



中国科学院大学
University of Chinese Academy of Sciences

硕士学位论文

黑尾鸥 *Larus crassirostris* 迁徙规律初步研究

作者姓名: 夏欢

指导教师: 雷富民 研究员 中国科学院动物研究所

Kasper Thorup 教授 哥本哈根大学

学位类别: 理学硕士

学科专业: 基因组学

培养单位: 中国科学院动物研究所

2020 年 9 月

**A Preliminary Study on Migration Pattern of the Black-tailed
Gull (*Larus crassirostris*)**

**A thesis submitted to
University of Chinese Academy of Sciences
in partial fulfillment of the requirement
for the degree of
Master of Natural Science
in Genomics**

By

Xia Huan

**Supervisor :
Professor Lei Fumin
Professor Kasper Thorup**

Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences

September 2020

中国科学院大学
研究生学位论文原创性声明

本人郑重声明：所呈交的学位论文是本人在导师的指导下独立进行研究工作所取得的成果。尽我所知，除文中已经注明引用的内容外，本论文不包含任何其他个人或集体已经发表或撰写过的研究成果。对论文所涉及的研究工作做出贡献的其他个人和集体，均已在文中以明确方式标明或致谢。

作者签名：

日期：2020.8.31

中国科学院大学
学位论文授权使用声明

本人完全了解并同意遵守中国科学院有关保存和使用学位论文的规定，即中国科学院有权保留送交学位论文的副本，允许该论文被查阅，可以按照学术研究公开原则和保护知识产权的原则公布该论文的全部或部分内容，可以采用影印、缩印或其他复制手段保存、汇编本学位论文。

涉密及延迟公开的学位论文在解密或延迟期后适用本声明。

作者签名：

日期：2020.8.31

导师签名：

日期：2020.9.1

摘要

候鸟迁徙一直是鸟类学研究的热点之一。GPS 追踪技术是目前候鸟迁徙研究中广泛应用的一种新的追踪技术，具备实时追踪候鸟迁徙动态的优点。黑尾鸥 (*Larus crassirostris*) 是一种主要分布于东亚地区的海洋鸟类，其种群数量大，在我国东部沿海地区十分常见，然而目前对该物种的迁徙规律了解甚少。此外，目前对东亚地区候鸟迁徙的研究尤其是对海洋鸟类的迁徙研究相对匮乏。因此，本研究以黑尾鸥为研究对象，采用 GPS 追踪技术对黑尾鸥的迁徙活动进行跟踪，以解析黑尾鸥的迁徙行为特点和迁徙策略的选择，并重点研究迁徙的时空模式和年际间的忠诚度（路径重复性）等内容。

本研究一共获得 30 个有效个体，其中 8 个个体具有完整的两年追踪数据，因此一共获得 38 个“鸟-年” (bird-year, 即，单只个体自追踪之日起到次年这一日一个整年的数据)。采用根据迁徙最远距离（即非繁殖季节距离繁殖地最远距离）划分不同迁徙策略的方法，对所有 bird-year 进行分组。由近及远得到了五个组，分别为山东组 (SD)、黄海组 (YS)、杭州湾组 (HZB)、浙江南部组 (SZJ) 和南海组 (SCS)。我们设计算法划分黑尾鸥在一个 bird-year 内迁徙不同阶段的轨迹。该算法的核心是认为黑尾鸥在一定时间内返回一定范围内的位点均属于相同的阶段（参数配置：timestamp=192h, buffer distance=15km）。由此，得到了黑尾鸥的迁徙路线、迁徙中途停歇地和越冬地以及黑尾鸥迁徙的时间分配。另外，对连续追踪两年的个体进行了年际间迁徙行为和迁徙策略选择等方面的对比分析。与此同时，对黑尾鸥迁徙时空模式下所有参数包括迁徙最远距离、年累积距离、迁徙各阶段的起止时间、迁徙时间长度和停歇次数等进行统计学检验，来分析这些参数之间的相关关系和这些参数在组间水平的差异性。结果表明：

- 1, 黑尾鸥迁徙的时空模式在不同个体之间具有显著性差异。具体而言，黑尾鸥个体在选择迁徙中途停歇地、越冬地和迁徙路线时差异明显，不同个体在春秋两季迁徙的时间分配情况也各不相同。

- 2, 黑尾鸥在开始秋季迁徙之前，通常会有一个 100 多天的繁殖后阶段。黑尾鸥在该阶段的活动范围是以前繁殖地形人坨子为圆心，半径 220km 以内。此外，该阶段的起止时间相对集中，不受黑尾鸥迁徙距离等方面的影响。

- 3, 同一个体在春秋两季迁徙过程中，少有重叠的中途停歇地和迁徙路线，

时间分配、时间长度和飞行连续性存在一定差异。在个体水平上，秋季迁徙相较于春季迁徙花费了稍长的时间（25 天 vs 12 天），且平均停歇的次数也稍多（1.3 vs 0.6）；迁徙距离更远的个体，其春秋两季的迁徙时间更长。

4，同一个体在不同年份之间迁徙策略的选择十分灵活。除 1 个未迁徙个体和 1 个两年均属于同一分组且选择相同越冬地外，其余 6 个个体两年迁徙距离和越冬地选择都存在差异。也就是说，黑尾鸥迁徙的年际忠诚度很低。

关键词：黑尾鸥，GPS 追踪，海洋鸟类，迁徙行为，迁徙策略

Abstract

Migration has always been one of the hotspots in ornithological researches. GPS tracking technology is one of the widely used with high technologies in the current migration research of migratory birds. This approach can track and monitor the migration activity in real time. Black-tailed gull *Larus crassirostris* is one of the sea birds who is widely distributed in East Asia, and it has a large population and is very common in the coastal areas in east China. In so far as we know, migration studies on the species have rarely been concerned. In addition, studies on migratory bird migration in East Asia, especially those on marine bird species, are relatively scarce. We therefore conducted a study on the black-tailed gulls to track their migration by using this GPS transmitter. We analyzed migratory behavior and migration strategies of the species, focusing on the spatio-temporal pattern of migration and the loyalty across years (i.e. routes repeatability).

30 individuals with valid data were obtained in this study (8 individuals were tracked two years, 38 bird-year). We grouped the bird-year according to the maximum distance, that is, the maximum great circle distance between the breeding colony and a position in the non-breeding season, which is often used to classify migratory strategies. We got 5 groups from shortest to furthest distances, and they are Shandong (SD), Yellow Sea (YS), Hangzhou Bay (HZB), South Zhejiang (SZJ) and South China Sea (SCS). We designed an algorithm to classify of GPS data into trajectories. The core of the algorithm is that a segment allows the gull returning within a certain range within a certain period of time (parameters: timestamp=192h, buffer distance=15km). Thus, we got the black-tailed gulls' migration routes, sites including stopover and wintering sites, as well as the timing of migrations. Besides, we compared the migration behavior and strategies selection of individuals from birds with two tracking years. We also did statistical tests for all parameters of the spatio-temporal pattern, including the maximum distance, corrected total distance, duration of migration, and timing of each period to calculate the correlation between these parameters and check the differences of these parameters at the group level. Our results demonstrated that:

- 1, The spatio-temporal patterns of migration of black-tailed gulls were significantly different among individuals. To be more specific, the migration routes, the selection of sites including stopovers and wintering sites and the timing of spring and autumn

migration were significantly different among all individual birds.

2, Before autumn migration, black-tailed gulls had a post-breeding period, usually within a range of less than 220km from the Xingrentuozi for more than 100 days. Also, the timing of this period was not affected by migration distance of black-tailed gulls and relatively concentrated.

3, During the spring and autumn migrations of the same individual, they rarely shared stopovers and migration routes, and while the timing and duration of migration and the flight continuity were also different. At the individual level, gulls took slightly longer in autumn migration than spring migration (25 vs 12 days), and the average number of stopovers was slightly higher (1.3 vs 0.6). Individuals who traveled farther took longer time in both spring and autumn migrations.

4, The selection of migration strategies of the gulls across years was flexible. Except for one resident gull and one belonging to the same group and choosing the same wintering site for the two tracking years, the remaining 6 individuals' maximum migration distance and wintering sites were different. That is, the migration loyalty of black-tailed gulls across years was very low.

Key Words: Black-tailed gulls, GPS tracking, Sea birds, Migration behavior, Migration strategy

目 录

第1章 绪论.....	1
1.1 研究背景及国内外研究进展.....	1
1.1.1 GPS 追踪技术的产生与发展.....	1
1.1.2 国内外候鸟迁徙研究的发展现状与趋势.....	2
1.1.2.1 追踪技术在候鸟迁徙研究中的应用和发展.....	2
1.1.2.2 候鸟迁徙研究的热点和发展趋势.....	4
1.2 黑尾鸥 <i>Larus crassirostris</i> 简介及重要科学问题.....	6
1.3 主要研究内容.....	7
1.4 研究目标.....	7
第2章 材料与方法.....	8
2.1 研究范围.....	8
2.2 GPS 追踪方法.....	9
2.3 追踪数据处理.....	10
2.4 追踪数据分析.....	10
第3章 结果.....	14
3.1 黑尾鸥迁徙的空间模式.....	14
3.2 黑尾鸥迁徙的时间模式.....	27
3.3 黑尾鸥迁徙的年间可重复性.....	31
3.4 小结.....	35
第4章 讨论.....	36
4.1 黑尾鸥与近缘物种小黑背鸥在迁徙行为上的异同点.....	36
4.2 黑尾鸥的迁徙策略.....	39
4.3 重要的停歇地.....	41
4.4 小结.....	42
第5章 结论与展望.....	43
5.1 结论.....	43
5.2 展望.....	43
参考文献.....	45
附录.....	51
致谢.....	55

作者简历及攻读学位期间发表的学术论文与研究成果.....	57
研究生学位论文承诺及完成修订保证书.....	59

第1章 绪论

1.1 研究背景及国内外研究进展

1.1.1 GPS 追踪技术的产生与发展

利用人造卫星对候鸟迁徙行为的研究始于 80 年代末 (Seegar et al., 1996)。卫星追踪系统包括佩戴在鸟体身上的信号发射器、安装在卫星上的传感器以及地面接收站 3 部分 (关鸿亮 等, 2000)。鸟体身上佩戴的信号发射器自身携带电池, 对其预先设定时间间隔后, 发射器可据此向外界发射频率固定的信号, 并由卫星上的传感器接收, 将此信号传回至地面接收站并反馈到地面接收装置, 研究人员通过分析确定追踪鸟体所处的具体地理位置和海拔高度等信息, 即可实现对鸟类迁徙全过程的实时监测 (马志军, 2009)。而卫星追踪系统自身也在一直进步和更新, 从 Argos 系统到如今的 GPS 系统, 追踪的系统的测量误差有大幅度降低, 可测量的指标及其准确性也在增加。

目前常见的 GPS 追踪系统亦是本研究所采用的追踪技术, 其工作原理和鸟体佩戴的信号发射器组成部分详见图 1.1 (Andrew, 2018)。此外, 在鸟类迁徙研究中, 为鸟体佩戴的信号发射器多采用背负式。

GPS 追踪技术的主要的缺点是设备昂贵, 其次, 因对鸟体体重有要求, 无法对小型鸟类进行追踪研究, 不过各公司都在不断进行技术革新, 将追踪器不断小型化, 现在的追踪器已从开始的几十克减小到 6g 甚至 4g (目前性能还不够稳定)。虽然该跟踪技术具有一定的局限性, 但因其具备追踪范围大, 追踪时间长, 同时能够比较精准地得到被追踪个体的迁徙时间、迁徙中途停歇地等停歇位点, 以及迁徙路径等通过其他常规方法相对较难获得的生物学资料, 并且能够在较短时间内获得被追踪对象大量准确且及时的与其移动相关的信息等优点, 该追踪方法在鸟类迁徙研究中具有很大的作用 (马志军, 2009; 伍和启 等, 2008)。不过我们相信在未来, 随着电子信息技术的发展, GPS 追踪器的体积和重量会进一步缩小, 而追踪器的价格也会有所降低。

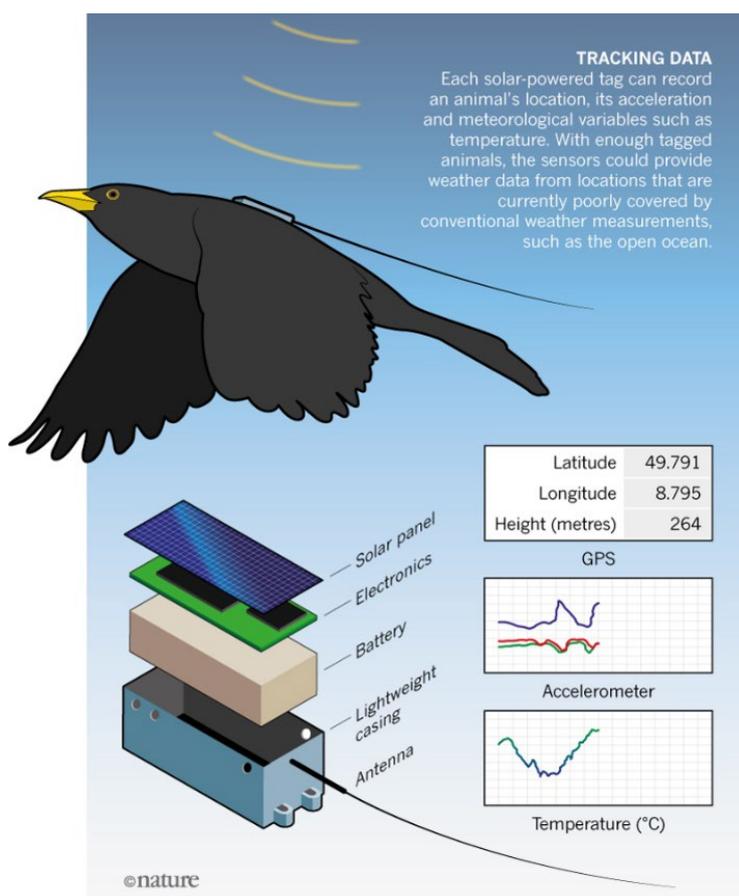


图 1.1 GPS 追踪技术工作原理示意图 (Andrew, 2018)

Figure 1.1 Schematic diagram of GPS tracking (Andrew, 2018)

1. 1. 2 国内外候鸟迁徙研究的发展现状与趋势

1. 1. 2. 1 追踪技术在候鸟迁徙研究中的应用和发展

候鸟迁徙现象和迁徙规律一直是鸟类学研究的热点，随着科技进步，越来越多的专业先进仪器应用到候鸟迁徙研究中，使迁徙研究方法不断更新，使我们对候鸟迁徙的研究越来越深入、系统、全面。

追踪技术从早期在野外定点调查到现在应用相对广泛的 GPS 追踪和光敏地理定位，中间经历了很多发展阶段，包括环志法、无线电遥测技术、雷达监测等。

第一次技术上的突破是环志法的出现，首次鸟类环志是丹麦的 H. C. Martensen 在 1899 年进行的（马志军，2009）。而我国鸟类环志出现时间较晚，1960 年开始才有个别鸟类学家用铝制环对 1-2 种雀形目小鸟进行了环志，然而后来因为环志数量过小，回收又较为困难，不得不中途终止了环志工作（张孚允，1994）。中国大规模的候鸟环志工作始于 1981 年（张孚允，1994）。环志是一种

十分简单的方法，环志人员会在鸟类集中的地点（如繁殖地、越冬地或迁徙中途停歇地）设立环志站，将金属环或彩色塑料环（每个国家都有固定的样式，每一个环上都有环志中心通讯地址和唯一编号）固定在鸟的小腿或跗跖上，并记录捕获的时间、地点和当时鸟体的体态特征（刘国信，2017）。由于观鸟爱好者众多，且有良好的观鸟记录平台，目前已成为全民参与度很高的迁徙研究方法。世界各地观鸟爱好者看到带有相应环的鸟体都会记录下观察到的时间地点等信息，因此积累了大量的原始资料。但环志法无法持续反馈佩戴环鸟体的迁徙情况，对其迁徙的追踪相对粗糙，效率低下。

二战后，无线电遥测技术和雷达监测技术开始应用到候鸟迁徙研究中（马志军，2009；覃建庸等，2008）。这两种方法相较环志法，有了更大的主动性，追踪能力大大加强。无线电遥测技术是通过给鸟体佩戴发射器后，用飞机或汽车进行跟踪接收信号或者在固定接收器范围内接受信号；雷达监测也是在一定范围内才能监测到，在其范围内，雷达监测可以追踪鸟类群体的迁徙活动。但这两种方法有一个共同的缺陷，就是范围有限，需要配套接收设备，建设相应基站费用昂贵。随着技术的进一步革新，无线电遥测技术已被卫星追踪技术所替代，原始的无线电追踪已经很少使用。之前，雷达由于一般只在机场和气象站可以使用，其应用被认为受到很大限制（马志军，2009）。由于雷达监测有着不可替代的优势，即监测群体迁徙活动，同时全球天气雷达系统的覆盖度越来越广（图 1.2；Heistermann et al., 2013）。计算机技术越来越强大，雷达监测重新受到生态学家的青睐。2012 年欧洲成立了欧洲雷达监测动物迁徙网络（ENRAM）。ENRAM 在 2017 年组织了全球雷达监测会议，北美洲和亚洲也参与其中（Shamoun et al., 2019）。同时，国内外也在积极开发便携式可移动小型雷达和追踪动物迁徙的专用雷达系统。

目前，已经广泛应用的追踪技术主要是 GPS 追踪和光敏地理定位系统。前者在 1.1.2 中已经简单介绍，此处不再赘述；后者是近些年才开始使用的。Stutchbury 等（2009）首次将该技术应用到小型陆生生物上，而后因其质量轻而被广泛应用到无法佩戴 GPS 追踪设备的小型生物迁徙研究中。光敏地理定位系统的工作原理主要是根据地球不同地理位置光照时间存在差异从而通过记录所处位置光照水平来间接记录地理位置进行定位（Bridge et al., 2013）。光敏地理定位系统的致命缺点是需要回收设备才能获取记录数据。

2019 年, 德国马普所 Martin Wikelski 主导的利用太空进行国际动物研究合作项目 (ICARUS) 在德国航天局和俄罗斯空间站的支持下, 成功开展起来。从工作原理来看, 其可以看做是 GPS 追踪技术的升级版, 这可能引导“动物互联网时代”的到来, 对整个动物迁徙领域都是一个划时代的技术变革。

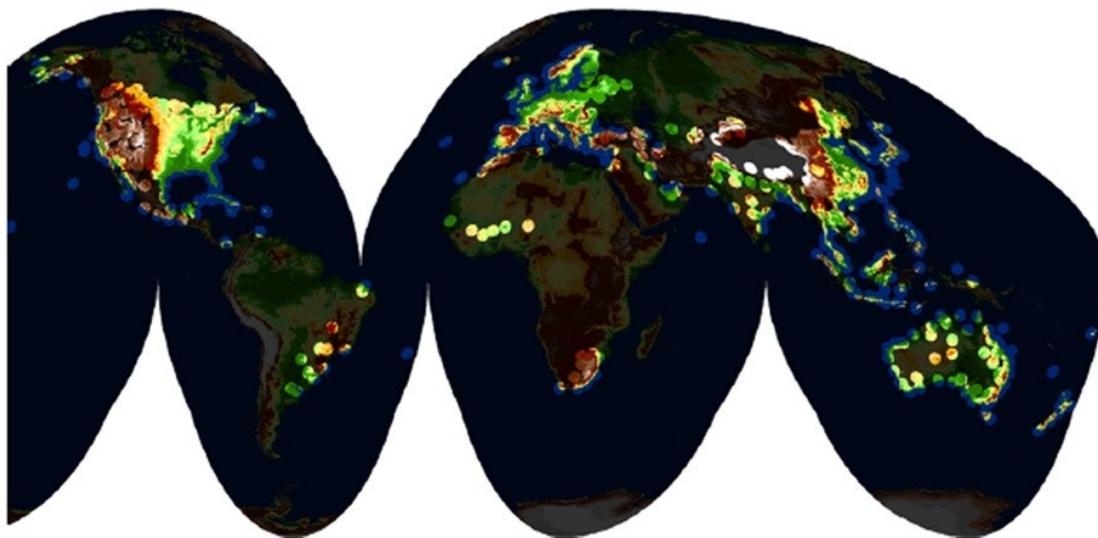


图 1.2 气象雷达覆盖范围 (Heistermann et al., 2013)

Figure 1.2 Coverage of weather radar (Heistermann et al., 2013)

被照亮的区域代表每个雷达周围 200 公里的范围。

Illuminated area represents 200km range around each radar.

1. 1. 2. 2 候鸟迁徙研究的热点和发展趋势

候鸟迁徙是鸟类学、生态学和进化等多领域关注的焦点之一, 随着各方面背景知识的不断积累如测序技术的革新、组学的发展和计算机算法的发展等以及交叉学科研究的兴起, 候鸟迁徙研究也在加深变广。

候鸟迁徙领域一个经久不衰的热点话题是对候鸟迁徙途中导航机制的研究, 尤其在 20 世纪 90 年代提出了几种重要的候鸟迁徙导航机制的假说, 包括天文导航 (Able, 1982; Wagner and Sauer, 1957; Kramer, 1950)、嗅觉导航 (Wallraff, 1974; Papi et al., 1971)、听觉导航 (Yodlowski et al., 1977) 和地磁导航 (Gould et al., 1978; Schulten et al., 1978) 等几个方面。21 世纪后, 随着神经科学领域的发展, 候鸟迁徙导航这一复杂的行为背后的神经机制也成为了很多神经生物学家感兴趣的话题并涌现出很多成果, 为行为学研究提出的上述导航机制提供了神

经学方面的证据，目前研究较多的是视觉、嗅觉和磁感受方面的神经基础（熊鹰等，2017）。迁徙导航需要多系统协作，视觉、听觉、嗅觉和磁感受可能需要共同发挥作用才能完成精确的定向（Muheim et al., 2006），因此对导航机制的研究和认识也逐渐从单个感官发挥主要作用，转变到多系统协作完成并需要复杂的神经通路进行调控（Mouritsen et al., 2016; Wiltschko and Wiltschko, 2003），这也是导航机制研究未来的主要发展方向之一。

候鸟迁徙策略包括迁徙路线和中途停歇地选择等的研究一直是候鸟迁徙领域的基础又重要的一个方向。虽然研究历史很长，但我们依然对很多物种的了解处于空白状态。随着追踪技术的进步，越来越多的物种能够被研究，同时弄清楚候鸟迁徙路线和迁徙停歇地对候鸟的保护也十分必要。了解候鸟迁徙的基本规律对候鸟进行有效及时的保护也是该领域的重点之一，例如一些鹤类和鹳类的保护区选址和建立就是通过对迁徙路线的研究找出共用的重要停歇地和繁殖越冬地（伍和启等，2008）。很多候鸟具有相似的迁徙路线，因此根据地理位置，全球可划分出亚太候鸟迁飞区、非洲-欧亚大陆候鸟迁飞区，以及南北美洲候鸟迁飞区这3个主要的迁飞区（马志军，2009）；另一方面，同一物种的不同种群之间甚至个体之间可能有不同的迁徙路线和越冬地，即采用不同的迁徙策略（Shamoun et al., 2017; Hewson et al., 2016），因此不同物种甚至种群或个体在迁徙停歇地的利用上也存在差异。Piersma(1987)将鸟类的迁徙方式划分为3类：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）。追踪技术的高速发展使越来越多的候鸟物种迁徙规律得以解析，验证上述假说、探索个体群体之间迁徙策略及相互之间的差异和差异产生的原因是该领域的发展方向之一。

迁徙行为的起源和进化一直备受关注。成功完成迁徙，尤其是远距离迁徙需要巨大的能量消耗，这就需要候鸟在中途停歇地快速积累能量，因此迁飞前后鸟体生理状态如体重等变化很大甚至消化器官也具有一定的可塑性（马志军等，2005），而这一系列的适应性变化都是候鸟长期进化的结果，而这些性状背后的遗传机制我们了解尚浅（Newton, 2008）。随着测序技术的快速发展和生物信息学的发展成熟，组学研究越来越热门，像迁徙行为这样复杂的行为，从组学包括基因组、转录组和代谢组的高度进行解析可以让我们更加全面地认识和探索其起源和进化的遗传机制（Franchini, 2017; Kraus and Wink, 2015; Wolf, 2013）。

全球气候变化对很多物种产生了负面影响，候鸟也不例外。近些年来，全球气候变化使候鸟的物种数量不断减少，受威胁的物种数量不断增多（Robinson et al., 2009; Both et al., 2006）。因此，全球气候变化对候鸟迁徙的影响以及候鸟对全球气候变化的响应（如改变迁徙时间、繁殖地北扩和迁徙种群转变为留鸟种群等）近些年来成为候鸟迁徙研究的新热点（Liang et al., 2018; Wood et al., 2015; Berthold, 2002）。

1.2 黑尾鸥 *Larus crassirostris* 简介及重要科学问题

黑尾鸥 *Larus crassirostris*，隶属鸟纲（Aves），鸻形目（Charadriiformes），鸥科（Laridae），鸥属（*Larus*）。黑尾鸥是中国东南沿海一种十分常见的海洋鸟类，种群数量很大（Malling et al., 2002; Perennou, 1994; Croxall et al., 1984）。黑尾鸥在中国是夏候鸟、旅鸟和冬候鸟，主要栖息于沿海海岸和近海岛屿，常全天在海上飞翔或伴随船只觅食，也群集于沿海渔场活动和觅食（王岐山 等, 2006）。

黑尾鸥虽是我国东南沿海常见鸟类物种，但国内外对其研究报道鲜少，其中我国对其的研究主要是早期围绕黑尾鸥繁殖生态学进行了简单的报道（张世伟等, 2000; 王黎 等, 1991）。由于黑尾鸥主要分布在东亚地区，国际上对其进行过研究的国家主要是韩国和日本，且对其的研究主要集中在黑尾鸥的繁殖行为，但研究实例较少（Mizota, 2009; Kazama et al., 2008; Lee et al., 2006）。因此，我们虽然知道黑尾鸥属于迁徙鸟类，但是对其迁徙规律的解析依然处于空白状态。同时，黑尾鸥属于中国 78 种海鸟（陈水华, 2010）之一，而目前，受到交通、费用和军事等客观因素的限制，鸟类学家对于我国海鸟的了解相对贫乏，尤其是对海岛上的海鸟的了解更是比较匮乏（刘云和姜国良, 2013），而海洋鸟类又多为迁徙鸟类（李湘涛, 1990）。因此，对黑尾鸥迁徙规律的研究，既是对黑尾鸥物种本身的研究探索，也是对中国海洋鸟类的研究探索。海洋鸟类的研究随着科技进步和社会发展障碍越来越小，而我国海洋鸟类研究存在多处空白，需要我们投入精力。

候鸟迁徙的研究也随着追踪技术的不断进步而越来越深入系统，但是在全球主要候鸟迁徙路线中，黑尾鸥的分布区——东亚地区的候鸟迁徙研究数据相对匮乏，而东亚地区却拥有着全球最大的候鸟群和数量最多的全球性受威胁鸟种（Yong et al., 2015），因此对黑尾鸥迁徙研究也是为东亚地区候鸟迁徙提供研究

数据。

黑尾鸥数量大且与人类生活接触频繁。野外调查发现,黑尾鸥经常追逐船只,捡食一些随船垃圾。与人类生活相互重叠,对黑尾鸥而言是一种潜在的威胁,例如,20世纪60年代后期,由于人为干扰主要是捡蛋是黑尾鸥数量锐减至20世纪90年代才慢慢恢复起来(顾辉清,1991),而且黑尾鸥主要以海洋上层鱼类为食(王岐山等,2006),而我国东南沿海海洋资源开发力度很大,对很多海洋鸟类的生存产生威胁(陈水华,2010)。虽然,目前黑尾鸥数量大,种群稳定,除捕食海洋生物外也可以人类丢弃的废物为食,暂无灭绝危险,但我们依然有必要深入系统地研究和了解,这不仅是对黑尾鸥单个物种保护的未雨绸缪,也是为其他已经存在灭绝风险的生活习性相似和亲缘关系较近的物种保护提供参考。

1.3 主要研究内容

研究黑尾鸥的迁徙路线、中途停歇地、越冬地、迁徙时间分配即黑尾鸥迁徙的时空模式和不同年份之间的迁徙策略的可重复性:

- (1) 为黑尾鸥佩戴GPS追踪信号发射器后,跟踪其完整的迁徙过程。
- (2) 黑尾鸥完整的迁徙路线、迁徙时间分配、迁徙距离、停歇情况。
- (3) 不同年份之间同一个体的迁徙路线、迁徙时间分配、迁徙距离、停歇地位置、越冬地位置。

1.4 研究目标

本研究的目标主要有以下两点:

- (1) 总结黑尾鸥的迁徙路线、中途停歇地和越冬地以及迁徙的时间分配规律。
- (2) 分析掌握黑尾鸥的迁徙策略和迁徙行为特点。

第 2 章 材料与方法

2.1 研究范围

将黑尾鸥的 GPS 追踪数据导入地图后，可以确定我们的研究范围集中在 $42^{\circ}\text{N} - 17^{\circ}\text{N}$ ， $112^{\circ}\text{E} - 130^{\circ}\text{E}$ 范围内，主要包括中国东部沿海地区、朝鲜和韩国的西部沿海地区以及菲律宾北部。同时，黑尾鸥经常活动及迁飞时经过的一些小型岛屿主要集中在中国辽宁省大连市形人坨子（繁殖地）附近、韩国西南沿海地区和杭州湾附近岛屿（详见图 2.1）。

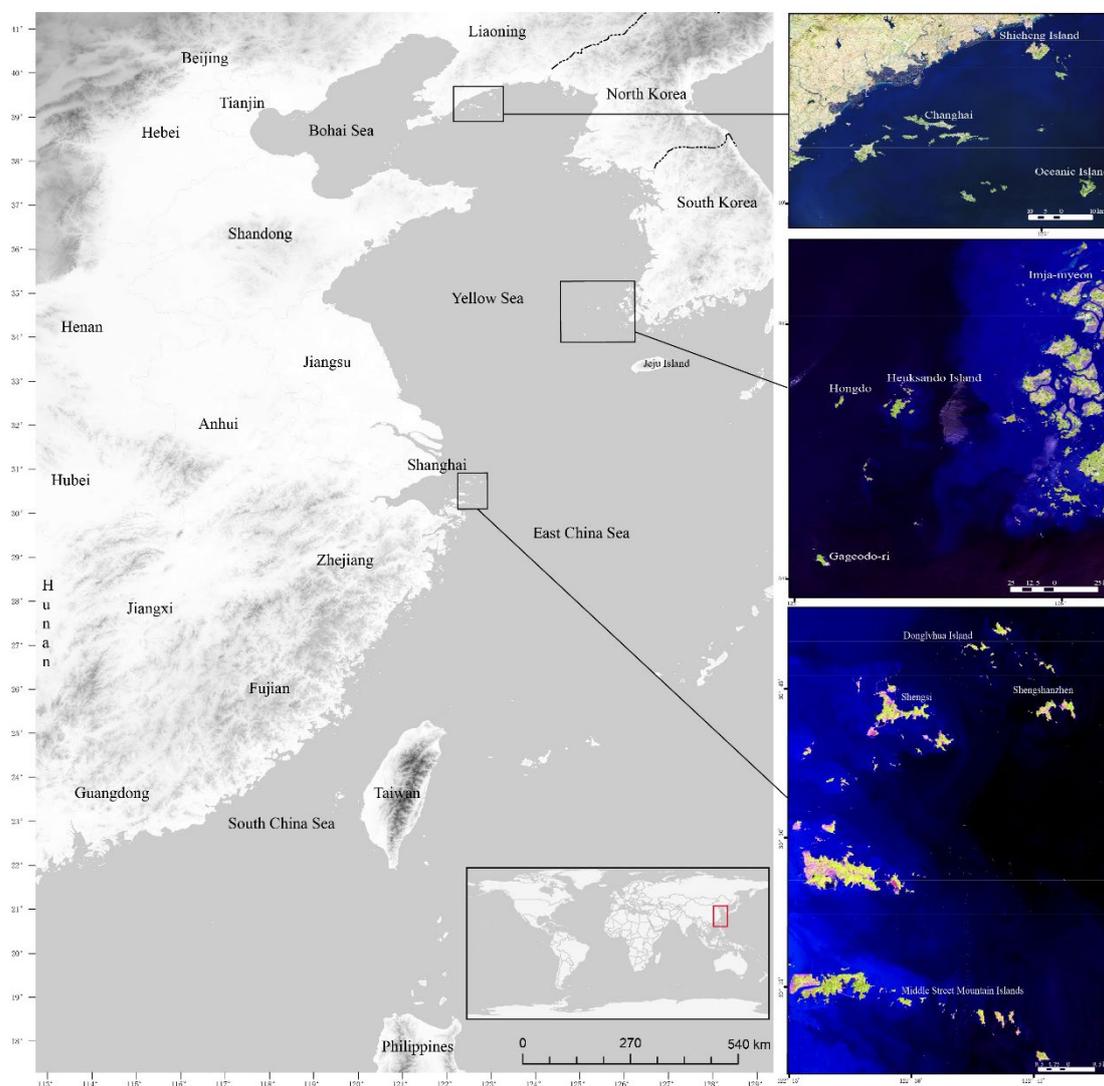


图 2.1 研究地区地形图及黑尾鸥经过的主要岛屿遥感影像图

Figure 2.1 Topographical map of the study area and remote sensing images of the main islands black-tailed gulls traveled

2.2 GPS 追踪方法

分别在 2017 年 6 月 13 日到 15 日和 2018 年 6 月 7 日到 11 日到黑尾鸥位于辽宁省大连市形人坨子的繁殖地捕获黑尾鸥个体并为其佩戴 GPS 追踪信号发射器（图 2.2）。主要采用绳套法进行捕捉，两次一共捕获 44 个个体。其中只有 30 个个体成功追踪半年以上且已经明确到达越冬地，因此我们只对这 30 个有效个体进行了分析研究。研究中共采用了 4 种型号的追踪器，038 号个体佩戴的追踪器重量为 17.5g；031 号和 032 号个体佩戴的追踪器重量为 17g；033 号、034 号、040 号、041 号、043 号和 044 号个体佩戴的追踪器重量为 9g；其余 21 个个体佩戴的追踪器重量为 12g（GPS 追踪信号发射器具体编号详见表 3.1）。GPS 追踪信号发射器的重量仅占被追踪的黑尾鸥体重（395g-650g，具体个体形态学数据详见附表一）的 2%-3.5%，并不会影响其正常活动（Higuchi et al., 1998；Kanai et al., 1997；Higuchi et al., 1996）。我们采用了背负式的 GPS 追踪信号发射器佩戴方法，即用由聚四氟乙烯缎带和尼龙线组成的背包背带将追踪器安装在黑尾鸥翅膀之间的背上，并将背带绕至胸前交叉再由腿前部绕至背后打结绑紧（Dwyer, 1972）。GPS 追踪信号发射器由太阳能蓄电，在电量充足情况下，1 小时到数小时返回一个 GPS 位点信息不等（体积小的追踪器位点间隔大于体积大的追踪器）。当黑尾鸥飞行至开阔海面时可能由于信号原因无法实时反馈，但追踪器具有一定存储记忆功能，会再稍后信号变好的时候再返回这些所有的信号。对于我们所获得的数据而言，位点间隔有 1 小时、2 小时、3 小时、6 小时和 12 小时，在后续分析中，在必要时我们进行了重采样处理（详见 2.3 节“追踪数据分析”）。

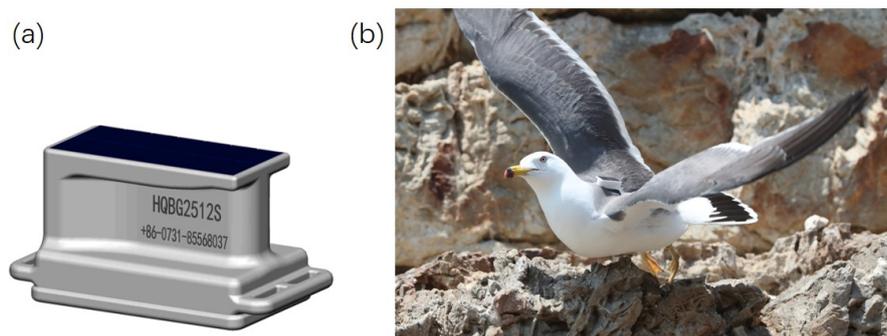


图 2.2 追踪器及黑尾鸥背负式佩戴追踪器示意图

Figure 2.2 Schematic diagram of Transmitter and Piggybacking

(a) 所使用的追踪器示意图，(b) 黑尾鸥佩戴追踪器后的状态。

(a) Transmitter we used, (b) Transmitter rested on the black-tailed gulls back .

2.3 追踪数据处理

获得追踪数据并在筛选出有效个体后,首先对这些个体的数据进行质量检查并删除无效数据,统计数据中不同时间间隔的位点的比例情况,以便于后续的重采样时间间隔的选择(详见 2.3 节“追踪数据分析”)。而后,将个体数据导入 ArcGIS 和谷歌地球中进行查看,初步了解黑尾鸥的迁徙距离等情况,并为接下来的数据分析提供参考。

2.4 追踪数据分析

我们将自追踪之日起到次年这一日定义为一个 **bird-year** (年周期),其中包括了一个完整的秋季迁徙和一个完整的春季迁徙。

首先通过对数据的观察和简单分析,尝试以黑尾鸥在非繁殖季距离繁殖地的最远距离为依据进行分组,计算并初步分组后,又对其进行了 ANOVA 统计检验,发现各组之间差异极显著($p=2.0E-19$),因此可认为这种分组方式合理(图 3.1)。以这五组最远距离所处的位置对其命名,分别为山东组(SD)、黄海组(YS)、杭州湾组(HZB)、浙江南部组(SZJ)和南海组(SCS)(图 3.1)。

然后,还需对每一个个体在一个 **bird-year** 的各个阶段进行划分和定义,这其中包括春秋两季迁徙的划分以及越冬地的定义等。为此我们设计了一种算法,通过 R 语言实现对不同停歇阶段的划分。该算法的核心是:如果所测试个体在一定时间内返回到一定范围内,则将这些位点归为同一阶段。通过对多个个体的测试,最终选择以下的参数配置: **timestamp=192h**, **buffer distance=15km**。自动划分后,还需进行手动矫正检验(该算法的主要 R 语言代码详见附录)。

将不同迁徙阶段划分出来后,则需要对其进行分类和定义。首先我们对黑尾鸥越冬地进行定义,将在冬季期间(12月到次年2月)在某地停留时间最长的阶段定义为黑尾鸥的越冬地。其次,我们发现大部分个体在繁殖地附近有一个到数个不同阶段,停留时间很长又距离繁殖地较近。由此,将这些阶段定义为繁殖后阶段(**post-breeding period**)。而后,将繁殖季节和这些阶段合并计算个体每一次离开繁殖小岛屿人坨子后到达的最大距离以及每一次离开的时间,将黑尾鸥在这期间最后一次离开的起始时间定义为繁殖后阶段开始的时间,并定义繁殖后阶段的活动范围需离形人坨子距离小于 220km。将越冬地和繁殖后阶段定义好后,对春秋两季的迁徙路线的划分也已完毕(图 2.3)。

因为采样频率不同以及缺失数据量多少均对迁徙年累计距离相关的统计分析有很大影响 (Shamoun et al., 2012; Mills et al., 2006; Ryan et al., 2004), 所以我们对所有个体进行了重采样。由于所获得的数据最长时间间隔为 12 小时, 且间隔 12 小时的位点占比较大, 便以 12 小时作为固定的时间间隔进行重采样。从第一个数据点开始重新采样, 搜索最接近 0 点或 12 点的 GPS 定位点, 然后迭代地重复这个过程。对一个 bird-year 内所有有效的连续的点之间的距离加和, 称之为总距离, 同时计算了每个个体有效点数占比 (个体实际数据点数/2*365), 并剔除有连续较长阶段缺失数据的个体, 最后通过计算总距离除以有效点数占比来对总距离进行修正, 从而得到修正后的总距离, 以此参数参与后续相关的统计分析。

对得到的与时空模式相关的参数均进行了统计学检验分析。首先是检测各项之间的相关性, 选择线性相关关系检测的统计学检测方法, 具体参数情况详见表 2.1。而后, 又通过 ANOVA 检验对时空模式相关参数在五个分组 (SD、YS、HZB、SZJ 和 SCS, 分组详见图 3.1) 之间的差异显著性进行检验 (表 2.1)。其中, 由于修正后总距离在各组都有数量较多个体缺失该数据, 因此无法在组间水平上进行差异性检验。最后, 用成对 T 检验对春秋两季迁徙的中途停歇地数量和时间长度进行差异性分析, 这其中包括所有个体水平和五个分组的组水平检验 (表 2.1)。

表 2.1 进行统计检验的参数、方法、目的及检验水平

Table 2.1 The parameters, methods, purpose and test level of statistical test

参数		统计检验方法	统计检验目的	检验水平
距离繁殖地最远距离	修正后年总距离 停歇位点数量 秋季迁徙中途停歇地数量 春季迁徙中途停歇地数量 繁殖后阶段的开始时间 秋季迁徙开始时间 (繁殖后阶段结束时间) 秋季迁徙结束时间 (到达越冬地时间) 春季迁徙开始时间 (离开越冬地时间) 春季迁徙结束时间 (次年返回繁殖地时间) 繁殖后阶段时间长度 秋季迁徙时间长度 春季迁徙时间长度	线性相关关系检测	相关性	个体
繁殖后阶段开始时间	秋季迁徙开始时间 (繁殖后阶段结束时间)	线性相关关系检测	相关性	个体
秋季迁徙开始时间 (繁殖后阶段结束时间)	秋季迁徙结束时间 (到达越冬地时间)			
春季迁徙开始时间 (离开越冬地时间)	春季迁徙结束时间 (次年返回繁殖地时间)			
停歇位点数量 秋季迁徙中途停歇地数量 春季迁徙中途停歇地数量 繁殖后阶段开始时间 繁殖后阶段时间长度 秋季迁徙开始时间 (繁殖后阶段结束时间) 秋季迁徙结束时间 (到达越冬地时间) 春季迁徙开始时间 (离开越冬地时间) 春季迁徙结束时间 (次年返回繁殖地时间) 秋季迁徙时间长度 春季迁徙时间长度		ANOVA 检验	差异显著性	组间
秋季迁徙中途停歇地数量	春季迁徙中途停歇地数量	成对 T 检验	差异显著性	个体、组内
秋季迁徙时间长度	春季迁徙时间长度			

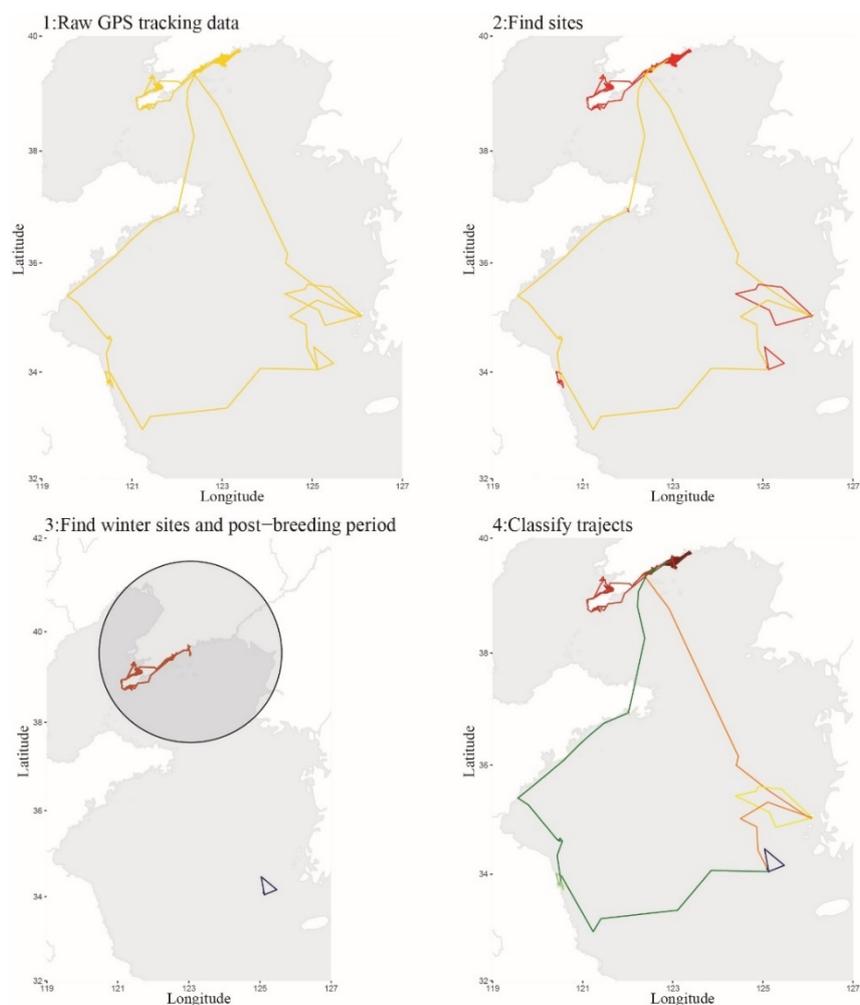


图 2.3 以 002_2018 号黑尾鸥为例示意 GPS 数据划分为各迁徙阶段的方法

Figure 2.3 Illustration of the classification of GPS data into trajectories for one bird-year of data of black-tailed gulls (002_2018)

panel 1 显示的是原始数据; panel 2 中红色表示停歇阶段; panel 3 中橙红色表示繁殖后阶段, 灰色圆形阴影表示以繁殖地形人坨子为圆心 220km 的范围, 即繁殖后阶段的范围 (另请参阅图 3.2), 蓝色表示越冬地; panel 4 中暗红色表示繁殖阶段, 橙红色表示繁殖后阶段, 暗桔色为秋季迁徙阶段, 黄色表示秋季迁徙中途停歇阶段, 蓝色表示越冬阶段, 森林绿色表示春季迁徙阶段, 浅绿色表示春季迁徙中途停歇阶段。

Panel 1 show the raw data. Panel 2, different sites are indicated in red. Panel 3, the post-breeding period is indicated in orange red, the grey circular shadow show a 220km range taking the breeding area as the center of the circle, which is the range of post-breeding period(see also Fig 3.2), and the wintering site is indicated in blue. Panel 4, breeding trajectories are indicated in dark red, post-breeding trajectories are indicated in orange red, autumn migration trajectories are indicated in dark orange, autumn stopover trajectories are indicated in yellow, winter trajectories are indicated in blue, spring migration trajectories are indicated in forest green and spring stopover trajectories are indicated in light green.

第3章 结果

3.1 黑尾鸥迁徙的空间模式

我们一共获得了 30 个有效个体，其中 8 个个体具有两年的追踪数据，所以一共获得 38 个 bird-year。其中，010 号个体两年都没有迁徙。其余 36 个 bird-year 根据非繁殖季节距离繁殖地最远距离分成了五组：山东组 (SD)，有 6 个 bird-year；黄海组 (YS)，有 5 个 bird-year；杭州湾组 (HZB)，有 13 个 bird-year；浙江南部组 (SZJ)，有 6 个 bird-year；南海组 (SCS)，有 6 个 bird-year（图 3.1，图 3.3-图 3.8，图 3.11，图 3.12）。其中的山东组最远距离最小，接下来依次是黄海组、杭州湾组、浙江南部组和南海组。在这 36 个 bird-year 中，32 个 bird-year 完成迁徙并于次年成功返回位于辽宁省大连市形人坨子的繁殖地；而有 4 个 bird-year (005_2017、006_2018、008_2017 和 015_2017) 的追踪信号在越冬地或春季迁徙途中停止（具体日期详见表 3.1）。对于 7 个具有两年迁徙数据的个体，我们选择其第一年的追踪数据进行不同组别之间的分析讨论，同时对同一个体不同年份之间迁徙的可重复性也进行了单独的分析讨论（详见 3.3 节“黑尾鸥迁徙的年际间可重复性”）。

在黑尾鸥开始秋季迁徙之前，几乎所有的个体都在离繁殖地形人坨子小于 220 千米的范围内停留 100 天以上（图 3.2，图 3.3-图 3.8，图 3.11，图 3.12，表 3.3），即我们所定义的繁殖后阶段。这一阶段的离开繁殖地时间长度明显长于黑尾鸥在繁殖季节的觅食活动，但在最大离开繁殖地距离上并非所有个体在这两个阶段都有显著差异（图 3.2），同时，累积距离在这一阶段的增长速率明显低于其他各阶段（图 3.10，图 3.14）。黑尾鸥常在水面上或沿着海岸迁飞（图 3.3-图 3.8，图 3.11，图 3.12），它们沿着海岸迁飞有时是为了方便到达海岸附近的中途停歇地或越冬地，而有接近半数的黑尾鸥迁徙中途停歇地是完全在海中的，043 号个体甚至在海中越冬（图 3.3-图 3.8，图 3.11，图 3.12，表 3.1）。

各组距离繁殖地最远距离分别为 $261 \pm 15\text{km}$ (SD; mean \pm SD)、 $706 \pm 115\text{km}$ (YS)、 $1050 \pm 53\text{km}$ (HZB)、 $1288 \pm 58\text{km}$ (SZJ)、 $1946 \pm 294\text{km}$ (SCS)。在所有 bird-year 中，最小的距繁殖地最远距离是 243km (SD)，最大的是 2405km (SCS)（表 3.2）。在个体水平上，修正后的总距离和非繁殖季节距繁殖地最远距离之间具有明显的正相关关系 ($R^2 = 0.592$, $P = 0.0001$, $n = 20$)。这种相关关系也同样适

用于停歇地数量、秋季迁徙中途停歇地数量和春季迁徙中途停歇地数量与非繁殖季节距繁殖地最远距离之间 ($R^2 = 0.490$, $P = 0.00001$, $n = 31$; $R^2 = 0.238$, $P = 0.003$, $n = 35$; $R^2 = 0.357$, $P = 0.0005$, $n = 30$)。在组间水平, 由于修正后的总距离缺失较多无法进行统计检验 (表 3.2), 而停歇地数量和秋季迁徙中途停歇地数量在不同组之间具有显著差异 (anova: $p = 0.01$, $p = 0.0002$), 但是春季迁徙中途停歇地数量未显示出组间差异 (anova: $p = 0.30$)。此外, 在个体水平上, 秋季迁徙中途停歇地数量有多于春季迁徙中途停歇地数量的趋势 (1.3 vs 0.6; pairwise t-test: $t_{12} = 2.05$, $p = 0.04$), 但是在组间水平上, 只有 SZJ 组的秋季迁徙中途停歇地数量稍多于春季迁徙中途停歇地数量 (3 vs 1; pairwise t-test: $t_{12} = 2.78$, $p = 0.02$)。

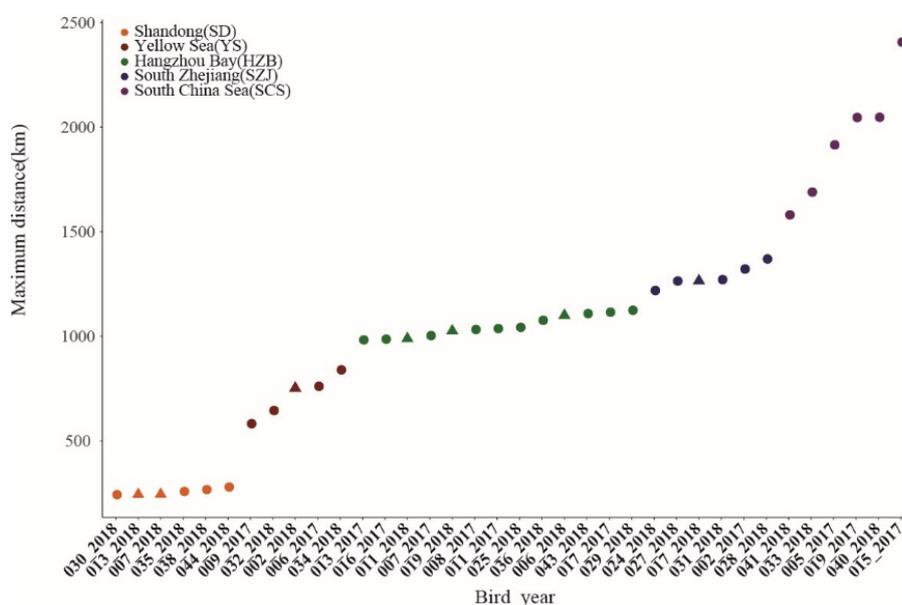


图 3.1 距离繁殖地最远距离

Figure 3.1 Maximum distance from breeding area

橙色表示山东组 (SD), 红色表示黄海组 (YS), 绿色表示杭州湾组 (HZB), 蓝色表示浙江南部组 (SZJ), 紫色表示南海组 (SCS)。对于有两年追踪数据的个体, 第一个 bird-year 用点表示, 第二个 bird-year 用三角形表示。

Shandong (SD) is indicated in orange, Yellow Sea (YS) is indicated in red, Hangzhou Bay (HZB) is indicated in green, South Zhejiang (SZJ) is indicated in blue, South China Sea (SCS) is indicated in purple. The birds from the first tracking year are indicated as circles and from the second tracking year are indicated as triangles.

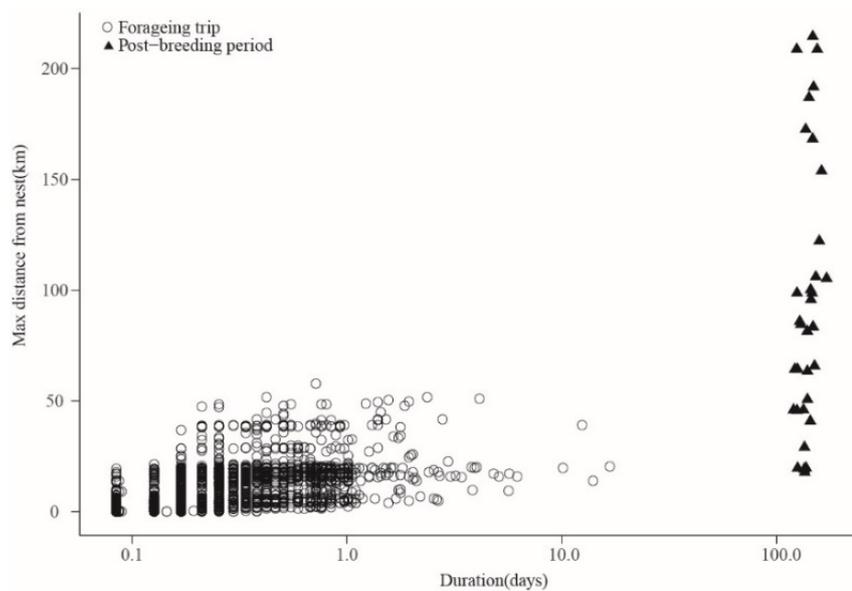


图 3.2 繁殖季节觅食活动和繁殖后阶段离巢最大距离和离巢时间

Figure 3.2 Duration and distance from the nest for foraging trips in breeding season and post-breeding period

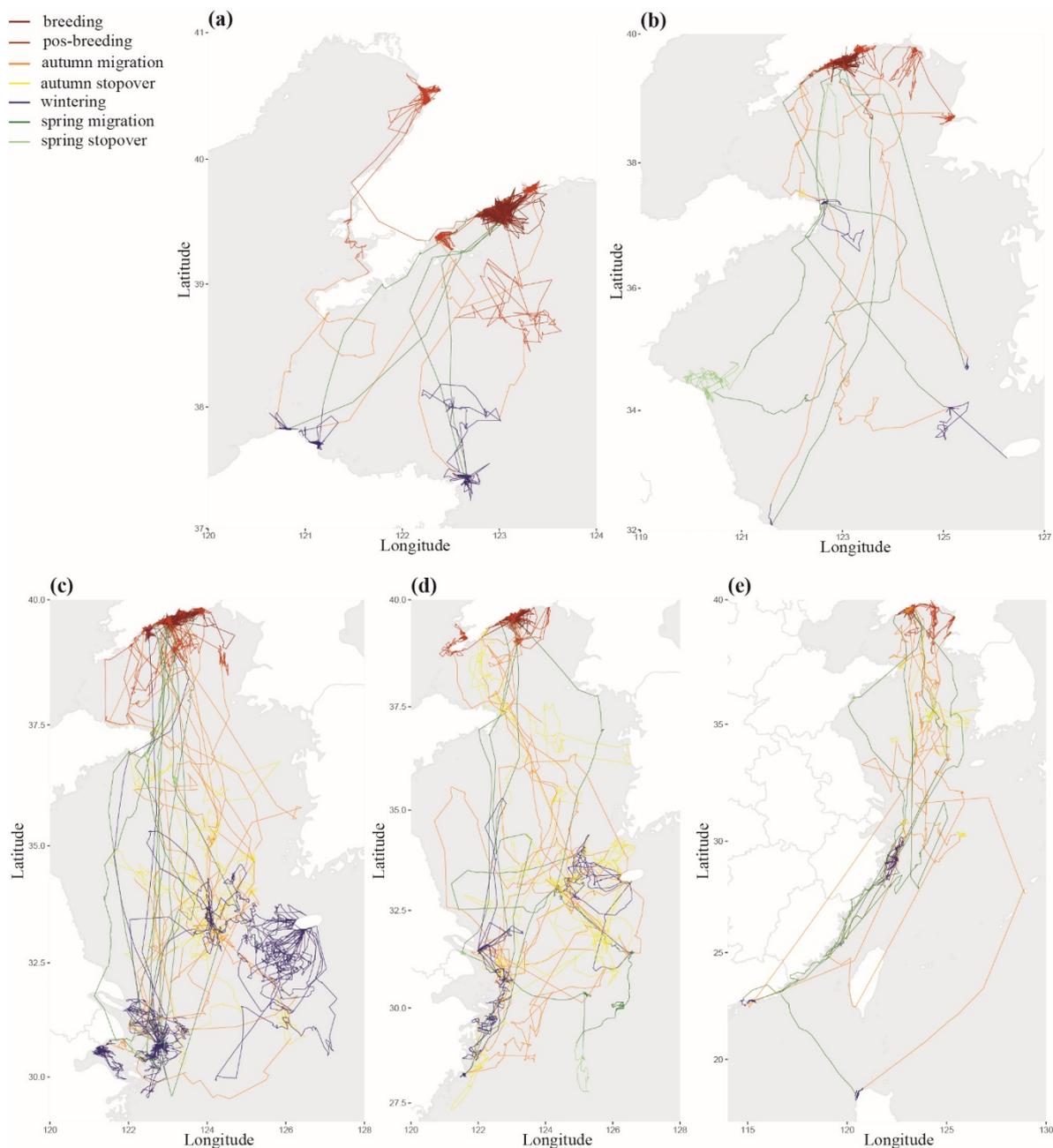


图 3.3 各组各阶段迁徙路线图

Figure 3.3 Migration trajectories of black-tailed gulls from the first tracking year per group

(a) 山东 (SD), (b) 黄海 (YS), (c) 杭州湾 (HZB), (d) 浙江南部 (SZJ), (e) 南海 (SCS)。繁殖阶段为暗红色, 繁殖后阶段为橙红色, 秋季迁徙阶段为暗桔色, 秋季迁徙中途停歇阶段为黄色, 越冬阶段为蓝色, 春季迁徙阶段为森林绿色, 春季迁徙中途停歇阶段为浅绿色。

(a) Shandong (SD), (b) Yellow Sea (YS), (c) Hangzhou Bay (HZB), (d) South Zhejiang (SZJ), (e) South China Sea (SCS). We distinguished between breeding season (dark red), post-breeding period (orange red), autumn migration (dark orange), autumn stopovers (yellow), wintering site (blue), spring migration (forest green), and spring stopovers (light green).

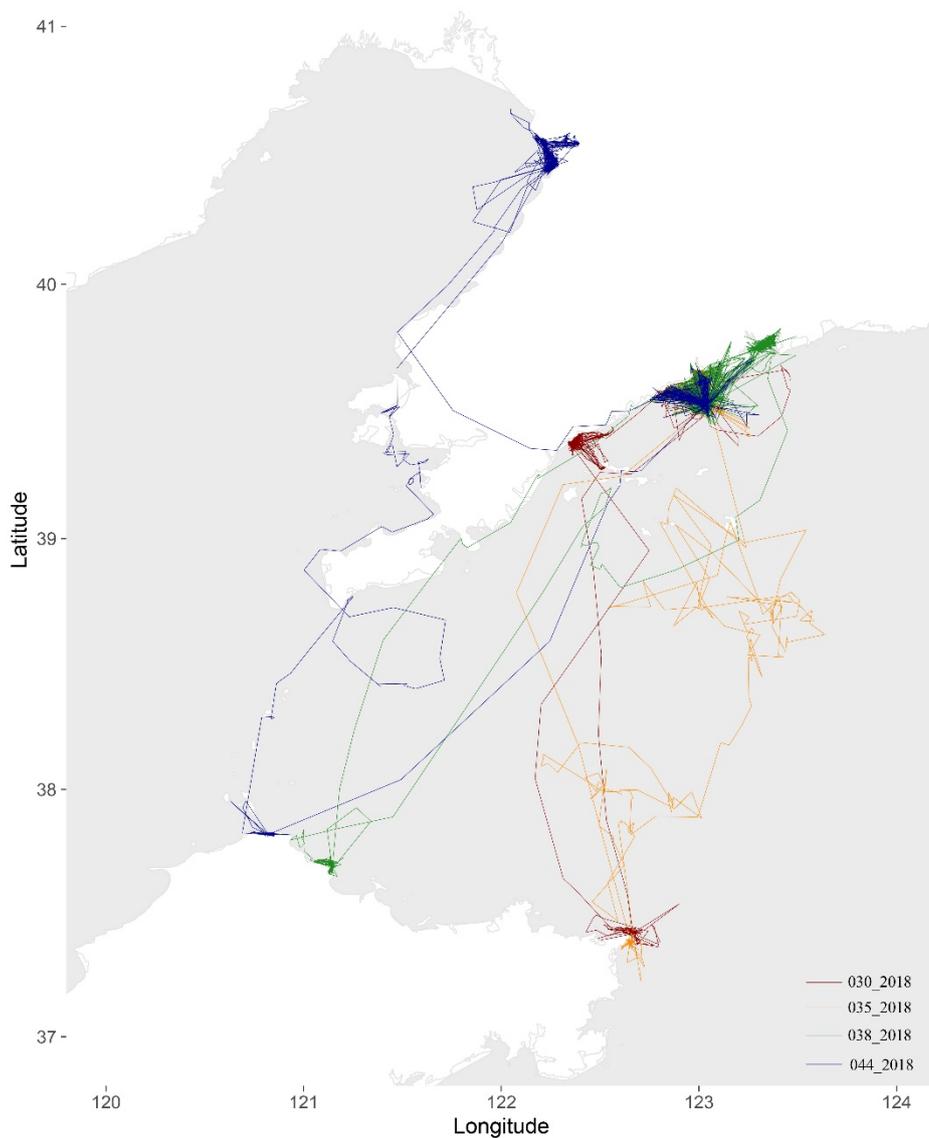


图 3.4 山东组迁徙路线图

Figure 3.4 Migration routes of black-tailed gulls in Shandong group from the first tracking year

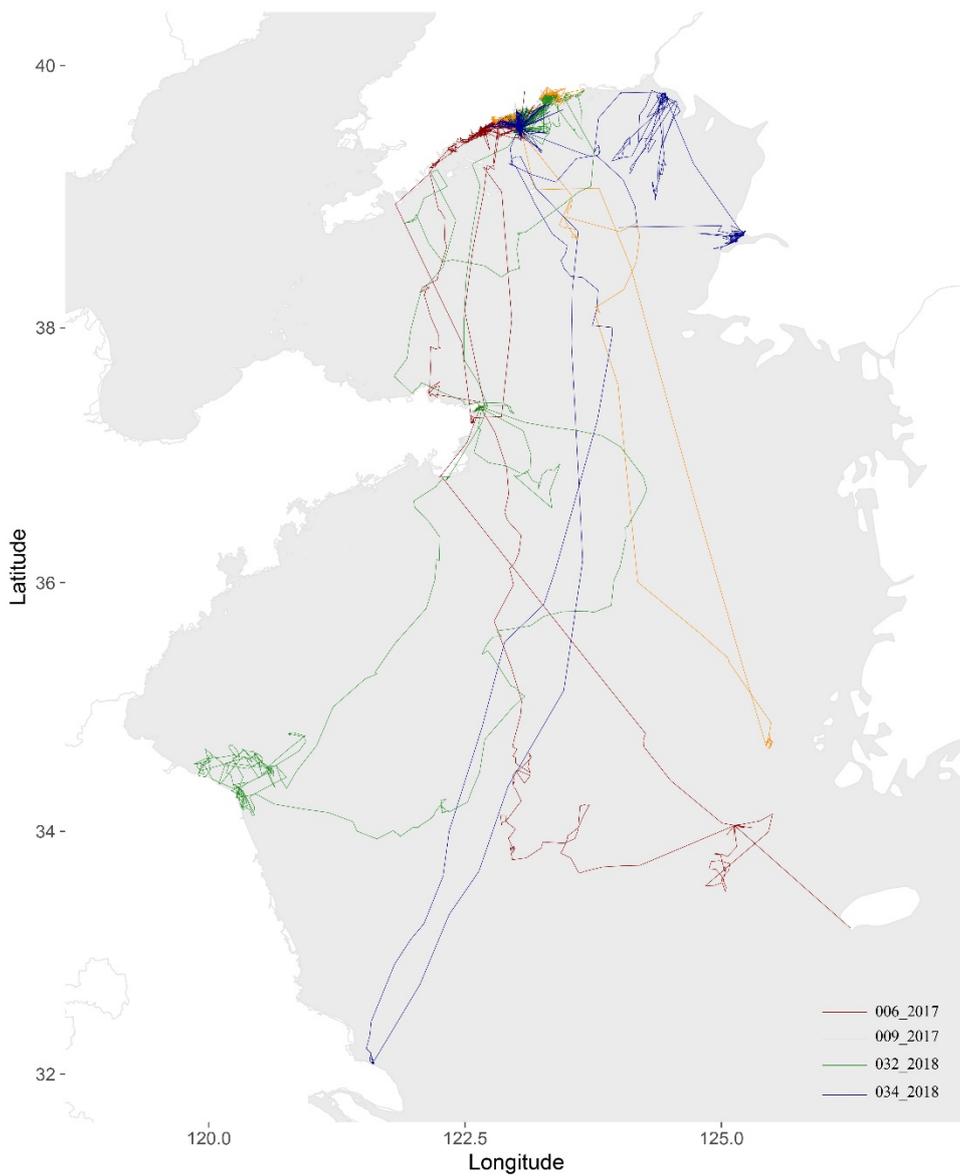


图 3.5 黄海组迁徙路线图

Figure 3.5 Migration routes of black-tailed gulls in Yellow Sea group from the first tracking year

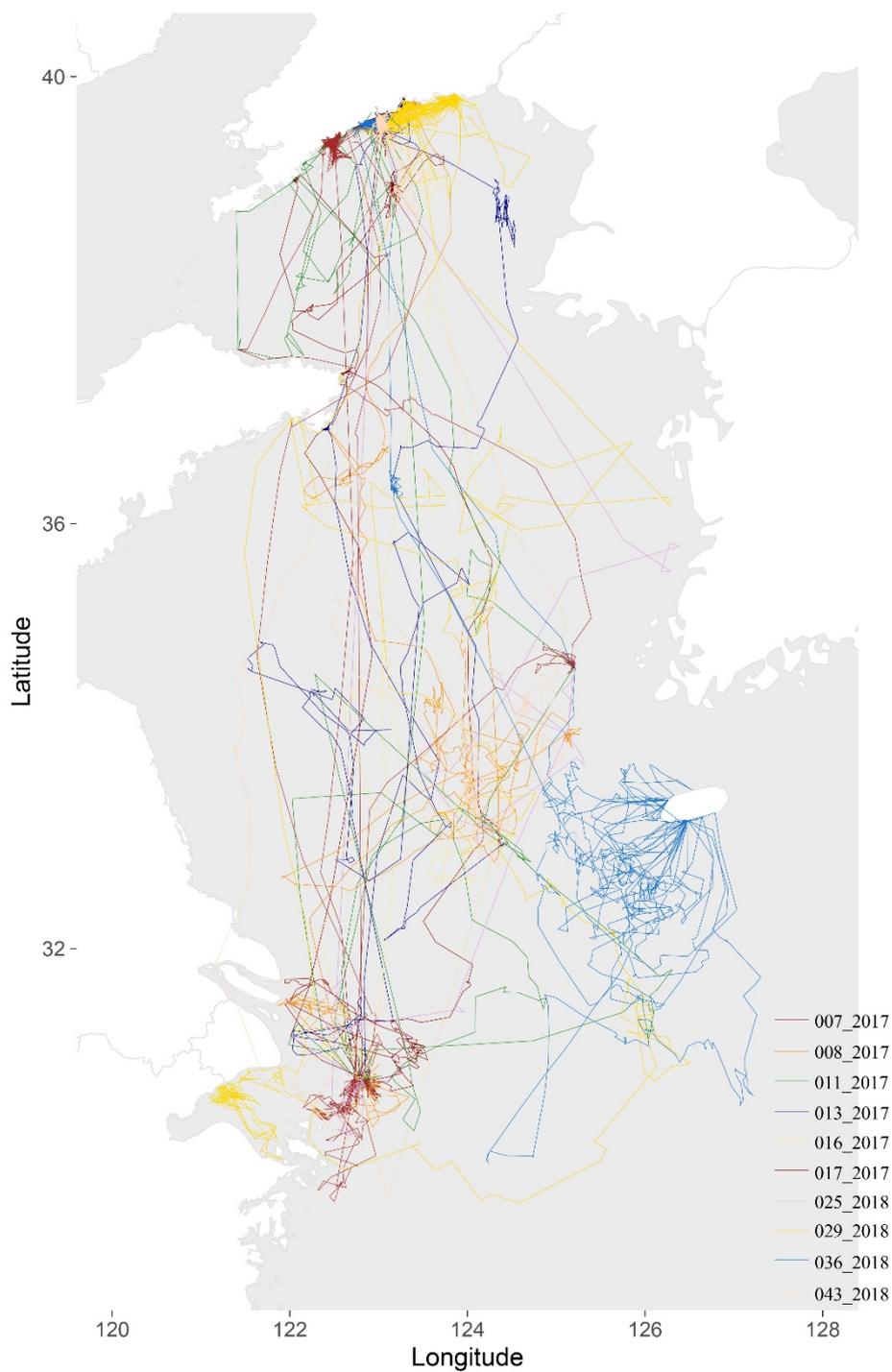


图 3.6 杭州湾组迁徙路线图

Figure 3.6 Migration routes of black-tailed gulls in Hangzhou Bay group from the first tracking year

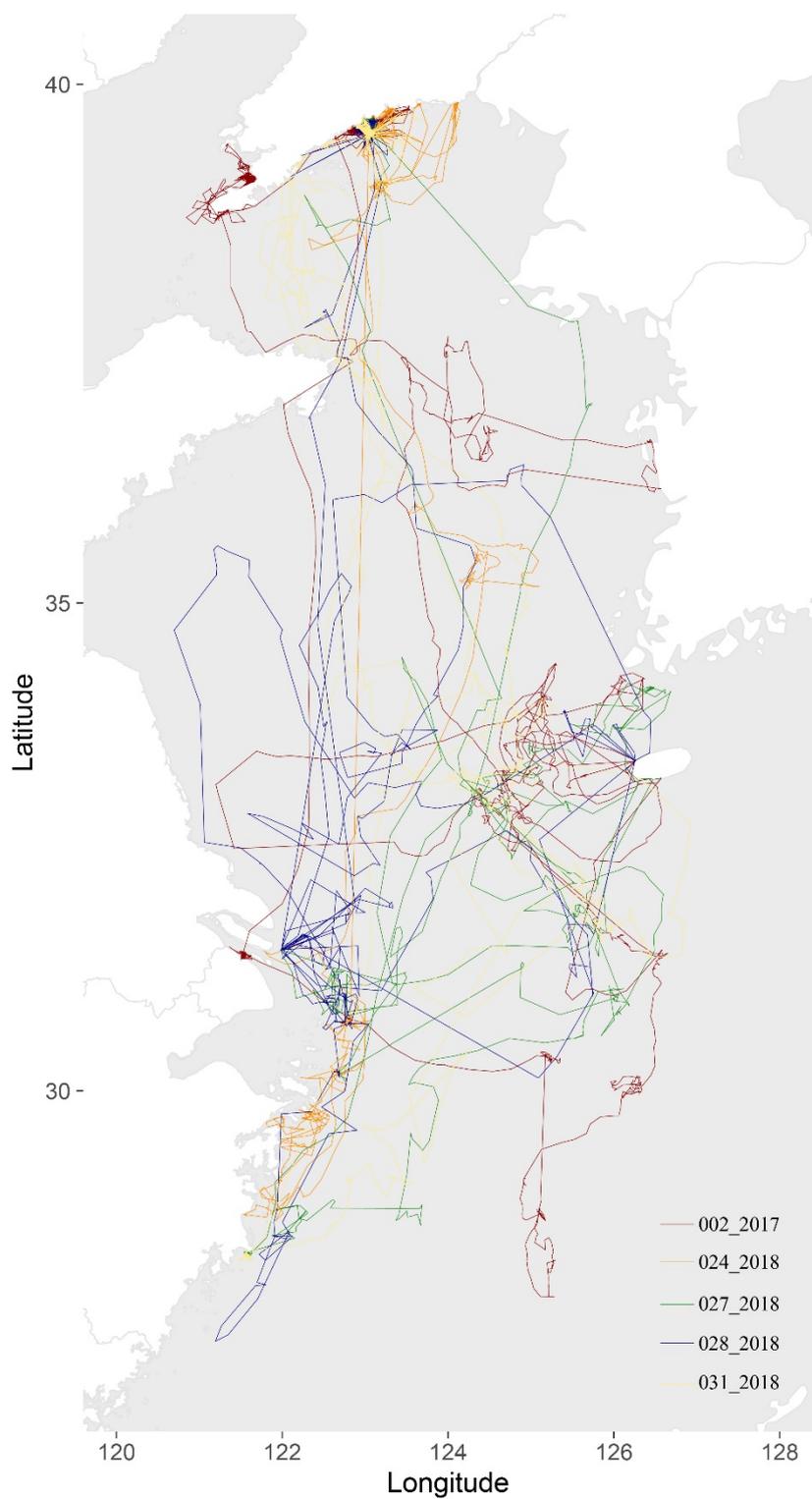


图 3.7 浙江南部组迁徙路线图

Figure 3.7 Migration routes of black-tailed gulls in South Zhejiang group from the first tracking year

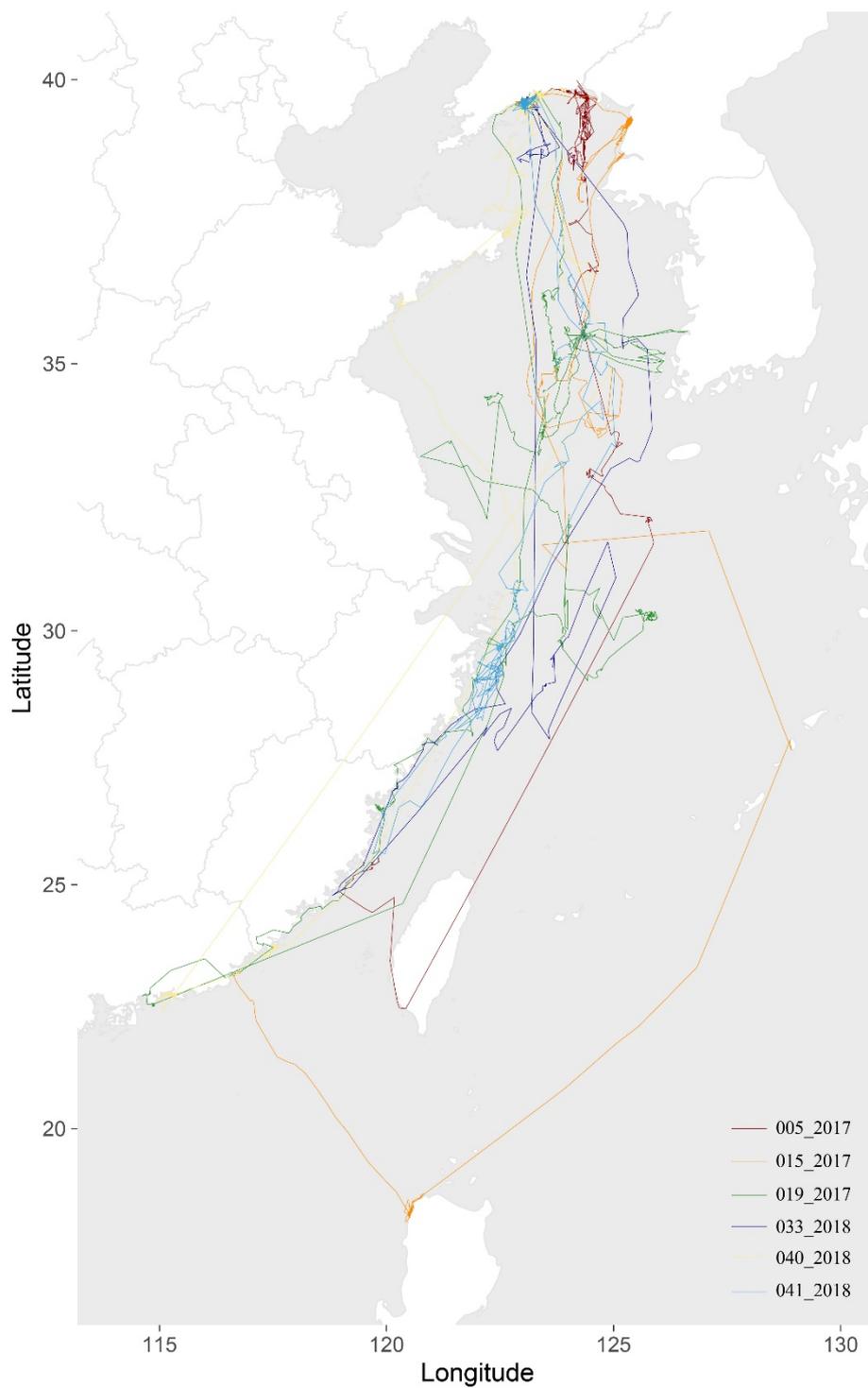


图 3.8 南海组迁徙路线图

Figure 3.8 Migration routes of black-tailed gulls in South China Sea group from the first tracking year

表 3.1 关于 GPS 追踪信号发射器和一些黑尾鸥迁徙空间方面的信息

Table 3.1 Details on the transmitters, tracking and some spatial aspects

组	Bird_year	追踪器编号	追踪停止日期	追踪起始日期	停歇阶段数量	越冬地	秋季迁徙中途停歇地(天数)	春季迁徙中途停歇地(天数)
-	010_2017	CASIZL45	14-06-2018	14-06-2017	-	-	-	-
-	010_2018	CASIZL45	14-06-2019	14-06-2018	-	-	-	-
SD	030_2018	HQP371	07-03-2019	08-06-2018	3	中国山东省成山镇	-	-
	013_2018	CASIZL51	19-05-2019	14-06-2018	4	中国山东省成山镇	-	-
	007_2018	CASIZL44	16-03-2019	13-06-2018	2	中国山东省成山镇	-	-
	035_2018	HQP344	16-05-2019	10-06-2018	4	中国山东省成山镇	-	-
	038_2018	CASIZL119	11-06-2019	12-06-2018	2	中国山东省葫芦山	-	-
	044_2018	CASIZL131	10-06-2019	11-06-2018	4	中国山东省蓬莱	-	-
YS	009_2017	CASIZL47	06-03-2018	13-06-2017	3	韩国黑山岛	-	-
	032_2018	CASIZL121	08-03-2019	10-06-2018	3	中国山东省成山镇	-	中国江苏省滨海县(12)
	002_2018	CASIZL39	13-06-2019	13-06-2018	7	韩国黑山岛	韩国 Imja-myeon(12)	中国江苏省射阳县(14)
	006_2017	CASIZL43	13-06-2018	13-06-2017	4	日向礁	中国山东省羊龙湾(11)	中国山东省草岛寨(31)
	034_2018	CASIZL130	10-06-2019	11-06-2018	4	中国江苏吕四渔港	-	-
HZB	013_2017	CASIZL51	14-06-2018	14-06-2017	6	中国浙江省嵊山镇	东海(6) 东海(8)	中国山东省石岛镇(14)
	016_2017	CASIZL53	14-06-2018	14-06-2017	3	中国浙江省嵊山镇	东海(5)	-
	011_2018	CASIZL49	14-06-2019	15-06-2018	5	中国浙江省嵊山镇	-	-
	007_2017	CASIZL44	13-06-2018	14-06-2017	6	中国浙江省嵊山镇	中国山东省成山镇(29)	中国山东省石岛镇(17)
	019_2018	CASIZL56	18-05-2019	14-06-2018	7	中国浙江省嵊山镇	黄海(14) 东海(5)	-
	008_2017	CASIZL46	09-02-2018	13-06-2017	?	中国浙江省嵊山镇	黄海(5) 日向礁(32)	无数据

表 3.1 关于 GPS 追踪信号发射器和一些黑尾鸥迁徙空间方面的信息 (续表)

Table 3.1 Details on the transmitters, tracking and some spatial aspects (continued)

组	Bird_year	追踪器编号	追踪停止日期	追踪起始日期	停歇阶段数量	越冬地	秋季迁徙中途停歇地(天数)	春季迁徙中途停歇地(天数)
HZB	011_2017	CASIZL49	14-06-2018	15-06-2017	6	中国浙江省嵊山镇	黄海(4) 东海(9)	-
	025_2018	HQP366	12-04-2019	07-06-2018	4	中国浙江省嵊山镇	日向礁(15)	无数据
	036_2018	HQP346	09-06-2019	10-06-2018	3	韩国济州岛	-	黄海(5)
	006_2018	CASIZL43	10-02-2019	13-06-2018	?	韩国济州岛	黄海(7) 韩国黑山岛(14)	无数据
	043_2018	CASIZL129	04-05-2019	13-06-2018	4	黄海(日向礁附近)	-	杭州湾(22) 中国浙江省嵊山镇附近(4)
	017_2017	CASIZL54	14-06-2018	14-06-2017	5	中国浙江省嵊山镇	韩国 Hongdo 岛(9)	-
	029_2018	HQP373	07-06-2019	08-06-2018	7	杭州湾	黄海(11) 中国山东省长会口嘴(5) 东海(7)	-
SZJ	024_2018	HQP361	10-03-2019	08-06-2018	5	中国浙江省舟山群岛	黄海(6)	无数据
	027_2018	HQP369	17-03-2019	08-06-2018	7	中国浙江省箬山	韩国 Bogil-myeon(11) 杭州湾(17) 日向礁附近(7) 济州岛附近(22) 中国浙江省头门岛附近(4)	-
	017_2018	CASIZL54	06-06-2019	14-06-2018	4	中国浙江省箬山	中国山东省石岛镇(5)	-
	031_2018	CASIZL117	08-05-2019	08-06-2018	6	中国浙江省箬山	渤海海峡东侧(16) 黄海(11) 上海和济州岛之间(15) 黄海(5)	-

表 3.1 关于 GPS 追踪信号发射器和一些黑尾鸥迁徙空间方面的信息 (续表)

Table 3.1 Details on the transmitters, tracking and some spatial aspects (continued)

组	Bird_year	追踪器编号	追踪停止日期	追踪起始日期	停歇阶段数量	越冬地	秋季迁徙中途停歇地 (天数)	春季迁徙中途停歇地 (天数)
SZJ	002_2017	CASIZL39	13-06-2018	13-06-2017	10	济州岛 & 日向礁	韩国 Chungnam(11) 日向礁(6)	中国上海宝山区(21) 东海(10)
	028_2018	HQP372	07-06-2019	08-06-2018	6	中国浙江省嵊山镇	韩国 Jodo-myeon(6) 黄海(6) 济州岛附近 (6) 中国浙江省沿岸(9) 东海(7)	-
SCS	041_2018	CASIZL127	11-06-2019	11-06-2018	6	中国浙江省舟山	黄海(11) 中国浙江省嵊山镇(16)	中国福建省龙潭镇(21) 中国浙江省石塘镇(6)
	033_2018	CASIZL123	10-06-2019	11-06-2018	?	无数据	无数据	中国福建省福清(8) 中国浙江省龙湾(6)
	005_2017	CASIZL42	11-02-2018	13-06-2017	?	中国福建省平潭	-	无数据
	019_2017	CASIZL56	14-06-2018	14-06-2017	10	中国广东省惠东	韩国西南沿海(16) 黄海(3) 东海(10)	中国广东前江(15) 中国福建省平礁(3)
	040_2018	CASIZL125	11-06-2019	11-06-2018	7	中国广东省红海湾	中国山东省成山镇(35)	中国福建省下埔村(6) 中国山东省胶州湾(6)
	015_2017	CASIZL48	05-02-2018	14-06-2017	?	菲律宾北部	日向礁(12) 黄海(8)	中国广东陈厝坑(?)

表注: 个体依据各组及距离繁殖地最远距离进行排序(SD: 山东, YS: 黄海, HZB: 杭州湾, SZJ: 浙江南部, SCS: 南海)。010 号个体两年均未迁徙。

Table notes: Birds were ranked by group and maximum distance (SD: Shandong, YS: Yellow Sea, HZB: Hangzhou Bay, SZJ: South Zhejiang, and SCS: South China Sea). Individual 010 did not migrate for the two tracking years.

表 3.2 黑尾鸥的迁徙距离

Table 3.2 Distances of black-tailed gull's migration

组	Bird_year	最远距离 (km)	最远距离处 纬度	最远距离处 经度	总距离 (km)	比例	修正后总距离 (km)
SD	030_2018	243	37.39	122.49	2977	-	-
	013_2018	244	37.41	122.32	3358	0.78	4293
	007_2018	245	37.35	122.60	3153	-	-
	035_2018	258	37.23	122.71	5457	0.92	5911
	038_2018	267	37.72	121.04	4425	1.00	4425
	044_2018	279	37.83	120.69	4764	0.99	4790
YS	009_2017	582	34.67	125.46	3550	-	-
	032_2018	645	34.13	120.43	6513	-	-
	002_2018	753	32.93	121.23	6767	0.98	6890
	006_2017	760	33.21	126.26	5238	0.95	5486
	034_2018	839	32.08	121.61	5541	0.99	5572
HZB	013_2017	982	30.71	122.82	8122	0.98	8269
	016_2017	986	30.67	122.85	6121	1.00	6147
	011_2018	989	30.65	122.54	5442	-	-
	007_2017	1003	30.52	122.96	6520	1.00	6520
	019_2018	1026	30.31	122.77	5691	0.91	6248
	008_2017	1032	30.26	122.93	7325	-	-
	011_2017	1036	30.23	123.40	9139	0.98	9317
	025_2018	1042	30.17	122.68	6161	-	-
	036_2018	1076	29.91	124.23	10463	-	-
	006_2018	1100	29.66	122.40	6404	-	-
	043_2018	1108	29.57	123.11	7465	0.86	8705
	017_2017	1114	29.53	122.50	9201	1.00	9214
029_2018	1124	29.51	124.58	11988	0.99	12138	
SZJ	024_2018	1218	28.62	121.92	7166	-	-
	027_2018	1263	28.24	121.59	10101	-	-
	017_2018	1265	28.23	121.56	7355	0.93	7919
	031_2018	1270	28.19	121.46	10906	0.84	13052
	002_2017	1321	27.81	125.28	11966	0.98	12166
	028_2018	1369	27.33	121.19	13504	0.98	13749
SCS	041_2018	1580	25.62	119.70	9537	0.99	9643
	033_2018	1689	24.78	118.81	8694	-	-
	005_2017	1914	22.48	120.42	6686	-	-
	019_2017	2045	22.53	114.84	11214	0.98	11449
	040_2018	2046	22.45	115.06	13016	-	-
	015_2017	2405	18.04	120.44	8462	-	-

表注：最远距离是距离繁殖地最大的距离；总距离是在一个 bird-year 中所有两点间距离总和；比例是实际点数占比（实际点数/2*365）；修正后总距离=总距离/比例，我们只对无较长时间连续缺失数据的个体计算修正后距离。

Table notes: Maximum distance is the maximum great circle (orthodromic) distance between the breeding colony and a position in the non-breeding season. Total distance is the sum of all point-to-

point distances (the great circle distance) in a given bird-year. Proportion is the proportion of points with measurements (points/2*365). Corrected total distance= total distance/proportion. We only corrected the total distance for the individuals without big gap in tracking data.

3.2 黑尾鸥迁徙的时间模式

黑尾鸥开始繁殖后阶段的日期并不集中（6月22日到8月7日，表3.3），到达越冬地日期（12月1日到次年2月16日）和离开越冬地开始春季迁徙的日期（1月24日到4月1日）则显得更加分散（表3.3，图3.9，图3.13），而开始秋季迁徙和次年返回繁殖地的日期的分散程度则有所降低（11月18日到次年1月8日，2月15日到4月6日；表3.3，图3.9，图3.13）。在个体水平上，只有春季迁徙的起始时间和返回繁殖地的时间之间有显著相关性（ $R^2 = 0.292$, $P = 0.002$, $n = 29$ ）。早进入繁殖后阶段的个体没有更早开始秋季迁徙的趋势，同时较晚到达越冬地的个体也不是因为开始秋季迁徙更晚。此外，他们也不会因为早到越冬地而更早开始春季迁徙（全部相关性检验的 p 值大于 0.05）。组间水平上，只有到达越冬地和返回繁殖地的时间在组间有显著差异（anova: $p = 0.005$, $p = 0.005$ ），而各组开始繁殖后阶段、开始秋季迁徙和开始春季迁徙的时间都没有显著差异（anova: p 值均大于 0.05）。

离开繁殖地越远的个体到达越冬地的时间越晚，同时次年返回繁殖地的时间也越晚（ $R^2 = 0.352$, $P = 0.0002$, $n = 35$; $R^2 = 0.469$, $P = 0.0003$, $n = 30$; 图3.9）。但是，繁殖后阶段的起止时间和春季迁徙开始的时间与黑尾鸥离开繁殖地的最远距离之间没有相关性。也就是说，迁飞更远的个体不会更早开始其繁殖后阶段也不会更早开始秋季迁徙。同时，他们也不会更早开始春季迁徙（全部相关性检验的 p 值大于 0.05）。此外，通过对累积距离随时间变化的分析中，我们观察到了同组个体间存在相似的模式（图3.10）。

在秋季迁徙过程中，超过三分之一的黑尾鸥没有中途停歇（13/35，图3.9，图3.13）。类似的，在春季迁徙的过程中，超过半数的黑尾鸥没有中途停歇（18/32，图3.9，图3.13）。同时，无论是迁徙中途停歇地的数量还是停留的时间长度都存在很大的个体差异（图3.9，图3.13）。在个体水平上，秋季迁徙相较于春季迁徙花费了稍长的时间（25天 vs 12天，表3.2; pairwise t-test: $t_{12} = 2.05$, $p = 0.02$ ），但是却未在五组内检测出二者有显著差异（pairwise t-test: p 值均大于 0.05）。迁

飞更远的个体花费了更长的时间在春秋两季的迁徙上 ($R^2 = 0.417$, $P=0.00003$, $n=35$; $R^2=0.258$, $P=0.005$, $n=29$; 图 3.4)。在组间水平上, 各组在秋季迁徙的时间花费上存在显著的差异 (anova: $p=0.0002$), 然而在春季迁徙的时间花费上则没有差异 (anova: $p=0.022$)。对于繁殖后阶段的时间长度而言, 在各组之间没有差异 (anova: $p=0.20$), 同时其与距繁殖地最远距离之间也没有相关性 ($R^2 = 0.017$, $P=0.47$, $n=34$)。

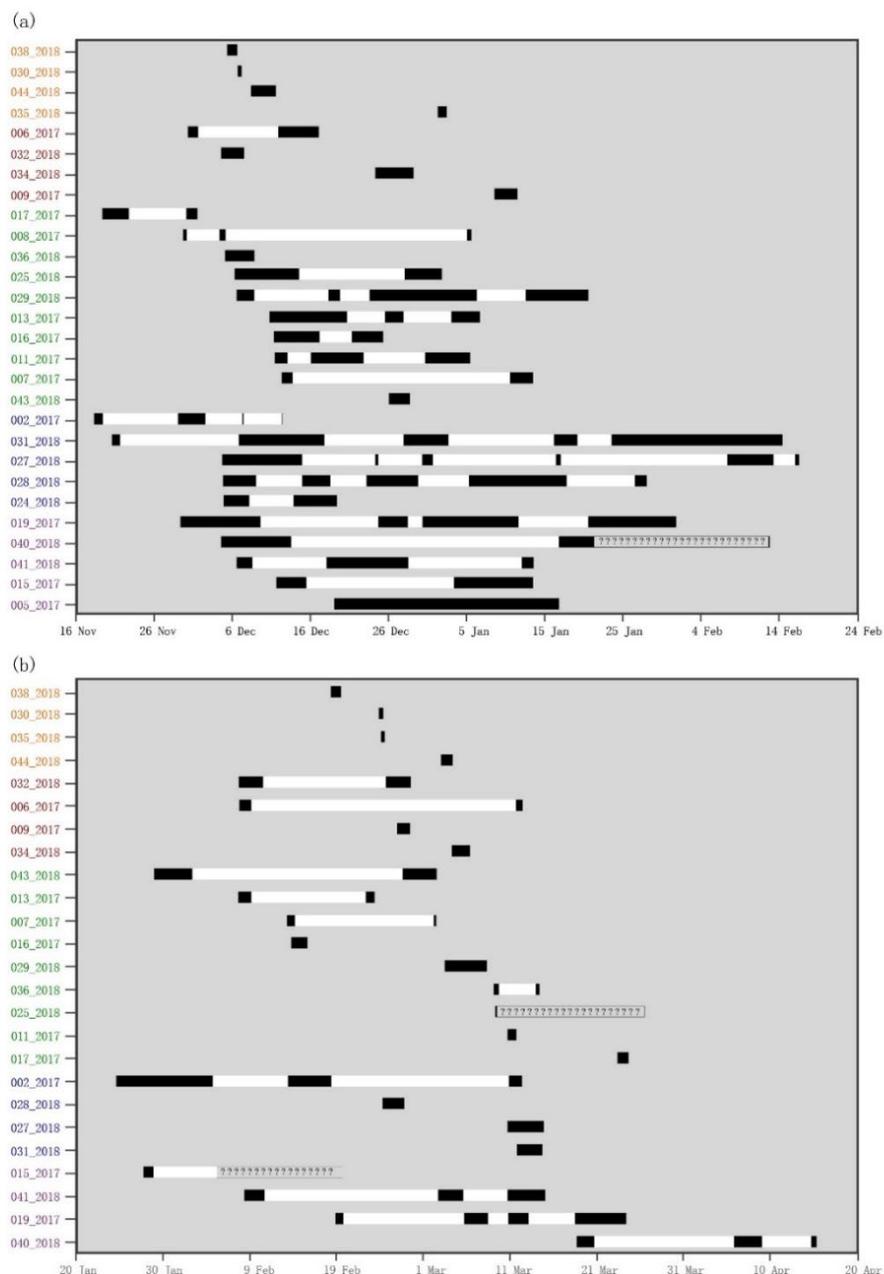


图 3.9 各组迁徙时间分配图

Figure 3.9 Travel and stopover days during migration of individuals from the first tracking year

(a) 秋季迁徙, (b) 春季迁徙。黑色表示飞行阶段, 白色表示停歇阶段。其中 040 号个体秋季迁徙的最后一阶段数据缺失, 033 号个体缺失两季迁徙期间的数据, 025 号个体春季迁徙阶段数据缺失, 015 号个体在 2 月 5 号追踪信号丢失, 而 005、008 和 024 号个体在开始春季迁徙前丢失追踪信号。图中个体根据不同组排序, 同组内根据迁徙开始时间进行排序, bird_year 的颜色代表其所在的组 (分组详见图 3.1)。

(a) autumn migration and (b) spring migration. Travel day, in black, and stopover day, in white. For individual 040, no data were obtained during the last period of its autumn migration. For individual 033, no data were obtained during autumn and spring. For individual 025, no data were obtained during spring. Individual 015 was not tracked after February 5th. Individual 005, 008 and 024 were not tracked during spring. Birds were ranked by group and ranked after departure date within group. The color of bird_year represents the group of the individual (grouping see Fig. 3.1).

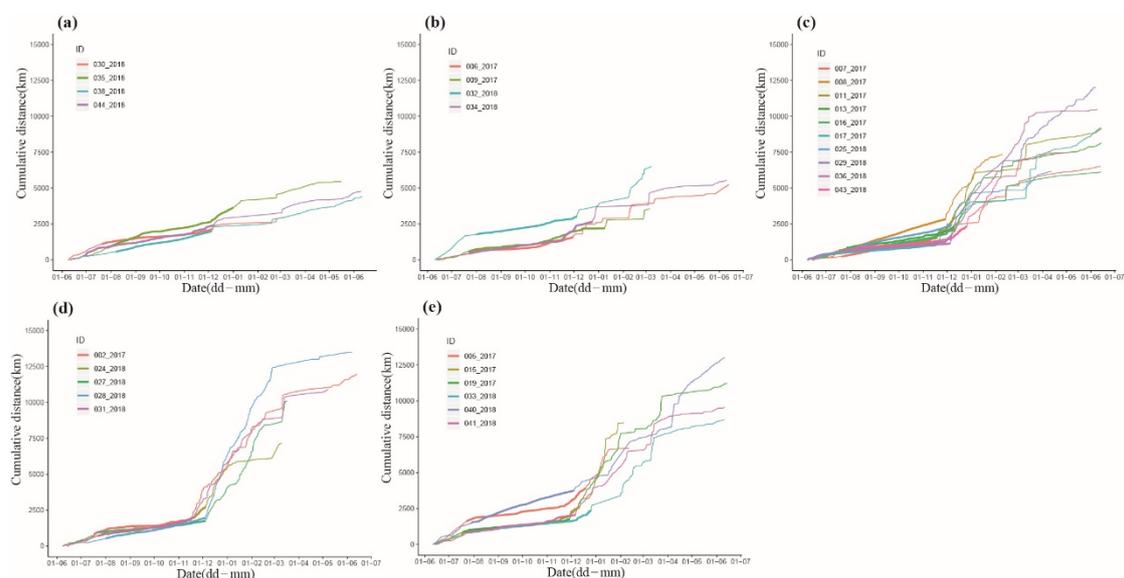


图 3.10 各组迁徙累积距离随时间变化图

Figure 3.10 Cumulative distance travelled over time from the first tracking year per group

(a) 山东 (SD), (b) 黄海 (YS), (c) 杭州湾 (HZB), (d) 浙江南部 (SZJ), (e) 南海 (SCS)。每一条折线代表一个 bird_year, 加粗部分表示繁殖后阶段。

(a) Shandong (SD), (b) Yellow Sea (YS), (c) Hangzhou Bay (HZB), (d) South Zhejiang (SZJ), (e) South China Sea (SCS). Each line represents a bird-year subset. Bold lines represent the part of post-breeding period.

表 3.3 黑尾鸥迁徙时间分配表

Table 3.3 Temporal aspects of migration

组	Bird_year	繁殖后阶段		秋季迁徙		春季迁徙	
		起止时间	天数	起止时间	天数	起止时间	天数
SD	030_2018	201-340	140	340-341	2	54-55	2
	013_2018	196-339	144	339-344	6	60-61	2
	007_2018	200-340	141	340-343	4	58-59	2
	035_2018	208-1	158	1-2	2	55-55	1
	038_2018	219-339	121	339-340	2	49-50	2
	044_2018	180-342	163	342-345	4	62-63	2
YS	009_2017	202-8	171	8-11	4	56-58	3
	032_2018	213-338	126	338-341	4	38-58	21
	002_2018	197-339	143	339-356	18	41-65	25
	006_2017	204-334	131	334-351	18	38-71	34
	034_2018	203-358	156	358-363	6	63-65	3
HZB	013_2017	208-344	137	344-6	28	38-54	17
	016_2017	206-345	140	345-359	15	44-46	3
	011_2018	190-338	149	338-344	7	64-67	4
	007_2017	202-346	145	346-13	33	44-61	18
	019_2018	192-338	147	338-9	37	63-66	4
	008_2017	209-333	125	333-5	38	no data	?
	011_2017	198-345	148	345-5	26	69-70	2
	025_2018	203-340	138	340-1	26	no data	?
	036_2018	204-339	136	339-342	4	68-73	6
	006_2018	192-340	149	340-2	28	36-?	?
	043_2018	215-360	146	360-362	3	28-61	34
	017_2017	173-323	151	323-335	13	82-83	2
029_2018	?	?	340-20	46	62-67	6	
SZJ	024_2018	214-338	125	338-353	16	no data	?
	027_2018	204-338	135	338-47	75	69-73	5
	017_2018	?	?	333-347	15	91-96	6
	031_2018	202-324	139	324-45	87	70-73	4
	002_2017	198-322	125	322-346	25	24-71	48
	028_2018	213-338	126	338-28	56	55-57	3
SCS	041_2018	205-340	146	340-13	39	39-74	36
	033_2018	207-360	154	no data	?	?-73	?
	005_2017	204-353	150	353-16	29	no data	?
	019_2017	199-333	135	333-31	64	49-83	35
	040_2018	210-338	129	338-43	71	77-105	29
	015_2017	198-345	148	345-13	34	27-?	?

表注：数字 1-365 表示 1 月 1 日到 12 月 31 日。个体依据各组进行排序（SD：山东组，YS：黄海组，HZB：杭州湾组，SZJ：浙江南部组，SCS：南海组），在组内则依据距离繁殖地最远距离排序（分组方式见图 3.1）。029 号个体和 017 号个体在 2019 年未记录到返回繁殖地地形人坨子。

Table notes: The Numbers 1 to 365 indicate the period from January 1st to December 31st. Birds

were ranked by group (SD: Shandong, YS: Yellow Sea, HZB: Hangzhou Bay, SZJ: South Zhejiang, and SCS: South China Sea) and ranked by maximum distance within group (grouping see Fig. 3.1). Individual 029 and individual 017 did not return Xingrentuozi (breeding area).

3.3 黑尾鸥迁徙的年际间可重复性

除 010 号留鸟个体和 011 号个体（两个 bird-year 均属于杭州湾组）外，其余 6 个黑尾鸥个体的两个 bird-year 分别属于不同的组（表 3.1，图 3.1）。我们可以观察到第二个 bird-year 的修正后总距离有小于第一个 bird-year 的修正后总距离的趋势。同时，第二个 bird-year 的迁徙路线也更简洁直接，然而由于修正后距离存在较多缺失无法进行统计检验（表 3.2，图 3.11，图 3.12）。011 号个体在被追踪的两年都选择在中国浙江省嵊山镇越冬（表 3.1，图 3.11，图 3.12），但是迁徙的路线和迁徙所用时间在两年里却不尽相同。对于秋季迁徙而言，011_2017 用了更长的时间而且中途停歇了两次，但 011_2018 却直接迁飞到越冬地；然而在春季迁徙中，011_2017 则用了更短的时间（图 3.11，图 3.12，图 3.13）。对于其他 6 只个体而言，不论空间模式还是时间模式都未检测出在年际之间存在一致性的变化。具体而言，有 2 只个体第二个 bird-year 迁飞的更远而另外 4 个却相反，同时，除 002 号个体两年都在日向礁附近越冬外，其余个体在年际之间没有共用的迁徙中途停歇地或越冬地（表 3.1，图 3.11，图 3.12）。此外，春秋两季迁徙的时间长度和起止时间均未显示出明显的规律（表 3.3，图 3.13）。

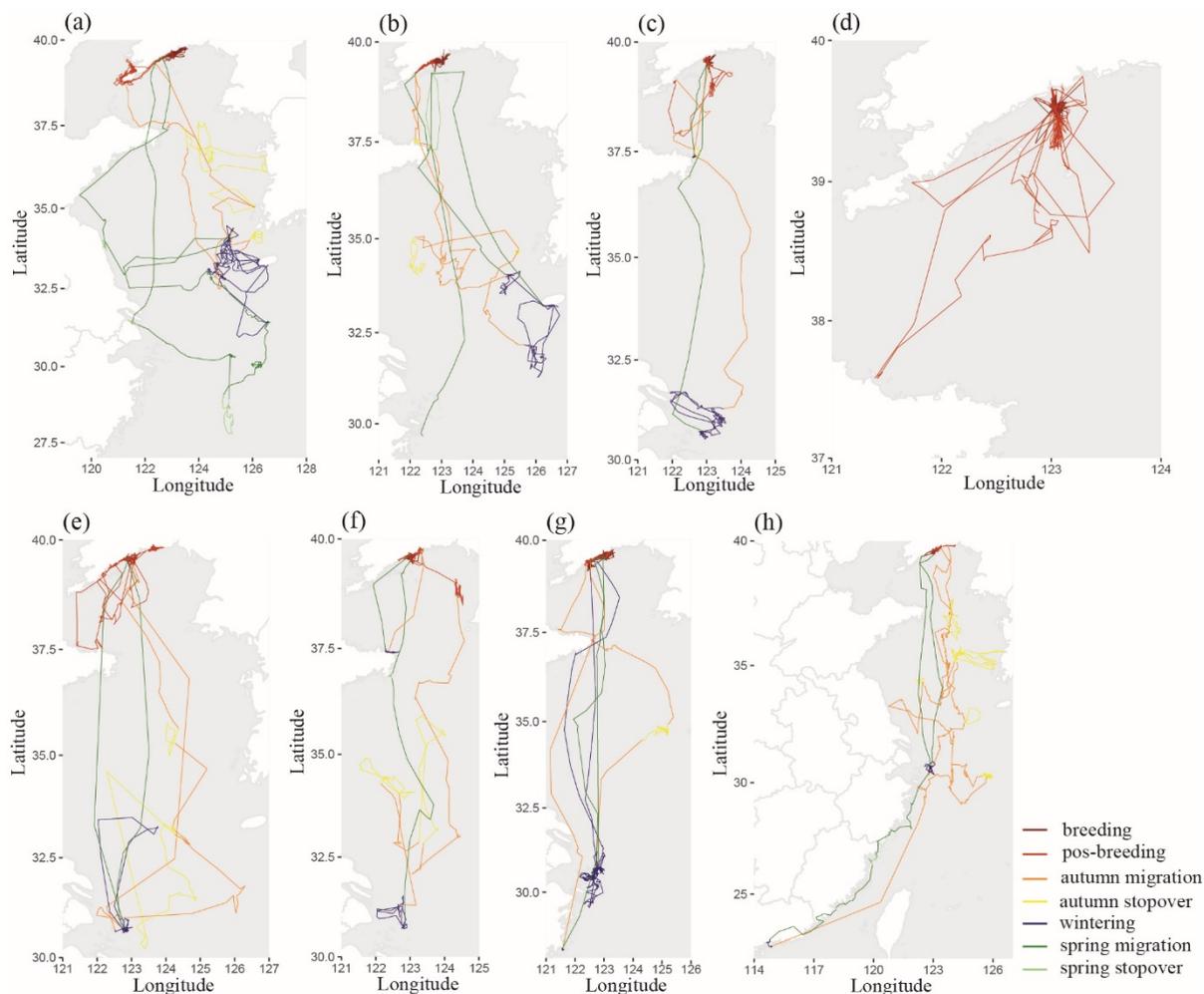


图 3.11 同一个体前后两年(2017&2018)各阶段迁徙路线图

Figure 3.11 Migration trajectories from two different tracking years (2017&2018) per individual

(a) 002, (b) 006, (c) 007, (d) 010, (e) 011, (f) 013, (g) 017, (h) 019。010 号个体被追踪的两年里均未迁徙。繁殖阶段为暗红色，繁殖后阶段为橙红色，秋季迁徙阶段为暗桔色，秋季迁徙中途停歇阶段为黄色，越冬阶段为蓝色，春季迁徙阶段为森林绿色，春季迁徙中途停歇阶段为浅绿色。

(a) 002, (b) 006, (c) 007, (d) 010, (e) 011, (f) 013, (g) 017, (h) 019. Individual 010 did not migrate for the two tracking years. We distinguished between breeding season (dark red), post-breeding period (orange red), autumn migration (dark orange), autumn stopovers (yellow), wintering site (blue), spring migration (forest green), and spring stopovers (light green).

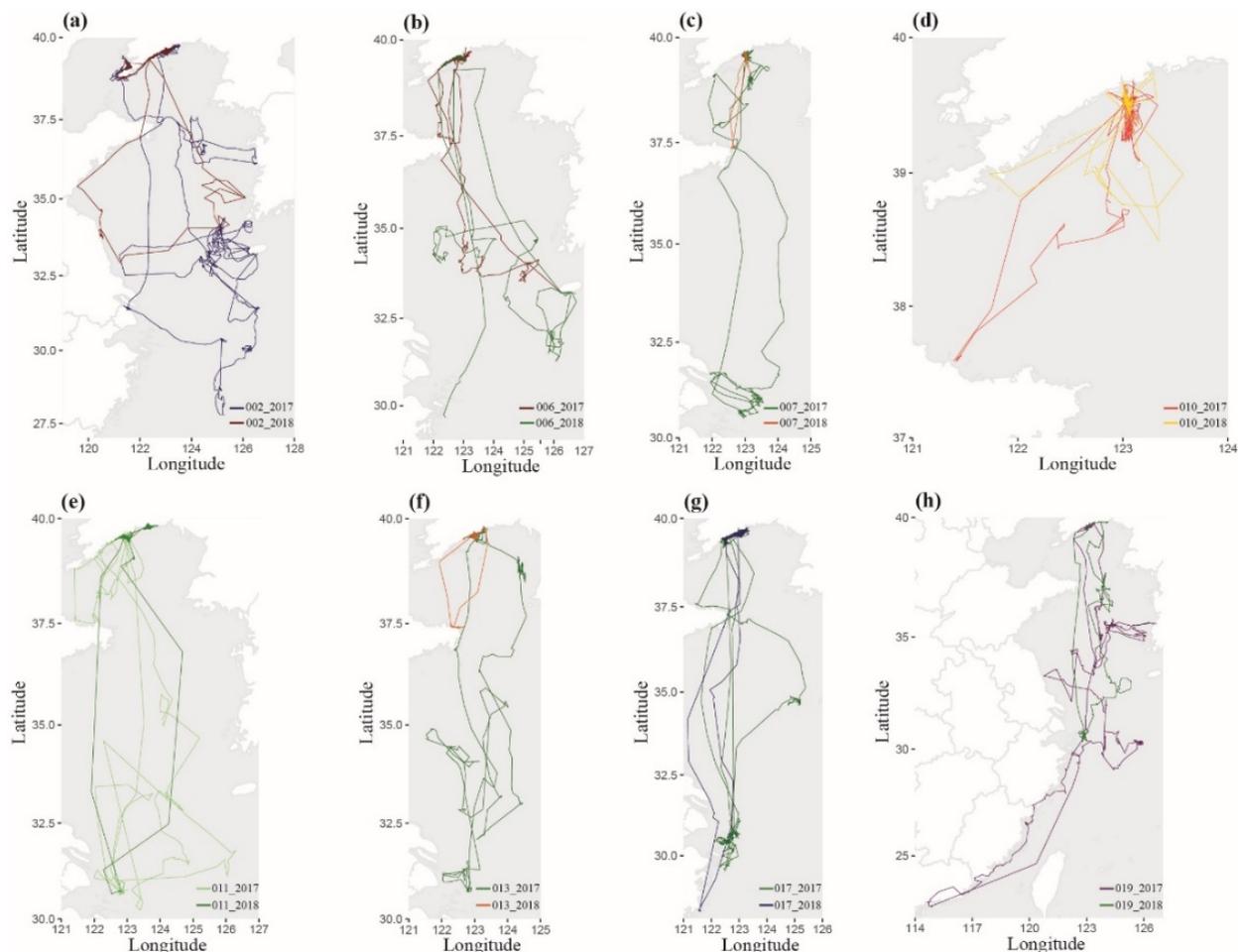


图 3.12 同一个体前后两年(2017&2018)的迁徙路线图

Figure 3.12 Migration routes from two different tracking years (2017&2018) per individual

(a) 002, (b) 006, (c) 007, (d) 010, (e) 011, (f) 013, (g) 017, (h) 019. Individual 010 did not migrate for the two tracking years. Each route represents a bird-year subset, and the color of route represents the group of the bird-year (grouping see Fig 3.1). For individual 011, two bird-years are in the same group (HZB), so two routes are distinguished by the shade of color.

(a) 002, (b) 006, (c) 007, (d) 010, (e) 011, (f) 013, (g) 017, (h) 019. Individual 010 did not migrate for the two tracking years. Each route represents a bird-year subset, and the color of route represents the group of the bird-year (grouping see Fig 3.1). For individual 011, two bird-years are in the same group (HZB), so two routes are distinguished by the shade of color.

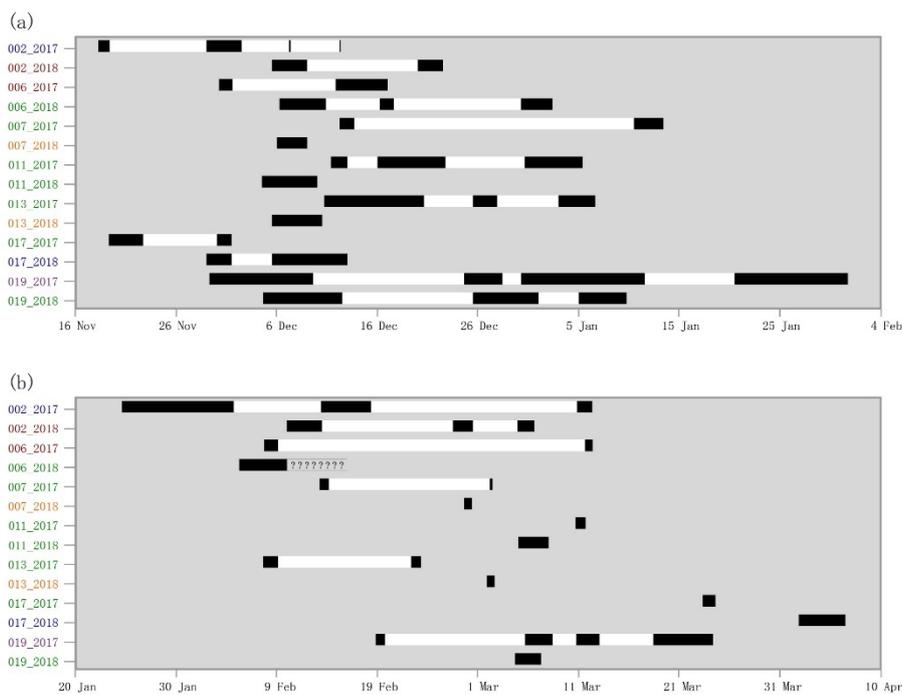


图 3.13 同一个体前后两年的迁徙时间分配图

Figure 3.13 Travel and stopover days during migration of individuals from two different tracking years

(a) 秋季迁徙, (b) 春季迁徙。黑色表示飞行阶段, 白色表示停歇阶段。其中, 006 号个体在 2019 年 2 月 10 号后追踪信号丢失。图中 bird_year 根据个体和 bird-year 排序, bird_year 的颜色代表其所在的组 (分组详见图 3.1)。

(a) autumn migration, (b) spring migration. Travel day, in black, and stopover day, in white. For individual 006 was not tracked after February 10th, 2019. Birds were ranked by bird ID and bird-year. The color of bird-year represents its group (grouping see Fig 3.1).

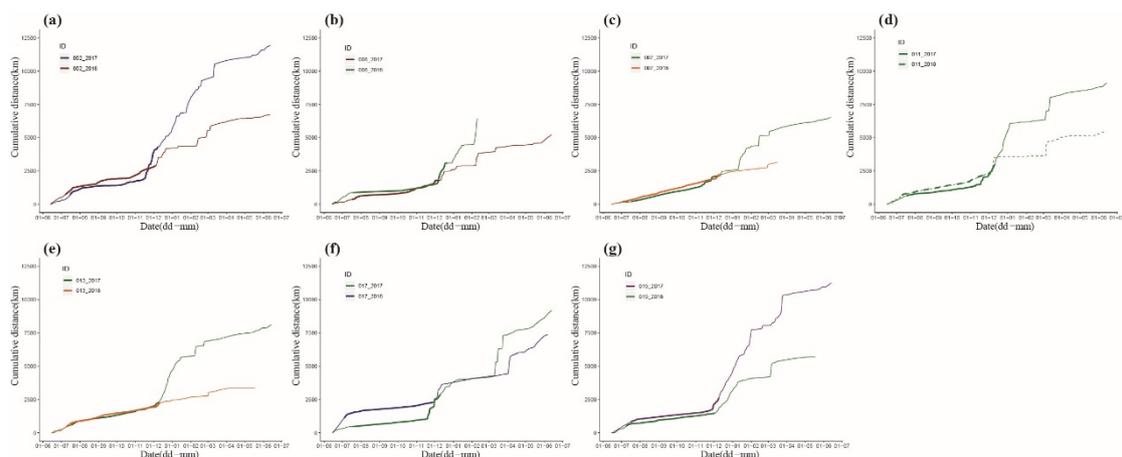


图 3.14 同一个体前后两年的累积距离随时间变化图

Figure 3.14 Cumulative distance travelled over time from two different tracking years per individual

(a) 002, (b) 006, (c) 007, (d) 011, (e) 013, (f) 017, (g) 019。每一条折线代表一个 bird_year, 其颜色代表其所在的组 (分组详见图 3.1), 加粗部分表示繁殖后阶段。011 号个体两年属于同一个分组 (HZB), 实线代表 011_2017, 虚线代表 011_2018。

(a) 002, (b) 006, (c) 007, (d) 011, (e) 013, (f) 017, (g) 019. Each line represents a bird-year subset and the color of line represents the group of the bird-year (grouping see Fig 3.1). Bold lines represent the part of post-breeding period. For individual 011, two bird-years are in the same group (HZB), so we distinguished them by solid line and dashed line (011_2017 and 011_2018 respectively).

3.4 小结

通过对 GPS 追踪数据的筛选和处理, 得到了 30 个黑尾鸥有效个体, 又以追踪一整年为单位得到了 38 个 bird-year。根据黑尾鸥迁徙的最远距离对这 38 个 bird-year 进行了分组, 得到了 SD、YS、HZB、SZJ 和 SCS 由近及远的五个组。基于此, 得到了黑尾鸥迁徙的时空模式, 以及各时空模式相关参数在个体水平和组水平的统计学关系。由此, 我们发现黑尾鸥的迁徙, 除繁殖后阶段例外, 不论是在空间方面还是时间方面, 组间还是组内, 都存在很显著的个体差异; 而繁殖后阶段的范围、时间长度及起止时间在个体间和组间都无显著差异。此外, 通过对 8 只连续追踪两年的个体进行分析后发现, 黑尾鸥迁徙的年际忠诚度很低 (即其在不同年份之间迁徙路线和时间分配的重复性低)。

第 4 章 讨论

4.1 黑尾鸥与近缘物种小黑背鸥在迁徙行为上的异同点

鸥属 (*Larus*) 是一类世界广布的鸟类, 共有 23 种, 其中中国分布有 8 种, 包括海鸥 (*Larus canus*)、银鸥 (*Larus argentatus*)、灰翅鸥 (*Larus glaucescens*)、北极鸥 (*Larus hyperboreus*)、灰背鸥 (*Larus schistisagus*)、织女银鸥 (*Larus vegae*)、黄脚银鸥 (*Larus cachinnans*) 和黑尾鸥 (*Larus crassirostris*), 其中黄脚银鸥和黑尾鸥在中国境内有繁殖地 (Gill and Rasmussen, 2020)。

虽然鸥属鸟类众多, 但进行过系统的迁徙行为研究的物种不多, 其中小黑背鸥 (*Larus fuscus*) 的相关研究最为深入。虽然黑尾鸥和小黑背鸥亲缘关系较近 (根据分子时间树估计, 这两个物种的分歧时间为 3.05 百万年; Jetz et al., 2012), 但二者在迁徙行为上差异很大。

小黑背鸥主要分布在大西洋, 分布范围很大, 在欧洲、亚洲、非洲和北美洲均有活动 (Calladine, 2004; Snow and Perrins, 1998)。小黑背鸥的迁徙路线相对简洁直接 (Baret et al., 2018; Shamoun et al., 2017; Raymond et al., 2012)。他们通常选择沿海岸进行迁徙, 偶尔也会到内陆地区停留; 春秋迁徙路线差异较小, 但时间长度差异更显著 (秋季迁徙 vs 春季迁徙: 83 天 vs 23 天; Raymond et al., 2012); 较少有完全在海中的中途停歇地, 未发现有完全在海中的越冬地。

相比之下, 黑尾鸥的迁徙路线显得更加纷繁复杂且在海洋环境里花费的时间远多于小黑背鸥。同时, 黑尾鸥在中途停歇地的选择上也随意的多。但是, 黑尾鸥春、秋两季在迁徙时间长度的差异上 (秋季迁徙 vs 春季迁徙: 25 天 vs 12 天) 却明显小于小黑背鸥的时间长度差异。二者相似之处在于: 同属一个繁殖地的个体之间在迁徙路线的选择上都存在着很大的个体差异; 同一个体在春秋两季的迁徙路线选择上同样具有差异, 也少有共用的中途停歇地并存在多个越冬地 (Raymond et al., 2012)。

在迁徙距离方面, 黑尾鸥个体间也存在差异, 迁徙距离最短的山东 (SD) 组平均距离为 261km, 最长的南海组 (SCS) 平均距离为 1946km; 但是, 小黑背鸥的短距离迁徙和长距离迁徙之间差异更大 (475km vs 7239km; Shamoun et al., 2017; Bustnes et al., 2013), 且小黑背鸥迁徙距离的范围更大更远。

在经、纬度的跨度上，小黑背鸥也明显大于黑尾鸥（Shamoun et al., 2017; Bustnes et al., 2013; Raymond et al., 2012）。已有研究发现，仅部分小黑背鸥存在类似繁殖后阶段的活动轨迹（Raymond et al., 2012），但在我们的研究中几乎所有具有迁徙行为的黑尾鸥都有 100 天以上的繁殖后阶段。此外，黑尾鸥有半数以上的个体在迁徙途中没有选择中途停留休息而是连续飞行到越冬地，也有的个体多次中途休息；相比之下，小黑背鸥在这方面的自由度更低，只有很少的小黑背鸥选择了中途不停留，更多个体选择了多次中途停歇（Raymond et al., 2012）。此外，迁徙距离较远的黑尾鸥的年累计飞行距离也更大，这也不同于小黑背鸥（Shamoun et al., 2017）。

将黑尾鸥与小黑背鸥迁徙行为主要的异同点汇总于表 4.1。

表 4.1 黑尾鸥与小黑背鸥迁徙行为主要的异同点

Table 4.1 Main similarities and differences in migration of black-tailed gull and lesser black-backed gull

物种	黑尾鸥 <i>Larus crassirostris</i>	小黑背鸥 <i>Larus fuscus</i>
不同点		
主要分布范围	东亚	大西洋(欧洲、亚洲、非洲和北美洲均有活动)
迁徙距离	261km vs 1946km	475km vs 7239km
迁徙路线	沿海及海洋中, 更复杂	陆地、沿海及海洋中
中途停歇地位置	沿海, 岛屿, 海洋	内陆, 沿海, 海洋
迁徙途中飞行连续性	半数以上连续飞行, 也有多次停歇的个体	很少连续飞行, 多数多次中途停歇
繁殖后阶段	有且时间较长大于 100 天, 在离巢 220km 范围内	部分有类似阶段, 时间较短, 范围较大
春秋迁徙时间长度差异性	较小 (12 天 vs 25 天)	较大 (23 天 vs 83 天)
迁徙距离 vs 年累计距离	成正比	无相关性
共同点		
迁徙路线的个体差异		存在
春秋迁徙路线的差异		存在
中途停歇地的个体间共用情况		很少
中途停歇地的春秋迁徙中共用情况		很少
数据来源	本研究	Baret et al., 2018; Shamoun et al., 2017; Bustnes et al., 2013; Raymond et al., 2012; Calladine, 2004; Snow and Perrins, 1998

4.2 黑尾鸥的迁徙策略

黑尾鸥的迁徙策略具有很大的个体差异。对于同一个体而言,其在不同年份之间也没有如小黑背鸥一样选择相似的迁徙策略 (Shamoun et al., 2017),而是具有较大的灵活性。尽管在迁徙路线、中途停歇地位置、越冬地位置等许多方面都存在显著差异,但是几乎所有的黑尾鸥迁徙个体都选择了在结束繁殖后在繁殖地附近进行较长时间的繁殖后活动,而不是直接进入秋季迁徙阶段。黑尾鸥开始繁殖后阶段的时间也相对集中。此外,黑尾鸥开始秋季迁徙的时间也不受其所选越冬地的距离远近的影响,而主要是受到繁殖地附近气温变化的影响。查询 2017 年和 2018 年两年大连市地区秋冬季的日气温变化,可以发现黑尾鸥通常选择在气温大幅度降温时开始秋季迁徙 (图 4.1)。此外,2017 年和 2018 年,黑尾鸥选择在 12 月中上旬开始秋季迁徙的个体数量最多,尤其是在 2018 年,大多数个体集中在 12 月 4 日至 12 月 8 日开始秋季迁徙 (表 3.3),从图 4.1 可见,这段时间气温骤降。更有趣的是,选择较远越冬地的个体并未因此更早的开始春季迁徙。

在春秋两季的迁徙过程中,黑尾鸥在迁徙连续性的选择上存在差异。在前两组 (SD, YS) 中,由于迁徙的最远距离较小,多数个体在春秋两季都选择了连续迁飞;而对于迁徙距离较远的后三组而言,在秋季迁徙期间,多数个体选择了中途停歇,但在春季,不论迁徙所用的时间长度还是迁徙途中飞行的连续性都差异较大。因此,黑尾鸥不仅在个体间存在时间最短 (Anders and Thomas, 1997; Alerstam and Lindström, 1990) 和总能量消耗最少 (Anders and Thomas, 1997; Alerstam and Lindström, 1990) 两种迁徙策略选择的差异,而且同一个体的不同季节也存在两种策略的平衡和选择。我们推测,虽然黑尾鸥迁徙距离差异较大但均小于 2000 公里,严格意义上讲黑尾鸥的迁徙个体均属于较短距离的迁徙,因此能量消耗压力和时间压力均较低,也就意味着黑尾鸥具有更大的自主选择权利。不过,在整体水平上,迁徙更远的个体在春、秋两季都有选择总能量消耗最少的迁徙策略的趋势,且该趋势在秋季更明显。同时,黑尾鸥秋季迁徙花费的时间稍长且平均停歇的次数也稍多的现象也符合候鸟由于春季具有繁殖压力而倾向于选择时间最短的迁徙策略的普遍规律。因此,我们推测黑尾鸥迁徙策略的选择之所以没有展现出明显的规律性与其迁徙距离较短相关。

此外,在繁殖后阶段黑尾鸥累积距离随时间的增长速率最低甚至低于繁殖阶

段。由此我们推测：黑尾鸥在繁殖后阶段为接下来的迁徙进行了充分的能量等方面的准备，这也让黑尾鸥在迁徙距离远近、是否中途停歇以及选择何处进行中途停歇或越冬等方面进行选择时有了更大的自由度，也更有利于其生存。

值得注意的是，我们所追踪的个体中还有一例属于留鸟，即 010 号个体。该个体在被追踪研究的两年时间里，都没有进行迁徙。这进一步说明了黑尾鸥在迁徙行为上的灵活性。黑尾鸥虽属于迁徙鸟类，但是并非一定要进行迁徙活动。同时，对比迁徙距离最短的一组（山东组），可以发现其迁徙的距离很短，且 010 号个体在非繁殖季节也曾到过山东境内（图 3.11，图 3.12）。因此，我们推测黑尾鸥的迁徙动机可能较为复杂，并非仅仅是为了越冬而向南方迁徙。

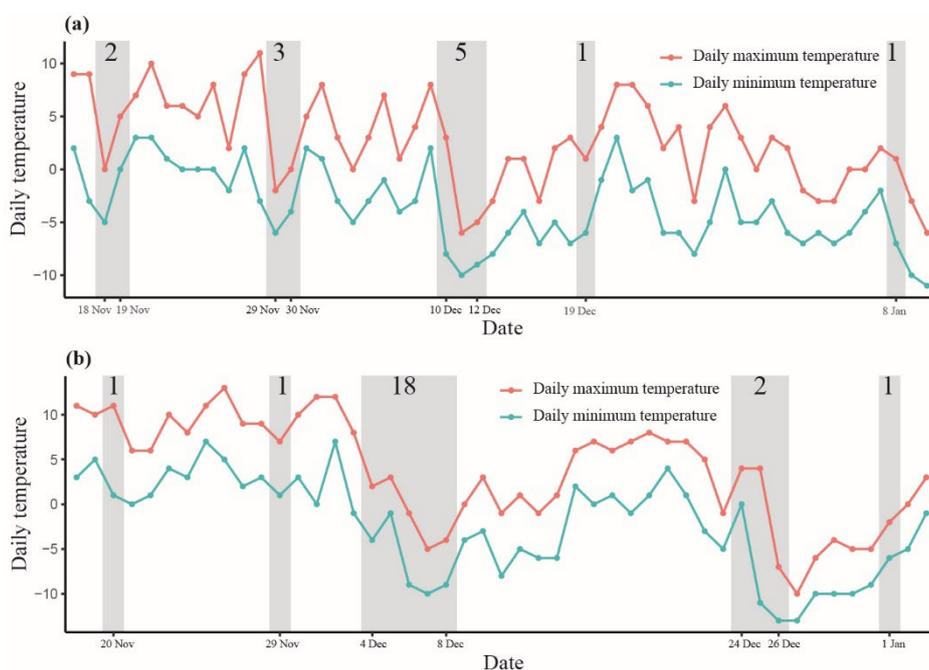


图 4.1 大连市地区 2017 年和 2018 年秋冬季日气温变化曲线图

Figure 4.1 Daily temperature of Dalian, Liaoning, China in autumn and winter (2017&2018)

(a) 大连市自 2017 年 11 月 16 日至 2018 年 1 月 10 日气温，(b) 大连市自 2018 年 11 月 18 日至 2019 年 1 月 3 日气温。日最高气温为橙色曲线，日最低气温为蓝色曲线。灰色阴影表示黑尾鸥开始秋季迁徙的日期（具体日期见表 3.3）。阴影上的数字表示黑尾鸥的个体数量。气温数据来自天气网历史天气查询大连历史天气 (<https://lishi.tianqi.com/dalian/index.html>)。

(a) Temperature from November 16th, 2017 to January 10th, 2018 of Dalian, (b) Temperature from November 18th, 2018 to January 3rd, 2019 of Dalian. The orange line represents daily maximum temperature, the blue line represents daily minimum temperature. The gray shadows indicate the start date of autumn migration of black-tailed gulls (see Table 3.3 for exact dates). The number on the shadows indicate the number of the individuals. The temperature data is from weather.com

historical weather query for Dalian historical weather (<https://lishi.tianqi.com/dalian/index.html>).

4.3 重要的停歇地

虽然我们所追踪的 30 个个体 (38 个 bird-year) 在迁徙路线的选择上差异很大, 但是还是有一些停歇位点出现的频率相对较高, 而同一个位点对不同个体而言, 利用方式不尽相同, 有的个体选择其作为越冬地有的个体则作为迁徙途中的中途停歇地使用。其中, 有接近半数的停歇点位于海里 (表 3.1, 图 3.3-图 3.8, 图 3.11, 图 3.12), 包括黄海和东海。在海中活动时, 黑尾鸥的可活动范围很大有别于一般在陆地或是岛屿的停歇地。除了在海里的停歇位点, 本研究追踪到包括位于中国山东省威海市的成山镇和石岛镇、中国浙江省的嵊山镇和箬山、日向礁、济州岛杭州湾以及韩国黑山岛这八个重要停歇地 (表 4.2), 尤其是嵊山镇和成山镇黑尾鸥出现的频率最高, 且在这附近的海域黑尾鸥也经常出现 (图 3.3-图 3.8, 图 3.11, 图 3.12)。在这些黑尾鸥经常出现的停歇位点, 黑尾鸥停留的时间也相对较长, 我们推测这几处可能食物较为丰富较为适合黑尾鸥生存, 当然这还需要进一步的野外考察才能确定。

在生境类型方面, 黑尾鸥利用的生境类型相对单一, 主要是滨海湿地、岛屿和海洋。不同于其他一些鸥类如小黑背鸥偶尔会到内陆停歇或越冬 (Raymond et al., 2012), 黑尾鸥的活动区域都是沿海或在海洋中, 几乎不进入内陆地区。虽然目前黑尾鸥数量稳定属于无危险物种, 但在历史上黑尾鸥也曾因人类活动而受到过威胁。而如今, 黑尾鸥似与人类相处十分和谐, 野外调查发现其经常伴随船只觅食, 也常群集于沿海渔场活动和觅食。此外, 黑尾鸥虽为常见海洋鸟类, 但我们对其知之甚少。因此, 除了在繁殖季节到繁殖地进行采样, 我们还可以选择在黑尾鸥迁徙途中经常路过停留的这几个停歇位点进行野外调查采样, 这既有利于我们及时掌握黑尾鸥的生存情况, 也有利于我们对黑尾鸥进行包括迁徙行为在内的行为学观察, 以及开展进一步的迁徙相关的生理生化研究和遗传机制包括基因调控和转录组等方面的研究。

表 4.2 除位于海洋中的停歇位点外黑尾鸥迁徙的重要停歇位点

Table 4.2 Important sites of black-tailed gulls except in the ocean

停歇地位置	停歇地类别	生境类型	个体数量	停留天数 均值(范围)
中国浙江省嵊山镇	越冬地	岛屿	10	59(28-113)
	迁徙中途停歇地		1	16
中国山东省成山镇	越冬地	滨海湿地	5	72(54-82)
	迁徙中途停歇地		2	32(29-35)
日向礁	越冬地	岛屿	2	33(12-53)
	迁徙中途停歇地		4	16(6-32)
韩国黑山岛	越冬地	岛屿	2	49(46-51)
	迁徙中途停歇地		1	14
杭州湾	越冬地	海湾	1	43
	迁徙中途停歇地		2	20(17-22)
中国浙江省箬山	越冬地	滨海湿地	3	53(23-110)
济州岛	越冬地	岛屿	3	53(33-92)
中国山东省石岛镇	迁徙中途停歇地	滨海湿地	3	12(5-17)

表注：表中统计了除了在黄海东海海里的停歇位点外，黑尾鸥出现频率 3 次及以上的停歇位点的位置和生境类型。停歇位点的排列顺序按照黑尾鸥出现频率从多到少。

Table notes: We summarized the locations and habitat types of the sites those 3 or more black-tailed gulls traveled to, except for the sites in the East China Sea and Yellow Sea. Sites ranked by the frequency of individuals from more to less.

4.4 小结

我们通过对黑尾鸥与鸥属另外一个进行过深入迁徙行为及迁徙策略研究的物种小黑背鸥的对比讨论，发现黑尾鸥的迁徙具有一些独特性，但也与小黑背鸥的迁徙行为具有一些共性。同时，黑尾鸥对迁徙策略的选择也更灵活，这可能是与黑尾鸥的迁徙范围相对较小相关，黑尾鸥主要在东亚地区活动，而小黑背鸥甚至可以从北欧地区迁徙到东非地区（Bustnes et al., 2013）。此外，我们统计了除完全在海洋中的停歇位点外黑尾鸥出现频率较高的停歇位点，我们认为这些位点可以作为黑尾鸥相关研究的首选野外调查地点之一。

第 5 章 结论与展望

5.1 结论

本研究通过 GPS 追踪技术, 对黑尾鸥的迁徙行为和迁徙策略进行了初步的研究。我们设计算法将黑尾鸥迁徙各个阶段的轨迹进行划分, 得到了黑尾鸥的迁徙路线、中途停歇地和越冬地位置等信息, 并总结了黑尾鸥迁徙途中的时间分配情况, 初步掌握了黑尾鸥迁徙的时空模式。此外, 还讨论了黑尾鸥迁徙的年际可重复性和迁徙策略的选择。通过上述分析, 我们得到了以下 4 个主要结论:

(1) 黑尾鸥不同个体间的迁徙路线差异很大, 即便是在同一组内 (依据迁徙最远距离进行分组), 不同个体之间在越冬地的选择和迁徙路线的选择上也不具有一致性, 而个体间几乎不共用迁徙中途的停歇地。

(2) 虽然黑尾鸥迁徙具有很大的个体差异性, 但是所有迁徙个体都选择了在繁殖结束后先在繁殖地附近停留活动较长时间, 即进行超过 100 天的繁殖后活动。同时, 黑尾鸥繁殖后阶段的起止时间不受黑尾鸥迁徙距离等特征的影响, 起止时间也相对集中。

(3) 黑尾鸥在春秋两季迁徙过程中的时间分配、时间长度、路线选择以及飞行连续性等方面都存在一定差异。个体水平上, 秋季迁徙花费的时间稍长 (25 天 vs 12 天) 且平均停歇的次数也稍多 (1.3 vs 0.6); 迁徙距离更远的个体在秋季迁徙中更倾向于选择非连续性迁飞 (即选择多个中途停歇地), 在春季虽然也存在和秋季类似的趋势, 但春季迁徙时黑尾鸥是否选择连续性飞行展现出更大的灵活性。此外, 黑尾鸥几乎不会在春秋两季迁徙中选择相同的路线或是共用中途停歇地。

(4) 同一个体在不同年份之间迁徙策略的选择同样十分灵活, 即黑尾鸥迁徙的年际忠诚度低。具体而言, 既有选择类似的迁徙路线和越冬地的, 也有差异很大的个体; 既有第二年迁徙更远的个体, 也有相反的个体。而在迁徙的时间分配方面, 也不具有一致的规律。

5.2 展望

本研究中主要利用 GPS 追踪技术, 开展了黑尾鸥的迁徙行为和迁徙策略研究。本研究弥补了目前对于黑尾鸥迁徙行为的一些研究空白, 并对黑尾鸥的迁徙

行为和迁徙策略有了更进一步的了解。但是，由于我们对野外的实际考察不多，而目前国内外对黑尾鸥的关注度有限，所能获得的参考研究实例也较少。未来对黑尾鸥迁徙行为的研究还有很多可以深入探索的方面，主要包括以下 4 个方面：

(1) 鸟类迁徙除具有个体差异外，还和性别、年龄等相关。因此，未来希望加入这些因素对黑尾鸥的迁徙行为进一步深入分析，了解不同性别、不同年龄段的黑尾鸥在迁徙路线、迁徙途中飞行连续性等方面的选择差异。

(2) 我们希望进一步了解黑尾鸥迁徙行为与环境因素的关系。目前的研究发现，黑尾鸥佩戴 GPS 追踪信号发射器后反馈的数据质量较高且能够几年连续反馈信号，这对我们研究不同年份环境改变后黑尾鸥对其的响应以及反应在迁徙行为上的变化十分有利，也可以对黑尾鸥迁徙的动机进行深入研究。

(3) 对一个物种迁徙行为的深入研究，不应该仅局限于对繁殖地的调查，还要关注其整个迁徙路线、停歇地及越冬地的调查。通过本研究，我们统计总结了一些黑尾鸥出现频率较高的停歇位点，这对今后开展黑尾鸥在迁徙的不同阶段的生理生化、基因调控以及转录组等方面的研究奠定了基础。

(4) 我们希望未来能够对鸥属更多物种佩戴 GPS 追踪器，进行迁徙规律的广泛比较研究，以更好的了解更多鸥属物种的迁徙行为和迁徙策略。通过同属不同物种的迁徙行为对比，有利于开展对鸟类迁徙行为的进化动因分析；此外，鸥属作为较常见的海洋鸟类，对鸥属多物种迁徙的对比研究也有利于我们了解海洋鸟类的迁徙行为和迁徙策略选择的特点和与陆生鸟类迁徙行为及迁徙策略选择的异同点。

参考文献

- 陈水华. 中国海域繁殖海鸟的现状与保护[J]. 生物学通报, 2010, 45: 1-5+64.
- 关鸿亮, 通口广芳. 卫星跟踪技术在鸟类迁徙研究中的应用及展望[J]. 动物学研究, 2000, 05: 412-415.
- 顾辉清. 黑尾鸥繁殖习性的观察. 自: 高玮主编中国鸟类研究[M]. 北京, 科学出版社, 1991, 173-174.
- 刘国信. 环志, 给鸟儿戴上“身份证” [J]. 林业与生态, 2017, 06:38-39.
- 刘云, 姜国良. 我国黄海海洋鸟类资源及其保护现状[J]. 生物学通报, 2013, 48: 5-7.
- 李湘涛. 中国的海鸟[J]. 生物学通报, 1990, 25: 8-11.
- 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[J]. 生态学报, 2005, 11: 275-283.
- 马志军. 鸟类迁徙的研究方法和研究进展[J]. 生物学通报, 2009, 44, 03: 5-9.
- 覃建庸, 陈名红, 向左甫. 鸟类的季节性迁徙方式与研究方法[J]. 安徽农业科学, 2008, 17: 7278-7281.
- 王黎, 韩建奎, 黄沐朋. 黑尾鸥的繁殖生态[J]. 野生动物, 1991, 03: 29-30.
- 王岐山, 马鸣, 高育仁. 中国动物志: 鸟纲 第五卷[M]. 北京: 科学出版社, 2006, 32-35.
- 伍和启, 杨晓君, 杨君兴. 卫星跟踪技术在候鸟迁徙研究中的应用[J]. 动物学研究, 2008, 03: 346-352.
- 熊鹰, 蔡天龙, 雷富民. 迁徙鸟类如何发现其迁移路线?[J]. 科学通报, 2017, 62, 1204.
- 张孚允. 中国候鸟环志的研究[J]. 生物多样性, 1994, 02, 1.
- 张世伟, 范强东, 赵方, 孙为连, 李维芹, 钟海波. 黑尾鸥繁殖生态观察[J]. 山东林业科技, 2000, 04:14-16.
- Able K. Skylight polarization patterns at dusk influence migratory orientation in birds[J]. Nature, 1982, 299: 550-551.
- Alerstam T, Lindström Å. Optimal Bird Migration: The Relative Importance of Time, Energy, and Safety[M]. In: Gwinner E. Bird Migration. Springer, Berlin, Heidelberg, 1990, 331-351.
- Anders Hedenström, Thomas Alerstam. Optimum Fuel Loads in Migratory Birds: Distinguishing Between Time and Energy Minimization[J]. Journal of Theoretical Biology, 1997, Volume 189, Issue 3, 227-234.
- Andrew Curry. The internet of animals that could help to save vanishing wildlife[J]. Nature, 2018, 526: 322-326.
- Baert JM, Stienen EWM, Heylen BC, Kavelaars Marwa M, Buijs Roland-Jan, Shamoun-Baranes Judy, Lens Luc, Müller Wendt. High-resolution GPS tracking reveals sex differences in migratory behaviour and stopover habitat use in the Lesser Black-backed Gull *Larus fuscus*[J].

- Scientific Reports, 2018, 8: 5391.
- Berthold P. Bird migration: the present view of evolution, control, and further development as global warming progresses[J]. Acta Zoologica Sinica, 2002, 48, 3: 291-301.
- Both C, Bouwhuis S, Lessells C, Visser ME. Climate change and population declines in a long-distance migratory bird[J]. Nature, 2006, 441, 81–83.
- Bridge ES, Kelly JF, Contina A, Gabrielson RM, MacCurdy RB, Winkler DW. Advances in tracking small migratory birds: a technical review of light-level geolocation[J]. Journal of Field Ornithology, 2013, 84, 2: 121-137.
- Bustnes JO, Moe B, Helberg M, Phillips RA. Rapid long-distance migration in Norwegian Lesser Black-backed Gulls *Larus fuscus fuscus* along their eastern flyway[J]. Ibis, 2013, 155: 402-406.
- Calenge C. The package “adehabitat” for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals[J]. Ecological Modelling, 2006, 197, 3: 516–9.
- Croxall JP, Evans PGH, Schreiber RW. Status and conservation of the world’s seabirds[M]. Cambridge, UK:International Council for Bird Preservation, 1984.
- Dwyer T. An Adjustable Radio-Package for Ducks[J]. Bird-Banding, 1972, 43, 4: 282-284.
- Franchini P, Irisarri I, Fudickar A, Schmidt A, Meyer A, Wikelski M, Partecke J. Animal tracking meets migration genomics: transcriptomic analysis of a partially migratory bird species[J]. Molecular Ecology, 2017, 26, 12: 3204-3216.
- Gill F, Donsker D, Rasmussen P. IOC World Bird List (v10.1). Eds [EB/OL]. 2020.[2020-06-28] <https://www.worldbirdnames.org/>
- Gould JL, Kirschvink J, Deffeyes K. Bees have magnetic remanence[J]. Science, 1978, 201: 1026–1028.
- Heistermann Maik, Jacobi Stephan, Pfaff T. Technical Note: An open source library for processing weather radar data (wradlib)[J]. Hydrology and Earth System Sciences, 2013, 17: 863-871.
- Hewson CM, Thorup K, Pearce-Higgins JW, Atkinson PW. Population decline is linked to migration route in the Common Cuckoo[J]. Nature communications, 2016, 7, 12296.
- Higuchi HO, zaki K, Fujita G, Minton J, Ueta M, Soma M, Mita N. Satellite tracking of White-naped Crane migration and the importance of the Korean Demilitarized Zone[J]. Conservation Biology, 1996, 10: 806-812.
- Higuchi H, Shibaev Y, Minton J, Ozaki K, Surmach S, Fujita G, Momose K, Momose Y, Ueta M, Andronov V, Mita N, Kanai Y. Satellite tracking of the migration of the Red-crowned Crane *Grus japonensis*[J]. Ecological Research, 1998, 13: 273-282.
- Jetz W, Thomas GH, Joy JB, Hartmann K, Mooers AO. The global diversity of birds in space and time[J]. Nature, 2012, 491, 7424:444-448.
- Kanai Y, Sato F, Ueta M, Minton J, Higuchi H, Soma M, Mita N, Matsui S. The migration routes and important restsites of Whooper Swans satellite-tracked from northern Japan[J]. Strix, 1997, 15: 1-13.

- Origin and Evolution of Natural Diversity: Proceedings of the International Symposium[C]// Kazama K, Tomita N, Ito M, Niizuma Y, Takagi M, Watanuki Y. Responses in breeding behaviour of the black-tailed gull (*Larus crassirostris*) to different marine environments. Sapporo, Japan: 21st Century COE for Neo-Science of Natural History, Hokkaido University, 2008, 215-220.
- Kraus RHS, Wink M. Avian genomics: fledging into the wild! [J]. *Journal of Ornithology*, 2015, 156, 851–865.
- Lee WS, Kwon YS, Yoo JC, Song MY, Chon TS. Multivariate analysis and self-organizing mapping applied to analysis of nest-site selection in black-tailed gulls[J]. *Ecological Modelling*, 2006, 193, 3-4: 602-614.
- Liang J, Xing W, Zeng G, Li X, Peng Y, Li X, He X. Where will threatened migratory birds go under climate change? Implications for Chinas national nature reserves [J]. *Science of the Total Environment*, 2018, 645, 1040-1047.
- Malling Olsen K, Larsson H. Gulls of Europe, Asia and North America[M]. Helm and Princeton University Press, 2002.
- Mills KJ, Patterson BR, Murray DL. Effects of variable sampling frequencies on GPS transmitter efficiency and estimated wolf home range size and movement distance[J]. *Wildlife Society Bulletin*, 2006, 34: 1463–1469.
- Mitchell PI, Newton SF, Ratcliffe N, Dunn TE. Seabird populations of Britain and Ireland[M]//Calladine J. Lesser black-backed gull *Larus fuscus*. Poyser, London, 2004, 242–261.
- Mizota C. Nitrogen isotopic patterns of vegetation as affected by breeding activity of black-tailed gull (*Larus crassirostris*): a coupled analysis of feces, inorganic soil nitrogen and flora[J]. *Applied Geochemistry*, 2009, 24, 11: 0-2033.
- Mouritsen H, Heyers D, Gunturkun O. The neural basis of long-distance navigation in birds[J]. *Annual Review of Physiology*, 2016, 78: 133–154.
- Muheim R, Phillips JB, Åkesson S. Polarized light cues underlie compass calibration in migratory songbirds[J]. *Science*, 2006, 313: 837–839.
- Newton I. The Migration Ecology of Birds[M]. Elsevier-Aca-demic Press, London, 2008.
- Papi F, Fiore L, Fiaschi V, Benvenuti S. The influence of olfactory nerve section on the homing capacity of carrier pigeons[J]. *Monitore Zoologico Italiano - Italian Journal of Zoology*, 1971, 5: 265–267.
- Perennou C, Mundkur T, Scott D, Follested Kvenild AL. The Asian Waterfowl Census 1987–91: Distribution and Status of Asian Waterfowl[R]. AWB Publication no. 86/IWRB Special Publication No. 24. Asian Wetland Bureau and Slimbridge: International Waterfowl and Wetlands Research Bureau, Kuala Lumpur, 1994.
- Piersma T. Hop, skip or jump? Constraints in migration of arctic waders by feeding, fattening and flight speed[J]. *Limosa*, 1987, 60: 185-194.

- Klaassen Raymond HG, Ens Bruno J, Shamoun-Baranes Judy, Exo Klaus-Michael, Bairlein Franz. Migration strategy of a flight generalist, the Lesser Black-backed Gull *Larus fuscus*[J]. Behavioral Ecology, 2012, 23, 1: 58–68.
- Robinson Robert A, Crick Humphrey QP, Learmonth JA, Maclean Ilya MD, Thomas Chris D, Bairlein Franz, Forchhammer Mads C, Francis Charles M, Gill Jennifer A, Godley Brendan J, Harwood John, Hays Graeme C, Huntley Brian, Hutson Anthony M, Pierce Graham J, Rehfisch Mark M, Sims David W, Santos M Begona, Sparks Tim H, Stroud David A, Visser Marcel E. Travelling through a warming world: climate change and migratory species[J]. Endangered Species Research, 2009, 7, 87–99.
- Ryan PG, Petersen SL, Peters G, Grémillet D. GPS tracking a marine predator: the effects of precision, resolution and sampling rate on foraging tracks of African penguins[J]. Marine Biology, 2004, 145: 215–223.
- Schulten K, Swenberg CE, Weller A. A biomagnetic sensory mechanism based on magnetic field modulated coherent electron spin motion[J]. Zeitschrift Physikalische Chem, 1978, 111: 1–5.
- Seegar WS, Cutchis PN, Fuller MR, Surer JJ, Bhatnagar V, Wall JG. Fifteen years of satellite tracking development and application to wildlife research and conservation[J]. Johns Hopkins APL Technical Digest, 1996, 17, 4: 401-411.
- Shamoun-Baranes J, van Loon EE, Purves RS, Speckmann B, Weiskopf D, Camphuysen CJ. Analysis and visualization of animal movement[J]. Biology Letters, 2012, 8: 6–9.
- Shamoun-Baranes J, Burant JB, van Loon EE, Bouten W, Camphuysen CJ. Short distance migrants travel as far as long distance migrants in lesser black-backed gulls *Larus fuscus*[J]. Journal of Avian Biology, 2017, 48, 1: 49-57.
- Shamoun-Baranes J, Nilsson C, Bauer S, Chapman J. Taking radar Aeroecology into the 21st century[J]. Ecography, 2019, 42, 5: 847-851.
- Snow D, Perrins CM. The birds of the western Palearctic[M]. Oxford University Press, Oxford, 1998.
- Stutchbury BJM, Tarof SA, Done T, Gow E, Kramer PM, Tautin J, Fox JW, Fanasyev VA. Tracking long-distance songbird migration by using geolocators[J]. Science, 2009, 323: 896–897.
- Wiltschko R, Wiltschko W. Avian navigation: From historical to modern concepts[J]. Animal Behaviour, 2003, 65: 257–272.
- Wolf JBW. Principles of transcriptome analysis and gene expression quantification: an RNA-seq tutorial[J]. Molecular Ecology Resources, 2013, 13, 559–572.
- Wood Eric M, Kellermann Jherime L. Phenological synchrony and bird migration: changing climate and seasonal resources in North America[M]. CRC Press, Boca Raton, Florida, 2015.
- Yodowski ML, Kreithen ML, Keeton WT. Detection of atmospheric infrasound by homing pigeons[J]. Nature, 1977, 265: 725–726.
- Yong DL, Liu Y, Low BW, Española CP, Choi C-Y, Kawakami K. Migratory songbirds in the East Asian-Australasian Fly-way: a review from a conservation perspective[J]. Bird Conservation

International, 2015, 25:1–37.

Kramer G. Weitere Analyse der Faktoren, welche die Zugaktivität des gekäfigten Vogels orientieren[J]. Naturwissenschaften, 1950, 37: 377–378.

Wagner H, Sauer F. Die Sternorientierung nächtlich ziehender Grasmücken (*Sylvia atricapilla*, *borin* und *curruca*) [J]. Zeitschrift Tierpsychol, 1957, 14: 29–70.

Wallraff HG. Das Navigationssystem Der Vögel[M]. München-Wien: Oldenbourg, 1974.

附录

R script: Core script of the algorithm to distinguish different segments for one year of GPS data of the birds. Annotation is printed in bold and parameters setting annotation is printed in capital.

```

library(lubridate)
library(tidyverse)
library(ggpubr)
#Function to calculate haversine distances between points (taken from stack overflow...)
dt.haversine <- function(lat_from, lon_from, lat_to, lon_to, r = 6378137){ radians <- pi/180
  lat_to <- lat_to * radians
  lat_from <- lat_from * radians
  lon_to <- lon_to * radians
  lon_from <- lon_from * radians
  dLat <- (lat_to - lat_from)
  dLon <- (lon_to - lon_from)
  a <- (sin(dLat/2)^2) + (cos(lat_from) * cos(lat_to)) * (sin(dLon/2)^2)
  return(2 * atan2(sqrt(a), sqrt(1 - a)) * r) }

# Load gull data
gulls <- read.csv("G:/XH/data/002_2018.csv", stringsAsFactors = FALSE,header =T)
gulls[is.na(gulls)] <- 0
gulls %>% mutate(time = as.POSIXct(Time, format = "%H:%M:%S", tz=Asia/Shanghai)) %>%
  mutate(time = format(as.POSIXct(time),format="%M"))->gulls
gulls[with(gulls,time<30),]->gulls
gulls %>% mutate(Date = paste(Date, Time)) %>%
  mutate(Date = as.POSIXct(Date, format = "%d/%m/%Y %H:%M:%S", tz=Asia/Shanghai)) %>%
  mutate(Date = round_date(Date, "hour"))->gulls1
gulls1[!duplicated(gulls1$Date), ]->gulls1
gulls1 %>% mutate(log_prev = NA)%>% mutate(lat_prev = NA)-> gulls1
for (i in c(2:nrow(gulls1))){ gulls1$log_prev[i] = gulls1$Longitude[i-1]
  gulls1$lat_prev[i] = gulls1$Latitude[i-1] }

# Create a date vector with all days, to NA fill data
date_vector <-as.data.frame(seq(from=min(gulls1$Date,na.rm = TRUE),
to=max(gulls1$Date,na.rm = TRUE), by="hour"))
colnames(date_vector) <- "Date"
# Make sure that "gulls" are in chronological order
gulls1 %>% full_join(date_vector, by="Date") %>% arrange(Date)-> gulls2
### SET NR OF TIMESTAMPS(NR OF TIMESTAMPS CORRESPONDING TO HOURS) AND BUFFER DISTANCE ###
t = 192
km = 15
dist_buffer = km*1000
#Calculate New segment if moved #Correct segment for returns
gulls2 %>% rownames_to_column() %>% mutate(dist = dt.haversine(lat_prev,log_prev, Latitude,
Longitude)) %>%
mutate(Newsegment = ifelse(dist < dist_buffer, 0, rowname)) %>%
mutate(Newsegment = ifelse(is.na(Newsegment), 0, Newsegment)) %>% mutate(Newsegment =
cumsum(Newsegment)) %>%
mutate(Rsegment = NA) -> gulls3
gulls3$Rsegment[c(1:t)] = 0

```


附表一 30 个有效黑尾鸥个体形态学数据

Table S1 Morphological data of the 30 effective individuals

个体编号	体重	体长	翅长	尾长	跗趾长	嘴峰长
002	465	445	352	134	57	48
005	562	456	373	141	61	50
006	505	430	359	137	55	46
007	540	459	385	146	59	53
008	608	478	393	165	58	51
009	605	441	386	152	59	49
010	415	425	365	145	56	45
011	570	404	358	134	56	51
013	440	435	360	141	54	44
015	440	430	370	145	57	47
016	445	438	373	148	54	43
017	475	443	375	140	53	45
019	455	415	348	135	52	44
024	470	400	362	140	53	46
025	565	470	388	155	60	51
027	520	425	385	152	58	52
028	530	420	395	162	56	53
029	650	420	380	155	57	53
030	525	410	380	160	56	49
031	620	435	360	160	64	50
032	510	435	380	155	64	51
033	402	420	360	144	57	50
034	395	400	345	145	48	40
035	440	400	350	140	55	46
036	550	410	370	160	58	48
038	510	470	390	165	56	52
040	450	420	365	145	54	45
041	440	425	370	150	54	47
043	445	385	365	155	53	45
044	482	385	380	155	54	51

致 谢

时光荏苒，白驹过隙。曾经的懵懂轻狂，如今已稳重了许多。曾无数次幻想硕士毕业的样子，也曾独自喟叹这仿佛上了锈的时钟为何还不敲响毕业的钟声，然而当离别的脚步悄然接近，恍惚间少了些许兴奋，多了一丝忧伤，开始贪恋身边的一草一木，一花一鸟，正是这些司空见惯的场景成了记忆中最美的风景。默然伫立窗边回忆这昙花一现般的三年求学生涯，着实该道一声感谢。

首先，衷心感谢我硕士指导老师雷富民研究员，雷老师平易近人、宽以待人的为人让我十分敬佩，老师渊博的知识和严谨的科学态度是我学习的榜样，感谢雷老师在指导我的过程中给我的自由和支持，更感谢雷老师给我去丹麦交流访问的机会。感谢贾陈喜副研究员对我论文的帮助和出野外期间对我的指导关照，贾老师幽默风趣又严谨认真，他丰富的野外经验和鸟类知识令我十分钦佩羡慕。感谢宋刚老师和李晓兵老师等组内各位老师的支持帮助，感谢同组各位师兄师姐师弟师妹对我的关照和包容，尤其范丽卿师姐对我的照拂，常勇斌师兄对我的帮助，蔡天龙师兄和范平师兄对我出国交流各方面的帮助和支持。

感谢我在丹麦哥本哈根大学的指导老师 Kasper Thorup 教授以及其课题组各位同事，感谢 Kasper 对我在丹期间从科研到生活方方面面的指导帮助，如果没有 Kasper 和博后 Cecilia 在对黑尾鸥迁徙阶段划分算法和 R 语言方面的指导，我很难想象我是否能按时顺利完成硕士课题。感谢哥本哈根大学动物博物馆各位同事，怀念午餐时间和早 10 点的咖啡会议。感谢 Kat、常雅荃和闫昱晶师姐等各位在丹好友的帮助，你们让我的异国生活更加精彩，也感谢在丹各位室友的陪伴，你们让我在异国他乡感受到了浓浓的同胞情。

感谢中国科学院动物研究所研究生部各位老师的帮助，尤其杨培燕老师在我出国过程中各类申请的指导和帮助。感谢北京林业大学雷佳琳师姐在我论文初期提供的意见和 R 语言等技术方面的帮助。

本论文的研究工作由国家基金项目国家重大科研仪器研制（项目名称：面向动物迁飞机理分析的高分辨多维协同雷达测量仪，项目批准号：31727901）提供经费支持。感谢国家留学基金委创新型人才国际合作培养项目对我在丹麦哥本哈根大学交流的资助。

感谢同窗的包容，感谢任小蝶、苏文雯和李媛媛等各位好友的陪伴和支持。

感谢家人一直以来对我的默默付出和支持，感谢你们对我专业选择的尊重，你们永远是最坚强的后盾。

行文至此，忽然不知该如何写上句号。人生路漫漫，因为你们的陪伴，我的旅程不再孤单！谨以此文献给我生命里如此特殊的你们，愿你们一切安好！

2020年9月

作者简介及攻读学位期间发表的学术论文与研究成果

作者简介：

1995年04月出生于吉林省白城市。

2013年09月——2017年06月，在武汉大学生命科学院获得学士学位。

2017年09月——2020年09月，在中国科学院动物研究所攻读硕士学位。

2019年03月——2020年03月，在丹麦哥本哈根大学交流。

参加的研究项目情况：

参加中国科学院战略性先导科技专项（A类）的专题“生物多样性信息平台”。

参加国家重大科研仪器研制专项的课题“面向动物迁飞机理分析的高分辨多维协同雷达测量仪”。

参加创新型人才国际合作培养项目——洲际动物分布和入侵研究人才培养项目。

研究生学位论文承诺及完成修订保证书

学位论文题目：黑尾鸥 *Larus crassirostris* 迁徙规律初步研究

攻读学位：理学硕士

答辩通过时间：2020.08.28

答辩委员会主席：张正旺

承诺书

本人接受答辩委员意见与建议，已经将该学位论文进行了修订和完善，并经过指导教师审核通过。同时作出如下承诺：

1、按照老师要求，在毕业后尽快将论文结果正式发表（保密除外）；

2、不侵犯他人知识产权，不损害动物研究所知识产权；

3、发表相关论文需经导师批准。

保证人签字：复欢

指导教师签字：雷富民

2020 年 9 月