison R I G, Antas P Z, *et al.* Conservation strategy for migrating shorebirds. *American Scientists*, 1987, **75**: 19~26.
- [2] McNeil R, Cadieux F. Fat content and flight range capabilities of some adult spring and fall migrant North American shorebirds in relation to migration routes on the Atlantic Coast. *Naturaliste Canadien*, 1972, **99**: 589~606.
- [3] Farmer A H, Parent A H. Effects of the landscape on shorebird movements at spring migration stopovers. *Condor*, 1997, **99**: 698~707.
- [4] Hedenström A, Alerstam T. Optimum fuel loads migratory birds: distinguishing between time and energy minimization. *J. Theor. Biol.*, 1997, **189**: 227~234.
- [5] Schaub M, Jenni L. Fuel deposition of three passerine bird species along migration route. *Oecologia*, 2000, **122**: 306~317.
- [6] Ricklefs R. Energetics of reproduction in birds. In: Paynter R Jr. ed. *Avian energetics*. Nuttall Ornithol. Club, Cambridge, MA, 1974. 152~297.
- [7] Ebbsinge B S, Spaans B. The importance of body reserves accumulated in spring staging areas in the temperate zone for breeding in Dark-bellied Brent Geese *Branta b. bernicla* in the high Arctic. *J. Avian Biol.*, 1995, **26**: 105~113.
- [8] Davidson N, Evans P. Prebreeding accumulation of fat and muscle protein by Arctic nesting shorebirds. *Proc. Int. Ornithol. Conf.*, 1988, **19**: 342~352.
- [9] Dänhardt J, Lindström Å. Optimal departure decisions of songbirds from an experimental stopover site and the significance of weather. *Anim. Behav.*, 2001, **62**: 235~243.
- [10] Alerstam T, Lindström Å. Optimal bird migration: the relative importance of time, energy, and safety. In: Gwinner E ed. *Bird migration: physiology and ecophysiology*. Berlin:Springer-Verlag, 1990. 331~351.
- [11] Lindström Å, Kvist A. Maximum energy intake rate is proportional to basal metabolic rate in passerine birds. *Proceeding of the Royal Society, London B*, 1995, **261**: 337~343.

- [12] Alerstam T and Hedenström A. The development of bird migration theory. *J. Avian. Biol.*, 1998, **29**: 343~369.
- [13] Weber T P, Houston A I, Ens B J. Optimal departure fat loads and site use in avian migration; an analytical model. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 1994, **258**: 29~34.
- [14] Gudmundsson G A, Lindström Å, Alerstam T. Optimal fat loads and long-distance flights by migrating knots *Calidris canutus*, sanderlings *C. alba* and turnstones *Arenaria interpres*. *Ibis*, 1991, **133**, 140~152.
- [15] Lindström Å, Alerstam T. Optimal fat loads in migrating birds; a test of the time minimization hypothesis. *American Naturalist*, 1992, **140**: 477~491.
- [16] Weber T P, Houston A I. A general model for time minimizing avian migration. *J. Theor. Biol.*, 1997, **185**: 447~458.
- [17] Weber T P, Ens B J, Houston A I. Optimal avian migration; a dynamic model of fuel stores and site use. *Evol. Ecol.*, 1998, **12**: 377~401.
- [18] Klaassen M, Lindström Å. Departure fuel loads in time minimizing migrating birds can be explained by the energy costs of being heavy. *J. Theor. Biol.*, 1996, **183**: 29~34.
- [19] Weber T P, Alerstam T, Hedenström A. Stopover decisions under wind influence. *J. Avian. Biol.*, 1998, **29**: 552~560.
- [20] Weber T P, Hedenström A. Optimal stopover decisions under wind influence; the effects of correlated winds. *J. Theor. Biol.*, 2000, **205**: 95~104.
- [21] Fransson T. A feeding experiment on migratory fuelling in whitethroats, *Sylvia communis*. *Anim. Behav.*, 1998, **55**: 153~162.
- [22] Houston A I. Models of optimal avian migration; state, time and predation. *J. Avian Biol.*, 1998, **29**: 395~404.
- [23] Liechti F, Bruderer B. The relevance of wind for optimal migration theory. *J. Avian Biol.*, 1998, **29**: 561~568.
- [24] Carpenter F L, Paton D C, Hixon M A. Weight gain and adjustments of feeding territory size in migrant hummingbirds. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 1983, **80**: 7259~7263.
- [25] Barter M, Tonkinson D, Tang S X, *et al.* Staging of Great Knot *Calidris tenuirostris*, Red Knot *C. canutus* and Bar-tailed Godwit *Limosa lapponica* at Chongming Dao, Shanghai; Jumpers to Hoppers? *Stilt*, 1997, **31**: 2~11.
- [26] Battley P F, Dekinga A, Dietz M W, *et al.* Basal metabolic rate declines during long-distance migratory flight in Great Knots. *Ibis*, 2001, **103**: 838~845.
- [27] Schaub M, Jenni L. Body mass of six long-distance migrant passerine species along the autumn migration route. *Journal of Fur Ornithologie*, 2000, **141**: 441~460.
- [28] Melvin S M, Temple S A. Migration ecology of Sandhill Cranes: a review. *Proc. 1981 Crane Workshop*, 1982. 73~87.
- [29] Hands H M. Ecology of migrant shorebirds in Northeastern Missouri. M.S. thesis, Univ. Missouri-Columbia, MO., 1988.
- [30] Ma Z J, Tang S M, Lu F, *et al.* Chongming Island: a less important shorebirds stopover site during southward migration? *Stilt*, 2002, **42**: 35~37.
- [31] Piersma T. Hop, skip, or jump? Constraints on migration of arctic waders by feeding, fattening, and flight speed. *Limosa*, 1987, **60**: 185~194.
- [32] Piersma T, Gill R.E. Guts don't fly: Small digestive organs in obese Bar-tailed Godwits. *Auk*, 1998, **115**: 196~203.
- [33] Farmer A H, Wiens J A. Optimal migration schedules depend on the landscape and the physical environment; a dynamic modeling view. *J. Avian. Biol.*, 1998, **29**: 405~415.
- [34] Farmer A H, Wiens J A. Models and reality: time-energy trade-offs in pectoral sandpiper *Calidris melanotos* migration. *Ecology*, 1999, **80**: 2566~2580.
- [35] Van der Veen I, Lindström Å. Escape flights of yellowhammers and greenfinches: more than just physics. *Animal Behaviour*, 2000, **59**: 593~601.
- [36] Ydenberg R C, Butler R W, Lank D B, *et al.* Trade-offs, condition dependence and stopover site selection by migrating sandpipers. *J. Avian. Biol.*, 2002, **33**: 47~55.
- [37] Woodrey M S, Moore F R. Age-related differences in stopover of fall landbird migrants on the coast of Alabama. *Auk*, 1997, **114**: 695~707.
- [38] Swanson D L, Liknes E T, Dean K L. Differences in migratory timing and energetic condition among sex/age classes in migrant Ruby-crowned Kinglets. *Wilson Bull.*, 1999, **111**: 61~69.
- [39] Francis C M, Cooke F. Differential timing of spring migration in wood warblers (Parulinae). *Auk*, 1986, **103**: 548~556.
- [40] Yong W, Finch D M, Moore F R, *et al.* Stopover ecology and habitat use of migratory Wilson's Warblers. *Auk*, 1998, **115**: 829~842.
- [41] Oring L W, Lank D B. Sexual selection, arrival times, philopatry and site fidelity in the polyandrous Spotted Sandpiper. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1982, **10**: 185~191.

- [42] Reynolds J D, Colwell M A, Cooke F. Sexual selection and spring arrival times of Red-necked and Wilson's phalaropes. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1986, **18**: 303~310.
- [43] Morris S R, Holmes D W, Richmond M E. A ten-year study of the stopover patterns of migratory passerines during fall migration on Appledore Island, Maine. *Condor*, 1996, **98**: 395~409.
- [44] Woodrey M S, Chandler C R. Age-related timing of migration; geographic and interspecific patterns. *Wilson Bull.*, 1997, **109**: 52~67.
- [45] Ralph C J. Age ratios and their possible use in determining autumn routes of passerine migrants. *Wilson Bull.*, 1981, **93**: 164~188.
- [46] Hussell D J T, Ralph C J. Recommended methods for monitoring bird populations by counting and capture of migrants. North American Migration Monitoring Council. Canadian Wildl. Serv., Ottawa, and U.S. Geological Survey, Laurel, MD., 1996.
- [47] Schaub M, Jenni L. Stopover durations of three warbler species along their autumn migration route. *Oecologia*, 2001, **128**: 217~227.
- [48] Weber T P. Blissful ignorance? Departure rules for migrants in a spatially heterogeneous environment. *J. Theor. Biol.*, 1999, **199**: 415~424.
- [49] Weber T P, Fransson T, Houston A I. Should I stay or should I go? Testing optimality models of stopover decisions in migrating birds. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1999, **46**: 280~286.
- [50] Erni B, Liechti F, Bruderer B. Stopover strategies in passerine bird migration: A simulation study. *J. Theor. Biol.*, 2002, **219**: 479~493.
- [51] Moore F R, Kerlinger P, Simons T R. Stopover on a Gulf coast barrier island by spring trans-Gulf migrants. *Wilson Bulletin*, 1990, **102**: 487~500.
- [52] Delingat J, Dierschke V. Habitat utilization by Northern Wheatears *Oenanthe oenanthe* stopping over on an offshore island during spring migration. *Vogelwarte*, 2000, **40**: 271~278.
- [53] Dierschke V, Delingat J, Schmaljohann H. Time allocation in migrating Northern Wheatears (*Oenanthe oenanthe*) during stopover: is refueling limited by food availability or metabolically? *Journal of Ornithology*, 2003, **144**: 33~44.
- [54] Bairlein F. Spontaneous, approximately semimonthly rhythmic variations of body weight in the migratory garden warbler (*Sylvia borin* Boddaert). *J. Comp. Physiol. B*, 1986, **156**: 859~865.
- [55] Fransson T, Weber T P. Migratory fuelling in blackcaps (*Sylvia atricapilla*) under perceived risk of predation. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1997, **41**: 75~80.
- [56] Dunn E H. Temporal and Spatial patterns in daily mass gain of magnolia warblers during migratory stopover. *Auk*, 2000, **117**: 12~21.
- [57] Collins C T, Bradley R A. Analysis of body weights of spring migrants in southern California. Part II. *Western Bird Bander*, 1971, **46**: 48~51.
- [58] King R. Daily weight changes in migrant Yellow-rumped Warblers. *North American Bird Bander*, 1976, **4**: 172~173.
- [59] Winker K, Warner D W, Weisbrod A R. Daily mass gains among woodland migrants at an inland stopover site. *Auk*, 1992, **109**: 853~862.
- [60] Russell R W, Carpenter F L, Hixon M A, *et al.* The impact of variation in stopover habitat quality on migrant rufous hummingbirds. *Conservation Biology*, 1994, **8**: 483~490.
- [61] Scheiffarth G, Wahls S, Ketzenberg C, *et al.* Spring migration strategies of two populations of bar-tailed godwits, *Limosa lapponica*, in the Wadden Sea: time minimizers or energy minimizers? *Oikos*, 2002, **96**: 346~354.
- [62] Boates J S. Foraging semipalmated sandpipers, *Calidris pusilla*, and their major prey *Corophium volutator* (Pallas) on Starrs Point mudflat, Minas Basin. MS. thesis, Acadia University, Wolfville, Nova Scotia., 1980.
- [63] Hicklin P W, Smith P C. The diets of five species of migrant shorebirds in the Bay of Fundy. *Proceedings of the Nova Scotia Institute of Science*, 1979, **29**: 483~488.
- [64] Wilson W H Jr. Relationship between prey abundance and foraging site selection by semipalmated sandpipers on a Bay of Fundy mudflat. *Journal of Field Ornithology*, 1990, **61**: 9~19.
- [65] Goss-Custard J D. Predator responses and prey mortality in redshank, *Tringa totanus*, and a preferred prey, *Corophium volutator* (Pallas). *J. Anim. Ecol.*, 1977, **46**: 21~35.
- [66] Mawhinney-Gilliland K M. Foraging ecology and body condition of migrant Semipalmated Sandpipers, *Calidris pusilla*, on three mudflats in the Bay of Fundy Hemispheric Shorebird Reserve, Nova scotia. MS. thesis. Acadia University, Wolfville, Nova Scotia., 1992.
- [67] Shepherd P C F, Boates J S. Effects of a commercial baitworm harvest on Semipalmated Sandpipers and their prey in the bay of Fundy Hemispheric shorebird reserve. *Conservation Biology*, 1999, **13**: 347~356.
- [68] Price T. The ecology of the greenish warbler *Phylloscopus trochiloides* in its winter quarters. *Ibis*, 1981, **123**: 131~144.
- [69] Pfister C, Kasperzyck M J, Harrington B A. Body fat levels and annual return in migrating semipalmated sandpipers (*Calidris pusilla*).



*Auk*, 1998, **115**: 904~915.

[70] Charnov E L. Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theor. Popul. Biol.*, 1976, **9**: 129~136.

[71] Pyke G H. Animal movements: an optimal foraging approach. In: Swingland I R, Greenwood P J, eds. *The Ecology of Animal Movement*. Oxford:Clarendon Press, 1983. 7~31.

[72] Zhang F Y, Yang R L. *Bird migration research of China*. Beijing: China Forestry Publishing House, 1997. 1~364.

[73] Wang T H, Qian G Z. *Shorebirds in the estuary of the Yangtze River and Hangzhou Bay*. Shanghai: East China Normal University Press, 1988, 1~138.

[74] He C G, Song Y J, Lang H Q, *et al*. Migratory dynamics of Siberian crane and environmental conditions at its stopover site. *Biodiversity Science*, 2002, **10**(3): 286~290.

[75] Higuchi H, Ozaki K, Fijita G, *et al*. Satellite tracking of White-naped crane migration and the importance of the Korean demilitarized zone. *Conservation Biology*, 1996, **10**: 806~812.

[76] Cherry J D. Fat deposition and length of stopover of migrant white-crowned sparrows. *Auk*, 1982, **99**: 725~732.

[77] Schaub M, Pradel R, Jenni L, *et al*. Migrating birds stop over longer than usually thought: An improved capture-recapture analysis. *Ecology*, 2001, **82**: 852~859.

[78] Moore F R, Kerlinger P H. Stopover and fat deposition by North American wood-warblers (Parulinae) following spring migration over the Gulf of Mexico. *Oecologia*, 1987, **74**: 47~54.

[79] Loria D, Moore F R. Energy demands of migration on red-eyed vireos, *Vireo olivaceus*. *Behav. Ecol.*, 1990, **1**: 24~35.

[80] Yong W, Moore F R. Spring stopover of intercontinental migratory thrushes along the northern coast of the Gulf of Mexico. *Auk*, 1997, **114**: 263~278.

[81] Mueller H C, Berger D D. Analyses of weight and fat variations in transient Swainson’s Thrushes. *Bird-Banding*, 1966, **37**: 83~112.

参考文献:

[72] 张孚允, 杨若莉. 中国鸟类迁徙研究. 北京: 中国林业出版社. 1997. 1~364.

[73] 王天厚, 钱国桢. 长江口杭州湾 形目鸟类. 上海: 华东师范大学出版社, 1988. 1~138.

[74] 何春光, 宋榆钧, 郎惠卿, 等. 白鹤迁徙动态及其停歇地环境条件研究. 生物多样性, 2002, **10**(3):286~290.