J. Lake Sci.(湖泊科学), 2027, 39(4):000-000
DOI 10.18307/2027.0423
©2027 *by Journal of Lake Sciences*

鄱阳湖越冬水鸟粪便累积的时空特征及其与泥滩土壤碳、氮、磷组分的关系*

吴燕平[1]，邵家棋[2]，余冠军[3]，简正军[1]，游海林[4]，胡启武[1,5*]，徐金英[2,6*]
(1: 江西师范大学地理与环境学院，南昌 330022)
(2: 南昌大学资源与环境学院，南昌 330031)
(3: 江西鄱阳湖南矶湿地国家级自然保护区管理局，南昌 330038)
(4: 江西省科学院资源与环境研究所，南昌 330096)
(5: 江西师范大学鄱阳湖湿地与流域研究教育部重点实验室，南昌 330022)
(6: 南昌大学鄱阳湖环境与资源利用教育部重点实验室，南昌 330031)

摘　要：鄱阳湖是东亚-澳大利西亚迁飞路线上重要的水鸟越冬地，枯水期大面积草洲和泥滩出露，为雁类活动提供了适宜生境。越冬水鸟可通过排泄在不同生境间转移碳、氮和磷等生源要素，但鸟粪在洪泛湿地泥滩上的时空累积特征及其与土壤碳、氮、磷组分的关系尚不明确。本研究于 2024 年 11 月、2025 年 1 月和 3 月在鄱阳湖 9 个典型湿地开展固定样带调查，测定单位面积鸟粪累积量、鸟粪碳氮组成及 0~15 cm 和 15~30 cm 泥滩土壤碳、氮、磷组分，并采用混合效应和固定效应模型分析鸟粪累积的时空差异及其与土壤指标的关系。结果显示，单位面积鸟粪累积量由 2024 年 11 月的(10.64±5.37) g/m^2 升至 2025 年 1 月的(42.28±20.96) g/m^2，3 月降至(30.70±19.33) g/m^2，且不同湖区间差异明显；新鲜鸟粪总碳、总氮和碳氮比也存在显著空间差异。鸟粪累积量与 0~15 cm 表层土壤总氮、总磷、土壤有机质、铵态氮、总碳和土壤有机碳均呈显著正相关，而 15~30 cm 亚表层土壤各指标均未表现出显著响应。总氮、总磷、土壤有机质、总碳和土壤有机碳的表层−亚表层差值随鸟粪累积量增加而显著扩大。颗粒有机碳和矿物结合有机碳在两个土层及其差值中均未随鸟粪累积量增加而显著变化。研究表明，越冬水鸟粪便累积主要与泥滩表层碳、氮、磷的局部富集相关，但单个越冬期内表层碳增加尚不足以说明稳定碳库形成。
关键词：鄱阳湖；越冬水鸟；鸟粪累积；泥滩土壤；碳循环；氮循环;磷循环

Spatiotemporal patterns of guano accumulation by wintering waterbirds and its associations with soil carbon, nitrogen, and phosphorus components in Lake Poyang mudflats

WU Yanping[1], SHAO Jiaqi[2], YU Guanjun[3], JIAN Zhengjun[1], YOU Hailin[4], HU Qiwu[1,5*] & XU Jinying[2,6*]
(1: *School of Geography and Environment, Jiangxi Normal University, Nanchang* 330022, *P.R.China*)
(2: *School of Resources and Environment, Nanchang University, Nanchang* 330031, *P.R.China*)
(3: *Jiangxi Poyang Lake Nanji Wetland National Nature Reserve Authority, Nanchang* 330038, *P.R.China*)
(4: *Institute of Resources and Environment, Jiangxi Academy of Sciences, Nanchang* 330096, *P.R.China*)
(5: *Key Laboratory of Poyang Lake Wetland and Watershed Research, Ministry of Education, Jiangxi Normal University, Nanchang* 330022, *P.R.China*)
(6: *Key Laboratory of Poyang Lake Environment and Resource Utilization, Ministry of Education, Nanchang University, Nanchang* 330031, *P.R.China*)

Abstract: Lake Poyang is a key wintering site for waterbirds along the East Asian–Australasian Flyway. In the dry season, exposed grasslands and mudflats provide suitable habitats for geese. Wintering waterbirds move biogenic elements such as carbon, nitrogen and

*2026-04-28 收稿; 2026-07-16 收修改稿; 2026-07-17 录用。
国家自然科学基金项目(32471654，42261020)联合资助。
*通信作者；E-mail：huqiwu@jxnu.edu.cn ; xujy2020@ncu.edu.cn

phosphorus across habitats through excretion. However, the spatiotemporal patterns of guano accumulation on floodplain mudflats and their links to soil carbon, nitrogen and phosphorus components remain poorly understood. This study conducted fixed-transect surveys at nine representative wetlands of Lake Poyang in November 2024, January 2025 and March 2025. We measured unit-area guano accumulation, carbon and nitrogen compositions of guano, and carbon, nitrogen and phosphorus contents in mudflat soils at 0–15 cm and 15–30 cm depths. Mixed-effects and fixed-effects models were used to analyze the spatiotemporal variations in guano accumulation and their correlations with soil properties. The unit-area guano accumulation increased from (10.64 ± 5.37) g/m^2 in November 2024 to (42.28 ± 20.96) g/m^2 in January 2025, and decreased to (30.70 ± 19.33) g/m^2 in March. It also differed among wetlands. Total carbon, total nitrogen and the carbon-to-nitrogen ratio of fresh guano differed among wetlands. Guano accumulation was positively correlated with total nitrogen, total phosphorus, soil organic matter, ammonium nitrogen, total carbon and soil organic carbon in the 0–15 cm surface soil. No significant correlations were found between guano accumulation and the measured soil variables in the 15–30 cm subsurface soil. The surface–subsurface differences in total nitrogen, total phosphorus, soil organic matter, total carbon and soil organic carbon increased with guano accumulation. In both soil layers and their paired surface–subsurface differences, particulate organic carbon and mineral-associated organic carbon showed no significant changes with guano accumulation. These findings suggest that guano deposition by wintering waterbirds mainly causes localized enrichment of carbon, nitrogen and phosphorus in surface mud flat soils. The soil carbon increment in surface soils within a single wintering period is insufficient to form a stable soil carbon pool.
Keywords: Lake Poyang; wintering waterbirds; guano accumulation; mudflat soil; carbon, nitrogen, and phosphorus cycling

水鸟广泛分布于全球湿地，在湿地生态系统的物质循环中具有重要作用[1-2]。水鸟不仅可通过摄食和排泄加速局地养分周转，还可在觅食地、停歇地和夜栖地之间往返移动，将摄取的营养元素跨生境转移至高频活动区域[2-4]。已有研究表明，雁类从陆地觅食地返回湿地栖息时，可向局部水体输入大量氮和磷，并显著改变受纳湿地的养分负荷及元素比例[3,5]。对于季节性聚集的水鸟而言，鸟粪携带较高含量的氮、磷和有机质，是水鸟向湿地输入生源要素的重要载体[6]，其生态效应取决于水鸟数量、食物来源、停歇时间以及排泄物在不同生境中的沉积位置[3-4,6]。当水鸟密度较高且排泄物持续输入时，水体和沉积物中的营养盐含量可能升高，并在局部区域形成“鸟粪营养化”(guanotrophication)[7]。目前，相关研究主要关注水鸟向水体输送氮、磷及其对水体富营养化的影响[8-10]，而对鸟粪沉积于湿地土壤后引起的元素累积和转化过程认识仍较为有限。

鸟粪也会累积于湿地土壤，并改变土壤养分状况[11]。西班牙西北部的研究发现，黄腿鸥(*Larus michahellis*)栖息地土壤的总磷含量约为非栖息地的 3 倍，植物可利用磷含量可提高 30 倍[12]。在地中海干旱海岛，海鸟活动也显著增加了土壤总氮和有效磷含量，硝态氮含量甚至可达对照区的 20 倍[13]。这些研究表明，鸟粪是土壤氮、磷的重要外源输入。但是，鸟粪进入土壤后的影响并不限于养分富集。已有研究发现，在小海雀种群数量较高的北极繁殖地，受鸟类活动影响的土壤具有较高的土壤有机碳含量和水提取有机碳浓度，其有机质化学组成也与邻近对照土壤存在明显差异，鸟粪沉积可能影响土壤有机质的数量和组成[14]。然而，鸟粪输入引起的土壤有机碳增加并不等同于长期碳保存。不同鸟类聚集地的研究表明，外源有机碳既可能在土壤中累积，也可能通过呼吸作用快速分解[15-16]。鸟粪中的有机质进入土壤后，其长期保存程度不仅取决于输入量，还受到有机质分解、溶解性组分迁移、微生物转化以及矿物保护等过程的共同影响。颗粒有机碳和矿物结合有机碳是土壤有机碳的两类重要组分。前者通常对外源有机质输入更为敏感，后者的形成则更多依赖微生物加工以及有机质与矿物表面的相互作用[17-20]。目前，鸟粪累积引起的土壤有机碳增加主要体现于何种碳组分，以及这些新增碳能否形成较为持久的土壤碳库，仍缺乏直接证据。

鄱阳湖是典型的内陆洪泛湖泊，也是“东亚-澳大利西亚”迁飞路线上最重要的水鸟越冬地之一[21]。枯水期退水过程使草洲、泥滩和浅水生境逐步出露，并持续改变越冬水鸟可利用的食物资源和栖息空间[22-23]。草食性雁类是鄱阳湖越冬水鸟的重要类群[24]，其在草洲取食并于泥滩停歇和排泄，使泥滩成为枯水期鸟粪累积的重要区域。春季水位回升后的再淹没还可能改变泥滩累积元素的后续归趋。目前，鄱阳湖越冬期鸟粪累积的时空特征及其与泥滩土壤碳、氮、磷组分垂向分布的关系尚不明确。基于此，本研

究在鄱阳湖典型越冬水鸟活动区开展固定样带调查，分析鸟粪累积量的时空变化和新鲜鸟粪碳氮组成的空间差异，并检验鸟粪累积量与不同土层土壤碳、氮、磷组分及其表层相对富集的关系，为理解越冬水鸟对洪泛湿地物质循环的影响提供依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

鄱阳湖(28°22'~29°45'N, 115°47'~116°45'E)位于中国江西省北部，是典型的通江洪泛湖泊(图 1)，承纳了赣江、抚河、信江、饶河和修水“五河”径流，经湖口注入长江[25]。受流域来水和长江水位共同影响，湖泊水位具有明显的季节变化，呈现“丰水成面、枯水呈线”的水文景观[26-27]。每年 4–9 月为丰水期，湖泊面积可超过 3000 km^2；11 月至次年 3 月为枯水期，湖泊面积通常不足 1000 km^2[28]。枯水期大面积草洲和泥滩出露，为越冬水鸟提供了关键的觅食地和栖息地[29]。鸿雁(*Anser cygnoides*)、豆雁(*Anser fabalis*)和白额雁(*Anser albifrons*)等草食性鸟类是鄱阳湖越冬水鸟的优势种群[21,24]。

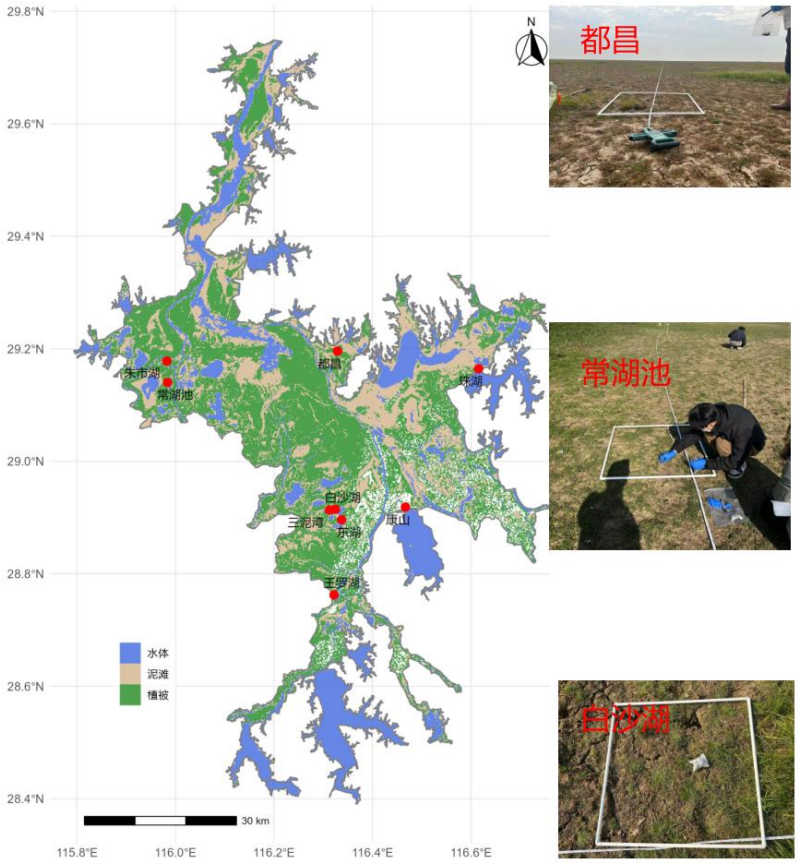

图 1 研究区及采样点分布。图中展示了 2025 年 1 月枯水期鄱阳湖水体、泥滩和植被的空间分布。红色实心圆点表示 2024 年 11 月至 2025 年 3 月期间开展野外调查的采样点

Fig.1 Study area and sampling sites. The map shows the spatial distribution of water bodies, mudflats, and vegetation in Lake Poyang during the dry season in January 2025. Red solid circles indicate the sampling sites surveyed from November 2024 to March 2025

1.2 样地设置及样品采集

1.2.1 样地设置　本研究于 2024 年 11 月、2025 年 1 月及 2025 年 3 月开展 3 次野外采样。根据前期水鸟调查结果，在鄱阳湖区选取 9 个雁类活动频繁的湿地作为采样区域(图 1)，包括位于湖区南侧“鄱阳湖南矶湿地国家级自然保护区”内的白沙湖、东湖和三泥湾以及位于五星农场的王罗湖，西部“鄱阳湖国家级自然保护区”内的朱市湖和常湖池，东侧都昌县湿地、康山湿地(余干县)和珠湖湿地(鄱阳县)。鉴于雁类通常在草洲取食苔草(*Carex spp.*)、荸荠(*Eleocharis plantaginea*)以及蔊菜(*Rorippa sp.*)等植物[30-31]，并在草洲边缘泥滩停歇和排泄，本研究据此在泥滩开展鸟粪累积量调查和土壤样品采集。

1.2.2 样品采集　鸟粪累积量调查：在每个湿地泥滩随机设置 3 条长度为 100 m 的固定样带，样带间距大于 50 m，并在 3 次调查期间重复访问。原则上沿每条样带从起点至终点每隔 10 m 设置 1 个 1 m × 1 m 样方，受现场实际条件限制，每条样带实际调查 6~11 个样方。人工收集样方内泥滩表面留存的全部鸟粪，3 次调查共获得 576 份样品。每次调查从每条样带的实际调查样方中随机选取 3 个样方，将其中的干燥鸟粪用于碳、氮组成分析。由于样品包括泥滩表面留存的干燥鸟粪和新鲜鸟粪，单位面积鸟粪干重表示采样时的鸟粪累积存量，而非单位时间内的沉积速率。新鲜鸟粪采集：在各采样区域随机采集 3 份相互独立的新鲜鸟粪样品，装入密封袋低温保存并运回实验室，用于比较不同区域新鲜鸟粪碳、氮组成的差异。土壤样品采集：在每条样带内随机选择 1 个完成鸟粪收集的样方，使用土钻分别采集 0~15 cm 和 15~30 cm 土层的土壤样品，并采用环刀采集原状土用于测定土壤容重。王罗湖和康山部分采样月份因样地淹水未能采样，最终获得 144 份土壤样品。

1.3 实验方法

1.3.1 样品预处理　用于累积量测定的鸟粪样品在 60 °C 下烘干至恒重后称量，并按样方面积换算为单位面积鸟粪累积量(g/m^2)。用于碳、氮组成分析的干燥鸟粪和新鲜鸟粪经烘干、粉碎和过 0.15 mm 筛后备用。新鲜土壤用于测定土壤含水率、硝态氮、铵态氮和溶解性有机碳，其余土壤样品经剔除石块和植物根系、阴干、研磨和过 0.15 mm 筛后，用于其他土壤理化指标测定。

1.3.2 实验室分析　鸟粪总碳(TC)和总氮(TN)含量采用元素分析仪测定，碳氮比(C:N)根据 TC 与 TN 的质量比计算。为表征单位面积鸟粪中碳、氮的累积负荷，分别计算干鸟粪 N 负荷和 C 负荷：鸟粪 N 负荷=单位面积干鸟粪累积量×干鸟粪 TN/100；鸟粪 C 负荷=单位面积干鸟粪累积量×干鸟粪 TC/100。土壤 pH 值采用电位法测定，土水比为 1:2.5。土壤含水率(SWC)采用烘干法测定(105 ℃, 24h)，土壤容重(DBD)采用环刀法测定。土壤总氮经碱性过硫酸钾消解后采用分光光度法测定。土壤总磷(TP)采用钼锑抗分光光度法测定；有效磷(AP)经碳酸氢钠溶液浸提后，采用钼锑抗显色法测定。硝态氮(NO_3^--N)和铵态氮(NH_4^+-N)均采用 2 mol/L 氯化钾(KCl)溶液浸提，滤液分别采用紫外分光光度法和纳氏试剂法进行分析。土壤总碳和土壤有机碳(SOC)均采用元素分析仪测定，其中有机碳样品经酸处理去除无机碳后测定。土壤有机质(SOM)采用灼烧法测定(500 ℃, 4h)。溶解性有机碳(DOC)采用总有机碳分析仪测定。颗粒有机碳(POC)与矿物结合有机碳(MAOC)采用粒径物理分组法分离，经六偏磷酸钠分散和 53 μm 湿筛后，两种组分的有机碳含量均采用重铬酸钾-外加热法测定。

1.4 统计分析

单位面积鸟粪累积量的时空差异采用线性混合效应模型检验，以湖区、采样月份及其交互作用为固定效应、固定样带为随机效应，检验单位面积鸟粪累积量在不同湖区和月份间的差异，并采用 Tukey 方法进行事后两两比较。不同湖区新鲜鸟粪 TC、TN 和 C:N 的差异采用单因素方差分析和 Tukey HSD 多重比较检验。

在土壤响应分析中，将呈右偏分布的单位面积鸟粪累积量转换为 ln(1+单位面积鸟粪累积量)，土壤 NO_3^--N、NH_4^+-N、AP 和 DOC 同样进行 ln(1+x)转换，其他指标保留原始尺度。为控制样带间相对稳定的土壤背景差异，采用包含样带和采样月份固定效应的线性模型，分别分析 0–15 cm 表层和 15–30 cm 亚表层土壤指标与鸟粪累积量之间的关系：

$$Y_{it} = \alpha_i + \lambda_t + \beta G_{it} + \varepsilon_{it} \quad (1)$$

式中，Y_{it} 为固定样带 i 在月份 t 的土壤指标，G_{it} 为 ln(1+单位面积鸟粪累积量)，α_i 为固定样带效应，λ_t 为月份效应，β 为鸟粪累积量的回归系数，ε_{it} 为残差项。该模型主要利用同一样带在不同月份间的变化，

分析鸟粪累积量与土壤指标之间的统计关联。

为进一步判断土壤响应是否主要集中于表层，计算同一次采样中表层与亚表层指标的配对差值：

$$\Delta Y_{it} = Y_{it,\ 0\text{–}15\ cm} - Y_{it,\ 15\text{–}30\ cm} \quad (2)$$

对于经过 ln(1+x)转换的土壤指标，配对差值在转换后计算。随后采用相同的样带和月份固定效应模型分析 ΔY_{it}与鸟粪累积量的关系。当回归系数 $\beta>0$ 时，表示鸟粪累积量增加与表层相对富集增强相关。

核心结果的稳健性分别采用以固定样带为聚类单元的 CR2 小样本修正稳健标准误、Mundlak 组内-组间分解和逐一删除湖区分析进行检验，以评估小样本条件下参数估计的稳定性、区分样带内与样带间关联，并判断结果是否由某一湖区主导。多个土壤指标的 p 值采用 Benjamini-Hochberg 方法校正，分别控制表层、亚表层和表层−亚表层差值模型组内的假发现率，以校正后 $P<0.05$ 为显著性标准。所有统计分析和图形绘制均在 R 4.4.1 中完成。

2 结果

2.1 越冬期鸟粪累积量的时空变化

2024–2025 年越冬期，鄱阳湖鸟粪累积量在不同月份和湖区间均存在明显差异(图 2，图 3)。单位面积鸟粪累积量由 2024 年 11 月的(10.64±5.37) g/m^2 升至 2025 年 1 月的(42.28±20.96) g/m^2，2025 年 3 月降至(30.70±19.33) g/m^2。空间上，白沙湖的累积量最高，东湖、都昌、三泥湾和常湖池次之，珠湖、王罗湖和康山相对较低。湖区间差异在 2025 年 1 月最为明显，白沙湖和都昌分别达到 80.82±9.57 和(54.94±3.94) g/m^2，而珠湖为(23.35±1.35) g/m^2。

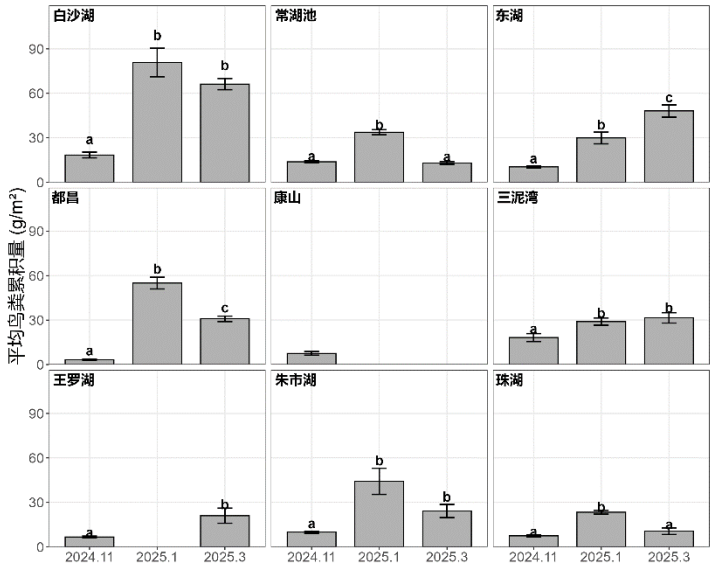

图 2 鄱阳湖不同湿地越冬期单位面积鸟粪累积量的时间变化。采样时间为 2024 年 11 月、2025 年 1 月和 2025 年 3 月。柱状图表示各湿地不同月份的平均鸟粪累积量(g/m^2)，误差线表示标准误(SE，n=3)。不同小写字母表示同一湿地不同月份之间差异显著($P<0.05$)。康山和王罗湖 2025 年 1 月、康山 2025 年 3 月因样地淹水未获得有效样品

Fig.2 Temporal variation in dry guano accumulation per unit area across wetlands of Lake Poyang during the wintering period. Sampling was conducted in November 2024, January 2025, and March 2025. Bars represent mean dry guano accumulation per unit area (g/m^2), and error bars indicate standard errors (SE, n=3). Different lowercase letters indicate significant differences among sampling months within the same wetland ($P<0.05$). Valid samples were not obtained from Kangshan and Wangluo Lake in January 2025, or from Kangshan in March 2025, because the sampling sites were inundated

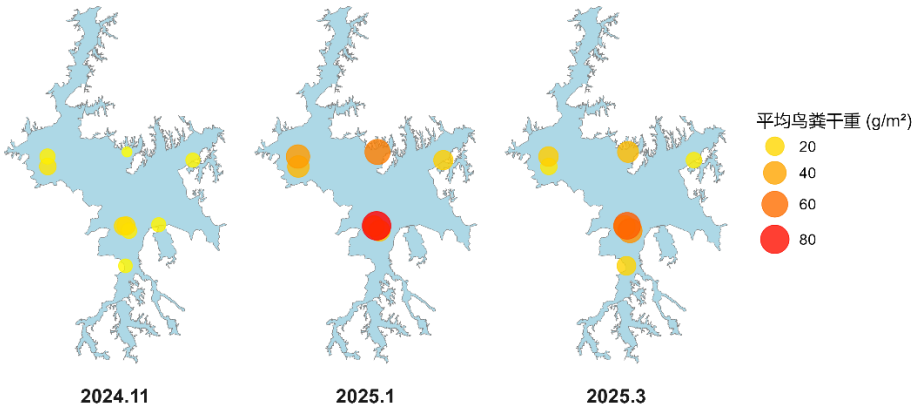

图 3 鄱阳湖越冬期单位面积鸟粪累积量的空间分布。圆圈大小和颜色表示不同采样时间(2024 年 11 月、2025 年 1 月和 2025 年 3 月)各采样点的平均鸟粪累积量(g/m^2)，用于展示越冬期鸟粪累积的空间差异

Fig.3 Spatial distribution of dry guano accumulation per unit area in Lake Poyang during the wintering period. Circle size and color represent mean dry guano accumulation per unit area (g/m^2) at each sampling site during the three sampling events in November 2024, January 2025, and March 2025, illustrating the spatial variation in guano accumulation during the wintering period

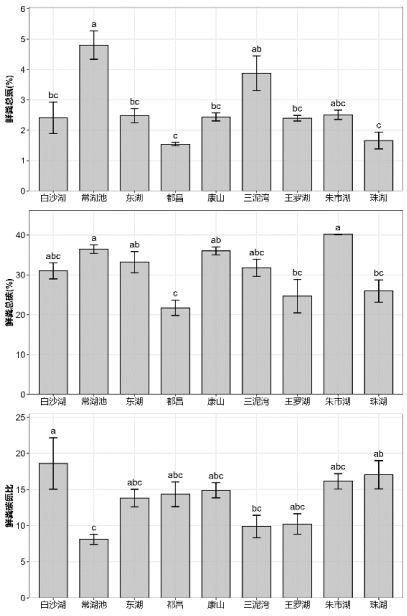

图 4 鄱阳湖越冬期不同湿地新鲜鸟粪 TC、TN 和 C:N 的空间差异。柱状图和误差线分别表示平均值和标准误(n=3)，不同小写字母表示经单因素方差分析和 Tukey HSD 多重比较检验后采样点间差异显著(P<0.05)

Fig.4 Spatial variation in total carbon, total nitrogen, and carbon-to-nitrogen ratio of fresh guano across wetlands of Lake Poyang during wintering period

2.2 越冬期新鲜鸟粪碳氮组成的空间差异

不同采样区域新鲜鸟粪的 TC、TN 含量和 C:N 均存在显著差异(图 4)。TC 含量为 21.74%±1.93%～40.18%±0.03%，其中朱市湖最高、都昌最低；TN 含量为 1.54%±0.06%～4.81%±0.47%，其中常湖池最高、都昌最低；C:N 为 8.09±0.70~18.60±3.57，白沙湖最高，常湖池最低。总体上，常湖池和三泥湾表现为较高的 TN 和较低的 C:N，而白沙湖和珠湖的 C:N 较高。

2.3 鸟粪累积量与泥滩土壤碳、氮、磷组分的关系

各湖区泥滩表层和亚表层土壤理化性质及碳、氮、磷组分的描述性统计见表 S1。泥滩土壤多数碳、氮和磷指标在 0~15 cm 表层高于 15~30 cm 亚表层(图 5)。控制固定样带和采样月份差异后，鸟粪累积量与表层土壤 TN、TP、SOM、NH_4^+-N、TC 和 SOC 均呈显著正相关，而亚表层各指标均未表现出显著响应(表 1)。

表层−亚表层差值分析显示，TN、TP、SOM、TC 和 SOC 随鸟粪累积量增加而显著扩大(表 1，图 6)。其中，TN、TP 和 TC 的回归系数分别为 0.895、0.126 和 0.584。CR2 小样本校正后，TN、TP 和 TC 的表层−亚表层差值效应仍显著；Mundlak 分解显示，三者的样带内效应均显著为正，而样带间效应均不显著；逐一删除任一湖区后，三者的回归系数方向均保持一致，且均有 8/9 次分析达到原始 P<0.05，表明上述结果主要反映同一样带跨月

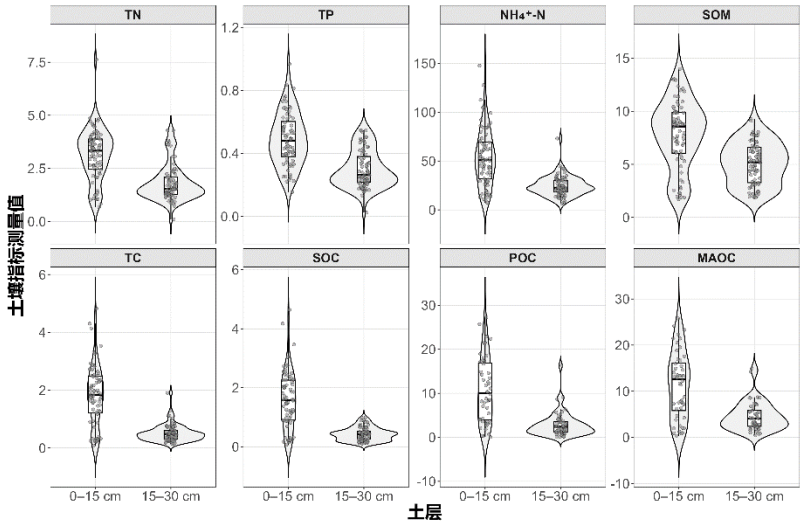

图 5 鄱阳湖泥滩土壤关键碳、氮和磷组分的垂向分布特征。小提琴图、箱线图和散点分别表示数据分布密度、中位数及四分位距和单个观测值，0~15 cm 和 15~30 cm 分别代表表层和亚表层土壤。各指标采用独立纵轴尺度，仅用于比较同一指标在两个土层间的分布差异

Fig.5 Vertical distributions of key carbon, nitrogen, and phosphorus components in mudflat soils of Lake Poyang. Violin plots, boxplots, and points represent data density distributions, medians and interquartile ranges, and individual observations, respectively.

表 1 鸟粪累积量与泥滩表层和亚表层土壤碳、氮、磷组分及其表层相对富集的关系

Tab.1 Associations of bird guano accumulation with carbon, nitrogen, and phosphorus components in surface and subsurface mudflat soils and with their relative surface enrichment

指标	表层 β	表层 p_{BH}	亚表层 β	亚表层 p_{BH}	表层−亚表层差值 β	差值 p_{BH}
TN	0.996	0.006	0.101	0.612	0.895	0.005
TP	0.154	0.014	0.028	0.493	0.126	0.007
pH	0.083	0.641	0.125	0.258	-0.042	0.727
SOM	1.893	0.006	1.000	0.104	0.893	0.040
NO_3^--N	0.079	0.598	0.387	0.218	-0.308	0.230
NH_4^+-N	0.496	0.014	0.147	0.104	0.350	0.097
AP	0.133	0.350	0.096	0.239	0.037	0.749
DOC	0.235	0.177	0.195	0.230	0.040	0.749
TC	0.688	0.006	0.103	0.183	0.584	0.005
SOC	0.505	0.045	0.099	0.224	0.406	0.040
MAOC	4.382	0.314	1.577	0.258	2.805	0.399
POC	0.508	0.850	-1.606	0.104	2.114	0.670
SWC	0.032	0.081	0.043	0.119	-0.012	0.727
DBD	-0.011	0.850	-0.037	0.491	0.023	0.727
C:N	0.645	0.337	0.902	0.258	-0.257	0.753

β 为包含固定样带和采样月份固定效应的线性模型中，ln(1+单位面积干鸟粪累积量)的回归系数。表层−亚表层差值按同次采样的 0~15 cm 土层减去 15~30 cm 土层计算。NO_3^--N、NH_4^+-N、AP 和 DOC 在建模前进行 ln(1+x)转换，相关差值在转换后计算。p_{BH} 为分别在表层、亚表层和表层−亚表层差值模型组内经 Benjamini–Hochberg 方法校正后的 p 值。

份的变化，且并非由单一湖区主导(图 S4~S6)。颗粒有机碳和矿物结合有机碳在两个土层及其差值中均未表现出显著响应(表 1)。不同月份干鸟粪累积量、化学组成及单位面积 C、N 负荷的分布见图 S3。补充分析显示，不同月份干鸟粪累积量、化学组成及单位面积 C、N 负荷的分布存在差异（图 S3）。干鸟粪 TC、TN 和 C:N 与多数土壤指标的关联较弱，单位面积 C、N 负荷与土壤指标的响应模式总体与鸟粪累积量一致。控制鸟粪累积量后，干鸟粪 TC 仍与表层 SOC 及其表层−亚表层差值呈显著正相关（表 S2~S4）。

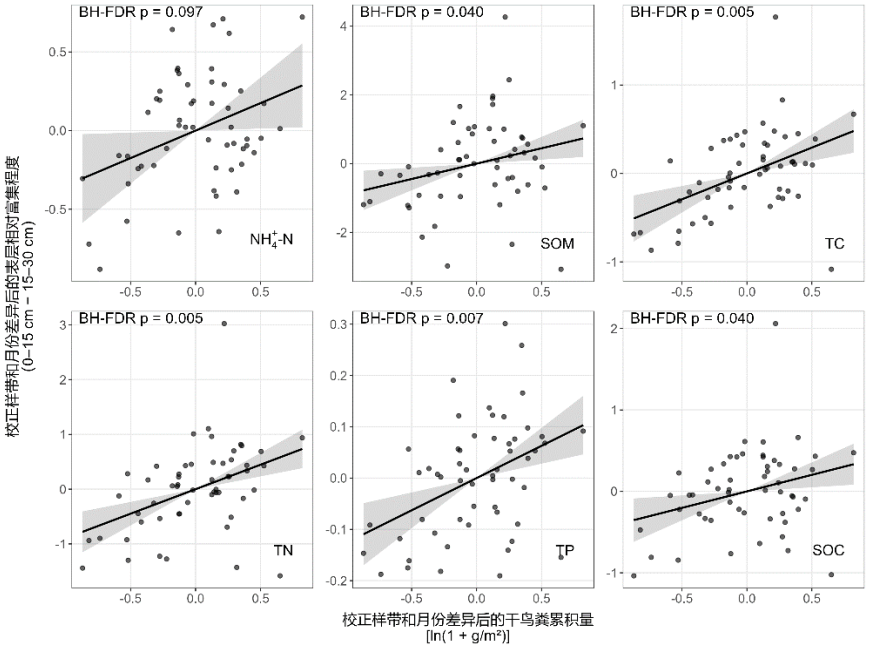

图 6 鸟粪累积量与泥滩土壤碳、氮、磷组分表层相对富集的关系。横、纵轴分别为扣除样带和采样月份效应后的 ln(1+单位面积鸟粪累积量)及表层减亚表层的配对差值，其中经 ln(1+x)转换的指标在转换后计算差值，黑色实线和灰色阴影分别表示固定效应模型拟合结果及其 95%置信区间，图中 *p* 值经 Benjamini–Hochberg 方法校正

Fig.6 Associations between guano accumulation and the relative surface enrichment of carbon, nitrogen, and phosphorus components in mudflat soils. The x- and y-axes represent ln(1+guano accumulation per unit area) and the paired surface-minus-subsurface difference, respectively, after accounting for transect and sampling-month effects. For variables subjected to ln(1+x) transformation, paired differences were calculated after transformation. Black solid lines and gray shaded areas represent fitted relationships from the fixed-effects models and their 95% confidence intervals, respectively. The p values were adjusted using the Benjamini–Hochberg method

3 讨论

3.1 鸟粪累积量的时空差异及其影响因素

鸟粪累积量总体呈现 11 月较低、1 月达峰、3 月回落的趋势，与越冬雁类自秋季陆续抵达、越冬中期数量增加以及春季迁徙启动的物候过程基本一致[32-35]。同时，枯水期水位下降使草洲、泥滩和浅水生境依次出露，持续改变水鸟可利用的觅食空间[36-37]。3 月不同湖区的变化趋于分化：部分区域(如朱市湖)随水鸟迁离而下降，而白沙湖、东湖和三泥湾等仍有较多雁类活动的区域保持较高水平，表明越冬后期鸟粪存量还受到水鸟重新分布的影响。空间上，较高的鸟粪累积量主要出现在湖区西部和南部的浅水子湖，东部主湖区相对较低。浅水子湖通常具有较适宜的水深和较低的人为干扰，是鄱阳湖越冬雁类的重

要栖息和觅食区域[33,38-39]。野外调查中观察到，东部洲滩砂质化较为明显，较弱的水分和养分保持能力可能限制植被生长及食物资源维持[40]。东部主湖区较低的鸟粪累积量，可能与优质食物相对不足以及雁类觅食范围增大有关。总体而言，鸟粪累积的空间差异主要受到枯水期水文过程塑造的生境可利用性及水鸟活动格局共同影响。

尽管本研究仅涵盖 2024–2025 年单个越冬期，星子站多年水位资料和南矶湿地 2019–2024 年鸟类监测结果显示，研究期低水位过程处于近年变化范围，雁类数量总体增加且长期占越冬水鸟的较高比例(图 S1~S2)，表明该年度并非水文条件或雁类活动明显异常的年份。然而，水位过程、泥滩出露时间和雁类空间分布均存在年际波动，鸟粪累积格局的跨年度稳定性仍需通过长期定点监测加以验证。

3.2 新鲜鸟粪碳氮组成的空间差异及其成因

新鲜鸟粪的化学计量学特征可反映雁类近期食物的营养特征[41]，其湖区差异可能对应摄食资源的空间变化。雁类偏好蛋白质含量较高、纤维含量较低的幼嫩苔草[31]，而苔草成熟后蛋白质含量下降、纤维素和木质素含量增加[42-43]，因此常湖池和三泥湾新鲜鸟粪较高的 TN 及较低的 C:N 源于较高质量的食物。白沙湖鸟粪累积量较高，但新鲜鸟粪 TN 含量较低、C:N 较高，可能是持续啃食消耗优质资源后，雁类转向老叶或根茎等低质量食物所致[44-45]。这种因资源耗竭引发的食性转变，不仅降低了鸟粪的养分含量，也反映出白沙湖面临较大的啃食压力。珠湖和都昌新鲜鸟粪较低的 TC、TN 也可能与东部主湖区的生境条件有关。

3.3 鸟粪累积与泥滩表层土壤碳、氮、磷再分配

草食性水鸟在草洲觅食并于泥滩停歇和排泄，可将摄取的营养元素定向转移至高频活动区域，形成局部养分富集斑块[3,4,6]。本研究中，鸟粪累积量增加与泥滩表层土壤 TN、TP 和 TC 升高密切相关，且三者的表层−亚表层差值在多种稳健性分析中保持一致，提示越冬水鸟排泄可能促进碳、氮和磷在草洲-泥滩复合生境中的空间再分配，该响应的垂向差异与鸟粪直接沉积于泥滩表面有关。已有研究表明，鸟粪沉积可显著提高表层土壤的氮、磷等养分含量，鸟粪有机质进入土壤后也会发生持续降解和转化[46-47]。因此，单个越冬期内鸟粪累积所对应的土壤变化更易首先表现于表层，而向亚表层迁移及长期保存仍有待进一步验证。表层 NH_4^+-N 随鸟粪累积量增加而升高，提示部分鸟粪氮已进入较活跃的转化过程，但其表层−亚表层差值未表现出与 TN 相同的稳健性，可能主要反映短期转化或暂时滞留。由于鸟粪中的氮可通过矿化和淋溶快速周转，磷则更易被土壤颗粒吸附并暂时保存于表层沉积物中[48-49]，因此不同元素的迁移和保存过程并不完全一致。

表层 TC 和 SOC 增加不能直接视为稳定碳库形成，因为 POC 主要受有机物输入与分解控制，MAOC 的形成则依赖微生物加工及有机质与矿物表面的结合[17,20,50-51]。本研究未观察到 POC 和 MAOC 的稳定变化，说明单个越冬期内与鸟粪累积相关的表层碳增加主要表现为短期富集，尚未形成可检测的稳定净积累。鄱阳湖泥滩经历周期性出露和再淹没，与鸟粪累积相关的表层碳可能在水文转换过程中持续发生分解、迁移和组分转化。因此，表层有机碳增加能否进一步形成较为持久的土壤碳库，仍需通过跨年度观测和稳定同位素示踪加以验证。与鸟粪累积量相比，单位质量鸟粪 TC、TN 和 C:N 对土壤指标的解释作用相对有限(表 S2–S4)，单位面积元素负荷主要受鸟粪累积量控制，而不同样点鸟粪碳氮组成的变异不足以产生同等强度的土壤响应。因此，当前结果更支持鸟粪输入数量发挥主导作用。

鄱阳湖泥滩在春季水位回升后重新淹没，枯水期累积于表层的碳、氮和磷可能进一步参与沉积物-水界面的物质交换。干燥-再湿润和出露-再淹没可改变湿地土壤的氮转化与磷释放过程[48,52]；鸟粪浸水后也可快速释放部分可溶性氮、磷，并改变水体营养盐组成[53]，而水位和水动力变化会进一步影响沉积物磷的释放[49,54]。因此，泥滩表层的元素富集可能具有阶段性，重新淹没后的迁移与释放仍需通过淹水培养和原位监测加以验证。

3.4 研究局限与展望

本研究通过固定样带重复观测、采样月份控制及表层−亚表层配对差值，尽可能降低了样带间背景差异和天然垂向梯度的干扰，但野外泥滩难以设置严格的零鸟粪对照，水位、出露时间及冲淤过程也可能与鸟粪累积同步变化，因此不能将结果视为严格的因果效应。此外，研究仅覆盖一个越冬期，其年际代

表性仍需通过跨年度定点观测以及鸟类排除和人工加粪实验加以验证。

由于鸟粪累积存量同时受排泄输入和沉积后损失过程影响，本研究尚不能量化鸟粪的实际沉积通量。后续可通过定期清除和重复收集，结合水鸟数量、停歇时间观测，估算鸟粪沉积速率与保存比例；同时结合同位素示踪和淹水培养，追踪鸟粪来源碳、氮和磷在再淹没过程中的迁移、转化与保存。

4 结论

本研究从鸟粪累积及土壤响应的角度，揭示了越冬水鸟排泄与鄱阳湖枯水期草洲-泥滩物质再分配之间的联系。越冬期鸟粪累积具有明显的时空异质性，新鲜鸟粪的碳氮组成在不同湖区间也存在差异，可能反映水鸟对栖息地和食物资源利用的空间分化。与鸟粪累积相关的土壤变化主要集中于泥滩表层，表现为碳、氮和磷的局部富集，提示水鸟活动可能参与草洲-泥滩复合生境中生源要素的空间再分配。表层总碳和土壤有机碳增加未伴随颗粒有机碳和矿物结合有机碳的同步积累，说明单个越冬期内与鸟粪累积相关的表层碳增加主要表现为短期富集，尚不能据此认定形成较为持久的土壤碳库。因此，评价越冬水鸟对洪泛湿地碳循环的影响，不应仅依据表层总碳或土壤有机碳含量变化，还需考察碳的矿化、迁移和矿物结合过程。春季水位回升后，泥滩表层累积的碳、氮和磷可能进一步参与沉积物-水界面的物质交换，其后续归趋仍需通过跨年度观测和控制实验加以验证。

5 附件

附图、附表见电子版（DOI 10.18307/2027.0423）。

6 参考文献

[1] Williams A. Waterbird population estimates. *Ostrich*, 2007, **78**(3): 661-663. DOI: 10.2989/OSTRICH.2007.78.3.18.329.

[2] Green AJ, Elmberg J. Ecosystem services provided by waterbirds. *Biological Reviews*, 2014, **89**(1): 105-122. DOI: 10.1111/brv.12045.

[3] Kitchell JF, Schindler DE, Herwig BR *et al*. Nutrient cycling at the landscape scale: The role of diel foraging migrations by geese at the Bosque del *Apache* National Wildlife Refuge, New Mexico. *Limnology and Oceanography*, 1999, **44**(3part2): 828-836. DOI: 10.4319/lo.1999.44.3_part_2.0828.

[4] Hahn S, Bauer S, Klaassen M. Quantification of allochthonous nutrient input into freshwater bodies by herbivorous waterbirds. *Freshwater Biology*, 2008, **53**(1): 181-193. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2007.01881.x.

[5] Post DM, Taylor JP, Kitchell JF *et al*. The role of migratory waterfowl as nutrient vectors in a managed wetland. *Conservation Biology*, 1998, **12**(4): 910-920. DOI: 10.1111/j.1523-1739.1998.97112.x.

[6] Dessborn L, Hessel R, Elmberg J. Geese as vectors of nitrogen and phosphorus to freshwater systems. *Inland Waters*, 2016, **6**(1): 111-122. DOI: 10.5268/IW-6.1.897.

[7] Adhurya S, Das S, Ray S. Guanotrophication by waterbirds in freshwater lakes: A review on ecosystem perspective. Mathematical Analysis and Applications in Modeling. Singapore: Springer, 2020: 253-269. DOI: 10.1007/978-981-15-0422-8_22.

[8] Van Geest GJ, Hessen DO, Spierenburg P *et al*. Goose-mediated nutrient enrichment and planktonic grazer control in Arctic freshwater ponds. *Oecologia*, 2007, **153**(3): 653-662. DOI: 10.1007/s00442-007-0770-7.

[9] Verstijnen YJM, Maliaka V, Catsadorakis G *et al*. Colonial nesting waterbirds as vectors of nutrients to Lake Lesser Prespa (Greece). *Inland Waters*, 2021, **11**(2): 191-207. DOI: 10.1080/20442041.2020.1869491.

[10] Mukherjee A, Pal S, Adhurya S *et al*. Guanotrophy: Waterbirds pay for using resources at their wintering habitats. *Integrative Conservation*, 2024, **3**(4): 382-397. DOI: 10.1002/inc3.80.

[11] Otero XL, De La Peña-Lastra S, Pérez-Alberti A *et al*. Seabird colonies as important global drivers in the nitrogen and phosphorus cycles. *Nature Communications*, 2018, **9**: 246. DOI: 10.1038/s41467-017-02446-8.

[12] Otero XL, Tejada O, Martín-Pastor M *et al*. Phosphorus in seagull colonies and the effect on the habitats. The case of yellow-legged gulls (*Larus michahellis*) in the Atlantic Islands National Park (Galicia-NW Spain). *Science of the Total Environment*, 2015, **532**: 383-397. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2015.06.013.

[13] García LV, Marañón T, Ojeda F *et al*. Seagull influence on soil properties, chenopod shrub distribution, and leaf nutrient status in semi-arid

Mediterranean islands. *Oikos*, 2002, **98**(1): 75-86. DOI: 10.1034/j.1600-0706.2002.980108.x.

[14] Szymański W, Zwolicki A, Zmudczyńska-Skarbek K *et al*. Impact of planktivorous little auks (*Alle alle*) on soil organic matter in Spitsbergen, High Arctic. *Polish Polar Research*, 2023: 401-417. DOI: 10.24425/ppr.2023.144544.

[15] Mizutani H, Wada E. Nitrogen and carbon isotope ratios in seabird rookeries and their ecological implications. *Ecology*, 1988, **69**(2): 340-349. DOI: 10.2307/1940432.

[16] Heine JC, Speir TW. Ornithogenic soils of the cape bird Adelie penguin rookeries, *Antarctica*. *Polar Biology*, 1989, **10**(2): 89-99. DOI: 10.1007/BF00239153.

[17] Lavallee JM, Soong JL, Cotrufo MF. Conceptualizing soil organic matter into particulate and mineral-associated forms to address global change in the 21st century. *Global Change Biology*, 2020, **26**(1): 261-273. DOI: 10.1111/gcb.14859.

[18] Cotrufo MF, Wallenstein MD, Boot CM *et al*. The Microbial Efficiency-Matrix Stabilization (MEMS) framework integrates plant litter decomposition with soil organic matter stabilization: Do labile plant inputs form stable soil organic matter *Global Change Biology*, 2013, **19**(4): 988-995. DOI: 10.1111/gcb.12113.

[19] Kallenbach CM, Frey SD, Grandy AS. Direct evidence for microbial-derived soil organic matter formation and its ecophysiological controls. *Nature Communications*, 2016, **7**: 13630. DOI: 10.1038/ncomms13630.

[20] Feng X, Dai G, Liu T *et al.* Understanding the mechanisms and potential pathways of soil carbon sequestration from the biogeochemistry perspective. *Science China Earth Sciences*, 2024, **67**(11): 3386-3396. DOI: 10.1007/s11430-024-1359-9. [冯晓娟, 戴国华, 刘婷等. 从生物地球化学视角理解土壤碳封存的机制和潜在途径. 中国科学: 地球科学, 2024, **67**(11): 3421-3432.]

[21] Wang CX, Xia SX, Yu DK *et al*. Temporal and spatial distribution characteristics and hotspot area identification of wintering geese in Lake Poyang. *J Lake Sci*, 2024, **36**(3): 836-845. DOI: 10.18307/2024.0331. [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.]

[22] Wang YY, Jia YF, 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. DOI: 10.1111/fwb.12216.

[23] Xia SX, Liu Y, Chen B *et al*. Effect of water level fluctuations on wintering goose abundance in Poyang Lake wetlands of China. *Chinese Geographical Science*, 2017, **27**(2): 248-258. DOI: 10.1007/s11769-016-0840-z.

[24] Shao M, Chen B, Jiang J. Population dynamics and spatial-temporal distributions of Anseriformes overwintering in Poyang Lake, China. *Sichuan Journal of Zoology*, 2016, **35**(3): 460-465. DOI: 10.11984/j.issn.1000-7083.20150332. [邵明勤, 陈斌, 蒋剑虹. 鄱阳湖越冬雁鸭类的种群动态与时空分布. 四川动物, 2016, **35**(3): 460-465.]

[25] Guo H, Hu Q, Zhang Q *et al.* Annual variations in climatic and hydrological processes and related flood and drought occurrences in the Poyang Lake Basin. *Acta Geographica Sinica*, 2012, **67**(5): 699-709. DOI: 10.11821/xb201205012. [郭华, 胡奇, 张奇等. 鄱阳湖流域水文变化特征成因及旱涝规律. 地理学报, 2012, **67**(5): 699-709.]

[26] Yang X, Ma J-S, Zhang H *et al*. Community structure and the water quality during different hydrological periods in Poyang Lake. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2021, **45**(5): 1093-1103. DOI: 10.7541/2021.2020.148. [杨潇, 马吉顺, 张欢等. 鄱阳湖不同水文期浮游生物群落结构特征和影响因素及水质评价. 水生生物学报, 2021, **45**(5): 1093-1103.]

[27] 吴麒. 候鸟粪便输入对鄱阳湖湿地土壤理化性质和细菌群落的影响[学位论文]. 南昌: 南昌大学, 2021.

[28] Zhang X, Li Y, Yu G *et al.* Runoff simulation and response to climate changes for Poyang Basin during the past 1000 years. *J Lake Sci*, 2016, **28**(4): 887-898. DOI: 10.18307/2016.0423. [张小琳, 李云良, 于革等. 鄱阳湖流域过去 1000a 径流模拟以及对气候变化响应研究. 湖泊科学, 2016, **28**(4): 887-898.]

[29] Qi SH, Zhang QM, Jiang F *et al*. Study on the effects on the landscape spatial pattern of the wintering birds' habitat from lake level in Poyang Lake wetland. *Journal of Natural Resources*, 2014, **29**(8): 1345-1355. DOI: 10.11849/zrzyxb.2014.08.007. [齐述华, 张起明, 江丰等. 水位对鄱阳湖湿地越冬候鸟生境景观格局的影响研究. 自然资源学报, 2014, **29**(8): 1345-1355.]

[30]孟竹剑. 鄱阳湖越冬雁类栖息地模型及环境容纳量研究[学位论文]. 南昌: 南昌大学, 2018.

[31] Wang CX, Xia SX, Yu XB *et al*. It takes two to Tango: Plant height and nutrient level determine the diet selection of wintering geese in Poyang Lake, a Ramsar wetland. *Global Ecology and Conservation*, 2024, **49**: e02802. DOI: 10.1016/j.gecco.2024.e02802.

[32] Xu F, Liu GH, Si YL. Local temperature and El Niño Southern Oscillation influence migration phenology of East Asian migratory waterbirds wintering

in Poyang, China. *Integrative Zoology*, 2017, **12**(4): 303-317. DOI: 10.1111/1749-4877.12248.

[33] Huang W, Xia S, Yu X. Importance of sub-lakes in Poyang Lake for wintering geese: An assessment and conservation gap analysis. *J Lake Sci*, 2026, **38**(1): 277-289. DOI: 10.18307/2026.0135. [黄薇霖, 夏少霞, 于秀波. 鄱阳湖碟形湖对越冬雁类的重要性评估与保护空缺识别. 湖泊科学, 2026, **38**(1): 277-289.]

[34] Ji WT, Zeng NJ, Wang YB *et al*. Analysis on the waterbirds community survey of Poyang Lake in winter. *Geographic Information Sciences*, 2007, **13**(1/2): 51-64. DOI: 10.1080/10824000709480632.

[35] Shao M, Jiang J, Guo H *et al*. Abundance, distribution and diversity variations of wintering water birds in Poyang Lake, Jiangxi Province, China. *Pakistan Journal of Zoology*, 2014, **46**(2): 451-462.

[36] Xie DM, Zheng P, Deng HB *et al*. Landscape responses to changes in water levels at Poyang Lake wetlands. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, **31**(5): 1269-1276. [谢冬明, 郑鹏, 邓红兵等. 鄱阳湖湿地水位变化的景观响应. 生态学报, 2011, **31**(5): 1269-1276.]

[37] Bai JP, Zhang H, Zhou HK *et al*. Winter coexistence in herbivorous waterbirds: Niche differentiation in a floodplain, Poyang Lake, China. *Ecology and Evolution*, 2021, **11**(23): 16835-16848. DOI: 10.1002/ece3.8314.

[38] Teng JK, Yu XB, Xia SX *et al*. Suitable habitat dynamics of wintering geese in a large floodplain wetland: Insights from flood duration. *Remote Sensing*, 2022, **14**(4): 952. DOI: 10.3390/rs14040952.

[39] Xia SX, Yu DK, Cui P *et al*. Suitable-habitat dynamics for wintering geese in China's largest freshwater lake. *Global Ecology and Conservation*, 2021, **27**: e01528. DOI: 10.1016/j.gecco.2021.e01528.

[40] Musei SK, Kuyah S, Nyawira S *et al*. Sandy soil reclamation technologies to improve crop productivity and soil health: A review. *Frontiers in Soil Science*, 2024, **4**: 1345895. DOI: 10.3389/fsoil.2024.1345895.

[41] Sitters J, Bakker ES, Veldhuis MP *et al*. The stoichiometry of nutrient release by terrestrial herbivores and its ecosystem consequences. *Frontiers in Earth Science*, 2017, **5**: 32. DOI: 10.3389/feart.2017.00032.

[42] Wu T, Xia L, Pan BH *et al*. Mowing of *Carex brevicuspis* (Cyperaceae) improves food quality for herbivorous geese in Dongting Lake: The potential mechanisms. *Frontiers in Plant Science*, 2025, **16**: 1566808. DOI: 10.3389/fpls.2025.1566808.

[43] Wang CX, Xia SX, Yu XB *et al*. Timing mowing for maximal energy gain - Managing foraging habitat of wintering geese under extreme drought conditions. *Journal of Environmental Management*, 2024, **370**: 122360. DOI: 10.1016/j.jenvman.2024.122360.

[44] Wang YF, Chen Q, Li L *et al*. The cascading effects of submerged macrophyte collapse on geese at Poyang Lake, China. *Freshwater Biology*, 2023, **68**(6): 926-939. DOI: 10.1111/fwb.14076.

[45] Zhang PY, Zou YA, Tao K *et al*. Extreme drought alters waterfowl distribution patterns and spatial niches in floodplain wetlands. *Global Ecology and Conservation*, 2024, **51**: e02901. DOI: 10.1016/j.gecco.2024.e02901.

[46] Zwolicki A, Zmudczyńska-Skarbek KM, Iliszko L *et al*. Guano deposition and nutrient enrichment in the vicinity of planktivorous and piscivorous seabird colonies in Spitsbergen. *Polar Biology*, 2013, **36**(3): 363-372. DOI: 10.1007/s00300-012-1265-5.

[47] Wu LB, Sheng M, Liu XD *et al*. Molecular transformation of organic nitrogen in Antarctic penguin guano-affected soil. *Environment International*, 2023, **172**: 107796. DOI: 10.1016/j.envint.2023.107796.

[48] Venterink HO, Davidsson TE, Kiehl K *et al*. Impact of drying and re-wetting on N, P and K dynamics in a wetland soil. *Plant and Soil*, 2002, **243**(1): 119-130. DOI: 10.1023/A: 1019993510737.

[49] Wang LQ, Liang T. Distribution characteristics of phosphorus in the sediments and overlying water of Poyang lake. *PLoS One*, 2015, **10**(5): e0125859. DOI: 10.1371/journal.pone.0125859.

[50] Cotrufo MF, Ranalli MG, Haddix ML *et al*. Soil carbon storage informed by particulate and mineral-associated organic matter. *Nature Geoscience*, 2019, **12**(12): 989-994. DOI: 10.1038/s41561-019-0484-6.

[51] Sokol NW, Sanderman J, Bradford MA. Pathways of mineral-associated soil organic matter formation: Integrating the role of plant carbon source, chemistry, and point of entry. *Global Change Biology*, 2019, **25**(1): 12-24. DOI: 10.1111/gcb.14482.

[52] Baldwin DS, Mitchell AM. The effects of drying and re-flooding on the sediment and soil nutrient dynamics of lowland river–floodplain systems: A synthesis. *Regulated Rivers*: *Research & Management*, 2000, **16**(5): 457-467. DOI: 10.1002/1099-1646(200009/10)16: 5457: : AID-RRR597>3.0.CO;2-B.

[53] Mariash HL, Rautio M, Mallory M *et al*. Experimental tests of water chemistry response to ornithological eutrophication: Biological implications in

Arctic freshwaters. *Biogeosciences*, 2019, **16**(23): 4719-4730. DOI: 10.5194/bg-16-4719-2019.

[54] Tong YL, Liang T, Wang LQ *et al*. Simulation on phosphorus release characteristics of Poyang Lake sediments under variable water levels and velocities. *Journal of Geographical Sciences*, 2017, **27**(6): 697-710. DOI: 10.1007/s11442-017-1401-9.