

## 2013—2023 年鄱阳湖越冬水鸟多样性的时空动态

王春晓<sup>1,5</sup>, 余定坤<sup>2,3</sup>, 詹慧英<sup>2,3</sup>, 夏少霞<sup>1,4\*\*</sup>, 于秀波<sup>1,4</sup>

(1:中国科学院地理科学与资源研究所生态系统网络观测与模拟重点实验室, 北京 100101)

(2:江西鄱阳湖国家级自然保护区管理局, 南昌 330038)

(3:江西鄱阳湖湿地生态系统国家定位观测研究站, 南昌 330038)

(4:中国科学院大学, 北京 100049)

(5:中国林业科学研究院森林生态环境与自然保护研究所湿地环境保护与生态修复全国重点实验室, 北京 100091)

**摘要:** 鄱阳湖是东亚-澳大利西亚迁飞通道上的重要栖息地, 系统评估其越冬水鸟多样性的时空变化, 有助于优化区域湿地保护格局。基于 2013–2023 年鄱阳湖 44 个调查地点的越冬水鸟监测数据, 采用物种丰富度、多度、Shannon-Wiener 多样性和 Pielou 均匀度等生物多样性指标, 分析越冬水鸟群落的年际变化趋势、不同食性功能群及保护地内外的特征差异、并刻画多样性的空间分布格局。结果表明, 2013–2023 年共记录越冬水鸟 109 种, 隶属 7 目 16 科。越冬水鸟多度未发生显著变化, 但群落结构已明显调整; 不同食性功能群响应分化明显, 食莎草/禾本科等功能群的多样性指数上升, 食无脊椎动物功能群多度下降, 食块茎类功能群多度虽有下降趋势但不显著; 保护地内多样性普遍较高, 但个体数量有所下降而在保护地外上升。根据 Shannon-Wiener 多样性均值及变化率, 调查地点可划分为多样性核心区、退化预警区、恢复潜力区和脆弱区四类, 揭示了鄱阳湖越冬水鸟多样性显著的空间分异格局。因此, 在水鸟数量总体稳定的背景下, 建议综合不同食性功能群的差异化响应及保护地内外多样性格局, 对上述四类区域实施分区管理与协同保护, 以提升鄱阳湖越冬水鸟种群及其栖息地的整体韧性。

**关键词:** 越冬水鸟; 生物多样性; 时空动态; 保护地评估; 鄱阳湖

## 2013-2023 spatiotemporal dynamics of wintering waterbird diversity in Lake Poyang

WANG Chunxiao<sup>1</sup>, YU Dingkun<sup>2,3</sup>, ZHAN Huiying<sup>2,3</sup>, XIA Shaoxia<sup>1,4\*\*</sup>, YU Xiubo<sup>1,4</sup>

(1:Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographic Science and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, P. R. China)

(2:Jiangxi Poyang Lake National Nature Reserve Authority, Nanchang 330038, P.R. China)

(3:National Ecosystem Research Station of Jiangxi Poyang Lake Wetland, Nanchang 330038, P.R. China)

(4:University of Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100049, P. R. China)

(5:State Key Laboratory of Wetland Conservation and Restoration, Ecology and Nature Conservation Institute, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, P.R. China)

**Abstract:** Lake Poyang serves as a key habitat for waterbirds along the East Asian–Australasian Flyway. Understanding the spatiotemporal dynamics of wintering waterbird diversity is crucial for optimizing wetland conservation strategies in the region. Based on waterbird survey data from 44 sites during 2013–2023, we quantified species richness, abundance, Shannon diversity index, and Pielou evenness index to evaluate interannual trends, responses of different feeding guilds, differences in diversity between inside and outside protected areas, and spatial patterns of diversity. A total of 109 wintering waterbird species belonging to 7 orders and 16 families were recorded. Total abundance exhibited no significant long-term change, while the community structure underwent marked shifts. Feeding

\*2025-07-18 收稿; 2026-01-08 收修稿。

中国 MAB 青年人才支持计划、长江生态保护与修复绿皮书、鸟类迁飞通道研究 (CAFYBB2024ZA033) 联合资助。

\*\*通讯作者; E-mail: xiasx@igsnr.ac.cn.

guilds showed divergent responses: diversity increased in guilds feeding on sedges and grasses, whereas the abundance of invertebrate-feeding guilds decreased, and tuber-feeding guilds displayed a weak non-significant declining trend. Diversity was generally higher inside protected areas; however, abundance decreased within reserves and increased outside, indicating a redistribution of waterbirds toward surrounding habitats. Based on the mean Shannon diversity index and its temporal changes, the survey sites were categorized into diversity core areas, degradation-warning areas, recovery-potential areas, and vulnerable areas, which revealed strong spatial differentiation in wintering waterbird diversity across Lake Poyang. Against the backdrop of overall numerical stability in total abundance, our results demonstrate substantial structural and functional reorganization of wintering waterbird communities. These findings support the implementation of tiered, spatially differentiated management strategies that integrate the responses of different feeding guilds and the diversity patterns between protected and non-protected areas, thereby enhancing the resilience of waterbird populations and their habitats in Lake Poyang.

**Keywords:** Wintering waterbirds; biodiversity; spatiotemporal dynamics; protected area assessment; Lake Poyang.

水鸟作为湿地生态系统的重要组成部分,参与营养循环、能量流动和栖息地维持等关键生态过程,是评估湿地健康状况与生物多样性水平的重要指示类群<sup>[1,2]</sup>。近年来,全球气候变化与人类活动干扰持续加剧<sup>[3]</sup>,通过改变湿地水文节律与水位波动过程,导致生境破碎化和适宜栖息地减少<sup>[4]</sup>,并可能引发水鸟种群数量波动、群落结构退化以及物种多样性下降等生态响应<sup>[5,6]</sup>。因此,识别典型湿地系统中水鸟多样性的时空变化特征,对科学评估湿地生态系统状态、优化保护管理策略具有重要意义。

鄱阳湖是我国典型的湖泊湿地生态系统,也是东亚-澳大利西亚迁飞通道的重要停歇地和越冬地,在维持区域乃至全球水鸟多样性方面具有关键作用<sup>[7]</sup>。每年冬季,该区域为雁形目、鹤形目和鸕形目等多个水鸟类群提供关键栖息地。2024年同步调查和相关研究表明,全球约84.2%的白鹤(*Leucogeranus leucogeranus*)和约80%的东方白鹳(*Ciconia boyciana*)在鄱阳湖越冬<sup>[8]</sup>;此外,还有18种水鸟的种群数量超过其全球或所在迁飞通道总量的1%<sup>[9]</sup>。鄱阳湖在越冬水鸟保护中具有突出价值,是开展越冬水鸟多样性研究的重要区域。

已有大量研究关注鄱阳湖越冬水鸟的多样性特征,但多聚焦于雁类、鸕鹚类等特定类群<sup>[10,11]</sup>,或选取若干典型越冬季、某一越冬季的特定阶段开展分析<sup>[12,13]</sup>;范围也通常局限于鄱阳湖国家级自然保护区内的典型湖泊或东鄱阳湖国家湿地公园等区域<sup>[14-16]</sup>。这些研究揭示了不同类群、关键时段或特定区域内水鸟种群动态变化趋势,拓展了对鄱阳湖水鸟多样性格局的认识。然而,由于研究对象相对单一、时间跨度较短或空间覆盖范围有限等问题,难以在全湖尺度上系统刻画越冬水鸟群落的长期时空动态变化过程。

与此同时,近年来鄱阳湖极端干旱事件频发,水位过程年际波动加剧,改变了湿地景观格局和草洲分布<sup>[17]</sup>。在此背景下,亟需在全湖尺度开展长期序列研究,系统揭示鄱阳湖越冬水鸟多样性的时空动态,为保护与管理提供基础依据。本研究拟重点回答以下科学问题:(1)2013-2023年间,鄱阳湖越冬水鸟多样性呈现何种长期变化趋势?(2)不同食性功能群以及保护地内外的越冬水鸟多样性变化是否存在差异?(3)鄱阳湖越冬水鸟多样性的空间分布格局及其分区类型如何?

为回答上述问题,研究基于2013-2023年鄱阳湖全域44个调查地点的越冬水鸟调查数据,计算物种丰富度、多度、Shannon-Wiener多样性指数(以下简称Shannon多样性)与Pielou均匀度指数等指标,分析越冬水鸟群落整体、不同食性功能群以及保护地内外多样性指数的年际变化趋势,并刻画其在全湖尺度上的空间分布格局与分区类型。为鄱阳湖湿地生态系统管理优化与越冬水鸟多样性保护提供科学依据。

## 1 研究区概况

鄱阳湖位于江西省北部(115°47'-116°45'E,28°22'-29°46'N),是我国最大的淡水湖泊。受长江及五河水系季节性水文波动影响,水面面积在丰水期超过3000 km<sup>2</sup>,枯水期不足1000 km<sup>2</sup>,形成了开阔水面、浅水区、泥滩、草洲等多样的湿地类型<sup>[18]</sup>。作为东亚-澳大利西亚候鸟迁飞通道的重要节点,鄱阳湖为越冬水鸟提供了丰富的栖息和觅食环境,分布有白鹤、东方白鹳、小天鹅(*Cygnus columbianus*)、鸿雁(*Anser cygnoides*)等多种国家重点保护或全球受胁物种<sup>[19,20]</sup>。自20世纪80年代起,鄱阳湖区域陆续设立了包括鄱阳湖国家级自然保护区、南矶湿地国家级自然保护区在内的多个保护地,保护力度不断提升;然而,气候变化、农

业开发、土壤污染等因素仍持续扰动鸟类栖息地结构与生态过程，影响越冬水鸟的种群动态与分布格局<sup>[17, 21]</sup>。因此，有必要基于多年观测数据系统评估鄱阳湖越冬水鸟多样性时空变化，为区域湿地保护与生态管理提供科学支撑。

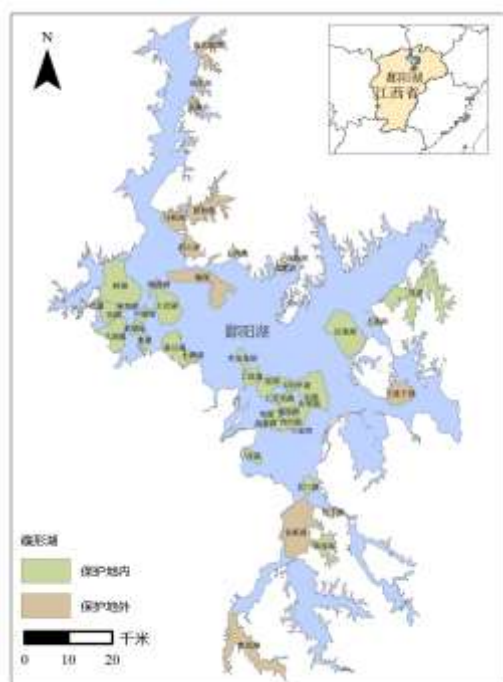


图 1 研究区示意图

Fig.1 Study area

## 2 数据和方法

### 2.1 研究数据

2.1.1 越冬水鸟调查数据 水鸟数据由鄱阳湖国家级自然保护区管理局提供，来源于 2013–2023 年在鄱阳湖 44 个调查地点开展的“逢八监测”记录<sup>[11]</sup>。调查地点以自然湿地为主，亦包括少数因与通江水体阻隔而形成的人工湿地。调查日期为每年 10 月至次年 3 月底或 4 月初，于每月 8 日、18 日和 28 日开展越冬鸟类巡护与调查，若遇大雪、大风等恶劣天气，调查将顺延至次日完成；调查时间一般为 10:00 至 16:00。每次调查由 2–3 名保护站工作人员组成调查小组，采用样线法与样点法相结合的方式，沿相对固定的巡护路线及视野开阔、便于隐蔽的样点进行调查，记录内容包括鸟种及其种群数量。对于小规模种群，采用直接计数法；对于数量较大的群体，则采用集团计数法，将种群划分为 10 只、50 只或 100 只的小集团，根据集团数估算总体个体数。调查设备包括单筒望远镜 (30×80) 和双筒望远镜 (10×35)。

调查水鸟的名称和居留型均参考《中国鸟类分类与分布名录(第四版)》<sup>[22]</sup>，保护等级参考《国家重点保护野生动物名录》，剔除未识别鸟类；最终整理获得包括物种名、数量、调查日期、地点、保护等级和居留型的 68,214 条标准化数据。

2.1.2 保护地数据 研究覆盖鄱阳湖湿地范围内的 20 处国家级、省级自然保护区和湿地公园，其中包括鄱阳湖国家级自然保护区和南矶湿地国家级自然保护区 2 处国际重要湿地。各保护地的矢量边界数据主要来源于中国科学院资源环境科学与数据平台 (<https://www.resdc.cn/>)、《湿地公约》官方网站 ([www.ramsar.org](http://www.ramsar.org))，并结合省生态环境部门提供的补充资料进行整合和统一。

### 2.2 分析方法

2.2.1 生物多样性指数 常见种在群落结构和生态系统功能维持中具有关键作用<sup>[23]</sup>。本研究依据物种在 44 个调查地点的空间出现频度对其常见性进行判定。若某物种在一个越冬期内至少在一个调查地点被记录，

则视为在研究区出现，并计算其出现比例（出现点数/44）；出现比例 $\geq 50\%$ 的物种界定为常见种<sup>[24]</sup>。

选取物种丰富度( $S$ )、多度( $N$ )、Shannon 多样性( $H'$ )和 Pielou 均匀度指数( $J$ )四个指标，分析鄱阳湖越冬水鸟群落的生物多样性特征<sup>[25]</sup>。物种丰富度指调查地点内记录到的物种总数；多度是群落中个体的总数量，由于越冬期内水鸟数量在 12 月与 1 月相对稳定，研究以各调查地点 12 月和 1 月的多度平均值作为该年度该地点的多度指标；Shannon 多样性同时考虑物种丰富度和相对丰度（即各物种个体数占总个体数的比例）；Pielou 均匀度指数用于衡量群落中各物种的丰度分布是否均衡，取值范围为 0–1，数值越接近 0 表示优势物种越突出，越接近 1 表示各物种丰度越均衡<sup>[26]</sup>。

$$H' = - \sum_{i=1}^S P_i \ln(P_i)$$
$$J = \frac{H'}{\ln S}$$

式中， $i$  为物种索引( $i=1,2,\dots,S$ )， $P_i = \frac{N_i}{N}$  是第  $i$  个物种的相对丰度， $S$  是物种数， $H'$  是 Shannon 多样性， $J$  是 Pielou 均匀度指数。

2.2.2 多样性指数时间变化 为评估鄱阳湖越冬水鸟群落在 2013–2023 年的整体年际变化、不同食性功能群的响应以及保护地内外的变化差异，本研究采用线性混合效应模型（Linear Mixed-Effects Models, LMM）分析其时间趋势<sup>[27]</sup>。分别以物种丰富度、多度、Shannon 多样性和 Pielou 均匀度指数为响应变量，标准化年份（2013 年为基准）为固定效应，调查地点为随机效应，以控制空间重复观测对参数估计的影响。模型一般形式为：

$$Y = \beta_0 + \beta_1 \text{year\_std} + (1|\text{site}) + \varepsilon$$

其中， $Y$  为生物多样性指数， $\beta_0$  为截距项， $\text{year\_std} = \text{year} - 2013$  为标准化年份， $\beta_1$  为年份效应的回归系数， $(1|\text{site})$  为调查地点的随机截距项， $\varepsilon$  为随机误差。

整体年际变化分析，以每个调查地点每年整体的生物多样性指数作为输入数据，评估 2013–2023 年间鄱阳湖越冬水鸟群落多样性的时间变化趋势。功能群变化分析，依据水鸟食性将物种划分为 6 个功能群，分别为食块茎类功能群（8 种），食莎草/禾本科功能群（9 种），食无脊椎动物功能群（35 种），食鱼功能群（32 种），食种籽/浮水功能群（19 种）和杂食性功能群（6 种）。该分类方法在长江中下游洪泛平原及鄱阳湖地区的水鸟研究中已有应用<sup>[28, 29]</sup>，能够较好反映水鸟群落对食物资源和栖息地的依赖特征。对于兼食多类资源的水鸟，根据其优势食物归类，例如小天鹅主要以块茎植物和鱼类为食，研究将其划归食块茎类功能群（附件 1）。为比较保护地内外年际变化趋势的差异，首先将调查地点与保护地边界进行叠加分析，判断每个地点是否位于保护地内，然后比较保护地内外水鸟多样性随时间的变化差异。

以上模型均在 R 语言环境中利用 *lme4* 和 *lmerTest* 包拟合<sup>[30, 31]</sup>。首先，利用残差–拟合值图和正态 Q–Q 图检查线性关系、残差正态性和方差齐性等模型假设（附件 2）。对于诊断结果显示偏离正态或存在异方差的多度以及杂食性功能群的多样性指数，采用  $\log$  变换后再建模，其余指数均在原始尺度下建模。由于每个模型仅包含 1 个固定效应和 1 个随机截距项，过度拟合风险较低。最终从各模型中提取回归系数、显著性水平( $p$  值)及其 95% 置信区间，以判断不同生物多样性指数在研究期内的变化方向与显著性。

2.2.3 多样性指数空间格局分析 研究从生物多样性指数的多年均值和变化率两个维度，分析不同调查地点越冬水鸟多样性的空间格局，为识别分区类型提供依据。首先，分别计算各调查地点物种丰富度、多度、Shannon 多样性和 Pielou 均匀度指数的多年均值，并绘制其空间分布图，用于刻画越冬水鸟多样性基准水平的空间差异。其次，以调查地点为空间单元，针对上述四个指数分别构建以年份为自变量的线性回归模型，回归斜率表示该地点多样性指数的变化率（单位：指数/年），据此展示各指标增长或衰退的空间格局。

鉴于 Shannon 多样性同时受物种丰富度和均匀度影响，能够较全面反映群落多样性的整体状态，选取其作为调查地点类型划分的核心指标。具体做法为：以各调查地点 Shannon 多样性多年均值和变化率的中位数为阈值，将调查地点按“均值高/低”和“变化率高/低”两两组合，划分为高均值–上升型、高均值–下降型、低均值–上升型和低均值–下降型四种类型，分别对应生物多样性核心区、退化预警区、恢复潜力区

和脆弱区等四种分区，为鄱阳湖湿地差异化保护与管理提供科学依据。

### 3. 研究结果

#### 3.1 水鸟组成

2013–2023 年越冬季期间，鄱阳湖 44 个调查地点共记录水鸟 109 种，隶属于 7 目 16 科，表明该区域水鸟多样性较高（附件 1）。物种组成以鸻形目和雁形目为主，分别为 44 种和 32 种，其次为鹬形目 15 种，鹤形目 13 种，鸊鷉目和鹳形目各 2 种，鳾目 1 种。居留型而言，冬候鸟和旅鸟共 79 种，占总物种数的 72.48%；夏候鸟、留鸟和迷鸟所占比例较低。保护现状方面，记录到白枕鹤 (*Antigone vipio*) 等 10 种国家一级重点保护鸟类和小天鹅等 15 种国家二级重点保护鸟类。其中，白鹤和青头潜鸭 (*Aythya baeri*) 被列为 IUCN 物种红色名录的极危物种，此外，濒危和易危物种分别为 6 种。

鄱阳湖 44 个调查地点的常见种包括苍鹭 (*Ardea cinerea*)、小鸊鷉 (*Tachybaptus ruficollis*)、斑嘴鸭 (*Anas zonorhyncha*)、白鹭 (*Egretta garzetta*)、凤头鸊鷉 (*Podiceps cristatus*)、鹤鹑 (*Tringa erythropus*)、凤头麦鸡 (*Vanellus vanellus*)、小天鹅 (*Cygnus columbianus*) 和红嘴鸥 (*Chroicocephalus ridibundus*)，其中苍鹭、小鸊鷉和斑嘴鸭的观测记录均超过 4000 次（图 2）。此外，鸿雁 (*Anser cygnoides*)、白额雁 (*Anser albifrons*)、东方白鹳 (*Ciconia boyciana*)、白鹤和白枕鹤等重点保护物种至少在 31 个调查地点均有记录，在湖区分布较为广泛。

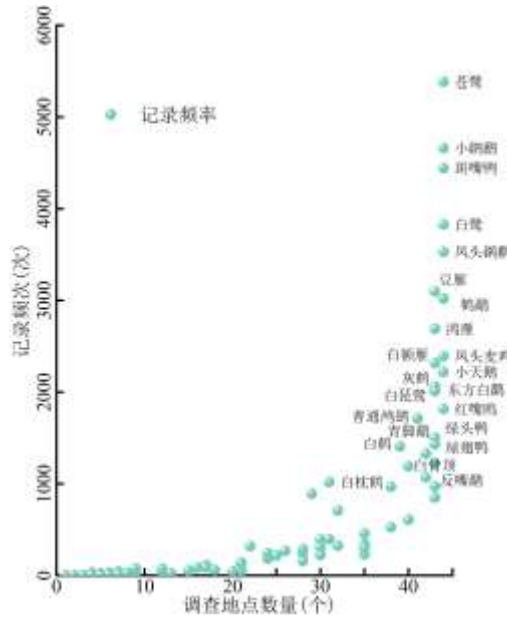


图 2 越冬水鸟记录频次与调查地点数量的关系

Fig. 2 Relationship between observation frequency and site occurrence of wintering waterbirds

#### 3.2 水鸟多样性指数时间变化

3.2.1 多样性指数的年际变化 2013–2023 年越冬季期间，鄱阳湖越冬水鸟群落的物种丰富度显著增加，年均增长 0.545 种 (95% CI: 0.243–0.848,  $p < 0.001$ )；Shannon 多样性和 Pielou 均匀度指数亦显著上升，斜率分别为 0.034 (95% CI: 0.018–0.051,  $p < 0.001$ ) 和 0.006 (95% CI: 0.002–0.011,  $p < 0.01$ )，表明群落结构趋于更复杂与均衡。相比之下，水鸟多度年均下降约 0.6%，但未达到显著性水平 (95% CI: -0.039–0.027,  $p = 0.72$ ) (图 3)。因此，鄱阳湖越冬水鸟个体数量相对稳定的背景下，物种丰富度、多样性和均匀度显著提高，表明群落结构已发生重组。

3.2.2 不同食性功能群的多样性指数变化 食性功能群尺度上，除杂食性和食块茎类功能群外，其余 4 个功能群的物种丰富度呈显著上升趋势 (图 4)，其中食鱼功能群增幅最大，年均增加 0.56 种 (95% CI: 0.28–0.84,  $p < 0.001$ )。Shannon 多样性在食块茎类、食无脊椎动物以及食莎草/禾本科功能群中显著上升，斜率分别为 0.05 (95% CI: 0.02–0.09,  $p < 0.01$ )、0.09 (95% CI: 0.05–0.14,  $p < 0.001$ ) 和 0.10 (95% CI: 0.07–0.13,  $p < 0.001$ )；Pielou 均匀度指数在上述三类功能群中也同步提高 (斜率分

别为 0.04、0.04 和 0.08，95% CI: 0.01-0.06、0.01-0.06 和 0.05-0.12，均  $p < 0.01$ ），而杂食性、食种籽/浮水及食鱼功能群的多样性和均匀度总体保持稳定 ( $p > 0.05$ )。

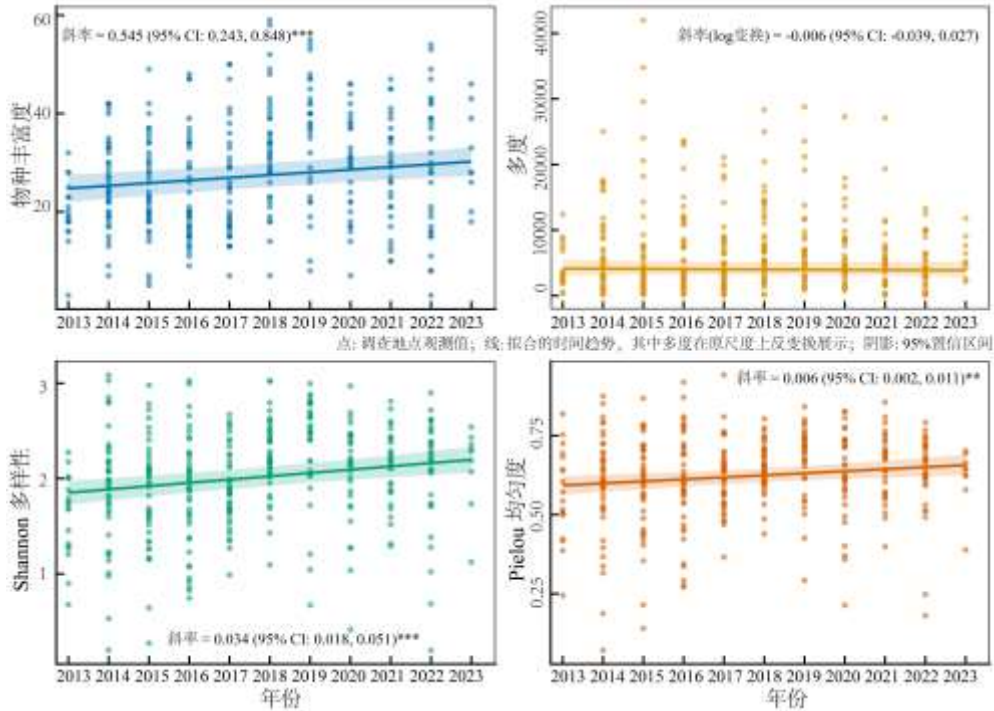


图 3 鄱阳湖越冬水鸟群落多样性指标的年际变化

Fig. 3 Interannual variation in wintering waterbird community diversity metrics in Lake Poyang

	物种丰富度	多度 (log 变换)	Shannon 多样性	Pielou 均匀度
杂食性 功能群 (log 变换)	0.06 [-0.00, 0.11]	-2.10 [-25.99, 27.65]	0.01 [-0.01, 0.03]	0.02 [-0.00, 0.04]
食种籽/ 浮水功能群	0.37** [0.12, 0.61]	296.40*** [158.64, 454.92]	0.04 [-0.00, 0.09]	0.01 [-0.02, 0.03]
食鱼 功能群	0.56*** [0.28, 0.84]	42.54 [-64.97, 162.87]	0.03 [-0.01, 0.07]	-0.00 [-0.02, 0.02]
食无脊椎 动物功能群	0.34* [0.01, 0.68]	-290.11*** [-418.64, -139.86]	0.09*** [0.05, 0.14]	0.04** [0.01, 0.06]
食莎草/ 禾本科功能群	0.20*** [0.12, 0.28]	381.92* [7.03, 809.84]	0.10*** [0.07, 0.13]	0.08*** [0.05, 0.12]
食块茎类 功能群	0.03 [-0.08, 0.14]	-149.33 [-313.17, 39.78]	0.05** [0.02, 0.09]	0.04** [0.01, 0.06]

多样性指数: 显著减少 (orange), 稳定 (yellow), 显著增加 (green)

图 4 不同食性功能群的多样性指数变化趋势与显著性

Fig. 4 Trends and significance of diversity indices across trophic functional groups

相比之下，不同食性功能群的个体多度变化呈现明显分化。食种籽/浮水功能群和食莎草/禾本科功能群的多度显著增长，年均分别增加约 296 只（95% CI: 159–455 只， $p < 0.001$ ）和 382 只（95% CI: 7–810， $p < 0.05$ ）。与此相反，食无脊椎动物功能群的多度显著下降，年均减少约 290 只（95% CI: 140–419， $p < 0.001$ ）。

杂食性、食块茎类及食鱼功能群的多度未呈现显著年际趋势 ( $p > 0.05$ )。总体来看,越冬水鸟在功能群尺度同样发生明显调整,以食种籽/浮水和食莎草/禾本科功能群为代表的数量与多样性显著提升,而食无脊椎动物功能群数量明显下降。

3.2.3 保护地内外的多样性指数变化 2013-2023 年间,保护地内越冬水鸟的物种丰富度、Shannon 多样性和 Pielou 均匀度随时间显著增加,而保护地外仅表现为缓慢或不显著的上升趋势(图 5)。具体而言,保护地内物种丰富度年均增加约 0.58 种(斜率 = 0.577, 95% CI: 0.221-0.932,  $p < 0.01$ ),多样性和均匀度指数亦显著上升(斜率分别为 0.043, 95% CI: 0.024-0.062,  $p < 0.001$ ; 0.008, 95% CI: 0.003-0.013,  $p < 0.01$ )。保护地外物种丰富度虽呈上升趋势,但未达显著水平(斜率 = 0.442, 95% CI: -0.126-1.009,  $p > 0.05$ ),多样性和均匀度指数基本稳定(斜率分别为 0.016 和 0.002,  $p > 0.05$ )。多度在保护地内外均未检测到显著的年际变化,但估计趋势表明保护地内个体数量略有下降、保护地外略有上升(内斜率 = -0.021, 95% CI: -0.061-0.018; 外斜率 = 0.032, 95% CI: -0.027-0.090, 均  $p > 0.05$ )。

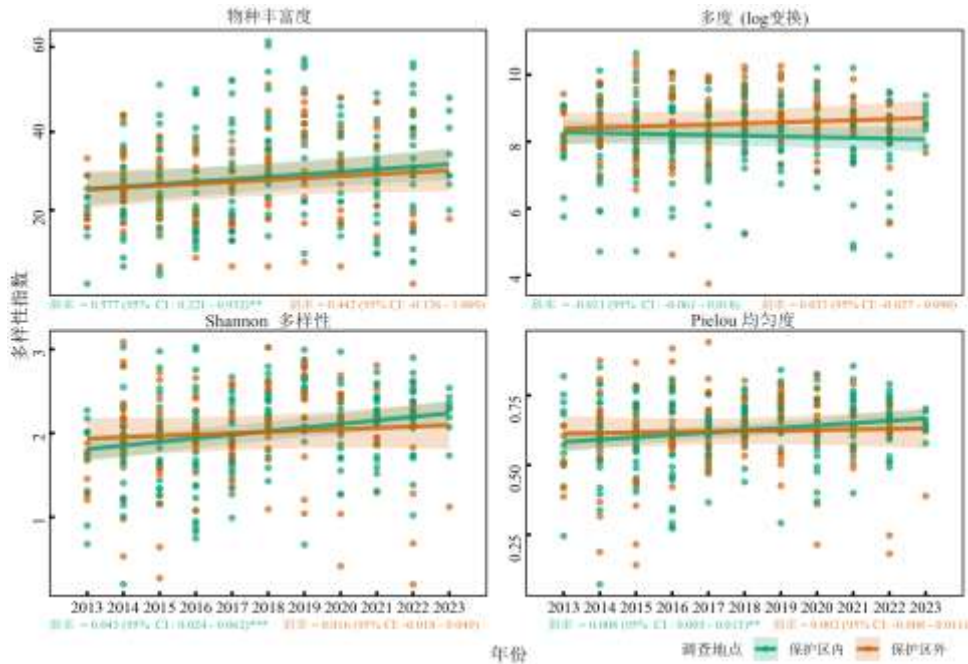


图 5 保护地内外多样性指数的变化趋势

Fig. 5 Trends in diversity indices inside and outside protected areas

### 3.3 水鸟多样性指数空间格局分析

基于 44 个调查地点的监测结果,从均值和变化率刻画了越冬水鸟多样性的空间格局。均值表明物种丰富度为 14-47 种、多度为 821-18533 只、Shannon 多样性为 1.21-2.80、Pielou 均匀度为 0.44-0.75,中位数分别为 25 种、5436 只、1.96 和 0.64,不同调查地点的多样性指数存在明显的空间差异(图 6A)。多样性指数的变化率方面,物种丰富度为-11.00~4.01 种/年、多度为-21164.00~10868.86 只/年、Shannon 多样性为-0.55~0.19/年、Pielou 均匀度为-0.10~0.07/年,变化率中位数依次为 1.12 种/年、87 只/年、0.05/年和接近 0,多数湖泊的生物多样性指数呈上升趋势(图 6B)。

根据 Shannon 多样性均值和变化率中位数,将 44 个调查地点分为四类(图 7A): 9 个高均值-上升型、13 个高均值-下降型、13 个低均值-上升型、9 个低均值-下降型。高均值-上升型位于湖区南部和中部(如金溪湖、中湖池等),是当前相对稳定的优势栖息地,属于生物多样性核心区(图 7B)。高均值-下降型集中在西部、北部和中部(如蚌湖、大汉湖等),虽然基准多样性高,但部分湖泊多样性指数显著下降,是退化预警区。低均值-上升型较为零散地分布于东部及部分北部、南部边缘(如陈家湖、珠湖等),多样性虽处中低水平但持续上升,可视为恢复潜力区。低均值-下降型位于北部和中部(如输湖等),多样性水平低且持续下降,是越冬水鸟多样性脆弱区。

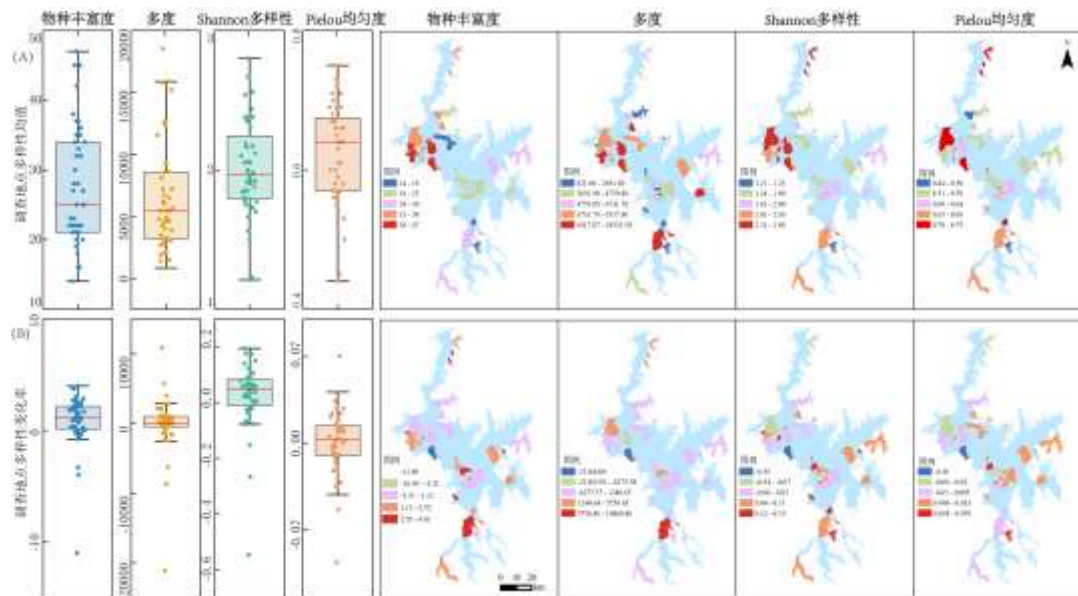


图6 调查地点越冬水鸟多样性均值与变化率

Fig.6 Mean and rate of change of wintering waterbird diversity at the survey sites

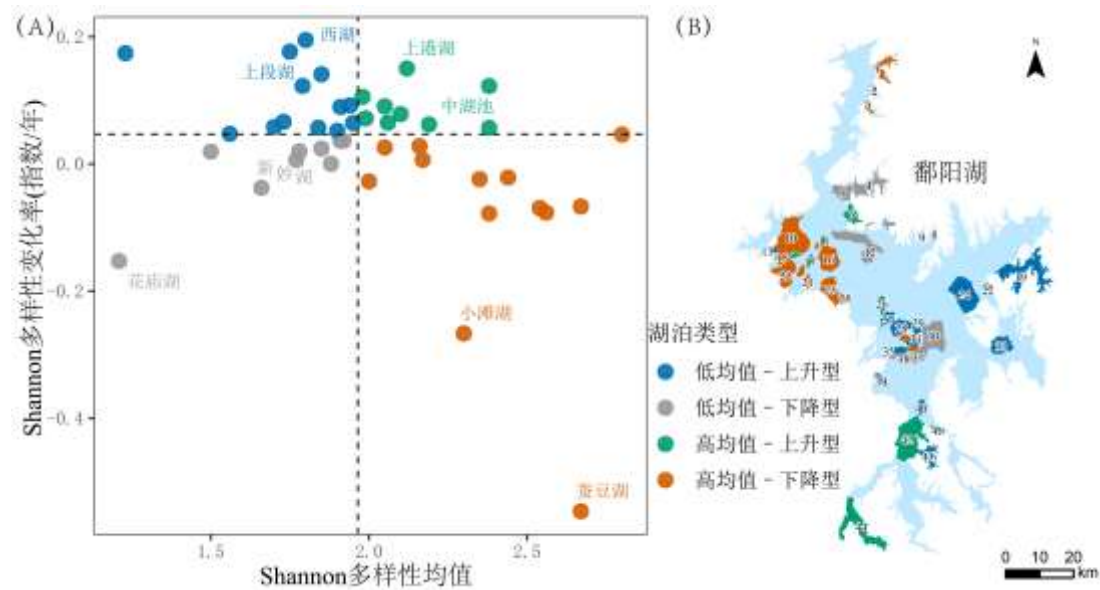


图7 Shannon 多样性均值-变化率组合图及其空间分布格局;

其中(B)的序号表示: 1 南北港湖, 2 泊洋湖, 3 皂湖, 4 新妙湖, 5 马影湖, 6 矾山湖, 7 大沔池, 8 花庙湖, 9 龙潭湖, 10 蚌湖, 11 西湖, 12 输湖, 13 长湖, 14 朱市湖, 15 沙湖, 16 大汉湖, 17 中湖池, 18 常湖池, 19 珠湖, 20 大湖池, 21 象湖, 22 上港湖, 23 蚕豆湖, 24 汉池湖, 25 小滩湖, 26 草皮角湖, 27 上段湖, 28 泥湖, 29 下北甲湖, 30 东湖, 31 上北甲湖, 32 北深湖, 33 大莲子湖, 34 南深湖, 35 常湖, 36 战备湖, 37 白沙湖, 38 三泥湾, 39 西湖, 40 北口湾, 41 坎下湖, 42 金溪湖, 43 陈家湖, 44 青岚湖

Fig.7 Combined plot of mean and temporal change in Shannon diversity and the spatial distribution of lake types.

Numbers in panel (B) indicate: 1 Nanbeigang Lake, 2 Boyang Lake, 3 Zaohu Lake, 4 Xinmiao Lake, 5 Maying Lake, 6 Jishan Lake, 7 Damei Lake, 8 Huamiao Lake, 9 Longtan Lake, 10 Bang Lake, 11 Meixi Lake, 12 Shu Lake, 13 Chang Lake, 14 Zhushi Lake, 15 Sha Lake, 16 Dachang Lake, 17 Zhonghu Lake, 18 Changhu Pool, 19 Zhu Lake, 20 Dahu Lake, 21 Xiang Lake, 22 Shanggang Lake, 23 Candou Lake, 24 Hanchi Lake, 25 Xiaotan Lake, 26 Caopijiao Lake, 27 Shangduan Lake, 28 Ni Lake, 29 Xiabeijia Lake, 30 Dong Lake, 31 Shangbeijia Lake, 32 Beishen Lake, 33 Dalianzi Lake, 34 Nanshen Lake, 35 Changhu Lake, 36 Zhanbei Lake, 37 Baisha Lake, 38 Sanniwan, 39 Xi Lake, 40 Beikouwan, 41 Kanxia Lake, 42 Jinxi Lake, 43 Chenjia Lake and 44 Qinglan Lake.

## 4 讨论

研究基于 2013–2023 年鄱阳湖 44 个调查地点的标准化监测数据,系统揭示了越冬水鸟多样性时间和空间尺度上的总体特征。此次共记录越冬水鸟 109 种,多样性水平明显高于以往集中于典型湖泊或单一越冬阶段的研究结果<sup>[8,15]</sup>,这一差异主要源于本研究时间跨度更长、空间覆盖更广,并采用标准化的重复监测,有助于更完整地记录物种组成,尤其利于记录稀有种。群落优势类群以鸽形目和雁形目为主,常见种与既有研究基本一致,说明本研究数据具有较强的代表性,也反映出区域物种组成的稳定性<sup>[13]</sup>。

整体年际变化方面,2013–2023 年鄱阳湖越冬水鸟多度未表现出显著年际趋势,而物种丰富度、Shannon 多样性和 Pielou 均匀度指数显著上升,表明在个体数量总体稳定的情况下,群落结构趋于更加复杂且均衡。该结果虽与部分短时间序列研究存在差异<sup>[8,12]</sup>,但与近年来关于鄱阳湖湿地在极端水文事件和人类干扰下发生群落重组的观点相符<sup>[20]</sup>。结合已有研究,可认为水文与栖息地格局变化改变了物种的空间分布<sup>[32]</sup>,从而形成多样性指数提高而总体数量基本稳定的格局。需要指出的是,本文模型未纳入环境因子,该机制仍有待结合水文和栖息地等数据进一步验证。

不同食性功能群水鸟在长期变化中的响应存在明显分化。食莎草/禾本科功能群和食种籽/浮水功能群的多度和多样性随时间显著增加,这与鄱阳湖越冬雁鸭类整体数量较高且豆雁种群持续增长的趋势一致<sup>[11]</sup>。相比之下,食无脊椎动物功能群的多度显著下降,食块茎功能群虽未显著下降,但有一定下降趋势。前者更易受洲滩结构和底栖无脊椎动物群落的负面影响<sup>[33]</sup>;后者则对特定湖泊和块茎带分布变化高度敏感<sup>[19]</sup>。这些结果从功能群角度揭示了鄱阳湖越冬水鸟对栖息地与食物资源变化的差异化响应,强调在评估越冬水鸟多样性和栖息地管理时引入功能群视角的必要性。

研究揭示了越冬水鸟多样性与保护地分布之间的相关性。保护地内物种丰富度、Shannon 多样性和 Pielou 均匀度随时间显著上升,群落结构趋于更加稳定,表明现有保护地对维持越冬水鸟多样性提供了支撑作用。与此同时,保护地外物种多度亦持续增长趋势,说明其同样具备一定的生物多样性承载能力,并可能在湿地格局演变过程中发挥替代栖息地作用。已有研究指出,雁类等候鸟的活动范围正由核心保护地向外围自然或人工湿地转移<sup>[32]</sup>。应对这一变化,应从栖息地网络整体出发,系统整合保护地外的关键栖息地,提升鄱阳湖各子湖之间的功能连通性,增加区域尺度的保护成效<sup>[34]</sup>。

鄱阳湖越冬水鸟多样性呈现显著空间异质性。基于多年均值与变化率组合特征,湖区可划分为生物多样性核心区、退化预警区、恢复潜力区和脆弱区等清晰的分区格局,该格局与水文连通性梯度、草洲分布及人类活动强度空间差异高度一致。因此,鄱阳湖保护与修复应立足全湖尺度,按照分区实施差异化管理,而不应仅局限于少数传统核心保护区。

研究在线性混合效应模型中仅将年份作为固定效应,未纳入水位过程、栖息地类型与食物资源等关键环境因子<sup>[35]</sup>。因此,结果更应被理解为越冬水鸟多样性对综合环境变化的整体响应,而不能直接用于判定具体驱动因子的相对贡献。未来应在持续开展长时间序列监测的基础上,整合多源环境数据构建多因子模型,以更深入揭示鄱阳湖越冬水鸟多样性变化的环境驱动机制。

## 5 结论

基于鄱阳湖 44 个调查地点的标准化监测数据,分析了 2013–2023 年越冬水鸟多样性的时空动态。主要结论如下,(1)全湖越冬水鸟多度在过去十年基本稳定,而物种丰富度、Shannon 多样性和 Pielou 均匀度均有所提高,表明在水鸟数量整体稳定背景下,群落结构发生了调整。(2)不同食性功能群对环境变化响应不同:食莎草/禾本科及食种籽/浮水功能群多样性上升,食无脊椎动物功能群下降,食块茎功能群略有下降,群落功能结构发生重组。保护地内物种丰富度、多样性和均匀度总体高于保护地外,但个体数量在保护地内下降而在保护地外上升,部分越冬水鸟向保护地外围转移。(3)依据 Shannon 多样性的均值和变化率,可将调查地点划分为生物多样性核心区、退化预警区、恢复潜力区和脆弱区四类,揭示了鄱阳湖越冬水鸟多样性的空间分异格局,可为鄱阳湖分区管护和优化保护网络优化提供参考。

致谢:感谢江西鄱阳湖国家级自然保护区在本研究中提供的数据支持与协助。

## 6 附录

附录1和附表2见电子版(DOI: 10.18307/2026.0530)。

## 7 参考文献

- [1] Green A J, Elmberg J. Ecosystem services provided by waterbirds. *Biological reviews*. 2014, **89**(1): 105-122.
- [2] Gregory R D, Noble D, Field R, *et al.*. Using birds as indicators of biodiversity. *Ornis hungarica*. 2003, **12**(13): 11-24.
- [3] Wang Y, Molinos J G, Shi L, *et al.*. Drivers and changes of the Poyang Lake wetland ecosystem. *Wetlands*. 2019, **39**: 35-44.
- [4] Dai X, Wan R, Yang G, *et al.*. Responses of wetland vegetation in Poyang Lake, China to water-level fluctuations. *Hydrobiologia*. 2016, **773**: 35-47.
- [5] Yang M, Xia S, Liu G, *et al.*. Effect of hydrological variation on vegetation dynamics for wintering waterfowl in China's Poyang Lake Wetland. *Global Ecology and Conservation*. 2020, **22**: e1020.
- [6] Li Y, Qian F, Silbernagel J, *et al.*. Community structure, abundance variation and population trends of waterbirds in relation to water level fluctuation in Poyang Lake. *Journal of Great Lakes Research*. 2019, **45**(5): 976-985.
- [7] Song Z, Gao S, Leng M, *et al.*. Quantifying the Ecological Performance of Migratory Bird Conservation: Evidence from Poyang Lake Wetlands in China. *Biology*. 2024, **13**(10): 786.
- [8] Na Zhang, Yan Kuo Li, Ji Hong Dan, *et al.*. Community structure, abundance and spatial distribution of water birds wintering in Poyang Lake wetland. *Journal of Lake Sciences*. 2019, **31**(1): 183-194.[张娜, 李言阔, 单继红等. 鄱阳湖枯水期延长背景下越冬水鸟群落结构、丰富度及其空间分布格局. *湖泊科学*. 2019, **31**(1): 183-194.]
- [9] Ji W, Zeng N, Wang Y, *et al.*. Analysis on the Waterbirds Community Survey of Poyang Lake in Winter. *Annals of GIS*. 2007, **13**(1-2): 51-64.
- [10] 曾健辉. 鄱阳湖非繁殖期鸕鹚类群落多样性与部分物种生态习性[学位论文]. 江西师范大学, 2023.
- [11] Chen Xi Wang, Shao Xia Xia, Ding Kun Yu, *et al.*. Temporal and spatial distribution characteristics and hotspot area identification of wintering geese in Lake Poyang. *Journal of Lake Sciences*. 2024, **36**(3): 836-845.[王晨溪, 夏少霞, 余定坤等. 鄱阳湖越冬雁类时空分布特征及热点区域识别. *湖泊科学*. 2024, **36**(3): 836-845.]
- [12] Chao Zhang, Yan Kuo Li, Qiong Ren, *et al.*. Species diversity, spatial distribution and protection strategies of wintering waterbirds after extreme summer flood in Lake Poyang. *Journal of Lake Sciences*. 2022, **34**(5): 1584-1595, 中插 7-中插 10.[张超, 李言阔, 任琼等. 鄱阳湖夏季极端水位条件下越冬水鸟多样性、空间分布及其保护对策. *湖泊科学*. 2022, **34**(5): 1584-1595, 中插 7-中插 10.]
- [13] Peng Liu, Ying Ying Feng, Mi Zhang, *et al.*. The Community Diversity of Waterbirds During Mid-wintering in Poyang Lake. *Journal of Southwest Forestry University*. 2024, **44**(11): 128-134.[刘鹏, 冯莹莹, 章密等. 鄱阳湖越冬中期水鸟群落多样性研究. *西南林业大学学报*. 2024, **44**(11): 128-134.]
- [14] Peng Cui, Shao Xia Xia, Guan Hua Liu, *et al.*. Population Dynamics of Wintering Waterbirds in Poyang Lake. *Sichuan Journal of Zoology*. 2013, **32**(2): 292-296.[崔鹏, 夏少霞, 刘观华等. 鄱阳湖越冬水鸟种群变化动态. *四川动物*. 2013, **32**(2): 292-296.]
- [15] Yi Jin Zhi, Wei Liu, Ming Qin Shao, *et al.*. Dynamic Study of Waterbird Diversity in the Kangshan and Duchang Reserves on Poyang Lake. *Journal of Ecology and Rural Environment*. 2020, **36**(9): 1149-1153.[植毅进, 刘威, 邵明勤等. 鄱阳湖康山和都昌水鸟多样性动态研究. *生态与农村环境学报*. 2020, **36**(9): 1149-1153.]
- [16] Jian Hui Ceng, Fu Cheng Yang, Ming Qin Shao, *et al.*. Diversity and annual dynamics of wintering water birds in the East Poyang Lake National Wetland Park. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*. 2021, **27**(4): 848-854.[曾健辉, 杨福成, 邵明勤等. 东鄱阳湖国家湿地公园越冬水鸟多样性及其年际动态. *应用与环境生物学报*. 2021, **27**(4): 848-854.]
- [17] Dai X, Wan R, Yang G. Non-stationary water-level fluctuation in China's Poyang Lake and its interactions with Yangtze River. *Journal of Geographical Sciences*. 2015, **25**(3): 274-288.
- [18] Ding Kun Yu, Zhi Wen Xu, Wei Liu, *et al.*. A Preliminary Study on Wintering Waterbirds Diversity and Trend of Sub Lakes in Jiangxi Poyang Lake National Nature Reserve. *Journal of Ecology and Rural Environment*. 2020, **36**(11): 1403-1409.[余定坤, 徐志文, 刘威等. 江西鄱阳湖国家级自然保护区子湖泊越冬水鸟多样性及变化趋势. *生态与农村环境学报*. 2020, **36**(11): 1403-1409.]
- [19] Duan H, Pan Y, Yu X, *et al.*. Effects of Habitat Change on the Wintering Waterbird Community in China's Largest Freshwater Lake. *Remote Sensing*. 2023, **15**(18): 4582.
- [20] Mao Lan Wang, Xian Dan Zhang, Ying Ying Xiong, *et al.*. Pollutions of Heavy Metal Elements in the Surface Soils of Three

- Migratory Bird Habitats in Duchang Section of Poyang Lake and Their Potential Ecological Risks. *Wetland Science*. 2023, **21**(3): 339-348.[王毛兰, 张娴丹, 熊莹莹等. 鄱阳湖都昌段 3 处候鸟栖息地表层土壤重金属污染及其潜在生态风险研究. *湿地科学*. 2023, **21**(3): 339-348.]
- [21] 郑光美. 中国鸟类分类与分布名录 (第四版). 北京: 科学出版社, 2023.
- [22] Gaston K J. Valuing common species. *Science*. 2010, **327**(5962): 154-155.
- [23] Baker D J, Clarke R H, McGeoch M A. The power to detect regional declines in common bird populations using continental monitoring data. *Ecological Applications*. 2019, **29**(5): e1918.
- [24] Ma Keping, Liu Yuming. Measurement of biotic community diversity. I.  $\alpha$  diversity (Part 2). *Chinese Biodiversity*. 1994, **2**(4): 231-239.[马克平, 刘玉明. 生物群落多样性的测度方法. I.  $\alpha$  多样性的测度方法(下). *生物多样性*. 1994, **2**(4): 231-239.]
- [25] Chun Xiao Wang, Zheng Wang Zhang, Shao Xia Xia, *et al.*. Seasonal and regional patterns and conservation strategies of waterbird diversity in the Yellow River Basin. *Biodiversity Science*. 2024, **32**(11): 209-217.[王春晓, 张正旺, 夏少霞等. 黄河流域水鸟多样性季节和区域特征及保护策略. *生物多样性*. 2024, **32**(11): 209-217.]
- [26] Stroup W W, Ptukhina M, Garai J. *Generalized linear mixed models: modern concepts, methods and applications*. Chapman and Hall/CRC, 2024.
- [27] Xia S, Yu X, Lei J, *et al.*. Priority sites and conservation gaps of wintering waterbirds in the Yangtze River floodplain. *Journal of Geographical Sciences*. 2020, **30**: 1617-1632.
- [28] Wang Y, Jia Y, Guan L, *et al.*. Optimising hydrological conditions to sustain wintering waterbird populations in Poyang Lake National Natural Reserve: Implications for dam operations. *Freshwater Biology*. 2013, **58**(11): 2366-2379.
- [29] Kuznetsova A, Brockhoff P B, Christensen R H. lmerTest package: tests in linear mixed effects models. *Journal of statistical software*. 2017, **82**: 1-26.
- [30] Bates D, Maechler M, Bolker B, *et al.*. Package 'lme4'. *convergence*. 2015, **12**(1): 2.
- [31] Wang C, Xia S, Yu X, *et al.*. Responses to extreme drought in wintering waterbirds: a multi-species approach. *Frontiers in Zoology*. 2025, **22**(1).
- [32] Li K, Liu X, Zhou Y, *et al.*. Temporal and spatial changes in macrozoobenthos diversity in Poyang Lake Basin, China. *Ecology and Evolution*. 2019, **9**(11): 6353-6365.
- [33] Xia S, Liu Y, Wang Y, *et al.*. Wintering waterbirds in a large river floodplain: Hydrological connectivity is the key for reconciling development and conservation. *Science of the Total Environment*. 2016, **573**: 645-660.
- [34] Dronova I, Beissinger S, Burnham J, *et al.*. Landscape-Level Associations of Wintering Waterbird Diversity and Abundance from Remotely Sensed Wetland Characteristics of Poyang Lake. *Remote Sensing*. 2016, **8**(6): 462.