

滨海湿地退化区鸟类刨坑觅食行为促进植被的恢复

邱冬冬¹, 闫家国¹, 张树岩², 左佃龙³, 刘泽正¹,
汪方芳¹, 王青¹, 崔保山¹

(1. 北京师范大学环境学院, 水环境模拟国家重点实验室, 北京 100875; 2. 山东黄河三角洲国家级
自然保护区黄河口管理站, 东营 257500; 3. 山东鲁珑建设有限公司, 东营 257000)

摘要: 鸟类是滨海湿地生态系统中非常重要的组成部分, 也是能够通过自身行为影响非生物环境以及生物过程的生态系统工程师。了解鸟类在滨海湿地生态系统中的生态系统工程效应, 对于开展滨海湿地的生态修复具有重要作用。通过野外调查研究由灰鹤(*Grus grus*)和斑嘴鸭(*Anas poecilorhyncha*)主导的滨海鸟类的刨坑觅食行为对植被退化区的地形以及土壤环境理化指标的影响, 进而促进盐地碱蓬(*Suaeda salsa*)植被的恢复。结果表明: 鸟类在植被退化区的刨坑觅食行为改变了退化区的微地形及土壤环境, 使得土壤硬度和土壤盐度显著降低, 而土壤含水率和土壤碳氮营养指标则显著高于未经鸟类影响的退化平坦区域; 另外, 鸟类活动改善的凹坑微地形环境能够显著提高盐地碱蓬的种子保留量、幼苗定植量和成株存活量, 有效促进盐地碱蓬在植被退化区域的恢复。通过鸟类改变微地形进而促进植被恢复的启发, 提出可以尝试人为模拟改造退化区的微地形环境, 以通过人为干预的方式促进滨海湿地退化区的植被恢复, 对滨海湿地的生态修复具有重要指导意义。

关键词: 滨海湿地; 鸟类; 觅食行为; 凹坑微地形; 植被恢复; 促进作用

在生态系统中, 通过自身的生物扰动过程对生态系统非生物环境产生一定的影响, 进而直接或间接地影响其他生物的组成及关键生物过程的一些生物, 通常被称为生态系统工程师^[1-3]。生态系统工程师对生态系统环境的一系列生态效应已经得到了国内外许多学者的广泛关注和研究^[4,5]。在自然生态系统中通常挖掘类生物一般都属于生态系统工程师, 比如, 河流湖泊区域的鳄鱼^[6], 潮滩区域的泥蟹类^[5,7,8], 森林等众多系统中的蚂蚁^[9,10], 草地区域的鼠类^[11,12]等等。许多鸟类也是生态系统工程师, 有研究表明有些鸟类的巢穴被遗弃后能够被其他生物所重新利用^[13]。然而, 对鸟类通过挖掘行为作为生态系统工程师来影响环境及其他生物活动的研究却鲜有报道。种类多样的鸟类是滨海湿地生态系统中的重要组成部分, 能够影响滨海湿地中的生态系统关键过程。许多研究表明, 鸟类在滨海湿地通过鸟喙以及爪子在潮滩上挖掘刨坑寻找底栖动物(沙蚕 [*Nereis succinea*]、线虫 [*Caenorhabditis Elegans*]、螺类等)进行觅食活动^[14,15], 会在潮滩上留下许多大大小小的坑洞, 影响潮滩的微地形环境。已有大量研究表明生态系统中微地形结构的变化能够影响土壤环境指标的变化^[5,16-18], 也能够影响植被的种子保留^[19,20]、幼苗定植^[21-23]乃至植被

收稿日期: 2018-11-20; 修订日期: 2019-02-22

基金项目: 国家重点研发计划(2017YFC0404505); 中国工程院咨询研究项目(2018-XZ-14); 国家自然科学基金项目(51639001)

作者简介: 邱冬冬(1992-), 男, 山东东营人, 博士研究生, 主要从事湿地生态过程与环境响应研究。

E-mail: qiudong329@163.com

通讯作者: 崔保山(1967-), 男, 河北沽源人, 博士, 教授, 主要从事湿地生态过程与环境响应研究。

E-mail: cuibs@bnu.edu.cn

格局的变化^[24-28]。然而对滨海湿地鸟类刨坑觅食行为能否对潮滩植被产生影响仍不清晰。

气候变化背景下，人类活动加剧了黄河三角洲滨海湿地植被的退化^[29-31]。而生活在黄河三角洲滨海湿地的部分鸟类，能够在刨坑觅食等行为的作用下不经意间改变退化区域的微地形结构，进而又可能影响滨海湿地的植被格局。本文对鸟类刨坑觅食活动的这种生态系统工程效应能否对滨海湿地的植被修复进行指导，并促进滨海湿地退化区域植被的修复成效进行探究。通过现场观测和采样分析的野外调查，旨在揭示黄河三角洲滨海湿地鸟类刨坑觅食行为对潮间带植被退化区地形的改造，及其对土壤环境指标的影响，以及对盐地碱蓬（*Suaeda salsa*）植被恢复的促进作用。具体研究鸟类在植被退化区域通过刨坑觅食的行为，将其营造的凹坑微地形区域与退化平坦微地形区域进行对比分析，主要比较：(1) 冬季种子传播时期的平均种子保留量的差异性；(2) 春季幼苗生长时期的平均幼苗定植量的差异性；(3) 夏季成株生长时期的平均成株存活量的差异性；(4) 土壤环境理化指标包括土壤硬度、盐度、含水率、pH、有机碳含量、无机碳含量、总碳含量以及总氮含量的差异性。期望能够为滨海湿地植被修复提供一定的启示。

1 研究方法与数据来源

1.1 研究区概况

研究区位于山东省黄河三角洲国家级自然保护区中的一片具有代表性的盐沼区域($37^{\circ}46'N$, $119^{\circ}09'E$)。研究区(图1)属于暖温带季风气候，春夏秋冬四季分明，年平均降水量为537.3 mm，年平均气温为12.8 °C^[32]，受到不规则半日潮类型的潮汐影响^[33]。

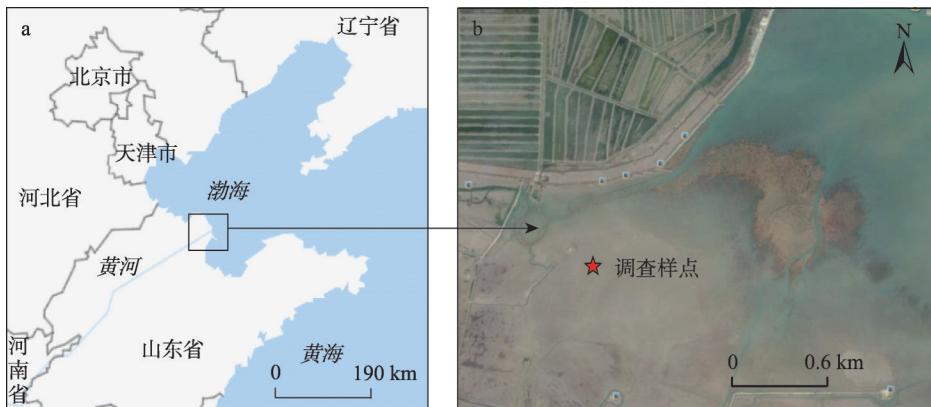


图1 研究区位置

Fig. 1 Location of the study site in the Yellow River Delta

盐地碱蓬是黄河口盐沼湿地中典型的本地物种，属于一年生草本植物。在气候变化与人为活动共同影响下，盐地碱蓬植被群落中出现了许多大片的退化区域，除了一些生存于地下的底栖动物（线虫、沙蚕等）外，很少有植被以及其他动物存在，地皮裸露，甚至逐渐形成盐盘。然而可发现许多鸟类，如灰鹤（*Grus grus*）、斑嘴鸭（*Anas poecilorhyncha*）等，会时常出现在某些盐地碱蓬退化的区域，通过鸟喙以及爪子刨坑来寻找地下底栖动物进行觅食活动，从而形成了许多凹陷的坑洞（平均直径约为15~30 cm，平均深度约为5~10 cm；图2c、图2d），改变了退化区域的微地形环境，进而有利于植被在退化区域的恢复。



图2 鸟类觅食行为改变退化区微地形照片

Fig. 2 Photographs of foraging-associated hollows of birds in degraded coastal saltmarsh ecosystem

本研究在黄河口滨海盐沼湿地潮间带选取一片典型的鸟类常去刨坑觅食的退化区域(图1),开展基于现场观测和采样分析的野外调查研究。

1.2 研究方法

1.2.1 野外现场调查

2017年11月,在调查样点区域的大片退化区发现许多新形成的凹陷的坑洞,凹坑边上有许多鸟类的脚印、粪便以及羽毛(图2c、图2d),猜测可能是某种鸟类在此处刨坑觅食形成。于是选择了一处凹坑比较密集的区域,设置了两台红外相机进行图像和视频拍摄(2017年11月和2018年1月分别进行了连续10天的拍摄),从而探讨凹坑的形成原因。红外相机的拍摄验证了我们的假设,有一群灰鹤在两次拍摄期间几乎每天早上6:40~7:40左右(太阳刚刚升起时)来此处利用鸟喙和爪子刨坑寻找底栖动物(线虫、沙蚕等)进行觅食活动(图2a)。另外,偶尔也会有几只斑嘴鸭来此处刨坑觅食(图2b),从而形成了这些凹坑,改变了局部退化区的微地形。

为了检验鸟类觅食活动改变的凹坑微地形是否对盐地碱蓬植被在退化区的恢复起到一定的促进作用,本研究首先在2018年1月(冬季种子传播期)对红外相机拍摄区的42个凹坑中表面截留的盐地碱蓬种子进行了逐个计数统计(图3a、图3b),同时对每个凹坑附近没有被鸟类改变微地形的退化平坦微地形区域进行了相同面积的种子数量统计,通过对比从而分析鸟类觅食活动改变的凹坑微地形对盐地碱蓬植被种子截留的促进作用。其次,本研究在2018年5月(春季幼苗生长期)对同样的这42个凹坑中生长的幼苗



图3 鸟类活动改变的凹坑微地形在冬季截留盐地碱蓬种子（a, b），在春季促进盐地碱蓬幼苗定植（c, d），并促进盐地碱蓬成株的存活（e, f）

Fig. 3 Photographs of foraging-associated hollows of birds intercepting seeds of *Suaeda salsa* in winter (a, b), promoting seedling establishment of *Suaeda salsa* in spring (c, d), and promoting plant survival of *Suaeda salsa* (e, f)

进行了逐个计数统计（图3c、图3d），同时对每个凹坑附近没有被鸟类改变微地形的退化平坦微地形区域进行了相同面积的幼苗数量统计，通过对比从而分析鸟类觅食活动改变的凹坑微地形确实能够对盐地碱蓬幼苗的定植起到促进作用。另外，本研究在2018年8月（夏季成株生长期）对同样的这42个凹坑中最终存活下来的成株进行了逐个计数统计（图3e、图3f），同时对每个凹坑附近没有被鸟类改变微地形的退化平坦微地形区域进行了相同面积的成株数量统计，通过对比从而分析鸟类觅食活动改变的凹坑微地形确实能够对盐地碱蓬幼苗到成株的存活及植被恢复起到促进作用。

为了检验鸟类觅食活动改变的凹坑微地形对潮滩退化区土壤环境理化特征具有重要影响，进而土壤环境的改变对于植被种子的萌发、幼苗的定植以及存活起到关键的作用。在2018年1月以及2018年5月两个时期，利用土壤采集器（环刀）分别在鸟类觅食

活动改变了的凹坑微地形中以及未改变的退化平坦微地形上采集土壤, 每个时期、每种不同微地形分别采集了5个重复样品, 共计20个土壤样品。采集的土样立即利用密封袋封存, 并带回实验室测定土壤含水率、盐度、pH、有机碳含量、无机碳含量、总碳含量以及总氮含量等理化指标。两种不同微地形中的土壤硬度通过原位土壤硬度计(SHM-22)在野外进行了测量。

带回实验室的土壤样品首先通过天平进行称重以获取土壤鲜重指标。然后, 将土壤样品置于铝盒中放入60℃的干燥箱中烘干超过72小时, 并确保烘干土壤中的全部水分。取出烘干后的土壤用天平再次称重以获得土壤干重。土壤鲜重减去干重的差值, 再除以土壤干重获得土壤含水率。将烘干的土壤磨碎过筛后称取8 g, 置于离心管中并与40 ml去离子水进行混合(1:5比例)^[32], 然后将离心管振荡超过30分钟使得去离子水与土壤样品混合充分, 静置一段时间在土壤样品充分沉淀之后, 土壤盐度和土壤pH分别通过土壤盐度计(JENCO 3010M)和pH计(HANNA HI 8424)对上清液进行测定获得。利用元素分析仪(Vario El, Germany)测定烘干磨碎后土壤的总碳含量和总氮含量; 采用1 mol/L的稀盐酸溶液对烘干磨碎后的土壤进行滴定酸化以除去所有的无机碳, 随后对酸化后的土壤样品进行再次烘干, 研磨以及过筛, 然后利用元素分析仪(Vario El, Germany)测定处理过后土壤样品的有机碳含量; 用土壤总碳含量减去有机碳含量即得到无机碳含量。

1.2.2 数据处理与分析

在数据分析之前, 首先用Kolmogorov-Smirnov检验进行数据的正态分布检验, 对不符合正态分布的部分数据进行了log数据转换。然后对鸟类觅食活动改变的凹坑微地形以及附近相同面积的没有受鸟类影响的退化平坦微地形两种微地形区域中的种子保留量、幼苗定植量、成株存活量, 以及土壤硬度、含水率、盐度、pH、有机碳含量、无机碳含量、总碳含量和总氮含量等理化指标进行了One-Way ANOVA显著性单因素方差分析。所有的显著性单因素方差分析均通过SPSS 22.0软件操作。

2 结果分析

2.1 鸟类活动营造的凹坑微地形促进植被的种子保留以及幼苗定植与存活

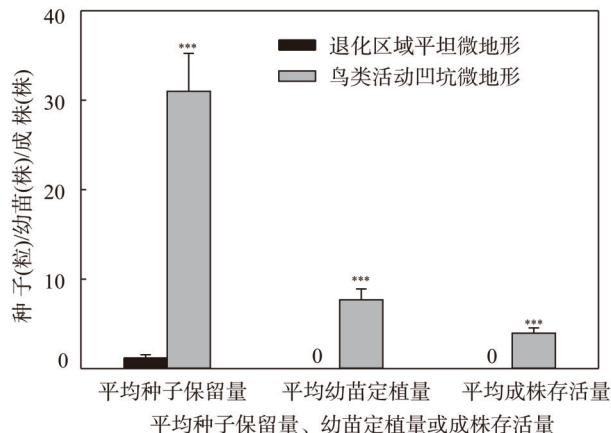
调查发现, 在2018年1月(冬季种子传播期), 植被退化区域鸟类活动营造的凹坑微地形能够有效截留盐地碱蓬的种子(图3a、图3b), 每个坑洞中的平均种子保留量约为 31.00 ± 4.24 粒, 显著高于每个凹坑附近的与凹坑相同面积的没有被鸟类改变微地形的退化平坦微地形区域的平均种子保留量约为 1.19 ± 0.36 粒($P<0.001$, 图4)。

在2018年5月(春季幼苗生长期), 植被退化区域鸟类活动营造的凹坑微地形能够有效促进盐地碱蓬幼苗的定植(图3c、图3d), 每个坑洞中的平均幼苗定植量约为 7.69 ± 1.22 株, 显著高于每个凹坑附近的与凹坑相同面积的没有被鸟类改变微地形的退化平坦微地形区域的平均幼苗定植量0($P<0.001$, 图4)。

调查还发现, 在2018年8月(夏季成株生长期), 植被退化区域鸟类活动营造的凹坑微地形能够有效促进盐地碱蓬最终幼苗到成株的存活(图3e、图3f), 每个坑洞中的平均成株存活量约为 3.95 ± 0.59 株, 显著高于每个凹坑附近的与凹坑相同面积的没有被鸟类改变微地形的退化平坦微地形区域的平均成株存活量0($P<0.001$, 图4)。

2.2 鸟类活动营造的凹坑微地形改善了土壤环境的理化特征

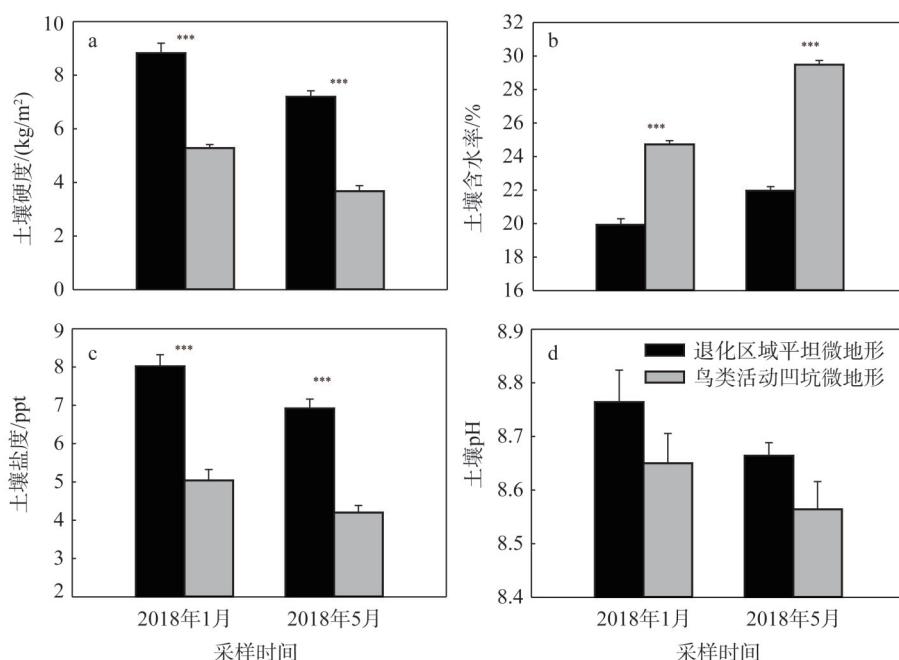
鸟类觅食行为营造的凹坑影响了植被退化区域微地形的变化，进而能够影响土壤环境理化指标的变化，对于促进水分增加、降低土壤硬度、降低土壤盐度，以及促进碳氮营养指标等具有重要作用，这也可以进一步证明鸟类活动凹坑微地形能够有效促进盐地碱蓬植被恢复。通过2018年1月和2018年5月两次取样调查分析发现，鸟类活动营造的凹坑微地形与没有被鸟类改变微地形的退化平坦微地形区域的部分土壤环境基本物理指标存在显著性差异（图5）。其中，两个时期中鸟类活动营造的凹坑微地形中的土壤硬度都要显著低于没有被鸟类改变微地形的退化平坦微地形（ $P<0.001$ ，图5a）。两个时期中鸟类活动营造的凹坑微地形中的土壤含水率都要显著高于没有被鸟类改变微地形的退化平坦微地形（ $P<0.001$ ，图5b）。



注：***表示 $P<0.001$ 。

图4 鸟类改变前后相同面积不同微地形的平均种子保留量、幼苗定植量或成株存活量对比

Fig. 4 Comparison of amount of intercepted seeds, established seedlings, and survived plants per unit area between foraging-associated hollows of birds and degraded flat microtopography areas



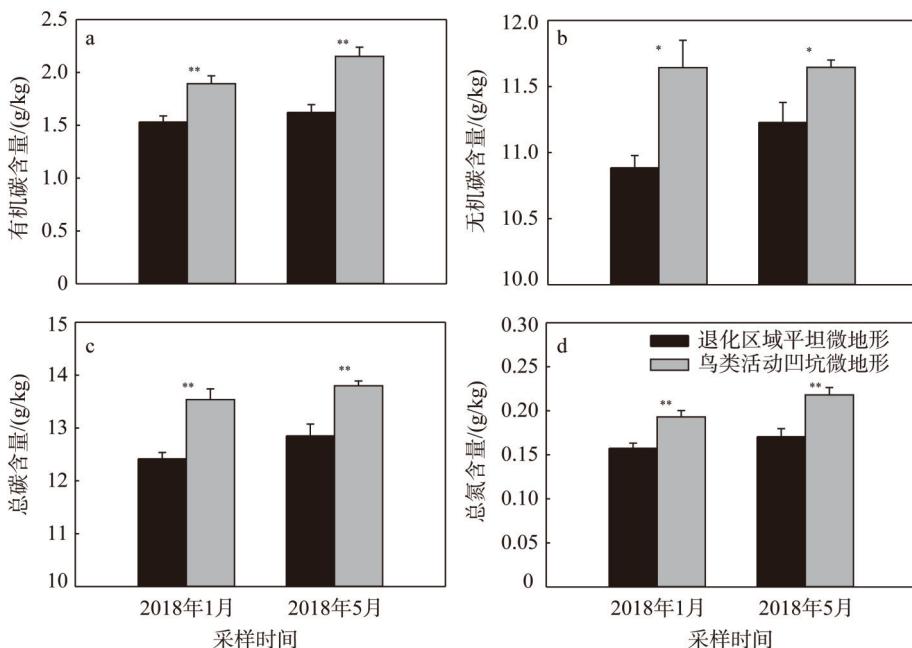
注：***表示 $P<0.001$ ，无标记表示 $P>0.05$ 。

图5 鸟类活动改变的凹坑微地形与退化区域平坦微地形中土壤环境基本物理指标的对比

Fig. 5 Comparison of basic physical indicators of edaphic environment between foraging-associated hollows of birds and degraded flat microtopography areas

两个时期中鸟类活动营造的凹坑微地形中的土壤盐度都要显著低于没有被鸟类改变微地形的退化平坦微地形 ($P<0.001$, 图 5c)。两个时期中鸟类活动营造的凹坑微地形与没有被鸟类改变微地形的退化平坦微地形中的土壤 pH 没有显著性差异 ($P_{201801}=0.199$, $P_{201805}=0.119$), 但是就平均值而言, 两个时期中鸟类活动营造的凹坑微地形中的土壤 pH 都要略低于没有被鸟类改变微地形的退化平坦微地形 (图 5d)。

通过 2018 年 1 月和 2018 年 5 月两次取样调查分析发现, 鸟类活动营造的凹坑微地形与没有被鸟类改变微地形的退化平坦微地形区域的部分土壤环境碳氮营养指标存在显著性差异 (图 6)。其中, 两个时期中鸟类活动营造的凹坑微地形中的土壤有机碳含量都要显著高于没有被鸟类改变微地形的退化平坦微地形 ($P<0.01$, 图 6a)。两个时期中鸟类活动营造的凹坑微地形中的土壤无机碳含量都要显著高于没有被鸟类改变微地形的退化平坦微地形 ($P<0.05$, 图 6b)。两个时期中鸟类活动营造的凹坑微地形中的土壤总碳含量都要显著高于没有被鸟类改变微地形的退化平坦微地形 ($P<0.01$, 图 6c)。两个时期中鸟类活动营造的凹坑微地形中的土壤总氮含量都要显著高于没有被鸟类改变微地形的退化平坦微地形 ($P<0.01$, 图 6d)。



注: “*”表示 $P<0.01$, “*”表示 $P<0.05$, 无标记表示 $P>0.05$ 。

图 6 鸟类活动改变的凹坑微地形与退化区域平坦微地形中土壤环境营养指标的对比

Fig. 6 Comparison of nutrient indicators of edaphic environment between foraging-associated hollows of birds and degraded flat microtopography areas

3 结论与讨论

本研究表明, 黄河三角洲滨海湿地植被退化区鸟类的刨坑觅食行为能够营造明显的凹坑微地形, 而相对于未受鸟类影响的退化区的平坦微地形, 凹坑微地形的营造则显著改变了微环境中的理化指标特征, 主要表现为土壤盐度和土壤硬度显著降低, 土壤含水

率、有机碳含量、无机碳含量、总碳含量以及总氮含量显著提高等；另外，凹坑微地形还能够有效截留盐地碱蓬的种子，进而更适宜的环境条件还能够促进种子的萌发、幼苗的定植以及成株的存活，从而有效促进盐地碱蓬植被在退化区的恢复。大量研究表明许多鸟类在滨海湿地通过鸟喙以及爪子在潮滩上挖掘刨坑寻找底栖动物（沙蚕、线虫、螺类等）进行觅食活动^[14,15]，然而对于鸟类刨坑觅食行为所导致的土壤微地形理化性质的改变和对植物生长的影响的研究并不多见，常见的是蟹类、鼠类等穴居生物的刨坑行为所导致的土壤理化性质的改变和对植物生长的影响的研究^[5,8,11,34]。

研究发现鸟类营造的凹坑微地形能够在潮汐过后短时间内保存一定的水分，这使得这些凹坑微地形中的土壤含水率显著高于未受鸟类影响退化平坦微地形。已有的研究也表明凹坑微地形会储存更多的水分，提高土壤含水率^[35,36]。同时正是由于土壤含水率提高这个原因，本研究表明鸟类活动营造的凹坑微地形中的土壤盐度也要显著低于退化平坦微地形，这与前人的研究相一致^[35,37]。鸟类刨坑对原本紧实的土壤起到了一定的松土作用，另外加上潮汐过后水分的浸泡作用，使得凹坑微地形中的土壤硬度明显降低，并显著低于未受鸟类干扰的平坦微地形。许多的研究也介绍了动物的一些挖掘刨坑作用可以通过促进土壤渗透性的增强以及粗糙颗粒比例的增加，来降低土壤的硬度^[38,39]，这与本研究的结论相一致。另外，本研究还表明鸟类活动营造的凹坑微地形对于土壤pH则并没有显著改变，部分研究也表明动物挖掘作用并没有改变土壤pH^[37]，与本研究结果相一致。同时，还发现鸟类形成的坑洞还能够截留许多植被的碎屑，鸟类本身也会在觅食的同时产生一定的粪便，这些都能够促进坑洞微地形中有机以及无机碳氮营养指标的含量，进而能够促进植被的后期生长。

研究表明，在滨海湿地植被退化的潮间带区域上，鸟类觅食活动营造的凹坑微地形能够有效截留由潮汐传播带来的盐地碱蓬种子，使得盐地碱蓬种子能够留存在退化区域。许多研究也表明在各种生态系统中，凹凸微地形结构能够作为陷阱来保留植被的种子^[19,20]。同时，凹坑微地形还为盐地碱蓬种子的萌发以及幼苗的定植提供了良好的微环境，正如前面所讨论的更低的硬度和盐度，更高的含水率，以及更高的碳氮营养含量，这些都能够促进植被种子的萌发以及幼苗的定植与存活，已有的研究也早有证明^[21,22,35]。

因此，滨海鸟类的这种刨坑觅食行为所产生的生态系统工程效应，使得滨海盐沼湿地植被退化区域的土壤微地形环境得到了一定程度上的改善，并使得植被的种子保留量和幼苗定植量得以提高，从而促进植被的恢复。有研究指出湿地恢复的关键和核心内容就是能够促进湿地中原生植被的定植和恢复^[40]。因此可以根据鸟类活动营造的凹坑微地形对盐地碱蓬植被的这种促进作用，将其应用到滨海盐沼湿地的生态修复中去，即对于盐地碱蓬植被退化的光板地区域，可以效仿鸟类这种刨坑觅食行为，通过人工挖掘适宜的凹坑微地形，改善滨海湿地退化区的生态环境，进而促进盐地碱蓬植被的定植与恢复。大量研究表明结合区域地质、地貌环境特征，科学合理地进行土壤下垫面及土地利用方式的调整与管理，可以促进湿地土壤水文条件、有机质含量以及植被生态系统的恢复^[41-44]。调查发现鸟类刨坑觅食行为营造的微地形的尺寸大小对定植幼苗的数量并没有显著差异，而且鸟类营造的微地形尺寸大小相差并不是很大，提议人工改造的微地形可以模拟自然状态下鸟类刨坑觅食行为营造的微地形的平均尺寸，即平均直径约为15~30 cm，平均深度约为5~10 cm即可有效恢复植被。并且人为模拟改造退化区的微地形修复植被

之后,能够为植被、鸟类以及其他生物营造更好的栖息环境,促进土壤中底栖动物的数量和多样性,从而能够进一步吸引更多的鸟类来此觅食,有效恢复整个退化区域的生态平衡。本文对于黄河三角洲滨海盐沼湿地的生态修复有着一定的指导意义。

参考文献(References):

- [1] 唐龙,高扬,赵斌,等.生态系统工程师:理论与应用.生态学报,2008,28(7): 3344-3355. [TANG L, GAO Y, ZHAO B, et al. Ecosystem engineers: Theory and applications. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(7): 3344-3355.]
- [2] LAWTON J H, JONES C G. Linking species and ecosystem perspectives. *Trends in Ecology and Evolution*, 1993, 8(9): 311-313.
- [3] JONES C G, LAWTON J H, SHACHAK M. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 1994, 69(3): 373-386.
- [4] WRIGHT J P, JONES C G. Predicting effects of ecosystem engineers on patch-scale species richness from primary productivity. *Ecology*, 2004, 85(8): 2071-2081.
- [5] 邱冬冬,路峰,闫家国,等.滨海湿地生态系统工程师对潮间带土壤环境的影响机制.北京师范大学学报:自然科学版,2018,54(1): 9-16. [QIU D D, LU F, YAN J G, et al. Impact of ecosystem engineers on intertidal edaphic environment in coastal wetland: Mechanisms involved. *Journal of Beijing Normal University: Natural Science*, 2018, 54(1): 9-16.]
- [6] PALMER M L, MAZZOTTI F J. Structure of everglades alligator holes. *Wetlands*, 2004, 24(1): 115-122.
- [7] GUTIÉRREZ J L, JONES C G, GROFFMAN P M, et al. The contribution of crab burrow excavation to carbon availability in surficial salt-marsh sediments. *Ecosystems*, 2006, 9(4): 647-658.
- [8] THOMAS A R, BLUM L K. Importance of the fiddler crab Uca pugnax to salt marsh soil organic matter accumulation. *Marine Ecology Progress Series*, 2010, 412: 167-177.
- [9] DANGERFIELD J M, MCCARTHY T S, ELLERY W N. The mound-building termite Macrotermes michaelseni as an ecosystem engineer. *Journal of Tropical Ecology*, 2000, 14: 507-520.
- [10] KHAN S R, SINGH S K, RASTOGI N. Heavy metal accumulation and ecosystem engineering by two common mine site-nesting ant species: Implications for pollution-level assessment and bioremediation of coal mine soil. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2017, 189: 195.
- [11] CEBALLOS G, PACHECO J, LIST R. Influence of prairie dogs (*Cynomys ludovicianus*) on habitat heterogeneity and mammalian diversity in Mexico. *Journal of Arid Environments*, 1999, 41: 161-172.
- [12] HAGENAH N, BENNETT N C. Mole rats act as ecosystem engineers within a biodiversity hotspot, the cape fynbos. *Journal of Zoology*, 2013, 289: 19-26.
- [13] VALDIVIA-HOEFLICH T, VEGA RIVERA J H, STONER K E. The citreoline trogon as an ecosystem engineer. *Biotropica*, 2005, 37(3): 465-467.
- [14] NTIAMOA-BAIDU Y, PIERSMA T, WIERSMA P, et al. Water depth selection, daily feeding routines and diets of water birds in coastal lagoons in Ghana. *Ibis*, 2010, 140(1): 89-103.
- [15] 朱书玉,吕卷章,赵长征,等.黄河三角洲国家级自然保护区鸻形目鸟类食性及觅食地的研究.山东林业科技,2000,(5): 10-13. [ZHU S Y, LYU J Z, ZHAO C Z, et al. Food preference and place of charadriiformes in the national nature reserve of the Yellow River Delta. *Shandong Forestry Science and Technology*, 2000, (5): 10-13.]
- [16] KUANG G M, ZHU Q K, LIU Z Q, et al. Effect of microrelief on the soil water and vegetation arrangement in loess hilly and gully region. *Research of Soil and Water Conservation*, 2012, 19: 74-77.
- [17] 卫伟,余韵,贾福岩,等.微地形改造的生态环境效应研究进展.生态学报,2013,20(20): 6462-6469. [WEI W, YU Y, JIA F Y, et al. Research progress in the ecological effects of micro-landform modification. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 20(20): 6462-6469.]
- [18] BRULAND G L, RICHARDSON C J. Hydrologic, edaphic, and vegetative responses to microtopographic reestablishment in a restored wetland. *Restoration Ecology*, 2005, 13(3): 515-523.
- [19] BOUDELL J A, LINK S O, JOHANSEN J R. Effect of soil microtopography on seed bank distribution in the shrub steppe. *Western North American Naturalist*, 2002, 62(1): 14-24.
- [20] CHANG E R, VEENEKLAAS R M, BUITENWERF R, et al. To move or not to move: Determinants of seed retention in a tidal marsh. *Functional Ecology*, 2008, 22(4): 720-727.

- [21] BALKE T, WEBB E L, VAN D E E, et al. Seedling establishment in a dynamic sedimentary environment: A conceptual framework using mangroves. *Journal of Applied Ecology*, 2013, 50(3): 740-747.
- [22] BOCHET E, GARCÍA-FAYOS P. Factors controlling vegetation establishment and water erosion on motorway slopes in Valencia, Spain. *Restoration Ecology*, 2004, 12(2): 166-174.
- [23] GILLAND K E, MCCARTHY B C. Microtopography influences early successional plant communities on experimental coal surface mine land reclamation. *Restoration Ecology*, 2014, 22(2): 232-239.
- [24] MOSER K, AHN C, NOE G. Characterization of microtopography and its influence on vegetation patterns in created wetlands. *Wetlands*, 2007, 27: 1081-1097.
- [25] STALLINS J A. Geomorphology and ecology: Unifying themes for complex systems in biogeomorphology. *Geomorphology*, 2006, 77(3-4): 207-216.
- [26] LAMPELA M, JAUVAINEN J, KÄMÄRÄ I, et al. Ground surface microtopography and vegetation patterns in a tropical peat swamp forest. *Catena*, 2016, 139: 127-136.
- [27] SAKAI A, OHSAWA M. Vegetation pattern and microtopography on a landslide scar of Mt Kiyosumi, central Japan. *Ecological Research*, 1993, 8(1): 47-56.
- [28] PÉREZ F L. Biogeomorphological influence of slope processes and sedimentology on vascular talus vegetation in the southern Cascades, California. *Geomorphology*, 2012, 138(1): 29-48.
- [29] 郑明喜, 解伏菊, 侯传美. 黄河三角洲退化湿地植被与土壤的恢复研究. 气象与环境学报, 2012, 28(1): 11-16.
[ZHENG M X, XIE F J, HOU C M. Restoration of vegetation and soil in degraded wetland of the Yellow River Delta. *Journal of Meteorology and Environment*, 2012, 28(1): 11-16.]
- [30] 杨薇, 裴俊, 李晓晓, 等. 黄河三角洲退化湿地生态修复效果的系统评估及对策. 北京师范大学学报: 自然科学版, 2018, 54(1): 98-103. [YANG W, PEI J, LI X X, et al. Effect evaluation and management strategies for freshwater restoration projects in Yellow River Delta wetlands. *Journal of Beijing Normal University: Natural Science*, 2018, 54(1): 98-103.]
- [31] 孙志高, 牟晓杰, 陈小兵, 等. 黄河三角洲湿地保护与恢复的现状、问题与建议. 湿地科学, 2011, 9(2): 107-115.
[SUN Z G, MU X J, CHEN X B, et al. Actualities, problems and suggestions of wetland protection and restoration in the Yellow River Delta. *Wetland Science*, 2011, 9(2): 107-115.]
- [32] 贺强. 黄河口盐沼植物群落的上行、种间和下行控制因子. 上海: 上海交通大学, 2013. [HE Q. Bottom-up, interspecific and top-down determinants of plant communities in salt marshes in the Yellow River Estuary. Shanghai: Shanghai Jiao Tong University, 2013.]
- [33] HU C, CAO W. Variation, regulation and control of flow and sediment in the Yellow River Estuary I: Mechanism of flow sediment transport and evolution. *Journal of Sediment Research*, 2003, 5: 1-8.
- [34] QIU D D, YAN J G, MA X, et al. Microtopographical modification by a herbivore facilitates the growth of a coastal salt-marsh plant. *Marine Pollution Bulletin*, 2019, 140: 431-442.
- [35] 任威. 基于微地形营造的黄河三角洲退化滨海湿地修复模式研究. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2017. [REN W. Study on the restoration of degraded coastal wetlands in the Yellow River Delta. Hohhot: Inner Mongolia University, 2017.]
- [36] IRIBARNE O, BORTOLUS A, BOTTO F. Between-habitat differences in burrow characteristics Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulatus*. *Marine Ecology Progress*, 1997, 155(8): 137-145.
- [37] SMITH N F, WILCOX C, LESSMANN J M. Fiddler crab burrowing affects growth and production of the white mangrove (*Laguncularia racemosa*) in a restored Florida coastal marsh. *Marine Biology*, 2009, 156(11): 2255-2266.
- [38] WARREN J H, UNDERWOOD A J. Effects of burrowing crabs on the topography of mangrove swamps in New South Wales. *Journal of Experimental Marine Biology & Ecology*, 1986, 102(2): 223-235.
- [39] BORTOLUS A, IRIBARNE O O. Effects of the SW Atlantic burrowing crab *Chasmagnathus granulatus* on a *Spartina* salt marsh. *Marine Ecology Progress*, 1999, 178(3): 79-88.
- [40] 陈芳清, HARTMAN J M. 退化湿地生态系统的生态恢复与管理: 以美国Hackensack湿地保护区为例. 自然资源学报, 2004, 19(2): 217-223. [CHEN F Q, HARTMAN J M. The ecological restoration and management of degraded wetland ecosystem: A case study of Hackensack Meadowlands in America. *Journal of Natural Resources*, 2004, 19(2): 217-223.]
- [41] BRULAND G L, RICHARDSON C J. Hydrologic, edaphic, and vegetative responses to microtopographic reestablishment in a restored wetland. *Restoration Ecology*, 2005, 13: 515-523.
- [42] 李艳忠, 刘昌明, 刘小莽, 等. 植被恢复工程对黄河中游土地利用/覆被变化的影响. 自然资源学报, 2016, 31(12):

- 2005-2020. [LI Y Z, LIU C M, LIU X M, et al. Impact of the grain for green project on the land use/cover change in the Middle Yellow River. *Journal of Natural Resources*, 2016, 31(12): 2005-2020.]
- [43] WANG Q, CUI B S, LUO M. Effectiveness of microtopographic structure in species recovery in degraded salt marshes. *Marine Pollution Bulletin*, 2018, 133: 173-181.
- [44] 黄先飞, 周运超, 张珍明. 土地利用方式下土壤有机碳特征及影响因素: 以后寨河喀斯特小流域为例. *自然资源学报*, 2018, 33(6): 1056-1067. [HUANG X F, ZHOU Y C, ZHANG Z M. Characteristics and affecting factors of soil organic carbon under land uses: A case study in Houzhai River Basin. *Journal of Natural Resources*, 2018, 33(6): 1056-1067.]

Foraging-associated hollows of birds facilitate the vegetation resilience in a degraded coastal saltmarsh ecosystem

QIU Dong-dong¹, YAN Jia-guo¹, ZHANG Shu-yan², ZUO Dian-long³,

LIU Ze-zheng¹, WANG Fang-fang¹, WANG Qing¹, CUI Bao-shan¹

(1. School of Environment, State Key Laboratory of Water Environment Simulation, Beijing Normal University, Beijing 100875, China; 2. Huanghekou Management Station, Shandong Yellow River Delta National Nature Reserve Administration, Dongying 257500, Shandong, China; 3. Shandong Lulong Construction Co. Ltd, Dongying 257000, Shandong, China)

Abstract: Birds are a key constituent of the coastal ecosystems. They have been identified as vital ecosystem engineers that modify both the abiotic and biotic factors through their behavior processes. Understanding the ecosystem engineering effect of birds is of importance to undergo restoration based on ecosystem process in coastal vegetation systems. Field surveys were conducted to investigate the effect mechanisms of the foraging-associated hollows of birds on the vegetation resilience in a degraded coastal saltmarsh vegetation ecosystem, in the Yellow River Delta, Northern China. Our results showed that the foraging-associated hollows of birds could play an important role in changing microtopography, improving edaphic environment and promoting vegetation establishment. Compared with the degraded flat microtopography areas without birds influence, the soil hardness and the soil salinity in the foraging-associated hollows of birds are significantly lower, while the soil moisture content, and the soil carbon and nitrogen nutrition content in the foraging-associated hollows of birds are significantly higher. Additionally, the foraging-associated hollows of birds could function as effective traps to improve the seed retention, seedling establishment and plant survival, which could effectively promote the recovery of *Suaeda salsa*. Our study highlights that foraging-associated engineering processes of birds modifying the microtopography should be considered as an important implication, for using artificial microtopography to increase the potentials of vegetation restoration in degraded coastal saltmarsh ecosystems.

Keywords: coastal wetlands; birds; foraging behavior; concave microtopography; vegetation restoration; facilitation