DOI: 10.20103/j.stxb.202309192018

周安强,陈莹,王一桐,孟凡囡,邓博文,杨颖,林报运,肖书平,刘健金,张坤和.鹎科候鸟迁徙时间模式的种内和种间差异分析.生态学报,2025,45(5):2505-2515.

Zhou A Q, Chen Y, Wang Y T, Meng F N, Deng B W, Yang Y, Lin B Y, Xiao S P, Liu J J, Zhang K H. Analysis on intraspecific and interspecific differences in timing patterns of migration of thrushes (Turdidae). Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(5): 2505-2515.

鹎科候鸟迁徙时间模式的种内和种间差异分析

周安强[1],陈 莹[1,*],王一桐[1],孟凡囡[1],邓博文[1],杨 颖[1],林报运[2],肖书平[2],刘健金[2],张坤和[2]

1 福建农林大学林学院,福州 350002

2 明溪县林业局,三明 365200

摘要:时间是限制鸟类迁徙活动的关键因素之一。鹎科候鸟两性不同的身体特征以及成幼不同的换羽模式可能使它们的秋季迁徙停歇模式出现较大的种内差异。于 2021 年和 2022 年秋季,在福建省明溪县开展鹎鸟环志,共环志了 643 只鹎科候鸟,包括白眉鹎(*Turdus obscurus*)(364 只)、灰背鹎(*T. hortulorum*)(161 只)、乌灰鹎(*T. cardis*)(59 只)、虎斑地鹎(*Zoothera aurea*)(15 只),白腹鹎(*T. pallidus*)(20 只),白眉地鹎(*Geokichla sibirica*)(3 只)和斑鹎(*T. eunomus*)(1 只)。比较了三种优势鹎的迁徙时序和身体特征的种内和种间差异,分析了它们的迁徙动态,以及翅长和脂肪级分布。结果显示,白眉鹎和乌灰鹎成鸟的抵达时间分别比幼鸟早 2 天和 3 天。三种鹎的抵达时间都没有性别差异。白眉鹎的抵达时间比灰背鹎和乌灰鹎分别晚 3 天和 2 天。白眉鹎成鸟的翅长显著长于幼鸟,而灰背鹎和乌灰鹎的翅长没有显著差异,拥有更长的翅膀可能是白眉鹎成鸟比幼鸟先到的原因。白眉鹎和灰背鹎的翅尖指数随到达时间呈显著下降的趋势,脂肪含量则随到达时间显著上升,表明这两种鹎存在迁徙距离较长的个体更早到达,并且脂肪水平较低的规律。三种鹎的迁徙高峰期均少于 10 天,平均脂肪级均小于 2 级,表明鹎科候鸟可能采取了能量最小对策,并在较短时间内集中通过明溪。明溪县是鹎科候鸟重要的中途停歇地。应做好栖息地保护工作,为鹎科候鸟提供高质量的栖息环境。在鹎科候鸟的迁徙高峰期间,应尽可能减少人为干扰,以免影响鹎类的停歇活动。

关键词:差异迁徙;中途停歇地;鹎科;鸟类环志; 明溪县

Analysis on intraspecific and interspecific differences in timing patterns of migration of thrushes (Turdidae)

ZHOU Anqiang[1], CHEN Ying[1,*], WANG Yitong[1], MENG Fannan[1], DENG Bowen[1], YANG Ying[1], LIN Baoyun[2], XIAO Shuping[2], LIU Jianjin[2], ZHANG Kunhe[2]

1 *College of Forestry, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou* 350002, *China*

2 *Forest Bureau of Mingxi County, Sanming* 365200, *China*

Abstract: For birds, timing is one of the key factors that limit their migration activities. The different physical characteristics in both sexes and the different molting patterns in both ages may lead to the great differences in timing of autumn migration. In October and November of 2021 and 2022, 643 thrushes were banded in Mingxi County. A total of seven species were banded, including Eyebrowed Thrush (*Turdus obscurus*) (364), Grey-backed Thrush (*T. hortulorum*) (161), Japanese Thrush (*T. cardis*) (79), White′s Thrush (*Zoothera aurea*) (15), Pale Thrush (*T. pallidus*) (20), Siberian Thrush (*Geokichla sibirica*) (3) and Dusky Thrush (*T. eunomus*) (1). The intraspecific and interspecific differences in timing of migration and biometric characteristics among three dominant species were compared. Their

基金项目:明溪县林业局鸟类环志与迁徙研究(一期)资助项目(KH210257A);国家自然科学基金项目(31700345)

收稿日期:2023-09-19; **网络出版日期**:2024-11-28

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yeye0914@163.com

migration dynamics, wing length and fat score distribution were analyzed. The arrival time of adults in Eyebrowed Thrush was, significantly, 2 days earlier than that of immatures, and adult Japanese Thrushes arrived 3 days earlier than immatures. No significant differences in arrival time were found between sexes for the three species. The arrival time of Eyebrowed Thrush was, significantly, 3 days later than that of Grey-backed Thrush and 2 days later than that of Japanese Thrush. The wing length of adults was significantly longer than that of immatures in Eyebrowed Thrush, while there was no significant difference both in Grey-backed Thrush and Japanese Thrush, indicated that having longer wings may explain why the adults arrive before the immatures. The wing pointedness index of Eyebrowed Thrushes and the Grey-backed Thrushes decreased significantly with the arrival time, while fat content increased significantly with the arrival time, indicating that the individuals with longer migration distance arrived earlier and carried less fat. The migration peaks of the three species were less than 10 days, and the average fat score were less than 2, indicating that the three species adopted a strategy to minimize total energy expenditure during migration, passing through Mingxi in a relatively short time. As an important stopover sites for thrushes, the ecological environment in Mingxi County should be better protected to provide high quality habitat. Human disturbance should be reduced as much as possible during the migration peak, so as not to affect the resting activities of thrushes.

Key Words: differential migration; stopover site; turdidae; bird banding; Mingxi County

为了跨越繁殖地和越冬地之间的数千公里路程,长距离迁徙候鸟采取了不同的迁徙策略,包括到达和离开的时间、连续停留地点之间的距离、停留时间和累积的能量储存量(主要是皮下脂肪)[1—2]。在迁徙时间上,不仅种群间的变异,种群内的变异也可能非常大,尤其是年龄和性别差异[3—5]。在迁徙过程中,特定鸟类群体在不同的时间通过或抵达某一区域(成鸟早于幼鸟或者一种性别早于另一种性别)被称为差异迁徙[6]。

在春季迁徙中,雄性早现,即雄性比雌性更早到达繁殖区,已有大量文献记载[7—9],而关于秋季迁徙的性别差异研究还比较少。相比春季迁徙时雄性早现的一致性,不同物种的两性秋季迁徙时序的有较大差异[10]。在以往的报道中,秋季迁徙的雌性先现出现得比较多,但也有一些雄性早现[4]或者两性相似的报道[11—12]。一般来说,年龄较大的鸟类觅食效率更高,对迁徙飞行的环境条件也更有选择性[13—14]。因此,成鸟迁徙的速度会更快。但许多研究表明,在迁徙前不换羽的物种中,成鸟比幼鸟飞得早,而在迁徙前换羽的物种中,幼鸟比成鸟飞得早[4,15]。Wobker 的研究表明,在秋季迁徙开始前完成完全换羽的成鸟比只进行部分换羽的幼鸟更晚通过研究地点,但随着迁徙距离的增加,这种模式发生了逆转[3]。鹟科候鸟成鸟通常于夏季繁殖期结束后,马上在繁殖地附近进行完全换羽,并于秋季迁徙开始前完成。而幼鸟则在秋季迁徙前和迁徙过程中进行部分稚后换羽[16—17]。因此,鹟科候鸟的秋季迁徙时间很可能出现较大的种内差异,如雌鸟比雄鸟先到,成鸟在迁徙中后期比幼鸟先到。

在进行长距离迁徙的动物中,身体形态的选择是为了最大化灵活性和最小化能量消耗[18]。空气动力学理论预测,长而尖的翅膀比短而圆的翅膀[19]更有效地进行长距离飞行。这一假设是基于观察到尖翼产生的起伏很小,因为几乎不受到空气涡流的影响,因此,他们能尽量减少空气阻力[20]。相比之下,圆形和凸形的翼尖引起了更大的涡流和更大的阻力,从而提高了鸟类在空中的机动性,可以更有效地躲避捕食者的捕捉[21]。对于迁徙候鸟来说,需要在飞行和觅食效率与灵活性之间作出衡量,以保证迁徙活动的存活率。通常来说,成鸟的翅膀比幼鸟的翅膀更尖,而与留鸟相比[22—23],迁徙鸟类的翅膀往往更尖和更长[24—25]。Yong 的研究表明,迁徙距离较长的鹟科物种翅膀更长、更尖,展弦比也更高[26]。Bowlin 在消除了年龄性别的影响后,发现翅膀更尖和翅膀负荷更低的鹟更早到达研究地点[27]。然而,鹟科候鸟的繁殖地纬度差异较大,不同纬度繁殖种群的迁徙开始时间有可能存在差异,鹟科候鸟的翅膀形态与迁徙物候的关系还需要进一步探讨。

在长途迁徙中,鸟类快速消耗能量,需要在中途停歇地补充食物[28—29]。然而,受到种内和种间竞争、天敌、气候条件等因素的影响[30],鸟类在中途停歇时期用来补充能量的时间通常是有限的,如何综合时间成本,

平衡能量消耗与积累,成为迁徙活动能否顺利完成的关键。Boal 对斯氏夜鹟(*Catharus ustulatus*)的研究证明了长时间的水上飞行消耗了鹟鸟的绝大部分脂肪,甚至超过六成的个体处于瘦弱或不良的生理状态[31]。Csörgö 的环志数据显示,欧乌鹟(*Turdus merula*)和欧歌鹟(*T. philomelos*)在迁徙期的脂肪级几乎都分布在 0—1 级[32—33]。与非洲-欧亚迁徙通道和美洲迁徙通道相比,东亚迁徙通道由于大陆从北温带到热带的面积分布不均匀,因此在地理上更具多样性,而且分布在东部沿海的众多岛屿和横跨热带地带的印澳群岛共同形成了复杂的生态障碍,为迁徙的林鸟提供了异于其他迁徙通道的迁徙方式[34]。因此,鹟科候鸟在同一次迁徙活动的不同阶段可能会采取不同的能量策略以应对多变的外部条件。

本研究在秋季对迁徙经停明溪的鹟科候鸟进行了环志,分析了迁徙时序、翅长、翅形和脂肪含量的种内和种间差异,并探讨迁徙距离对迁徙时间和生物特征的影响,这将有助于了解在东亚迁徙通道进行长距离迁徙的鹟科候鸟的迁徙模式。

1　材料与方法

1.1　研究地点

明溪县地属福建省三明市,26°08′—26°39′N,116°47′—117°35′E,东西长 78km,南北宽 58km,总面积 1724km^2。地貌单元多为中低山、丘陵及山间河谷小盆地地形。明溪县属亚热带海洋性季风气候,年平均气温 18.3℃,气候温和,雨量充沛,冬少严寒,夏无酷暑,光照充足。全县水系分布密集,植被类型丰富,以常绿阔叶林为主,森林覆盖率达 80.6%,野生动植物资源十分丰富[35],共记录鸟类 322 种,隶属 20 目 64 科,有留鸟 129 种,占 52.02% ;候鸟 50 种,占 20.16%[36]。

1.2　鸟类环志

与福建省三明市明溪林业局合作筹建东南山地森林的第一个鸟类环志站,根据前期鸟类调查和群众走访调查,确定环志时间为 2021 年 11 月 1 到日 11 月 23 日,2022 年 10 月 23 日到 11 月 22 日。由于 2022 年延长环志时间,能更好地记录鹟科候鸟的停歇数量动态。分别在 5 个山丘的顶部建立环志点(26°27′N,117°32′E),海拔 300—500m,采取网捕法,利用声音和食物引诱鹟鸟上网(网目尺寸 36mm,大小为 2m×2m,数量为 10 张),上网后用深色棉布鸟袋将环志鸟运送到环志地点。每天的开网时间从上午 6:00 到 10:00。在捕获 4h 内对环志鸟完成环志操作并将其安全放飞,包括记录种类和数量,佩戴金属脚环,鉴别年龄和性别和测量鸟体。所有环志操作均遵循中国国家鸟类环志中心的标准环志方法[37],环志许可由明溪县林业局颁发。

鹟科候鸟的年龄与性别鉴定方法参考《东亚雀形目候鸟年龄与性别鉴定》[16]。雀形目鸟类根据换羽范围可分为完全换羽和部分换羽,更换全身羽衣为完全换羽,仅更换局部羽衣为部分换羽。鹟科候鸟成鸟通常于夏季繁殖期结束后,马上在繁殖地附近进行完全换羽,并于秋季迁徙开始前完成。而幼鸟则在秋季迁徙前和迁徙过程中进行部分稚后换羽,通常包括头部、躯干、小覆羽、中覆羽和内侧大覆羽[16—17],根据幼鸟的稚羽和成羽的普遍性特征差异可以与成鸟区分。而大多数鹟科物种外观上为性二型,可根据雄雌的羽衣特征差异判断性别(表 1)。因此在有较丰富经验的前提下,以外观鉴定鹟类年龄与性别的准确率较高。

测量了环志的 8 个基础数据。用直尺测量翅长(最大翅长法)和尾长,精度为 1mm,用电子游标卡尺测量喙长、头喙长和跗趾长,精度为 0.1mm。用电子秤称体重,精度为 0.1g,根据胸部、腹部和身体两侧的可见脂肪的面积大小,将脂肪度划分为八个等级。将翅膀合拢、顺直,轻轻压在精度为 mm 的网格纸上,拍照记录各羽片长度[37]。

1.3　数据分析

1.3.1　迁徙时序

为了方便统计,将 10 月 23 日定义为捕获鸟类的第一天,并依次类推。三天移动平均平滑线即把三天的数据加以平均,再依据这个平均值作出平均线图像,移动平均能够去除时间序列的短期波动,使得数据变得平滑,从而可以方便看出序列的趋势特征[38]。因此,使用三天移动平均平滑线可以反映鹟鸟的迁徙动态,曲线

从平缓到倾斜和倾斜到平缓的两个拐点之间的日期即为迁徙高峰期。

表 1 七种鸫秋季性别判断

Table 1 Seven thrushes species autumn sex identification

物种 Species	雄鸟特征 Feature of males	雌鸟特征 Feature of females	性别判断 Sexing
白眉鸫 *Turdus obscurus*	前额、冠羽、上颈、头侧、喉部和上胸部灰色，与棕色的下颈和上背形成反差。眼先为对比明显的黑色。下胸部和胁部为不同程度的橙色。	前额、冠羽、上颈、头侧更显橄榄色，逐渐褪色过渡至下颈、上背和下背，没有明显反差。眼先灰色，反差较小。颏和喉浅白色，常有粗重的黑色纵纹或斑块。下胸部和胁部与雄鸟相似，有时也呈赭黄色至浅橙色并杂以白色。	可以判断。中间性状的个体不宜进行性别判断。
灰背鸫 *T. hortulorum*	成鸟：头、上体、尾和翅浅蓝灰色至鼠灰色。喉和上胸浅灰色。 幼鸟：类似成鸟，但残留的稚羽灰色较少。有些个图的底色与雌鸟十分相似。	成鸟：头、上体、尾和翅橄榄灰色至棕灰色。喉和胸部皮黄白色至白色，间杂粗重的黑色斑点。 幼鸟：类似成鸟。	能
乌灰鸫 *T. cardis*	上体纯黑灰，头及上胸黑色，下体余部白色，腹部及两胁具黑色点斑。	上体灰褐，下体白色，上胸具偏灰色的横斑，胸侧及两胁沾赤褐，胸及两侧具黑色点斑。	可以判断
虎斑地鸫 *Zoothera aurea*	两性羽衣相似。		无法进行性别判断
白腹鸫 *T. pallidus*	浅色的喉斑仅限于喙基部附近，与眼先和眼下的深灰色形成对比。眼圈和下喙内测黄色。	浅色的喉斑通常较大，外围包裹着黑色；喉斑中有时有深色纵纹。眼圈和下喙内测暗黄色至灰黄色。	可以判断
斑鸫 *T. eunomus*	成鸟：头部特征反差明显，浅白色的眉纹与浅黑色的冠羽、耳羽和眼先形成强烈对比。喉部浅白色，两侧没有或仅有少量神色纵纹。上背羽毛中央斑浅黑色或深棕灰色。胸部羽毛的黑色中央斑很大，有时形成一条宽大的带斑。 幼鸟：类似成鸟，但喉部常与雌鸟相似。	成鸟：头部特征不如雄鸟明显，深色的冠羽和耳羽与周边反差较小。喉侧常有深色纵纹和斑块，但有些个体纵纹不甚明显。上背橄榄棕色，羽片中央偶尔呈浅黑色。胸部羽毛的深色中央斑通常较小，下胸、腹部和后胁部有时特征不甚明显。 幼鸟：类似成鸟，但喉侧有暗色斑纹。	可以判断
白眉地鸫 *Geokichla sibirica*	深鼠灰色，白色的眉纹粗而显著，尾羽羽端及臀白。	橄榄褐，下体皮黄白及赤褐，眉纹皮黄白色。	可以判断

1.3.2 翅尖指数

为了准确描述鸫鸟的翅形，本文应用了 Kipps 指数，翅膀越尖锐，Kipps 指数越大。计算公式如下[39]：

$$K = k/w \times 100 \quad (1)$$

式中，K 为 Kipps 指数，k 为从翅膀最远的羽毛到初级飞羽最近的羽毛的距离（cm），w 为翅长（cm）

1.3.3 脂肪含量

在雀形目鸟类的测量中，翅长是体型大小的最佳预测因子[1]，因此本文使用鸫鸟的翅长来代表其体型大小。为了消除一些由体型大小不同引起的变化，并准确估计个体的脂肪含量，本文应用了脂肪含量参数 *CI*（condition index）来代表鸟类相对脂肪含量[40]：

$$CI = M/W \quad (2)$$

式中，M 为体重（g），W 为翅长（cm）

1.3.4 差异性比较与显著性分析

采用 Kruskal-Wallis 检验和 Mann-Whitney 检验比较到达时间、翅长、翅形和相对脂肪含量的种内和种间差异。*CI* 代表的是种内的相对脂肪含量，因此对 *CI* 进行物种间的差异性比较。分别将每个物种的翅尖指数和脂肪含量参数 *CI* 与到达日期进行线性拟合，分析两者之间的关系。

本研究使用了世界自然保护联盟（IUCN）红色名录（https://www.iucnredlist.org/en）提供的鸫科鸟类繁殖地和越冬地分布范围数据[41]，以东西边界的平均值作为其平均经度，以南北边界的平均值作为其平均纬度，以繁殖地、越冬地平均经纬度的交点之间的距离估算鸫科鸟类的迁徙距离[3, 26]。

2　结果与分析

2.1　环志数量与迁徙动态

两年共环志鹎科候鸟 643 只,其中 2021 年 256 只,2022 年 387 只,共计 7 个物种,包括白眉鹎(*T. obscurus*)、灰背鹎(*T. hortulorum*)、乌灰鹎(*T. cardis*)、虎斑地鹎(*Zoothera aurea*)、白腹鹎(*T. pallidus*)、白眉地鹎(*Geokichla sibirica*)和斑鹎(*T. eunomus*)(图 1)。其中白眉鹎、灰背鹎和乌灰鹎为优势种,三种数量之和占鹎科候鸟总数的 93.9%。2022 年没有重捕 2021 年环志个体,但重捕了 7 只同年环志个体,重捕率为 1.81%,重捕时间与首次捕获时间间隔了 5 天(平均值)。

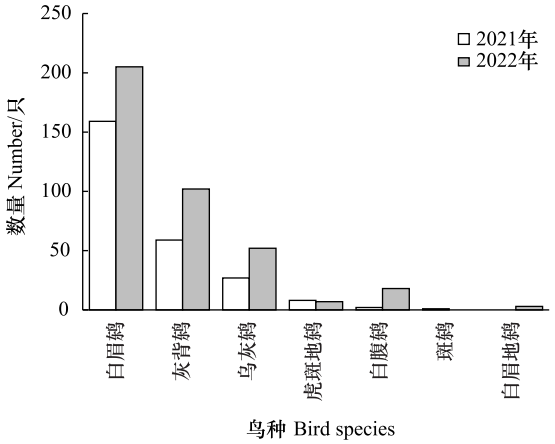

图 1　2021 年和 2022 年明溪秋季环志鹎科候鸟的数量组成

Fig.1　Quantity composition of thrushes in Mingxi autumn banding in 2021 and 2022

2021 年白眉鹎的迁徙高峰期期为 11 月 9 日至 16 日,灰背鹎的迁徙高峰期期为 11 月 9 日至 15 日,乌灰鹎的迁徙高峰期期为 11 月 7 日至 10 日。2022 年白眉鹎的迁徙高峰期期为 11 月 5 日至 15 日,灰背鹎的迁徙高峰期为 10 月 30 日至 11 月 3 日,乌灰鹎的迁徙高峰期为 11 月 7 日至 10 日(图 2)。与 2021 年相比,2022 年白眉鹎的迁徙高峰期提前了 2 天,灰背鹎的迁徙高峰期提前了 9 天,而乌灰鹎的两年的迁徙高峰期相同。2021 年白眉鹎均为双峰型曲线,2022 年则为三峰型曲线。灰背鹎和乌灰鹎两年均为单峰型曲线。三种鹎停歇经停明溪的高峰期持续时间较短,过境时间分布较为集中。

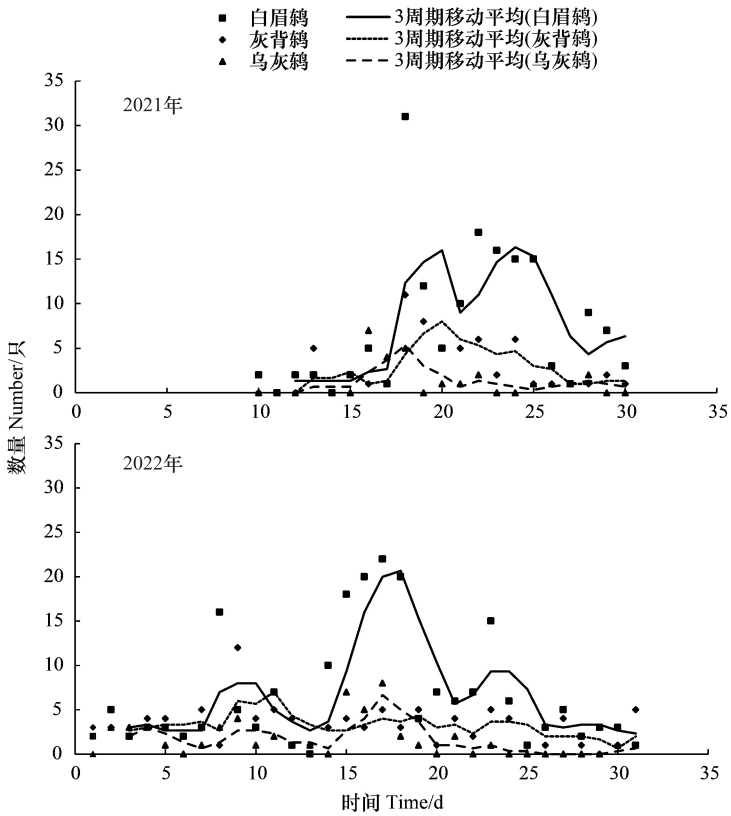

图 2　三种优势鹎的秋季经停明溪的数量变化(以三天移动平均线表示;从 10 月 23 日算起的天数)

Fig.2　Changes in the number of three dominant thrushes in Mingxi County during autumn migration (line-smoothed by three-day moving average; date from October 23)

2.2 种内和种间的迁徙时序

在 2021 年,白眉鸥的不同性别年龄组的中位数日期从 11 月 12 日至 14 日,灰背鸥从 11 月 10 日至 13 日,乌灰鸥从 11 月 8 日至 16 日。在 2022 年,白眉鸥不同性别年龄组的中位数日期从 11 月 6 日至 9 日,灰背鸥从 11 月 3 日至 8 日,乌灰鸥 11 月 1 日至 8 日(图 3)。白眉鸥成鸟的中位日期明显比幼鸟的早 2 天(U 检验,W=12957,P<0.01),灰背鸥成鸟和幼鸟的中位日期无显著差异,乌灰鸥成鸟的中位日期明显比幼鸟的早 3 天(U 检验,W=472,P=0.02)。三种鸥的雄鸟和雌鸟的中位日期均无显著差异。

三种鸥在 2021 年和 2022 年的迁徙时序不同,本文使用了 2022 年的数据,因为 2022 年的环志时间跨度更长,数量更多,更具有统计学意义。白眉鸥的中位日期显著比灰背鸥晚了 3 天(U 检验,W=33237,P=0.01),比乌灰鸥晚了 2 天(U 检验,W=19596,P<0.01)。乌灰鸥和灰背鸥的到达日期没有显著的差异。

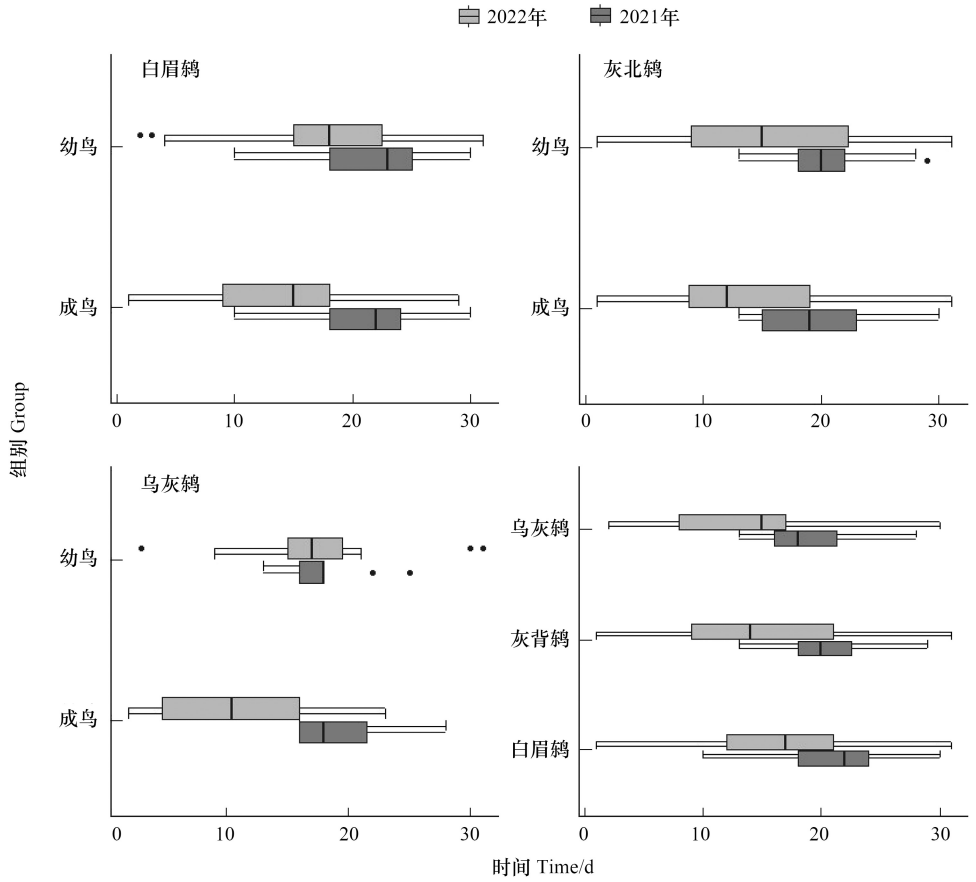

图 3 三种优势鸥经停明溪的迁徙时序的种内和种间差异

Fig.3 Differences in timing of autumn migration of three dominant speices at Mingxi County

2.3 翅长、翅形和 *CI* 指数的种内和种间差异

在三种鸥之中,K-W 检验显示翅长在不同性别年龄组之间存在显著差异(表 2)。进一步 U 检验分析发现,白眉鸥成鸟的翅长显著长于幼鸟(U 检验,W=19311,P<0.01),而灰背鸥和乌灰鸥的翅长没有显著的年龄差异。K-W 检验表明,翅形和 CI 在性别和年龄组之间无显著差异。进一步分析发现白眉鸥成鸟的翅形明显比幼鸟的翅形尖锐(U 检验,W=13633,P<0.01),而灰背鸥和乌灰鸥的翅尖指数没有显著的年龄差异。在三种鸥中,白眉鸥的翅膀最长且最尖锐。三种鸥之间的翅长、翅尖指数和 *CI* 有显著差异,翅长、翅尖指数和总迁徙距离的排序相同。三种鸥的脂肪级没有显著差异(表 3)。

表 2　三种优势鹎的不同性别年龄组的生物特征

Table 2　Biomatric characteristics in relation to sex and age classes

物种 Species	生物特征 Biomatric	幼雄 Male immatures	幼雌 Female immatures	成雄 Male adults	成雌 Female adults	Kruskal-Wallis 检验 Kruskal-Wallis test
白眉鹎	翅长/mm	123.34±3.92	120.46±4.09	124.11±4.34	121.74±2.61	$P<0.01$
Turdus obscurus	翅尖指数	32.84±3.06	33.48±3.33	33.67±3.35	34.16±3.27	$P=0.11$
	相对脂肪含量	0.45±0.04	0.45±0.05	0.45±0.03	0.45±0.04	$P=0.10$
灰背鹎	翅长/mm	117.49±3.38	114.51±3.73	118.50±3.73	115.04±2.98	$P<0.01$
T. hortulorum	翅尖指数	26.71±2.84	26.01±2.39	26.85±2.20	27.05±3.13	$P=0.44$
	相对脂肪含量	0.49±0.04	0.50±0.04	0.48±0.06	0.49±0.04	$P=0.53$
乌灰鹎	翅长/mm	116.37±2.91	115.50±3.39	118.10±2.78	114.73±3.20	$P<0.01$
T. cardis	翅尖指数	29.21±4.30	27.58±3.86	29.30±3.15	29.08±2.96	$P=0.63$
	相对脂肪含量	0.48±0.04	0.48±0.03	0.47±0.03	0.48±0.04	$P=0.36$

表中数据为平均值±标准差

表 3　三种优势鹎的生物特征和迁徙距离

Table 3　Biomatric characteristics and mean migration distances in three dominant species

平均值 Average value	白眉鹎 *Turdus obscurus*	灰背鹎 *T. hortulorum*	乌灰鹎 *T. cardis*	Kruskal-Wallis 检验 Kruskal-Wallis test
翅长 Wing length/mm	122.94±4.29	116.47±3.82	116.53±3.25	$P<0.01$
翅尖指数 Wing pointedness index	33.3±3.52	26.59±2.65	29.09±3.42	$P<0.01$
相对脂肪含量 Condition index	0.45±0.04	0.49±0.05	0.48±0.04	$P<0.01$
脂肪级 Fat score	1.37±0.89	1.25±0.75	1.38±0.90	$P=0.08$
总迁徙距离 Migraiton distance/km	5200	3000	3300	
到明溪的迁徙距离 Migration distance to Mingxi/km	3500	2800	2300	

2.4　与时间相关的翅尖指数和 *CI* 指数的种间差异

白眉鹎成鸟和幼鸟、灰背鹎幼鸟的翅尖指数随到达日期呈显著下降的趋势(白眉鹎成鸟:$R=-0.35$, $P<0.01$;白眉鹎幼鸟:$R=-0.27$, $P<0.01$;灰背鹎幼鸟:$R=-0.32$, $P<0.01$),灰背鹎成鸟和乌灰鹎成鸟和幼鸟的翅尖指数与到达日期没有相关关系(图 4)。

白眉鹎成鸟的 *CI* 与到达日期呈显著的正相关关系($R=0.23$, $P<0.01$),幼鸟则显著程度较低($R=0.13$, $P=0.07$);灰背鹎成鸟和幼鸟的 *CI* 都与到达日期呈显著的正相关关系(成鸟:$R=0.5$, $P<0.01$;幼鸟:$R=0.21$, $P<0.01$),乌灰鹎成鸟与到达日期呈显著的正相关关系($R=0.37$, $P<0.01$),幼鸟则与到达日期没有显著的相关关系(图 5)。

3　讨论

3.1　鹎科候鸟的迁徙时序

Mills 为雄鸟拥有更大的体型和更强壮的身体素质,使它们可以比雌鸟更晚开始秋季迁徙,并在更北方的地方越冬[10]。本文的研究结果表明,白眉鹎、灰背鹎和乌灰鹎在秋季迁徙时间上均无显著的性别差异。尽管这 3 种鹎两性的外观差异较大,但本文环志数据显示,两性之间的翅长、翅形和 *CI* 都没有显著差异。Tibor 对欧乌鹎和欧歌鹎的环志结果同样证明了这种模式[32—33],即相似的体型和身体状况可能使两性采取了相似的迁徙时间策略。

Jonas 分析了俄罗斯远东地区一个中途停歇地的 36 种迁徙的鸣禽的秋季迁徙物候,发现在迁徙开始前完成完全换羽的成鸟比只进行部分换羽的幼鸟更晚通过研究地点,但随着迁徙距离的增加,这种模式发生了逆转[3]。也就是说,即使同一物种,在不同中途停歇地观察到的年龄结构组成存在差异,这与鸟类从繁殖地迁

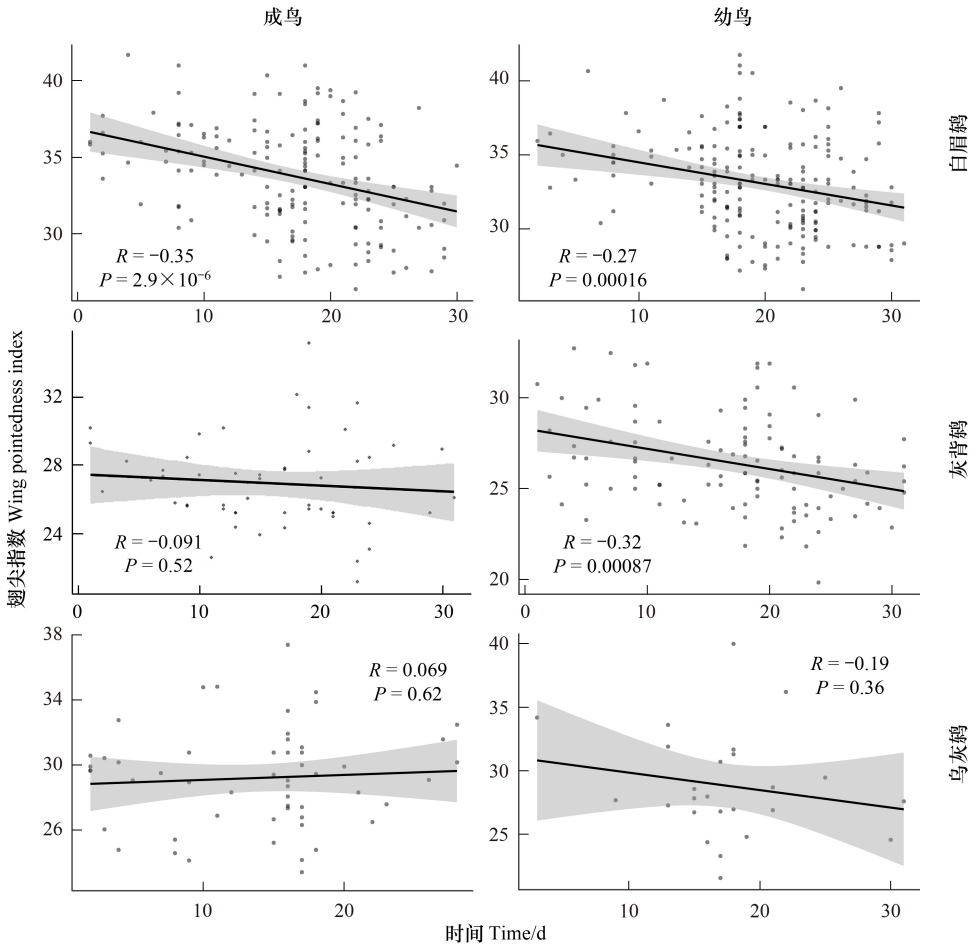

图 4 翅尖指数随到达日期的变化

Fig.4 Wing pointedness index plotted against the arrival date of three dominant species in autumn

黑线为拟合曲线;阴影区域表示 95%的置信区间

徙到中途停歇地的距离有关。已知的鸻科候鸟的繁殖后换羽模式均为成鸟进行完全婚后换羽,而幼鸟进行部分稚后换羽[16—17]。而在本文研究结果中,白眉鸥和乌灰鸥的成鸟比幼鸟更早到达,而白眉鸥平均到研究地点的迁移距离为 3500km,乌灰鸥为 2300km,灰背鸥的成鸟和幼鸟的到达时间相似,灰背鸥平均到研究地点的迁移距离为 2800km。白眉鸥和灰背鸥的结果支持了 Wobker 的研究,即经过长距离迁徙,白眉鸥成鸟已经超过幼鸟,而迁徙距离较短的灰背鸥,成鸟才刚刚追上幼鸟。乌灰鸥需要积累足够的能量飞越海域,而幼鸟积累能量的速度比成鸟慢,这可能导致迁徙距离较短的乌灰鸥成鸟比幼鸟更早到达。

许多研究发现,迁徙距离会影响迁徙物候:离繁殖地较近越冬的物种通常比离繁殖地较远越冬的物种在春季迁徙较早到达,在秋季迁徙较晚到达[42—43]。本研究结果显示,迁徙距离较长的白眉鸥比灰背鸥和乌灰鸥拥有更长和更尖的翅膀,但是比其他两个物种更晚到达,白眉鸥的总迁徙距离为 5200km。乌灰鸥和灰背鸥的到达时间相近,它们的迁徙距离也相近,分别为 3000km 和 3300km。从三种鸥的迁徙动态(图 3)可以看出,2021 年白眉鸥为双峰型曲线,2022 年则为三峰型曲线。灰背鸥和乌灰鸥两年均为单峰型曲线。根据 IUCN 提供的分布范围,白眉鸥的繁殖地和越冬地的纬度跨度均比灰背鸥和乌灰鸥的大。因此,白眉鸥可能有多个不同迁徙物候的种群,而且这些种群可能呈南北颠倒的繁殖地和越冬地分布,不同迁徙距离的白眉鸥种群影响了整体的中位数日期,这导致在本研究结果中,白眉鸥更早到达。但是,这种情况无法解释白眉鸥的平均翅长和平均翅尖指数都比灰背鸥和乌灰鸥大的现象。另一种可能是,由于本次环志的开始时间较晚,可能错过

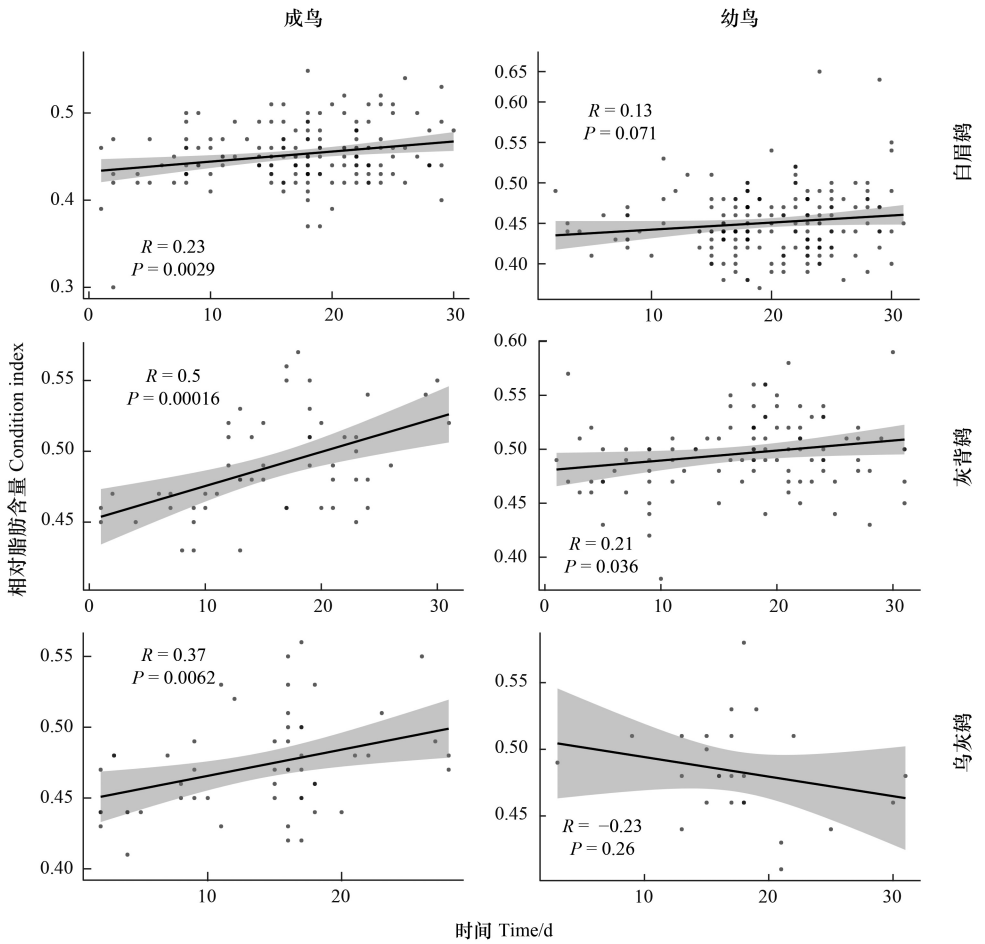

图 5　*CI* 随到达日期的变化

Fig.5　Condition index plotted against arrival date of three dominant species in autumn

黑线为拟合曲线;阴影区域表示 95%的置信区间

了白眉鹱一部分较早迁徙经停的个体,从而导致研究结果中的中位数日期比实际的要晚。

3.2　翅形和 *CI* 的种内和种间差异

鸟类翅膀的形态是由各种选择压力形成的一系列复杂权衡的结果。在候鸟中,自然选择有利于进化出更长、更尖的翅膀[19, 23, 44]。本研究结果显示,白眉鹱成鸟的翅膀比幼鸟的翅膀更长且更尖,而灰背鹱和乌灰鹱的翅膀没有显著的年龄差异。这些翅膀形态的年龄差异可能解释了三种鹱在秋季迁徙物候的年龄差异。白眉鹱飞行速度更快的成鸟在长距离迁徙中逐渐超过了幼鸟,而灰背鹱的迁徙速度在没有年龄差异,所以他们到达的时间差不多。另一方面,迁徙距离越远的物种翅膀越长、越尖,这支持了已有证据证明的模式:迁徙距离越远的物种翅膀会进化得越长[24—25]。长而尖的翅膀有助于鸟类在秋季迁徙时减少能量消耗,提高越冬存活率。

研究结果显示,翅尖指数随到达时间的增加呈显著下降的趋势,这与 Bowlin 的研究一致,根据空气动力学原理,更尖的翅膀减少了飞行过程的能量消耗,从而缩短了迁徙持续时间[27]。翅尖指数在早期和后期的变化可能符合越级迁徙模式,即北方种群比南方种群迁移距离更大,越冬更南[45],以及 II 型迁徙模式,即北方繁殖种群先于南方繁殖种群开始迁徙[46]。然而,需要更多的研究来确定在不同时间到达的鸟类的繁殖和越冬地点。

在秋季,鸟类通常为了生存而优化它们的迁徙。因此,中途停歇地的食物丰富程度和食物可获得的难易程度是决定鸟类选择不同中途停留策略的关键因素[47]。Jahn 等在南美洲的查科的秋季和春季对淡腹鹱（*T.*

amaurochalinus）进行了环志，发现淡腹鹀在不同季节表现出相似的脂肪级分布。在秋季，脂肪水平较低的鹀比较胖的鸟更早到达研究地点[48]。本研究结果显示，*CI* 指数与到达日期有显著的正相关关系，这个结果与 Jahn 等的研究一致。在迁徙期间，许多鹀科候鸟主要以浆果为食[49—50]。随着季节变化，明溪浆果的成熟度也越来越高，可获得食物的增多可能使迁徙途径的鹀科候鸟增加了停留的时间来补充能量。在本研究中，2022 年的重捕率为 1.81%，表明明溪可能是一部分鹀类迁徙种群的中途停歇地。白眉鹀、灰背鹀和乌灰鹀的迁徙高峰期均少于 10 天，平均脂肪级均小于 2（图 2、表 3）。鹀类到达明溪前经过的地理环境为东部沿海丘陵地带，食物资源与明溪相似，没有较大的生态屏障。因此，这三种鹀在福建省境内可能采取了能量最小对策，携带较少的脂肪，在食物资源较丰富的地点频繁地停留补充能量，并在较短时间内集中通过明溪停歇地。

3.3 保护建议

明溪县是鹀科候鸟重要的中途停歇地，应做好栖息地保护工作，维护森林良好完整的生态功能，为鹀科候鸟提供高质量的栖息环境。重点保护秋季的浆果资源，为迁徙经停明溪的鹀类以及其他候鸟提供充足的食物资源。在鹀科候鸟的迁徙高峰期间，应尽可能减少人为干扰，以免影响鹀类的中途停歇活动。

参考文献（References）：

[1] Stępniewska K, Ożarowska A, Busse P, Bobrek R, Zehtindjiev P, Ilieva M, Meissner W. Autumn migration strategy of juvenile great reed warblers*Acrocephalus arundinaceus*on the eastern European flyway: a spatiotemporal pattern of accumulation and utilisation of energy stores. The European Zoological Journal, 2020, 87(1): 537-551.

[2] Alerstam T. Optimal bird migration revisited. Journal of Ornithology, 2011, 152(1): 5-23.

[3] Wobker J, Heim W, Schmaljohann H. Sex, age, molt strategy, and migration distance explain the phenology of songbirds at a stopover along the East Asian flyway. Behavioral Ecology and Sociobiology, 2021, 75: 25.

[4] Payevsky V A. Differential migration of birds: diversity and inconsistency. Biology Bulletin, 2020, 47(7): 724-734.

[5] Jakubas D, Wojczulanis-Jakubas K. Sex- and age-related differences in the timing and body condition of migrating Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus* and Sedge Warblers *Acrocephalus schoenobaenus*. Die Naturwissenschaften, 2010, 97(5): 505-511.

[6] Terril S B, Able K P. Bird Migration Terminology. The Auk, 1988, 105(1): 205-216.

[7] Kokko H, Gunnarsson T G, Morrell L J, Gill J A. Why do female migratory birds arrive later than males? The Journal of Animal Ecology, 2006, 75(6): 1293-1303.

[8] Forstmeier W. Benefits of early arrival at breeding grounds vary between males. Journal of Animal Ecology, 2002, 71(1): 1-9.

[9] Dierschke V, Mendel B, Schmaljohann H. Differential timing of spring migration in northern wheatears *Oenanthe oenanthe*: hurried males or weak females? Behavioral Ecology and Sociobiology, 2005, 57(5): 470-480.

[10] Mills A M. Protogyny in autumn migration: do male birds" Play chicken"? The Auk, 2005, 122(1): 71-81.

[11] Wojczulanis-Jakubas K, Jakubas D, Foucher J, Dziarska-Pałac J, Dugué H. Differential autumn migration of the aquatic warbler *Acrocephalus paludicola*. Die Naturwissenschaften, 2013, 100(11): 1095-1098.

[12] Briedis M, Bauer S, Adamík P, Alves J A, Costa J S, Emmenegger T, Gustafsson L, Koleček J, Liechti F, Meier C M, Procházka P, Hahn S. A full annual perspective on sex-biased migration timing in long-distance migratory birds. Proceedings Biological Sciences, 2019, 286(1897): 20182821.

[13] Zhang H, Vedder O, Becker P H, Bouwhuis S. Age-dependent trait variation: the relative contribution of within-individual change, selective appearance and disappearance in a long-lived seabird. The Journal of Animal Ecology, 2015, 84(3): 797-807.

[14] Mitchell G W, Woodworth B K, Taylor P D, Norris D R. Automated telemetry reveals age specific differences in flight duration and speed are driven by wind conditions in a migratory songbird. Movement Ecology, 2015, 3(1): 19.

[15] Carlisle J D, Kaltenecker G S, Swanson D L. Molt strategies and age differences in migration timing among autumn landbird migrants in southwestern Idaho. The Auk, 2005, 122(4): 1070-1085.

[16] Norevik G, Hellstrom M, Liu D, Petersson B. Ageing & Sexing of Migratory East Asian Passerines. AVIUM Forlag, 2020.

[17] Clement P, Hathway R, Byers C, Wilczur J. Thrushes. Christoffer Helm, 2001.

[18] MacPherson M P, Jahn A E, Mason N A. Morphology of migration: associations between wing shape, bill morphology and migration in kingbirds (*Tyrannus*). Biological Journal of the Linnean Society, 2022, 135(1): 71-83.

[19] Ożarowska A, Zaniewicz G, Meissner W. Sex and age-specific differences in wing pointedness and wing length in blackcaps *Sylvia atricapilla* migrating through the southern Baltic coast. Current Zoology, 2021, 67(3): 271-277.

[20] Swaddle J P, Lockwood R. Wingtip shape and flight performance in the European Starling *Sturnus vulgaris*. Ibis, 2003, 145(3): 457-464.

[21] Burns J, Ydenberg R. The effects of wing loading and gender on the escape flights of least sandpipers (*Calidris minutilla*) and western sandpipers (*Calidris mauri*). Behavioral Ecology and Sociobiology, 2002, 52(2): 128-136.

[22] Buler J J, Lyon R J, Smolinsky J A, Zenzal T J Jr, Moore F R. Body mass and wing shape explain variability in broad-scale bird species distributions of migratory passerines along an ecological barrier during stopover. Oecologia, 2017, 185(2): 205-212.
[23] Carvalho Provinciato I C, Araújo M S, Jahn A E. Drivers of wing shape in a widespread Neotropical bird: a dual role of sex-specific and migration-related functions. Evolutionary Ecology, 2018, 32(4): 379-393.
[24] Outlaw D C, Nijman V. Morphological evolution of some migratory *Ficedula* flycatchers. Contributions to Zoology, 2011, 80(4): 279-284.
[25] Baldwin M W, Winkler H, Organ C L, Helm B. Wing pointedness associated with migratory distance in common-garden and comparative studies of stonechats (*Saxicola torquata*). Journal of Evolutionary Biology, 2010, 23(5): 1050-1063.
[26] Yong W, Moore F R. Flight morphology, energetic condition, and the stopover biology of migrating thrushes. The Auk, 1994, 111(3): 683-692.
[27] Bowlin M S. Sex, wingtip shape, and wing-loading predict arrival date at a stopover site in the Swainson's thrush (*Catharus ustulatus*). The Auk, 2007, 124(4): 1388-1396.
[28] 马志军, 王勇, 陈家宽. 迁徙鸟类中途停歇期的生理生态学研究. 生态学报, 2005, 25(11): 275-283.
[29] Hedenstrom A, Alerstam T. Optimum fuel loads in migratory birds: distinguishing between time and energy minimization. Journal of Theoretical Biology, 1997, 189(3): 227-234.
[30] Salewski V, Bruderer B. The evolution of bird migration—a synthesis. Die Naturwissenschaften, 2007, 94(4): 268-279.
[31] Boal C W, Estabrook T S. Occurrence and condition of migrating Swainson's thrushes in the British virgin islands. The Wilson Journal of Ornithology, 2007, 119(4): 716-720.
[32] Csörgö T, Fehérváry P, Karcza Z, Harnos A. Exploratory analyses of migration timing and morphometrics of the Common Blackbird (*Turdus merula*). Ornis Hungarica, 2017, 25(1): 147-176.
[33] Csörgö T, Fehérváry P, Karcza Z, Harnos A. Exploratory analyses of migration timing and morphometrics of the Song Thrush (*Turdus philomelos*). Ornis Hungarica, 2017, 25(1): 120-146.
[34] Yong D L, Heim W, Chowdhury S U, Choi C Y, Ktitorov P, Kulikova O, Kondratyev A, Round P D, Allen D, Trainor C R, Gibson L, Szabo J K. The state of migratory landbirds in the East Asian flyway: distributions, threats, and conservation needs. Frontiers in Ecology and Evolution, 2021, 9: 613172.
[35] 张光长. 君子峰自然保护区森林资源的保护与经营探析. 安徽农学通报, 2010, 16(13): 165-167.
[36] 林清贤. 君子峰鸟类. 厦门: 厦门大学出版社, 2020.
[37] 国家林业局. 环志技术规程(试行), 2002, 29-32.
[38] Erciyas K, Gürsoy A, Özsemir A, Barış Y. Body mass and fat score changes in recaptured birds during the autumn migration at the Cernek ringing station in Turkey. RING, 2010, 32(1/2): 3-15.
[39] Busse P. Bird Station Manual. 2000.
[40] Winker K. Autumn stopover on the isthmus of tehuantepec by woodland Nearctic-neotropic migrants. The Auk, 1995, 112(3): 690-700.
[41] IUCN. The IUCN red list of threatened species, 2023.
[42] Schmaljohann H. The start of migration correlates with arrival timing, and the total speed of migration increases with migration distance in migratory songbirds: a cross-continental analysis. Movement Ecology, 2019, 7: 25.
[43] Jenni L, Kéry M. Timing of autumn bird migration under climate change: advances in long-distance migrants, delays in short-distance migrants. Proceedings Biological Sciences, 2003, 270(1523): 1467-1471.
[44] Minias P, Meissner W, Włodarczyk R, Ożarowska A, Piasecka A, Kaczmarek K, Janiszewski T. Wing shape and migration in shorebirds: a comparative study. Ibis, 2015, 157(3): 528-535.
[45] Zenzal T J Jr, Contina A J, Kelly J F, Moore F R. Temporal migration patterns between natal locations of ruby-throated hummingbirds (*Archilochus colubris*) and their Gulf Coast stopover site. Movement Ecology, 2018, 6: 2.
[46] Smith R B, Meehan T D, Wolf B O. Assessing migration patterns of sharp-shinned Hawks *Accipiter striatus* using stable-isotope and band encounter analysis. Journal of Avian Biology, 2003, 34(4): 387-392.
[47] Schaub M, Jenni L. Stopover durations of three warbler species along their autumn migration route. Oecologia, 2001, 128(2): 217-227.
[48] Jahn A E, Davis S E, Zankys A M S. Patterns of austral bird migration in the Bolivian *Chaco*. Journal of Field Ornithology, 2002, 73(3): 258-267.
[49] Gómez C, Larsen T, Popp B, Hobson K A, Cadena C D. Assessing seasonal changes in animal diets with stable-isotope analysis of amino acids: a migratory boreal songbird switches diet over its annual cycle. Oecologia, 2018, 187(1): 1-13.
[50] Kováts D. Autumn Migration Of The Thrush Nightingale (Luscinia Luscinia) In Northern Hungary. Ring, 2012, 34(1): 23-36.