

长江口潮间带大型底栖动物群落演替

章飞军, 童春富, 谢志发, 刘文亮, 高 伟, 陆健健*

(华东师范大学河口海岸学国家重点实验室, 上海 200062)

摘要:2006 年 1 月在崇明岛西端的潮间带湿地进行了一项生态工程, 经过土方工程的区域被选为大型底栖动物群落演替区, 因为其中的大型底栖动物群落受到了较大破坏, 在其周边未受干扰区设立对照样点。试图通过群落重建群的研究分析 3 个问题: (1) 在群落恢复过程中不同的生态学指标如何变化? (2) 群落演替过程中什么先增长, 生物量还是复杂性? (3) 是否可以选生态指标以利于演替过程中 3 类不同增长模式(生物量、网络结构和信息量)的识别? 多变量分析用于检验被干扰区群落是否已经得到恢复。Shannon-Wiener 指数、Margalef 指数、Pielou 均匀度指数、能质(exergy)和结构能质(Specific exergy)用于分析演替过程中群落状态的变化。结果显示物种随时间的更替与群落结构变化密切相关。物种丰富度增长迅速, 而且对照区和演替区的物种组成非常相似。演替进行 1 个月左右之后, 演替区的生物多样性已经超过了对照区。能质和结构能质提供了群落结构发展的有用信息, 但仍然缺乏鉴别系统所处信息状态的能力。多样性分析结果可以从中度干扰假说(Intermediate Disturbance Hypothesis)得到很好地解释。总体而言, 干扰的空间尺度决定了群落的恢复特征, 如果干扰区域明显小于周边未受干扰的区域, 那么群落的复杂性(信息量和网络结构)将先于生物量得到恢复。

关键词:生态学指标; 大型底栖动物群落; 演替; 潮间带; 长江口

文章编号:1000-0933(2007)12-4944-09 中图分类号:Q178, Q179 文献标识码:A

The re-colonisation progress of intertidal benthic fauna community in the Changjiang Estuary

ZHANG Fei-Jun, TONG Chun-Fu, XIE Zhi-Fa, LIU Wen-Liang, GAO Wei, LU Jian-Jian*

State Key Laboratory of Estuarine and Coastal Research, East China Normal University, Shanghai 200062, China

Acta Ecologica Sinica, 2007, 27(12): 4944 ~ 4952.

Abstract: The study was carried out in an intertidal flat after ecological engineering at the west of Chongming Island in January, 2006. Succession plots were disturbed by ecological engineering and Macrobenthos community were damaged severely. Through a re-colonisation field study three main questions were approached: (1) How do different ecological indicators react during the process of recovery? (2) What does grow first during a community succession, biomass or complexity? (3) Can the chosen ecological indicators help in recognising the three proposed forms of growth: biomass, network and information, throughout re-colonisation? Multivariate analysis was performed to examine the convergence of the disturbed plots with the surrounding community during recovery. Shannon Wiener Index, Margalef Index, Pielou evenness, exergy and Specific exergy were applied to characterize the state of the community during the recovery process. Results showed that the replacement of species over time happened associated Macrobenthos community. Species richness increased

基金项目:国家 973 资助项目(2002CB412406); 上海市科委资助项目(04DZ12049); 国家自然科学基金资助项目(40506029)

收稿日期:2006-12-22; **修订日期:**2007-10-22

作者简介:章飞军(1978 ~), 男, 浙江人, 博士生, 主要从事大型底栖动物生态学、系统生态学研究。E-mail: zhangfei105939@sohu.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jilu@sklec.ecnu.edu.cn

Foundation item: The project was financially supported by the grants from State 973 (No. 2002CB412406), Science & Technology Department of Shanghai (No. 04DZ12049), and the National Natural Science Foundation of China (No. 40506029)

Received date: 2006-12-22; **Accepted date:** 2007-10-22

Biography: ZHANG Fei-Jun, Ph. D. candidate, mainly engaged in macrobenthos and ecosystem ecology. E-mail: zhangfei105939@sohu.com

rather rapidly and species composition was similar in disturbed and undisturbed areas. After 1 month, diversity was consistently higher in the community undertaking recovery. Exergy and Specific exergy provided useful information about the structural development of the community but lacked discriminating power with regard to the informational status of the system. The observations appear to illustrate a case explainable by the Intermediate Disturbance Hypothesis (IDH). Overall, the characteristics of a systems' recovery after disturbance appear to be dependent on the spatial scale of the disturbance. If a disturbed area is small when compared to a contiguous non-disturbed one, complexity (information and network) will recover prior to biomass.

Key Words: ecological indicators; macrobenthos community; succession; intertidal flat; Yangtze Estuary

演替 (succession) 的概念^[1] 已经被广泛运用于海洋生态系统研究。在一个相对不受干扰的环境或是仅受轻微干扰的环境,群落演替将随着长期的环境变化进行。但通常情况下,生态系统都会受到除自然干扰以外的人类活动影响,而生态系统在这些干扰之下会产生时空结构的剧烈变化^[2]。自从 20 世纪 70 年代以来,许多群落生态学家已经开始关注海岸带生态系统中不同干扰类型群落的动态恢复过程^[3~7]。并且有大量文献详细描述了全球不同类型(如:岩礁海岸^[8~12];珊瑚礁区^[13, 14];软底质区^[15, 16];河口^[17];盐沼^[18~20])海岸带生态系统的群落演替。长江河口关于群落演替的研究相对较少,仅见杨泽华等^[21]对九段沙盐沼演替序列不同阶段底栖动物群落特征的研究。

目前已经有相当多的生态学指标用于群落动态的评估和监测。然而,大多数指标仅考虑系统的某一部分。总体而言,它们都基于指示种的出现和消失进行评价;或者是通过生物采取的不同生态策略(如:物种多样性或者由于物种生物量变化引起的系统能量变化)来评价。还有一类生态指标是基于热力学原理或者是基于群落的网络分析,这些方法更多地从整体上考虑生态系统的信息变动^[22]。

本文试图运用生物量、生物多样性等常规的群落结构变化指标以及能质(exergy)、结构能质(Specific exergy)等从整体上考虑群落信息变动的指标对长江河口崇明岛西端潮间带湿地生态工程干扰后大型底栖动物群落的重建群过程进行分析,并比较不同生态学指标变化趋势的异同及其体现的生态学原理。

1 材料和方法

1.1 研究区域

2006 年 1 月在崇明岛西端选择了 3.5hm² 潮滩湿地进行生态引鸟工程建设。为了营造适宜的鸟类喜好生境,于 2006 年 1 月在工程区内进行了挖塘,潮沟岸滩削坡,光滩改造等土方工程。生态工程区位置如图 1 中黑色方块所示。在经过土方工程的区域设立 7 个采样点,作为大型底栖动物重新建群的研究区域,在其周边未受干扰区域设立 7 个对照样点。采样站位见图 2。

1.2 采样方法

大型底栖动物根据 BACI (Before versus After, Control versus Impact) 方法进行采样,取样时间间隔逐渐延长。工程前 1 天采样,设为 $t=0$;工程后马上采样,设为 $t=1$ 。然后,分别在工程后 9, 29, 90, 270d 进行采样。对照区和工程区同步采样。在实验室内对采集的底栖动物样品进行鉴定、计数,并测定生物量。

1.3 数据分析

群落标序等多变量分析均使用 PRIMER 5 软件包 (Plymouth Marine Laboratory, UK)^[23, 24]。分析前,丰度

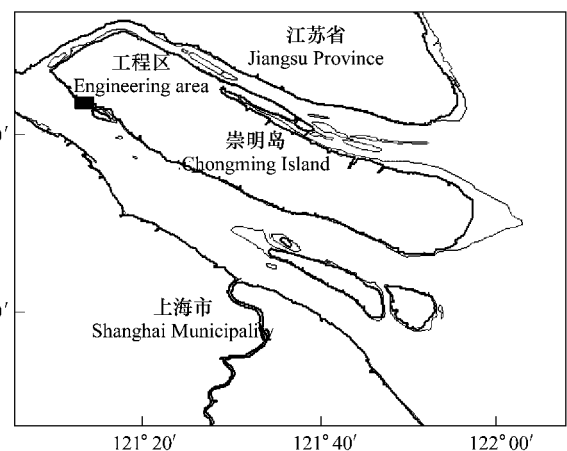


图 1 崇西湿地生态工程区域

Fig. 1 Chongxi wetland ecological engineering region

黑色方块区, 3.5hm² black area, 3.5hm²

和生物量数据通过二次方根标准化。在计算 Bray-Curtis 相似性矩阵的基础上,用非参数多维标序(non-metric multidimensional scaling)技术(nMDS)作二维标序。Stress 值用于分析 MDS 标序的可信度。

多样性分析采用 Shannon-Wiener 指数(H'), Margalef 指数(D)和 Pielou 均匀度指数(J'):

$$H' = - \sum p_i \log_e p_i \tag{1}$$

$$D = \frac{S - 1}{\log(N)} \tag{2}$$

$$J' = \frac{H'}{\log(S)} \tag{3}$$

式中, p_i 是第 i 个种的丰度占总丰度的比例, S 为总的种类数, N 为总的个体数。

群落整体的信息变动采用能质方法分析。能质作为热力学概念,是指系统从给定状态到与其周围介质达到平衡所能做的最大功。能质^[25] 源于热力学理论,是一个数学函数,在过去的 20 多年里已经被广泛用作综合性生态学指标。这一指标能够量化生态系统某一特定时刻的状态及其成熟度^[26],并能够及时的检测出系统是否按照人们预期的方向动态发展^[27, 28]。此外,这一指标还能有效的评估人类活动(如:改变生物多样性^[29]、污染^[30]、捕捞^[31])对生态系统造成的影响,然后采取相应的措施来更好地管理生态系统^[32~36]。

近来,能质理论更多的被直接用作生物学指标^[37~41]。Jørgensen 等^[42]、Bendoricchio 和 Jørgensen^[43] 提出的不同生物类群的能质估算公式为:

$$Ex = RT \sum_{i=0}^N (C_i \beta_i) \tag{4}$$

式中, Ex 为能质; R 为气体常数; T 为绝对温度; C_i 为系统中第 i 种有机成分的浓度或生物量; β_i 为第 i 种有机成分的权重转换因子,用于概略的表达生物量所含的信息量。 β_i 可根据储存在生物体基因内的信息进行计算^[44]。本文中用于估算 exergy 的 β_i 见表 1。

如果系统的总生物量为常量,能质的变化将完全由系统结构的复杂性决定。因此,结构能质^[37] 可以用于指示系统结构的复杂性变化。其值等于能质除以总生物量^[37],估算方法见方程(5)。能质和结构能质已被很多学者运用于生态系统研究,并证明了它们作为生态学指标的可行性^[2, 37, 46]:

$$Ex_s = \sum_{i=0}^N (C_i \beta_i) / \sum_{i=0}^N (C_i) \tag{5}$$

2 结果

2.1 大型底栖动物群落结构的变化

本研究共采集到大型底栖动物 22 种,分属多毛类(Polychaeta)、腹足类(Gastropoda)、甲壳类(Crustacean)和双壳类(Bivalve)4 个主要分类类群。对照区不同采样时间大型底栖动物群落各分类类群的丰度变化如图 3A 所示。各类群总丰度随采样时间的变化呈现出较大波动。其中十足类和腹足类丰度在不同采样时间都大

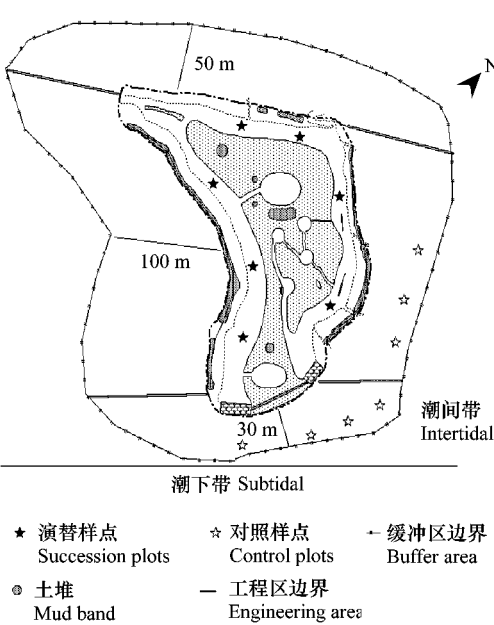


图 2 大型底栖动物采样站位
Fig. 2 Macrobenthos sampling stations

表 1 用于估算 exergy 的权重转换因子(β_i)^[45]

Table 1 values for the weighting factors (β_i) to estimate exergy ^[46]	
生物类群 Organisms	权重因子(β_i) Weighting factor
环节动物 Annelid worms	50
甲壳类 Crustaceans	230
腹足类 Gastropods	450
双壳类 Bivalves	760

于其它类群。对照区不同采样时间各类群大型底栖动物生物量变化如图 3C 所示。由图可见甲壳类是不同采样时间总生物量的主要贡献者。演替区不同分类类群大型底栖动物群落的丰度变化如图 3B 所示。从工程后第 1 天(s(1))开始,十足类(属于甲壳类)丰度一直呈增长趋势,并且其丰度都大于其它类群。腹足类则在工程后 29d 才开始出现,然后出现持续增长。其它类群的丰度在群落恢复过程中呈一定的波动现象。演替区不同采样时间各类群大型底栖动物生物量变化如图 3D 所示。在整个恢复过程中(s(1) - s(270)),甲壳类的生物量一直呈上升趋势,相对于其它类群优势较大。其它类群的生物量在群落恢复过程中也呈一定的增长趋势,但量值较小。

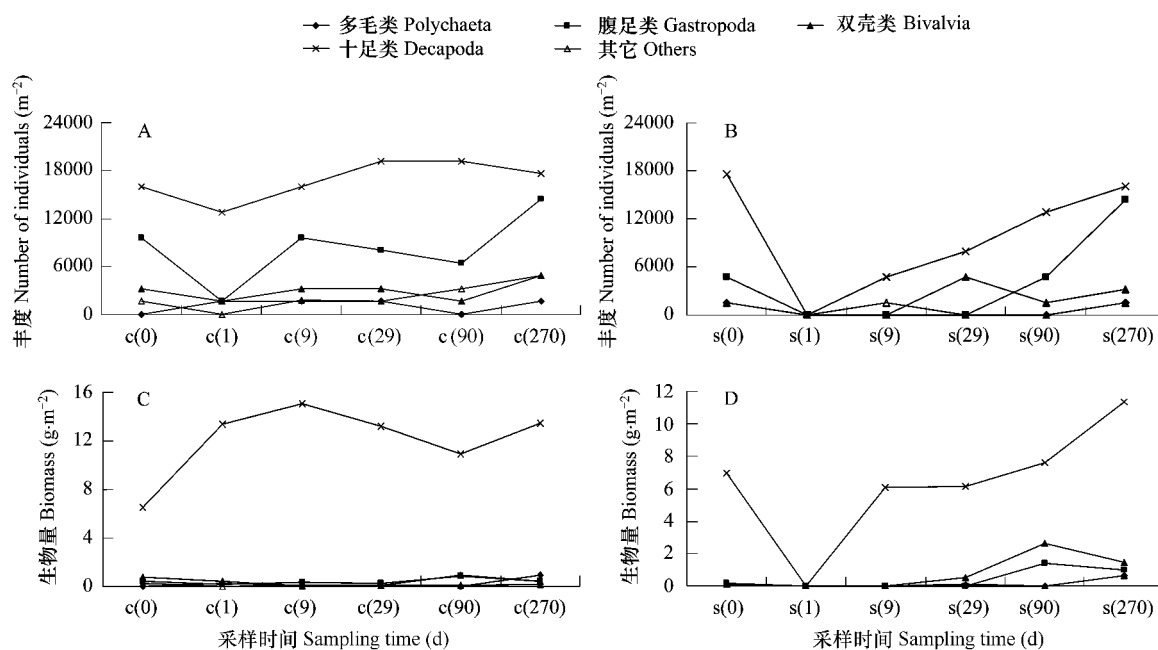


图 3 对照区(c)和演替区(s)大型底栖动物的生物量和丰度随不同采样时间的变化

Fig. 3 Changes of macrobenthos abundance and biomass in the control plots (c) and succession plots (s) along the studying period

2.2 群落恢复

各采样时间两个采样区大型底栖动物的总丰度(图 4A)和总生物量数据(图 4B)在工程后 90d 趋向于统一。丰度和生物量趋于统一表明工程区的群落已得到恢复。这还可以从 MDS 二维标序分析得到证明(图 5)。MDS 标序分析可以连续地展示样本间生物组成的相似关系,因而能很好地表达群落对于比较连续的非生物环境梯度的响应^[47]。胁强系数(stress)可用于判断一个二维 MDS 标序结果可信度: $0 < \text{stress} < 0.01$, 结

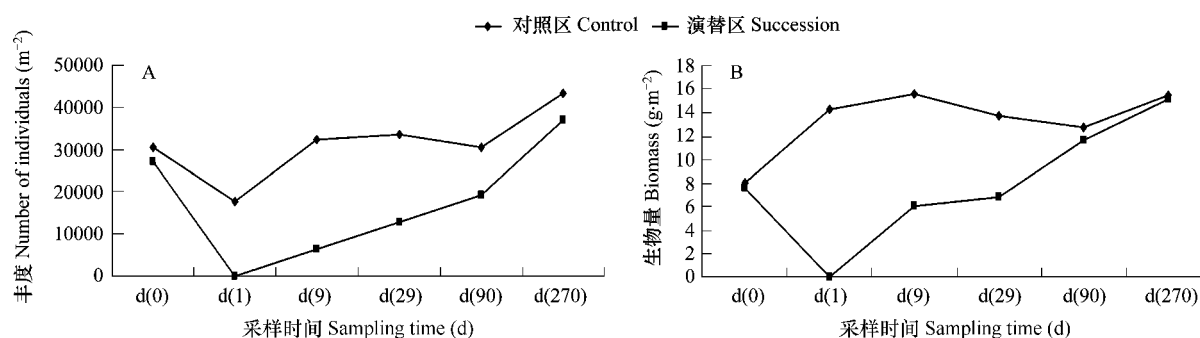


图 4 演替区和对照区总丰度(A)和总生物量(B)随采样时间变化的比较

Fig. 4 Comparison of temporal changes between succession plots and control plots; (A) macrobenthos total abundance and (B) total biomass

果完全可信; $0.01 < \text{stress} < 0.05$,可信; $0.05 < \text{stress} < 0.1$,基本可信; $0.1 < \text{stress} < 0.2$,结果仍有参考价值,但某些细节不可信; $0.2 < \text{stress} < 0.3$,结果几乎是任意的,不可信^[23],图5的胁强系数都为0.01,表明MDS标序结果可信。

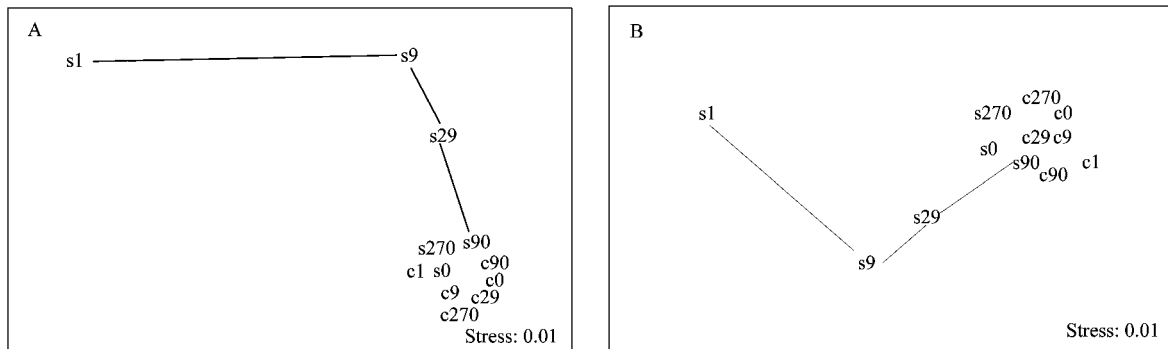


图5 群落非参数多变量二维标序比较:对照区(c)和演替区(s),大型底栖动物的丰度数据(A)和生物量数据(B)

Fig. 5 Two-dimensional non-metric multidimensional scaling (nMDS) ordinations comparing communities: control plots (c) and succession plots (s), regarding (A) macrofauna abundance and (B) macrofauna biomass data

2.3 生态学指标比较

不同生态学指标究竟是怎样反映群落恢复过程的呢?两个采样区不同生态学指标值随时间变化如图6所示。大体上,对照区的Margalef指数(D)在工程后29d之前都大于演替区,29d后渐渐出现了相反情况(图6A)。除了演替开始阶段,从工程后9d起演替区的均匀度指数(J')(图6B)一直都大于对照区。Shannon-Wiener指数(图6C)的变化趋势与Margalef指数相似。

从能质指数(图6D)的变化可以看出,演替区的指数值在演替过程中一直呈增长趋势,并在演替的最后阶段与对照区的指数值趋于一致。结构能质指数值(图6E)在工程9d后的整个群落恢复过程中演替区和对照区都非常接近。体现了两个研究区域中大型底栖动物群落相似的结构复杂性。但是演替区的结构能质指数值在整个群落恢复过程中都略小于对照区的值。

3 讨论

在群落演替过程中究竟是什么先增长?在理论上,所有生态指标都会对生物群落的种类组成和丰度进行统计分析,在此基础上可以对一个生态系统的状态做出判断。然而,许多在实践中发展起来的用于描述生态系统特征的方法具有特殊性,并不能广泛的适用于一般的生态系统。所以,把单一的生态学指标用于诸如系统恢复这样的复杂过程评价是不可取的。正确做法应该是尽可能地用多种生态学指标从系统各个方面进行综合考虑。

3.1 群落恢复过程中不同生态学指标如何变化?

一般认为演替的早期阶段那些生长快的机会种和r-对策种会成为优势种,这也为更高营养级物种的出现准备了充分的食物来源^[18]。本研究的大型底栖动物组成变化也正好体现了这一点。因为演替开始阶段甲壳类出现了较大的丰度,而双壳类和多毛类等演替的后半阶段才开始出现。演替过程中出现的物种个体会逐渐增大,生长会减慢,繁殖力会降低,并且会出现更复杂的形态以及增加空间需求。随着演替的进行,会出现更多的物种,以及由于空间异质性的增加导致多样性的增加。事实上,本研究中种类丰富度(Margalef指数)不仅在群落恢复过程中呈增加趋势,而且在工程29d之后其值还超过了对照区。另一类多样性指数同时反映群落的物种丰富度和每个物种的相对丰度,用得最广泛的是Shannon-Wiener指数。Shannon指数最早被用于信息论研究,但现在已经广泛地用于生态群落多样性估算。在本研究中Shannon-Wiener指数显示出了与Margalef指数相似地群落变化趋势。而工程区的Pielou均匀度指数甚至仅在工程后9d就超过了对照区。从这些现象可以看出:首先,多样性的增加非常快。大约1个月之后,演替区群落物种数量的信息已经和对照区

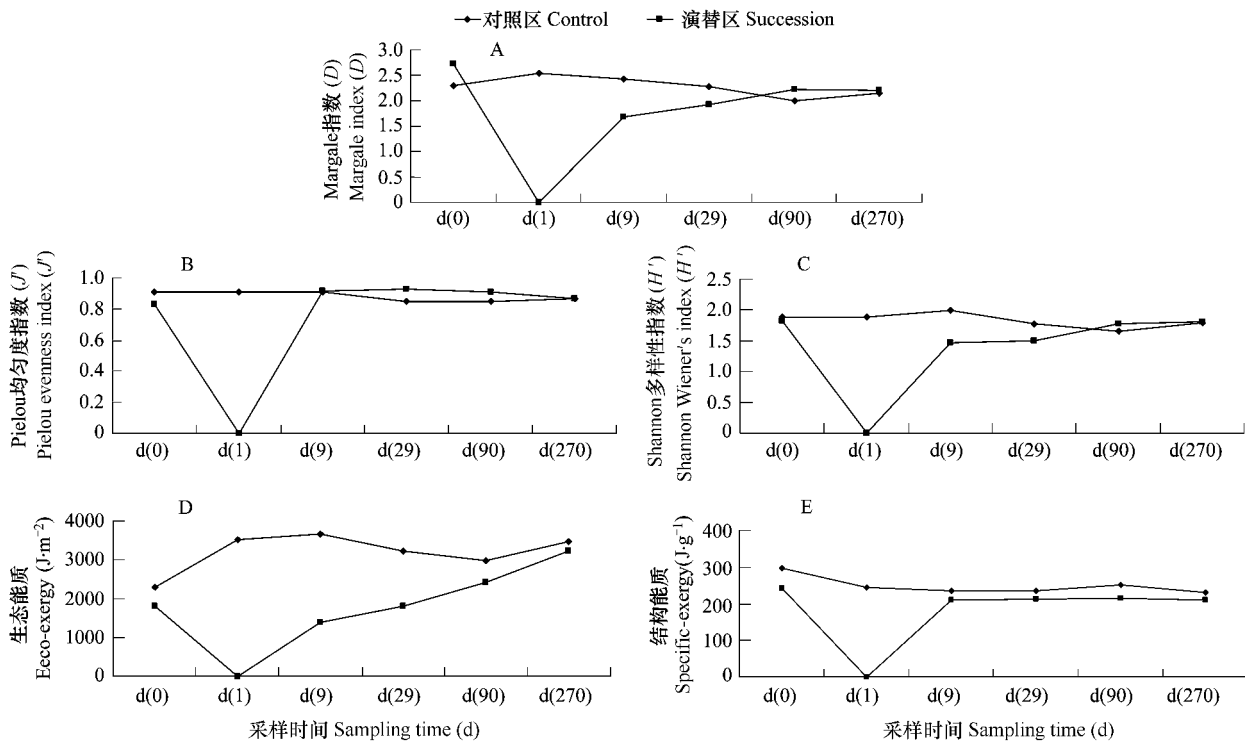


图6 对照区和演替区 Margalef 指数(A)、Pielou 均匀度(B)、Shannon 多样性指数(C)、能质(D)和结构能质(E)的变化

Fig. 6 Variation of (A) Margalef, (B) Pielou's evenness, (C) Shannon diversity, (D) Exergy and (E) Specific Exergy in control and succession plots

相似了。另外,种类组成也显示出了两个群落的相似性。这些现象可以从已有的很多关于干扰尺度对群落演替机制影响的报道^[8]得到解释。事实上,根据已有的研究表明大尺度干扰之后,浮游幼体是海岸带底栖群落重建群的重要种质来源。而在小尺度的干扰之后(厘米或米的尺度),重建群通常由临近未受干扰群落中的后期幼体和具活动能力的成体完成^[19]。本研究中工程后 29d 演替区群落多样性逐渐高于对照区主要是由于本研究属于小尺度干扰,所以大型底栖动物的重建群主要由周边未受干扰群落中的后期幼体和具活动能力的成体完成。因此群落恢复的速度较快,经过 1 个月左右以后,尽管工程干扰对大型底栖动物的影响仍在,但已经不明显了。在工程 29d 后演替区群落的多样性高于对照区的现象可以用中度干扰假说(Intermediate Disturbance Hypothesis)来解释^[48, 49]。中度干扰假说认为中等程度的干扰会使群落的多样性值达到最高。如果干扰程度过小或过轻,通过竞争之后,在群落趋于稳定时,仅有少数种类能够成为优势种。如果干扰程度过重或过频,那么只有少量的种类能够抵抗干扰后生存下来。也就是说本研究是中等程度干扰下的群落恢复。

尽管在实际运用中群落增长大多用生物量和多样性等可计算的量化指标来体现,但也可以反映在结构次序或信息量的增长^[38]。Jørgensen 等^[28]提出了 3 种类型的群落增长模式,分别是:储量的增长(类型 I),流量的增长(类型 II)和组织结构复杂性的增长(类型 III),运用在本研究中可以分别对应生物量、网络结构和信息量的增长。关于这 3 种类型的增长,Jørgensen 等^[28]假设在生态演替过程中,演替早期以储存能量为主,也就是类型 I 增长,表现为群落结构的构建;其重要特征是群落的能量迅速积累而熵产量低。演替中期,群落中物种间的相互联系程度增加,也就意味着能量流量的增加(类型 II 增长)。演替的最后阶段,亦即群落成熟阶段,循环成为群落的主要特征,反映出群落高度的组织性(类型 III 增长)。

Jørgensen 和 Mejer^[25]曾建议用能质储量作为群落复杂性测度。在他们的建议中假设:(a)系统的复杂性与出现的更复杂的物种有关,亦即与更高的信息量有关;(b)生态系统的发展驱使系统的能质储量趋于特定环境下的最优化。能质的储量表明了系统距离热力学平衡的距离,反映出系统组织结构的发展程度^[46]。

本研究的演替过程中能质指标的变化趋势与生物量的变化趋势非常相似。尽管 3 个月后(工程后 90d)演替区的群落结构已经和对照区非常相似(图 4B、5B),但 9 个月之后(工程后 270d)演替区的生物量还未达到对照区的水平。而结构能质或者称之为群落的平均生物复杂性在群落的演替过程中恢复的非常快,反映出群落信息的快速恢复。演替区和对照区的结构能质在演替进行 9d 后已经非常接近了,表明两个不同区域的大型底栖动物群落已具有了相似的结构复杂性。因此,可以得出群落恢复过程中信息量的恢复明显快于生物量的恢复。

基于权重转换因子(β_i)计算的能质运用于系统复杂性测度尚存在一定的问题,那就是生态系统中生物多样性非常高,而根据现有的生物基因信息推导出的 β_i 值却相当有限,已满足不了各类生物能质的计算。当然, β_i 值也在用不同的计算方法不断地更新^[44]。另外,随着研究方法的不断更新,生物分类水平必然会提高。所以 β_i 值估算问题仍然是能质计算的一个弱点。当然,随着人们对基因及其活性表达认知的增加,这一问题会逐步得到解决^[38, 45]。总体而言,尽管有这些问题存在,能质等基于热力学原理的生态指标还是提供了关于群落结构发展的有效信息。

3.2 群落演替过程中什么先增长,生物量还是复杂性?

关于“群落演替过程中生物量、网络结构和信息什么最先增长”的问题,在某种程度上已经从不同的生态学指标得到了反映。研究中,与 Odum^[1]的假设相反,系统信息(结构能质)恢复的非常快,其次是群落的网络关系(物种多样性分析),而生物量的恢复最慢,一直到研究末期生物量仍然低于对照区。当然这一结果也与 Jørgenson 等^[28]的假设相反,在我们的研究中,演替过程的早期以组织结构复杂性的增长(类型 III)和流量的增长(类型 II)为主,而储量的增长(类型 I)在演替的后期占主导作用。从演替的研究尺度分析这一结果又是合理的。相对与周围的潮间带大型底栖动物群落,研究区域是非常小的。每次采样时演替区发现的大型底栖动物都可以在周边未受干扰区域中找到。小尺度的干扰区域物种的入侵需要的时间很短。生物量的增长主要受初级生产增长的影响,而群落复杂性的变化则主要由大型底栖动物的入侵速度决定。

3.3 是否可以选择生态学指标以利于演替过程中 3 类不同的增长模式的识别?

生态学指标的选择是否有助于认识群落恢复过程中生物量、网络结构和信息量的增长呢?联合运用不同的生态学指标优于单一指标的使用。尽管多样性指数可以为另外两种类型(流量和信息量)的增长提供有效的线索,但是多样性测度明显不适合于表达群落恢复过程中类型 I 的增长(生物量)。能质和结构能质提供了关于群落结构发展的有效信息,但仍然缺乏鉴别系统所处信息状态的能力。所以联合使用多种生态学指标分析群落的演替过程是非常有利的做法。

References:

- [1] Odum E P. The strategy of ecosystem development. *Science*, 1969, 164: 267–270.
- [2] Marques J C, Nielsen N S, Pardal M A, *et al.* Impact of eutrophication and river management within a framework of ecosystem theories. *Ecological Modelling*, 2003, 166: 147–168.
- [3] Connell J H, Slatyer R E. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist*, 1977, 111: 1119–1144.
- [4] Sousa W P. Experimental investigations of disturbance and ecological succession in a rocky intertidal algal community. *Ecological Monographs*, 1979, 49: 227–254.
- [5] Paine R T, Levin S A. Intertidal landscapes: disturbance and the dynamics of pattern. *Ecological Monographs*, 1981, 51: 145–178.
- [6] Van Tamelen P G. Algal zonation in tidepools: experimental evaluation of the roles of physical disturbance, herbivory and competition. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1996, 201: 197–231.
- [7] Chapman M G, Underwood A J. Inconsistency and variation in the development of rocky intertidal algal assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1998, 224: 265–289.
- [8] Kim J H, DeWreede R E. Effects of size and season of disturbance on algal patch recovery in a rocky intertidal community. *Marine Ecology Progress Series*, 1996, 133: 217–228.

- [9] Benedetti-Cecchi L, Cinelli F. Patterns of disturbance and recovery in littoral rock pools: non-hierarchical competition and spatial variability in secondary succession. *Marine Ecology Progress Series*, 1996, 135: 145 — 161.
- [10] Dye A H. Community-level analysis of long-term changes in rocky littoral fauna from South Africa. *Marine Ecology Progress Series*, 1998, 164: 47 — 57.
- [11] Williams G A, Davies M S, Nagarkar S. Primary succession on a seasonal tropical rocky shore: the relative roles of spatial heterogeneity and herbivory. *Marine Ecology Progress Series*, 2000, 203: 81 — 94.
- [12] Hutchinson N, Williams G A. Disturbance and subsequent recovery of mid-shore assemblages on seasonal tropical, rocky shores. *Marine Ecology Progress Series*, 2003, 249: 25 — 38.
- [13] Connell J H, Hughes T P, Wallace C C. A 30-year study of coral abundance, recruitment, and disturbance at several scales and time. *Ecological Monographs*, 1997, 67: 461 — 488.
- [14] Diaz-Pulido G, McCook L J. The fate of bleached corals: patterns and dynamics of algal recruitment. *Marine Ecology Progress Series*, 2002, 232: 115 — 128.
- [15] Levin L A, DiBacco C. Influence of sediment transport on short-term re-colonisation by seamounts infauna. *Marine Ecology Progress Series*, 1995, 123: 163 — 175.
- [16] Rosenberg R, Agrenius S, Hellman B, *et al.* Recovery of marine benthic habitats and fauna in a Swedish fjord following improved oxygen conditions. *Marine Ecology Progress Series*, 2002, 234: 43 — 53.
- [17] Nogueira E, Ibanez F, Figueiras F G. Effect of meteorological and hydrographic disturbances on the microplankton community structure in the Ría de Vigo (NW Spain). *Marine Ecology Progress Series*, 2000, 203: 23 — 45.
- [18] Valiela I. Development of structure in marine communities: colonization and succession. In: Valiela, I. Ed. *Marine Ecological Processes*. second ed. New York: Springer-Verlag, 1995. 355 — 381.
- [19] Levin L A, Talley D, Thayer G. Succession of macrobenthos in a created salt marsh. *Marine Ecology Progress Series*, 1996, 141: 67 — 82.
- [20] Craft C, Sacco J. Long-term succession of benthic infauna communities on constructed *Spartina alterniflora* marshes. *Marine Ecology Progress Series*, 2003, 257: 45 — 58.
- [21] Yang Z H, Tong C F, Lu J J. Characteristics of Macrobenthic fauna communities in three successional stages of the new emergent salt marsh in an Estuary of the Yangtze River. *Zoological Research*, 2006, 27(4): 411 — 418.
- [22] Patricio J, Ulanowicz R, Pardal M A, *et al.* Ascendency as an ecological indicator: a case study of estuarine pulse eutrophication. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2004, 60: 23 — 35.
- [23] Clarke K R. Non-parametric multivariate analysis of changes in community structures. *Australia Journal of Ecology*, 1993, 18: 117 — 143.
- [24] Clarke K R, Warwick R eds. *Change in Marine Communities: an Approach to Statistical Analysis and Interpretation*. Natural Environmental Research Council, Plymouth, UK, 1994. 144.
- [25] Jørgensen S E, Mejer H. A holistic approach to ecological modelling. *Ecological Modelling*, 1979, 7: 169 — 189.
- [26] Christensen V. Ecosystem maturity, towards quantification. *Ecological Modelling*, 1995, 77: 3 — 32.
- [27] Ulanowicz R E. *Growth and Development: Ecosystems Phenomenology*. New York: Springer-Verlag, 1986. 203.
- [28] Jørgensen S E, Patten B, Straskraba M. Ecosystems emerging, 4. Growth. *Ecological Modelling*, 2000, 126: 249 — 284.
- [29] Tilman D, Knops J, Wedin D. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 1997, 277: 1300 — 1302.
- [30] Bastianoni S. A definition of 'pollution' based on thermodynamic goal functions. *Ecological Modelling*, 1998, 113: 163 — 166.
- [31] Rice J C. Evaluating fishery impacts using metrics of community structure. *ICES Journal of Marine Science*, 2000, 57: 682 — 688.
- [32] Müller F, Leupelt M. *Eco-Targets, Goal Function and Orientors*. Berlin: Springer-Verlag, 1998. 623.
- [33] Fath B D, Patten B C, Choi J S. Complementarity of ecological goal functions. *Journal of Theoretical Biology*, 2001, 208: 493 — 506.
- [34] Jørgensen S E. Application of exergy and specific exergy as ecological indicators of coastal areas. *Aquatic Ecosystem Health and Management*, 2000, 3: 419 — 430.
- [35] Jørgensen S E, Verdonschot P, Lek S. Explanation of the observed structure of functional feeding groups of aquatic macroinvertebrates by an ecological model and the maximum exergy principle. *Ecological Modelling*, 2002, 158: 223 — 231.
- [36] Fath B D, Cabezas H. Exergy and fisher information as ecological indices. *Ecological Modelling*, 2004, 174: 25 — 35.
- [37] Marques J C, Pardal M A, Nielsen S N. Analysis of the properties of exergy and biodiversity along an estuarine gradient of eutrophication. *Ecological Modelling*, 1997, 102: 155 — 167.
- [38] Marques J C, Jørgensen S E. Three selected ecological observations interpreted in terms of a thermodynamic hypothesis. Contribution to a general theoretical framework. *Ecological Modelling*, 2002, 158: 213 — 221.
- [39] Fabiano M, Vassallo P, Vezzulli L. Temporal and spatial change of exergy and ascendency in different benthic marine ecosystems. *Energy*, 2004,

29: 1697 — 1712.

- [40] Silow E A, In-Hye O. Aquatic ecosystem assessment using exergy. *Ecological Indicators*, 2004, 4: 189 — 198.
- [41] Xu F L, Lam K C, Zhao Z Y. Marine coastal ecosystem health assessment: a case study of the Tolo Harbour, Hong Kong, China. *Ecological Modelling*, 2004, 173: 355 — 370.
- [42] Jørgensen S E, Nielsen S N, Mejer H. Emergy, environ, exergy and ecological modelling. *Ecological Modelling*, 1995, 77: 99 — 109.
- [43] Bendoricchio G, Jørgensen S E. Exergy as goal function of ecosystem dynamics. *Ecological Modelling*, 1997, 102: 5 — 15.
- [44] Jørgensen S E, Ladegaard N, Debeljak M, Marques J C. Calculations of exergy for organisms. *Ecological Modelling*, 2005, 185: 165 — 175.
- [45] Fonseca J C, Marques J C, Paiva A A, *et al.* Nuclear DNA in the determination of weighting factors to estimate exergy from organism biomass. *Ecological Modelling*, 2000, 126: 179 — 189.
- [46] Jørgensen S E. *Integration of Ecosystem Theories: a Pattern*, third ed. Kluwer Academic Publ. Co., Dordrecht, The Netherlands, 2002. 432.
- [47] Zhou H, Zhang Z N. Rationale of the Multivariate Statistical Software PRIMER and Its Application in Benthic Community Ecology. *Periodical of Ocean University of Qingdao*, 2003, 33(1): 58 — 64.
- [48] Grime J P. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Journal of Environment Management*, 1973, 1: 151 — 167.
- [49] Connell J H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 1978, 199: 1302 — 1310.

参考文献:

- [21] 杨泽华, 童春富, 陆健健. 长江口湿地三个演替阶段大型底栖动物群落特征. *动物学研究*, 2006, 27(4): 411 ~ 418.
- [47] 周红, 张志南. 大型多元统计软件 PRIMER 的方法原理及其在底栖群落生态学中的应用. *青岛海洋大学学报*, 2003, 33(1): 58 ~ 64.