

DOI: 10.5846/stxb201406161246

杨志宏, 邹红菲, 高忠燕, 郭立业, 徐慧. 食物可获得性对冬季丹顶鹤能量收支的影响——以扎龙自然保护区人工辅助繁育丹顶鹤为例. 生态学报, 2015, 35(13): 4408-4415.

Yang Z H, Zou H F, Gao Z Y, Guo L Y, Xu H. The influence of the different food availability in winter on energy budget of Red-crowned crane (*Grus japonensis*) in Zhalong Nature Reserve. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(13): 4408-4415.

食物可获得性对冬季丹顶鹤能量收支的影响 ——以扎龙自然保护区人工辅助繁育丹顶鹤为例

杨志宏^{1,2}, 邹红菲^{1,*}, 高忠燕³, 郭立业³, 徐 慧³

1 东北林业大学野生动物资源学院, 哈尔滨 150040

2 齐齐哈尔大学生命科学与农林学院, 齐齐哈尔 161006

3 黑龙江扎龙国家级自然保护区, 齐齐哈尔 161003

摘要: 动物主要通过摄入食物和获得食物中的能量来维持其正常的生命活动。为论证食物获得性对冬季丹顶鹤能量收支的影响及其越冬保护提供科学依据, 以扎龙自然保护区人工辅助繁育丹顶鹤为研究对象, 对分别供给鲫鱼、玉米和混合(鲫鱼+玉米)饲喂 3 组丹顶鹤的能量收支、体重及其行为变化进行比较。结果发现, 丹顶鹤的能量收支受食物可获得性差异影响, 鲫鱼、混合饲喂和玉米 3 组丹顶鹤的能量收支及排泄次数依次降低, 玉米组丹顶鹤的体重降低显著 ($P < 0.01$) 及其行为谱中的静息时间分配明显增加。食物的可选择性、环境低温和短光照的交互作用使丹顶鹤的可摄食时间受限, 丹顶鹤的能量收支随之发生变化。分析结果表明扎龙保护区冬季每日定时、定量供给鲫鱼和足量供给玉米的饲喂丹顶鹤的方法较为合理。

关键词: 丹顶鹤; 能量收支; 食物; 水; 排泄; 热能散失; 扎龙保护区

The influence of the different food availability in winter on energy budget of Red-crowned crane (*Grus japonensis*) in Zhalong Nature Reserve

YANG Zhihong^{1,2}, ZOU Hongfei^{1,*}, GAO Zhongyan³, GUO Liye³, XU Hui³

1 College of Wildlife Resources, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

2 College of Life Science, Agriculture and Forestry, Qiqihaer University, Qiqihaer 161006, China

3 Zhalong Nature Reserve, Qiqihaer 161003, China

Abstract: For most animals, adequate food and energy intake is essential for the maintenance of normal life activities. Food intake—which depends on the availability of different foods, feeding time and palatability—is closely related to environmental factors, and is a critical factor affecting energy balance in some birds. The present study was designed to examine the impacts of differing food intake on energy budget and behavior in winter Red-crowned cranes (*Grus japonensis*), and to check the feasibility of the feeding method in Qiqihar, Heilongjiang Province, China. Red-crowned cranes were housed individually in cages (6m×4m×4m) in their natural habitat in Zhalong Nature Reserve (46°52′—47°32′N, 123°47′—123°37′E) during December 2013. Twenty-three adults older than 5 years of age were divided into three groups and fed a diet of crucian carp (4 ♀, 4 ♂), corn (4 ♀, 4 ♂), or a combination of both (4 ♀, 3 ♂), respectively. During the feeding experiment, they were maintained in natural conditions, with a short photoperiod of near 8L:16D and an average temperature of -12.8°C. After a week, we compared changes in behavior, body mass, energy budget and fecal discharge frequency among different diet treatments in the winter birds. The birds were weighed (to 0.01kg) by the breeder (Method: (A+B)-A, where A is the breeder's weight) at the start of the experiment, and then at weekly intervals over

基金项目: 国家自然科学基金 (31470016)

收稿日期: 2014-06-16; 网络出版日期: 2015-01-27

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hongfeizou@163.com

the period of food availability acclimation. At the same time every day during the experiment period, we chose two birds from each group and recorded the total distribution time of the different behaviors. Energy and water intake was measured for every bird. The amount of supplied and residual food was weighed every day of the experiment, and the caloric content of food intake was determined using an oxygen bomb calorimeter. The fecal discharge frequency was calculated by counting fecal deposits five times every day; after which the deposit was removed to ensure accurate measurement. After acclimatization, we found that the body mass and behavior of *G. japonensis* changed significantly with different diets. The body mass of birds feeding on corn was significantly lower than others after the effects of initial body mass were eliminated ($P < 0.05$), while the duration of resting behavior increased significantly ($P < 0.001$). Energy budgets were also significantly different between the three experimental groups after the effects of initial body mass were eliminated, including significant differences in the intake of food, water and energy, the cooling energy of water discharged, and the fecal discharge frequency ($P < 0.05$). Further, the food intake, energy intake and cooling energy of water discharged by birds feeding on corn were significantly lower than that of birds in the other two treatments. Indeed, many aspects could have influenced the observed differences among treatments in the energy budget and behavior of winter *G. japonensis*. For example, perhaps the feeding time for crucian carp was limited by the low temperature and short light cycle of experimental conditions. Poor palatability of corn kernels could have led to a decrease in food demand and hence energy intake. Finally, birds feeding on a combination of fish and corn could have received more abundant nutrition from the hybrid diet. To summarize, to maximize energy intake and nutrition in the species, it is necessary to consider the daily light cycle and temperature of the environment. Further, the method of mixed feeding at Zhalong Nature Reserve provides a more balanced diet to Red-crowned Cranes over winter.

Key Words: Red-crowned crane (*Grus japonensis*); energy budget; food; water; excretion; cooling energy of water discharged; Zhalong Nature Reserve

鸟类能量学研究可以涵盖鸟类学家所有感兴趣的问题,如鸟类行为的投资(能耗)与收益^[1]、生活史对策^[2-3]、生存与繁殖^[4]、能量收支水平与进化适合度^[5]、种内互助(如大雁和丹顶鹤等的集群迁飞)、种间竞争及协同进化^[6]等都与其能量收支及收益相关。能量收支是动物生存的重要特征,并且贯穿动物的整个生活史。鸟类不同的能量收支不仅可以反映出鸟类与其特定生境之间的契合,也能够呈现出鸟对环境的适应模式和生理能力。生境因子中,食物可获得性(食物资源)不仅与环境变化密切相关,而且也是影响鸟类能量收支的重要因素之一^[7]。而食物可获得性差异对鸟类能量收支影响的研究多见于小型鸟类和以实验室研究为主^[5]。同比其它鸟类,开展不同食物对大型珍稀鸟类能量收支影响的研究较难,而这方面的研究对进一步了解大型濒危鸟类的进化与环境适应机理有着更为重要的意义。

扎龙国家级自然保护区(46°52′—47°32′N, 123°47′—123°37′E)是中国北方同纬度地区中保留最完整、最原始、最开阔的湿地生态系统,湿地生态保持良好,年平均气温约 3.5℃ 左右,属于大陆性半干旱季风气候区,每年春季会有包括丹顶鹤在内的 6 种鹤类在此繁殖或停歇。作为丹顶鹤的主要繁殖地之一,扎龙保护区经过几十年、几代人持续开展的野外救护、定点投食和辅助繁育等对策,为丹顶鹤的保护和种群扩增做出了大量的工作。目前,除野生种群外,已经逐渐形成了 300 余只丹顶鹤的留居种群(包括笼养和半散放),这也为开展丹顶鹤的能量学及其交叉学科的研究奠定了基础。

丹顶鹤(*Grus japonensis*)属鹤形目(Gruiformes)鹤科(Gruidae)的大型涉禽,为我国 I 级保护鸟类,IUCN 将其列为濒危物种^[8]。一直以来,丹顶鹤倍受国内外专家学者的广泛关注,并且在遗传学^[9-11]、行为学^[12]和生态学^[13]等方面进行了大量的研究。由于丹顶鹤生活于沼泽、湿地及沿海滩涂,芦苇中营巢,并且具有杂食、濒危^[8]和家域^[14]较大等特点,所以研究野外野生种群丹顶鹤的能量收支较难。迄今,有关丹顶鹤的能量学研究还处于起步阶段和仅限于交叉学科的定性分析^[6],而对其能量收支的定量研究目前未见报道。为此,本文以扎龙保护区留居种群丹顶鹤为研究对象和通过拟实验室方法对其进行能量学研究,初步探讨食物可获得性对冬季丹顶鹤能量收支的影响及论证保护区饲喂方法的可行性,以期对丹顶鹤的就地保护、野外救护和种群扩增提供能量学的基础资料。

1 材料与方法

1.1 动物来源、分组、饲养、处理及气候变化

2013 年 12 月以黑龙江扎龙国家级自然保护区人工辅助繁育基地单笼(长 6m×宽 4 m×高 4 m/只)饲养的 23 只成年丹顶鹤(鹤龄为 5 岁以上)为研究对象,上午 9 点喂鱼前逐一称体重和标记后,分为 3 组(并使同组组内个体相邻): $N_{(N \text{ 为样本数}) \text{ 混合饲喂}} = 7(4 \text{ ♀}、3 \text{ ♂})$ 、 $N_{\text{鲫鱼}} = 8(4 \text{ ♀}、4 \text{ ♂})$ 、 $N_{\text{玉米}} = 8(4 \text{ ♀}、4 \text{ ♂})$ 。实验期间气候特点:环境低温(0℃以下)和短光照(24h 昼短夜长,昼:夜≈8:16)。饲喂方法:混合饲喂组,笼内塑料桶中的玉米保证始终足量供给,每日 8:30—9:00 饲喂鲫鱼(足量)和水,丹顶鹤可摄食桶内水中鲫鱼的时间最长约为 5 h(此时剩余的鲫鱼会在桶内剩余的水中结冰而无法摄食),15:00 开始倒水(冰水混合)、除冰、刷桶和清理笼舍卫生;鲫鱼组,饲喂鲫鱼和供水与混合饲喂组相同,但实验期间无玉米和同时每日另供给(桶装)足量的单条冰冻(大小适口和无弯曲)鲫鱼(保证满足光照时段内正常饲喂以前或结束之后最大的摄入需求);玉米组,每日供清水同上和供给足量的玉米,无鱼。称量和记录 24h 期间内每只丹顶鹤的摄食量和摄水量(只 d⁻¹次⁻¹)。每天累计计数排泄次数(每次计数后均随即清除粪便,避免粪便重合,使累计计数准确)5 次(昼 4 和夜 1);白天累计计数 4 次记为昼的排泄次数,以傍晚最后一次清除结束开始至次日清晨(天亮后的同一时间)的排泄次数记为夜的排泄次数,昼夜排泄次数的总和记为日排泄次数。实验时间从 2013 年 12 月 6 日 9:00 开始至 13 日 9:00 结束,共 7d(丹顶鹤为一级重点保护动物和对玉米组丹顶鹤的健康考虑)。实验期间平均气温为-12.8℃,昼最高气温为-5.0℃,夜最低气温为-21.0℃,昼夜温差平均为-9.0℃;第 5 天气温大幅下降和降温幅度为 3.0℃(平均气温为-16.0℃、阴、西北风和风速最大至 3 级),第 6 日气温回暖与第 4 日同(平均气温为-13.0℃)。

1.2 体重和体温的测定

采用电子秤(TCS100,浙江)称量体重。称量方法为: $A=B-C$ (其中, A 为丹顶鹤的体重; B 为饲养员与丹顶鹤体重之和; C 为饲养员体重)。分别于实验前(初)和实验结束(终)的相同时间段内测定体重两次。用电子体温计测量体核温度,每次测温探头插入泄殖腔内约 3cm 处静置约 20s 和数值稳定时读数(精确到 0.10℃)。实验前后相同时间各测体温 1 次,以两次体温的平均值记为丹顶鹤的日平均体温。

1.3 能量收支

用氧弹热量计(GR-3500 型,广东)测定食物热值。摄入水水温是以初水温(饲喂时刻测定水温)和终水温(冰水混合时水温 0℃)的平均值计算。本文以保护区内户外原有笼舍内饲养的丹顶鹤为实验材料,由于笼舍内面积较大和碎沙石铺地、实验后期笼舍内已经开始添加垫草及需要定期更换垫草,及丹顶鹤的排泄特点为次数多、随机排泄和无固定位置,稀的粪便会渗漏和冰冻于沙石或垫草之中,及时、准确和定量收集全部的粪便较难,所以未能获取粪能、消化能及消化率等相应数据。可获得数据部分及相应的能量收支计算公式如下:

$$\text{干物质质量(kg)} = \text{物质总质量(kg)} - \text{物质中水质量(kg)}$$

$$\text{摄食量(kg/d)} = \text{投食量(kg/d)} - \text{剩余食物量(kg/d)}$$

$$\text{摄入能(kJ/d)} = \text{摄入干食物质量(kg/d)} \times \text{干食物热值(kJ/kg)}$$

$$\text{摄水量(kg/d)} \approx \text{排出水量(kg/d)} = \text{饮水容器和水(初重-末重)(kg/d)} + \text{摄入食物中的水(kg/d)}$$

$$\text{排出水热能散失(kJ/d)} = \text{水的比热值(kJ kg}^{-1} \text{℃}^{-1}) \times \text{摄水量(kg/d)} \times (\text{鸟体温} - \text{摄入水温})(\text{℃})$$

1.4 行为及其时间分配

越冬期,扎龙笼养丹顶鹤的主要行为表现有摄食(含处理食物)、静息、警戒、游走(笼内)、理羽(含理羽、抖羽和展翅)和其它行为(如鸣叫、仪式化示威、饮水及啄食冰雪颗粒等)。本文侧重记录行为时间分配,所以将行为时间分配较少的理羽及其它行为等归为一类。实验期间,对目标丹顶鹤进行定点观测,观测距离约为 20—30m。每天 9:00—15:00 采用时间取样法分别对 6 只丹顶鹤(♀♂各 1 只/每组,次日均更换各组组内不

同个体)进行上述 5 种行为发生的时间累计(尽量减少人为干扰和本文忽略不计人为干扰对行为的影响),组内 2 只丹顶鹤相同行为发生总时间的平均值记为该组该行为的分配时间,再将各组不同行为的分配时间与总观察时间的比值(行为比例)记为其当日数据(1 次/d)。实验结束,获得组间不同行为比例数据共 7 次。

1.5 统计分析

利用 SPSS17.0 软件包进行相关统计分析。重复性测定数据采用重复测量方差分析。组间各行为时间分配差异比较采用单因素方差分析(One-Way ANOVA);终体重、摄食量、摄水量、摄入能、排出水热能散失及排泄次数均采用协方差分析(ANCOVA)。文中数据均以平均值 $\pm$ 标准误(Mean $\pm$ SE)表示, $P<0.05$ 即认为差异显著。

2 结果

2.1 体重变化

实验开始前,混合(12.69 ± 0.12)kg、鲫鱼(11.34 ± 0.25)kg 和玉米(12.30 ± 0.20)kg 3 组丹顶鹤初体重的组间差异显著($F_{(2,19)}=3.312$, $P=0.036$)。实验结束,体重依次为(12.60 ± 0.23)、(11.27 ± 0.23)和(11.75 ± 0.28)kg,当体重校正至 11.78kg 时,结果表明玉米组丹顶鹤的体重降低显著($F_{(2,19)}=10.676$, $P=0.002$)。

2.2 能量收支水平差异

实验开始前 1 天(均为混合饲喂),混合(6768.22 ± 336.45)kJ、鲫鱼(6696.48 ± 416.42)kJ 和玉米(6488.57 ± 502.66)kJ 3 组丹顶鹤摄入能的组间差异不显著($F_{(2,19)}=0.336$, $P=0.862$)。实验结束,鲫鱼组(鲫鱼)和玉米组(玉米)分别比混合组(鲫鱼和玉米),鲫鱼和玉米的摄入质量显著增加分别为 65.98%和 92.31%($F_{(1,12)}=31.289$, $P=0.000$; $F_{(1,12)}=19.570$, $P=0.000$)。与混合组摄水量相比,鲫鱼组显著增加 44.44%,玉米组显著减少 62.39%($F_{(2,19)}=118.489$, $P=0.000$) (图 1)。摄入能和排出水热能散失组间差异显著($F_{(2,19)}=44.739$, $P=0.000$; $F_{(2,19)}=131.386$, $P=0.000$) (图 2)。混合、鲫鱼和玉米组排出水热能散失分别占其各自摄入能的 3.12%、3.78%和 2.18%。组内日间摄入能比较,混合组(第 5 与第 6 天)差异显著($F_{(1,41)}=3.443$, $P=0.009$),鲫鱼和玉米组不显著($F_{(1,48)}=1.215$, $P=0.322$; $F_{(1,48)}=0.209$, $P=0.972$) (图 3)。

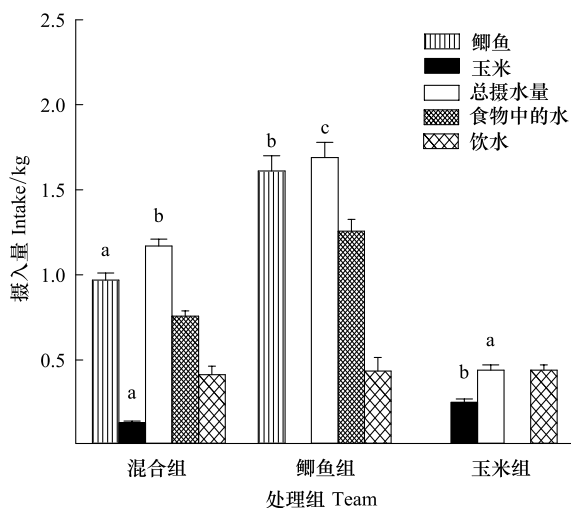


图 1 食物可获得性对冬季丹顶鹤食物和水摄入量的影响

Fig.1 Effect of mass on food and water intake in Red-crowned Crane

数据为平均值 $\pm$ 标准误;不同字母 a, b, c 代表组间差异显著

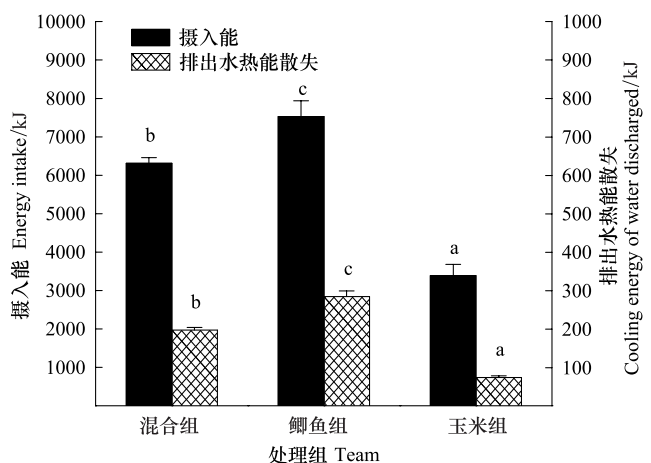


图 2 食物可获得性对冬季丹顶鹤能量收支的影响

Fig.2 Effects of energy budget in Red-crowned Crane

数据为平均值 $\pm$ 标准误;不同字母 a, b, c 代表组间差异显著

2.3 排泄次数不同

组间日、昼及夜的排泄次数受食物可获得性影响显著($F_{(2,19)}=109.885$, $P=0.000$; $F_{(2,19)}=107.474$, $P=$

0.000; $F_{(2,19)} = 53.263$, $P = 0.000$)。分别与混合组日、昼及夜排泄次数相比,鲫鱼组增加 30.37%、26.69%、48.33%和玉米组减少 50.81%、56.32%、22.73%(图 4)。

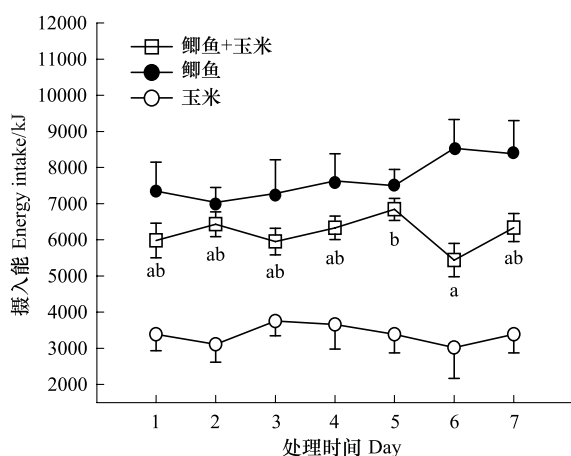


图 3 丹顶鹤 7d 摄入能的变化

Fig.3 The change of energy intake every day in three groups Red-crowned Crane

数据为平均值±标准误;不同字母 a, b 代表组内差异显著

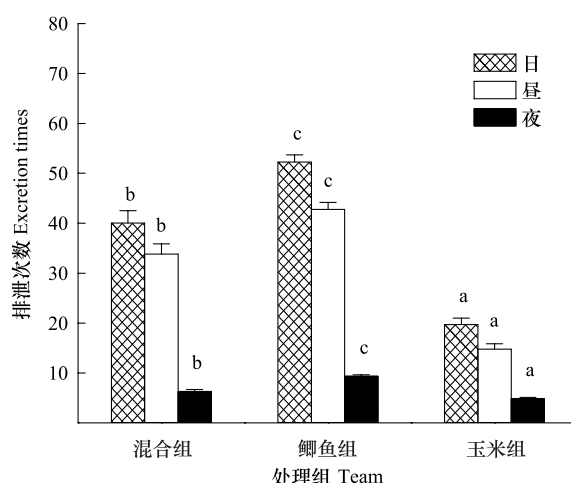


图 4 食物可获得性对冬季丹顶鹤排泄次数的影响

Fig.4 Effect of food availability on excretion times in Red-crowned Crane

数据为平均值±标准误;不同字母 a, b, c 代表组间差异显著

2.4 观察结果

(1) 粪尿混合物形态 摄食鲫鱼丹顶鹤排泄物为白色、滩状、固形物含量不同、含水量大和排泄次数较多;摄食玉米丹顶鹤排泄物为泛绿色、短条堆状、固形物含量多、含水量相对较少和排泄次数少;混合饲喂组丹顶鹤排泄物形态与鲫鱼组相近,排泄次数居于二者之间。

(2) 行为时间分配 混合和鲫鱼组丹顶鹤的行为谱及时间分配并没有显著差异。玉米组丹顶鹤行为谱中的静息行为(藏头和单足站立)时间分配显著增加 ($F_{(2,19)} = 10.886$, $P = 0.000$),摄食、警戒、游走、理羽及其它行为时间分配显著减少 ($F_{(2,19)} = 6.672$, $P = 0.012$; $F_{(2,18)} = 8.665$, $P = 0.009$; $F_{(2,19)} = 4.920$, $P = 0.036$; $F_{(2,19)} = 9.778$, $P = 0.006$) (图 5)。

3 讨论

3.1 能量收支、水的摄入和排出、排泄次数及行为

气候是决定动物种内或种间个体能量消耗水平重要的因素之一^[15]。生境因子的动态变化能够引起鸟类摄能需求和能量收支对策的改变^[2-3, 5]。实验第 5 天出现的降温天气应该是混合饲喂组丹顶鹤能量摄入出现显著变化的主要原因(图 3)。冬季相同生存环境中的丹顶鹤应该有着相近的能量收支水平。然而,数据显示鲫鱼、混合饲喂和玉米 3 组丹顶鹤的摄入能和排出水热能散失均为鲫鱼组最高和玉米组最低,排出水热能散失分别占其各自摄入能的 3.78%、3.12%和 2.18%(图 2),表明食物可获得性差异导致 3 组丹顶鹤的能量收支与收益发生改变。季节性的气候变化中包括食谱、食物多度及其可获得性的改变。其中,食物可获得性不仅决定着动物的能量摄入,也会影响其个体的能量收益^[16-18]。食物可获得性不只包含能否获得食物,还应该考

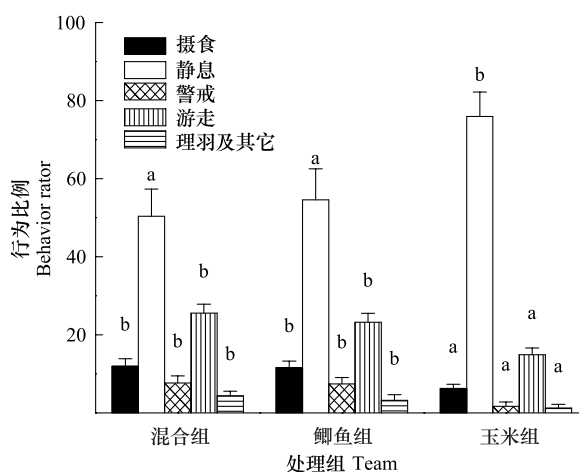


图 5 行为及时间分配的组间比较

Fig.5 Comparison of wintering behaviors of Red-crowned crane in cage and different food intake

a, b 不同字母代表组间差异显著

虑其在“时(获得或摄入某一食物的时间受限)-空(不同空间中能够获得的存在质量差异的不同食物)”这两个方面是否受限。适口性也是动物选择性摄入食物的重要影响因素之一,并且动物总是会优先选择摄入适口的喜好食物。混合饲喂组丹顶鹤会优先摄入鲫鱼,但是冬季摄入鲫鱼的时间及摄入量受限(桶内水的结冰导致鲫鱼的可摄入时间缩短,少量鲫鱼及其部分组织因冰冻于桶壁冰中无法摄食),能量摄入不足部分只能通过摄入玉米来补充,摄入能因此少于鲫鱼组和高于玉米组。理论上,玉米组丹顶鹤完全可以通过增加玉米的摄食量来满足其最大的摄能需求。但是,丹顶鹤(喙较长)逐粒啄食玉米的摄食行为特点和多的摄食频次导致摄入玉米比摄入鲫鱼需要消耗相对更多的能量。吞咽(颈较长)玉米粒(干)与鲫鱼(含水量大、体表有粘液及大小适口的整条鲫鱼会被迎头吞入)相比所需时间、速度和难易程度差别较大,摄食 50g 左右的 1 条鲫鱼可以 1 次性吞咽完成,摄入同等质量的玉米(30—32 粒/10g)则需要至少 150 次才能完成,并且吞咽一定量的玉米粒后很可能会引起食管不适(难以下咽)的生理反应,进而摄食量减少和能量摄入需求降低。所以,2 种食物的适口性不同是导致摄入能出现组间显著差异的根本原因(图 1 和图 2)。玉米组丹顶鹤没有选择增加摄食量的方式获取更多的能量是否还与其消化玉米的能力有关,目前还无法通过生理学的研究来证实。

鸟体内正常的新陈代谢和废物排出体外都离不开水,不仅可以通过排泄来减轻体重和减少行为能耗^[19-20],而且水的摄入与排出对于鸟类的体温调节及维持正常的生理机能意义重大。本文发现,丹顶鹤的摄水量受食物可获得性及食物中含水量的影响较大,比混合饲喂组鲫鱼组摄水量增加 44.44% 和玉米组摄水量减少 62.39%(图 1)。并且摄水量的多少也与其排泄物的形态变化和排泄次数有关(2.4 和图 4)。本文认为,玉米组丹顶鹤的摄水量应该更接近其冬季实际的摄水需求,而鲫鱼组丹顶鹤的摄水量很可能已经超过其摄入需求。鸟的体温和摄入水温及水量均与其排出水热能散失总量密切相关。相同环境中鸟排出水热能散失总量主要取决于排泄水量即呼吸蒸发与排泄粪尿混合物中的水量之和,并随着摄水量增加而增大。鸟排出水热能散失对于不同季节意义也不同,如炎热夏季通过排出水来进行散热调节有利于体温保持相对恒定,寒冷冬季排出水量增加意味着生存能耗因排出水热能散失总量增加而增大。结果发现,食物可获得性差异已经引起越冬期丹顶鹤排出水热能散失(图 2)和排泄次数(图 4)组间的显著差异。丹顶鹤的日排泄次数较多,昼短夜长及排泄次数昼多夜少可以间接反映出它在白天能够快速消化食物、获取和积累能量。多次排泄的生理特点并受环境及自身因素影响已在树麻雀(*Passer montanus*)的研究中得到证实^[21]。摄食鲫鱼丹顶鹤的粪便多为白色是因为含有多的尿酸,多次及多的排泄失水有利于尿酸及时排出体外和保证机体正常的生理机能。玉米组丹顶鹤的排泄物以干物质为主及次数组间最少与其摄水量减少有关。行为时间分配的组间差异(图 5)表明玉米组丹顶鹤选择减少行为能耗(节能)的能量预算对策。

总之,丹顶鹤的能量收支(摄入能和排出水热能散失)、行为、排泄物形态以及排泄次数都因食物可获得性不同而出现显著差异。

3.2 食物可获得性、体重变化和饲喂方法的合理性

食物可获得性是指获得或供给食物的种类和数量。然而,广义上,着眼于生物与生境的生态学角度来定义更为科学合理。生境是由生物和非生物因子综合而成。首先,生物与生境的关系是长期进化的结果,生物有适应生境的一面,又有改造生境的一面。所以,任何生物的一切生命活动都将受到生境因子的影响和限制。例如,动物可觅食或摄食时间受限于光周期的长短,可获得食物的种类、质量和数量随环境温度的季节性差异而改变。其次,生物与生物之间往往是相互依存的关系。动物种间捕食、种内竞争和食物链的位置等很多因素都会使其食物可获得性存在偶然性和较大的差异。最后,任何动物都有其自身的进化历史和遗传特性,捕食和处理食物的能力也会对其食物可获得性产生影响。总之,分析动物的食物可获得性时不能脱离其特定的生态位,既要考虑食物的质量、数量、营养和适口性等方面,还要考虑到食物的可摄食时间、动物处理食物的能力及其能量摄入需求等方面。

鸟体重变化是其应对环境变化与自身生理状态改变的一种重要适应^[5,22]。鸟类不同的能量收支对策不仅会影响其能量收支的收益^[23],也会引起能量收支水平及体重发生相应变化^[24-25]。体内能量储备增加应该

是能量收支盈余并积累的结果^[26]。日间能否积累足够的能量取决于摄食量和获得食物的质量,且积累的能量中大部分会被用于夜晚的生存能耗^[27-28]。结果表明适口性差导致玉米组丹顶鹤摄食量减少和白天能量积累不足,体重也因此显著下降。扎龙越冬期的丹顶鹤至少需要面临两方面的生境压力。一方面,冬季环境低温;另一方面,昼短夜长(冬至时接近 8h:16h)、昼夜温差大(夜晚降温 10℃ 左右)、夜晚停止摄食(昼出夜伏)和生存能耗增加及漫长黑夜需要消耗更多体内储备的能量。自然环境中丹顶鹤的可利用食物资源因冰雪覆盖而大幅度减少,而保护区对笼养和散养丹顶鹤分别采用了定时饲喂和定点投食的辅助对策来满足它的最大摄能需求。总之,鸟类能量收支的收益不仅与食物可获得性有关^[5, 29-30],也与鸟类对不同食物选择不同的能量收支对策有关。

哪种饲喂笼养丹顶鹤的方法更为科学合理? 玉米组丹顶鹤体重的显著下降,表明仅供给足量的玉米很可能无法满足其越冬期的摄能需求和使之成功越冬。鱼是丹顶鹤的喜好食物。炎热夏季,饲喂鱼量大(有剩余)或未能及时摄食的鱼易腐败变质,不仅浪费,也容易引起丹顶鹤肠道疾病;冬季丹顶鹤可摄食鱼的时间受限(低温结冰),可能存在有鱼无法摄入而被误认为饲喂量大,结果却是摄入量不足和没有满足摄能需求。冬季饥饿的丹顶鹤会取食冰冻的鱼,况且两组摄食鲫鱼丹顶鹤的能量收益又基本相同。那么,仅供给足量冰冻的鱼是否可行呢? 不行。因为鱼冰冻后形状各异,丹顶鹤也只会选择摄入适口和无弯曲的鱼,并且吞咽难度也随之增大。丹顶鹤处理未冰冻鱼的方式是用喙插入或啄住鱼身少部分后迅速的甩动头部来分割。然而冰冻的鱼坚固和无弹性,喙插入很可能会造成喙损伤和喙啄住并分割处理鱼也很难,只能选择性摄入适口和无弯曲的冰冻鱼。另外,夜晚掉落在笼舍地面上的冰冻鱼也会被当地的鼠类取食。所以,仅饲喂鱼、不造成浪费、供给适量并且能够满足丹顶鹤的摄能需求较难。混合饲喂合理吗? 首先,玉米作为应急食物也有其自身的优势,如一次性足量供给,丹顶鹤可以随时取食,除雨雪天气不用考虑玉米粒的腐败变质。并且,玉米粒的大小大于谷子、小麦和高粱等,其适口性前者好于后者。其次,鱼和玉米含有的营养成分及微量元素含量不同,混合饲喂可以使之获得更加丰富的营养。最后,定时限量供给鲫鱼同时解决了越冬期饮水、使之在受限的摄食时间内能够最大量的处理并摄食鲫鱼和能量摄入不足部分可以通过取食玉米来获得。所以,本文认为扎龙保护区所采用的混合饲喂方法比较科学合理。

3.3 野生和人工辅助繁育种群丹顶鹤食物可获得性及其生态位的差异

野生丹顶鹤常常会因为能量摄入不足而处于饥饿或半饥饿状态,半散放种群丹顶鹤可以野外自由觅食或从投食点获取食物,笼养丹顶鹤由于人的辅助可以轻易满足其最大的摄能需求。然而,丹顶鹤体质与生存能力却是与此相反。相比野生丹顶鹤,笼养丹顶鹤容易发生微量营养元素缺乏、生理与行为调节能力减弱及对人类供给的食物产生更多的依赖。

冬季食物可获得性大幅度降低和摄能需求无法满足是野生丹顶鹤选择长距离迁徙(越冬)的主要原因。扎龙保护区对丹顶鹤进行的辅助繁育和定点投食的鸟类救护对策已使保护区内留居越冬的丹顶鹤种群逐年增大。近年,野化放归人工辅助繁育的丹顶鹤亚成体和繁殖鹤对已经成为扎龙保护区的两种放归模式。然而,在繁殖季节,野放的丹顶鹤鹤对(其中包括亚成体野放后与野生个体丹顶鹤之间的雌雄鹤对组合)比野生种群的鹤对在时空上更早(易)获得繁殖地资源和占据优势生态位,使野生种群的繁殖鹤对可能出现向远核心区迁移及存在繁殖成功压力增大的可能性。解决这一矛盾需要重新思考、定位和进一步论证。

参考文献 (References):

- [1] Schwilch R, Grattarola A, Spina F, Jenni L. Protein loss during long-distance migratory flight in passerine birds: adaptation and constraint. *Journal of Experimental Biology*, 2002, 205: 687-695.
- [2] Swanson D L, Garland T Jr. The evolution of high summit metabolism and cold tolerance in birds and its impact on present-day distributions. *Evolution*, 2009, 63(1): 184-194.
- [3] McNab B K. Ecological factors affect the level and scaling of avian BMR. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 2009, 152(1): 22-45.

- [4] Smith R J, Moore F R. Arrival fat and reproductive performance in a long-distance passerine migrant. *Oecologia*, 2003, 134(3): 325-331.
- [5] 杨志宏, 邵淑丽. 食物质量差异对树麻雀能量预算和消化道形态特征的影响. *生态学报*, 2011, 31(14): 3937-3946.
- [6] Lyon B E. Egg recognition and counting reduce costs of avian conspecific brood parasitism. *Nature*, 2003, 422(6931): 495-499.
- [7] McWilliams S R, Karasov W H. Phenotypic flexibility in digestive system structure and function in migratory birds and its ecological significance. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*, 2001, 128(3): 579-593.
- [8] Higuchi H, Shibaev Y, Miton J, Ozaki K, Surmach S, Fujita G, Momose K, Momose Y, Veta M, Andronov V, Mita N, Kanai Y. Satellite tracking of the migration of the Red-crowned crane *Grus japonensis*. *Ecological Research*, 1998, 13(3): 273-282.
- [9] Zou H F, Dong H Y, Kong W Y, Ma J H, Liu J H. Characterization of 18 polymorphic microsatellite loci in the red-crowned crane (*Grus japonensis*), an endangered bird. *Animal Science Journal*, 2010, 81(4): 519-522.
- [10] 李淑玲, 计子娟, 王宇. 利用 AFLP 技术分析丹顶鹤的亲缘关系. *动物学杂志*, 2010, 45(5): 141-148.
- [11] Hasegawa O, Ishibashi Y, Abe S. Isolation and characterization of microsatellite loci in the red-crowned crane *Grus japonensis*. *Molecular Ecology*, 2000, 9(10): 1661-1686.
- [12] 田秀华, 石全华, 吕士成, 李金邦. 半散放丹顶鹤越冬日活动行为. *生态学杂志*, 2006, 25(9): 1077-1081.
- [13] 舒莹, 胡远满, 冷文芳, 朱书玉, 单凯. 黄河三角洲丹顶鹤秋冬季生境选择机制. *生态学杂志*, 2006, 25(8): 954-958.
- [14] 张晋东, Hull V, 欧阳志云. 家域研究进展. *生态学报*, 2013, 33(11): 3269-3279.
- [15] Canterbury G. Metabolic adaptation and climatic constraints on winter bird distribution. *Ecology*, 2002, 83(4): 946-957.
- [16] Zhao Z J, Wang D H. Plasticity in the physiological energetics of Mongolian gerbils is associated with diet quality. *Physiological and Biochemical Zoology*, 2009, 82(5): 504-515.
- [17] Burger M F, Denver R J. Plasma thyroid hormone concentrations in a wintering passerine bird: their relationship to geographic variation, environmental factors, metabolic rate, and body fat. *Physiological and Biochemical Zoology*, 2002, 75(2): 187-199.
- [18] Zhu W L, Zhang H, Wang Z K. Seasonal changes in body mass and thermogenesis in tree shrews (*Tupaia belangeri*): The roles of photoperiod and cold. *Journal of Thermal Biology*, 2012, 37(7): 479-484.
- [19] Webster M D, Weathers W W. Seasonal changes in energy and water use by verdins, *Auriparus flaviceps*. *Journal of Experimental Biology*, 2000, 203: 3333-3344.
- [20] Williams J B, Tieleman B I. Physiological adaptation in desert birds. *Bioscience*, 2005, 55(5): 416-426.
- [21] 杨志宏, 吴庆明, 杨渺, 邹红菲. [树]麻雀羽再生的能量预算和水代谢散热调节. *生态学报*, 2014, 34(10): 2617-2628.
- [22] Koenig W D, Walters E L, Waiters J R, Kellam J S, Michalek K G, Schrader M S. Seasonal body weight variation in five species of woodpeckers. *The Condor*, 2005, 107(4): 810-822.
- [23] Karasov W H, Pinshow B. Test for physiological limitation to nutrient assimilation in a long-distance passerine migrant at a springtime stopover site. *Physiological and Biochemical Zoology*, 2000, 73(3): 335-343.
- [24] Wells M E, Schaeffer P J. Seasonality of peak metabolic rate in non-migrant tropical birds. *Journal of Avian Biology*, 2012, 43(6): 481-485.
- [25] Lillendahl K. Daily accumulation of body reserves under increased predation risk in captive Greenfinches *Carduelis chloris*. *Ibis*, 2000, 142(4): 587-595.
- [26] Scheiffarth G, Wahls S, Ketzenberg C, Exo K M. Spring migration strategies of two populations of bar-tailed godwits, *Limosa lapponica*, in the Wadden Sea: time minimizers or energy minimizers? *Oikos*, 2002, 96(2): 346-354.
- [27] Schaub M, Jenni L. Fuel deposition of three passerine bird species along the migration route. *Oecologia*, 2000, 122(3): 306-317.
- [28] Doucette L I, Geiser F. Seasonal variation in thermal energetics of the Australian owl-nighthjar (*Aegotheles cristatus*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 2008, 151(4): 615-620.
- [29] Landys-Ciannelli M M, Piersma T, Jukema J. Strategic size changes of internal organs and muscle tissue in the Bar-tailed Godwit during fat storage on a spring stopover site. *Functional Ecology*, 2003, 17(2): 151-159.
- [30] Farmer A H, Wiens J A. Models and reality: time-energy trade-offs in pectoral sandpiper (*Calidris melanotos*) migration. *Ecology*, 1999, 80(8): 2566-2580.