

DOI: 10.5846/stxb202004230974

贾茹, 高如意, 茹文东, 孔德生, 吉志红, 张国钢. 基于卫星跟踪大天鹅春季迁徙时间及其影响因素. 生态学报, 2021, 41(15): 6075-6082.

Jia R, Gao R Y, Ru W D, Kong D S, Ji Z H, Zhang G. Using satellite tracking to identify the factors affecting the spring migration timing of whooper swans (*Cygnus cygnus*). Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(15): 6075-6082.

基于卫星跟踪大天鹅春季迁徙时间及其影响因素

贾 茹¹, 高如意², 茹文东², 孔德生², 吉志红³, 张国钢^{1,*}

1 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 全国鸟类环志中心, 国家林业和草原局森林保护学重点实验室, 北京 100091

2 河南省三门峡市天鹅湖国家城市湿地公园管理处, 三门峡 472000

3 河南省三门峡市气象局, 三门峡 472000

摘要: 候鸟春季迁徙时间与其能否顺利完成迁徙过程, 以及对繁殖地的成功选择和繁殖成效密切相关, 通过对大天鹅越冬地和停歇地的春季迁徙时间选择原因及其影响因素进行分析, 有助于深入理解候鸟春季迁徙时间策略和栖息地保护状况。2015 年 2 月和 12 月, 在河南三门峡湿地捕捉了 60 只越冬大天鹅并佩戴卫星跟踪器, 获取了详细的大天鹅在越冬地和停歇地的春季迁徙时间等信息, 并进一步分析了春季迁徙时间与气候因子的相关性。结果表明, 大天鹅主要在夜间 22:00—0:00 和 0:00—1:59 迁离越冬地。大天鹅迁离越冬地的日期与温度呈显著性正相关, 迁离时多选择顺风且风速较小的天气。大天鹅迁离越冬地后主要是在夜间飞行, 而迁离停歇地后主要是在日间飞行。越冬地的温度越高, 越有利于植物的生长, 大天鹅可以快速地积累能量, 提前开始春季迁徙。野外调查表明, 内蒙古黄河中上游作为迁徙的重要停歇地, 春季两岸捕鱼、农耕和放牧等为活动较多, 因此大天鹅多选择在夜间觅食补充能量, 在日间迁离。最后, 针对黄河流域大天鹅栖息地的保护现状, 提出了禁止经济开发项目、建立保护区和开展宣传教育等保护建议。

关键词: 大天鹅; 春季迁徙时间; 温度; 卫星跟踪; 三门峡湿地

Using satellite tracking to identify the factors affecting the spring migration timing of whooper swans (*Cygnus cygnus*)

JIA Ru¹, GAO Ruyi², RU Wendong², KONG Desheng², JI Zhihong³, ZHANG Guogang^{1,*}

1 Key Laboratory of Forest Protection of National Forestry and Grassland Administration, National Bird Banding Center of China, Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

2 National Urban Wetland Park of Sanmenxia Swan Lake of Henan, Sanmenxia 472000, China

3 Meteorological Bureau of Sanmenxia City of Henan Province, Sanmenxia 472000, China

Abstract: The success of the migration process, selection of breeding sites, and rearing of young for migratory birds is closely related to the timing of the spring migration. In our study, we used satellite tracking to analyze the factors affecting the timing of the spring migration of whooper swans (*Cygnus cygnus*) at wintering and stopover sites. The study aimed to understand the spring migration strategies of whooper swans and to identify important habitats for their conservation. In February and December 2015, sixty whooper swans wintering at the Sanmenxia wetland in Henan Province, China, were tagged with satellite transmitters. We determined the detailed timing of the spring migration at wintering and stopover sites and analyzed the correlation between the timing of the spring migration and climate factors. The results showed that the whooper swans wintering at the Sanmenxia wetland departed the wintering site from March 7 to March 8, and the departure date was significantly positively correlated with higher temperature and wind direction, but there was a significant negative

基金项目: 遥感科学国家重点实验室开放基金资助 (OFSLRSS201925); 国家林业和草原局野生动物疫病监测和预警系统维护项目 (213021119101)

收稿日期: 2020-04-23; 网络出版日期: 2021-05-20

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zm7672@126.com

correlation with wind speed. The whooper swans mainly migrated to the northwest from the wintering area, and the direction of migration had no significant correlation with wind direction and wind speed. The whooper swans generally departed the wintering site at night between 22:00 and 1:59, and they also started the spring migration downwind and during periods of low wind speed. The dates when the whooper swans were present in the stopover sites were mainly from late February to late March, and they tended to depart the stopover sites between 9:00 and 9:59. The proportion of whooper swans migrating in the day (52%) was slightly higher than at night (48%) during the spring migration, and the peak period of the whooper swan migration was from 6:00 to 12:59. The whooper swans mainly flew at night from the wintering to the first stopover sites, then during the day from the first stopover to the terminal sites. Higher temperatures at the wintering sites were beneficial for the growth of plants, which allowed the swans to rapidly accumulate energy reserves in advance of the migration. The field surveys indicated that human daytime activities such as fishing, farming, and grazing in the Yellow River valley, which contained important stopover sites for the spring migration, resulted in the swans foraging at night and flying during the day. To protect populations of whooper swans effectively, we suggest that existing threats to their stopover sites are addressed, including prohibiting development projects, building nature reserves, and improving public awareness.

Key Words: *Cygnus cygnus*; spring migration timing; temperature; satellite tracking; Sanmenxia wetland

迁徙是候鸟生活史中最重要的行为之一^[1]。春季迁徙时间如迁离越冬地的时间,到达和迁离停歇地的时间,到达繁殖地的时间,以及迁徙过程中飞行时间的选择等,都与候鸟能否顺利完成迁徙过程,以及对繁殖地的成功选择和繁殖成效密切相关,是候鸟迁徙时间策略中较为关键的因素之一^[2],因此候鸟春季迁徙时间的选择已经成为国内外学者研究的重点问题^[3-5]。Fox 等对在爱尔兰东南部越冬的 12 只白额雁 (*Anser albifrons*) 进行卫星跟踪,发现白额雁迁离越冬地的时间与风向有关,都是顺风离开^[6];Fox 和 Walsh 分析了 34 年来在苏格兰及其附近岛屿十二个越冬地白额雁春季迁徙时间,发现白额雁迁离越冬地的时间从 4 月 24 日提前至 4 月 9 日,且迁离时间与温度呈正相关,表明越冬地的平均温度越高迁离时间越早^[7]。目前有关候鸟春季迁徙时间的研究主要限于对越冬地迁离时间的定性描述^[6-10],而缺少对越冬地和重要停歇地春季迁徙时间的定量分析。然而,对于进行长距离迁徙的候鸟而言,阐明其越冬地和停歇地迁徙时间的选择原因及其影响因素,对于深入理解候鸟的迁徙策略和栖息地的保护状况具有重要意义^[9, 11]。

河南三门峡湿地位于我国黄河中下游,是大天鹅 (*Cygnus cygnus*) 重要的越冬地^[12]。每年 10 月下旬大天鹅从蒙古繁殖地迁徙至三门峡湿地越冬,种群数量在 12 月中旬至翌年 1 月达到高峰,2 月下旬—3 月下旬陆续北迁离开湿地^[13]。本文以三门峡湿地越冬大天鹅种群为研究对象,采用卫星跟踪的方法,分析了大天鹅越冬地和迁徙路线上重要停歇地的迁徙时间;探讨了温度、风速和风向等环境因素对大天鹅迁离越冬地日期和时间选择的影响;同时分析了大天鹅在不同停歇地居留时间的差异性,希望研究结果能为大天鹅迁徙时间策略的研究提供基础资料。

1 研究方法

1.1 研究地点

三门峡湿地位于河南省三门峡市生态区,由青龙湖和苍龙湖组成,面积约 335 hm²,其中陆地面积约 166.7 hm²,水面和滩涂面积约 168.3 hm²。三门峡湿地紧邻黄河,冬季 1 月湿地湖面结冰,黄河区域无结冰现象。湿地为暖温带大陆性季风气候,四季分明,气候温和,夏季由于太平洋副热带高压控制,形成炎热、温热、雨涝三种天气,冬春季多受蒙古冷高压影响,缺雨干燥,雨雪较少。年均气温 14.7℃,年最热月份为 7 月,月平均气温 26.7℃,最冷月份为 1 月,月平均气温 -0.7℃。年均降水量为 580—680 mm。

1.2 大天鹅的捕捉和卫星跟踪器的佩戴

经国家林业和草原局的批复,在三门峡湿地苍龙湖东侧较隐蔽的大天鹅救护中心处设置了大型网笼,通

过玉米诱捕的方法,分别于2015年2月和12月共捕捉了60只大天鹅,并对每只大天鹅采用“背负式”的方法佩戴了太阳能卫星跟踪器。每台卫星跟踪器(SQBG3621S, $n=50$, 湖南环球信士; YH-GTG0325, $n=10$, 杭州粤海)重26 g,绳子和金属环重约4 g,约占大天鹅体重的0.3%。卫星跟踪器采用全球定位系统定位,通过中国移动通讯系统接收,每2 h发射一次信号。卫星定位数据通过网络客户端解译后下载,包括定位时间、经纬度、精度(位点定位等级)等信息。湖南环球信士的发射器位点数据精度分为A(± 5 m)、B(± 10 m)、C(± 20 m)、D(± 50 m)和无效(无法定位)5个等级,杭州粤海的发射器位点数据精度则采用PDOP值进行衡量,其取值范围为0.5—99.9,值越小精度越高,定位越准确。

1.3 数据分析

将卫星跟踪数据按实际情况分为三类:(1)信号良好,即每2 h有一个定位点。将大天鹅在栖息地最后一个点的日期和时间定为大天鹅迁离日期和时间,到达栖息地第一个点的日期和时间定为大天鹅迁到日期和时间;(2)信号中断且时差 <24 h,分别将时差前后1/4时间视为迁离时间和迁到时间;(3)信号中断且时差 ≥ 24 h,视为无效数据,不用于判断大天鹅迁离和迁到时间。将大天鹅迁徙停留时间超过2个月的地点定为迁徙结束的最终地。选择大天鹅栖息数量较多或停留时间较长(≥ 3 d)的地点作为停歇地,参考Li等的研究结果^[13],选择大天鹅迁徙停歇的晋陕交界的禹门口、内蒙古的鄂尔多斯湖群和黄河中上游乌海至包头段作为重要停歇地,进行停歇地春季迁离时间的分析。

选用精度为A、B、C级或PDOP ≤ 2.0 ,即对应的误差范围 ≤ 20 m的数据^[14],共计69698个卫星位点,分析大天鹅迁离和迁到越冬地和停歇地的时间;并在此基础上选择大天鹅迁徙时速度 ≥ 30 km/h的位点共561个,包括从越冬地迁徙至第一个停歇地的位点198个和从第一个停歇地迁徙至最终地的位点363个,用于分析迁徙主要发生的时间。在ArcGIS 10.2中计算大天鹅迁离越冬地的角度,并统计大天鹅离开越冬地和停歇地的日期和时间。在与三门峡湿地直线距离不足200 m的气象站收集了三门峡湿地实时温度、风向和风速。根据实地考察和气象资料,将2月下旬至3月下旬具有明显昼夜的22个小时划分为日间和夜间,即19:00—06:00定义为夜间,07:00—18:00定义为日间;各停歇地的平均黑夜时间定义为19:00—06:00,其余为日间。

利用Spearman相关性分析大天鹅迁离越冬地的日期和时间与温度、风向和风速的相关性,以及到达和迁离重要停歇地日期间的相关性;采用单因素方差分析大天鹅在不同停歇地居留天数的差异性;采用非参数Wald-Wolfowitz分析大天鹅从越冬地迁徙至第一个停歇地和从第一个停歇地迁徙至最终地飞行时间日间与夜间的差异性,上述检验均在SPSS 22.0软件中进行。

2 研究结果

2.1 迁离越冬地日期和时间

在卫星跟踪的60只大天鹅个体中,55只大天鹅顺利迁离三门峡湿地。大天鹅迁离越冬地的日期主要在3月7日—3月8日(迁离日期范围:2月17日—3月27日, $n=45$);大天鹅迁离越冬地主要发生在夜间(夜间迁徙:日间迁徙=2.73 :1, $n=41$)。夜间迁离具体时间主要在22:00—01:00,日间迁离时间主要在7:00—8:00(图1)。此外,没有发现大天鹅在白天的9:00—14:00迁离越冬地。

2.2 迁离越冬地的日期与气候因子的相关性

大天鹅迁离越冬地日期与日平均温度($r=0.385$, $P=0.013$, $n=41$)和日平均风向($r=0.370$, $P=0.017$, $n=41$)呈显著正相关,与日平均风速($r=-0.336$, $P=0.031$, $n=41$)呈显著负相关(表1)。大天鹅主要朝西北方向迁离越冬地,迁离的平均角度为 $(305.670 \pm 10.64)^\circ$,且迁离角度与日平均风向($r=0.176$, $P=0.270$, $n=41$)和日平均风速($r=0.104$, $P=0.518$, $n=41$)相关性不显著(表1)。

2.3 停歇地的迁离时间及居留天数的差异性

大天鹅在停歇地停留时间主要集中在2月下旬至3月下旬,迁离停歇地主要发生在日间(日间迁徙:夜间迁徙=2.52:1, $n=74$)。大天鹅迁离停歇地的时间主要在9:00,其次是6:00—8:00和17:00;大天鹅迁离重要

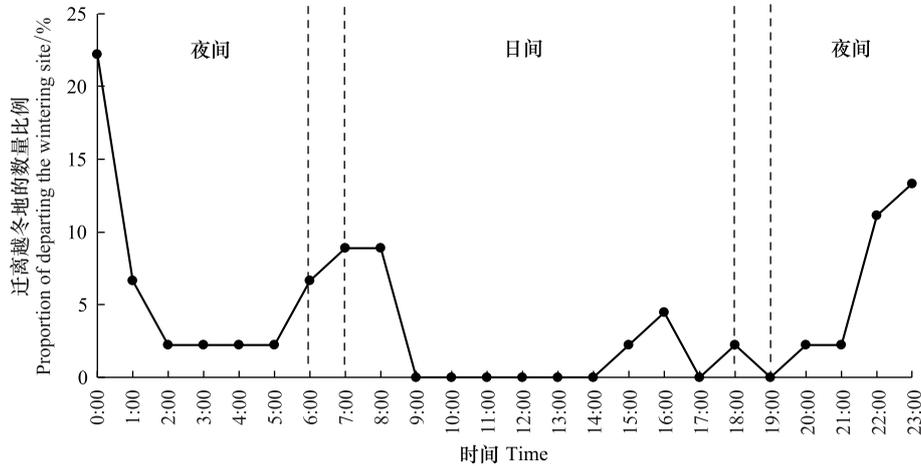


图1 越冬大天鹅迁离三门峡湿地的时间模式

Fig.1 Time pattern of wintering whooper swans departing from the Sanmenxia wetland

停歇地禹门口湿地、鄂尔多斯湖群和黄河中上游乌海至包头段的主要时间也在9:00(图2)。

表1 越冬大天鹅迁离三门峡湿地的日期与气候因子的相关性

Table 1 Correlation between the departure date of whooper swans wintering at the Sanmenxia wetland and climatic factors

因子 Parameters	日平均温度 Daily average temperature	日平均风向 Daily average wind direction	日平均风速 Daily average wind speed
迁离日期 Departure date	0.385 *	0.370 *	-0.336 *
迁离角度 Departure angle	—	0.176	0.104

* $P < 0.05$, “—”表示没有进行统计分析

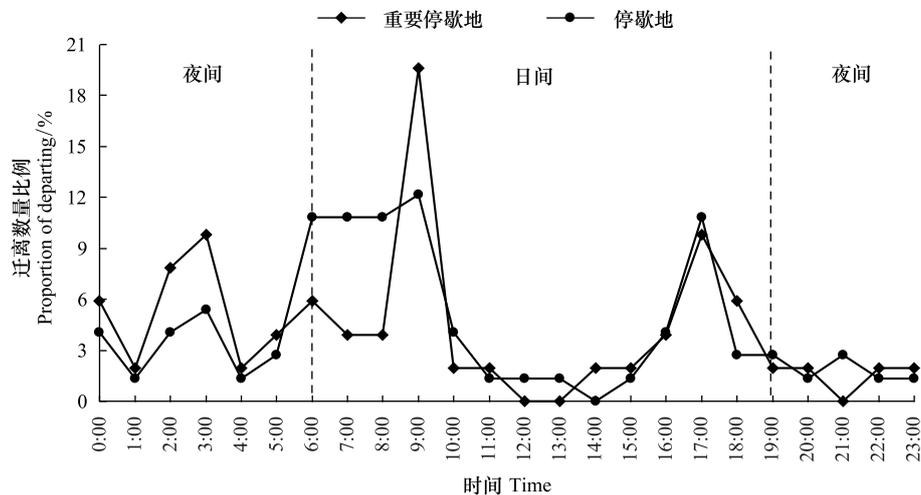


图2 大天鹅迁离停歇地的时间模式

Fig.2 Time pattern of whooper swans departing from stopover sites

大天鹅在禹门口湿地、鄂尔多斯湖群和黄河中上游乌海至包头段停歇时长存在显著性差异 ($F = 22.930$, $P = 0.000$, $n = 45$)。大天鹅迁徙至重要停歇地禹门口湿地 ($r = 0.914$, $P = 0.000$, $n = 16$)、鄂尔多斯湖群 ($r = 0.970$, $P = 0.000$, $n = 8$) 和内蒙古黄河中上游 ($r = 0.487$, $P = 0.025$, $n = 21$) 的日期与迁离该地的日期均呈显著性正相关。

在禹门口湿地停歇的大天鹅中,62.5%的个体停歇 2—3 d,18.75%的停歇时间较长为 5—7 d;在鄂尔多斯湖群停歇的大天鹅中,62.5%的个体停歇 2—3 d,25%的停歇 20—22 d;在黄河中上游乌海至包头段停歇的个体中,66.7%的个体停歇 20—40 d,19.1%的停歇 14—16 d,14.3%停歇 2—3 d。可以看出,大天鹅在黄河中上游乌海至包头段停歇时间较长,在禹门口湿地和鄂尔多斯湖群停歇时长较短。

2.4 春季迁徙飞行时间

研究表明,大天鹅春季迁徙在日间的飞行时间比例(52%)略高于夜间(48%),日间的 6:00—12:00 是大天鹅迁徙飞行的高峰期(图 3)。大天鹅从越冬地到达第一个停歇地,在夜间飞行的时间比例(52.0%)高于日间(48.0%),且具有显著性差异($Z = -13.822, P = 0.000, n = 198$);而从第一个停歇地迁徙至最终地,在夜间飞行的时间比例(45.7%)低于日间(54.3%),也具有显著性差异($Z = -18.868, P = 0.000, n = 363$)。说明大天鹅迁离越冬地后主要是在夜间飞行,而迁离停歇地后主要是日间飞行。

3 讨论

研究表明,多种候鸟迁离越冬地的时间主要集中在夜间^[1, 15-16],这可能与鸟类自身的能量消耗^[17]、减少体内水分代谢^[18-19]以及降低被捕食的风险^[20]有关。Davenport 等对在秘鲁迁徙的绿翅雁(*Neochen jubata*)进行了研究,发现绿翅雁的迁徙几乎都是在夜间进行^[21],与本研究结果一致。三门峡大部分大天鹅选择在夜间迁离越冬地,然后主要沿着黄河流域及其支流进行夜间迁徙。野外实地调查表明,这些区域农耕生产等为活动较多,隐蔽性也较差,相比较于白天迁徙,夜间迁徙的安全系数相对较高,被天敌或盗猎者捕食的风险相对较低;而且内蒙古鄂尔多斯高原被库布齐沙漠和毛乌素沙地所包围,春季大天鹅迁徙时气候多风干旱,因此大天鹅在夜间迁徙还可以降低体内水分消耗,以维持正常的生理代谢,这对大天鹅顺利迁徙较为有利。

与越冬地不同,大天鹅到了停歇地以后,经过一段时间的能量补给,迁离停歇地的时间却主要发生在日间。通过对黄河中上游河套平原进行实地调查,发现春季迁徙的大天鹅选择在日间迁离与每年初春黄河两岸的农渔作业密切相关。大天鹅在黄河中上游两岸的停歇期间正是当地居民农田春播、开始捕鱼和放牧的时期,人为活动较多,干扰强度较大,白天经常惊扰大天鹅的觅食和休息等正常活动;而相对于日间,夜间人为干扰较少,是大天鹅觅食补充能量的最佳时机。李淑红等对该区域停歇大天鹅活动区的分析结果表明,大天鹅夜间的活动范围比日间的大^[14],这可能是由于大天鹅在夜间频繁觅食的缘故。在黄河中上游地区的大天鹅觅食主要是发生在夜间,而迁离时间多选择在日间。大天鹅离开黄河中上游停歇地之后,进入蒙古国并主要沿着中西部河流进行迁徙,这里人为活动较少,大天鹅多在日间飞行。此外,大天鹅的迁徙策略也可能随着纬度升高^[22],不同日照长度^[23]和温度^[3, 9]等发生变化,这些还需要进一步深入调查与研究。

候鸟迁离越冬地的日期与温度有着密切的关系^[7, 24]。Stirneman 等人对在爱尔兰越冬的大天鹅春季迁徙研究表明,温度升高,可以增加草本植物的生长强度,使其营养生物量提前达到峰值,满足了大天鹅迁徙前所需的能量积累的生理需求,促使大天鹅提前离开^[9]。将 2015 年和 2016 年大天鹅迁离三门峡湿地的日期进行比较发现,大天鹅迁离越冬地的高峰日分别在 3 月 1 日—3 月 24 日和 2 月 17 日—2 月 29 日(图 4、图 5),2016 年大天鹅迁离越冬地的高峰日有所提前,这可能与 2016 年比 2015 年的温度整体呈上升趋势较早有关,温度升高的越早,大天鹅迁离的日期就会越早。因为环境温度的升高,草本植物生长较为旺盛,有利于候鸟进行脂肪储存和能量积累^[7],以及其他适应于迁徙的生理活动如迁徙前的练飞^[25],而当脂肪积累到迁徙所需的

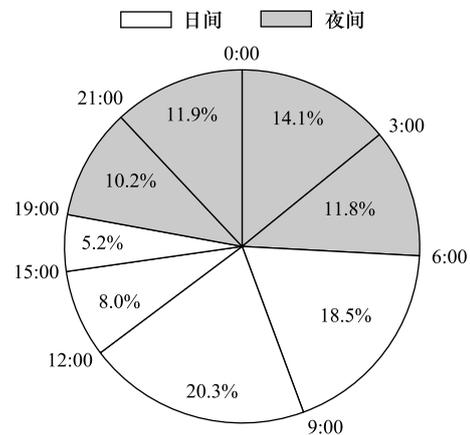


图 3 大天鹅春季迁徙飞行时间模式

Fig.3 Flight time pattern of whooper swans during spring migration

能量要求时,就会引发候鸟迁离越冬地的行为发生^[7]。

本研究表明,风向和风速也是影响大天鹅迁徙的重要因素。三门峡湿地越冬大天鹅迁徙主要是在顺风且风速较小的情况下进行的。Green 通过卫星跟踪的方式分析了在北极越冬的涉禽和黑雁 (*Branta bernicla*) 春季迁徙与风的关系,结果表明 95% 的个体选择在顺风的条件下进行迁徙^[26],与本研究结果一致,说明大部分鸟类会利用顺风条件来辅助迁徙。Elkins 也通过研究英国和爱尔兰地区大天鹅、粉脚雁 (*Anser brachyrhynchus*) 和白颊黑雁 (*Branta leucopsis*) 的迁徙与气候的关系,发现雁类会利用顺风进行迁徙,且迁徙多发生在风速较小的条件下^[27]。因为恶劣的天气会增加候鸟迁徙的能量消耗,还可能使候鸟偏离航线从而导致迁徙行为的调整^[2, 16, 27]。

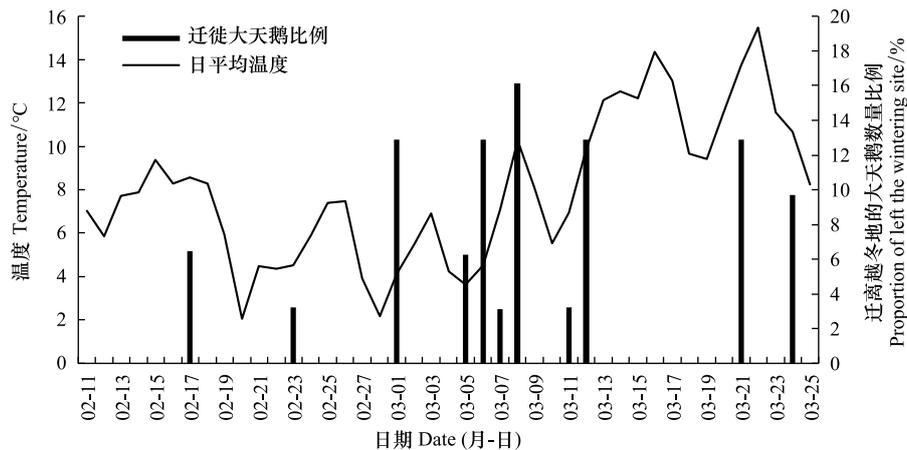


图4 2015年2月中旬至3月下旬大天鹅迁徙日期与温度的关系

Fig.4 Relationship between departing date of whooper swans and daily average temperature from Middle February to Late March in 2015

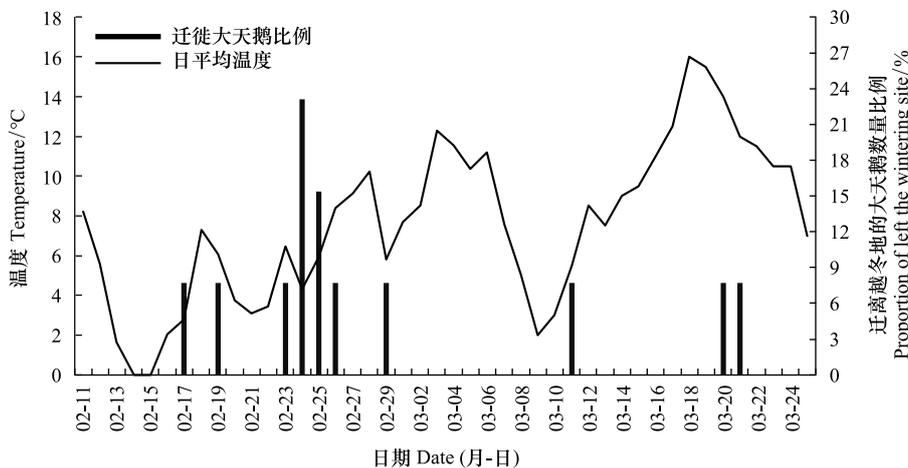


图5 2016年2月中旬至3月下旬大天鹅迁徙日期与温度的关系

Fig.5 Relationship between departing date of whooper swans and daily average temperature from Middle February to Late March in 2016

研究表明,候鸟在迁徙途中的飞行方向受湿度、风向、风速和热对流等气候因素的制约^[28-31],进而影响着迁徙进程。本研究发现大天鹅迁离越冬地的方向与风向和风速相关性不显著,初步推测其迁徙方向受多种气候因素综合制约,而非单一气候条件的限制,亦或与不同年龄有关,还有待今后深入研究。

野外实地调查发现,大天鹅停歇天数与停歇地质量密切相关。春季黄河中上游即河套平原在黄河两岸种植有大面积农田,主要农作物有油菜和玉米等,而且农田里蓄满了黄河水,形成了适宜天鹅栖息和觅食的河漫

滩,食物资源较为丰富,野外经常可见数百或者数千的天鹅聚集在一起栖息;晋陕交界的禹门口湿地处于黄河中下游,虽然黄河滩涂也可以为大天鹅停歇提供良好的取食和休息场所,但是滩涂面积相对较小,大天鹅栖息的时间较短;鄂尔多斯湖群虽然湖泊较多,面积较大,但是却被沙地或者沙漠所包围,湖中水草较少,食物资源相对短缺,因此大天鹅停歇时间也相对较短。此外,从大天鹅抵达和迁离停歇地时间的相关性来看,不论在哪个停歇地进行能量补给,大天鹅采取的都是“早到早走”的策略,这可能与尽早迁徙到繁殖地有利于后续的繁殖活动有关。

综上所述,黄河流域特别是黄河中上游河套平原是大天鹅重要停歇地,为了给停歇的大天鹅提供一个安全和安静的栖息环境,提出以下三点保护建议:(1)禁止实施破坏黄河两岸大天鹅栖息地等开发项目如建坝、湿地开发等;(2)在大天鹅聚集的区域,尽可能地减少或禁止放牧、打渔等人为活动,消除对大天鹅栖息的不利因素;(3)开展湿地恢复项目,建立大天鹅保护小区或示范区,同时开展宣传教育等活动,鼓励当地社区和学校参与到大天鹅及其栖息地的保护中来。

致谢:本项目大天鹅捕捉得到国家林业和草原局批准(护动函[2015]38号),感谢河南省林业和草原局及三门峡大天鹅环志站工作人员给予的帮助。

参考文献 (References):

- [1] Müller F, Taylor P D, Sjöberg S, Muheim R, Tsvey A, Mackenzie S A, Schmaljohann H. Towards a conceptual framework for explaining variation in nocturnal departure time of songbird migrants. *Movement Ecology*, 2016, 4: 24.
- [2] Madsen J, Frederiksen M, Ganter B. Trends in annual and seasonal survival of Pink-footed Geese *Anser brachyrhynchus*. *Ibis*, 2002, 144(2): 218-226.
- [3] Ahola M, Laaksonen T, Sippola K, Eeva T, Rainio K, Lehtikoinen E. Variation in climate warming along the migration route uncouples arrival and breeding dates. *Global Change Biology*, 2004, 10(9): 1610-1617.
- [4] Cadahía L, Labra A, Knudsen E, Nilsson A, Lampe H M, Slagsvold T, Stenseth N C. Advancement of spring arrival in a long-term study of a passerine bird: sex, age and environmental effects. *Oecologia*, 2017, 184(4): 917-929.
- [5] Miller-Rushing A J, Lloyd-Evans T L, Primack R B, Satzinger P. Bird migration times, climate change, and changing population sizes. *Global Change Biology*, 2008, 14(9): 1959-1972.
- [6] Fox A D, Glahder C M, Walsh A J. Spring migration routes and timing of Greenland white-fronted geese - results from satellite telemetry. *Oikos*, 2003, 103(2): 415-425.
- [7] Fox A D, Walsh A. Warming winter effects, fat store accumulation and timing of spring departure of Greenland White-fronted Geese *Anser albifrons flavirostris* from their winter quarters. *Hydrobiologia*, 2012, 697(1): 95-102.
- [8] Mckinnon E A, Fraser K C, Stanley C Q, Stutchbury B J M. Tracking from the tropics reveals behaviour of juvenile songbirds on their first spring migration. *PLoS One*, 2014, 9(8): e105605.
- [9] Stirnemann R L, O'Halloran J, Ridgway M, Donnelly A. Temperature-related increases in grass growth and greater competition for food drive earlier migrational departure of wintering Whooper Swans. *Ibis*, 2012, 154(3): 542-553.
- [10] Tøttrup A P, Rainio K, Coppack T, Lehtikoinen E, Rahbek C, Thorup K. Local temperature fine-tunes the timing of spring migration in birds. *Integrative and Comparative Biology*, 2010, 50(3): 293-304.
- [11] 马志军, 李博, 陈家宽. 迁徙鸟类对中途停歇地的利用及迁徙对策. *生态学报*, 2005, 25(6): 1404-1412.
- [12] 张国钢, 陈丽霞, 李淑红, 高如意, 茹文东, 刘冬平, 孙孟和, 侯韵秋, 陆军. 黄河三门峡库区越冬大天鹅的种群现状. *动物学杂志*, 2016, 51(2): 190-197.
- [13] Li S H, Meng W Y, Liu D P, Yang Q Q, Chen L X, Dai Q, Ma T, Gao R Y, Ru W D, Li Y F, Yu P B, Lu J, Zhang G G, Tian H Y, Chai H L, Li Y B. Migratory whooper swans *Cygnus cygnus* transmit H5N1 virus between China and Mongolia; combination evidence from satellite tracking and phylogenetics analysis. *Scientific Reports*, 2018, 8: 7049.
- [14] 李淑红, 孟维悦, 陈丽霞, 李云峰, 高如意, 茹文东, 孙孟和, 戴强, 张国钢, 陆军. 黄河中上游春季迁徙期水鸟群落及大天鹅活动特征. *生态学杂志*, 2017, 36(7): 1910-1916.
- [15] Mills A M, Thurber B G, Mackenzie S A, Taylor P D. Passerines use nocturnal flights for landscape-scale movements during migration stopover. *Condor*, 2011, 113(3): 597-607.

- [16] Zehnder S, Åkesson S, Liechti F, Bruderer B. Nocturnal autumn bird migration at Falsterbo, South Sweden. *Journal of Avian Biology*, 2001, 32(3): 239-248.
- [17] Aagaard K J, Thogmartin W E, Lonsdorf E V. Temperature-influenced energetics model for migrating waterfowl. *Ecological Modelling*, 2018, 378: 46-58.
- [18] Gerson A R, Guglielmo C G. Flight at low ambient humidity increases protein catabolism in migratory birds. *Science*, 2011, 333(6048): 1434-1436.
- [19] Schmaljohann H, Bruderer B, Liechti F. Sustained bird flights occur at temperatures far beyond expected limits. *Animal Behaviour*, 2008, 76(4): 1133-1138.
- [20] Nilsson C, Sjöberg S. Causes and characteristics of reverse bird migration: an analysis based on radar, radio tracking and ringing at Falsterbo, Sweden. *Journal of Avian Biology*, 2016, 47(3): 354-362.
- [21] Davenport L C, Nole Bazán I, Carlos Erazo N. East with the night: longitudinal migration of the Orinoco Goose (*Neochen jubata*) between Manú National Park, Peru and the Llanos de Moxos, Bolivia. *PLoS One*, 2012, 7(10): e46886.
- [22] Dokter A M, Shamoun-Baranes J, Kemp M U, Tijm S, Holleman I. High altitude bird migration at temperate latitudes: a synoptic perspective on wind assistance. *PLoS One*, 2013, 8(1): e52300.
- [23] Coppack T, Pulido F, Czisch M, Auer D P, Berthold P. Photoperiodic response may facilitate adaptation to climatic change in long-distance migratory birds. *Proceedings: Biological Sciences*, 2003, 270(Suppl 1): S43-S46.
- [24] van Wijk R E, Kölzsch A, Kruckenberg H, Ebbinge B S, Müskens G J D M, Nolet B A. Individually tracked geese follow peaks of temperature acceleration during spring migration. *Oikos*, 2012, 121(5): 655-664.
- [25] 邓大军, 贾茹, 孟维悦, 李淑红, 茹文东, 高如意, 李云峰, 吉志红, 张国钢, 陆军. 三门峡湿地成幼大天鹅昼间越冬行为差异分析. *四川动物*, 2019, 38(5): 531-536.
- [26] Green M. Flying with the wind-spring migration of Arctic-breeding waders and geese over South Sweden. *Ardea*, 2004, 92(2): 145-159.
- [27] Elkins N. Weather and bird migration. *British Birds*, 2005, 98: 238-256.
- [28] Åkesson S, Hedenström A. Wind selectivity of migratory flight departures in birds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2000, 47(3): 140-144.
- [29] Chevallier D, Handrich Y, Georges J Y, Baillon F, Brossault P, Aurouet A, Le Maho Y, Massemin S. Influence of weather conditions on the flight of migrating black storks. *Proceedings: Biological Sciences*, 2010, 277(1695): 2755-2764.
- [30] Felicísimo Á M, Muñoz J, González-Solís J. Ocean surface winds drive dynamics of transoceanic aerial movements. *PLoS One*, 2008, 3(8): e2928.
- [31] Grönroos J, Green M, Alerstam T. To fly or not to fly depending on winds: shorebird migration in different seasonal wind regimes. *Animal Behaviour*, 2012, 83(6): 1449-1457.