

黄渤海湿地鹤鹬类的迁徙与保护研究

许诺言, 卢欣*

武汉大学生命科学学院, 湖北 武汉

收稿日期: 2022年4月7日; 录用日期: 2022年5月9日; 发布日期: 2022年5月17日

摘要

鸟类的迁徙通常遵循既定的路线, 东亚-澳大利西亚迁飞区(EAAF)是全球九大鸟类迁徙路线之一。为了适应长距离的迁飞, 此迁徙路线上的鸟类需要在一系列的迁徙中转站停歇、捕食并积蓄能量。我国黄渤海滨海湿地区域广泛存在的潮间带滩涂栖息地, 为EAAF迁徙路线的鹤鹬类提供了重要的迁徙中转站包括临时休息地和能量补给地。近年来该迁徙路线上的鹤鹬类种群数量的急速锐减, 主要归因于此区域滨海湿地遭到破坏以及生态环境恶化, 从而导致鹤鹬类栖息地功能的部分或者完全丧失。为保护鹤鹬类的物种数量不至进一步减少甚至灭绝, 亟需对它们进行全面深刻的研究, 尤其对它们的迁徙与保护生物学进行研究。本文将上述研究的各个方面综述如下。

关键词

EAAF, 滨海湿地, 鹤鹬类, 保护, 潮间带滩涂, 迁徙网络

A Review on Research of Migration and Conservation of Waders in Coastal Wetlands of the Yellow and Bohai Sea Regions

Nuoyan Xu, Xin Lu*

College of Life Sciences, Wuhan University, Wuhan Hubei

Received: Apr. 7th, 2022; accepted: May 9th, 2022; published: May 17th, 2022

Abstract

Globally, most of migratory bird species migrate typically following set routes, and the East Asian-Australasian flyway (EAAF) is one of the nine major migratory routes. Adapted to

*通讯作者。

long-distance travelling, migrants along this flyway need to rest, predate and fuel up at a series of habitats which were defined as staging sites or stop-over sites. The intertidal flat habitats which exist broadly in coastal wetlands of the Yellow and Bohai Sea regions of China, had been proved to be important staging sites and stop-over sites for waders within EAAF. In recent years, the acute population reduction of the wader species within the EAAF flyway is mainly due to the degradation of coastal wetlands and environmental degeneration, resulting in partly or fully functional habitat loss. As a result, it is urgent to develop deep and overall understanding of the threatened waders, especially about their migration and conservation in order to prevent them from severe degradation and even extinction. In this paper, we summarized several major aspects of studies on migration and conservation of waders.

Keywords

EAAF, Coastal Wetland, Waders, Conservation, Intertidal Flats, Migratory Network

Copyright © 2022 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

鸟类的迁徙通常遵循既定的路线, 全球共有九大迁徙路线。东亚-澳大利西亚迁飞区(EAAF)就是其中之一, 自阿拉斯加和俄罗斯东北部延伸至澳大利亚和新西兰, 横跨 20 多个国家和地区。此迁飞路线为 492 种、年总量超过 5000 万只的鸟类所共用。一些长途迁徙的候鸟在北极圈内的苔原繁殖, 并在澳大利亚和新西兰度过非繁殖季节, 常需在迁徙中转站休息和觅食补充能量[1]。其中包括 55 种鸻鹬类, 即鸻形目鸟类的简称。常见的有: 黑尾塍鹬(*Limosa limosa*); 斑尾塍鹬(*Limosa iaponica*); 泽鹬(*Tringa stagnatilis*); 反嘴鹬(*Recurvirostra avosetta*); 黑翅长脚鹬(*Himantopus himantopus*); 红腹滨鹬(*Calidris canutus*); 大滨鹬(*Calidris tenuirostris*); 大杓鹬(*Numenius madagascariensis*); 白腰杓鹬(*Numenius arquata*); 灰斑鹬(*Phuvialis squatarola*); 黑腹滨鹬(*Calidris alpina*); 鹤鹬(*Tringa erythropus*); 勺嘴鹬(*Calidris pygmeus*)等。

然而, EAAF 的天然滨海湿地正在以惊人的速度消失, 导致这条物种多样性最大的迁飞路线上的许多水鸟种群数量锐减[1]。我国黄渤海区域广泛存在的潮间带泥质滩涂, 为 EAAF 迁徙路线的鸻鹬类提供了飞往繁殖地前最后的能量补给地[2] [3]黄渤海区域位于 EAAF 的中间, 距鸻鹬类在阿拉斯加和西伯利亚的繁殖地 3000~5000 km, 距澳大利亚以及新西兰的越冬地 5000~6000 km [4]。在鸻鹬类的整个春季迁徙期间, 黄渤海区域容纳至少 36 种、200 万只鸻鹬类(Barter 2002), 其中 18 种鸻鹬类的数量超过 30% 的迁徙种群数量, 6 种鸻鹬类的数量是其迁徙种群数量的全部[5] [6]。已知的鸻鹬类重要迁徙中转站包括长江入海口、江苏盐城、黄河三角洲、渤海湾北部、双台河口和鸭绿江口等众多的河口和海湾(Barter 2002)。近年来该迁徙路线鸻鹬类物种数量以每年 5%~9% 的速度急剧下降, 某些极危物种如勺嘴鹬(*Calidris pygmeus*), 其种群数下降速度可能更快。主要归因于此区域滩涂湿地大面积减少和质量下降[6]。破坏因素包括围垦、过度捕捞、外来物种入侵、江河入海口的泥沙沉积量减少、海平面上升、海水侵蚀等[7]。

为了保护鸻鹬类的物种数量不至进一步减少, 需要对它们的迁徙生态学和保护生物学进行研究, 尤其需评估黄渤海湿地的生态学功能及其重要程度[8]。包含多个物种的水鸟迁飞路线这一概念始于 20 世纪 30 年代的北美, 而后扩展到全球所有主要的迁飞区。1999 年, Miyabayashi 和 Mundkur 第一次在物种水平上粗略绘制了 EAAF 线路图。自 2006 年以来, 联合国粮农组织(FAO)和美国地质调查局(USGS)的联合

项目利用卫星和 GPS 系统采集数据, 提供了 EAAF 迁徙路线上各种水鸟的详细信息。传统的路线图只考虑迁徙鸟类分布的空间地理位置, 而忽略了迁徙的时效性, 故目前采用动态布朗桥模型进行优化, 引入时间变量, 建立实时动态迁徙路线图[9]。自 1993 年以来, 中、韩、朝三国学者及鸟类研究志愿者对于黄渤海滨海湿地的迁徙鸕鹚类进行连续调研, 其中我国主要是在鸕鹚类北迁的 4~5 月底进行鸟调, 韩国在鸕鹚类南迁与北迁的所有时间段进行调研。通过观察计数得出了鸕鹚类总数、群落构成以及黄渤海的各种鸕鹚类在迁徙种群总数中所占比例的数据。就调查范围而言, 韩国的数据较为全面, 而我国仅有三分之二的地区纳入调查, 朝鲜的鸟调数据最为稀少。因此我国和朝鲜需要扩大调查范围, 增加调查时长。我国自 1954 年以来, 研究人员应用 LandsatTM 卫星遥感数据, 对于黄海沿岸以及渤海湾滨海湿地的变化趋势进行统计分析。自上世纪 50 年代以来, 我国黄渤海生态区被围垦的海洋滩涂湿地共有 88 万公顷, 丧失了约 37% 的潮间带滩涂。但上述卫星遥感数据成像图只能得出黄渤海滨海湿地面积和形态的改变, 而不能具体分析其中鸕鹚类栖息地生态环境的变化趋势。故研究人员结合土地利用转移矩阵和景观格局分析法, 对围垦作用下的环渤海滨海湿地时空动态演变特征进行了研究, 对于鸕鹚类栖息地的景观生态学功能及变化趋势作出评估[10]。综合各种研究方法手段, 目前对于黄渤海湿地鸕鹚类的迁徙路线、群落构成、生存状况以及受胁迫的程度有了大致了解。本文将各种研究方法综述如下:

2. 鸕鹚类的迁徙追踪

候鸟的迁徙路线通常有数百至数千公里长, 可以跨越国界和地理区系, 涵盖了一个或数个物种的繁殖区和非繁殖区之间的整个地理范围。确定候鸟的迁徙路线和迁徙中转站对于制定有效的候鸟保护策略是必要的, 这为跨越国界的管理和保护提供了空间框架[11]。迁徙追踪的目的旨在建立鸕鹚类的迁徙网络图以及标记迁徙网络上的各个重要中转站, 为迁徙通道连通性分析和迁徙中转站提供理论依据。为了确定鸕鹚类的迁徙路线, 迁徙追踪共有以下方法:

2.1. 野外观察

在鸕鹚类的迁徙季节, 沿海滩涂、邻近岛屿以及高寒苔原地区均有大量的迁徙种群过境。近年来, 观鸟爱好者以及鸟类学研究志愿者的数量日渐增加。通过观察和计数, 可以获得鸕鹚类的种类、数量、迁徙时间和迁徙路线等大量基础资料[12]。此方法的缺点在于受到观鸟者主观因素的影响较多可能会产生较大的误差; 例如观鸟者对于鸕鹚类的某些种类识别困难或计数错误等。相当部分的鸕鹚类可能没有被纳入统计, 例如鸕鹚类在黄海南部地区停留时间短暂, 周转率极高, 意味着单次调查的最大种群数量要远远低于利用该地区的总数量[13]。甚至有部分地区的鸕鹚类可能未被观察到, 如在人口密度极低的俄罗斯远东地区的高寒苔原冻土带[14]。

2.2. 雷达监测

自上世纪 50 年代开始, 雷达技术不断应用于鸟类迁徙的研究。雷达监测的优点在于: 不受天气条件和鸟类飞行高度等因素制约, 获得鸟类迁徙飞行时的高度、方向和速度等信息。在获取多个雷达站的监测数据的情况下, 可以绘制出候鸟在大的空间尺度上迁徙的基本线路图。雷达监测法的缺点在于: 难以识别鸟类的种类, 一般只能通过候鸟的个体大小、飞行速度、扇翅频率等经验数据来推测其种类, 因此准确度较差。当鸕鹚类贴近地面或海面飞行的时候, 就很难被雷达监测到[12]。

2.3. 环志与旗标

环志是研究鸟类迁徙最常用、最普及的方法。在候鸟的繁殖地、越冬地或迁徙停歇地捕捉鸟类, 用金属或其他材料做成带有编号的鸟环佩带在鸟体, 然后将鸟在原地放飞以便在其他地点再次重新观察到

或捕捉到, 这种研究鸟类迁徙的方法称为鸟类环志[12] [15]。将首次环志时和环志鸟类回收时所记录的信息加以对比, 可以了解鸟类的迁徙路线、迁徙停歇地、迁徙范围、迁徙速度以及鸟类的寿命等信息(张孚允等, 1997; 马志军, 2009)。

旗标是用塑料材质制成的带环的彩色旗状物, 通常固定在鸟的跗跖部。旗标以不同颜色代表不同的国家与地区, 每一地区的旗标颜色和组合具有唯一性, 这样就可以通过观察旗标的颜色和组合, 来确定被观察鸟类的环志和旗标的放飞地, 进一步研究鸟类的迁徙路线。环志和旗标相结合的方法是日前研究小型鸻鹬类迁徙最有效的手段之一。但这种方法的缺点在于需要捕捉和回收被标记的个体, 而有些鸟类的回收率极低(如小型鸟类一般低于 1%) [12]; 另外不恰当的捕捉与环志方法可能对于野生个体乃至种群造成一定伤害。

2.4. 卫星 GPS 追踪与光敏定位器追踪

自上世纪 80 年代以来, 随着人造卫星技术的发展, GPS 追踪系统被广泛应用于大型和中型鸻鹬类的迁徙研究。GPS 追踪系统包括固定在鸟体的带有电池的信号发生器、安装在卫星上的传感器以及地面接收站 3 部分。信号发生器可按照预先设定的频率向外界发射信号, 信号被卫星上的传感器接收后再反射给地面接收站, 通过分析可以确定实时定位追踪对象所在的地理位置、海拔高度等信息, 从而实现对鸟类整个迁徙过程的实时动态监测。卫星 GPS 追踪法的缺点是应用受鸟类体型的限制, 极少应用于体重 200 克以下的鸻鹬类[12]。取而代之应用于小型鸟类的是背负式光敏定位器。光敏定位器通过记录一天中的日出、日落时间, 计算出光照时间长度即昼长来估测鸟类所处的纬度; 并通过记录当地日出的地方时, 并与北京时间相比较, 估算出当地所在的经度。光敏定位器采用太阳能电池板供能, 并以光敏二极管作为采光传感器, 将光强信号转化为电信号, 利用软件读取电信号, 便可清晰算出鸟类的准确位置、飞行速度、迁徙路线和确切越冬地[16]。使用光敏定位器可以大大减轻鸟类的负重。

2.5. 稳定同位素分析法

同位素是指质子数相同中子数不同的同一原子, 稳定同位素是不具放射性的同位素。由于稳定同位素在地壳中的空间分布具有明显的差异, 这种差异通过食物链传递并在鸟类体内积累下来。因此, 鸟类身体组织(例如血液、羽毛、肌肉等)中同位素丰度和种类会随着食物种类、生境及地理范围的变化而变化。因此鸟类身体组织内的稳定同位素组成是研究鸟类起源、地理分布以及迁徙连接的理想指示标准[17]。由于不同组织的代谢更新速率不尽相同, 故而反映了不同时间尺度内环境中同位素的变化。如, 血液、肌肉与骨骼的同位素丰度能分别反映动物短期(以周计)、中期(以月计)和长期(以年计)内所同化的食物[18]。因此可以通过某一固定时间段取样, 根据取样组织内同位素丰度估计该时间段内鸟类的地理来源。

3. 鸻鹬类迁徙网络的研究

鸟类的迁飞路线构成一个复杂的动态迁徙网络, 迁徙网络上的各个迁徙中转站可视为各个节点。鸟类的迁徙中转站(stopping stone)分为临时休息地(stopover site)和能量补给地(staging site) (Skagen and Knopf 1994; Warnock 2010)。前者为鸟类提供迁飞途中恢复体力的临时栖息地; 后者则是候鸟在开始长距离迁飞前, 特别是跨越生态屏障之前停歇的地点或区域, 通常具有丰富而可预测的食物资源; 鸟类可以在此聚集成庞大的种群并积累大量的能量[19]。我国黄渤海湿地是 EAAF 鸻鹬类迁徙路线上重要的迁徙中转站, 近年来黄渤海湿地的面积锐减已对迁徙网络的连通性和稳定性造成了巨大的负面影响[20]。

3.1. 迁徙网络模型的建立

卫星和全球定位系统(GPS)数据以及其他鸟类迁徙追踪研究提供了详细的路线信息, 包括迁徙时间的

数据, 繁殖区和非繁殖区之间的连接, 迁徙速度, 中途停留地点和迁徙路线忠诚度[21]。从 GPS 和卫星遥测数据可以估计候鸟在繁殖和越冬地的空间利用范围即家域。以上方法估计了鸟类对于各个栖息地, 包括迁徙中转站的利用率分布(utilization distribution, UD), 即鸟类在空间和时间上发生的相对频率的概率密度。但由于传统的 UD 估算过程不能考虑观测的时间变量, 因此不太适用于持续迁飞的鸟类[9] [21]。

对于迁徙中的鸟类, 动态布朗桥模型(BBMM)改进了其他方法, 根据鸟类的运动轨迹和停留点来估计 UD。该方法通过合并连续位置之间的距离和经过时间、位置误差和布朗运动方差(根据鸟类的移动速度和方向估计它们出现的随机性)来计算在栖息地之间鸟类的利用率分布。综上所述, 可以结合 GPS 追踪数据和动态布朗桥模型在地图上建立实时动态迁徙网络模型[9] [21]。

3.2. 迁徙网络节点和迁徙连接的研究

从理论上讲, 由于迁徙中转站在迁徙网络中的权重不同, 鸟类栖息地的丧失可能会产生截然不同的影响。不同节点对于迁徙网络连通性的作用是不同的: 关键节点丧失会导致整个迁徙网络的崩溃; 有些节点则可被其它的节点替代。为了评估各个迁徙中转站的权重, 可以使用节点移除法来除去各个节点, 量化迁徙网络崩溃的风险, 尤其当按从高到低的介数值(介数值表示通过该节点的最短路径数值)排序并移除节点时, 整个迁徙网络的连通性阻力增加得更快。由此可以筛选出对网络连通性有重要贡献的节点作为保护重点。一般来说, 迁徙中转站较少的迁徙网络更容易受到栖息地丧失的影响。短距离迁飞的鸟类的迁徙依赖于几个关键节点, 当这些节点消失时, 种群就会崩溃[22]。

迁徙连接在维持大规模迁徙的候鸟种群数量方面发挥着关键作用。将各个迁徙中转站的鸟类丰度数据和各迁徙中转站之间的距离建立潜在连通性模型, 并将此模型应用于 EAAF 路线的鸟类, 可以得出以下结论: 比起那些只根据物种的多样性来确定栖息地优先级的保护策略, 基于迁徙连接和物种丰度来确定栖息地优先级的保护策略能够维持更大的鸟类种群数量。如果一组迁徙鸟类种群数量较少的小节点高度相连, 那么这些节点就成为了一个整体, 其中一个节点的消失会影响到通过其他节点的迁徙连通性。因此, 保存一组相互连接的小节点比保存一个大的节点对于维持迁徙连接更为有效[22] [23]。

4. 摄食生态研究

稳定同位素分析亦可应用于分析鸬鹚类在迁徙中转站内的食性[18]。在已知食性的情况下, 可以对单位面积内作为鸬鹚类食物的潮间带底栖动物的数量与质量进行估算, 并使用卫星数据分析黄渤海潮间带湿地的面积和分布变化趋势, 对黄渤海湿地的生态学功能及食物资源储量进行评估。

4.1. 稳定同位素分析应用于摄食研究

对于鸟类而言, 有些组织一旦形成其内部富集的稳定同位素不会发生变化, 因此成为摄食生态学的理想研究材料, 可以用来获取整个生活史的摄食信息。如爪属于连续生长, 记录了长期、连续的生长信息; 骨骼(骨胶原)由于代谢周期较长, 记录了鸟类长期的取食信息, 多用于研究灭绝物种的摄食信息等[18]。另一些组织则记录了生活史特殊时期的摄食信息, 如羽毛记录的是从形成至换羽这段时间的食物来源稳定同位素可以用来研究海鸟的营养级分割和食性改变问题, 如稳定 N 同位素主要用于估算海鸟的营养级, 而稳定 C 同位素主要用来确定海鸟在迁徙中转站的食物来源及示踪食物网的主要碳流途径。由于生态系统中每类初级生产者具有不同的稳定同位素自然丰度, 故可应用稳定同位素方法来估算各类初级生产者对消费者的食源贡献[24]。

4.2. 潮间带底栖动物研究

黄渤海潮间带广泛存在的底栖动物, 为在迁徙中转站停歇的海鸟提供了丰富的食物资源。尤其是双

壳类中的优势种如光滑河蓝蛤(*Potamocorbula laevis*)、四角蛤蜊(*Macra veneriformis*)等, 成为某些鸻鹬类如红腹滨鹬、大滨鹬、斑尾塍鹬等的主要取食对象并与其种群数量呈正相关。为了对鸻鹬类的食物资源储量与质量进行评估, 首先需要统计潮间带湿地底栖动物丰度和生物量的大小, 对于黄渤海潮间带底栖动物的生产力, 即底栖生物群落的次级生产力进行估算[24]; 其次需要测定衡量底栖动物的多样性的各项指数, 如 Shannon-Wiener 种类多样性指数、Margalef 种类丰度指数、Pielou 种类均匀度指数、McNaughton 优势度指数[25]。

常用的潮间带底栖动物生产力计算方法有两种: 同生群法: 包括减员累计法、增长累计法、瞬时增长法、Allen 曲线法以及体长频率法等。同生群法计算结果较准确, 但是采样工作量过大。故转而用简化的 Brey 经验公式计算, 即:

$$\text{LgP} = 0.27 \text{LgA} + 0.737 \text{LgB} - 0.4$$

式中: P 为年生产力($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$); B 为年平均生物量($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$); A 为年平均丰度($\text{ind}\cdot\text{m}^{-2}$) [24]。

底栖动物的取样方法为: 在鸻鹬类取食较为密集的潮间带区域, 按照高、中、低 3 个潮位区间, 每个区间划定 3 个样方, 并在样方内用采样框进行定量取样。所取泥样用筛网冲洗, 筛选出其中的底栖动物, 并立即用 75% 酒精固定, 带回实验室进行种类鉴定、计数以及个体称量。除采集生物样品外, 一并对所取泥样的理化性质进行研究[26]。

底栖动物根据其通过筛网的大小, 可以分成大型底栖动物(macrofauna)、小型底栖动物(meiofauna)和微型底栖动物(microfauna) (Gary, 1981a)。大型底栖动物主要包括腔肠动物(*Coelenterata*)、环节动物多毛类(*Polychaete*)、软体动物(*Mollusca*)、节肢动物甲壳类(*Crustacea*)和棘皮动物(*Echinodermata*) 5 个类群。小型底栖生物(meiofauna)主要指线虫(*Nematoda*)、桡足类(*Copepoda*)、介形虫(*Ostracoda*)、涡虫(*Turbellaria*)等多细胞动物[27]。本文所探讨的成为鸻鹬类食物资源的底栖动物主要是指大型底栖动物。

4.3. 黄渤海湿地的变化趋势研究

自 20 世纪 50 年代以来, 我国黄渤海滨海自然湿地的面积急剧减少, 致使滨海湿地生态学功能退化。而作为鸟类迁徙中转站的栖息地功能是黄渤海滨海湿地重要的生态功能之一。黄渤海滨海湿地面积锐减的原因包括围垦、江河入海口的泥沙沉积量减少、海平面上升、海水侵蚀等[28]。其中最主要的原因在于沿海大规模的围垦活动, 尤其是在 2000 年以后。基于环渤海滨海湿地 1985、1995、2005、2015 年 4 个不同时期的 Landsat TM 遥感影像, 结合土地利用转移矩阵和景观格局分析法, 对近 30 年围垦作用下的环渤海滨海湿地时空动态演变特征进行了研究。研究结果表明: 渤海人工岸线逐年增长, 自然岸线逐年缩短, 海岸线整体缩短, 海岸线整体趋向于向海洋推进[10] [28]。近 30 年来, 环渤海滨海人工湿地的面积增加了 57.23%, 海域面积逐年减少, 以滩涂、沼泽、河流、湖泊为代表类型的自然湿地减少了 45.37% [29] [30]。由于受人类活动干扰强度大, 环渤海滨海自然湿地向人工湿地演变, 人工湿地向非湿地演变。人工湿地以盐田、养殖池面积增加为主, 主要由沼泽、滩涂等自然湿地转化而来。湿地景观趋于破碎化、均衡化, 各景观类型均匀分布, 景观异质性降低[29] [30]。在上述背景下, 研究人工湿地对于鸻鹬类觅食地的代偿作用具有重要的意义和价值[2] [31]。如在南堡, 除了潮间带滩涂以外, 天然湿地已不复存在。所有潮上带自然栖息地都已转化为盐田或养虾池。EAAF 路线上的 89 种水鸟在其向南和向北迁徙过程中, 都将南堡盐田用作觅食或栖息地。其中的 13 种为濒危或近危物种。盐田不仅是一些海鸟在涨潮期间潮间带被海水完全淹没时的补充觅食地, 而且在整个潮汐周期中也是某些鸟类的主要觅食地[31] [32]。

研究人员于 1954~2000 年间, 在对于渤海湾潮间带湿地的动态变化进行分析的基础上, 应用景观生态学原理, 以有效湿地斑块面积、单位面积湿地斑块数量、植被覆盖率和栖息地复杂性 4 项指标, 建立了潮间带湿地栖息地功能评价模型。运用潮间带湿地栖息地功能评价模型, 对渤海湾潮间带湿地的动物

栖息地功能作出评估, 研究表明: 以 1954 年为基准年, 渤海湾潮间带湿地的动物栖息地功能指数从 0.84 下降到 0.56。潮间带湿地破碎化是其栖息地功能退化的主要原因。而湿地景观异质性的降低也对迁徙期鸕鹚类的群落组成和行为造成了一定影响, 如黄渤海地区河口区域常见的盐地碱蓬盐沼湿地与相邻的泥质滩涂这两种湿地景观中, 物种多样性和鸕鹚类鸟类群落组成均存在较大差异, 因此两种生境在鸕鹚类的栖息地利用中具有一定的生态功能差异和互补性[33]。多种湿地景观组合形成的协同生态效应, 是鸟类多样性维持的重要机制(Li *et al.*, 2011, 2013; Gomez-Sapiens *et al.*, 2013; Jackson *et al.*, 2019)。因此湿地景观异质性的降低和消失, 必然会导致鸕鹚类物种多样性的降低和消失, 尤其是对于一些特殊生态位的鸕鹚类。

5. 鸕鹚类能量储备的研究

鸟类迁徙期间的能量物质积累不仅为飞行提供动力, 同时也与其生活史中其他重要过程密切相关, 如繁殖活动等。一些鸟类在繁殖地以外储备能量物质, 尔后携带至繁殖地用于繁殖活动, 称“资本繁殖者”(capital breeders); 另一些鸟类只在繁殖地通过觅食满足繁殖活动的能耗, 称“收益繁殖者”(income breeders) (Drent and Daan 1980)。在高寒冻原地区繁殖的鸕鹚类是广义上的资本繁殖者, 它们在迁徙中转站摄食并储备能量, 除了用于迁徙飞行, 可能有部分剩余能量用于繁殖羽换羽、求偶、产卵等繁殖活动。鸕鹚类在迁徙中转站中的觅食活动和能量积累对于鸕鹚类的迁徙成功以及繁殖活动都具有重要意义。研究表明, 黄渤海湿地的生境质量与红腹滨鸕鹚的两个亚种 *Calidris canutus piersma* 和 *Calidris canutus rogersi* 的繁殖羽质量、繁殖成功率以及年存活率均呈高度的正相关性(Piersma *et al.*, 2016)。

5.1. 影响能量积累的因素

飞行距离是影响迁徙鸟类能量积累的首要因素: 首先, 飞行距离影响鸟类在起飞前积累能量物质的量; 其次, 飞行距离也可能影响能量积累的形式: 长距离迁徙的鸟类更倾向于积累能量密度最高的脂肪, 而非蛋白质或糖元(Newton 2008)。迁徙中转站的质量是影响能量积累的次要因素, 如食物资源是能量积累的重要限制因子(Lindström 2003)并影响了鸟类的摄食行为。在质量较高的迁徙中转站, 鸟类倾向于停留长时间并大量摄食储存较多能量; 而在质量较低的迁徙中转站, 鸟类可能停留时间较短储存较少的能量。若迁徙中转站质量太差甚至可能被候鸟忽略不计(Alerstam and Lindström 1990; Weber *et al.* 1998)。最后, 鸟类自身的时空节律也会影响到能量积累的形式与速率。

鸟类的能量储备方式依照与之相配的迁徙行为策略大致可划分为以下三种(Piersma 1987): 1) 轻跳式(hop)迁徙: 鸟类每次积累较少的能量, 在较近距离的地点之间飞行; 2) 蹦跳式(skip)迁徙: 鸟类积累中等程度的能量储备, 在中等距离的地点之间进行迁徙; 3) 跳跃式(jump)迁徙: 鸟类在相距较远的地点之间进行长距离飞行, 通常一次飞行几千公里, 每次停歇时积累大量的能量[34]。

5.2. 鸕鹚类表型灵活性的研究

鸕鹚类具有快速而且可逆地调整身体器官或组织大小的能力, 即表型灵活性(phenotypic flexibility) [34] [35], 从而能够在消耗能量的迁徙飞行阶段和积累能量的迁徙停歇阶段交替时快速完成状态转换以满足不同的需求(Piersma and Lindström 1997; Piersma and Van Gils 2011)。在迁徙开始之前, 为了减少飞行负重和能量消耗, 鸕鹚类的肌胃、腿肌等在起飞前萎缩(Jehl 1997; Piersma *et al.* 1999; Landys-Ciannelli *et al.* 2003); 而飞行肌、心肌等与飞行活动相关的器官增大。在飞行过程中消耗大量蛋白质作为能源物质, 导致一部分肌肉组织萎缩(Battley *et al.* 2000)。因此, 到达迁徙停歇地后, 鸕鹚类一般首先主要积累蛋白质用于重建之前萎缩的器官, 如消化器官、腿肌等; 待器官重建完成之后, 开始积累大量脂肪。因此, 长距离迁徙的鸕鹚类能量积累呈现先积累蛋白质后积累脂肪的“两段式”模式(Carpenter *et al.* 1993; Piers-

ma *et al.* 1999; Landys-Ciannelli *et al.* 2003)。

目前, 表型灵活性研究的方法主要采取身体组成部分分析法, 即沿用解剖、分离肌肉和脂肪的传统方法, 评估蛋白质(主要是肌肉的瘦干重)和脂肪(主要的腹部脂肪和肠系膜脂肪)的总含量。

5.3. 黄渤海区域不同迁徙中转站对于鸕鹚类迁徙的不同作用

在已知的黄渤海海滨湿地中, 27 块湿地至少有一种鸕鹚类达到具有国际重要意义的湿地数量标准(迁徙种群数量的 1%), 一半以上的湿地至少有 5 种, 6 块湿地有 15 种鸕鹚类达到了该数量标准。5 块湿地在鸕鹚类北迁期间总数量超过 10 万只。同时有 36 种鸕鹚类在黄渤海地区的一块或多块湿地达到该数量标准。占整个迁徙路线鸕鹚类总数的 60% [36]。黄渤海在鸕鹚类北迁期间支持 18 种鸕鹚类超过 30% 的种群, 支持另外 6 种鸕鹚类的几乎全部种群(Barter 2002)。黄渤海南部和北部地区对于长距离迁徙鸕鹚类而言具有不同的生态学功能: 南部地区主要是鸕鹚类的临时休息地, 对于体弱个体和在遭遇不利于迁徙的气候条件时供其停歇、恢复体力; 北部地区则是重要的能量补给地。鸕鹚类在黄渤海南部的停留时间远远低于在北部地区的停留时间, 意味着该地区鸕鹚类种群的周转率极高, 因此, 黄渤海南部地区对于维持种群的稳定起着重要作用[13]。

5.3.1. 崇明东滩

上海崇明东滩鸟类自然保护区是鸕鹚类在黄海区域南部的重要迁徙中转站, 也是长距离迁徙的鸕鹚类飞越太平洋到达亚洲大陆后的第一个主要停歇地(Battley *et al.* 2000)。崇明东滩位于崇明岛的最东端, 地处 31.5°N, 121.9°E, 由长江携带的泥沙在入海口处不断沉积形成, 保护区面积 241.55 km², 潮间带滩涂面积约为 145.77 km² [37]。崇明东滩支持了 46 种(黄正一等, 1993)至少 25 万只以上(Barter *et al.* 1997a)的鸕鹚类的迁徙和越冬, 3 月下旬至 5 月中旬是鸕鹚类春季迁徙过境的高峰期, 9 月为秋季迁徙过境的高峰期, 单次记录的最大数量曾经达到 2.5 万只[36] [37]。其中有 6 种鸕鹚类的种群数量达到具有国际重要意义的数量标准(Barter 2002; Ma *et al.* 2002a), 包括环颈鸕鹚(*Charadrius alexandrinus*)、大滨鸕鹚(*Calidris tenuirostris*)等的单次记录最大数量超过其迁徙路线上种群数量的 1% (Barter 2002)。

崇明东滩的潮间带滩涂分布着大量底栖动物, 可分为腹足类、双壳类、甲壳类、多毛类以及昆虫幼虫 5 大类群, 为迁徙过境的鸕鹚类提供了丰富的食物[36]。底栖动物呈现出极为显著的成带分布。底栖动物总密度在盐沼内较高, 而在无植被覆盖的滩涂较低[37]。其中密度最高的类群即为腹足类, 其分布呈现北多南少的格局, 成带分布于芦苇和海三棱藨草盐沼; 其次为双壳类, 主要分布在盐沼外缘至光滩的滩涂并在光滩边缘密度最高。底栖动物组成的差异, 必然影响到鸕鹚类对栖息地的利用。鸕鹚类的物种丰度在不同湿地景观上存在着显著差异, 海三棱藨草中带的物种数最高, 为 23 种, 而芦苇带和光滩仅 14 和 16 种[36] [37]。

5.3.2. 南堡滩涂

南堡滩涂位于渤海湾西北部 39.1°N, 118.2°E, 隶属于河北省唐山市曹妃甸新区, 潮间带面积约为 67 km² [38]。南堡滩涂上分布着丰富的双壳类, 如四角蛤蜊、光滑河蓝蛤等, 能为迁徙过境的鸕鹚类提供充足的食物资源。鸕鹚类在南堡滩涂迁徙过境的高峰期为 3 月下旬至 6 月初, 单次调查记录的最大数量接近 6.4 万(Yang *et al.* 2011)。近二十年来渤海湾北部地区滩涂湿地面积急剧减少, 至少 34% 的潮间带滩涂被围垦(Yang *et al.* 2011)。这导致了鸕鹚类在迁徙停歇期在剩余滩涂上分布更为密集, 2010 年南堡滩涂的春季水鸟密度是 2007 年的 3 倍以上, 红腹滨鸕鹚的密度增加了 4 倍[38]。红腹滨鸕鹚的两个亚种 *Calidris canutus Piersmai* 和 *Calidris canutus Rogersi* 春季在南堡滩涂停歇觅食, 停留高峰期分别为 4 月底至 5 月底, 单次调查记录的最大数量约为 4 万只, 占迁徙种群总数的 45% 以上(Rogers *et al.* 2010)。研究预测, 随着滩涂面

积进一步减少, 该区域的海鸟密度有可能继续上升, 但由于食物资源供应紧张存活率将会下降, 从而最终导致迁徙种群总数量的下降(Yang *et al.* 2011)。

5.3.3. 丹东市鸭绿江口湿地

丹东市鸭绿江口湿地国家级自然保护区是鸕鹚类在黄海区域北部的重要迁徙中转站, 位于 39.8°N, 123.9°E, 潮间带面积为 171 km²。滩涂上具有丰富的双壳类资源, 为迁徙停歇期间的大滨鸕鹚等鸕鹚类提供了重要的食物资源(Choi *et al.* 2014)。春季迁徙期间, 鸕鹚类在此停歇的时间为 3 月中旬至 6 月初, 单次调查的最大数量可达 21.5 万只(严梅芳 2008)。其中斑尾塍鸕鹚、大滨鸕鹚等至少 10 种鸕鹚类的数量占迁徙种群总数量的 1%以上(Barter 2002)。近年的调查表明鸭绿江口容纳了 EAAF 迁徙路线上 25%的斑尾塍鸕鹚 *Limosa lapponica menzbieri* 亚种和 42% *Limosa lapponica baueri* 亚种数量, 以及 20%的大滨鸕鹚种群数量[39]。在韩国新万锦湿地被围垦以后, 鸭绿江口已成为已知的停歇地中大滨鸕鹚个体数量最多的地点(MacKinnon *et al.* 2012)。

5.3.4. 东台条子泥和如东县滩涂湿地

江苏东台条子泥和如东湿地是 EAAF 迁徙路线上的重要节点, 更是极危鸟类勺嘴鸕鹚(*Calidris pygmeus*) 的迁徙中转站。东台条子泥地处江苏沿海中部, 东临黄海, 地理位置为 32.5°N, 120.5°E, 湿地面积约为 54 km²。如东县位于江苏省东南部, 东面和北面濒临黄海, 地理位置为 32.3°N、120.4°E, 自然湿地面积约为 145.8 km², 滩涂上约有 50 多种双壳类, 为鸕鹚类提供了丰富的食物资源[40]。勺嘴鸕鹚的全球种群数量仅为 360~600 只, 在中国沿海各省均有分布, 东台市和如东县的滩涂湿地是目前已知的勺嘴鸕鹚全球数量最大的迁徙停歇地。东台市滩涂单次调查记录的勺嘴鸕鹚最大数量为 144 只, 如东县滩涂单次调查记录的勺嘴鸕鹚最大数量为 103 只[40] [41]。滩涂栖息地的丧失和退化、非法捕猎、环境污染以及人类活动干扰是勺嘴鸕鹚面临的主要威胁(彭鹤博等, 2017)。

6. 结语

综上所述, 可以从鸕鹚类的迁徙追踪、迁徙网络构建与分析、以及摄食生态和能量储备等各个方面研究其迁徙生态学特性, 上述研究旨在促进 EAAF 迁徙路线上鸕鹚类的保护工作, 尤其是 1) 确定 EAAF 迁徙路线上鸕鹚类的种群数量和分布, 并有效绘制这些物种在繁殖地、非繁殖地和迁徙中转站之间的运动轨迹图; 2) 评估现有的保护区是否足以支撑鸕鹚类的迁徙网络不至崩溃; 3) 分析鸕鹚类的迁徙模式和能量储备; 4) 确定现有栖息地的资源是否足以支持 EAAF 迁徙路线上的鸕鹚类的迁徙、觅食与繁殖成功。以上研究均为制定合理有效的保护策略提供了理论基础。

参考文献

- [1] Li, J., Hughes, A.C. and Dudgeon, D. (2019) Correction: Mapping Wader Biodiversity along the East Asian—Australasian Flyway. *PLoS ONE*, **14**, e0215877. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0215877>
- [2] Lei, W.P., Masero, J.A., Piersma, T., Zhu, B.R., Yang, H.Y. and Zhang, Z.W. (2018) Alternative Habitat: The Importance of the Nanpu Salt pans for Migratory Waterbirds in the Chinese Yellow Sea. *Bird Conservation International*, **28**, 549-566. <https://doi.org/10.1017/S0959270917000508>
- [3] Rogers, D.I., Yang, H.Y., Hassell, C.J., Boyle, A.N., Rogers, K.G., Chen, B., Zhang, Z.W. and Piersma, T. (2010) Red Knots (*Calidris canutus piersmai* and *C. c. rogersi*) Depend on a Small Threatened Staging Area in Bohai Bay, China. *Emu—Austral Ornithology*, **110**, 307-315. <https://doi.org/10.1071/MU10024>
- [4] 陈克林, 杨秀芝, 吕咏. 鸕鹚类鸟东亚-澳大利亚迁飞路线上的重要驿站: 黄渤海湿地[J]. 湿地科学, 2015, 13(1): 1-6. <https://doi.org/10.13248/j.cnki.wetlandsci.2015.01.001>
- [5] Aharon-Rotman, Y., Bauer, S. and Klaassen, M. (2016) A Chain Is as Strong as Its Weakest Link: Assessing the Consequences of Habitat Loss and Degradation in a Long-Distance Migratory Shorebird. *Emu—Austral Ornithology*, **116**, 199-207. <https://doi.org/10.1071/MU15029>

- [6] Duan, H.L., Xia, S.X., Hou, X.Y., Liu, Y. and Yu, X.B. (2019) Conservation Planning Following Reclamation of Intertidal Areas throughout the Yellow and Bohai Seas, China. *Biodiversity and Conservation*, **28**, 3787-3801. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01851-3>
- [7] 陈莹, 谭坤, 马志军. 黄渤海湿地面积变化及其对鸻鹬类的影响[C]//浙江省科学技术协会. 第十二届全国鸟类学术研讨会暨第十届海峡两岸鸟类学术研讨会论文摘要集. 2013: 93.
- [8] Szabo, J.K., Choi, C.Y., Clemens, R.S. and Hansen, B. (2016) Conservation without Borders—Solutions to Declines of Migratory Shorebirds in the East Asian—Australasian Flyway. *Emu—Austral Ornithology*, **116**, 215-221. <https://doi.org/10.1071/MU15133>
- [9] Palm, E.C., Newman, S.H., Prosser, D.J., Xiao, X., Luo, Z., Batbayar, N., Balachandran, S. and Takekawa, J.Y. (2015) Mapping Migratory Flyways in Asia Using Dynamic Brownian Bridge Movement Models. *Movement Ecology*, **3**, Article No. 3. <https://doi.org/10.1186/s40462-015-0029-6>
- [10] 孙晓宇. 环渤海重点区域岸线、湿地提取及时空变化研究[D]: [博士学位论文]. 北京: 中国科学院地理科学与资源研究所, 2010.
- [11] Chan, Y.C., Tibbitts, T.L., Lok, T., Hassell, C.J., Peng, H.B., Ma, Z.J., Zhang, Z.W. and Piersma, T. (2019) Filling Knowledge Gaps in a Threatened Shorebird Flyway through Satellite Tracking. *Journal of Applied Ecology*, **56**, 2305-2315. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13474>
- [12] 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(3): 5-9.
- [13] 华宁, 彭鹤博, 马志军. 黄海南部和北部的迁徙停歇地对长距离迁徙鸻鹬类的不同作用[C]//浙江省科学技术协会. 第十二届全国鸟类学术研讨会暨第十届海峡两岸鸟类学术研讨会论文集. 2013: 26-27.
- [14] 马天, 等. 俄罗斯远东地区勺嘴鹬繁殖地夏季水鸟调查[J]. 动物学杂志, 2018, 53(4): 507-518. <https://doi.org/10.13859/j.cjz.201804002>
- [15] 惠鑫, 马强, 向余劲攻, 蔡志扬, 宋国贤, 袁晓, 马志军. 崇明东滩鸻鹬类迁徙路线的环志分析[J]. 动物学杂志, 2009, 44(3): 23-29.
- [16] 金子兴. 谈北京雨燕面临的问题及现代技术在研究其迁徙中的作用[J]. 地理教学, 2017(18): 4-6. <https://doi.org/10.3969/j.issn.1000-078X.2017.18.002>
- [17] Moon, Y.M., Kim, K., Kim, J., Kim, H. and Yoo, J.C. (2020) Use of Stable Isotopes ($\delta^2\text{H}$, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) to Infer the Migratory Connectivity of Terek Sandpipers (*Xenus cinereus*) at Stopover Sites in the East Asian-Australasian Flyway. *Avian Biology Research*, **13**, 10-17. <https://doi.org/10.1177/1758155919901243>
- [18] 丛日杰, 吴星兵, 李枫, 张欣宇, 侯艳超, 张永忠, 郝志, 张星烁. 稳定同位素分析在鸟类生态学中的应用[J]. 生态学报, 2015, 35(15): 4945-4957.
- [19] Zhang, S.D., Ma, Z.J., Choi, C.Y., Peng, H.B., Bai, Q.Q., Liu, W.L., Tan, K., Melville, D.S., He, P., Chan, Y.C., Van Gils, J.A. and Piersma, T. (2018) Persistent Use of a Shorebird Staging Site in the Yellow Sea Despite Severe Declines in Food Resources Implies a Lack of Alternatives. *Bird Conservation International*, **28**, 534-548. <https://doi.org/10.1017/S0959270917000430>
- [20] Choi, C.Y., Rogers, K.G., Gan, X.J., Clemens, R., Bai, Q.Q., Lilleyman, A., Lindsey, A., Milton, D.A., Straw, P., Yu, Y.T., Battley, P.F., Fuller, R.A. and Rogers, D.I. (2016) Phenology of Southward Migration of Shorebirds in the East Asian-Australasian Flyway and Inferences about Stop-Over Strategies. *Emu—Austral Ornithology*, **116**, 178-189.
- [21] Kranstauber, B., Kays, R., Lapoint, S.D., et al. (2012) A Dynamic Brownian Bridge Movement Model to Estimate Utilization Distributions for Heterogeneous Animal Movement. *Journal of Animal Ecology*, **81**, 738-746. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2012.01955.x>
- [22] Xu, Y.J., Takekawa, J., Liu, Q., et al. (2020) A Network Approach to Prioritize Conservation Efforts for Migratory Birds. *Conservation Biology*, **34**, 416-426. <https://doi.org/10.1111/cobi.13383>
- [23] Wiederholt, R., Mattsson, B.J., Thogmartin, W.E., et al. (2018) Estimating the Per-Capita Contribution of Habitats and Pathways in a Migratory Network: A Modelling Approach. *Ecography*, **41**, 815-824. <https://doi.org/10.1111/ecog.02718>
- [24] 姚晓. 黄河三角洲南部潮间带底栖生产力研究[D]: [硕士学位论文]. 青岛: 中国海洋大学, 2010. <https://doi.org/10.7666/d.y1829905>
- [25] 马九鹏, 倪晋仁, 刘唐. 潮间带湿地底栖动物生物多样性特征比较分析[J]. 北京大学学报(自然科学版), 2014, 50(6): 1077-1086. <https://doi.org/10.13209/j.0479-8023.2014.158>
- [26] 张培玉. 渤海湾近岸海域底栖动物生态学与环境质量评价研究[D]: [博士学位论文]. 青岛: 中国海洋大学, 2005. <https://doi.org/10.7666/d.y829373>
- [27] 王海博, 蔡文倩, 林岩璇, 等. 环渤海潮间带秋季大型底栖动物生态学研究[J]. 环境科学研究, 2011(12):

1339-1345.

- [28] 白璐. 环渤海湿地空间格局变化及典型湿地资源利用对策[D]: [硕士学位论文]. 北京: 中国科学院大学, 2016.
- [29] 魏帆, 韩广轩, 张金萍, 等. 1985-2015 年围填海活动影响下的环渤海滨海湿地演变特征[J]. 生态学报, 2018, 37(5): 1527-1537. <https://doi.org/10.13292/j.1000-4890.201805.028>
- [30] 胡嘉东, 郑丙辉, 万峻. 潮间带湿地栖息地功能退化评价方法研究与应用[J]. 环境科学研究, 2009, 22(2): 171-175.
- [31] Mu, T. and Wilcove, D.S. (2020) Upper Tidal Flats Are Disproportionately Important for the Conservation of Migratory Shorebird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **287**, Article ID: 20200278.
- [32] Lei, W.P., Masero, J.A., Dingle, C., Liu, Y., Chai, Z.W., Zhu, B.R., Peng, H.B., Zhang, Z.W. and Piersma, T. (2021) The Value of Coastal Salt pans for Migratory Shorebirds: Conservation Insights from a Stable Isotope Approach Based on Feeding Guild and Body Size. *Animal Conservation*, **24**, 1071-1083.
- [33] 张菁, 白煜, 黄子强, 等. 盐地碱蓬盐沼与相邻泥质滩涂湿地迁徙期鸕鹚类的群落组成及行为差异[J]. 生物多样性, 2021, 29(3): 351-360. <https://doi.org/10.17520/biods.2020189>
- [34] 华宁. 鸕鹚类春季在黄海区域迁徙停歇地的能量积累[D]: [博士学位论文]. 上海: 复旦大学, 2014.
- [35] Verhoeven, M.A., van Eerbeek, J., Hassell, C.J. and Piersma, T. (2016) Fuelling and Moulting in Red Knots before Northward Departure: A Visual Evaluation of Differences between Ages, Sexes and Subspecies. *Emu—Austral Ornithology*, **116**, 158-167. <https://doi.org/10.1071/MU15035>
- [36] 朱晶, 敬凯, 干晓静, 等. 迁徙停歇期鸕鹚类在崇明东滩潮间带的食物分布[J]. 生态学报, 2007, 27(6): 2149-2159. <https://doi.org/10.3321/j.issn:1000-0933.2007.06.001>
- [37] 敬凯. 上海崇明东滩鸕鹚类中途停歇生态学研究[D]: [博士学位论文]. 上海: 复旦大学, 2005. <https://doi.org/10.7666/d.y1022510>
- [38] 杨洪燕. 红腹滨鸕(*Calidris canutus*)春季迁徙中停歇期间对渤海湾北部潮间带的利用[D]: [博士学位论文]. 北京: 北京师范大学, 2012.
- [39] Choi, C.Y., Battley, P.F., Potter, M.A., Rogers, K.G. and Ma, Z.J. (2015) The Importance of Yalu Jiang Coastal Wetland in the North Yellow Sea to Bar-Tailed Godwits *Limosa lapponica* and Great Knots *Calidris tenuirostris* during Northward Migration. *Bird Conservation International*, **25**, 53-70. <https://doi.org/10.1017/S0959270914000124>
- [40] 高帅, 刘威, 张帅, 等. 江苏东台条子泥和如东湿地越冬水鸟多样性研究[J]. 生态与农村环境学报, 2021, 37(9): 1176-1182. <https://doi.org/10.19741/j.issn.1673-4831.2020.0862>
- [41] 彭鹤博, 蔡志扬, 章麟, 等. 勺嘴鸕在中国的分布状况和面临的主要威胁[J]. 动物学杂志, 2017, 52(1): 158-166. <https://doi.org/10.13859/j.cjz.201701021>