

引用格式：

吴婷, 张娉杨, 张思琪, 邹业爱, 李峰, 邓正苗, 邹冬生, 谢永宏. 洞庭湖湿地鸬鹚类水鸟的分布格局及关键影响因子[J]. 农业现代化研究, 2023, 44(4): 745-754.

Wu T, Zhang P Y, Zhang S Q, Zou Y A, Li F, Deng Z M, Zou D S, Xie Y H. Distribution pattern and the crucial influencing factors of shorebirds in Dongting Lake Wetland[J]. Research of Agricultural Modernization, 2023, 44(4): 745-754.

DOI: 10.13872/j.1000-0275.2023.0054



洞庭湖湿地鸬鹚类水鸟的分布格局及关键影响因子

吴婷¹, 张娉杨², 张思琪^{2,3}, 邹业爱^{2*}, 李峰², 邓正苗², 邹冬生¹, 谢永宏²

(1. 湖南农业大学资源环境学院, 洞庭湖区农村生态系统健康湖南省重点实验室, 湖南长沙410128; 2. 中国科学院亚热带农业生态研究所, 亚热带农业生态过程重点实验室, 中国科学院亚热带农业生态研究所洞庭湖湿地生态系统研究站, 湖南长沙410125; 3. 中国科学院大学, 北京100049)

摘要: 鸬鹚类是迁徙水鸟中的重要类群, 其种群动态能够指示湿地生态系统的变化。但目前对影响内陆湿地鸬鹚类分布的关键环境变量尚不明确。本研究以洞庭湖为研究区域, 基于物种—生境关系理论, 利用2013/2014—2021/2022越冬期的水鸟调查和遥感反演数据, 结合野外食源调查, 通过最佳子集回归、广义线性模型和层次分割等方法, 分析长喙长腿(LB-L)、长喙短腿(LB-S)和短喙(SB)鸬鹚类的分布, 探究宏观生境变量和微观生境变量(底栖动物密度)对不同形态鸬鹚类分布的影响。结果表明, 东洞庭湖是三种不同形态鸬鹚类分布的绝对优势分布区, LB-L鸬鹚类主要分布于东洞庭湖中的大小西湖和白湖, LB-S鸬鹚类主要分布在白湖, SB鸬鹚类在各核心区均有分布, 且无显著差异。宏观层面上, 浅水面积、人为干扰和水文连通性是影响LB-L鸬鹚类分布的关键环境变量, 浅水面积是影响LB-S鸬鹚类分布的关键环境变量, 人为干扰是影响SB鸬鹚类分布的关键环境变量。微观层面上, LB-L鸬鹚类的分布与不同微生境的底栖动物密度均高度相关, LB-S和SB鸬鹚类的分布仅与部分微生境的底栖动物密度相关。本研究完善了洞庭湖越冬水鸟生态学研究, 对洞庭湖湿地生物多样性保护和湿地管理等方面具有重要指导作用。

关键词: 鸬鹚类; 分布格局; 关键环境变量; 栖息地丧失; 洞庭湖湿地

中图分类号: X176 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-0275(2023)04-0745-10

Distribution pattern and the crucial influencing factors of shorebirds in Dongting Lake Wetland

WU Ting¹, ZHANG Ping-yang², ZHANG Si-qi^{2,3}, ZOU Ye-ai², LI Feng², DENG Zheng-miao², ZOU Dong-sheng¹, XIE Yong-hong²

(1. College of Resources and Environment, and Hunan Provincial Key Laboratory of Rural Ecosystem Health in Dongting Lake Area, Hunan Agricultural University, Changsha, Hunan 410128, China; 2. Key Laboratory of Agro-ecological Processes in Subtropical Regions, and Dongting Lake Station for Wetland Ecosystem Research, Institute of Subtropical Agriculture, Chinese Academy of Sciences, Changsha, Hunan 410125, China; 3. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Shorebirds are an important group of migratory waterbirds, and its population dynamics can indicate the changes of wetland ecosystem. However, the crucial environmental variables affecting the shorebird distribution in inland wetland are still unclear. Based on the theories of species-habitat relationships in waterbirds, and applying data from waterbird surveys, field surveys, and remote sensing inversion in Dongting Lake region during the period from 2013/2014-2021/2022, this paper analysis to identify the crucial environment variables that influence the distribution of LB-L, LB-S and SB shorebirds, and discuss the impact of macro-habitat variables and micro-habitat variables (benthic density) on the spatial distribution patterns of these shorebird by employing optimal subset regression, generalized linear model and hierarchical segmentation. Results show that East Dongting Lake was the dominant distribution area of the three different types of shorebirds, Baihu Lake and Daxiaoxi Lake in East Dongting Lake were the main distribution areas of three different morphological characteristics shorebirds. LB-L shorebirds were mainly distributed in Daxiaoxi

基金项目: 国家重点研发项目(2022YFC3204103); 国家自然科学基金区域创新发展联合基金(U22A20563, U21A2009)。

作者简介: 吴婷(1997—), 女, 湖南常德人, 硕士研究生, 主要研究湿地生态学, E-mail: tingwu_wt5@163.com; 通信作者: 邹业爱(1985—), 男, 山东莒县人, 博士, 副研究员, 主要从事湿地鸟类生态学研究, E-mail: zouyeai@163.com。

收稿日期: 2023-05-24; **接受日期:** 2023-07-29

Foundation item: National Key Research and Development Program of China (2022YFC3204103); the Joint Fund for Regional Innovation and Development of NSFC (U22A20563, U21A2009).

Corresponding author: ZOU Ye-ai, E-mail: zouyeai@163.com.

Received 24 May, 2023; **Accepted** 29 July, 2023

Lake and Baihu Lake, LB-S shorebirds were mainly distributed in Baihu Lake, and SB shorebirds were distributed in all core areas, there was no significant difference. At the macro level, shallow water area, human disturbance and hydrological connectivity were the crucial environmental variables affecting LB-L shorebirds distribution, shallow water area was the crucial environmental variable affecting LB-S shorebirds distribution, and human disturbance was the crucial environmental variable affecting SB shorebirds distribution. At the micro level, the distribution of LB-L shorebirds was closely related to the density of benthic animals in different microhabitats, while the distribution of LB-S and SB shorebirds were closely related to benthic animal types in some microhabitats. This study has significantly enhanced the ecological investigation of wintering waterbirds in Dongting Lake, thereby playing a crucial guiding role in terms of biodiversity conservation and wetland management within this region.

Key words : shorebirds; distribution pattern; crucial environmental variables; habitat loss; Dongting Lake wetland

作为湿地生态系统食物链的顶端,水鸟对环境变化十分敏感,常被用来监测和评价环境的变化^[1]。近年来由于栖息地的退化和丧失,全球范围内超过一半的鸕鹚类种群数量呈现下降趋势,这一趋势在东亚—澳大利西亚迁徙路线上尤为显著^[2-3]。探究影响鸕鹚类分布的关键环境变量是有效开展栖息地保护和管理的的前提。因此,明确鸕鹚类水鸟的分布格局,探究影响鸕鹚类水鸟分布的关键生境因子,有利于制定针对性的保护计划,对湿地生物多样性保护和湿地管理具有重要意义。

水鸟群落的分布取决于栖息地的环境条件。已有研究表明,适宜栖息地面积^[4]、水位波动^[5]、食物^[6]、人类干扰^[7-8]和水文连通性^[9-10]是直接或间接影响水鸟栖息地利用的重要环境变量。此外,鸟类形态学领域的相关研究为鸟类功能特征的研究奠定了基础^[11]。基于水鸟形态的生态学研究大多都集中在喙的大小和形状上,因为喙的特征与饮食生态位资源的竞争有关^[12-14]。然而,最近研究表明,更全面的形态特征组合比单独的体型和喙长更能有效地预测鸟类的营养生态位或相互作用^[15]。因此,在研究环境变量对鸕鹚类分布的影响时,还应充分考虑全面的鸟类形态特征组合的作用。

洞庭湖湿地位于长江中游荆江南岸,是中国第二大淡水湖,也是东亚—澳大利西亚候鸟迁徙路线上的重要停歇点和越冬地^[16]。由于其独特的地理位置和水文节律,洞庭湖呈现出“涨水为湖,落水为洲”的景观,孕育了丰富多样的动植物资源。枯水期,大片洪水退去,草滩和泥滩相继出露^[17]。受湿地高程影响,洞庭湖湿地出现多个片状带子湖。每个子湖沿海拔从高到低依次分布着植被、泥滩和水体三种主要的生境类型。其中,泥滩和浅水区域为捕食底栖动物的鸕鹚类水鸟提供了适宜的栖息地和觅食区^[18]。

当前,大多数关于鸕鹚类的研究主要集中在沿海湿地,内陆湿地关于鸕鹚类分布的影响研究几乎空白,虽然东亚—澳大利西亚迁徙路线上的鸕鹚类

主要经过中国东部沿海,但内陆湿地为一些特定的鸕鹚类物种提供了重要栖息地^[19],且内陆湿地较沿海湿地的水文条件和食物组成有很大不同^[20-21]。因此,开展内陆湿地鸕鹚类生态学的研究可以完善对非繁殖期鸕鹚类水鸟的认识。本研究假设洞庭湖湿地鸕鹚类的分布与泥滩面积、浅水(< 20 cm)面积、退水速率、水文连通性、人类干扰和食物等环境因子有关,且其分布因形态特征的不同而存在差异。基于9个越冬期(2013/2014—2021/2022)的鸕鹚类水鸟调查数据,识别鸕鹚类在洞庭湖的分布格局;利用遥感反演提取宏观生境变量,运用最佳子集回归、广义线性模型和层次分割等方法,筛选影响鸕鹚类分布的关键宏观生境因子;结合野外食源调查,分析食物对不同形态鸕鹚类分布的影响。本研究结果旨在为洞庭湖湿地生物多样性保护和湿地管理提供科学依据和数据支撑。

1 研究方法

1.1 研究区域概况

洞庭湖(28°30'~30°20' N, 111°40'~113°10' E)位于长江中下游,是中国第二大淡水湖,也是一个典型的通江湖泊。作为季节性淹水湖泊,洞庭湖湿地是长江中下游平原越冬水鸟的重要栖息地。洞庭湖由东洞庭湖、南洞庭湖、西洞庭湖和横岭湖组成。其中,东洞庭湖是洞庭湖面积最大的部分。经过十余年探索,洞庭湖自然保护区的水鸟调查监测已形成较为固定的调查片区和调查方案。依据该方案,本研究的调查区域覆盖整个洞庭湖,其中东洞庭湖的调查区域主要覆盖5个核心区,即大小西湖、丁字堤、白湖、红旗湖和春风湖(图1)。

1.2 鸕鹚类调查

本研究对鸕鹚类进行了9个越冬期(2013/2014—2021/2022)的调查。调查数据主要来自东洞庭湖国家级自然保护区每年冬季开展的水鸟同步调查和本研究团队开展的冬季水鸟调查。调查时间选择在每个越冬期的一月中上旬,因为在这段时间内,越

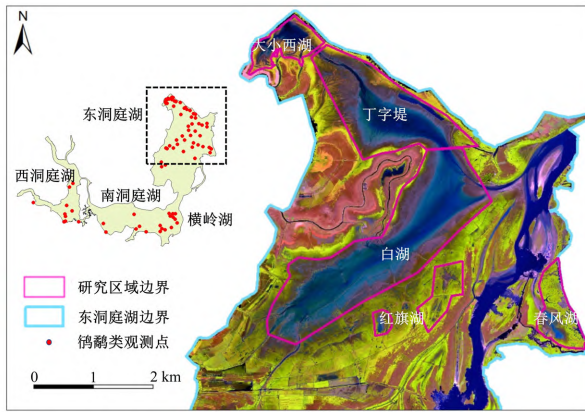


图1 研究区域图
Fig. 1 Study area

冬水鸟种群数量基本稳定，人为干扰较小，有利于鸕鹚类水鸟调查。为了确保数据准确性，采用研究区域同步调查和水鸟绝对数量统计的方法，同时尽量选择晴朗、能见度较高的天气进行，避开雨雪或大风天气。每次调查从日出后一小时开始，持续4~5个小时。调查采用样点法，每个调查区域根据实际情况选择若干个点，用GPS记录水鸟的分布位点，由2~3名经验丰富的调查人员使用10×42的双筒望远镜和20~60的单筒望远镜，对鸕鹚类的数量进行计数。为了避免重复计算，仅从调查区域上空飞过的不会被记录，除非明显受到调查人员的干扰而惊飞的鸕鹚类。

鸕鹚类的形态特征会影响其对栖息地的利用。因此，本研究根据鸕鹚类的性状（喙和跗跖的长度）将该物种分为三组；1）短喙鸕鹚类（SB）；2）长喙短腿鸕鹚类（LB-S），通常在泥滩或极浅水中觅食；3）长喙长腿鸕鹚类（LB-L），通常在浅水中觅食。分类时使用到的性状数据参照 Tobias 等^[11]的研究。

1.3 宏观生境因子

本研究选取浅水（< 20 cm）面积、泥滩面积、退水速率、水文连通性和人为干扰5个宏观生境因子。选取2013/2014—2021/2022年1月中旬（与鸟类调查同一时期）的遥感影像，提取5个核心区的泥滩面积、浅水（< 20 cm）面积。

采用决策树分类方法对生境（泥滩和水域）进行分类，使用标准误差矩阵对每张影像进行分类精度评估^[22]。对分类后的影像计算泥滩面积。进一步采用“水位—高程差值法”计算浅水面积，即采用水位（城陵矶水文站8:00 am）减去高程，计算浅水区域面积^[18, 23]，基于30 m分辨率的高分辨率数字高程模型（DEM），对高程进行梯度0.1 m的重分类；在湖南省水文信息查询系统（<http://slt.hunan.gov.cn/hnsw/>）中查询鸕鹚类调查时的水位数据；计算水深在0~0.2 m的浅水面积，即浅水（< 20 cm）面积。

由于不同核心区盆底的海拔高度不同，在退水期间的泥滩暴露速度可能不一致，从而影响到适宜栖息地面积的暴露。因此，根据水位和海拔计算出苔草完全暴露的时间和此时核心区的水体面积。在越冬期水位最低时提取其水体面积，并记录其年序日。用水体面积的变化除以时间的变化，计算退水速率，方法为：

$$R = \frac{W_i - W_0}{D_i - D_0} \quad (1)$$

式中： R 为退水速率， W_i 和 D_i 分别是苔草全部暴露时的水体面积和年序日， W_0 和 D_0 分别是越冬期水位最低时的水体面积和年序日。

东洞庭湖5个核心区水文连通性存在差异。根据水鸟调查点对水文连通性进行定性表达，并将其分为连通、半连通和不连通三类。与整个湖泊相连，有不间断的水流且不干涸的区域被认为是连通的；仅在景观上连通的区域被认为是半连通的；与湖泊完全分离的区域被认为是不连通的。根据人类活动定义人为干扰水平，分为高人为干扰、中人为干扰和低人为干扰三类^[18]。在水鸟越冬期，有频繁的人为干扰且距公路较近的被认为是高人为干扰；人为干扰较为频繁的被认为是中人为干扰；人为干扰较少且距公路较远的被认为是低人为干扰。

1.4 底栖动物调查

底栖动物于2022年1月采样，与当年的鸕鹚类水鸟调查同期。为了分析底栖动物（食物）对鸕鹚类的影响，选择一个鸕鹚类热点分布区和两个非热点分布区进行采样。采样时，利用20~60单筒望远镜对鸕鹚类进行观察，确定鸕鹚类的觅食区域，在觅食区域随机采集5个重复样本。每个样本的采样点根据含水量区分出三种微生境：1）泥滩0~5 cm，土面潮湿，但没有明显的地表水；2）泥滩5~10 cm；3）浅水区域且水深深度小于20 cm。本研究的采样方案包括在三个微生境内发现的所有底栖动物。

使用沉积物取样器（25 cm×25 cm×30 cm）收集特定深度的沉积物，使用0.3 mm孔径大小的网筛进行筛分，过滤出底栖动物。筛分过程中不得对网筛进行揉搓，以免造成底栖动物的损失。将筛分过后的剩余物，放置在白磁盘中静置两个小时，将所有可见的底栖动物挑选出来，用10%的福尔马

林溶液保存,用于随后的物种鉴定和定量统计。底栖动物分类标准参照生物多样性观测技术导则:淡水底栖大型无脊椎动物(HJ 710.8—2014)。

1.5 数据统计与分析

使用 D'Agostino-Pearson 综合检验对数据进行正态性检验。采用 Bartlett test 检验方差齐性。对通过正态性检验的变量进行单因素方差分析(ANOVA),进行 Tukey 事后检验;对未通过正态性检验的变量进行 Kruskal-Wallis 秩和检验(比较多个连续的独立样本),随后进行 Dunnett 检验进行两两事后比较(使用 Bonferroni 对 P 进行校正)。

进一步使用最佳子集回归(“bestglm 包”)筛选最优模型组合。利用该方法选取最佳子集。采用广义线性模型(GLM):负二项式回归分析鸕鹚类种群与环境变量的关系。使用负二项式回归时因变量需满足以下条件:1)观测值不独立,时间上呈现空间聚集性。2)因变量表现出离散化现象,即方差大于均值,以上因变量均得到满足。为了减少解释变量之间多重共线性的影响,使用层次分割。识别每个解释变量的独立贡献,并将其与其他变量相关的联合贡献分开。这包括在解释独立于其

他自变量的响应变量时对自变量的重要性进行排序(hierarchical partitioning,“hier.part 包”)。

所有统计分析均使用 R 4.2.0^[24] 版本。

2 结果与分析

2.1 洞庭湖鸕鹚类水鸟分布分析

2013/2014—2021/2022 年越冬期,洞庭湖记录鸕鹚类 19 种,共 33.13 万只。其中 LB-L 鸕鹚类 8 种, LB-S 鸕鹚类 6 种, SB 鸕鹚类 5 种。共有 5 种珍稀鸕鹚类,其中 1 种为濒危物种(Endangered, EN):大杓鸕(*Numenius madagascar*),4 种为近危物种(Near-Endangered):白腰杓鸕(*Numenius arquata*)、黑尾塍鸕(*limmosa Limosa*)、斑尾塍鸕(*Limosa lapponica*)和凤头麦鸡(*Vanellus Vanellus*)。

统计分析结果表明,东洞庭湖与西洞庭湖、南洞庭湖、横岭湖的鸕鹚类水鸟数量分布差异显著(表 1)。东洞庭湖是鸕鹚类的绝对优势分布区,东洞庭湖的鸕鹚类水鸟数量显著高于西洞庭湖、南洞庭湖和横岭湖。分布热点图结果显示,鸕鹚类水鸟在洞庭湖的分布主要集中在东洞庭湖,而东洞庭湖内部鸕鹚类水鸟的分布也存在明显的差异(图 2)。

表 1 洞庭湖不同形态特征的鸕鹚类水鸟数量

Table 1 Abundance of shorebirds with different morphological characteristics in Dongting Lake

鸕鹚类	东洞庭湖	横岭湖	西洞庭湖	南洞庭湖
LB-L	13 188±2 020a	619±479b	106±24b	27±12b
LB-S	20 957±3 970a	463±349b	555±159b	83±45b
SB	884±132a	74±33b	175±40b	34±13b

注:表中不同字母表示不同区域间同一形态鸕鹚类水鸟的差异。

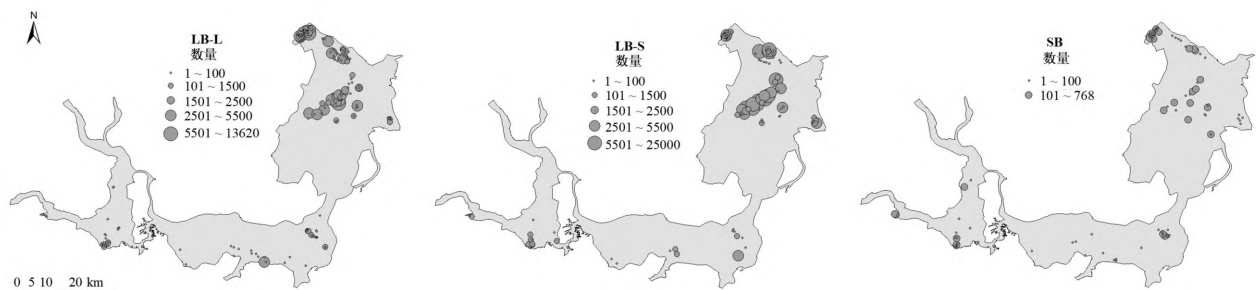


图 2 洞庭湖不同形态特征鸕鹚类水鸟的分布格局

Fig. 2 Distribution pattern of shorebirds with different morphological characteristics in Dongting Lake

东洞庭湖不同形态鸕鹚类在 5 个核心区间的分布也存在明显差异。其中, LB-L 鸕鹚类在白湖和大小西湖的丰度显著高于春风湖、红旗湖和丁字堤; LB-S 鸕鹚类在白湖的丰度高于春风湖、红旗湖、大小西湖和丁字堤; SB 鸕鹚类在 5 个核心区均有分布,但各核心区之间的分布差异不显著(表 2)。综上所述,白湖和大小西湖是 LB-L 鸕鹚类的重要越冬地,

而 LB-S 鸕鹚类则主要分布在白湖。SB 鸕鹚类在各核心区的分布无显著差异。

2.2 环境变量比较分析

东洞庭湖 5 个核心区间的宏观生境因子差异显著。退水速率在东洞庭湖各核心区间存在显著差异(图 3),白湖和丁字堤的退水速率显著大于春风湖、红旗湖和大小西湖。泥滩面积在各核心区间也存在

表2 东洞庭湖不同形态特征鸕鹚类水鸟的数量

Table 2 Abundance of shorebirds with different morphological characteristics in East Dongting Lake.

鸕鹚类	白湖	丁字堤	大小西湖	红旗湖	春风湖
LB-L	6 067±1 105a	1 788±993b	5 275±1 477a	439±365b	66±33b
LB-S	14 053±3 233a	6 191±3 548b	1 154±607b	368±309b	607±410b
SB	222±81a	250±150a	219±71a	259±107a	199±95a

注：表中不同字母表示不同核心区间同一形态鸕鹚类水鸟的差异。

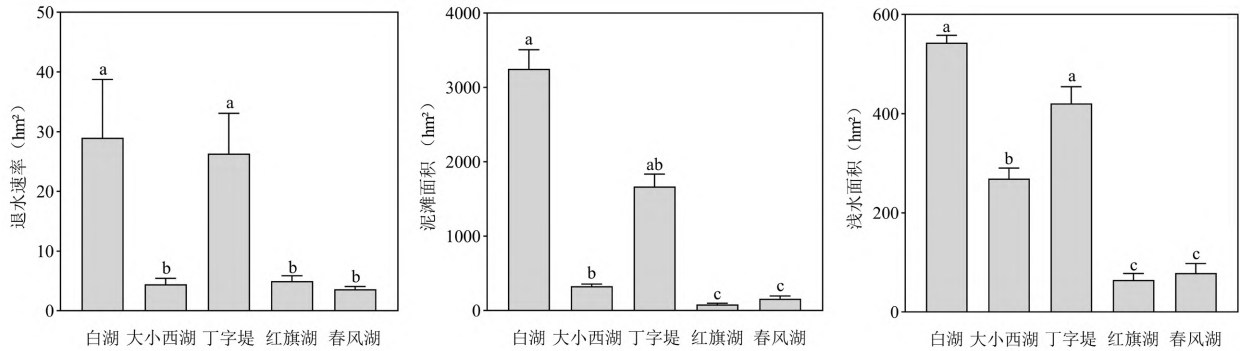


图3 东洞庭湖核心区的环境变量

Fig. 3 Environmental variables in the core area of East Dongting Lake

注：图中不同字母表示不同核心区间环境变量的差异。

差异。白湖的泥滩面积显著高于春风湖、红旗湖和大小西湖。丁字堤的泥滩面积显著高于春风湖和红旗湖。浅水面积在各核心区之间的差异也十分显著。白湖和丁字堤的浅水面积显著高于春风湖、大小西湖和红旗湖，大小西湖的浅水面积显著高于红旗湖和春风湖。

水文连通性主要用于评价鸕鹚类水鸟觅食的潜在生境条件，根据实际的生境状况，白湖和丁字堤的水文连通性最好，其次是大小西湖，再次是红旗湖和春风湖。春风湖的人为干扰程度最高，其次是红旗湖和丁字堤，大小西湖和白湖的人为干扰程度最低。

2.3 鸕鹚类种群分布与宏观生境因子的关系分析

环境因子对 LB-L 鸕鹚类水鸟影响的最优模型

组合为浅水面积、水文连通性、人为干扰和退水速率。使用广义线性模型分析该最优模型组合与 LB-L 鸕鹚类丰度的关系，结果表明，LB-L 鸕鹚类与浅水面积呈显著正相关，与人为干扰程度和水文连通性呈显著负相关。浅水面积、人为干扰和水文连通性对 LB-L 鸕鹚类分布的重要性分别占 33.80%、33.07% 和 17.32% (表 3)。根据其重要性排序，人为干扰、浅水面积和水文连通性是影响 LB-L 鸕鹚类分布的关键环境变量。环境因子对 LB-S 鸕鹚类影响的最优模型组合为浅水面积、泥滩面积、水文连通性和退水速率。其中浅水面积是影响 LB-S 鸕鹚类分布的关键环境变量，其对 LB-S 鸕鹚类分布的重要性占 32.80%。环境因子对 SB 鸕鹚类影响的最优模型组合为人为干扰，人为干扰程度是影响

表3 鸕鹚类水鸟数量与关键环境变量之间的关系

Table 3 Relationship between the abundance of shorebirds and crucial environmental variables

鸕鹚类	环境因子	系数	SE	Z 值	P 值	重要性 (%)
LB-L	浅水面积	0.015	0.004	3.510	< 0.001	33.80
	人为干扰	-1.953	0.476	-4.100	< 0.001	33.07
	水文连通性	-2.015	0.919	-2.270	0.025	17.32
	退水速率	0.005	0.018	0.247	0.805	6.37
LB-S	浅水面积	0.016	0.006	2.971	0.003	32.80
	泥滩面积	-0.000 2	0.001	-0.468	0.640	27.64
	水文连通性	-1.746	1.090	-1.602	0.109	18.83
SB	退水速率	0.014	0.021	0.659	0.509	5.23
	人为干扰	-0.864	0.401	-2.155	0.031	5.22

注：重要性是指在独立于其他自变量解释响应变量时，对自变量的重要性进行排序。

SB 鸕鹚类分布的关键生境变量, 其对 SB 鸕鹚类分布的重要性占 5.22%, 且是本研究中唯一对 SB 鸕鹚类影响显著的生境变量。

2.4 鸕鹚类种群分布与底栖动物的关系分析

除泥滩 0~5 cm 外, 鸕鹚类热点分布区与非热点区的底栖动物差异显著。浅水区域底栖动物密度在各核心区间存在显著差异 (图 4)。丁字堤的底栖动物密度显著高于春风湖和大小西湖, 大小西湖的底栖动物密度高于春风湖。在泥滩 0~5 cm 处, 各核心区间的底栖动物密度无显著差异, 泥滩 5~10 cm 的底栖动物密度在各核心区之间差异显著。丁字堤的底栖动物密度显著高于春风湖和大小西湖, 大小西湖的底栖动物密度显著高于春风湖。

底栖动物组成在不同微生境间存在差异。对于浅水区域的底栖动物而言, 春风湖、丁字堤和大

小西湖的底栖动物主要是以水生昆虫为主; 在泥滩 0~5 cm 处, 春风湖和丁字堤主要以水生昆虫为主, 大小西湖的底栖动物主要以水生昆虫和颤蚓类为主; 在泥滩 5~10 cm 处, 大小西湖的底栖动物以颤蚓类占比最大, 其他两个地点的底栖动物以水生昆虫为主 (图 5)。

通过广义线性模型对底栖动物密度和不同形态鸕鹚类的数量进行拟合, 结果表明, 鸕鹚类水鸟数量与底栖动物密度密切相关, 且因形态差异而不同。LB-L 鸕鹚类与底栖动物密度显著相关。LB-L 鸕鹚类与浅水区域的底栖动物总密度、水生昆虫、双壳类和腹足纲呈显著正相关, 与颤蚓类呈显著负相关; LB-L 鸕鹚类与泥滩 0~5 cm 深度的水生昆虫、双壳类和颤蚓类呈显著正相关, 与总密度和腹足纲呈负相关; LB-L 鸕鹚类与泥滩 5~10 cm 深度的底栖动

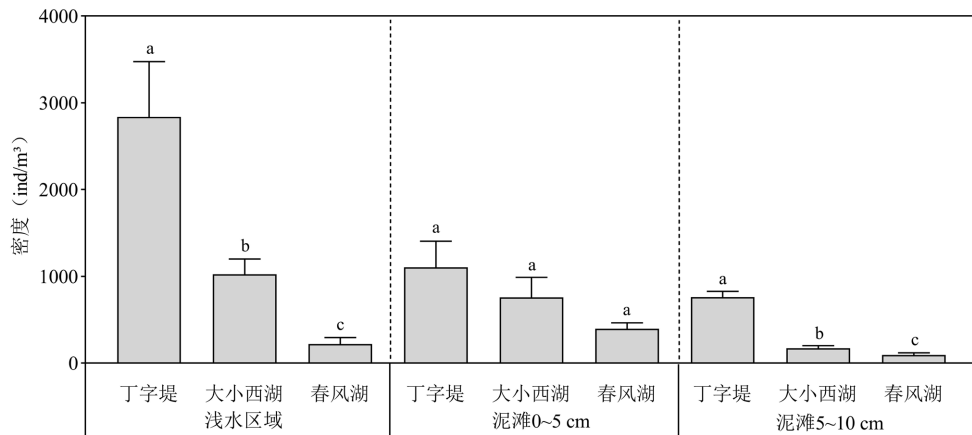


图 4 鸕鹚类水鸟热点分布区和非热点分布区的底栖动物密度

Fig. 4 Density of benthic animal in areas of priority and non-priority distribution of shorebirds

注: 图中不同字母表示不同核心区底栖动物密度的差异。

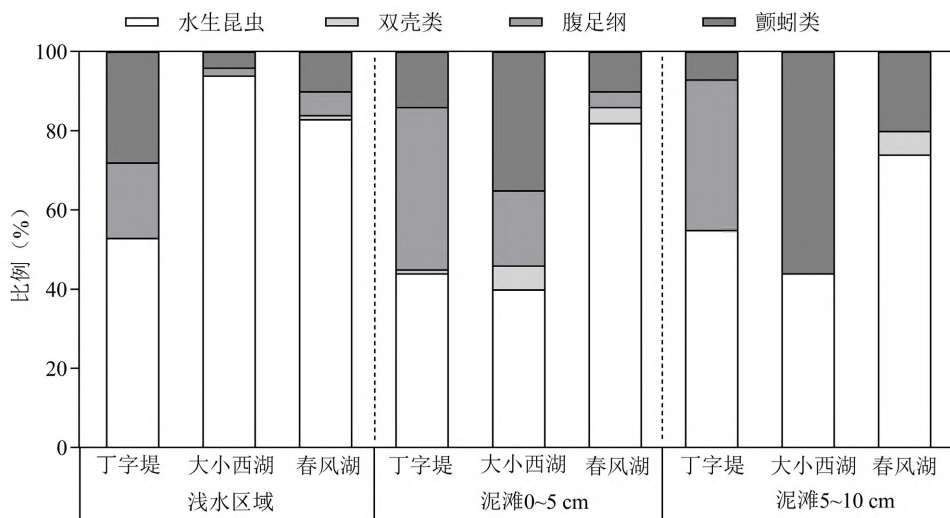


图 5 鸕鹚类水鸟热点分布区和非热点分布区的底栖动物组成

Fig. 5 Composition of benthic animal in areas of priority and non-priority distribution of shorebirds

物总密度、水生昆虫、双壳类和颤蚓类呈显著正相关，与颤蚓类呈负相关。对于LB-S鸕鹚类，它们只与部分底栖动物类别存在显著的相关关系，并且这种相关性会随着微生境的差异而不同。LB-S鸕鹚类与浅水区域的水生昆虫、双壳类和腹足纲存在显著的正相关；LB-S鸕鹚类与泥滩0~5 cm深度的底栖动物总密度和腹足纲的关系不显著，与双壳类和颤蚓类的密度呈显著正相关，与水生昆虫显著负相关；LB-S鸕鹚类与泥滩5~10 cm深处的水生昆虫和双壳类呈显著负相关，与腹足纲呈正相关。对于SB鸕鹚类而言，SB鸕鹚类与浅水区域的底栖动物总密度和腹足纲密度呈显著正相关，与水生昆虫、

双壳类和颤蚓类存在显著的负相关；与泥滩0~5 cm深度的底栖动物总密度、水生昆虫、双壳类和颤蚓类呈显著正相关，与腹足纲呈显著负相关；与泥滩5~10 cm深处的底栖动物总密度、腹足纲和颤蚓类呈显著正相关（表4）。

综上所述，LB-L鸕鹚类与底栖动物的关系更密切。由于其长喙和长跗跖，便于其捕食底栖动物。而对于跗跖相对短小的LB-S鸕鹚类，其觅食的取食范围明显受到形态特征的影响；SB鸕鹚类，由于其复杂的食性，其采取明显的机会主义觅食策略，因为这类鸕鹚类对底栖动物的选择取决于底栖动物的密度而非种类。

表4 不同形态鸕鹚类与底栖动物密度的关系

Table 4 Relationship between shorebirds with different morphological characteristics and benthic animal density

微生境	底栖动物	LB-L			LB-S			SB		
		系数	Z值	P值	系数	Z值	P值	系数	Z值	P值
浅水区域	水生昆虫	0.002	9.686	< 0.001	0.002	10.375	< 0.001	-0.001	-2.464	0.013
	双壳类	0.129	7.471	< 0.001	0.151	7.101	< 0.001	-0.174	-3.419	< 0.001
	腹足纲	0.003	2.047	0.048	0.026	4.867	< 0.001	0.039	3.537	< 0.001
	颤蚓类	-0.001	-2.598	0.009	-0.001	-1.753	0.079	-0.003	-2.750	0.006
	总密度	0.000 3	44.130	< 0.001	0.001	1.917	0.055	0.000 08	2.599	0.009
泥滩 0~5 cm	水生昆虫	0.006	8.336	< 0.001	-0.002	-2.418	0.016	0.009	4.937	< 0.001
	双壳类	0.012	7.736	< 0.001	0.003	2.045	0.041	0.014	5.148	< 0.001
	腹足纲	-0.019	-13.094	< 0.001	-0.001	-0.665	0.506	-0.017	-5.479	< 0.001
	颤蚓类	0.004	15.076	< 0.001	0.001	4.878	< 0.001	0.002	4.026	< 0.001
	总密度	-0.000 3	-15.240	< 0.001	-0.001	-1.442	0.149	0.000 2	2.926	0.003
泥滩 5~10 cm	水生昆虫	0.030	10.879	< 0.001	-0.004	-1.968	0.049	0.009	1.835	0.066
	双壳类	0.181	3.703	< 0.001	-0.104	-4.223	< 0.001	-0.023	-0.428	0.668
	腹足纲	-0.008	-3.677	< 0.001	0.005	2.404	0.016	0.011	2.583	0.009
	颤蚓类	0.069	14.204	< 0.001	0.006	1.505	0.132	0.057	6.499	< 0.001
	总密度	0.003	116.110	< 0.001	0.004	2.305	0.212	0.000 4	3.215	0.001

3 讨论

3.1 鸕鹚类的分布格局

通过对洞庭湖2013/2014—2021/2022年9个越冬期的鸕鹚类水鸟数量进行分析，LB-L鸕鹚类的重点分布区是白湖和大小西湖，LB-S鸕鹚类的重点分布区是白湖，这可能是由于大小西湖位于东洞庭湖，属于保护区的核心区。近年来，得益于保护区开展的生态修复和一系列的保护措施，大小西湖的生境状况稳步趋好，其越冬水鸟数量得到有效提升。白湖是东洞庭湖受干扰最小的天然湿地，其地理位置优越，位于东洞庭湖腹地，为越冬水鸟提供了广阔的觅食区域^[18]。SB鸕鹚类在各核心区间的分布差异并不显著。这可能是由于SB鸕鹚类类群主要由鸕组成，一方面鸕能够应对繁殖地和觅食地的各种干扰^[25]，它们分布范围极广，除湖泊湿地，鸕类

在草地、耕地、裸露沙地和农田等生境中都广泛分布。另一方面，鸕类的食性复杂，基于胃容物的检验表明，其食物资源包括谷物、昆虫、植物种子和底栖动物等^[26]。

2017年底，湖南省政府主导的“拆围”工程，共拆除矮围459座。其中包括红旗湖和春风湖。矮围拆除后，适宜生境发生显著变化，导致这些区域的水鸟数量和多样性显著下降^[27]。因此，在本研究结果中，红旗湖和春风湖虽然维持了一定数量的鸕鹚类水鸟，但与其他区域相比并不具备显著的数量优势。丁字堤在2022年记录到两万余只鸕鹚类，但在其他年份记录到的鸕鹚类数量较少。这可能是由于2022年属于正常退水年份。有研究认为，在季节性淹水湖泊湿地中，水位的变化对水鸟来说至关重要。水文情况对越冬期间食物的可持续利用性产生了重要影响^[28]。本研究识别了鸕鹚类的关键分

布区, 阐明了影响洞庭湖湿地鸕鹚类分布的关键环境变量, 强调了洞庭湖作为鸕鹚类的中途停歇点和越冬地, 在保护鸕鹚类栖息地和湿地生物多样性方面的重要作用。

3.2 关键宏观生境因子对鸕鹚类分布的影响

环境变量对鸕鹚类水鸟的分布有较强的影响, 浅水面积、人为干扰和水文连通性是影响鸕鹚类水鸟分布的关键生境因子, 且影响鸕鹚类分布的关键环境变量因形态特征而异。因此, 生境条件是决定不同形态鸕鹚类分布的重要因素, 包括适宜栖息地面积等非生物因素, 以及底栖动物密度和人为干扰程度等生物因素。

跗跖和喙等形态学特征决定了鸕鹚类水鸟进入适宜栖息地的深度和觅食深度。在以往的研究中, 也有学者发现鸕鹚类只能在水深 0~20 cm 的浅水中觅食, 水深是限制鸕鹚类利用的最重要因素^[29-30], 且鸕鹚类水鸟数量与浅水面积的变化密切相关^[27]。本研究同样发现, 东洞庭湖 5 个核心区中 LB-L 和 LB-S 鸕鹚类丰度与浅水面积呈显著正相关。浅水面积是影响 LB-L 和 LB-S 鸕鹚类丰度的关键环境变量, 这与 Ma 等^[30]的研究结果一致, 喙和腿较短的小型物种相比于大型类群更不易于在深水栖息地觅食。因此泥滩区被认为是小体型鸕鹚类的最佳栖息地^[29]。然而, 泥滩暴露时间过长会导致表层湿泥形成固泥, 最后形成干泥, 干泥基质对喙的抵抗力太强, 使得鸕鹚类觅食受到限制。对此, 环境管理者可实施水位适宜性管理, 营造不同水深的适宜栖息地。

人类干扰的潜在风险是影响水鸟种群及其分布的重要环境变量^[8]。研究表明, LB-L 鸕鹚类对人类干扰的反应比 LB-S 和 SB 鸕鹚类更强烈, 这可能有几个因素造成的。首先, LB-L 鸕鹚类比体型较小的物种更不灵活且更不适应空气动力学, 可能需要更多的时间或空间来逃脱^[31]。其次, 体型较小的物种可能需要更多的觅食时间来满足相对较高的能量需求, 因此可能会对人为干扰做出更晚的反应, 以最大化觅食时间^[32-33], 这也可能是人类干扰对 SB 鸕鹚类分布的解释较低的原因。因此, 在本研究中, 虽然春风湖和红旗湖有适宜的栖息地面积, 但这两个核心区的鸕鹚类数量相对较少, 这也可能是由于该地区存在一定的人类活动。对此, 管理部门应加强湿地管理, 划分湿地准入和非准入区域。一方面相关政府部门可以加强监管, 尤其在水鸟的重点分布区; 另一方面, 可以划分垂钓区和水鸟保护区。

水文连通性在湿地生态系统中用来指示水文循环要素内部或水文之间的物质、能量或生物转移。与预期的结果一致, 鸕鹚类的分布受水文连通条件的影响。底栖动物是鸕鹚类的主要食物来源。有研究表明, 维持一定程度的水文连通性对支持大型无脊椎动物的生存和生长至关重要^[9]。此外, 水文连通性与底栖动物之间也存在一定的关联性。例如, 丁字堤水文连通性高, 底栖生物密度高; 春风湖连通性最低, 底栖生物密度最低。水文连通性可以通过影响底栖动物间接影响鸕鹚类。因此保持水文连通性对维持底栖动物生存和生长至关重要, 食物是水鸟能否顺利越冬的基础, 也是评估湿地修复是否有成效的关键环节。

虽然本研究并未发现退水速率是影响鸕鹚类分布的关键环境变量, 但有研究表明, 鸕鹚类高度依赖于退水后提供的适宜觅食条件^[34], 且不同物种对泥滩暴露的不同微生境的利用各不相同。例如, 在葡萄牙的塔霍斯河口, 一些鸕鹚类种群跟随新暴露的泥滩, 被称为“潮汐追随者”。这意味着泥滩出现得越快, 可以支撑的鸕鹚类数量就越多。相比之下, 灰鸕鹚和红脚鸕鹚在最近暴露或覆盖的地区很少, 只有在泥滩完全暴露时才会达到峰值, 因此, 这些物种被称为“非追随者”^[35], 由此, 可以推测退水速率可能与不同物种的觅食策略密切相关, 仅在形态水平上的分析可能会忽略单个物种的觅食策略。

3.3 底栖动物对鸕鹚类分布的影响

目前关于鸕鹚类水鸟食性的研究多集中在沿海及河口滩涂地, 较少有关于鸕鹚类水鸟在内陆湿地的食性研究。底栖动物作为鸕鹚类的主要食物来源, 对鸕鹚类水鸟至关重要。本研究表明, 水生昆虫和颤蚓类是洞庭湖湿地的主要底栖动物类群, 这一食物构成与鄱阳湖的相关研究结果一致^[36]。近年来, 水环境恶化日益严重, 底栖动物对水环境变化敏感, 洞庭湖水体总氮浓度导致寡毛纲、耐污摇蚊等水生昆虫的比例上升^[37]。因此在研究区域中底栖动物以颤蚓类和水生昆虫为主。鸕鹚类水鸟为了能在中途停歇点或越冬地快速大量的补充能量, 会选择性取食多类别的底栖动物, 底栖动物的种类组成和密度对鸕鹚类水鸟利用栖息地具有非常重要的影响。例如, LB-L 鸕鹚类对底栖动物的选择依据底栖的密度, 在权衡觅食的成本和收益后它们优先取食分布最广的底栖动物, 从而高效补充物质和能量。本研究结果显示浅水区域可以聚集更多的底栖动物。因此, 无论是在时间上还是在空间上, 浅水区都具有更高数量的鸕鹚类。

LB-S 鸕鹚类和 SB 鸕鹚类的分布仅与部分底栖动物密切相关,这可以由几个因素来解释。其一,可能是由于在不同的微生境中主动选择能量更大的底栖动物,或者是由于较小的鸕鹚类对底栖动物的处理能力有限^[38];其二,可能是因为 LB-S 鸕鹚类和 SB 鸕鹚类的食物可及性比底栖动物密度或底栖动物类型更有吸引力^[39]。鸕鹚类水鸟与不同深度的底栖动物的关系,一方面,底栖动物在不同深度泥滩中的分布存在垂直差异,由于自然斑块的分层组织,如淤泥中的有机物或重金属的垂直分布导致了底栖动物的垂直分布。另一方面,是与鸕鹚类水鸟的取食方式有关。综上所述,底栖动物对鸕鹚类水鸟的影响主要是基于底栖动物的密度以及鸕鹚类对底栖动物的可及性。相比之下,食物的可及性比食物的密度更为重要。

4 结论

1) 东洞庭湖是鸕鹚类的绝对优势分布区,且主要分布于东洞庭湖的大小西湖和白湖。不同形态的鸕鹚类在分布上存在差异,长喙长腿鸕鹚类主要分布在白湖和大小西湖,长喙短腿鸕鹚类主要分布在白湖,短喙鸕鹚类在东洞庭湖内部各核心区域间的分布差异不显著。

2) 鸕鹚类的分布受环境变量的影响,其分布因形态特征的差异而不同。宏观生境因子中,影响长喙长腿鸕鹚类分布的关键生境因子是人为干扰、浅水面积和水文连通性,影响长喙短腿鸕鹚类分布的关键生境因子是浅水面积,影响短喙鸕鹚类分布的关键生境因子是人为干扰。微观生境因子中,鸕鹚类受不同微生境中底栖动物密度的影响,且因形态差异而不同。长喙长腿鸕鹚类与不同微生境中的底栖动物关系密切,长喙短腿鸕鹚类和短喙鸕鹚类仅与部分底栖动物密度显著相关。以上结果为理解洞庭湖湿地鸕鹚类的分布提供了重要信息,有助于制定针对性的保护措施。

3) 鸕鹚类是一种中小型涉禽,作为湿地水鸟中的重要类群,其对环境的变化非常敏感,是环境变化的重要指示器。因此,探究影响鸕鹚类分布的关键生境因子,对维护鸕鹚类种群数量、洞庭湖湿地生物多样性保护和湿地管理等方面具有重要指导作用。但内陆湿地关于鸕鹚类水鸟的研究几乎为空白,因此内陆湿地关于鸕鹚类水鸟的研究值得深入探索。

参考文献:

[1] 李秀明,程瑞梅,肖文发,等.水鸟监测:历史与现状及其在

中国未来发展的建议[J].湿地科学,2020,18(6):633-645.

- Li X M, Cheng R M, Xiao W F, et al. Waterbird monitoring: History, status and future perspectives in China[J]. Wetland Science, 2020, 18(6): 633-645.
- [2] Hua N, Tan K, Chen Y, et al. Key research issues concerning the conservation of migratory shorebirds in the Yellow Sea region[J]. Bird Conservation International, 2015, 25(1): 38-52.
- [3] Wang X, Chen Y, Melville D S, et al. Impacts of habitat loss on migratory shorebird populations and communities at stopover sites in the Yellow Sea[J]. Biological Conservation, 2022, 269: 109547. DOI: 10.1016/j.biocon.2022.109547.
- [4] 陈薇,周立志,王维晴,等.升金湖和菜子湖越冬白头鹤栖息地适宜性分析[J].湿地科学,2020,18(3):275-286. Chen W, Zhou L Z, Wang W Q, et al. Analysis of suitability of wintering *Grus monacha* habitats at Shengjin Lake and Caizi Lake[J]. Wetland Science, 2020, 18(3): 275-286.
- [5] 张淑霞,王荣兴,沈建新,等.洱海冬季水鸟群落结构与水位变化的潜在关系[J].生态毒理学报,2018,13(4):143-148. Zhang S X, Wang R X, Shen J X, et al. Potential relationship of wintering waterbirds community composition and water-level fluctuation in Lake Erhai[J]. Asian Journal of Ecotoxicology, 2018, 13(4): 143-148.
- [6] 张笑辰,秦海明,金斌松,等.鄱阳湖浅碟湖泊沉水植物冬芽的分布及对植食水鸟的食物贡献[J].生态学报,2014,34(22):6589-6596. Zhang X C, Qin H M, Jin B S, et al. Distribution in winter buds of submerged macrophyte and their contribution for herbivorous waterfowl in a shallow dish lake of Poyang Lake[J]. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(22): 6589-6596.
- [7] 刘云珠,史林鹭,朵海瑞,等.人为干扰下西洞庭湖湿地景观格局变化及冬季水鸟的响应[J].生物多样性,2013,21(6):666-676. Liu Y Z, Shi L L, Duo H R, et al. Disturbance-driven changes to landscape patterns and responses of waterbirds at West Dongting Lake, China[J]. Biodiversity Science, 2013, 21(6): 666-676.
- [8] Palacios E, Vargas J, Fernandez G, et al. Impact of human disturbance on the abundance of non-breeding shorebirds in a subtropical wetland[J]. Biotropica, 2022, 54(5): 1160-1169.
- [9] 董芮,王玉玉,吕偲,等.水文连通性对西洞庭湖大型底栖动物群落结构的影响[J].生态学报,2020,40(22):8336-8346. Dong R, Wang Y Y, Lü C, et al. Effects of hydrological connectivity on the community structure of macrobenthos in West Dongting Lake[J]. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(22): 8336-8346.
- [10] Barbaree B A, Reiter M E, Hickey C M, et al. Dynamic surface water distributions influence wetland connectivity within a highly modified interior landscape[J]. Landscape Ecology, 2018, 33(5): 829-844.
- [11] Tobias J A, Sheard C, Pigot A L, et al. AVONET: Morphological, ecological and geographical data for all birds[J]. Ecology Letters, 2022, 25(3): 581-597.
- [12] Hsu Y C, Shaner P J, Chang C I, et al. Trophic niche width increases with bill-size variation in a generalist passerine: A test of niche variation hypothesis[J]. Journal of Animal Ecology, 2014,

- 83(2): 450-459.
- [13] Navarro J, Kaliontzopoulou A, González S J. Sexual dimorphism in bill morphology and feeding ecology in Cory's shearwater (*Calonectris diomedea*)[J]. *Zoology*, 2009, 112(2): 128-138.
- [14] Zhang S, Ma Z, Choi C, et al. Morphological and digestive adjustments buffer performance: How staging shorebirds cope with severe food declines[J]. *Ecology and Evolution*, 2019, 9(7): 3868-3878.
- [15] Pigot A L, Sheard C, Miller E T, et al. Macroevolutionary convergence connects morphological form to ecological function in birds[J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2020, 4(2): 230-239.
- [16] Wang W, Fraser J D, Chen J. Wintering waterbirds in the middle and lower Yangtze River floodplain: Changes in abundance and distribution[J]. *Bird Conservation International*, 2017, 27(2): 167-186.
- [17] 徐力刚, 谢永宏, 王晓龙. 长江中游通江湖泊洪泛湿地生态环境问题与研究展望 [J]. *中国科学基金*, 2022, 36(3): 406-411.
Xu L G, Xie Y H, Wang X L. Ecological environment problems and research prospect of flood wetlands of Yangtze River-connected Lake in the Middle Reaches of Yangtze River[J]. *Bulletin of National Natural Science Foundation of China*, 2022, 36(3): 406-411.
- [18] Zou Y A, Zhang P Y, Zhang S Q, et al. Crucial sites and environmental variables for wintering migratory waterbird population distributions in the natural wetlands in East Dongting Lake, China[J]. *Science of the Total Environment*, 2019, 655: 147-157.
- [19] Cao L, Tang S, Wang X, et al. The importance of eastern China for shorebirds during the non-breeding season[J]. *Emu-Austral Ornithology*, 2009, 109(2): 170-178.
- [20] Spruzen F L, Richardson A M M, Woehler E J. Influence of environmental and prey variables on low tide shorebird habitat use within the Robbins Passage wetlands, Northwest Tasmania[J]. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 2008, 78(1): 122-134.
- [21] 唐以杰, 余世孝. 广东湛江红树林保护区大型底栖动物群落的空间分带 [J]. *生态学报*, 2007, 27(5): 1703-1714.
Tang Y J, Yu S X. Spatial zonation of macrobenthic fauna in Zhanjiang Mangrove Nature Reserve, Guangdong, China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(5): 1703-1714.
- [22] Dadaser C F, Bauer M E, Brezonik P L, et al. Changes in the sultan marshes ecosystem (Turkey) in satellite images 1980-2003[J]. *Wetlands*, 2008, 28(3): 852-865.
- [23] Xie Y, Yue T, Cheng X S, et al. The impact of Three Gorges Dam on the downstream eco-hydrological environment and vegetation distribution of East Dongting Lake[J]. *Ecohydrology*, 2015, 8(4): 738-746.
- [24] R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing[EB/OL]. R Foundation for Statistical Computing, 2022. <https://www.R-project.org/>.
- [25] Szekely T. The population ecology and conservation of *Charadrius Plovers*[J]. *Condor*, 2020, 122(2). DOI: 10.1093/condor/duaa010.
- [26] Mason C F, Macdonald S M. Habitat use by Lapwings and Golden Plovers in a largely arable landscape[J]. *Bird Study*, 1999, 46: 89-99.
- [27] Zhu F, Zou Y, Zhang P, et al. Dyke demolition led to a sharp decline in waterbird diversity due to habitat quality reduction: A case study of Dongting Lake, China[J]. *Ecology and Evolution*, 2022, 12(4): e8782. DOI: 10.1002/ece3.8782.
- [28] Zhang P, Zou Y, Xie Y, et al. Hydrology-driven responses of herbivorous geese in relation to changes in food quantity and quality[J]. *Ecology and Evolution*, 2020, 10(12): 5281-5292.
- [29] Isola C R, Colwell M A, Taft O W, et al. Interspecific differences in habitat use of shorebirds and waterfowl foraging in managed wetlands of California's San Joaquin Valley[J]. *Waterbirds*, 2000, 23(2): 196-203.
- [30] Ma Z, Cai Y, Li B, et al. Managing wetland habitats for waterbirds: An international perspective[J]. *Wetlands*, 2010, 30(1): 15-27.
- [31] Fernandez J E, Jimenez M D, Lucas E. Factors affecting intra- and inter-specific variations in the difference between alert distances and flight distances for birds in forested habitats[J]. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, 2002, 80(7): 1212-1220.
- [32] Blumstein D T. Developing an evolutionary ecology of fear: How life history and natural history traits affect disturbance tolerance in birds[J]. *Animal Behaviour*, 2006, 71: 389-399.
- [33] Weston M A, McLeod E M, Blumstein D T, et al. A review of flight-initiation distances and their application to managing disturbance to Australian birds[J]. *Emu*, 2012, 112(4): 269-286.
- [34] Mu T, Wilcove D S. Upper tidal flats are disproportionately important for the conservation of migratory shorebirds[J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2020, 287(1928): 20200278. DOI: 10.1098/rspb.2020.0278.
- [35] Granadeiro J P, Dias M P, Martins R C, et al. Variation in numbers and behaviour of waders during the tidal cycle: Implications for the use of estuarine sediment flats[J]. *Acta Oecologica*, 2006, 29(3): 293-300.
- [36] 沈啸远, 刘洁, 金斌松, 等. 鄱阳湖越冬鹤鹑的日间行为节律 [J]. *四川动物*, 2016, 35(6): 810-817.
Shen X Y, Liu J, Jin B S, et al. Diurnal behavior rhythm of wintering *Tringa erythropus* in Poyang Lake[J]. *Sichuan Journal of Zoology*, 2016, 35(6): 810-817.
- [37] 王丑明, 张屹, 田琪, 等. 1988-2016 年洞庭湖大型底栖动物群落变化及驱动因素分析 [J]. *湖泊科学*, 2021, 33(1): 218-231.
Wang C M, Zhang Y, Tian Q, et al. Dynamics of taxonomic and functional community structure in macrozoobenthos and the underlying driving factors in Lake Dongting during 1988 and 2016[J]. *Journal of Lake Sciences*, 2021, 33(1): 218-231.
- [38] Estrella S M, Masero J A. Prey and prey size selection by the Near-Threatened Black-Tailed Godwit foraging in non-tidal areas during migration[J]. *Waterbirds*, 2010, 33(3): 293-299.
- [39] Bolduc F, Afton A D. Relationships between wintering waterbirds and invertebrates, sediments and hydrology of coastal marsh ponds[J]. *Waterbirds*, 2004, 27(3): 333-341.

(责任编辑:董成立)