



•研究报告•

# 东方白鹳幼鸟渤海湾越冬群体的迁徙策略

嘎日迪<sup>1,2</sup>, 樊淑娟<sup>4</sup>, 曹垒<sup>1,2</sup>, 张贝西<sup>3</sup>, 王昱熙<sup>4</sup>, 朱宝光<sup>5</sup>, 董树斌<sup>5</sup>, Anton Sasin<sup>6</sup>, 赵格日乐图<sup>1\*</sup>

1. 内蒙古师范大学生命科学与技术学院, 呼和浩特 010020, 中国; 2. 中国科学院生态环境研究中心城市与区域生态国家重点实验室, 北京 100085, 中国; 3. 中国科学院大学, 北京 100049, 中国; 4. 中国科学技术大学, 合肥 230026, 中国; 5. 黑龙江洪河国家级自然保护区管理局, 黑龙江佳木斯 156332, 中国; 6. Far Eastern State Agrarian University, Blagoveshchensk 675000, Russia

**摘要:** 东方白鹳(*Ciconia boyciana*)主要在俄罗斯远东和中国东北繁殖, 在中国主要有两个越冬群体(长江越冬群体, 迁徙距离约2,600 km; 渤海湾越冬群体, 迁徙距离约1,500 km)。本文基于2016–2018年的卫星追踪数据( $N = 14$ ), 分析了渤海湾越冬群体幼鸟春季和秋季的迁徙策略和利用风的方式, 总结了850 mb压力下风速和风向对日迁徙飞行速度的影响。该群体春秋两季迁徙距离相似, 但春季的顺风条件( $2.2 \pm 6.3$  m/s)显著优于秋季的逆风条件( $-2.4 \pm 4.1$  m/s,  $P < 0.05$ ), 这使得春季迁徙飞行速度( $280.4 \pm 62.0$  km/d)显著快于秋季( $185.5 \pm 72.0$  km/d,  $P < 0.05$ ), 春季迁徙飞行时间( $5.9 \pm 2.5$  d)显著短于秋季( $10.3 \pm 6.5$  d,  $P < 0.05$ ); 同时, 春季停歇时间( $5.4 \pm 9.7$  d)短于秋季( $17.8 \pm 18.2$  d,  $P = 0.05$ )。基于以上原因, 东方白鹳春季迁徙持续时间( $11.2 \pm 8.7$  d)显著短于秋季( $28.0 \pm 21.2$  d,  $P < 0.05$ )。渤海湾越冬群体幼鸟迁徙时, 春季利用顺风更快到达度夏地, 秋季逆风迁徙, 迁徙飞行速度慢, 迁徙飞行时间和停歇时间长。因此, 东方白鹳迁徙时虽然主要利用上升气流翱翔, 但顺风也是其成功迁徙的有利因素。

**关键词:** 东方白鹳; 卫星追踪; 迁徙策略; 顺风; 迁徙持续时间; 迁徙飞行速度

嘎日迪, 樊淑娟, 曹垒, 张贝西, 王昱熙, 朱宝光, 董树斌, Anton Sasin, 赵格日乐图 (2022) 东方白鹳幼鸟渤海湾越冬群体的迁徙策略. 生物多样性, 30, 21232. doi: 10.17520/biods.2021232.

Garidi, Fan SJ, Cao L, Zhang BX, Wang YX, Zhu BG, Dong SB, Sasin A, Zhao GRLT (2022) Migration strategy of the Bohai Bay wintering population of juvenile Oriental Storks (*Ciconia boyciana*). Biodiversity Science, 30, 21232. doi: 10.17520/biods.2021232.

## Migration strategy of the Bohai Bay wintering population of juvenile Oriental Storks (*Ciconia boyciana*)

Garidi<sup>1,2</sup>, Shujuan Fan<sup>4</sup>, Lei Cao<sup>1,2</sup>, Beixi Zhang<sup>3</sup>, Yuxi Wang<sup>4</sup>, Baoguang Zhu<sup>5</sup>, Shubin Dong<sup>5</sup>, Anton Sasin<sup>6</sup>, Gerelt Zhao<sup>1\*</sup>

1 College of Life Science and Technology, Inner Mongolia Normal University, Hohhot 010020, China

2 State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

4 University of Science and Technology of China, Hefei 230026, China

5 Heilongjiang Honghe National Nature Reserve Administration, Jiamusi, Heilongjiang 156332, China

6 Far Eastern State Agrarian University, Blagoveshchensk 675000, Russia

### ABSTRACT

**Aims:** The Oriental Stork (*Ciconia boyciana*) primarily breeds in the Far East of Russia and Northeast China. There are two main migratory populations wintering in China, the Yangtze River wintering population, with a migration distance of about 2,600 km, and the Bohai Bay wintering population, with a migration distance of about 1,500 km. This study was conducted to obtain the characteristics of migration strategies and wind utilization of wintering populations in Bohai Bay during spring and autumn migration.

收稿日期: 2021-06-07; 接受日期: 2022-03-06

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFC0500406)、中国科学院生物多样性监测和研究专项网(Sino BON)和中国科学院科研仪器设备研制项目(YJKYYQ20180050)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: nmgrlt@imnu.edu.cn

**Methods:** Based on the satellite tracking data of 14 juveniles from 2016 to 2018, we compared differences in their autumn and spring migration patterns and studied the effects of wind speed and direction at 850 mb on migration speed of the Bohai Bay wintering population.

**Results:** The migration distances in spring and autumn were similar, and the tailwind conditions in spring ( $2.2 \pm 6.3$  m/s) were significantly better than that in autumn ( $-2.4 \pm 4.1$  m/s,  $P < 0.05$ ), leading to the daily flying speed in spring ( $280.4 \pm 62.0$  km/d) being significantly faster than that in autumn ( $185.5 \pm 72.0$  km/d,  $P < 0.05$ ), and the flight duration of the spring migration ( $5.9 \pm 2.9$  d) was significantly shorter than that of the autumn migration ( $10.3 \pm 6.5$  d). Furthermore, the stopover time in spring ( $5.4 \pm 9.7$  d) was significantly shorter than that in autumn ( $17.8 \pm 18.2$  d,  $P = 0.05$ ). Based on the above two points, the migration duration in spring ( $11.2 \pm 8.7$  d) was significantly shorter than that in autumn ( $28.0 \pm 21.2$  d,  $P < 0.05$ ).

**Conclusion:** When migrating from/to Bohai Bay, the 14 juveniles used tailwinds to reach summering grounds faster in spring, and when they migrated headwinds in autumn, they flew slower and had longer flight and rest times. In conclusion, the Oriental Stork is a migratory soaring bird that primarily relies on thermal flow, while the tailwind also contributes to the migration success.

**Key words:** *Ciconia boyciana*; GPS/GSM tracking; migration strategy; tailwind; migration duration; daily flying speed

幼鸟与成鸟在季节性长途迁徙的时间和行为方面可能存在明显的差异(Péron & Grémillet, 2013)。研究表明, 幼鸟几乎总是比成鸟更晚到达度夏/繁殖地(Hockey et al, 1998; Stewart et al, 2002)。造成这一差异的原因目前有两种假设: 一种假设认为由于身体状况的差异, 幼鸟比成鸟更晚离开越冬地, 并且在中途停歇地停留的时间更长、更频繁。如, Ueta和Higuchi (2002)的研究发现, 由于能量摄取效率的差异, 虎头海雕(*Haliaeetus pelagicus*)、黑脸琵鹭(*Platalea minor*)和白枕鹤(*Antigone vipio*)的幼鸟与成鸟相比, 需要在中途停歇地进行更长时间的觅食, 以此来增加脂肪的储存。更多的研究也证实了这一假设, 认为由于翅膀形态的差异, 幼鸟在中途停歇地的觅食效率和飞行效率均低于成鸟, 所以它们中途停歇的时间更长、停歇更频繁(Bowlin, 2007; Paxton et al, 2008; Mellone et al, 2013)。另一种假设认为成鸟繁殖压力大, 所以它们更早到达繁殖地以增加筑巢和繁殖的成功率。研究表明, 提前到达繁殖地的成鸟更能定居在高质量的领地, 更早地孵出幼鸟, 且幼鸟体重更重、数量更多(Smith & Moore, 2005)。鉴于幼鸟和成鸟迁徙行为的差异, 有必要针对幼鸟的迁徙策略开展研究。

东方白鹳(*Ciconia boyciana*)是国家I级重点保护野生动物(<http://www.forestry.gov.cn/main/151/20210225/112119430483186.html>), 被IUCN列为濒危物种(BirdLife, 2018)。其度夏/繁殖地主要位于俄罗斯远东、中国东北松嫩平原和三江平原; 主要越冬地位于我国长江中下游湿地和渤海湾, 少数越冬

地位于我国香港和台湾以及韩国(BirdLife International and Handbook of the Birds of the World, 2019)。此外, 分布在日本的是不迁徙的人工繁殖种群, 本文不做研究。2020年该物种数量约为6,300只, 其中主要在中国分布的2个越冬群体数量共6,000只(长江越冬群体5,700只, 迁徙距离约2,600 km; 渤海湾越冬群体300只, 迁徙距离约1,500 km), 韩国的越冬群体数量约为300只<sup>①</sup>。该物种长江越冬群体幼鸟的迁徙策略已有研究(Fan et al, 2020), 但渤海湾越冬群体幼鸟的迁徙策略还缺乏研究。

气候条件会影响鸟类的迁徙持续时间和迁徙行为(Shamoun-Baranes et al, 2017; Becciu et al, 2019), 其中风向和风速对大型翱翔鸟类的迁徙影响较大(Liechti, 2006; Mellone et al, 2012; Rotics et al, 2016; Vidal-Mateo et al, 2016), 如欧洲白鹳(*Ciconia ciconia*), 其春/秋迁徙均依赖顺风条件(Shamoun-Baranes et al, 2003)。顺风条件对同种鸟类的不同迁徙路线影响不同(Alerstam, 1979; Nilsson et al, 2014), Fan等(2020)发现顺风对东方白鹳长江越冬群体幼鸟的春/秋迁徙飞行速度有影响, 但对渤海湾越冬群体幼鸟尚未有报道。

本研究基于卫星追踪数据和美国环境预测中心(National Center for Environmental Prediction, NCEP)的气象数据, 以东方白鹳渤海湾越冬群体幼鸟为研究对象, 探究其春/秋迁徙策略之间的差异, 并研究风向和风速与迁徙策略之间的关系。此外,

<sup>①</sup> 嘎日迪 (2021) 东方白鹳(*Ciconia boyciana*)分布范围和种群数量及渤海湾群体栖息地选择研究. 硕士学位论文, 内蒙古师范大学, 呼和浩特.

本研究选择均在黑龙江流域出生的幼鸟, 对长江越冬和渤海湾越冬两个群体之间迁徙策略和利用风的方式方面的差异进行了比较分析。

## 1 材料与方法

### 1.1 卫星追踪

2016–2018年间, 课题组在中国黑龙江省洪河国家级自然保护区(133°40' E, 47°47' N)和俄罗斯阿穆尔河流域(131°42' E, 47°52' N)共追踪了102只东方白鹳幼鸟。本文选择14只在渤海湾越冬的幼鸟进行卫星追踪研究, 在鸟体背部安装防水型太阳能供电的背包式GPS/GSM发射器, 详见附录1, 设备重量均小于个体重量的3%, 不会干扰追踪鸟类的正常活动(Millspaugh & Marzluff, 2001)。设备每10–180 min记录1次GPS位点(在野外测试中, 水平精度为 $9.6 \pm 5.6$  m), 每8–24 h通过手机基站传输1次数据。追踪期间共获得渤海湾越冬群体22条完整的迁徙路线(秋季迁徙 $N = 13$ , 春季迁徙 $N = 9$ )。由于os 002个体秋季迁徙数据缺失, os 003、os 004、os 005、os 008、os 013等5只个体春季迁徙数据不完整而本研究未采用。

### 1.2 定位数据处理及行为划分

对获得的位点数据集进行筛选, 去除无效和定位精度过低的数据。参照Wang等(2018)的方法, 将水鸟迁徙过程划分为“飞行”和“非飞行”两种状态。根据“首次通过时间”划分飞行状态和停歇数据集, 对停歇数据集进行二次验证, 将其中满足下列条件的位点重新划分为“飞行”状态: (1)净位移距离(GPS位置与初始位置之间的最短距离)大于150 km, 且净位移速度(净位移距离/位移时间)大于150 km/d; (2)净位移距离大于300 km, 且净位移速度大于75 km/d; 不符合判定条件的被归类为“非飞行”状态。将两种状态用不同的颜色标记, 使用谷歌地球使迁徙路径可视化, 以确认每个位点的到达和离开时间。如果“非飞行”状态持续时间大于48 h, 则该范围被视为1个停歇地。按照这样的划分标准, 将每只追踪个体的春季迁徙或秋季迁徙过程划分为飞行和停歇状态不断变化的连续过程, 并获得每种状态对应的时间段。

### 1.3 迁徙参数定义

本文采用了9个迁徙参数来量化迁徙策略: 迁

徙开始时间、迁徙结束时间、迁徙距离(km)、迁徙持续时间(d)、迁徙速度(km/d)、停歇位点数、停歇持续时间(d)、迁徙飞行时间(d)和迁徙飞行速度(km/d)<sup>①</sup>。

迁徙开始时间是离开度夏/繁殖地或越冬地的时间, 即判断为迁徙开始位点所对应的时间; 迁徙结束时间为到达度夏/繁殖地或越冬地的时间, 即判断为迁徙结束位点所对应的时间; 迁徙距离为候鸟春/秋迁徙过程中累积的飞行距离(不包括在中途停歇地活动的距离); 迁徙持续时间指候鸟在春/秋迁徙过程中, 从离开度夏/繁殖地或越冬地到抵达越冬地或度夏/繁殖地所花费的时间, 包括中途停歇的时间; 迁徙速度为迁徙距离除以迁徙持续时间, 表示该个体迁徙过程的平均速度; 停歇位点数是指在候鸟迁徙过程中, 被判断为中途停歇地的个数; 停歇持续时间为追踪个体在中途停歇地停留的时长; 迁徙飞行速度是迁徙距离除以迁徙飞行时间, 而迁徙飞行时间是迁徙持续时间减去停歇持续时间, 表示追踪个体处于飞行状态下的速度。

### 1.4 气象学数据及计算

为计算东方白鹳迁徙途中顺风 and 逆风的状态, 本文采用Shamoun-Baranes等(2003)的研究方法, 使用R 3.6包“RNCEP”(Kemp et al, 2012), 从NCEP提取数据, 获取了850 mb压力水平下的风向和风速数据, 该R包可以对气象数据集进行检索并对其进行组织和可视化。该数据基于实时观测数据, 利用高时空分辨率进行建模, 并根据观测数据或模型的相对影响程度, 将数据分为4个质量等级(Kalnay et al, 1996), 本研究使用的850 mb的风分量U和V(分别为沿纬度和经度方向的瞬时风速)是4个质量等级中最可靠的A类变量。我们将该风分量数据插值到东方白鹳运动的时空数据中, 用于分析风向和风速与东方白鹳幼鸟迁徙策略的关系。

东方白鹳昼夜迁徙飞行瞬时速度的研究表明, 东方白鹳主要在白天飞行, 夜晚休息, 并且迁徙飞行速度在14:00 (UTC + 8)达到峰值<sup>②</sup>。因此, 本研究仅使用东方白鹳在9:00–18:00 (UTC + 8)之间且迁徙飞行速度超过14 km/h的数据(Bengtsson et al,

① 李祥煌 (2019) 灰雁(*Anser anser*)迁徙策略的卫星追踪研究. 硕士学位论文, 中国科学院生态环境研究中心, 北京。

② 樊淑娟 (2020) 基于卫星追踪研究东方白鹳(*Ciconia boyciana*)的迁徙生态学. 硕士学位论文, 中国科学技术大学, 合肥。



2014)。为了减少短时停歇和数据缺失导致的差异,本研究对日迁徙飞行速度进行了估算。日迁徙飞行速度(km/h)是每天从9:00至18:00 (UTC + 8)所有迁徙飞行速度的平均值。飞行方向定义为每个飞行阶段的起点和终点之间的矢量方向。将日迁徙飞行速度与850 mb压力处风的U和V变量进行关联分析(Shamoun-Baranes et al, 2003)。

利用在时空上最接近每个GPS点的U和V风分量来计算顺/逆风分量(和鸟类飞行方向相同/相反)(Shamoun-Baranes et al, 2003)。850 mb风的数据与海拔1,500 m处的风向和风速有关,同时与较低海拔处的风速也存在可预测的幂律关系(Şen et al, 2012),通常从离地面1,000 m开始,海拔每增加100 m,风速增加0.1 m/s (Parent & Ilinca, 2011)。因此,利用850 mb风数据建模可以很好地研究东方白鹳在地面以上350–960 m处飞行时利用的风速和风向,其中东方白鹳在春季和秋季迁徙中顺风的相对收益为正值,逆风为负值。

1.5 统计分析

本研究使用配对*t*检验或Wilcoxon符号秩检验,检验每个迁徙参数(迁徙开始和结束时间除外)在春/秋迁徙之间的差异。当迁徙参数满足正态分布和方差齐性时,使用配对*t*检验进行分析;当迁徙参数不满足正态分布或方差齐性时,使用Wilcoxon符号秩

检验进行分析。同时,使用Wilcoxon符号秩检验分析春/秋迁徙之间和顺/逆风条件下日迁徙飞行速度的差异。用广义加性模型(generalized additive model, GAM)检验日迁徙飞行速度与风的关系。所有建模和统计均在R 3.6中完成(R Development Core Team, 2017)。

2 结果

2.1 迁徙路线与停歇地

渤海湾越冬个体( $N = 13$ )秋季从俄罗斯远东和中国东北的度夏地开始迁徙,迁徙途中主要在黑龙江省松花江流域、辽宁省盘锦市湿地、河北省唐山市曹妃甸区和天津市北大港水库进行停歇,最后到达渤海湾越冬。翌年春季,个体( $N = 9$ )从渤海湾开始迁徙,停歇于松花江流域,最后返回度夏地(图1)。

2.2 春秋季迁徙参数

渤海湾越冬群体幼鸟通常在10月下旬离开度夏地,11月下旬到达越冬地。春季迁徙通常开始于4月下旬,结束于5月上旬(其中特殊个体os 011于7月16日离开越冬地,7月22日到达度夏地)。通过比较春季和秋季迁徙策略(表1, 图2; 追踪个体迁徙参数表见附录2),发现尽管迁徙距离(图2a)在两个季节间没有显著差异,但春季迁徙飞行速度明显快于秋季( $P < 0.05$ ; 图2e),从而春季迁徙飞行时间更短( $P <$

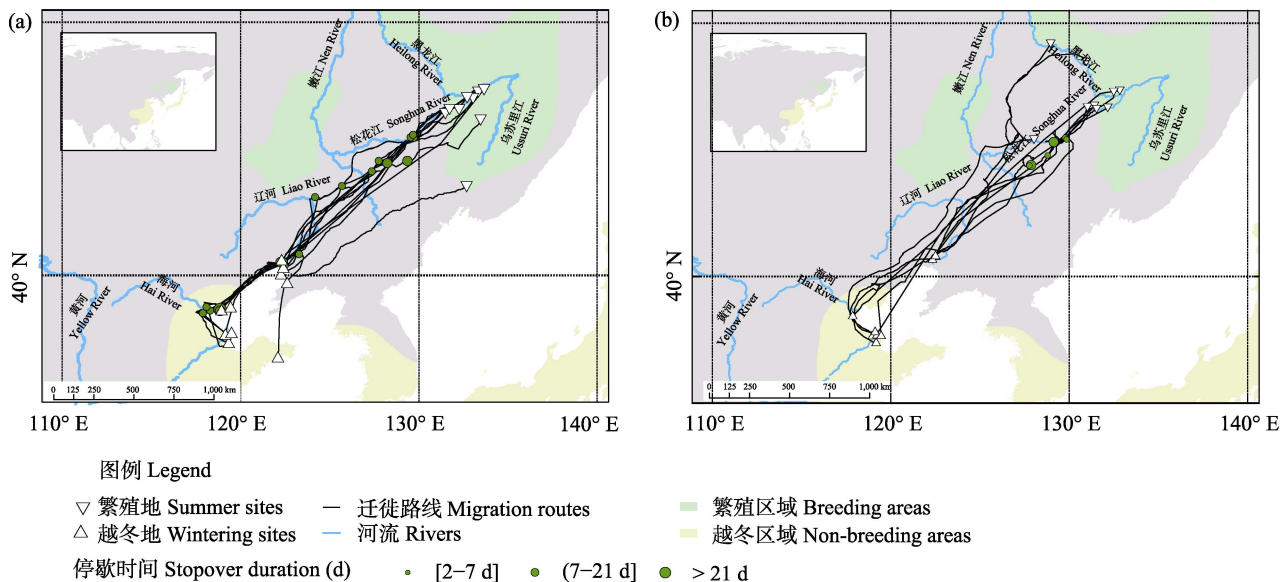


图1 东方白鹳渤海湾越冬群体幼鸟迁徙路线和停歇位点图。(a)秋季迁徙( $N = 13$ ); (b)春季迁徙( $N = 9$ )。  
Fig. 1 Migration routes and stopover sites of juvenile Oriental Storks overwintering in Bohai Bay. (a) Autumn migration ( $N = 13$ ); (b) Spring migration ( $N = 9$ ).

表1 东方白鹳渤海湾越冬群体幼鸟秋季和春季迁徙参数统计表。加粗字体表示有显著性差异。  
Table 1 Table of parameters of autumn and spring migration of juvenile Oriental Storks population in Bohai Bay. Significant differences were shown in bold.

迁徙参数 Parameters	秋季 Autumn (mean ± SD, N = 13)	春季 Spring (mean ± SD, N = 9)	P
迁徙开始时间 Departure date	24 October ± 8	23 April ± 35	
迁徙结束时间 Arrival date	21 November ± 17	4 May ± 31	
迁徙持续时间 Migration duration (d)	28.0 ± 21.2	11.2 ± 8.7	<b>&lt; 0.05</b>
迁徙距离 Migration distance (km)	1,566.9 ± 325.9	1,533.8 ± 424.8	0.69
迁徙速度 Migration speed (km/d)	92.4 ± 61.7	211.1 ± 118.2	<b>&lt; 0.05</b>
迁徙飞行速度 Travel speed (km/d)	185.5 ± 72.0	280.4 ± 62.0	<b>&lt; 0.05</b>
迁徙飞行时间 Travel duration (d)	10.3 ± 6.5	5.9 ± 2.5	<b>&lt; 0.05</b>
停歇时间 Stopover duration (d)	17.8 ± 18.2	5.4 ± 9.7	0.05
停歇位点数 Number of stopovers	1.8 ± 1.5	0.7 ± 1.1	0.07

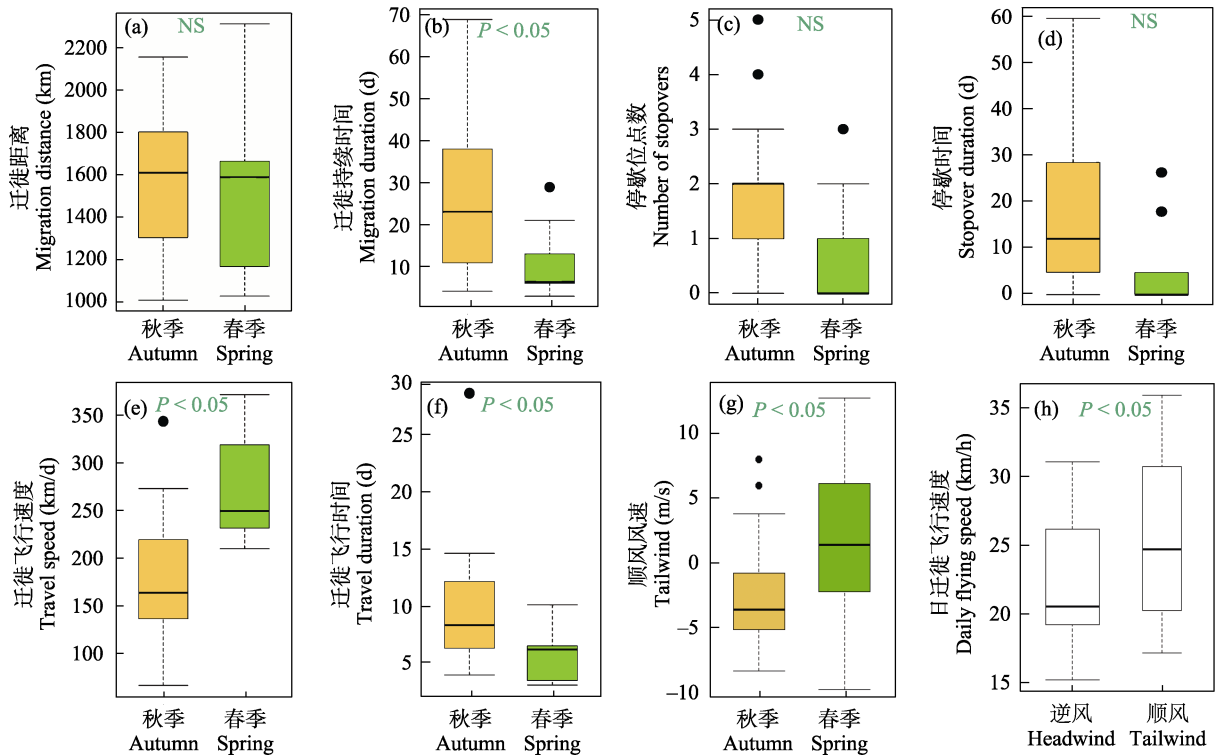


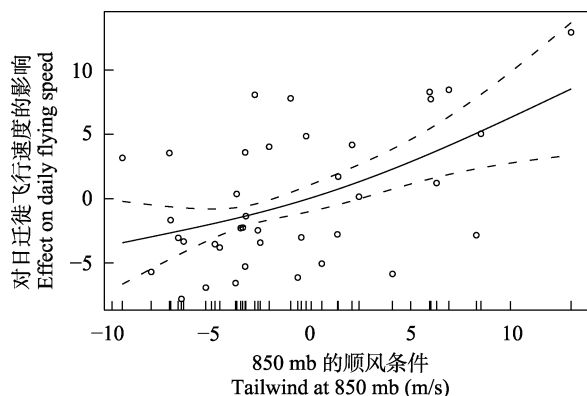
图2 东方白鹳渤海湾越冬群体幼鸟春季(绿色; N = 9)和秋季(橙色; N = 13)主要迁徙参数箱线图。“NS”表示不显著。  
Fig. 2 Box plots of the main migration parameters of the spring (green; N = 9) and autumn (orange; N = 13) migrations of the juvenile Oriental Storks wintering in the Bohai Bay. “NS” indicates no significant difference.

0.05; 图2f); 与此同时, 春季停歇位点数和秋季相似, 但春季停歇时间( $P = 0.05$ )更短, 春季迁徙持续时间明显短于秋季( $P < 0.05$ ; 图2b), 春季迁徙速度更快( $P < 0.05$ )。

2.3 风向和风速对迁徙飞行速度的影响

春季的平均风速风向条件( $2.2 \pm 6.3$  m/s)优于秋

季( $-2.4 \pm 4.1$  m/s; 图2g), 且存在显著差异(Wilcoxon符号秩检验,  $P < 0.05$ )。春季顺风条件下的日迁徙飞行速度( $25.6 \pm 5.8$  km/h, 图2h)快于秋季逆风条件下的日迁徙飞行速度( $21.7 \pm 4.5$  km/h), 且存在显著差异(Wilcoxon符号秩检验,  $P < 0.05$ )。东方白鹳渤海湾越冬群体幼鸟的日迁徙飞行速度与



**图3** 850 mb的顺风(X轴)与日迁徙飞行速度(Y轴)的最佳拟合函数图(GAM模型)。空心圆点表示原始数据点, 虚线表示协变量周围的两个标准误差边界。沿X轴的垂直线表示850 mb顺风数据点的分布。

Fig. 3 GAM plot from the best fitting function of tailwind at 850 mb (X-axis) on the daily flying speed (Y-axis). Circles represent the origin data points. The dashed line represents the two standard error boundaries around the covariate. The vertical line along the X-axis represents the distribution of the 850 mb tailwind data points.

850 mb的风向显著相关(GAM:  $df = 1.664$ ,  $F = 6.821$ ,  $r^2 = 0.255$ ,  $P < 0.05$ , 图3)。

### 3 讨论

#### 3.1 东方白鹳幼鸟春秋季迁徙参数差异

比较渤海湾越冬群体春/秋迁徙策略差异可知, 该群体春/秋迁徙距离相似, 但春季迁徙飞行速度显著快于秋季, 且春季停歇时间短于秋季。因此, 东方白鹳春季迁徙持续时间显著短于秋季。

与已有研究数据相比<sup>①</sup>, 长江越冬群体幼鸟的迁徙距离约为渤海湾越冬群体幼鸟的1.7倍, 两个群体秋季迁徙的开始时间、结束时间、持续时间和停歇时间差异不大; 但两个群体的春季迁徙开始时间、持续时间和停歇时间有明显差异, 长江越冬群体幼鸟比渤海湾越冬群体幼鸟提早迁徙1个月(3月28日  $\pm$  26天, 4月23日  $\pm$  35天), 于相似时间到达(5月4日  $\pm$  31天, 5月4日  $\pm$  41天)。长江越冬群体幼鸟的迁徙持续时间为渤海湾越冬群体幼鸟的3倍( $36.8 \pm 31.8$ 天,  $11.2 \pm 8.7$ 天), 停歇时间为5倍( $25.5 \pm 29.9$ 天,  $5.4 \pm 9.7$ 天)。东方白鹳春季迁徙的顺风条件优于秋季, 春季迁徙的飞行速度快于秋季, 两个群体之间的迁徙速度相似(附录3)。两个群体幼鸟春季迁徙

持续时间差异较大, 原因为长江越冬群体幼鸟先出发1个月, 到达渤海湾后, 进行停歇并和渤海湾越冬群体一起出发迁徙至度夏地。渤海湾越冬群体的迁徙距离短, 能够更好地预测度夏地的情况, 所以春季迁徙开始时间较晚(Coppack & Both, 2002)。

#### 3.2 风向和风速对迁徙策略的影响

东方白鹳是主要利用上升热气流迁徙的翱翔鸟类(Flack et al, 2018), 风向条件可以解释东方白鹳渤海湾越冬群体幼鸟日迁徙飞行速度在春/秋季之间的差异。顺风强度(850 mb)与平均日迁徙飞行速度呈显著正相关, 由于春季的顺风条件显著优于秋季的逆风条件, 这使得春季迁徙飞行速度显著快于秋季。这一结果也表明, 春季和秋季迁徙时的迁徙飞行速度差异约为100 km/d, 可以用这两个季节风速的差别来定量理解, 即假定每天飞行8 h, 风速差异约为4 m/s, 则每小时14 km, 每天为112 km, 和日迁徙飞行速度差异形成的日迁徙飞行距离差异基本相似。虽然该群体春秋两季迁徙距离相似, 但由于风向条件使得春季迁徙飞行时间显著短于秋季。

东方白鹳的长江越冬群体幼鸟迁徙距离长, 个体在春季和秋季都要利用顺风, 由于春季的顺风( $4.4 \pm 5.6$  m/s)条件明显优于秋季( $0.5 \pm 5.6$  m/s), 在秋季迁徙过程中几乎没有从顺风条件中获得净收益, 所以春季的日迁徙飞行速度比秋季快(Fan et al, 2020)。相对而言, 渤海湾越冬群体幼鸟迁徙距离短, 春季利用顺风迁徙可更快到达度夏地; 秋季逆风迁徙, 迁徙飞行速度慢, 迁徙飞行时间和停歇时间长。因此, 尽管翱翔鸟类主要依赖上升热气流迁徙以节约能量, 但顺风条件也是其迁徙的有利因素。

成鸟的迁徙行为可能与幼鸟不同, 二者迁徙模式可能存在差异。东方白鹳幼鸟性成熟年龄一般为3-4周岁(Sasin et al, 2021), 幼鸟首次返回度夏地的年龄在1周岁, 由于没有繁殖压力, 幼鸟5月才到达度夏地; 而成鸟一般在3月底到达繁殖地, 4月开始繁殖(Han et al, 1999)。另外, 成鸟和幼鸟在迁徙过程中的存活率会受栖息地选择等因素的影响(Yang et al, 2021)。有关东方白鹳成鸟与幼鸟迁徙策略的差异至今未见相关研究, 因此, 未来需要详细对比成鸟与幼鸟的迁徙策略差异, 为该物种的度夏/繁殖地、越冬地和停歇地提供保护依据。

① 樊淑娟 (2020) 基于卫星追踪研究东方白鹳(*Ciconia boyciana*)的迁徙生态学。硕士学位论文, 中国科学技术大学, 合肥。

**致谢:** 感谢野外捕捉团队的贡献以及中国洪河国家级自然保护区和俄罗斯Bastak保护区对野外捕捉工作提供的支持; 感谢谢彦波老师对数据分析提供的帮助, 孟凡娟老师对文章英文部分的润色, 黄筑同学对本文的文字和图标多次帮助修改; 陈艺雯同学对文章的文字润色。感谢本文责任编辑及匿名专家提出的诸多建设性意见。

## ORCID

曹垒  <https://orcid.org/0000-0002-1157-0303>

## 参考文献

- Alerstam T (1979) Wind as selective agent in bird migration. *Ornis Scandinavica*, 10, 76–93.
- Becciu P, Menz MHM, Aurbach A, Cabrera-Cruz SA, Wainwright CE, Scacco M, Ciach M, Pettersson LB, Maggini I, Arroyo GM, Buler JJ, Reynolds DR, Sapir N (2019) Environmental effects on flying migrants revealed by radar. *Ecography*, 42, 942–955.
- Bengtsson D, Avril A, Gunnarsson G, Elmerberg J, Söderquist P, Norevik G, Tolf C, Safi K, Fiedler W, Wikelski M, Olsen B, Waldenström J (2014) Movements, home-range size and habitat selection of mallards during autumn migration. *PLoS ONE*, 9, e100764.
- BirdLife International (2018) The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T22697695A131942061. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2018-2.RLTS.T22697695A131942061.en>. (accessed on 2021-06-05)
- BirdLife International and Handbook of the Birds of the World (2019) Bird Species Distribution Maps of the World. Version 2019.1. <http://datazone.birdlife.org/species/request-dis>. (accessed on 2021-06-05)
- Bowlin MS (2007) Sex, wingtip shape, and wing-loading predict arrival date at a stopover site in the Swainson's Thrush (*Catharus ustulatus*). *The Auk*, 124, 1388–1396.
- Coppack T, Both C (2002) Predicting life-cycle adaptation of migratory birds to global climate change. *Ardea*, 55, 369–378.
- Fan SJ, Zhao QS, Li HB, Zhu BG, Dong SB, Xie YB, Cao L, Fox AD (2020) Cyclical helping hands: Seasonal tailwinds differentially affect migrating Oriental Storks (*Ciconia boyciana*) travel speed. *Avian Research*, 11, 10.
- Flack A, Nagy M, Fiedler W, Couzin ID, Wikelski M (2018) From local collective behavior to global migratory patterns in White Storks. *Science*, 360, 911–914.
- Han XD, Wu ZG, Tian FM, Sun F (1999) Observation on behavior of adult oriental White Stork in nesting period. *Journal of Forestry Research*, 10, 118–120.
- Hockey PAR, Turpie JK, Velasquez CR (1998) What selective pressures have driven the evolution of deferred northward migration by juvenile waders? *Journal of Avian Biology*, 29, 325–330.
- Kalnay E, Kanamitsu M, Kistler R, Collins W, Deaven D, Gandin L, Iredell M, Saha S, White G, Woollen J, Zhu Y, Leetmaa A, Reynolds R, Chelliah M, Ebisuzaki W, Higgins W, Janowiak J, Mo KC, Ropelewski C, Wang J, Jenne R, Joseph D (1996) The NCEP/NCAR 40-year reanalysis project. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 77, 437–471.
- Kemp MU, Shamoun-Baranes J, van Loon EE, McLaren JD, Dokter AM, Bouten W (2012) Quantifying flow-assistance and implications for movement research. *Journal of Theoretical Biology*, 308, 56–67.
- Liechti F (2006) Birds: Blowin' by the wind? *Journal of Ornithology*, 147, 202–211.
- Mellone U, Klaassen RHG, García-Ripollés C, Limiñana R, López-López P, Pavón D, Strandberg R, Urios V, Vardakis M, Alerstam T (2012) Interspecific comparison of the performance of soaring migrants in relation to morphology, meteorological conditions and migration strategies. *PLoS ONE*, 7, e39833.
- Mellone U, López-López P, Limiñana R, Piasevoli G, Urios V (2013) The trans-equatorial loop migration system of Eleonora's falcon: Differences in migration patterns between age classes, regions and seasons. *Journal of Avian Biology*, 44, 417–426.
- Millspaugh JJ, Marzluff JM (2001) Radio-tracking and animal populations. In: *Radio Tracking and Animal Populations*, pp. 383–393. Elsevier, Amsterdam.
- Nilsson C, Bäckman J, Alerstam T (2014) Seasonal modulation of flight speed among nocturnal passerine migrants: Differences between short- and long-distance migrants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68, 1799–1807.
- Parent O, Ilinca A (2011) Anti-icing and de-icing techniques for wind turbines: Critical review. *Cold Regions Science and Technology*, 65, 88–96.
- Paxton KL, van Riper C, O'Brien C (2008) Movement patterns and stopover ecology of Wilson's warblers during spring migration on the lower Colorado River in southwestern Arizona. *The Condor*, 110, 672–681.
- Péron C, Grémillet D (2013) Tracking through life stages: Adult, immature and juvenile autumn migration in a long-lived seabird. *PLoS ONE*, 8, e72713.
- R Development Core Team (2017) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rotics S, Kaatz M, Resheff YS, Turjeman SF, Zurell D, Sapir N, Eggers U, Flack A, Fiedler W, Jeltsch F, Wikelski M, Nathan R (2016) The challenges of the first migration: Movement and behaviour of juvenile vs. adult White Storks with insights regarding juvenile mortality. *Journal of Animal Ecology*, 85, 938–947.
- Sasin A, Serdyuk A, Zhu BG, Zhao QS (2021) Individual



- tracking reveals first breeding of Oriental Storks at age 2 years in the wild. *Avian Research*, 12, 64.
- Şen Z, Altunkaynak A, Erdik T (2012) Wind velocity vertical extrapolation by extended power law. *Advances in Meteorology*, 2012, 178623.
- Shamoun-Baranes J, Baharad A, Alpert P, Berthold P, Yom-Tov Y, Dvir Y, Leshem Y (2003) The effect of wind, season and latitude on the migration speed of White Storks *Ciconia ciconia*, along the eastern migration route. *Journal of Avian Biology*, 34, 97–104.
- Shamoun-Baranes J, Liechti F, Vansteelant WMG (2017) Atmospheric conditions create freeways, detours and tailbacks for migrating birds. *Journal of Comparative Physiology A, Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 203, 509–529.
- Smith RJ, Moore FR (2005) Arrival timing and seasonal reproductive performance in a long-distance migratory landbird. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 57, 231–239.
- Stewart RLM, Francis CM, Massey C (2002) Age-related differential timing of spring migration within sexes in passerines. *The Wilson Bulletin*, 114, 264–271.
- Ueta M, Higuchi H (2002) Difference in migration pattern between adult and immature birds using satellites. *The Auk*, 119, 832–835.
- Vidal-Mateo J, Mellone U, López-López P, de la Puente J, García-Ripollés C, Bermejo A, Urios V (2016) Wind effects on the migration routes of trans-Saharan soaring raptors: Geographical, seasonal, and interspecific variation. *Current Zoology*, 62, 89–97.
- Wang X, Cao L, Bysykatova I, Xu ZG, Rozenfeld S, Jeong W, Vangeluwe D, Zhao YL, Xie TH, Yi KP, Fox AD (2018) The Far East taiga forest: Unrecognized inhospitable terrain for migrating Arctic-nesting waterbirds? *PeerJ*, 6, e4353.
- Yang LL, Wang WX, van Wijk RE, Deng HQ, Li XD, Guo YM (2021) Differences in migration strategies between rescued juvenile and adult Oriental White Storks (*Ciconia boyciana*) and the conservation implications. *Global Ecology and Conservation*, 30, e01760.

(责任编辑: 丁平 责任编辑: 闫文杰)

## 附录 Supplementary Material

### 附录1 2016–2018年追踪的14只东方白鹳的详细信息

Appendix 1 Detailed information of 14 Oriental Storks tracked during 2016–2018  
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2021232-1.pdf>

### 附录2 东方白鹳渤海湾越冬群体秋季和春季个体迁徙参数

Appendix 2 Individual migration parameters in autumn and spring of Oriental Storks wintering population in Bohai Bay  
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2021232-2.pdf>

### 附录3 东方白鹳幼鸟长江越冬群体和渤海湾越冬群体秋季和春季迁徙参数

Appendix 3 Autumn and spring migration parameters of juvenile Oriental Storks overwintering population in Yangtze River and Bohai Bay  
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2021232-3.pdf>



嘎日迪, 樊淑娟, 曹垒, 张贝西, 王昱熙, 朱宝光, 董树斌, Anton Sasin, 赵格日乐图 (2022) 东方白鹳幼鸟渤海湾越冬群体的迁徙策略. 生物多样性, 30, 21232. <https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2021232>

附录1 2016–2018年追踪的14只东方白鹳的详细信息  
Appendix 1 Detailed information of 14 Oriental Storks tracked during 2016–2018

编号 ID	体重 Mass (kg)	捕捉时间 Capture time	追踪器厂家 Manufacturers	设备类型 GPS type	设备重量 GPS mass (g)	秋季迁徙年份 Autumn migration year	春季迁徙年份 Spring migration year	追踪位点数量 Number of fixes
os001	3.650	2016/6/28	环球信士	背包	22	2016	2017	2,406
os002	4.005	2018/6/11	环球信士	背包	24	—	2019	738
os003	4.380	2017/7/4	环球信士	背包	24	2017	—	3,534
os004	4.090	2017/7/4	环球信士	背包	24	2017	—	3,680
os005	4.250	2017/7/2	环球信士	背包	24	2017	—	4,327
os006	3.795	2018/6/11	环球信士	背包	24	2018	2019	4,053
os007	3.435	2018/6/13	环球信士	背包	24	2018	2019	6,875
os008	3.155	2017/6/27	德鲁伊	背包	19	2017	—	4,088
os009	3.950	2016/6/23	环球信士	背包	22	2016	2017	1,146
os010	3.950	2016/6/24	环球信士	背包	22	2016	2017	2,585
os011	3.540	2018/6/13	环球信士	背包	27	2018	2019	9,529
os012	4.425	2018/6/18	Ornitela	背包	55	2018	2019	40,773
os013	4.085	2018/6/17	Ornitela	背包	55	2018	—	17,993
os014	4.060	2018/6/15	Ornitela	背包	55	2018	2019	42,811

嘎日迪, 樊淑娟, 曹垒, 张贝西, 王昱熙, 朱宝光, 董树斌, Anton Sasin, 赵格日乐图 (2022) 东方白鹳幼鸟渤海湾越冬群体的迁徙策略. 生物多样性, 30, 21232. <https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2021232>

附录 2 东方白鹳渤海湾越冬群体秋季和春季个体迁徙参数  
Appendix 2 Individual migration parameters in autumn and spring of Oriental Storks wintering population in Bohai Bay

编号 ID	迁徙开始时间 Departure date	迁徙结束时间 Arrival date	迁徙距离 Migration distance (km)	迁徙持续时间 Migration duration (d)	迁徙速度 Migration speed (km/d)	停歇时间 Stopover duration (d)	迁徙飞行时间 Travel duration (d)	迁徙飞行速度 Travel speed (km/d)	步长 Step length (km)	停歇位点数 Number of stopover sites	季节 Season
os001-A	2016/10/23	2016/11/15	1,874.2	22.4	83.8	7.6	14.7	127.2	624.7	2	秋季
os003-A	2017/10/17	2017/10/29	1,609.0	12.2	132.2	6.3	5.9	273.6	536.3	2	秋季
os004-A	2017/10/18	2017/11/10	1,565.7	23.4	67.0	15.8	7.6	205.5	782.9	1	秋季
os005-A	2017/10/17	2017/11/16	1,406.0	30.4	46.3	26.3	4.1	344.6	468.7	2	秋季
os006-A	2018/11/3	2018/11/11	1,185.1	7.3	163.5	0.0	7.3	163.5	1,185.1	0	秋季
os007-A	2018/11/3	2018/11/12	1,250.7	8.5	147.8	0.0	8.5	147.8	1,250.7	0	秋季
os008-A	2017/10/10	2017/12/18	1,653.6	69.2	23.9	58.8	10.3	159.9	330.7	4	秋季
os009-A	2016/10/18	2016/12/14	1,888.0	56.9	33.2	28.1	28.8	65.7	472.0	3	秋季
os010-A	2016/10/20	2016/12/15	1,801.5	56.0	32.2	42.7	13.3	135.6	300.3	5	秋季
os011-A	2018/11/3	2018/11/28	1,669.6	24.1	69.2	11.9	12.3	136.3	834.8	1	秋季
os012-A	2018/10/29	2018/12/6	2,156.1	38.3	56.3	28.5	9.8	219.6	718.7	2	秋季
os013-A	2018/10/28	2018/11/2	1,006.7	4.4	229.8	0.0	4.4	229.8	1,006.7	0	秋季
os014-A	2018/11/3	2018/11/15	1,302.9	11.2	116.1	4.8	6.4	202.3	651.5	1	秋季
os001-S	2017/4/22	2017/4/28	1,604.4	6.4	249.9	0.0	6.4	249.9	1,604.4	0	春季
os002-S	2019/4/28	2019/5/2	1,662.8	4.5	372.8	0.0	4.5	372.8	1,662.8	0	春季
os006-S	2019/3/17	2019/4/15	1,026.3	29.2	35.1	26.0	3.2	319.7	342.1	2	春季
os007-S	2019/4/12	2019/4/15	1,167.1	3.2	363.6	0.0	3.2	363.6	1,167.1	0	春季
os009-S	2017/5/8	2017/5/15	1,588.9	6.6	239.7	0.0	6.6	239.7	1,588.9	0	春季
os010-S	2017/4/11	2017/4/24	1,990.6	13.3	150.2	4.7	8.6	232.0	995.3	1	春季
os011-S	2019/7/16	2019/7/22	1,329.5	6.3	210.0	0.0	6.3	210.0	1,329.5	0	春季
os012-S	2019/4/5	2019/4/15	2,312.9	10.2	226.1	0.0	10.2	226.1	2,312.9	0	春季
os014-S	2019/4/3	2019/4/24	1,121.6	21.3	52.7	17.7	3.6	309.8	280.4	3	春季

编号列中A表示“秋季”, S表示“春季”。The ID columns are A for “Autumn” and S for “Spring”.

附录 3 东方白鹳幼鸟长江越冬群体和渤海湾越冬群体秋季和春季迁徙参数  
Appendix 3 Autumn and spring migration parameters of juvenile Oriental Storks overwintering population in Yangtze River and Bohai Bay

迁徙参数 Migration parameters	秋季 Autumn (mean ± SD)			春季 Spring (mean ± SD)		
	渤海湾越冬群体 Bohai Bay (N = 13)	长江越冬群体 Yangtze River (N = 26)	P	渤海湾越冬群体 Bohai Bay (N = 13)	长江越冬群体 Yangtze River (N = 26)	P
迁徙开始时间 Departure date	24 October ± 8	26 October ± 7	>0.1	23 April ± 35	28 March ± 26	0.02
迁徙结束时间 Arrival date	21 November ± 17	26 November ± 15	>0.1	4 May ± 31	4 May ± 41	>0.1
迁徙持续时间 Migration duration (d)	28.0 ± 21.2	30.9 ± 13.6	>0.1	11.2 ± 8.7	36.8 ± 31.8	<0.001
迁徙距离 Migration distance (km)	1,566.9 ± 325.9	2,865.1 ± 214.7	<0.001	1,533.8 ± 424.8	2,953.3 ± 325.8	<0.001
迁徙速度 Migration speed (km/d)	92.4 ± 61.7	110.4 ± 44.5	>0.1	211.1 ± 118.2	129.1 ± 78.1	0.007
迁徙飞行速度 Travel speed (km/d)	185.5 ± 72.0	190.7 ± 37.7	>0.1	280.4 ± 62.0	278.9 ± 65.2	<0.001
迁徙飞行时间 Travel duration (d)	10.3 ± 6.5	15.5 ± 3.1	>0.1	5.9 ± 2.5	11.2 ± 3.4	>0.1
停歇时间 Stopover duration (d)	17.8 ± 18.2	15.4 ± 12.9	>0.1	5.4 ± 9.7	25.5 ± 29.9	<0.001
停歇位点数 Number of stopover sites	1.8 ± 1.5	1.8 ± 1.2	>0.1	0.7 ± 1.1	1.3 ± 1.0	>0.1