



研究论文 ORIGINAL PAPERS

笼养丹顶鹤孵卵期
行为模式偏离及丰容建议张晓雯^{1#}, 侯佳音^{1#}, 吴庆明^{1*}, 李晓欢¹, 徐卓², 邹红菲¹(1. 东北林业大学野生动物与自然保护地学院, 哈尔滨 150040;
2. 黑龙江扎龙国家级自然保护区管理局, 齐齐哈尔 161000)

稿件运行过程

收稿日期: 2025-04-23

修回日期: 2025-06-06



关键词: 丹顶鹤;

行为模式;

孵卵期;

丰容;

扎龙保护区

Keywords: Red-crowned crane (*Grus japonensis*);

Behavior pattern;

Incubation period;

Enrichment;

Zhalong Nature Reserve

中图分类号: Q958.1

文献标志码: A

文章编号:

2310-1490(2026)-03-0394-12

DOI: 10.12375/ysdwxb.202504018

摘要

为探究笼养环境对丹顶鹤孵卵期行为模式的影响,并为其环境丰容提供科学依据,本研究于2024年3—5月,以黑龙江扎龙国家级自然保护区的笼养与野生丹顶鹤(*Grus japonensis*)为研究对象,采用红外相机技术对比分析其孵卵期行为时间分配与活动节律,揭示笼养环境对其行为模式的制约因素,并分析环境因子与行为表达的相关性。结果表明:(1)笼养个体在关键繁殖行为上显著弱化,其中孵化警戒和翻卵行为的时间占比极显著低于野生个体($P < 0.01$)。(2)笼养群体的行为节律呈现与人类活动同步化特征,觅食、游走高峰提前且延长,对鸣、整理等行为峰期数量减少或时段偏移,与野生种群的天然节律存在偏离。(3)在笼养环境的丰容条件中,遮蔽度与孵化警戒($P < 0.001$)、翻卵($P < 0.05$)行为呈显著正相关,与孵化静栖行为呈显著负相关($P < 0.01$);巢材种类($P < 0.001$)、地表覆盖度($P < 0.05$)与游走行为显著负相关;巢材数量、人类干预与孵化警戒行为显著正相关($P < 0.05$)。研究表明,笼养丹顶鹤在孵卵期存在行为时间分配和活动节律的适应性偏离,关键环境因子对其行为表达具有显著调控作用。基于此,建议通过增加植被遮蔽、改良地表覆盖物、配置多样化巢材和建立人类活动缓冲区等措施进行环境丰容,以驱动笼养丹顶鹤行为模式向野生种群趋近。

基金项目: 国家重点研发计划重点专项项目(2023YFF1305000);国家自然科学基金面上项目(32271557)

第一作者简介: 张晓雯(1998—),女,硕士研究生;主要从事鸟类生态学研究。E-mail: 18846761225@163.com

共同第一作者: 张晓雯; 侯佳音

* 通信作者: 吴庆明, E-mail: qingmingwu@126.com

Behavioral Pattern Deviations and Enrichment Suggestions for Captive Red-Crowned Cranes During the Incubation Period

ZHANG Xiaowen^{1#}, HOU Jiayin^{1#}, WU Qingming^{1*}, LI Xiaohuan¹, XU Zhuo², ZOU Hongfei¹

(1. College of Wildlife and Protected Area, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China;

2. Administration of Heilongjiang Zhalong National Nature Reserve, Qiqihar 161000, China)

Abstract: To explore the effects of captive environments on the behavioral patterns of red-crowned cranes (*Grus japonensis*) during the incubation period and provide a scientific basis for their environmental enrichment, this study was conducted from March to May 2024. We compared captive and wild populations at Zhalong National Nature Reserve, Heilongjiang Province, using camera-trapping to analyze behavioral time budgets and activity rhythms throughout incubation, identify the limiting factors imposed by captivity, and examine the correlations between environmental factors and behavioral expression. The results showed that: (1) Captive individuals exhibited substantial declines in critical reproductive behaviors, with time allocated to incubation vigilance and egg-turning being significantly lower than in wild individuals ($P < 0.01$). (2) The activity rhythms of captive cranes were synchronized with human activities, peaks in foraging and locomotion occurred earlier and lasted longer, while duet calling and preening shifted markedly in both frequency and timing, deviating from the natural rhythms of wild populations. (3) Among the environmental enrichment variables in captive habitats, shelter coverage was significantly positively correlated with incubation vigilance ($P < 0.001$) and egg-turning ($P < 0.05$), but significantly negatively correlated with incubation resting ($P < 0.01$). Both nest material types ($P < 0.001$) and ground cover ($P < 0.05$) showed significant negative correlations with locomotion, whereas nest material quantity and human disturbance were significantly positively correlated with incubation vigilance ($P < 0.05$). This study indicates that captive red-crowned cranes exhibit adaptive deviations in behavioral time budgets and activity rhythms during the incubation period, and key environmental factors exert significant regulatory effects on their behavioral expression. Accordingly, we propose targeted environmental enrichment strategies, including increasing vegetation shelter, optimizing ground cover, supplying diverse nest materials, and establishing human activity buffer zones. These strategies are expected to encourage the behavioral patterns of captive red-crowned cranes to converge with those of wild populations.

丹顶鹤(*Grus japonensis*)作为国家一级重点保护野生鸟类,在我国主要繁殖于东北地区。受限于大陆种群数量持续低位的现状^[1-4],其保护策略已从传统栖息地保护延伸至迁地保护体系,涵盖人工繁育与种群重建等关键领域^[5]。尽管动物园和繁育中心等人工环境为丹顶鹤保育提供了基础保障,但空间局限与生态要素缺失导致笼养个体普遍存在繁殖行为异常现象^[6]。作为提升动物福利的核心手段,丰容技术通过环境优化与行为刺激可有效促进动物自然行为恢复^[7-9]。然而,目前针对丹顶鹤孵卵行为的丰容研究仍较为薄弱,尤其是缺乏基于行为定量比较的精细化丰容方案,难以精准回应笼养个体在关

键繁殖阶段的行为需求。

迁地保护环境下丹顶鹤的繁殖行为(包括求偶、筑巢、孵卵及育雏)已呈现显著的伴人性与微适应性特征^[10]。具体表现为笼养个体求偶舞蹈节律紊乱、巢材结构简易化、繁殖行为模式与野生种群存在显著差异^[11]。此类问题的根源在于人工环境中湿地生境缺失、植被结构单一及栖息地要素不足,导致丹顶鹤难以表达自然繁殖行为。这种行为抑制会直接降低笼养种群的野化适应能力,进而影响野外种群复壮效果^[12-14]。现有迁地保护中虽已开展一定的丰容实践,但多局限于基础环境改造,如人工湿地营建和有限巢材供给等。这些丰容实践往往存在环境与行

为双重错位。在物理环境方面,以大鸨(*Otis tarda*)和黑颈鹤(*Grus nigricollis*)为例,笼养个体繁殖率显著低于野生种群,主因在于巢材多样性不足及巢区空间压缩^[15-16];在行为需求方面,笼养条件常伴随性别比例失衡、社会互动匮乏、群体规模不足及个体间社会关系不稳定等问题,这些问题共同诱发鹤类的行为抑制及失常,进而影响繁殖行为模式^[17]。尽管已有研究关注笼养丹顶鹤的繁殖行为^[11,13],但多集中于行为谱描述或单一行为的定性观察,鲜有研究系统比较笼养与野生个体在孵卵期这一关键繁殖阶段的行为时间分配与活动节律差异,更缺乏对笼养环境中关键环境因子与行为表达之间关联机制的定量解析。孵卵期作为繁殖成功率的关键窗口期,其行为模式的偏离程度直接反映人工环境对繁殖行为的影响强度,也是丰容干预的重要切入点。为此,本研究以黑龙江扎龙国家级自然保护区(以下简称扎龙保护区)的野生丹顶鹤为参照,通过系统比较笼养个体在孵卵期的复合行为与单一行为特征,揭示其行为时间分配与节律的偏离程度;结合笼养环境限制因子分析,探讨孵卵行为与人工环境要素的关联机制,明确制约笼养丹顶鹤自然行为表达的关键环境因子,最终提出丹顶鹤笼养环境丰容优化路径,以期为迁地保护种群的繁殖行为调控提供科学依据,也为濒危鸟类笼养环境的精细化丰容实践提供理论支撑。

1 研究区概况

扎龙保护区地处中国东北松嫩平原西部,位于黑龙江省齐齐哈尔市与大庆市交界区域(46°52′—47°32′N, 123°47′—124°37′E),总面积2 100 km²,是我国同纬度地区保存最为完整的湿地生态系统^[18]。该保护区以保护丹顶鹤等濒危水禽及其湿地生境为核心目标。2022—2024年扎龙保护区连续监测显示,区内野生丹顶鹤种群稳定维持在300只以上;2025年扎龙保护区鹤类年度专项调查进一步表明,春季共观测到野生丹顶鹤405只,5月记录有效繁殖巢84个,其承载的丹顶鹤种群占大陆种群总量(约1 600只)^[19]的25%。扎龙保护区不仅是全球丹顶鹤大陆种群西线群体的核心繁殖地,更是维持该物种全球野生种群稳定的关键生态枢纽,具有不可替代的物种保护价值^[20-21]。

2 研究方法

2.1 预实验及行为谱完善

在行为研究中,构建行为谱是核心方法论基础,它可以解决行为定义的模糊性,实现行为分类的系统性,并适配特定的研究目标和观察场景^[22]。本研究的行为谱构建分两个步骤:首先,系统收集行为类别,主要参考前人关于丹顶鹤行为研究的代表性成果^[23-35];其次,于2024年3月1—9日开展实地预观察,对收集的行为类别进行校对、规范与完善。

丹顶鹤孵卵采用雌雄轮流孵化制^[29-30]。配对鹤中分为孵化个体(负责卧巢孵化)和非孵化个体(负责觅食与警戒)。本研究仅关注孵化个体,具体聚焦其两类行为:(1)在巢期间的行为,即孵化个体处于卧巢状态时所表现的行为,包含孵化本身及同时发生的附加行为,定义为复合行为。(2)下巢后的行为,即孵化个体下巢后至离开巢区前的非卧巢行为,定义为单一行为。依据上述分类,本研究构建的丹顶鹤孵卵期行为谱涵盖复合行为和单一行为两大类,共包含15种行为类型,具体描述见表1。

2.2 数据获取

2.2.1 行为数据获取

(1)研究对象筛选:以扎龙繁育野化中心笼养丹顶鹤和扎龙保护区野生丹顶鹤为研究对象。笼养个体筛选聚焦于该中心参与人工繁育的成体丹顶鹤,综合考量行为习性和笼舍位置,最终选取10对生理健康、行为正常且远离办公区域的个体作为观察对象。野生个体筛选聚焦于保护区内自然繁殖的野生成体丹顶鹤,通过环志信息和行为模式排除野放的散养个体,最终选取10对观察对象。

(2)行为数据收集:为避免人类活动干扰观察对象,采用红外相机触发技术及瞬时拍照取样法采集行为数据。使用与芦苇颜色相近的尖头竹竿搭建三脚架固定相机,并调整角度对孵卵鹤取样。鉴于丹顶鹤孵卵期在个体间不同步(31~33 d)^[36],数据采集期设定为2024年3月10日—5月27日。在采集期24 h连续取样,每5 min连拍3张照片。以第2张照片作为行为样本,第1张和第3张作为辅助样本,由同一名研究人员完成行为甄别,以消除个体间判别标准差异所带来的误差。在实际观察中,受野外环境影响,一对野生个体取样失败。最终有效观察对象为:

表1 丹顶鹤孵卵期行为谱
Table 1 Behavioral spectrum of red-crowned cranes during the incubation period

行为类别 Behavioral classification	行为类型 Behavior type	行为描述 Behavior description
复合行为 Composite behavior	孵化静栖 Incubation resting, IR	在巢中呈卧姿,双腿蜷曲于身体下方,头部置于胸前或翅间,进行深度休息或睡眠的静止行为
	孵化整理 Incubation preening, IP	在巢中卧姿状态下,用喙梳理自身羽毛,调整身体位置以保持最佳姿态进行孵卵的行为
	孵化觅食 Incubation foraging, IF	在巢中以卧姿尝试寻找并摄取食物或水的行为
	孵化警戒 Incubation vigilance, IV	在巢中卧姿时,颈部伸直,头部、颈部呈某一姿势朝向某一方向,准备进一步做出判断以应对潜在威胁的行为
	孵化观察 Incubation observation, IO	在巢中卧姿状态下,颈部不完全伸直,头部微微抬起,向周围扫描式注视的行为,头部与颈部姿态不同于孵化警戒
单一行为 Simple behavior	孵化修巢 Incubation nest-repairing, INR	在巢中卧姿时,用喙衔取巢材对巢体进行加固或结构改善的行为
	翻卵 Egg-turning, ET	孵卵期间,用喙轻轻翻动巢中卵的行为
	游走 Walking, W	通过双脚交替的方式在巢周地面进行水平空间移动的行为
	整理 Preening, P	呈站姿时对自身羽毛进行梳理的行为,包括理羽、抖羽和展羽等
	觅食 Foraging, F	非卧姿状态下低头寻找、处理食物及饮水的行为
	警戒 Alertness, A	发现威胁或干扰后,全身直立、颈部伸直关注某一方向,甚至发出急促尖锐鸣叫的行为。该行为与孵化警戒相比,肢体幅度更大、活动空间更广
	观察 Observation, O	非卧姿状态下对周围环境进行非特定目的的注视和聆听,常与休息、游走或觅食等行为并存
	修巢 Nest maintenance, NM	对巢进行维护、加固或改善的行为。在野外观察中,当水位过高有淹没巢的趋势时,出现衔材补巢的行为
	对鸣 Duet calling, DC	丹顶鹤之间通过鸣叫进行沟通和交流的行为,包括换孵鸣叫、领地宣示鸣叫和警告鸣叫等
	驱赶 Threat display, TD	孵卵个体离开巢,通过特定的肢体动作、鸣叫或追逐等方式,主动驱赶入侵者以降低巢区风险、提升孵卵安全的行为

笼养个体10对、野生个体9对,每对收集20个完整观测日数据。根据实验设计,应采集数据109 440条(对应照片328 320张),实收数据95 735条(照片287 205张),有效数据88 161条,有效率92.09%。其中,笼养个体有效数据51 513条,野生个体有效数据36 648条。因野外环境干扰,野生个体有效记录略少于笼养个体。笼养丹顶鹤的巢周活动面积约为12 m²。

2.2.2 环境因子获取

为揭示笼养环境对丹顶鹤孵卵期行为的影响机制,从影响丹顶鹤繁殖成功的关键环境要素出发,基于巢材资源、栖息地环境及外界干扰3个维度,选取6个核心环境因子(巢材种类、巢材数量、地表覆盖度、遮蔽度、人类干预和天敌种类)开展定量分析。各因子定义及测定方法见表2。

2.3 数据分析

首先计算每只个体各行为类型的日均占比,以及特定时刻各行为类型个体数占观察对象总数的比例。计算各指标的组内平均值,用于后续的行为时间分配与行为节律分析。所有数据均以平均值±标准误差表示。

对于行为时间分配数据,先后进行Kolmogorov-Smirnov检验和Levene's检验,以验证孵卵期丹顶鹤时间分配数据的正态性、独立性和方差齐性。检验结果表明,不同群体孵卵期丹顶鹤的时间分配数据符合正态分布,群体间数据具有独立性且方差齐。基于数据满足正态性、独立性和方差齐性的结果,采用独立样本 t 检验分析野生与笼养丹顶鹤各行为时间分配的差异性,显著性水平 $\alpha = 0.05$ 。

表 2 环境因子及其测定方法
Table 2 Environmental factors and measurement methods

因子分类 Factor classification	因子 Factor	定义 Definition	方法 Method
巢材资源 Nest material resources	巢材种类 Nest material type (NMT)	构成丹顶鹤巢体的主要材料类型,包括植物性材料(如枯草、芦苇、香蒲和树枝)、动物性材料(如羽毛)或人工废弃物(如塑料、绳线)	在孵卵期结束后(或确认弃巢后)进行实地分类计数。全面清理巢体材料,按形态与质地归类:植物性材料依叶片形状、茎秆粗细区分;动物性材料依羽毛颜色、纹理辨别;人工废弃物依材质和外观分类。逐一记录类型数,确保无遗漏
	巢材数量 Nest material quantity (NMQ)	构成巢体的所有材料的总数量	在孵卵期结束后(或确认弃巢后),实地逐一清点,记录巢材总数量
栖息地环境 Habitat environment	地表覆盖度 Ground cover percentage (GCP)	巢区范围内植被(草本、灌木和乔木)垂直投影面积占地面总面积的百分比,反映栖息地的隐蔽性与资源丰富度	在孵卵期结束后(或确认弃巢后),采用样方法测算:以巢为原点作两条垂线,在原点及距原点 5 m、10 m 的垂线处各设 1 个 1 m × 1 m 样方,测量样方内地表覆盖比例,取均值 ^[34]
	遮蔽度 Percentage of shelters (PS)	巢周自然环境对巢体形成的物理遮挡程度	在孵卵期结束后(或确认弃巢后),采用 360° 扇形法:将圆周分为 16 个扇区(每 22.5° 一个方向),用激光测角仪测量从巢体到最近遮挡物的水平夹角(θ);若该方向无遮挡,则 $\theta = 0^\circ$ 。单方向遮蔽度 = $\theta/22.5^\circ \times 100\%$,取所有扇区平均值
外界干扰 External intervention	人类干预 Human interference (HI)	巢距最近人为活动区(如居民点、公路、保护区局址、观鸟鱼棚、堤坝和大车道等)的直线距离	采用 GPS 打点法,计算巢中心点到最近人为干扰区边界的直线距离
	天敌种类 Predator type (PT)	对丹顶鹤卵或亲鸟构成直接威胁的物种,包括捕食者[如赤狐(<i>Vulpes vulpes</i>)]、盗食者[如喜鹊(<i>Pica serica</i>)、猫和鸢科(<i>Corvidae</i>)鸟类]	通过直接观察及调查确认,记录巢区周边可能对丹顶鹤卵或亲鸟构成威胁的物种种类数

利用 Spearman 相关系数及其显著性检验分析各环境因子与行为时间分配之间的相关性,测定不同环境因子与行为模式之间的关联性。所有分析利用 SPSS 25.0 软件完成。

3 结果

3.1 孵卵期行为时间分配比较

野生和笼养丹顶鹤在孵卵期均以复合行为为主,其时间占比均超过 90%,表明孵卵行为本身在两个群体中均占据绝对主导地位。然而,二者在复合行为的具体构成上呈现出不同的分配策略。野生个体的次要复合行为以孵化观察(25.11%)、孵化警戒(12.38%)和孵化整理(10.48%)为主;而笼养个体则以孵化观察(23.98%)、孵化整理(14.12%)和孵化修巢(4.61%)为主。

与野生环境相比,笼养情境下丹顶鹤的行为时间分配在复合行为和单一行为方面均表现出显著的适应性变化(表 3)。在复合行为中,笼养个体的孵化静栖、孵化整理和孵化修巢时间占比极显著高于野生个

体($P < 0.01$);而孵化警戒行为时间占比则极显著低于野生个体($P < 0.01$)。在单一行为中,笼养个体的整理、观察、对鸣行为时间占比极显著高于野生个体($P < 0.01$);游走、觅食、驱赶行为的时间占比则显著增加($P < 0.05$),其中驱赶行为仅出现在笼养个体中(野生个体未记录到);翻卵($P < 0.01$)和警戒($P < 0.05$)行为的时间占比则显著低于野生个体。

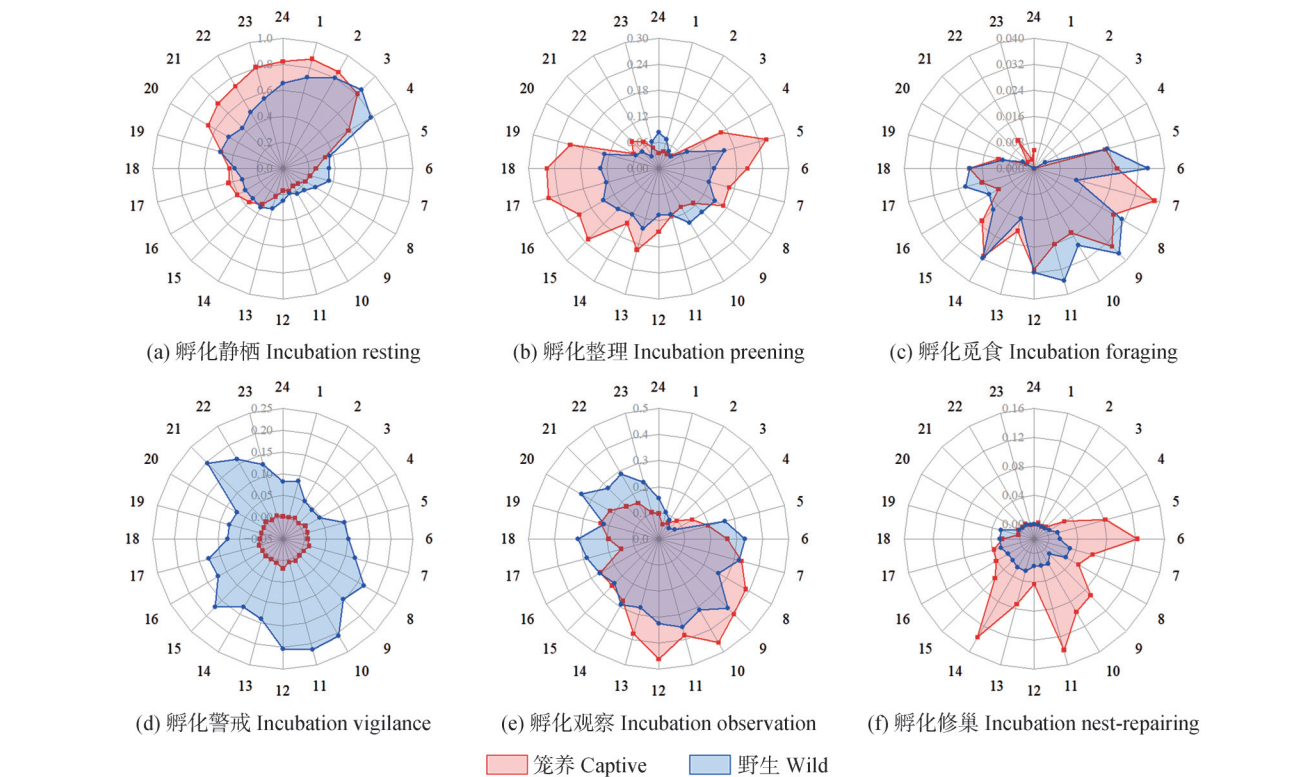
3.2 孵卵期行为活动节律比较

笼养丹顶鹤在孵卵期的行为节律较野生个体发生显著改变。在复合行为中,孵化静栖峰期提前并延长(笼养:19:00—03:00;野生:23:00—04:00),夜间静栖时长显著增加;孵化整理由野生的连续单峰(04:00—19:00)变为笼养双峰(04:00—05:00、14:00—19:00),峰期总时长明显缩短;孵化修巢峰期前移且增至 3 个(笼养:05:00—06:00、10:00—11:00 和 13:00—14:00;野生:06:00—08:00、16:00—19:00),谷期相应延长(笼养:18:00—03:00;野生:19:00—04:00);孵化警戒行为在笼养环境中占比极低,谷期特征模糊,而野生种群则呈现清晰的峰谷波动(图 1)。

表3 野生与笼养丹顶鹤行为时间分配差异
Table 3 Differences in behavior time allocation between wild and captive red-crowned cranes

行为类别 Behavioral classification	行为类型 Behavior type	行为时间占比/% Percentage of behavior time		t值 t-value	P值 P-value
		野生鹤 Wild	笼养鹤 Captive		
复合行为 Composite behavior	孵化静栖 Incubation resting	44.16 ± 3.94	46.51 ± 5.12	4.343	<0.001**
	孵化整理 Incubation preening	10.48 ± 3.98	14.12 ± 1.54	14.201	<0.001**
	孵化觅食 Incubation foraging	1.56 ± 1.36	1.61 ± 0.24	0.355	0.723
	孵化警戒 Incubation vigilance	12.38 ± 5.18	0.56 ± 0.08	43.849	<0.001**
	孵化观察 Incubation observation	25.11 ± 9.20	23.99 ± 2.46	0.304	0.918
	孵化修巢 Incubation nest-repairing	1.44 ± 1.16	4.62 ± 0.91	8.238	0.003**
单一行为 Simple behavior	翻卵 Egg-turning	1.42 ± 0.66	1.29 ± 0.08	37.950	<0.001**
	游走 Walking	0.75 ± 0.75	1.82 ± 0.45	15.275	0.034*
	整理 Preening	1.17 ± 0.60	2.29 ± 0.20	5.262	<0.001**
	觅食 Foraging	0.21 ± 0.28	0.87 ± 0.28	20.558	0.013*
	警戒 Alertness	0.50 ± 0.62	0.29 ± 0.05	4.870	0.037*
	观察 Observation	0.14 ± 0.26	0.61 ± 0.12	9.329	0.001**
	修巢 Nest maintenance	0.57 ± 0.64	0.53 ± 0.09	2.449	0.783
	驱赶 Threat display	0	0.07 ± 0.03	27.991	0.016*
	对鸣 Duet calling	0.11 ± 0.20	0.82 ± 0.15	24.557	<0.001**

*. 差异显著($P < 0.05$); **. 差异极显著($P < 0.01$)。行为时间占比数据为平均值±标准误。
*. Difference was significant ($P < 0.05$); **. Difference was highly significant ($P < 0.01$). Data for behavioral time proportion were mean ± SE.

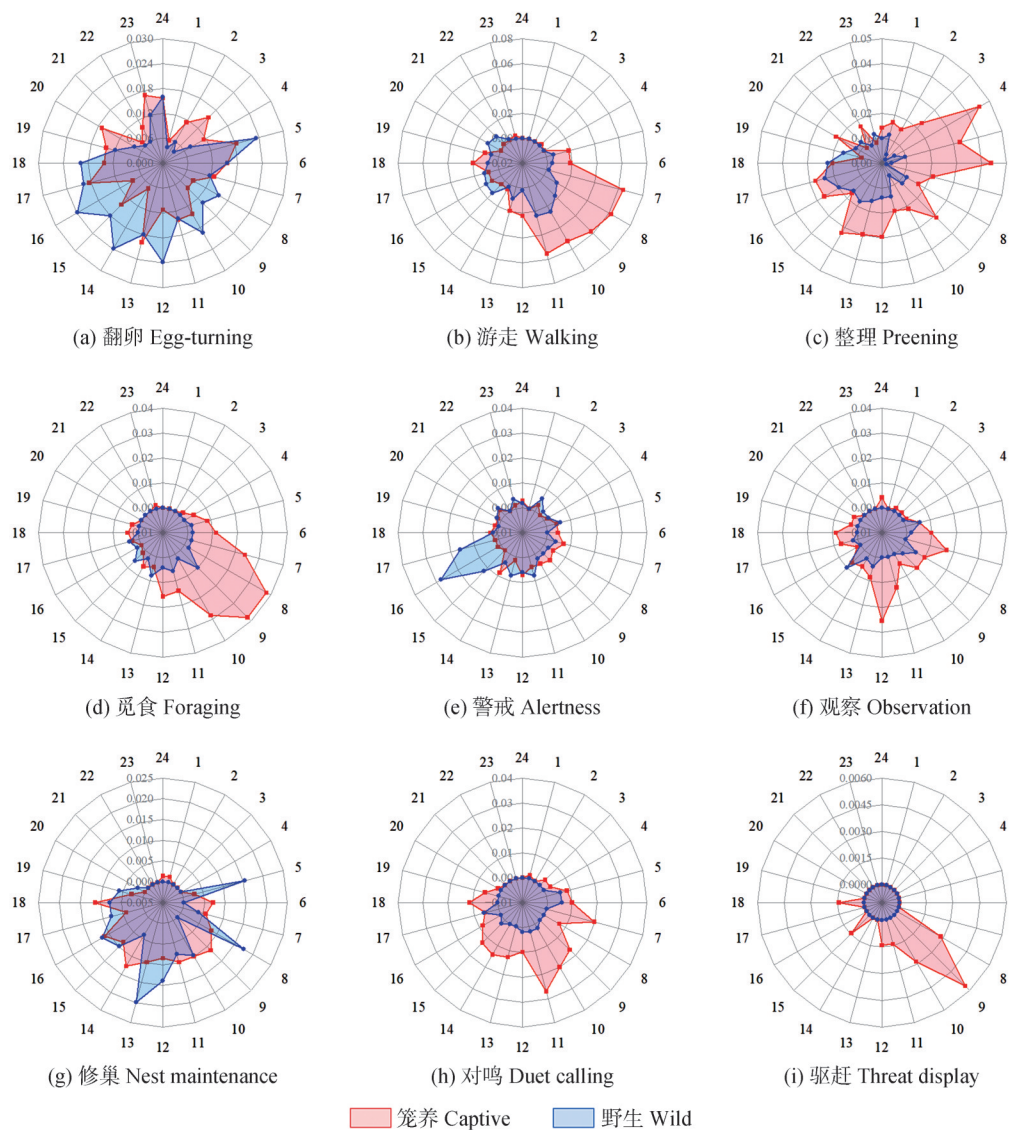


雷达图外周数字为24小时制的时间段编号,数字*n*代表(*n*-1):00—*n*:00的小时区间(其中:1为00:00—01:00,2为01:00—02:00,⋯,23为22:00—23:00,24为23:00—00:00)。

The periphery number of the radar charts is 24-hour time number and represents hour interval from (*n*-1):00—*n*:00 (where 1 is 00:00—01:00, 2 is 01:00—02:00, ⋯, 23 is 22:00—23:00, and 24 is 23:00—00:00).

图1 笼养与野生丹顶鹤孵卵期复合行为节律比较

Figure 1 Comparison of composite behavior rhythms between captive and wild red-crowned cranes during incubation



雷达图外周数字为24小时制的时间段编号,数字 n 代表 $(n-1):00-n:00$ 的小时区间(其中:1为00:00—01:00,2为01:00—02:00,⋯,23为22:00—23:00,24为23:00—00:00)。

The periphery number of the radar charts is 24-hour time number and represents hour interval from $(n-1):00-n:00$ (where 1 is 00:00—01:00, 2 is 01:00—02:00, ⋯, 23 is 22:00—23:00, and 24 is 23:00—00:00).

图2 笼养与野生丹顶鹤孵卵期单一行为节律比较

Figure 2 Comparison in simple behavior rhythms between captive and wild red-crowned cranes during incubation

在单一行为中,笼养个体夜间翻卵峰值增多,日间翻卵最高峰由清晨推迟至午间(笼养:12:00—13:00;野生:04:00—05:00);警戒高峰前移(笼养:13:00—14:00;野生:15:00—16:00);游走高峰提前并延长(笼养:06:00—11:00;野生:09:00—11:00);觅食峰期提前并延长(笼养:07:00—09:00;野生:08:00—09:00);对鸣由野生双峰(04:00—06:00、16:00—17:00)变为笼养单峰(10:00—11:00);观察行为的笼养高峰(11:00—12:00)恰为野生谷期,而野生高峰(14:00—15:00)为笼养低值期;此外,驱赶行为为仅

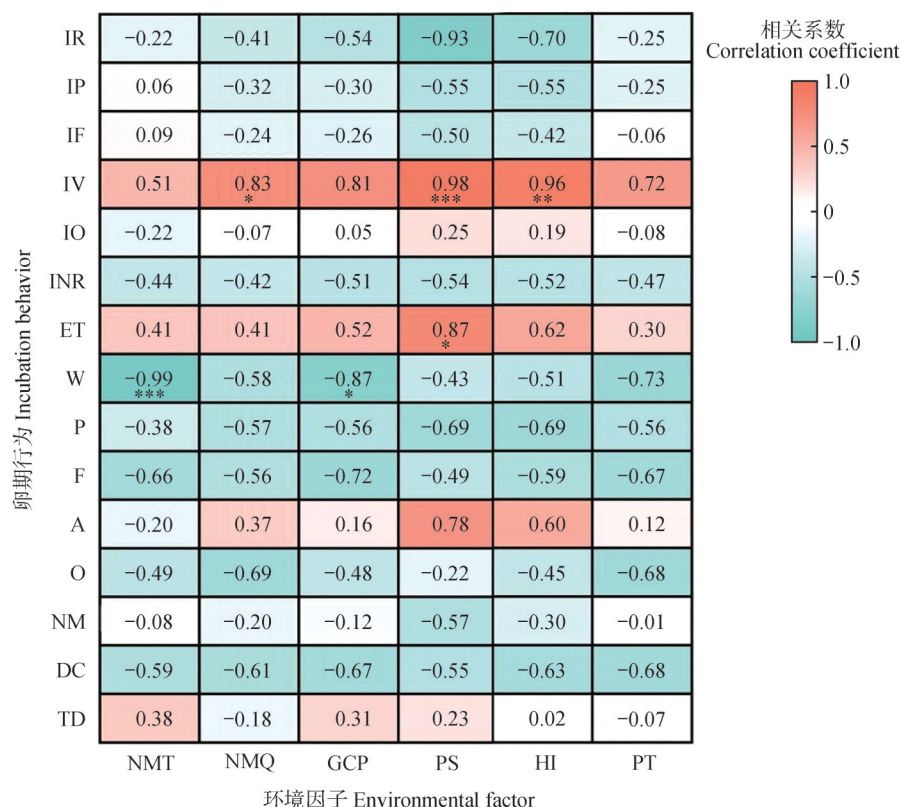
在笼养个体的08:00—09:00出现明显高峰,野生种群全时段均未记录到该行为(图2)。

3.3 孵卵期行为与笼养环境因子的相关性

相关分析表明(图3),遮蔽度(PS)、巢材数量(NMQ)及人类干预(HI)等环境因子是影响孵化期复合行为的关键变量。在复合行为中,个体孵化警戒(IV)时间占比与上述因子均呈显著或极显著正相关;个体孵化静栖(IR)时间占比与遮蔽度呈极显著负相关($P < 0.01$);个体翻卵(ET)行为时间占比与遮蔽度呈显著正相关($P < 0.05$)。孵化整理(IP)及

孵化修巢(INR)与笼养环境因子无显著相关性。在单一行为中,个体游走(W)行为时间占比与巢材种类(NMT)、地表覆盖度(GCP)呈极显著或显著负相

关。仅笼养个体记录的驱赶(D)、整理(P)、观察(O)和对鸣(DC)行为与环境因子无显著相关性。



IR. 孵化静栖;IP. 孵化整理;IF. 孵化觅食;IV. 孵化警戒;IO. 孵化观察;INR. 孵化修巢;ET. 翻卵;W. 游走;P. 整理;F. 觅食;A. 警戒;O. 观察;NM. 修巢;DC. 对鸣;TD. 驱赶;NMT. 巢材种类;NMQ. 巢材数量;GCP. 地表覆盖度;PS. 遮蔽度;HI. 人类干预;PT. 天敌种类。
*. $P < 0.05$; **. $P < 0.01$; ***. $P < 0.001$ 。

IR. Incubation resting; IP. Incubation preening; IF. Incubation foraging; IV. Incubation vigilance; IO. Incubation observation; INR. Incubation nest-repairing; ET. Egg-turning; W. Walking; P. Preening; F. Foraging; A. Alertness; O. Observation; NM. Nest maintenance; DC. Duet calling; TD. Threat display; NMT. Nest material type; NMQ. Nest material quantity; GCP. Ground cover percentage; PS. Percentage of shelters; HI. Human interference; PT. Predator type. *. $P < 0.05$; **. $P < 0.01$; ***. $P < 0.001$ 。

图3 丹顶鹤孵卵期行为与笼养环境因子的相关性

Figure 3 Correlation between incubation behaviors and captive environmental factors of red-crowned cranes

4 讨论

4.1 笼养丹顶鹤孵卵期行为时间分配的适应性调整

笼养与野生丹顶鹤在孵卵期的行为时间分配差异在本质上是对环境压力的适应性响应^[37-38],体现在关键繁殖行为的弱化与刻板及冲突行为的凸显两个方面。关键繁殖行为的弱化体现在孵化警戒、翻卵等行为的显著减少。在笼养环境中,人工管护显著降低了亲鸟对安全风险的感知,表现为孵化警戒行为时间占比极显著降低(笼养占比为0.56%,野生占比为12.38%),而孵化修巢占比极显著升高,表明

笼养环境下亲鸟对安全监测的需求有所弱化,对巢体维护的需求相对增强;同时,亲鸟缺乏自然刺激(如对温度、湿度进行调节的需求减少),这部分节省的能量被重新分配至低能耗行为^[37],因此笼养个体的孵化静栖(笼养46.51%,野生44.16%)、孵化整理(笼养14.12%,野生10.48%)等复合行为时间占比极显著增加。此外翻卵行为时间占比极显著低于野生个体。同时,笼养环境特有的巢材限制,则直接促使笼养个体的孵化修巢行为显著增加(笼养4.62%,野生1.44%)。刻板及冲突行为凸显表现为游走、整理、观察和对鸣等行为的显著增加,以及驱赶行为的特有出现。笼养空间局限引发具有刻板性的游走行

为显著增加(笼养1.82%,野生0.75%),整理、观察和对鸣行为时间占比均极显著高于野生个体,同时产生特有的驱赶行为(仅笼养个体),反映密集环境下的领地冲突与社会压力。在上述行为中,刻板性游走与驱赶行为均属高能耗活动,能量预算的重新分配可能挤占关键繁殖行为资源。此外,频繁的冲突与驱赶可能破坏配对亲鸟间的协作平衡,从而降低孵化成功率。此类因笼舍位置或范围局限导致的行为现象在早期笼养朱鹮(*Nipponia nippon*)的自然繁殖行为研究中也出现^[39-40]。

4.2 笼养丹顶鹤行为节律对人工管理节律的趋同与调整

笼养丹顶鹤的行为节律呈现与人类活动的强同步性,偏离野生自然节律^[41],主要表现为对人工管理节律的趋同响应、对巢材与空间限制的适应性调整,以及社交行为节律的重塑。本研究发现,对人工管理节律的趋同响应主要表现在觅食、游走和警戒等行为节律的变化上。笼养个体的觅食(笼养:07:00—09:00;野生:08:00—09:00)、游走高峰均提前且持续时间更长(笼养:06:00—11:00;野生:09:00—11:00),可能受人工固定投喂时间(07:20、11:20和17:20)影响,投喂期间人类活动频繁、食物供应集中,促使相关行为活跃,这与其他笼养鸟类研究结果^[42-43]一致。同时,不同于野生个体警戒高峰位于黄昏时段(15:00—16:00)以应对天敌活跃期,笼养个体的孵化警戒占比极低、谷期特征模糊且峰值相对分散,表明笼养个体对笼舍内规律性干扰源(如人为活动)产生习惯化响应,节律也随之钝化。此外,孵化整理行为由野生的连续单峰(04:00—19:00)变为笼养双峰(04:00—05:00、14:00—19:00),峰期总时长明显缩短,其中凌晨时段(04:00—05:00)人为干扰较少,有利于个体集中进行梳理羽毛等放松行为。

对巢材或空间限制的适应性调整表现为孵化修巢、孵化静栖和翻卵等行为节律的改变。孵化修巢行为的高峰由野生的2个增至笼养的3个(野生:06:00—08:00、16:00—19:00;笼养:05:00—06:00、10:00—11:00和13:00—14:00),谷期相应延长(笼养:18:00—03:00;野生:19:00—04:00),峰期数量增加与谷期延长共同指向笼养巢材稳定性差的现实困境,迫使孵卵个体在全天多个时段频繁维护巢结构^[33]。笼养个体的孵化静栖峰期提前并延长(笼养:19:00—04:00;野生:23:00—04:00),夜间静栖时长

显著增加。这一变化既得益于笼养环境下天敌威胁缺失所带来的安全感提升,也与警戒、翻卵等行为投入减少后的能量再分配有关。此外,笼养个体夜间翻卵峰值增多,而日间翻卵最高峰由清晨推迟至午间(笼养:12:00—13:00;野生:04:00—05:00),翻卵行为旨在保障受精卵均匀受热以提高繁殖成功率^[44],笼养丹顶鹤翻卵高峰时段的整体后移可能反映了笼养环境下人工巢材保温性能的差异,亦可能与亲鸟对笼养微气候的生理适应有关。社交行为节律的重塑体现在对鸣、观察等行为的变化上。笼养丹顶鹤对鸣行为由野生双峰(04:00—06:00、16:00—17:00)变为笼养单峰(10:00—11:00),观察行为的笼养高峰(11:00—12:00)恰为野生谷期,而野生高峰(14:00—15:00)为笼养低值期,两群体峰谷完全错位,表明社交互动受空间隔离与社会结构简化限制,行为节律发生根本性重塑。此外,驱赶行为仅在笼养个体的08:00—09:00出现明显高峰,野生种群全时段均未记录到该行为,反映出高密度笼养环境下领地边界重叠所激发的社会冲突在清晨首次投喂后集中表达。

由此可见,在笼养环境中,丹顶鹤在孵卵期表现出的行为节律变化,是其对人工饲养条件的一种适应性响应。本质上,这些变化反映了该物种在非自然生境中,为应对繁殖需求与环境压力之间的张力所采取的行为调节策略^[34,45]。这一现象同时也表明,当前的笼养管理模式亟待优化,以降低行为节律的异常变化对丹顶鹤繁殖成功率的潜在负面影响。

4.3 环境因子对笼养丹顶鹤繁殖行为分配的限制

环境因子与行为分配的相关性分析表明,遮蔽度、巢材数量及人类干预是影响孵化期复合行为的重要环境变量,其中遮蔽度是调控繁殖行为的主要因子,地表覆盖度、巢材种类则主要影响单一行为。

遮蔽度与孵化警戒、翻卵行为呈显著正相关,与孵化静栖呈极显著负相关,提示遮蔽度可能影响亲鸟在隐蔽性与视野监测之间的行为权衡:遮蔽增加隐蔽性但限制视野,促使个体加强警戒以弥补视野受限;同时,植被遮蔽有利于保温,亲鸟需通过频繁翻卵维持巢内适宜的温湿度,从而压缩了静栖时间。在本研究中,笼养环境下遮蔽度低于野生环境,导致笼养丹顶鹤的孵化警戒和翻卵行为时间占比极显著低于野生个体,而孵化静栖极显著高于野生个体,表现出对低遮蔽巢址的行为适应。

游走行为时间占比与地表覆盖度、巢材种类呈极显著负相关,表明丰富的巢材和较高的地表覆盖度有助于减少刻板游走行为。但笼养环境下多为裸露硬质地面,覆盖度和巢材丰富度均低于野生环境,导致笼养丹顶鹤游走行为显著高于野生个体,反映出其对资源贫乏且高度可预测性环境的防御反应,提示当前人工环境在满足其自然行为需求方面存在不足^[46]。

本研究未专门分析巢周面积与亲鸟孵化警戒行为的关联,但从鸟类行为学普遍规律来看,巢周空间会影响亲鸟的行为决策:面积越小,监控范围与潜在威胁越少,亲鸟会主动降低警戒水平,将精力投入孵化、静栖等活动。本实验笼养巢周面积仅12 m²,远低于野外生境,且周边存在人类活动干扰,中低强度的外界刺激易诱发鸟类习惯化,进一步抑制了亲鸟的警戒敏感性^[45,47]。此外,本研究发现笼养个体较野生个体极显著增加的孵化整理与孵化修巢行为,以及仅笼养个体记录的驱赶行为和极显著增加的整理、观察和对鸣行为,与环境因子均无显著相关性。这些行为的变化可能反映了笼养条件下能量分配策略的调整,或受非环境因素(如社会结构改变等)的影响,其内在机制有待进一步研究。

4.4 丰容建议

基于上述研究,笼养丹顶鹤在孵卵期的行为时间分配与活动节律均较野生个体发生显著偏离,且关键环境因子与行为表达存在显著相关性。针对笼养环境与孵卵期行为的关联提出以下丰容建议,促使重建孵化期笼养丹顶鹤的自然行为表达通道。

(1)巢区周边环境优化:增加遮蔽物,提高地表覆盖度,可通过增加笼舍植被、保留杂草和减少地表裸露等方式进行改善,旨在调节孵化警戒、孵化静栖、翻卵和游走行为,提升巢址隐蔽性与安全感,使笼养个体的行为模式向野生个体趋近。

(2)巢体资源丰富:优化巢材种类和数量,通过定时补充芦苇、枯草等天然巢材,激发亲鸟孵化整理和孵化修巢等自然行为,改善巢体适合度,间接调节孵化警戒和游走行为,减少因巢材匮乏导致的刻板性游走。

(3)人类干预管理:实施低干扰管理策略。建议采用自动化投食系统、远程监测设备替代人工接触,减少人类活动对孵化期亲鸟的干扰频次。本研究表明,人类干预与孵化警戒行为呈显著正相关,降低人

为干扰有助于稳定孵化行为节律,避免不必要的能量消耗。

(4)巢区空间拓展:增加笼舍面积,优化笼舍空间布局,为亲鸟提供更充裕的监控与活动空间,以恢复其自然状态下的警戒强度。

参考文献:

- [1] 张博鑫,李崇林,左小康,等. 气候变化对丹顶鹤秋季迁徙路线潜在生境适宜性的影响[J]. 生态学报, 2024, 44(12): 5194-5205.
Zhang Boxin, Li Chonglin, Zuo Xiaokang, et al. Impacts of climate change on potential habitat suitability of red-crowned cranes in the autumn migration[J]. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(12): 5194-5205.
- [2] Cheng C Y, Dou H S, Liu S T, et al. Rectification of abnormal migration recorded in hand-reared red-crowned cranes (*Grus japonensis*)[J]. Waterbirds, 2020, 42(4): 425-430.
- [3] Li Y F, Zhuang Y F, Dong J, et al. Red-crowned cranes (*Grus japonensis*) habitat changes in China from 1980 to 2020: spatio-temporal distribution[J]. Journal of Environmental Management, 2025, 376: 124501.
- [4] 王娟,张华兵,李玉凤,等. 盐城黄海湿地丹顶鹤越冬生境质量评估与管理对策研究[J]. 湿地科学, 2022, 20(3): 334-340.
Wang Juan, Zhang Huabing, Li Yufeng, et al. Assessment on overwintering habitat quality of red-crowned cranes in Yellow Sea Wetlands in Yancheng and its management strategies[J]. Wetland Science, 2022, 20(3): 334-340.
- [5] Gao Y, Na X D, Li W L. The impact of water supplement on habitat suitability for breeding red-crowned cranes[J]. Ecological Informatics, 2021, 66: 101463.
- [6] Liu L W, Liao J S, Wu Y B, et al. Breeding range shift of the red-crowned crane (*Grus japonensis*) under climate change[J]. PLoS One, 2020, 15(3): e0229984.
- [7] Lan T T, Gorelik A, Oberholster C, et al. Enriching the inpatient rehabilitation environment through outdoor recreational activities in community partnership with a local zoo: a pilot study[J]. International Journal of Therapy and Rehabilitation, 2025, 32(2): 1-12.
- [8] Ota K, Yamazaki S. Skepticism in the early stage of the introduction of environmental enrichment in Japanese zoos[J]. Animals, 2024, 14(2): 309.
- [9] 徐卓,李浙,吴庆明,等. 中国迁地保护野生动物环境丰容研究现状[J]. 野生动物学报, 2019, 40(4): 1083-1089.
Xu Zhuo, Li Zhe, Wu Qingming, et al. Research status of wildlife environmental enrichment in ex-situ protected area, China[J]. Chinese Journal of Wildlife, 2019, 40(4): 1083-1089.
- [10] 田秀华,刘畅,朱赫丹,等. 笼养白头鹤繁殖期昼间行为研究[J]. 野生动物学报, 2017, 38(3): 400-409.
Tian Xiuhua, Liu Chang, Zhu Hedan, et al. Diurnal behavior of captive hooded crane (*Grus monacha*) in breeding season[J].

- Chinese Journal of Wildlife, 2017, 38(3): 400–409.
- [11] 张冬冬, 田秀华, 王晨. 笼养丹顶鹤行为研究[J]. 野生动物, 2007, 28(4): 18–22.
- Zhang Dongdong, Tian Xiuhua, Wang Chen. Observation on behavior of red-crowned crane in captivity[J]. Chinese Journal of Wildlife, 2007, 28(4): 18–22.
- [12] 邢世旺. 笼养丹顶鹤的繁殖行为观察[J]. 生物学杂志, 2001, 18(5): 24–25.
- Xing Shiwang. The observation of the reproductive behavior of the red-crowned crane under cage culture[J]. Journal of Biology, 2001, 18(5): 24–25.
- [13] 徐天琦, 田秀华, 吴晓宇, 等. 人工饲养丹顶鹤育雏期行为研究[J]. 野生动物学报, 2016, 37(2): 102–107.
- Xu Tianqi, Tian Xiuhua, Wu Xiaoyu, et al. Behavior of brooding red-crowned crane in artificial feeding[J]. Chinese Journal of Wildlife, 2016, 37(2): 102–107.
- [14] 李晓敏, 王久成, 何相宝, 等. 高纬度地区笼养鹤类的饲养、繁殖情况观察[J]. 黑龙江动物繁殖, 2014, 22(3): 48–50.
- Li Xiaomin, Wang Jiucheng, He Xiangbao, et al. Observation on feeding and breeding of captive cranes in high-latitude regions[J]. Heilongjiang Journal of Animal Reproduction, 2014, 22(3): 48–50.
- [15] 田秀华, 张佰莲, 何相宝, 等. 笼养条件的改变对大鸨繁殖期行为的影响[J]. 动物学杂志, 2005, 40(4): 55–59.
- Tian Xiuhua, Zhang Bailian, He Xiangbao, et al. Impacts of captive environment change on great bustard's behaviors in breeding season[J]. Chinese Journal of Zoology, 2005, 40(4): 55–59.
- [16] 王博驰, 裴雯, 杨巨才, 等. 甘肃盐池湾黑颈鹤筑巢栖息地偏好及人为干扰的影响[J]. 生物多样性, 2022, 30(1): 21241.
- Wang Bochi, Pei Wen, Yang Jucai, et al. Nesting habitat preference of the black-necked crane and influence of anthropogenic disturbance in Yanchiwan, Gansu[J]. Biodiversity Science, 2022, 30(1): 21241.
- [17] Volkov S V, Grinchenko O S, Sviridova T V, et al. Breeding success of Eurasian cranes (*Grus grus*, Gruiformes, Aves) in conditions of changing environment: effect of climatic and hydro-meteorological trends[J]. Biology Bulletin, 2024, 51(8): 2501–2512.
- [18] 张明薇, 吕鸿达, 高世鑫, 等. 基于景观格局的扎龙国家级自然保护区湿地保护成效评估[J]. 自然保护地, 2023, 3(3): 67–76.
- Zhang Mingwei, Lü Hongda, Gao Shixin, et al. Evaluation of wetland conservation effectiveness based on landscape pattern in Zhalong National Nature Reserve[J]. Natural Protected Areas, 2023, 3(3): 67–76.
- [19] 张欢. 丹顶鹤[J]. 生物学通报, 2025, 60(3): 6.
- Zhang Huan. *Grus japonensis* [J]. Bulletin of Biology, 2025, 60(3): 6.
- [20] 高钰. 人工补水对扎龙保护区丹顶鹤繁殖栖息地适宜性的影响[D]. 哈尔滨: 哈尔滨师范大学, 2021: 7.
- Gao Yu. The impact of water replenishment on the habitat suitability of breeding red-crowned cranes[D]. Harbin: Harbin Normal University, 2021: 7.
- [21] 武陶陶, 高忠燕, 钱法文, 等. 黑龙江扎龙保护区半散养丹顶鹤迁徙特征[J]. 陆地生态系统与保护学报, 2023, 3(4): 54–65.
- Wu Taotao, Gao Zhongyan, Qian Fawen, et al. Migration of semi-free-ranging red-crowned cranes in Zhalong National Nature Reserve, Heilongjiang Province[J]. Terrestrial Ecosystem and Conservation, 2023, 3(4): 54–65.
- [22] 朱芸, 王凯红, 李洪磊, 等. 朱鹮非繁殖期行为谱及PAE编码系统[J]. 生物多样性, 2024, 32(9): 24075.
- Zhu Yun, Wang Kaihong, Li Honglei, et al. Ethogram and PAE coding system of crested ibis in non-breeding season[J]. Biodiversity Science, 2024, 32(9): 24075.
- [23] 马杰. 扎龙保护区人工饲养丹顶鹤越冬期的行为研究[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2015: 10.
- Ma Jie. Artificial rearing *Grus japonensis* wintering behavior research in Zhalong Nature Reserve[D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2015: 10.
- [24] 赵越. 黑龙江洪河自然保护区夏秋季丹顶鹤行为研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2014: 13.
- Zhao Yue. Behavior of red-crowned crane, summer and autumn, Honghe Nature Reserve in Heilongjiang[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2014: 13.
- [25] 肖超. 非繁殖期白鹤行为模式的群体差异与季节响应及气候影响分析[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2023: 24.
- Xiao Chao. Analysis of population difference, seasonal response and climate impact of behavior pattern of Siberian crane in non-breeding season[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2023: 24.
- [26] 吴可新, 沙力瓦·拍依祖拉木, 苏滢, 等. 火干扰下扎龙保护区散养丹顶鹤孵化期行为时间分配[J]. 野生动物学报, 2019, 40(3): 723–728.
- Wu Kexin, Shaliwa Paizulamu, Su Ying, et al. Behavior time budgets of free-ranging red-crowned cranes during hatching period in Zhalong National Nature Reserve under fire disturbance[J]. Chinese Journal of Wildlife, 2019, 40(3): 723–728.
- [27] 周少婷. 人工饲养亚成体丹顶鹤群体夏、冬季行为的研究[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2016: 10.
- Zhou Shaoting. Artificial rearing sub-mature *Grus japonensis* winter and summer behavior research[D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2016: 10.
- [28] 计子娟. 丹顶鹤孵卵期行为比较和亲缘关系的研究[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2009: 2.
- Ji Zijuan. The behavioral comparing study of red-crowned crane in incubating period and genetic relationship[D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2009: 2.
- [29] 姜娜. 七星河自然保护区丹顶鹤繁殖期行为及巢区生境选择研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2013: 7.
- Jiang Na. Behavior and nest site selection of red-crowned, *Grus*

- japonensis*, in incubating season in Qixinghe Nature Reserve [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2013: 7.
- [30] 赵越. 扎龙保护区内繁育期丹顶鹤行为谱的构建[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2013: 9.
- Zhao Yue. Structure of behavior ethogram of *Grus japonensis* in breeding season in Zhalong National Nature Reserve [D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2013: 9.
- [31] 郝萌. 扎龙国家级自然保护区丹顶鹤和白枕鹤繁殖期行为比较研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2013: 10.
- Hao Meng. Comparative research on behaviors between the red-crowned crane and white-naped crane during the breeding season in Zhalong National Nature Reserve [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2013: 10.
- [32] 曹雨. 圈养丹顶鹤幼鸟的行为发育研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2013: 13.
- Cao Yu. Nestlings behavior development of red-crowned crane in captivity [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2013: 13.
- [33] 姜娜, 李晓民. 七星河自然保护区丹顶鹤孵化期行为研究[J]. 野生动物, 2013, 34(1): 29-31.
- Jiang Na, Li Xiaomin. The behavior of pre-hatching red-crowned crane in Qixinghe Nature Reserve [J]. Chinese Journal of Wildlife, 2013, 34(1): 29-31.
- [34] 赵越, 李淑玲. 扎龙保护区人为干扰对繁殖期丹顶鹤的行为影响[J]. 东北农业大学学报, 2012, 43(6): 92-95.
- Zhao Yue, Li Shuling. Effect of human disturbance on breeding behavior of *Grus japonensis* on Zhalong Nature Reserve [J]. Journal of Northeast Agricultural University, 2012, 43(6): 92-95.
- [35] 邹洁建, 侯方晖, 苏力. 圈养丹顶鹤繁殖季节的行为研究[J]. 畜牧与兽医, 2009, 41(11): 104-105.
- Zou Jiejian, Hou Fanghui, Su Li. Study on the behavior of captive red-crowned cranes during the breeding season [J]. Animal Husbandry & Veterinary Medicine, 2009, 41(11): 104-105.
- [36] 李淑玲. 丹顶鹤繁殖行为的研究[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2002: 3.
- Li Shuling. Study on breeding behavior of red-crowned crane [D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2002: 3.
- [37] 田秀华, 栗海军, 马建章. 人工饲养丹顶鹤繁殖季节行为的时间分配[J]. 生态学杂志, 2005, 24(4): 406-409.
- Tian Xiuhua, Su Haijun, Ma Jianzhang. Behavior time budget of rearing *Grus japonensis* during breeding season [J]. Chinese Journal of Ecology, 2005, 24(4): 406-409.
- [38] 刘涛, 吴志勇, 刘斌, 等. 笼养蓝冠噪鹛行为节律和时间分配研究[J]. 四川动物, 2017, 36(6): 674-679.
- Liu Tao, Wu Zhiyong, Liu Bin, et al. Study on the activity rhythm and time budget of captive *Garrulax courtoisi* [J]. Sichuan Journal of Zoology, 2017, 36(6): 674-679.
- [39] 黄治学, 任建设, 潘广林, 等. 人工饲养条件下朱鹮自然繁殖研究[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2004, 32(2): 91-94.
- Huang Zhixue, Ren Jianshe, Pan Guanglin, et al. Study on natural reproduction of *Crested ibis* on condition of artificial feeding [J]. Journal of Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry (Natural Science Edition), 2004, 32(2): 91-94.
- [40] 刘冬平, 庆保平, 路宝忠, 等. 环境因子对笼养朱鹮自然繁殖的影响[J]. 动物学杂志, 2007, 42(1): 74-78.
- Liu Dongping, Qing Baoping, Lu Baozhong, et al. Environment factors influencing the natural breeding of captive crested ibis [J]. Chinese Journal of Zoology, 2007, 42(1): 74-78.
- [41] 计子娟, 李淑玲, 马建华, 等. 散养与野生丹顶鹤孵卵期行为比较[J]. 动物学杂志, 2008, 43(6): 62-67.
- Ji Zijuan, Li Shuling, Ma Jianhua, et al. Comparison on behavior of *Grus japonensis* of semi-captive and wild individuals in incubating period [J]. Chinese Journal of Zoology, 2008, 43(6): 62-67.
- [42] 郭美, 何勇, 刘讯, 等. 笼养白头鹤行为时间分配与活动节律研究[J]. 安徽农业科学, 2020, 48(23): 138-139; 197.
- Guo Mei, He Yong, Liu Xun, et al. Study on behavior time distribution and activity rhythm of captive *Mycteria Leucocephalus* [J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2020, 48(23): 138-139; 197.
- [43] 王子健, 高明, 吕洪伟, 等. 北戴河朱鹮野化种群非繁殖期日间活动时间分配和行为节律[J]. 生态学报, 2021, 41(13): 5487-5494.
- Wang Zijian, Gao Ming, Lü Hongwei, et al. Diurnal time budget and behavioral rhythm of an acclimatizing crested ibis *Nipponia nippon* population during non-breeding season in Beidaihe, Hebei Province, China [J]. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(13): 5487-5494.
- [44] Deeming D C. The role of egg turning during incubation [J]. Avian Biology Research, 2009, 2(1/2): 67-71.
- [45] 徐天琦. 人工环境下丹顶鹤自然繁育行为研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2016: 25.
- Xu Tianqi. Research on natural breeding behavior of red-crowned cranes under artificial environment [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2016: 25.
- [46] 邢茂卓, 张志明, 田恒玖, 等. 笼养大斑啄木鸟行为时间分配和活动节律[J]. 动物学杂志, 2013, 48(1): 95-101.
- Xing Maozhuo, Zhang Zhiming, Tian Hengjiu, et al. Time budget and activity rhythm of captive great spotted woodpecker [J]. Chinese Journal of Zoology, 2013, 48(1): 95-101.
- [47] 吴晓宇, 田秀华, 徐天琦, 等. 繁殖期笼养丹顶鹤空间利用与行为时间分配的研究[J]. 野生动物学报, 2017, 38(2): 242-248.
- Wu Xiaoyu, Tian Xiuhua, Xu Tianqi, et al. Space utilization and behavior time budget of captive red-crowned crane in breeding period [J]. Chinese Journal of Wildlife, 2017, 38(2): 242-248.