

人为干扰对越冬后期稻田中小天鹅 (*Cygnus columbianus*) 昼间能量消耗的影响*

于超^{1,2}, 周立志^{1,2**}, 宋昀微³

(1: 安徽大学资源与环境工程学院, 合肥 230601)

(2: 安徽大学生物多样性与湿地生态研究所, 合肥 230601)

(3: 升金湖国家级自然保护区, 池州 247200)

摘要: 能量的消耗模式是动物适合度的重要体现, 动物的日常行为和栖息地特征共同影响日能量消耗. 稻田生境是越冬水鸟重要的觅食场所之一, 同时又容易受到人为干扰, 越冬水鸟应对日间不同的人为干扰因素而合理进行能量消耗配置, 对于在越冬后期为迁徙而储备能量的水鸟来说尤为迫切和重要. 本文采用焦点动物取样法, 观测越冬后期稻田中小天鹅 (*Cygnus columbianus*) 在干扰和非干扰环境中昼间行为的时间分配, 推算其能量消耗. 结果表明, 小天鹅在干扰环境中警戒行为的时间分配和能量消耗、单次警戒时间和警戒频次均显著大于非干扰环境, 游泳频次也是如此; 在稻田中的昼间警戒能耗随干扰时间增加而增加, 随干扰距离增加而降低. 干扰造成小天鹅减少高能耗的取食行为, 增加低能耗的警戒行为, 降低昼间总能量的消耗.

关键词: 越冬小天鹅; 干扰; 行为时间分配; 能量消耗; 升金湖

The effects of human activities on diurnal energy expenditure of Tundra Swan *Cygnus columbianus* foraging in paddy field during the late wintering period

YU Chao^{1,2}, ZHOU Lizhi^{1,2**} & SONG Yunwei³

(1: School of Resources and Environmental Engineering, Anhui University, Hefei 230601, P.R.China)

(2: Institute of Biodiversity and Wetland Ecology, Anhui University, Hefei 230601, P.R.China)

(3: Shengjin Lake National Nature Reserve of Anhui Province, Chizhou 247200, P.R.China)

Abstract: Energy expenditure strategy of birds that suffered human disturbance is interesting because it affects birds' fitness, which is influenced by daily activities budget and habitats characteristics of birds involve in. It is important to migratory waterbirds inhabited in paddy field accommodate energy configuration response to risks from human disturbance as this kind of habitat is increasing important for waterbirds over the world. To better understand the energy expenditure in disturbance environmental conditions, here, using Tundra Swan *Cygnus columbianus* wintering in a paddy field of Shengjin Lake, China, we employed a focal sampling approach to record their responses and calculate the diurnal energy expenditure (DEE). The percent of time being vigilant and its energetic cost, a vigilance bout and frequency, swimming frequency under disturbed situation were significant longer than those under the undisturbed situation. The energetic costs of alert increased with the interference time and decreased with interference distance adversely. Due to disturbance reduced high-cost feeding and increased low-cost alerting, the DEE of swans under disturbed situation was less than that under undisturbed situation.

Keywords: Wintering swans; disturbance; behavioral budgets; diurnal energy expenditure budgets; Shengjin Lake

能量的积累和利用模式是动物适合度的重要体现^[1], 日能量消耗 (DEE) 是能量配置的重要研究内容. 动物日常能量消耗是指全天 24 h 用于体温调节和日常活动的能量代谢的总和, 可以通过不同行为的时间分

* 国家自然科学基金项目 (31472020) 资助. 2018-04-01 收稿; 2018-06-23 收修改稿. 于超 (1987~), 男, 博士研究生; E-mail: ye-107@163.com.

** 通信作者; E-mail: zhoulz@ahu.edu.cn.

配进行测量^[2-3]. DEE 关系到动物能量摄入和消耗的平衡、能量储存,对于保障日常活动和周年生活史具有重要意义,受到了广泛的关注^[4-5]. 野生动物日常能量消耗受到日常行为与栖息地特征的共同影响^[6]. 鸟类特别是集群越冬水鸟最易受到人为活动的干扰,当栖息地面临人为干扰时,表现出权衡和规避风险的行为策略^[7],导致行为分配时间和能量消耗分配的改变^[3],因此,干扰环境中,特别是人为活动频繁的白天^[8-9],鸟类的能量消耗分配(昼间能量消耗)正成为人们关注的焦点.

越冬期是迁徙水鸟周年生活史的重要阶段,特别是越冬后期,觅食地质量变差,食物匮乏,隐蔽条件恶化. 然而,在这一时期,鸟类需要营养贮存来满足迁徙过程中的高能量需求^[10]. 越冬水鸟在正常情况下,冬季的能量消耗主要集中在与觅食相关的行为^[4-5]. 但人类活动导致湖泊湿地退化和适宜生境减少^[11],迫使越冬水鸟选择其他栖息地,稻田通常成为水鸟自然栖息地退化后的替代越冬场所^[12-14]. 然而,游禽在稻田生境中觅食也要面对人为干扰的压力,特别是在越冬后期,随着食物资源变少,人为干扰压力使警戒增加,营养摄入降低,游禽如何应对干扰,降低能量消耗将是其重要的生存策略. 研究表明,水鸟的能量消耗在休息和活动状态下,以及不同干扰程度下存在差异,例如栖息甜菜地中的小天鹅,在夜间休息和活动状态下,DEE 分别为 2610 和 3220 kJ/d^[2];美洲骨顶鸡在干扰时的平均 DEE(112.32 kJ/d)稍大于非干扰时(111.40 kJ/d)^[3]. 在越冬水鸟的栖息地,特别是在稻田觅食地,相对于夜间而言,白天的人为活动较为频繁^[15],因此在湖泊退化的情况下,了解越冬水鸟在替代的觅食栖息地所展现出的昼间行为和能量消耗变化,对于理解其越冬生活史特征具有重要意义.

升金湖为长江中下游通江湖泊之一,水位随季节降水量的变化呈现秋冬季下降、春夏季上涨的特点,湖泊具有较高的生产力^[16],冬季枯水期为全球性的迁徙水鸟提供了重要的越冬食物资源^[16-17]. 升金湖是小天鹅重要的越冬栖息地,越冬期从当年 10 月下旬到翌年 3 月下旬,越冬个体最高数量超过 4000 只,但近几年数量呈下降趋势^[18]. 由于湖泊内水位异常动态以及水体污染造成小天鹅适宜的越冬栖息地和所依赖的重要食物(苦草)减少^[19],出现小天鹅在稻田中觅食的现象,特别是在越冬后期,这种现象愈加频繁(未发表数据),昼间稻田周边相对频繁的人为活动对觅食小天鹅构成巨大干扰.

本文通过观测正常和干扰环境下小天鹅不同行为的时间分配,测算小天鹅昼间不同环境中各行为的能量消耗分配及其总值,确定影响警戒能量消耗的主要因素;分析人为干扰条件下越冬后期稻田中小天鹅昼间能量消耗特征,探讨其昼间能量消耗分配策略.

1 研究地点和方法

1.1 研究地点

研究地点位于升金湖国家级自然保护区上湖堤坝东侧的稻田,中心位置为 30°20'23.47"N,117°02'10.60"E,稻田经过水渠和闸门与升金湖相连. 水稻收割后散落稻谷成为水鸟的食物^[20-21]. 2015 年冬季升金湖水位高于稻田水位,造成稻田中存有积水,其他中小型雁鸭类取食较少,小天鹅在 2016 年 3 月中旬选择此地作为栖息觅食地. 于 3 月 19 日日间在稻田中觅食,在 3 月 22 日离开越冬地北迁. 观察期间小天鹅的最高数量分别为 141、139、126、98 只. 稻田附近共有 3 条道路,2 条土路紧邻小天鹅栖息的稻田,另外 1 条道路位于堤坝上,距离小天鹅栖息的稻田约 200 m. 这 3 条道路是村民进出村落的主要通道,偶尔有村民因采集野菜进入稻田(图 1).

1.2 数据采集

研究时间集中在小天鹅的越冬末期(2016 年 3 月 19—22 日). 小天鹅在稻田中栖息时间为 4~8 h,如无严重干扰,从早晨持续到傍晚,如有严重干扰,小天鹅则飞离稻田. 正常情况下,观测时间从 7:30 开始,至 17:30 或小天鹅飞离稻田结束.

首先,为做到全天各时间段取样的代表性,每隔 20 min 选中任意一个个体,进行行为取样. 利用焦点动物取样法,通过 ZEISS 摄录望远镜(Victory PhotoScope 85 T * FL, 15~45X),观察记录目标小天鹅理羽(利用喙啄理羽毛)、休息(颈部自然的缩入羽毛中)、饮水(利用喙取水并抬头吞咽)、觅食(头部没入水中采集并浮起吞咽食物)、踩踏(利用脚掌连续快速搅动水)、游泳(身体在水上浮游)、警戒(头抬起,颈部直立,扫描周围环境或注视干扰源)、躲避(受到同伴攻击而发生的躲闪)和鸣叫(发出叫声)9 种行为^[22]. 样本记录时



图1 升金湖国家级自然保护区越冬小天鹅的研究样地

Fig.1 Location of the Tundra Swan inhabited in Shengjin Lake, Anhui Province, China

间约 10 min(因一个完整觅食回合持续时间不等,所以样本记录时间在 10 min 上下波动)或观测目标脱离视野范围为止。

同时记录人为活动对小天鹅的干扰持续时间(干扰源进入到脱离小天鹅视线范围的时间)、干扰距离(干扰源与最近小天鹅的距离)、干扰源是否停顿(如干扰源行进中,突然停下来,之后再继续)以及干扰源出现的位置(道路或稻田)。利用激光测距仪测量小天鹅与干扰源之间的距离。因为人为干扰与小天鹅群体的距离以及干扰持续时间呈现差异,将干扰距离划分为<50 m、50~100 m 和>100 m 3 个阶段,分别命名为干扰距离 1(DD1)、干扰距离 2(DD2)和干扰距离 3(DD3)。将干扰持续时间划分为<3 min、3~6 min 和>6 min 3 个阶段,分别命名为干扰时间 1(DT1)、干扰时间 2(DT2)和干扰时间 3(DT3)。在记录小天鹅行为的过程中,如干扰出现在小天鹅的视野范围内,则将此记录作为干扰样本,如未出现干扰,则作为非干扰样本(正常样本)。

1.3 数据处理

分析得到观测样本的各种行为时间分配比例、单位时间发生次数,小于 2 s 的觅食行为进行舍弃^[23]。以 10 min 的行为记录作为样本单元。记录样本中各行为一个回合的持续时间(如警戒行为从开始至结束的一个回合时间)。Nolet 等测量的小天鹅每种行为能量消耗率分别为:警戒 35.4 J/s、踩踏 50.9 J/s、饮水 26.7 J/s、理羽 33.8 J/s、觅食 58.2 J/s、游泳 28.2 J/s、鸣叫 31.5 J/s、躲避 28.3 J/s^[2]。

各行为在不同时间阶段的时间分配没有差异($P>0.05$, $df=34$)。将样本的各行为时间分配比例乘以小天鹅在稻田中栖息的时间和各行为能量消耗率,进而得到小天鹅昼间在稻田中所有行为的能量消耗及其总和。

采用 IBM SPSS statistics 20 对收集的所有数据进行统计分析。通过 K-S 检验检验数据的正态性,如果数据符合正态分布,则采用独立样本 T 检验,对于非正态分布的数据,则采用非参数检验检验干扰与非干扰环境、单位时间内各行为的时间分配和昼间能量消耗的差异性。

将警戒能量消耗进行 log 转换,干扰因素作为自变量对干扰环境的警戒能量消耗进行多元线性逐步分析,得到候选模型。首先得到包含所有变量的候选模型^[24]。之后利用赤池准则(AICc)归类模型和衡量赤池权重(Akaike weights)^[24]。为减少模型偏差,选择候选模型 $\Delta_i < 4$ 的模型集^[24]。然后平均所有 $\Delta AIC_c < 2$ 的模型,基于最好模型参数均值权重来计算参数估计^[24]。通过每个模型 Akaike 权重求和,计算最佳模型中的每个解释变量的相对重要性^[24]。基于候选模型 AICc 权重,计算解释变量的权重的参数估计和标准误^[24]。理

羽、游泳、警戒、躲避、鸣叫、休息、踩踏、饮水行为发生次数和时间较少,利用平均数±标准误表示,其他行为利用平均数±标准差表示。

2 结果

2.1 行为时间分配

小天鹅昼间在稻田中栖息的时间为 6.04 ± 1.30 h/d ($N=4$), 占日间总时长的 $60.4\% \pm 13.40\%$ 。共记录了小天鹅行为 342.60 min, 占小天鹅昼间在稻田中栖息时间的 23.79%。共涉及到 35 个 10 min 的行为样本, 每个行为样本的观测时间为 587.3 ± 40.4 s。小天鹅觅食行为(觅食包括挖取食物和浮起两个过程, 因为这 2 个过程是连贯动作, 且在水下难以观察, 因此将它们合并成觅食行为)占 $74.15\% \pm 27.98\%$, 警戒占 $6.19\% \pm 1.59\%$, 未发生休息行为。35 个行为样本中, 包括 16 个干扰样本, 19 个非干扰样本。干扰环境中的警戒行为时间分配要大于非干扰环境, 具有显著性差异 ($Z = -2.88, P < 0.01$), 非干扰环境中觅食时间比例 ($76.73\% \pm 33.33\%$) 大于干扰环境 ($71.08\% \pm 20.57\%$), 但无显著性差异 ($t = 1.35, df = 33, P = 0.19$)。在干扰环境中, 单次警戒时间要明显高于非干扰环境, 二者具有显著性差异 ($Z = -2.18, P = 0.03$)。单位时间发生频次最多的行为是取食 ($38.11 \pm 12.71/10$ min), 其他频数发生较少。干扰环境中的小天鹅警戒和游泳行为的频次高于非干扰环境, 二者具有显著性差异 ($Z_{警戒} = -4.15, P < 0.01; Z_{游泳} = -2.04, P = 0.04$)。觅食频率在干扰环境下为 $36.78 \pm 10.91/10$ min, 正常环境下为 $40.20 \pm 14.54/10$ min, 二者无显著性差异 ($t = -0.77, df = 33, P = 0.45$)。在干扰环境中, 平均觅食回合时间为 10.61 ± 3.41 s, 在正常环境中为 11.64 ± 2.86 s, 二者无显著差异 ($t = -0.97, df = 33, P = 0.34$)。

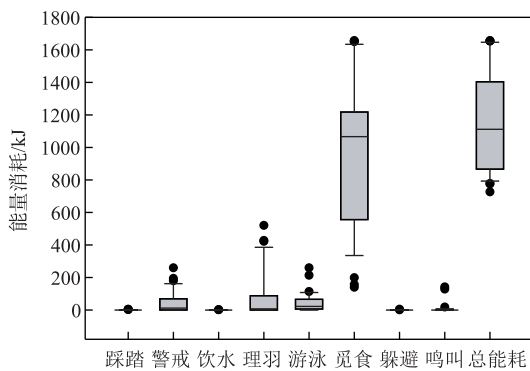


图2 越冬后期栖息于稻田中的小天鹅不同行为的昼间能量消耗

Fig.2 The diurnal energy expenditure budgets for Tundra Swan in paddy field during the late wintering period

2.2 各行为能量消耗

小天鹅在稻田中的昼间能量消耗为 1148.42 ± 297.36 kJ, 能量消耗最多的行为是取食 ($80.52\% \pm 24.50\%$), 其次为理羽 ($9.12\% \pm 2.72\%$), 游泳 ($4.64\% \pm 1.10\%$) 和警戒 ($4.94\% \pm 1.34\%$) (图2、表1)。

在干扰情况下, 小天鹅在稻田中的昼间能量消耗为 1035.64 ± 298.06 kJ, 无干扰情况下, 昼间能量消耗为 1243.40 ± 268.62 kJ, 前者小于后者, 二者具有显著性差异 ($t = -2.22, df = 33, P = 0.04$)。干扰情况下的警戒行为能耗为 $6.95\% \pm 1.98\%$, 明显高于非干扰情况的 $3.24\% \pm 1.77\%$, 二者具有显著差异 ($Z = -2.85, P < 0.01$), 理羽、觅食行为能耗比例在无干扰环境中大于干扰环境, 但无显著差异 ($Z_{理羽} = -0.42, P = 0.67; t_{觅食} = -0.10, P = 0.92$) (表1)。利用 AICc 进行模型选择和排序 (表2), 进而得到最佳模型。警戒行为能耗的最佳模型包括干扰距离和干扰持续

时间两个变量, 干扰距离的系数为负表示警戒行为能耗随着干扰距离增加而减少, 干扰持续时间的系数为正表示警戒行为能耗随着干扰时间增加而增加 (表3)。

3 讨论

小天鹅在越冬后期选择稻田作为觅食生境, 是其权衡稻田中代价 (高干扰) 和收益 (丰富食物) 的结果。越冬后期稻田生境中小天鹅在干扰条件的昼间能量消耗小于非干扰情况下, 干扰情况下警戒行为的能量消耗明显高于无干扰情况下。警戒能量消耗随着人为干扰时间增加而增多, 却随着干扰距离的增加而降低。

水鸟可以通过干扰期一些低能耗的行为代替非干扰期的高能耗行为^[3,25]。如小天鹅在干扰环境中增加低能耗的警戒和游泳, 减少高能耗的觅食和理羽。这是动物权衡干扰所带来的潜在捕食风险和使适合度最

表1 干扰与非干扰环境下小天鹅昼间不同行为的时间和总能量消耗分配*

Tab.1 The percent of diurnal activity time and total energy expenditure for the studied Tundra Swans in disturbed and undisturbed habitats

越冬行为	项目	总体		干扰		非干扰	
		均值	标准差/误	均值	标准差/误	均值	标准差/误
警戒	时间比例/%	6.19	1.59	9.26	2.57	3.62	1.84
	能耗比例/%	4.94	1.34	6.95	1.98	3.24	1.77
	能耗值/kJ	44.08	11.44	70.79	19.62	27.76	14.05
踩踏	时间比例/%	0.03	0.02	0.07	0.04	0.00	0.00
	能耗比例/%	0.03	0.02	0.06	0.03	0.00	0.00
	能耗值/kJ	0.33	0.18	0.71	0.38	0.00	0.00
饮水	时间比例/%	0.02	0.02	0.05	0.03	0.00	0.00
	能耗比例/%	0.01	0.01	0.03	0.02	0.00	0.00
	能耗值/kJ	0.11	0.08	0.24	0.16	0.00	0.00
理羽	时间比例/%	11.12	3.12	9.51	3.46	12.47	5.03
	能耗比例/%	9.12	2.72	6.96	2.61	10.94	4.52
	能耗值/kJ	82.15	24.29	57.16	20.64	103.20	41.22
觅食	时间比例/%	74.15	27.98	71.08	20.57	76.73	33.33
	能耗比例/%	80.52	24.50	80.07	15.65	80.90	30.49
	能耗值/kJ	967.25	449.46	862.60	389.49	1055.38	487.06
游泳	时间比例/%	7.51	1.60	9.82	2.68	5.60	1.84
	能耗比例/%	4.64	1.10	5.77	1.71	3.69	1.44
	能耗值/kJ	46.09	9.90	54.29	13.67	39.18	14.29
鸣叫	时间比例/%	1.00	0.60	0.21	0.21	1.59	1.09
	能耗比例/%	0.73	0.47	0.15	0.15	1.21	0.85
	能耗值/kJ	7.36	4.70	1.42	1.42	12.36	8.51
躲避	时间比例/%	0.03	0.02	0.01	0.01	0.05	0.05
	能耗比例/%	0.01	0.01	0.00	0.00	0.02	0.02
	能耗值/kJ	0.17	0.14	0.06	0.06	0.25	0.25

* 理羽、游泳、警戒、躲避、鸣叫、踩踏、饮水行为采用平均值±标准误表示,觅食行为采用平均值±标准差表示。

表2 越冬后期稻田中小天鹅警戒能量消耗候选模型预测*

Tab.2 Candidate models for predicting Tundra Swan alerting behavior in the paddy field during the later winter

候选模型	AIC	K	AICc	ΔAICc	w _i
干扰距离+持续时间+暂停+ 出现位置	23.26	5	24.26	0.95	0.21
干扰距离+持续时间+暂停	23.26	5	24.26	0.95	0.21
干扰距离+持续时间	22.59	4	23.32	0.00	0.34

* AIC: 赤池信息量准则; K: 拟合模型中参数的数量; AICc: 赤池信息量准则(小样本情况); ΔAICc: 模型与最佳模型之间的差异; w_i: 赤池模型的比重。

表3 越冬后期稻田中小天鹅警戒能量消耗模型的平均参数估计和相对重要性值

Tab.3 Model-averaged parameter estimates and relative importance values for disturbance factors affecting alerting behavior of Tundra Swan in the paddy field during the later winter

响应变量	解释参数	系数估计	标准误	相对重要度	95% 上限	95% 下限
log 警戒能量	截距	1.04	0.07		0.46	233.20
	干扰距离	-0.50	0.10	0.76	0.35	1.05
	持续时间	0.77	0.00	0.76	0.82	3.11

大化的觅食活动^[7]. 稻田中活动的小天鹅在干扰情况下增加了警戒能量消耗,减少觅食能量消耗,是由干扰环境中潜在捕食风险而引起的,小天鹅增加警戒行为,减少自身的被捕食风险,从而增加自身的适合度. 虽然小天鹅在干扰的环境中减少了觅食频率和平均觅食回合时间(觅食速率),这也意味着减少了高能耗的觅食行为,减少了总的能量消耗,但是二者在干扰和正常环境中是相似的,没有发生在干扰环境中减少觅食而保存能量的现象. 在干扰和非干扰环境中觅食回合时间(觅食速率)相似可能是因为越冬后期因为能量的需求,小天鹅集中时间进行觅食,对干扰的耐受性较高.

干扰导致越冬水鸟能量消耗分配出现变化^[8,26],行人是觅食水鸟主要干扰因素^[8]. 警戒能量消耗与干扰时间和干扰距离有关系. 干扰距离<50 m时,天鹅会飞离稻田,而干扰距离>50 m时,小天鹅警戒能耗随着干扰距离增加出现小幅的降低,但是干扰仍然导致能量的额外丧失^[27]. 当干扰持续存在时,小天鹅虽然继续在稻田中活动,但警戒行为会一直存在,导致警戒能耗的增长. 有研究表明,为了减少干扰风险,一些水鸟在较小的区域或干扰时间较短的水体中觅食^[3]. 干扰造成觅食减少,能量摄入减少,干扰产生的时间和能量损失对越冬水鸟的负面影响可能比栖息地丧失更大^[27]. 虽然有些水鸟可能对于干扰具有“习惯性”^[9],有些个体能够补偿^[28]或产生行为适应,但在环境压力巨大的情况下,干扰所带来的额外能量消耗可能是致命的^[29],特别是在越冬期. 有资料表明,当干扰增加时,雁类在白天没有足够长的时间来满足冬天的能量需求^[30],导致迁徙时间推迟,如干扰导致水鸟在迁徙途中多停留至少4天或者2个夜晚^[3]. 由于小天鹅逃逸飞行的时间难以量化,本文未涉及飞行的能耗. 前人对美洲骨顶鸡的研究表明,干扰造成其47%的群体逃逸飞行,惊飞行为的单位时间能耗是其他行为的5~6倍^[3].

觅食行为是动物维持高适合度的重要途径之一^[7],动物通过觅食行为保证能量的摄入,从而导致觅食能耗所占的比例大于其他行为. 小天鹅在越冬后期稻田中觅食能耗分配比例最大,这与以往研究相类似^[19],这种现象在其他雁鸭类中也存在^[31],其他行为的能量消耗比例较低,甚至未发生休息行为. 这可能是因为越冬后期,小天鹅需要进行迁徙前营养的积累,满足迁徙所需要的高能量消耗,保证周年生活史顺利完成,有研究表明,在甜菜田中越冬小天鹅活动时的DEE大于休息时^[2]. 本文所得到的DEE相对较低,主要原因是小天鹅受人为干扰影响,在稻田中活动时间较短. 以往的研究表明越冬水鸟在各时间段能量消耗表现出差异^[32],但本研究未发现这种现象. 这可能是因为观测时间集中在越冬后期,3月下旬早晚和中午的气温差异较小,并且小天鹅全天各时段集中觅食,造成觅食时间比例差异较小,导致小天鹅在一天中不同时间段的觅食能量分配没有显著性的差异.

稻田已经成为水鸟自然生境的替代生境^[14],对于水鸟种群的越冬生态具有重要意义. 升金湖种植的晚稻在11月末进行收获,散落的稻粒成为越冬水鸟重要的补充食物^[11]. 本研究结果可以为小天鹅越冬生境管理措施制订提供帮助,如减少行人对小天鹅的干扰时间,增加行人与小天鹅之间的距离,从而减少小天鹅警戒能量的消耗. 本文只关注了越冬后期稻田生境小天鹅的能量消耗,然而能量消耗是一个较长的过程,并且小天鹅可以在不同质量的生境斑块中调整行为策略和能耗分配^[2]. 后期研究需要进一步关注于干扰导致能量摄入的减少,以及一个完整的或多个越冬期、多个生境斑块中小天鹅的能量收支变化,同时也要关注夜间小天鹅的觅食活动.

4 参考文献

- [1] Lemon WC. Fitness consequences of foraging behavior in the zebra finch. *Nature*, 1991, **352**: 153-155.
- [2] Nolet BA, Bevan RM, Klaassen M *et al.* Habitat switching by Bewick's swans: maximization of average long-term energy gain? *Journal of Animal Ecology*, 2002, **71**: 979-993.
- [3] Schummer ML, Eddleman WR. Effects of disturbance on activity and energy budgets of migrating waterbirds in South-Central Oklahoma. *The Journal of Wildlife Management*, 2003, **67**(4): 789-795.
- [4] Morton JM, Fowler AC, Kirkpatrick RL. Time and energy budgets of American Black Ducks in winter. *The Journal of Wildlife Management*, 1989, **53**(2): 401-410.
- [5] Williams TM, Fuiman LA, Horning M *et al.* The cost of foraging by a marine predator, the Weddell seal *Leptonychotes weddellii*: pricing by the stroke. *Journal of Experimental Biology*, 2004, **207**: 973-982.
- [6] Mckinney R, Mcwilliams S. A new model to estimate daily energy expenditure for wintering waterfowl. *The Wilson Bulletin*,

- 2005, **117**(1): 44-55.
- [7] Frid A, Dill L. Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology*, 2002, **6**: 11-26.
- [8] Randler C. Reactions to human disturbances in an urban population of the Swan Goose *Anser cygnoides* in Heidelberg (SW Germany). *Acta Ornithologica*, 2003, **38**(1): 47-52.
- [9] Bechet A, Giroux J, Gauthier G. The effects of disturbance on behaviour, habitat use and energy of spring staging snow geese. *Journal of Applied Ecology*, 2004, **41**: 689-700.
- [10] Kersten M, Piersma T. High levels of energy expenditure in shorebirds: metabolic adaptations to an energetically expensive way of life. *Ardea*, 1987, **75**(2): 175-187.
- [11] Zheng M, Zhou L, Zhao N *et al.* Effects of variation in food resources on foraging habitat use by wintering Hooded Cranes (*Grus monacha*). *Avian Research*, 2015, **6**(3): 11.
- [12] Elphick CS. Functional equivalency between rice fields and seminatural wetland habitats. *Conservation Biology*, 2000, **14**(1): 181-191.
- [13] Dubovsky JA, Kaminski RM. Potential reproductive consequences of winter-diet restriction in Mallards. *The Journal of Wildlife Management*, 1994, **58**(4): 780-786.
- [14] Tourenq CBR, Kowalski H, Violet E *et al.* Are rice fields a good alternative to natural marshes for waterbird communities in the Camargue, Southern France? *Biological Conservation*, 2001, **100**(3): 335-343.
- [15] Reesa EC, Bruce JH, White GT. Factors affecting the behavioural responses of whooper swans (*Cygnus c. cygnus*) to various human activities. *Biological Conservation*, 2005, **121**: 369-382.
- [16] Fang J, Wang Z, Zhao S *et al.* Biodiversity changes in the lakes of the Central Yangtze. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2006, **4**(7): 369-377.
- [17] Cao L, Zhang Y, Barter M *et al.* Anatidae in eastern China during the non-breeding season: geographical distributions and protection status. *Biological Conservation*, 2010, **143**(3): 650-659.
- [18] Cheng Y, Cao L, Zhang Y *et al.* eds. Wintering waterbird survey at the Anhui Shengjin Lake National Nature Reserve, China 2008/9. Hefei: University of Science and Technology of China Press, 2009.
- [19] Peihao C, Rees EC, Meng SM *et al.* A comparison of behaviour and habitat use by Bewick's Swans *Cygnus columbianus bewickii* at wintering sites in China and Europe: Preliminary observation. *Wildfowl*, 2011, **61**(49): 52-73.
- [20] Manley SW, Kaminski RM, Reinecke KJ *et al.* Waterbird foods in winter-managed in Mississippi. *Journal of Wildlife Management*, 2004, **68**(1): 74-83.
- [21] Wan W, Zhou L, Song Y. Shifts in foraging behavior of wintering Hooded Cranes(*Grus monacha*) in three different habitats at Shengjin Lake, China. *Avian Research*, 2016, **7**(3):167-173.
- [22] Altmann J. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 1974, **49**: 227-267.
- [23] Nolet BA, Langevoord O, Bevan RM *et al.* Spatial variation in tuber depletion by swans explained by differences in net intake rates. *Ecology*, 2001, **82**(6): 1655-1667.
- [24] Burnham KP, Anderson DR. Formal inference from more than one model: Multimodel Inference (MMI). In: Burnham KP, Anderson DR eds. Model selection and multimodel inference. New York: Springer, 2002: 149-205.
- [25] Magella G, Samantha ER, Steven JP *et al.* Behavioural compensation reduces energy expenditure during migration hyperphagia in a large bird. *Functional Ecology*, 2012, **26**(4): 876-883.
- [26] Gyimesi A, Franken MS, Feige N *et al.* Human disturbance of Bewick's Swans is reflected in giving-up net energy intake rate, but not in giving-up food density. *Ibis*, 2012, **154**: 781-790.
- [27] West AD, Goss-Custard JD, Stillman RA *et al.* Predicting the impacts of disturbance on shorebird mortality using a behaviour-based mode. *Biological Conservation*, 2002, **106**(3): 319-328.
- [28] Gill JA, Drewitt AL. Approaches to measuring the effects of human disturbance on birds. *Ibis*, 2007, **149**: 9-14.
- [29] Goss-custard J, Triplet P, Sueur F *et al.* Critical thresholds of disturbance by people and raptors in foraging wading birds. *Biological Conservation*, 2006, **127**(1): 88-97.
- [30] Nolet BA, Kölzsch A, Elderenbosch M *et al.* Scaring waterfowl as a management tool: how much more do geese forage after disturbance? *Journal of Applied Ecology*, 2016, **53**(5): 1413-1421.
- [31] Ladin ZS, Castelli PM, McWilliams SR *et al.* Time energy budgets and food use of Atlantic Brant across their wintering range. *The Journal of Wildlife Management*, 2011, **72**(2): 273-282.
- [32] Jones OE, Williams CK, Castelli PM. A 24-hour time-energy budget for wintering American Black Ducks (*Anas rubripes*) and its comparison to allometric estimations. *Waterbirds*, 2014, **37**(3): 264-273.