

DOI: 10.20103/j.stxb.202405081029

肖玉林, 施凯, 许强. 海南岛热带典型天然牡蛎礁生态系统营养结构与功能评价. 生态学报, 2025, 45(4): 1697-1710.

Xiao Y L, Shi K, Xu Q. An evaluation of the nutritional structure and function of the typical tropical natural oyster reef ecosystems in Hainan Island. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(4): 1697-1710.

海南岛热带典型天然牡蛎礁生态系统营养结构与功能评价

肖玉林^{1,2}, 施 凯^{1,2}, 许 强^{1,2,*}

1 海南大学海洋生物与水产学学院, 海口 570228

2 海南大学南海海洋资源利用国家重点实验室, 海口 570228

摘要: 全球天然牡蛎礁受到不同程度的人为活动影响, 中国多数礁区的生态功能已严重衰退。以海南文昌龙楼(东岸)和儋州海头(西岸)典型潮间带天然牡蛎礁为研究对象, 使用 Ecopath 静态模型作为分析工具, 对比分析 2 个生态系统的营养结构特征和能量流动途径。结果表明, 2 个牡蛎礁生态系统具有相似的营养级结构, 第 II 营养级的能量转换效率低, 均以碎屑食物链为主, 主要关键种为腹足类、节肢动物、大型海藻和浮游植物。2 个生态系统中的第 I 营养级承受着极高的捕食压力, 其被捕食量分别高达总捕食量的 99.48% 和 99.16%, 大部分能量集中在前两个营养级, 第 I、II 营养级的总流量分别占系统总流量的 99.88% 和 99.67%。龙楼牡蛎礁生态系统中, 浮游植物显示出更强的上行效应, 而海头牡蛎礁生态系统则具有更高的平均能量转移效率, 达到 7.046%。海头的连接指数(CI)、系统杂食指数(SOI)、Finn's 循环指数、Finn's 平均路径长度和聚合度(A)分别为 0.301、0.111、23.70%、4.510 和 39.42%, 高于龙楼(0.281、0.110、9.927%、3.170 和 33.14%)。龙楼的 TPP/TR(总初级生产量/总呼吸量)和 TPP/TB(总初级生产量/总生物量)分别为 2.442、6.557, 海头分别为 1.026、2.927, 说明海头牡蛎礁生态系统的成熟度和稳定性更强。研究发现, 2 处天然牡蛎礁生态系统有较好的成熟度和稳定性, 海头的牡蛎礁生态系统健康状况优于龙楼, 但均存在营养级间的能量传递受到阻碍的问题, 大部分能量流向了碎屑, 说明系统中均缺乏高营养级的生物, 未来的管理策略应着重于减少对近岸肉食性鱼类和蟹类等高营养级生物的人为捕捞活动, 进一步提升牡蛎礁生态系统的稳定性。

关键词: 海南岛; 潮间带; 天然牡蛎礁; Ecopath

An evaluation of the nutritional structure and function of the typical tropical natural oyster reef ecosystems in Hainan Island

XIAO Yulin^{1,2}, SHI Kai^{1,2}, XU Qiang^{1,2,*}

1 College of Marine Biology and Fisheries, Hainan University, Haikou 570228, China

2 State Key Laboratory of South China Sea Marine Resources Utilization, Hainan University, Haikou 570228, China

Abstract: Human activities have impacted natural oyster reefs globally to varying extents, leading to a severe decline in the ecological functions of the majority of oyster reefs in China. In this study, we focused on the natural oyster reefs located in the typical intertidal zones of Longlou, Wenchang (on the east coast) and Haitou, Danzhou (on the west coast) in Hainan. Using the static model of Ecopath, we compared and analyzed the ecological structure and energy flow of these ecosystems. The study indicated that the trophic levels of the two oyster reef ecosystems were similar, the food webs were relatively simple, and the energy conversion efficiency of the first and second trophic levels were low, and both of them were dominated by debris food chain. The keystone functional groups include gastropods, arthropods, macroalgae and

基金项目: 国家重点研发计划课题(2022YFD2401305, 2019YFD0901304)

收稿日期: 2024-05-08; **网络出版日期:** 2024-11-06

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xueqianghnu@hainanu.edu.cn

phytoplankton. The first trophic level faces an exceptionally intense predation pressure, with the amount consumed reaching up to 99.48% and 99.16% of the total predation, respectively. The majority of energy within these two ecosystems is concentrated at the first and second trophic levels, accounting for 99.88% and 99.67% of the total energy flow, respectively. In the Longlou oyster reef ecosystem, phytoplankton exhibit a stronger bottom-up effect, while the Haitou oyster reef ecosystem has a higher average energy transfer efficiency, reaching 7.046%. The connectance index (CI), system omnivory index (SOI), Finn's cycling index (FCI), Finn's mean path length (FML) and ascendancy (A) of Haitou were 0.301, 0.111, 23.70%, 4.510 and 39.42%, respectively, which were higher than those of Longlou (0.281, 0.110, 9.927%, 3.170 and 33.14%). The TPP/TR (total primary production/total respiration) and TPP/TB (total primary production/total biomass) value of Longlou are 2.442 and 6.557, respectively, while those of Haitou are 1.026 and 2.927, respectively, indicating that the oyster reef ecosystem in Haitou exhibits a higher degree of maturity and stability. Research findings indicate that the two natural oyster reef ecosystems possess a relatively high level of maturity and stability, with the oyster reef ecosystem in Haitou showing better health status than that in Longlou. However, both ecosystems are facing an issue where the energy transfer between the first and second trophic levels is impeded, with the majority of energy being directed towards detritus. This suggests a scarcity of organisms at higher trophic levels within the systems. Future management strategies should focus on reducing anthropogenic fishing activities targeting higher trophic level organisms such as nearshore predatory fish and crabs, to further enhance the stability of the oyster reef ecosystems.

Key Words: Hainan Island; intertidal zone; natural oyster reef; Ecopath

天然牡蛎礁是全球热带至温带海岸线上广泛分布的重要生态系统,由死牡蛎壳和大量的牡蛎活体聚集而成,具有复杂的三维结构,支持着各种重要的生态功能^[1]。牡蛎通过大量滤食水体中的悬浮有机颗粒物,将无法吸收的物质以假粪的形式沉积至底层,有效降低了水体中的营养物质和浑浊度^[2]。牡蛎礁不仅具有强大的净水与固碳能力,还为鱼类和无脊椎动物提供栖息地与食物来源^[3-7]。此外,其稳固的三维结构有助于抵御海浪对海岸线的侵蚀,从而达到保护海岸线的目的^[3]。牡蛎礁的生物多样性丰富,吸引了高营养级的消费者,形成了更为复杂的食物网^[8]。亚热带牡蛎礁为鰕虎鱼和泥蟹提供了食物和庇护场所,而笛鲷又以鰕虎鱼和泥蟹为食^[9]。由此可见,牡蛎礁具有巨大的生态服务价值,牡蛎礁生态系统结构与功能的研究不仅有助于评估系统健康状况,也能为有针对性地开展牡蛎礁保护与修复工作提供重要依据。

我国对牡蛎礁生态系统结构与功能的研究主要集中在亚热带和温带区域^[4]。已有研究揭示了夏季渤海河口地区修复的牡蛎礁生态系统成熟度和食物网复杂度更高^[10];莱州湾人工牡蛎礁的部署有助于提高生态系统的成熟度^[11];祥云湾人工牡蛎礁相比于无礁裸底质系统具有更简单的营养关系、更弱的扰动承受力和更低的生物承载量,且牡蛎作为造礁物种在礁区的营养结构中发挥着关键作用^[12]。相较而言,目前对于热带牡蛎礁区的研究较为缺乏。热带天然牡蛎礁具有其显著的独特性。与温带地区相比,热带牡蛎的生长速率更快,并且在造礁物种多样性方面也更为丰富^[13]。因此,热带牡蛎礁生态系统结构与功能的研究显得尤为重要。

海南岛是我国热带天然牡蛎礁的典型分布区域,主要分布在文昌、儋州、昌化等沿海潮间带,造礁物种主要由囊牡蛎属(*Saccostrea*)的牡蛎构成。然而,上述区域的牡蛎礁均面临陆基海水养殖活动、海岸线破坏及过度捕捞造成的压力,具体包括水质富营养化、礁区面积萎缩、食物网退化和生物多样性下降等问题。因此,海南近岸热带牡蛎礁生态系统的结构功能及健康状况亟待开展评估。

本研究选择海南岛东西近岸典型天然牡蛎礁生态系统为研究对象,系统调查牡蛎礁生物资源和环境数据,构建牡蛎礁区生态系统 Ecopath 模型,分析天然牡蛎礁生态系统的食物网和能量流动特征,科学评估海南岛东西两岸牡蛎礁生态系统的成熟度和稳定性,并对比两地牡蛎礁生态系统在营养结构和功能特征上的差异。研究结果预期将为热带潮间带天然牡蛎礁的保护与管理提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概述

本文选取海南岛东岸文昌龙楼(E, 19°38'35"N 110°59'24"E)和西岸儋州海头(HT, 19°31'17"N 108°56'43"E)的潮间带天然牡蛎礁区作为研究对象(图 1)。龙楼位于海南岛东北海岸,地处热带边缘,旅游业发达,牡蛎礁区毗邻开阔的南海海域,受混合潮汐影响,与外海的水交换能力强。礁区总面积为 19.98 hm²,造礁牡蛎为咬齿牡蛎(*Saccostrea modax*)和僧帽牡蛎(*Saccostrea cucullata*),其中咬齿牡蛎为主要的造礁物种^[7]。该处牡蛎礁呈斑块状分布,夏季的潮汐作用使得礁石长期暴露于高温环境中。海头位于海南岛西海岸,受全日潮影响,与北部湾渔场相邻,大陆架地势平缓。礁区面积为 459.78 hm²,造礁牡蛎以僧帽牡蛎和貽形牡蛎(*Saccostrea mytilodes*)为主^[7]。此地牡蛎礁密集分布,夏季的潮汐作用使得礁栖动物长期处于相对适宜的温度环境中。

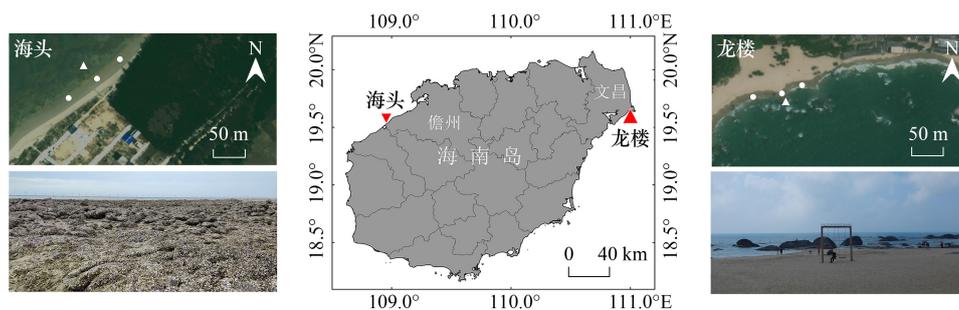


图 1 牡蛎礁位置及现场图

Fig.1 Oyster reef locations and field images

图中红色三角形表示牡蛎礁所在位置,白色三角形为游泳动物采集点,白色圆圈为水样采集点

1.2 样品采集

在 2022 年 6 月、11 月和 2023 年 2 月分别对龙楼、海头两个地点的牡蛎礁区进行调查。

1.2.1 礁栖生物采集

退潮期间,为了更准确客观反映牡蛎礁区生态系统的生物群落特征,在每个研究区域内避开礁栖动物过于密集和稀疏的区域,随机选定 3 个采样点进行物种多样性和生物量特征调查。在每个采样点框选一个 25cm×25cm 的样方,采集样方内的所有生物,放入有标记的样品袋内,加冰块低温保存带回实验室。

1.2.2 游泳动物与浮游生物采集

由于牡蛎礁地形的特殊性,礁区游泳动物通过垂直于海流方向布设地笼网(17 节 12 门,长:7m,宽:43cm,高:33cm,网眼:4mm)与流刺网(长:40m,高:1.2m,网眼:6cm)收集,地笼网放置时间为 24h,流刺网放置时间为 1h。浮游植物和浮游动物样品采用相应的浮游生物网(口径 20cm,孔径分别为浮游植物 64μm、浮游动物 112μm)在涨潮期间进行定量拖网获得,以约 0.5m/s 的速度在海水表层水平拖行 2.5m 获得^[14-16]。

1.2.3 环境有机物样品采集

涨潮期间,在每个研究区域内,采用随机抽样的方法选定 3 个位点,位点之间间隔约 50m。在每个位点,使用采水器在水表面以下 0.5m 处采集 500mL 的水样,以获取悬浮颗粒物。退潮期间,使用直径 2.7cm、长度为 10cm 的 PVC 采样管,在礁栖生物位点附近随机采集 1 个表层沉积物样品,每个样品采集的深度为 5cm。

1.2.4 环境参数采集

礁区海水的温度、盐度、溶解氧、pH 使用多参数水质监测仪(Manta35, Eureka, 美国)进行监测。

1.3 样品处理

1.3.1 礁栖生物样品

对每个样方内的生物样品进行形态学特征分类和鉴定,先将样品表面的泥沙冲洗干净,用滤纸吸去表面

的残余水分后对每个物种的样本称重。

1.3.2 游泳动物与浮游生物样品

根据形态学特征分类、鉴定网具所采集的生物样品,用滤纸吸干生物表面的水分后称量每种物种的湿重,同时记录鱼类的体长数据。使用解剖刀沿着鱼类的腹部中线或蟹类的蟹壳缝隙切开,在消化道组织中找到胃组织并将其完整取出,在不破坏食物残渣情况下用剪刀剪开胃壁并取出胃内容物,对形态可分辨的胃内容物进行分类鉴定和称重,得到鱼类和蟹类的食物来源占比。游泳动物生物量根据流过网具的海水体积计算^[12]。

浮游植物生物量由叶绿素 a 的浓度计算得到^[17],首先将网采浮游植物样品经过筛绢(120 目)以过滤水样中的大型浮游动物及其它杂质,再用抽滤泵过滤至 Whatman GF/F 滤膜上,最后采用分光光度法测定水体中叶绿素 a 的含量,测定过程参考 GB/T 12763.6—2007《海洋调查规范 第 6 部分:海洋生物调查》。浮游动物样品去除大颗粒杂质后过滤至 60℃ 条件下烘干 24h 的 Whatman GF/F 滤膜上,待冷却至室温后测量干重,再在 500℃ 条件下灼烧 4h,冷却至室温后测得灰分重量,干重与灰分重量的差值为浮游动物的有机质重量。浮游动物的生物量根据其有机质重量进行换算^[18]。

1.3.3 环境有机物样品

水体悬浮颗粒有机物含量的测定参考 GB/T 12763.9—2007《海洋调查规范 第 9 部分:海洋生态调查指南》。沉积物在 60℃ 条件下烘干 24h 冷却至室温后称重,再在 500℃ 条件下灼烧 4h 冷却至室温后称重,得到沉积物有机质含量。

1.4 Ecopath 建模方法

采用 Ecopath with Ecosim 6.6.7 软件对海南岛东西岸 2 个牡蛎礁区的生物量数据进行分析。Ecopath 通过结合质量平衡原理以及一组线性方程来整合生态系统中的生物和非生物成^[19]。

质量平衡方程表达式如下:

$$B_i \times \left(\frac{P}{B}\right)_i \times EE_i = \sum_{j=1}^j B_j \times \left(\frac{Q}{B}\right)_j \times DC_{ij} + Y_i + BA_i + E_i$$

其中, B 为功能组的生物量, i 、 j 为功能组的序号, P 为功能组的生产量, EE 为功能组的营养转换效率, Q 为功能组的消耗量, DC_{ij} 为 i 功能组捕食 j 功能组的比例, Y 为捕捞量, BA 为生物积累量, E 为净迁移量。

另一组线性方程的表达式为:

$$Q_i = P_i + R_i + U_i$$

其中, R 为呼吸量, U 为未消化的食物。

1.5 功能组划分

根据牡蛎礁生态系统中不同物种的食性、生态学和生物学特征,结合相似生态系统功能组的划分,遵循功能组划分需覆盖牡蛎礁生态系统中各个营养级能量流动的原则,将龙楼牡蛎礁生态系统划分为 17 个功能组(表 1)。将海头牡蛎礁生态系统划分为 16 个功能组(表 2)。由于生态系统鱼类生物量低的特点,本研究将碎屑食性鱼类划入植食性鱼类功能组。

1.6 功能组参数设置

功能组的生物量来源于对海区的采样调查。碎屑的生物量根据水体悬浮颗粒有机物含量进行转换,沉积物的生物量根据沉积物有机质的含量进行转换^[18]。鱼类的 P/B 、 Q/B 根据最大体长和最大体重的经验公式进行计算^[20,21]。将海头与龙楼植食性鱼类的 P/Q 设置为 0.14^[22],而 P/B 则由 Ecopath 模型输出。星虫类与其它软体类的 P/B 、 Q/B 根据底栖动物的经验公式计算^[23],其它功能组的 P/B 、 Q/B 参考纬度相近或特征相似的生态系统(表 3,表 4)。食物组成矩阵的数据来源于胃含物分析、相关物种的食物来源文献以及 Fishbase (<https://www.fishbase.org>) 的历史数据。牡蛎的食物矩阵数据来源于相应海区的调查研究^[24]。龙楼牡蛎礁区的捕捞形式有赶海和垂钓,海头牡蛎礁区的捕捞形式为赶海,模型中的年捕捞量数据根据现场调查和走访调查综合估计得到。

表 1 龙楼牡蛎礁功能组主要种类组成

Table 1 Main species composition of functional groups of Longlou Oyster Reef

序号 Number	功能组 Functional group	主要种类 Main species
1	肉食性鱼类	棕点石斑鱼 (<i>Epinephelus fuscoguttatus</i>)、黑鲷 (<i>Acanthopagrus schlegelii</i>)、稻氏天竺鲷 (<i>Apogon doederleini</i>)、云斑海猪鱼 (<i>Halichoeres nigrescens</i>)、印度副绯鲤 (<i>Parupeneus indicus</i>)、黑边布氏鲷 (<i>Eubleekeria splendens</i>) 等
2	杂食性鱼类	褐篮子鱼 (<i>Siganus fuscescens</i>)、多鳞鳢 (<i>Sillago sihama</i>)、斑纹舌虾虎鱼 (<i>Glossogobius olivaceus</i>)、七带豆娘鱼 (<i>Abudefduf septemfasciatus</i>)
3	植食性鱼类	海犁齿鲷 (<i>Entomacrodus thalassinus</i>)、黄斑篮子鱼 (<i>Siganus oramin</i>)、星斑篮子鱼 (<i>Siganus guttatus</i>)、前鳞骨鲷 (<i>Osteomugil ophuyseni</i>)
4	节肢动物	皱纹团扇蟹 (<i>Ozius rugulosus</i>)、小厚纹蟹 (<i>Pachygrapsus minutus</i>)、白纹方蟹 (<i>Grapsus albolineatus</i>)、裸掌盾牌蟹 (<i>Percnon planissimum</i>) 等
5	棘皮动物	黑海参 (<i>Holothuria atra</i>)
6	牡蛎	咬齿牡蛎 (<i>Saccostrea mordax</i>) 等
7	其它双壳类	青蚶 (<i>Barbatia obliquata</i>)、半扭蚶 (<i>Trisidos semitorta</i>)、曲线索蛤贝 (<i>Hormomya mutabilis</i>)、短壳肠蛤 (<i>Botula silicula</i>) 等
8	环节动物	波斯沙蚕 (<i>Nereis persica</i>)、双齿围沙蚕 (<i>Perinereis aibuhitensis</i>) 等
9	星虫类	可口革囊星虫 (<i>Phascoknema esulenta</i>)
10	腹足类	粒结螺 (<i>Morula granulata</i>)、平轴螺 (<i>Planaxis sulcatus</i>)、珠母小核果螺 (<i>Drupella margariticola</i>)、黑线蛭螺 (<i>Nerita balteata</i>) 等
11	海藻	亚洲侧花海葵 (<i>Anthopleura asiatica</i>)
12	其它软体类	朝鲜鳞带石鳖 (<i>Lepidozonia coreanica</i>)、鸟爪拟帽贝 (<i>Copperband butterflyfish</i>)、琉球拟帽贝 (<i>Patelloida ryukyuensis</i>)、光亮小节贝 (<i>Lottia luchuana</i>) 等
13	浮游动物	桡足类 (Copepods)、鱼卵 (Fish spawns)、翼足类 (Pteropoda) 等
14	大型海藻	裂片石莼 (<i>Ulva fasciata</i>)、指枝藻 (<i>Valoniopsis pachynema</i>)、宽珊藻 (<i>Mastophora rosea</i>)、条浒苔 (<i>Enteromorpha clathrata</i>) 等
15	浮游植物	绿藻 (green alga) 等
16	表层沉积物	颗粒有机碳 (Particulate Organic Carbon)
17	水体碎屑	颗粒有机碳 (Particulate Organic Carbon)

表 2 海头牡蛎礁功能组主要种类组成

Table 2 Main species composition of functional groups of Haitou Oyster Reef

序号 Group	功能组 Functional group	主要种类 Main species
1	肉食性鱼类	黑点多纪鲷 (<i>Takifugu niphobles</i>)、勒氏笛鲷 (<i>Lutjanus russellii</i>)、大头尾鳍 (<i>Uropterygius macrocephalus</i>)、黄边裸胸鲷 (<i>Gymnothorax flavimarginatus</i>)、黑斑绯鲤 (<i>Upeneus tragula</i>)、点带石斑鱼 (<i>Epinephelus coioides</i>) 等
2	杂食性鱼类	石壁凡塘鳢 (<i>Valenciennea muralis</i>)、四带牙鲷 (<i>Pelates quadrilineatus</i>)、棘背角箱鲷 (<i>Lactoria diaphana</i>)、尾斑光鳃鱼 (<i>Chromis notata</i>)、中华单角鲷 (<i>Monacanthus chinensis</i>) 等
3	植食性鱼类	黄斑篮子鱼 (<i>Siganus oramin</i>)、对斑真动齿鲷 (<i>Blenniella bilitonensis</i>)、臂雀鲷 (<i>Pomacentrus brachialis</i>)、前鳞骨鲷 (<i>Osteomugil ophuyseni</i>)
4	节肢动物	司氏酋妇蟹 (<i>Eriphia smithi</i>)、褶痕厚纹蟹 (<i>Pachygrapsus plicatus</i>)、光长眼寄居蟹 (<i>Pagurisles calvus</i>) 等
5	牡蛎	僧帽牡蛎 (<i>Saccostrea cucullata</i>) 等
6	其它双壳类	青蚶 (<i>Barbatia obliquata</i>)、曲线索蛤贝 (<i>Hormomya mutabilis</i>)、扁平钳蛤 (<i>Isognomon ephippium</i>)、短壳肠蛤 (<i>Botula silicula</i>)
7	环节动物	双齿围沙蚕 (<i>Perinereis aibuhitensis</i>)、日本巢沙蚕 (<i>Diopatra sugokai</i>) 等
8	星虫类	可口革囊星虫 (<i>Phascoknema esulenta</i>)
9	腹足类	平轴螺 (<i>Planaxis sulcatus</i>)、粒花冠小月螺 (<i>Lunella coronata</i>)、珠母小核果螺 (<i>Drupella margariticola</i>)、疣滩栖螺 (<i>Batillaria sordida</i>)、黑线蛭螺 (<i>Nerita balteata</i>) 等
10	海藻	亚洲侧花海葵 (<i>Anthopleura asiatica</i>)
11	其它软体类	齿舌背尖贝 (<i>Notoacmea radula</i>)、光亮小节贝 (<i>Lottia luchuana</i>)、琉球拟帽贝 (<i>Patelloida ryukyuensis</i>)
12	浮游动物	桡足类 (Copepods)、鱼卵 (Fish spawns)、翼足类 (Pteropoda) 等
13	大型海藻	囊藻 (<i>Colpomenia sinuosa</i>)、包式团扇藻 (<i>Padina boryana</i>)
14	浮游植物	绿藻 (green alga) 等
15	表层沉积物	颗粒有机碳 (Particulate Organic Carbon)
16	水体碎屑	颗粒有机碳 (Particulate Organic Carbon)

2 结果

2.1 模型输出参数

龙楼牡蛎礁的营养级范围在 1.00—3.359 之间,海头牡蛎礁的营养级范围在 1.00—3.467 之间(表 3,表 4),牡蛎是 2 个生态系统中第 II 营养级生物量的主要组成部分。龙楼牡蛎礁生态系统中,腹足类、杂食性鱼类 *EE* 值分别为 0.951、0.982。海头牡蛎礁生态系统中,节肢动物、环节动物、星虫类、表层沉积物与水体碎屑的 *EE* 值处于 0.906—0.996 之间。

表 3 龙楼牡蛎礁生态系统 Ecopath 功能组基本参数

Table 3 Basic parameters of ecopath functional group in Longlou Oyster Reef Ecosystem

序号 Group	功能组 Functional group	<i>TL</i>	<i>B/(t/km²)</i>	<i>P/B(/a)</i>	<i>Q/B(/a)</i>	<i>EE</i>	捕捞量 Catch/(t km ⁻² a ⁻¹)
1	肉食性鱼类	3.359	0.026	0.85	9.94	0.687	0.015
2	海葵	3.356	3.147	2.0	4.0	0.416	—
3	节肢动物	2.658	25.346	4.8 ^[25]	14.5 ^[25]	0.693	0.042
4	棘皮动物	2.434	0.356	1.6 ^[26]	3.7 ^[26]	0.645	—
5	腹足类	2.414	68.800	3.4 ^[26]	12.7 ^[26]	0.951	—
6	杂食性鱼类	2.269	0.005	1.44	13.86	0.982	0.007
7	植食性鱼类	2.002	0.854	5.63	40.21	0.047	0.055
8	牡蛎	2.000	6546.557	1.13 ^[27]	4.76 ^[27]	0.007	1.042
9	其它双壳类	2.000	33.637	2.70 ^[26]	9.30 ^[26]	0.307	—
10	环节动物	2.000	2.063	5.8 ^[25]	24.0 ^[25]	0.036	—
11	星虫类	2.000	0.284	1.52	11.75	0.854	—
12	其它软体类	2.000	145.847	1.09	4.77	0.017	—
13	浮游动物	2.000	3.011	27.10 ^[28]	72.90 ^[28]	0.995	—
14	大型海藻	1.000	181.917	238.00 ^[28]	—	0.021	—
15	浮游植物	1.000	2.274	1186.00 ^[22]	—	0.975	—
16	表层沉积物	1.000	1512.646	—	—	0.635	—
17	水体碎屑	1.000	80.376	—	—	0.222	—

表 4 海头牡蛎礁生态系统 Ecopath 功能组基本参数

Table 4 Basic parameters of ecopath functional group in Haitou Oyster Reef Ecosystem

序号 Group	功能组 Functional group	<i>TL</i>	<i>B/(t/km²)</i>	<i>P/B(/a)</i>	<i>Q/B(/a)</i>	<i>EE</i>	捕捞量 Catch/(t km ⁻² a ⁻¹)
1	肉食性鱼类	3.467	0.077	0.97	9.89	0.371	0.013
2	海葵	3.384	0.623	2.00	4.00	0.768	—
3	节肢动物	2.718	65.946	4.80 ^[25]	14.50 ^[25]	0.979	0.077
4	杂食性鱼类	2.516	0.040	1.71	18.55	0.188	0.008
5	腹足类	2.414	68.483	3.40 ^[26]	12.70 ^[26]	0.041	1.920
6	植食性鱼类	2.002	0.018	8.89	63.50	0.553	0.087
7	牡蛎	2.000	10527.450	1.13 ^[27]	4.76 ^[27]	0.019	6.000
8	其它双壳类	2.000	822.420	2.70 ^[26]	9.30 ^[25]	0.057	—
9	环节动物	2.000	9.740	5.80 ^[25]	24.00 ^[25]	0.906	—
10	星虫类	2.000	54.863	1.31	4.90	0.960	—
11	其它软体类	2.000	0.573	1.79	12.56	0.035	—
12	浮游动物	2.000	4.171	27.10 ^[27]	72.90 ^[28]	0.297	—
13	大型海藻	1.000	140.032	238.00 ^[28]	—	0.004	—
14	浮游植物	1.000	0.763	1186.00 ^[22]	—	0.969	—
15	表层沉积物	1.000	2278.590	—	—	0.996	—
16	水体碎屑	1.000	78.896	—	—	0.969	—

TL: 营养级 Trophic level; *B*: 生物量 Biomass; *P*: 生产量 Production; *Q*: 消耗量 Consumption; *EE*: 营养转换效率 Nutrient conversion efficiency

2.2 水环境参数

调查区域的水温介于 21.17—32.32℃ 之间,从 6 月至 2 月逐渐降低。海头的盐度受到昌化江淡水输入的影响,6 月海头的低平潮盐度高于高平潮的盐度(表 5)。溶解氧浓度的范围在 6.00—7.72 mg/L 之间,pH 的值在 8.31—8.77 之间。

表 5 礁区基本水文特征(平均值±标准差)

Table 5 Basic hydrological characteristics of reef area (mean±standard deviation)

时间 Time	地点 Site	温度/℃ temperature	盐度 Salinity	溶解氧/(mg/L) Dissolved oxygen	pH
6 月 June	海头(高平潮)	32.32±0.00	31.96±0.00	7.10±0.05	8.60±0.00
	海头(低平潮)	29.76	37.20	7.72	8.46
	龙楼	28.88±0.01	37.75±0.05	6.00±0.00	8.50±0.00
11 月 November	海头	28.20±0.05	37.05±0.05	6.07±0.01	8.34±0.05
	龙楼	24.00±0.00	32.57±0.01	7.30±0.02	8.31±0.02
2 月 February	海头	24.70	38.89	—	8.77
	龙楼	21.17±0.00	38.22±0.01	6.94±0.00	8.45±0.01

“—”代表数据缺失,6 月海头(低平潮)与 2 月海头的平行数据缺失

2.3 生态系统的能量流动

随着营养级升高,2 个牡蛎礁生态系统中各营养级的总流量大幅度降低。2 个生态系统的前两个营养级集中了大部分能量,系统中高营养级生物的丰富度较低。龙楼的第 I、II 营养级的总流量分别为 112068.00 t km⁻² a⁻¹、33262.00 t km⁻² a⁻¹(表 6),占生态系统总流量(145504.00 t km⁻² a⁻¹)的 77.02%、22.86%。海头的第 I、II 营养级的总流量分别为 93977.00 t km⁻² a⁻¹、93977.00 t km⁻² a⁻¹(表 6),占生态系统总流量(154063.00 t km⁻² a⁻¹)的 61.00%、38.67%。

第 I 营养级是 2 个生态系统的主要物质和能量来源。龙楼和海头的第 I 营养级被捕食量分别为 33262.00 t km⁻² a⁻¹、59579.00 t km⁻² a⁻¹(表 6),占总被捕食量(龙楼:33436.00 t km⁻² a⁻¹,海头:60086.00 t km⁻² a⁻¹)的 99.48%、99.16%。然而,牡蛎礁生态系统对第 I 营养级的能量利用并不充分。龙楼第 I 营养级流向碎屑的总流量为 42454.00 t km⁻² a⁻¹(表 6),高达流向碎屑总和(56882.00 t km⁻² a⁻¹)的 74.64%;海头第 I 营养级流向碎屑的总流量为 33227.00 t km⁻² a⁻¹,占流向碎屑总和(59445.00 t km⁻² a⁻¹)的 55.90%。

表 6 海头与龙楼牡蛎礁生态系统的总能量流/(t km⁻² a⁻¹)

Table 6 Total energy flow of Haitou and Longlou Oyster Reef Ecosystem

营养级 Trophic level	被捕食量 Consumption by predation		流出量 Export		流向碎屑量 Flow to detritus		呼吸量 Respiration		总流量 Throughput	
	龙楼	海头	龙楼	海头	龙楼	海头	龙楼	海头	龙楼	海头
IV	0.57	0.00	0.00	0.00	2.24	0.10	3.02	0.16	5.84	0.27
III	5.81	0.27	0.031	0.81	60.76	209.10	100.50	296.90	167.10	507.10
II	167.10	507.00	1.13	7.30	14365.00	26009.00	18729.00	33056.00	33262.00	59579.00
I	33262.00	59579.00	27159.00	872.00	42454.00	33227.00	0.00	0.00	112068.00	93977.00
总和 Total	33436.00	60086.00	27160.00	880.10	56882.00	59445.00	18833.00	33353.00	145504.00	154063.00

在 2 个生态系统中,相同营养级之间的转换效率存在差异。第 II 营养级对初级生产者能量的利用率低,龙楼为 7.69%,海头为 2.93%(图 2)。龙楼最高的营养转换效率出现在第 III 营养级与第 IV 营养级之间,为 3.50%。第 II 营养级的大部分物质与能量流向了碎屑,未能得到充分的利用。

2.4 生态系统食物网结构

模型中划分的功能组由圆圈表示,圆圈的面积代表功能组生物量,圆圈之间的蓝色曲线表示不同功能组之间的物质传递通道(图 3)。2 个生态系统的能量传递路径为:以海藻、浮游植物为基础的牧食食物链和以

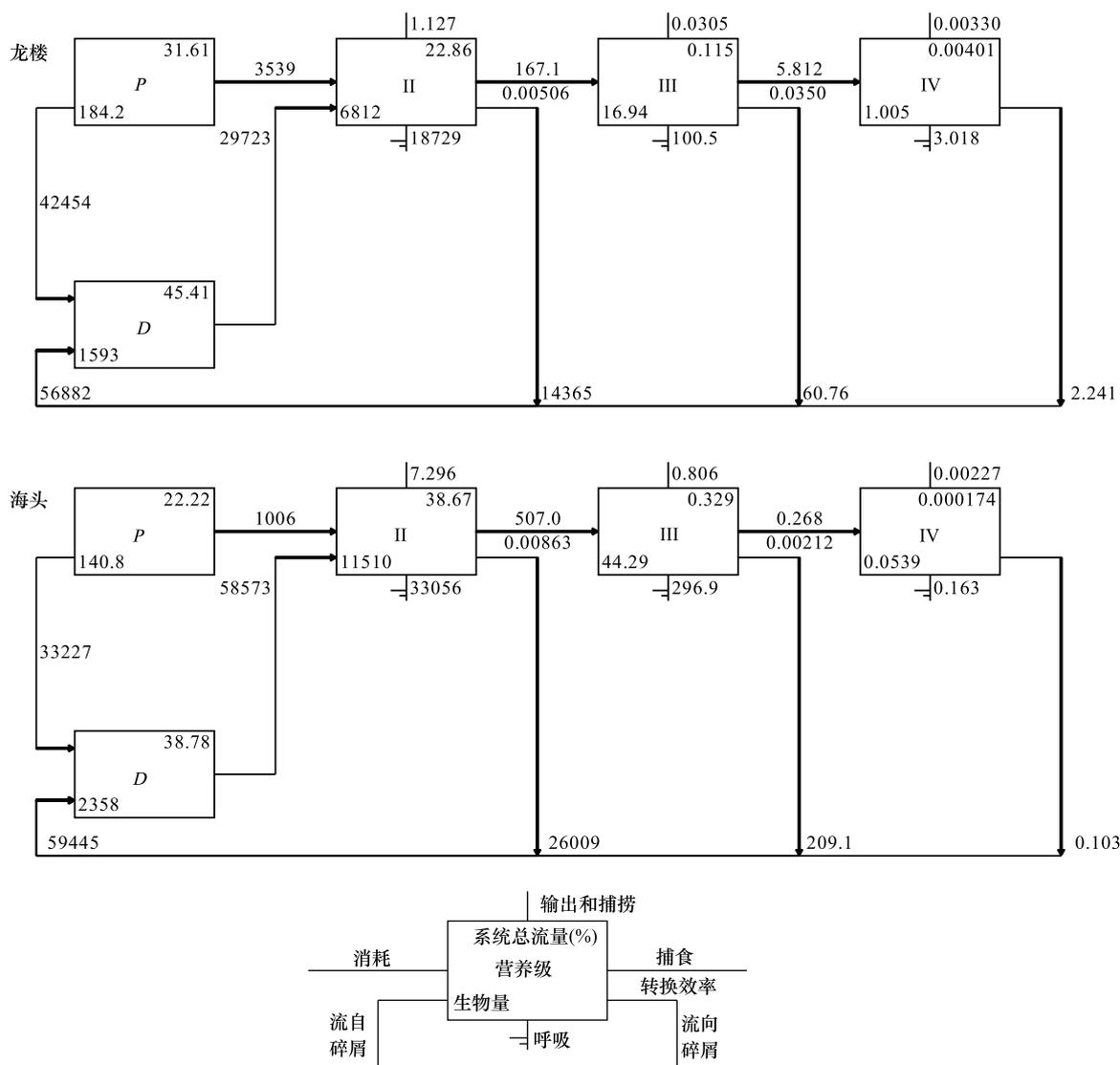


图2 龙楼与海头牡蛎礁生态系统中营养级能量流动途径

Fig.2 Energy Flow within the Trophic Levels of the Oyster Reef Ecosystems in Longlou and Haitou

P 为初级生产者, D 为有机碎屑

表层沉积物、水体碎屑为基础的碎屑食物链。

海头牡蛎礁生态系统的能量转换效率高于龙楼。海头的总能量转换效率为 7.046%, 初级生产者的转化效率为 11.59%, 碎屑的转换效率为 6.697%; 而龙楼分别为 2.595%、4.284%、2.167% (表 7)。2 个牡蛎礁生态系统的能量流动通道以碎屑食物链为主, 牧食食物链为辅。海头牡蛎礁 78% 的能量来源于碎屑, 龙楼牡蛎礁 66% 的能量来源于碎屑, 略低于海头。

2.5 功能组混合营养效应

混合营养效应图中, 蓝色表示正面影响, 红色表示负面影响。龙楼的浮游动物与浮游植物对生态系统的正面影响高于海头 (图 4)。退潮期间的赶海活动对海头的植食性和杂食性鱼类产生了负面影响, 而对滤食性动物产生了正面影响。

2.6 生态系统关键种分析

龙楼关键度指数排前 4 的功能组依次是节肢动物、腹足类、大型海藻和浮游植物, 海头关键度指数排前 4 的功能组依次是腹足类、节肢动物、大型海藻和海葵 (图 5)。牡蛎作为造礁物种对生态系统的相对总影响高达 1.00、0.90。

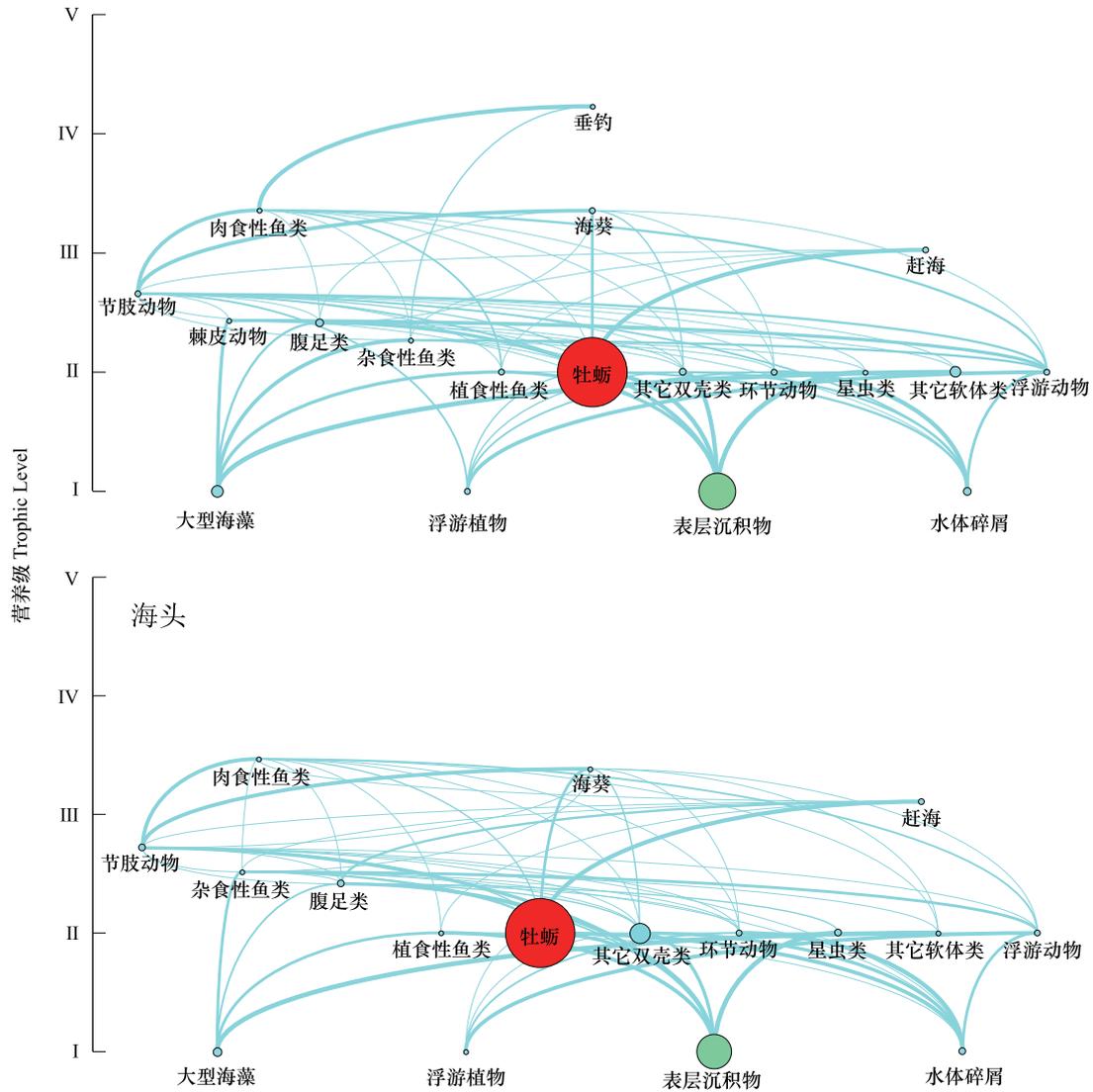


图 3 龙楼与海头牡蛎礁生态系统能量通道

Fig.3 Energy pathways in oyster reef ecosystems of Longlou and Haitou

表 7 2 个牡蛎礁生态系统的营养级转换效率比较

Table 7 Comparison of trophic level conversion efficiency between two oyster reef ecosystems

指标 Index	龙楼			海头		
	II	III	IV	II	III	IV
生产者能量来源 Producer energy source	1.833	3.429	12.510	2.85	20.49	26.63
碎屑能量来源 Detrital energy source	0.348	3.541	8.264	0.94	13.09	26.65
总流量 Total flow	0.506	3.498	9.876	0.98	13.47	26.65
碎屑占总能流比 Debris ratio to total energy flow	0.66			0.78		
初级生产者转化效率 Primary producer conversion efficiency	4.284%			11.59%		
有机碎屑转化效率 Conversion efficiency of organic debris	2.167%			6.697%		
系统转化总效率 Total efficiency of system transformation	2.595%			7.046%		

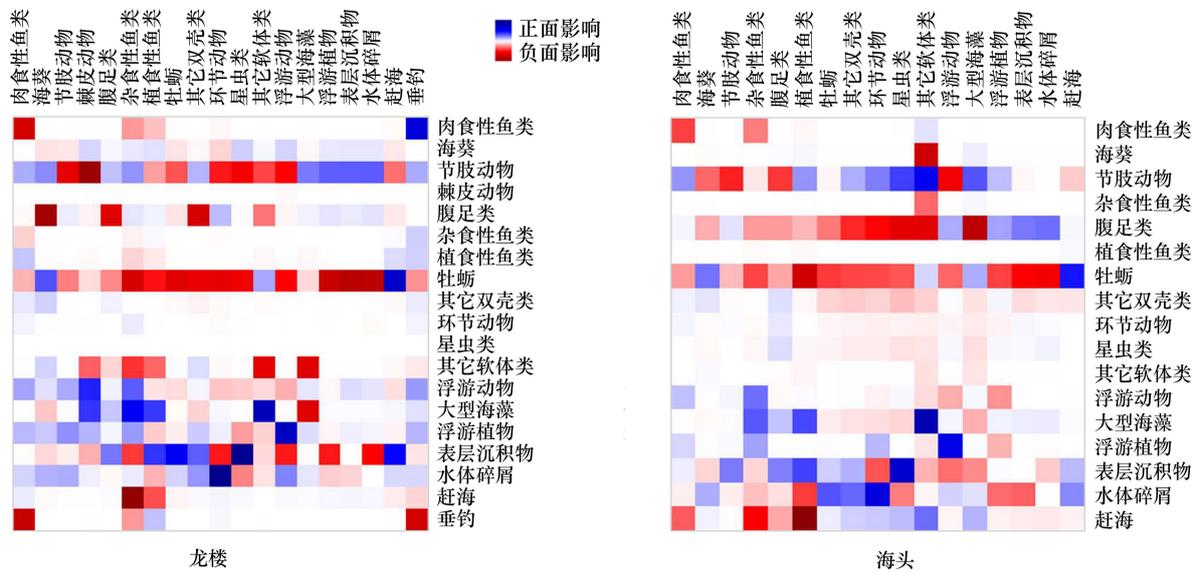


图 4 龙楼与海头牡蛎礁生态系统混合营养效应

Fig.4 Mixed trophic impact of the oyster reef ecosystem of Longlou and Haitou

2.7 生态系统的总体特征

总流量(TST)反映了生态系统的大小规模。龙楼与海头牡蛎礁的系统总流量分别为 145801.203 t km⁻² a⁻¹、154381.000 t km⁻² a⁻¹(表 8)。海头生态系统的生产量低于龙楼,分别为 49142.078 t km⁻² a⁻¹和 54102.609 t km⁻² a⁻¹,总净初级生产量分别为 34232.449 t km⁻² a⁻¹和 45993.211 t km⁻² a⁻¹,系统净生产量分别为 879.731 t km⁻² a⁻¹和 27160.270 t km⁻² a⁻¹。

海头牡蛎礁的成熟度与稳定性高于龙楼。龙楼、海头生态系统的 TPP/TR 分别为 2.442、1.026,TPP/TB 分别为 6.557、2.927(表 8)。海头的连接指数(CI)、系统杂食指数(SOI)、Finn’s 循环指数、Finn’s 平均路径长度和聚合度(A)分别为 0.301、0.111、23.70%、4.510 和 39.42%,均高于龙楼(0.281、0.110、9.927%、3.170 和 33.14%)。

表 8 龙楼与海头牡蛎礁生态系统 Ecoapth 模型生态指标

Table 8 Ecological indicators of Ecoapth Model of Longlou and Haitou Oyster Reef Ecosystem

参数 Parameter	模型输出(龙楼) Model output (Longlou)	模型输出(海头) Model output (Haitou)
系统能流量指标 System energy flow index		
总消耗量 Sum of all consumption/(t km ⁻² a ⁻¹)	33732.801	60403.949
总输出量 Sum of all exports/(t km ⁻² a ⁻¹)	27160.199	880.096
总呼吸量 Sum of all respiratory flows/(t km ⁻² a ⁻¹)	18832.939	33352.711
流向碎屑总量 Sum of all flows into detritus/(t km ⁻² a ⁻¹)	66075.258	59744.250
系统总流量 Total system throughput/(t km ⁻² a ⁻¹)	145801.203	154381.000
总生产量 Sum of all production/(t km ⁻² a ⁻¹)	54102.609	49142.078
能量总效率 Gross efficiency	0.00003	0.00024
总净初级生产量 Calculated total net primary production/(t km ⁻² a ⁻¹)	45993.211	34232.449
系统净生产量 Net system production/(t km ⁻² a ⁻¹)	27160.270	879.731
TB/TR	0.048	0.076
系统稳定性指标 System stability index		
TPP/TR	2.442	1.026

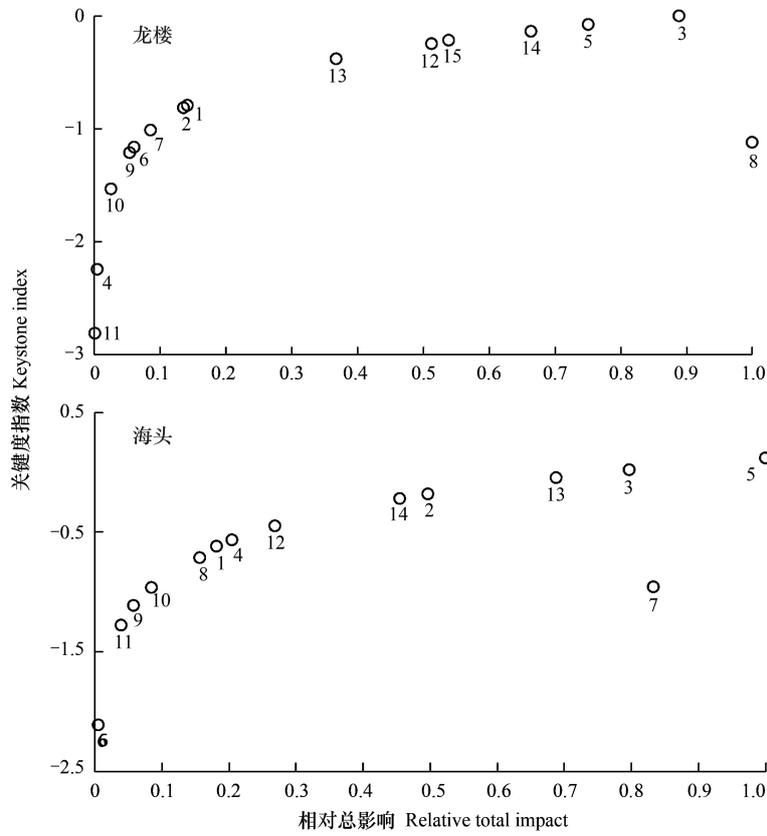


图 5 龙楼与海头牡蛎礁生态系关键度指数

Fig.5 Key index of the Oyster Reef Ecosystems in Longlou and Haitou

在龙楼图中 1 为肉食性鱼类,2 为海藻,3 为节肢动物,4 为棘皮动物,5 为腹足类,6 为杂食性鱼类,7 为植食性鱼类,8 为牡蛎,9 为其它双壳类,10 为环节动物,11 为星虫类,12 为其它软体类,13 为浮游动物,14 为大型海藻,15 为浮游植物;在海头图中 1 为肉食性鱼类,2 为海藻,3 为节肢动物,4 为杂食性鱼类,5 为腹足类,6 为植食性鱼类,7 为牡蛎,8 为其它双壳类,9 为环节动物,10 为星虫类,11 为其它软体类,12 为浮游动物,13 为大型海藻,14 为浮游植物

续表

参数 Parameter	模型输出(龙楼) Model output (Longlou)	模型输出(海头) Model output (Haitou)
TPP/TB	6.557	2.927
系统成熟度指标 System maturity index		
CI	0.281	0.301
SOI	0.110	0.111
FCI	9.927%	23.70%
FML	3.170	4.510
A	33.14%	39.42%

TB/TR: 总生物量/总流量 Total biomass/total throughput; TPP/TR: 总初级生产量/总呼吸量 Total primary production/total respiration; TPP/TB: 总初级生产量/总生物量 Total primary production/total biomass; CI: 连接指数 Cornectance Index; SOI: 系统杂食指数 System omnivory index; FCI: Finn, s 循环指数 Finn's cycling index; FML: Finn's 平均路径长度 Finn's mean path length; A: 聚合度 Ascendency

3 讨论

3.1 牡蛎礁生态系统功能分析

龙楼和海头牡蛎礁生态系统的总能流量分别为 $145801.203 \text{ t km}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 、 $154381.000 \text{ t km}^{-2} \text{ a}^{-1}$ (表 8),说明

2 个生态系统的整体规模相当。与北部湾北部生态系统的总能量 9950.106 t km⁻² a⁻¹ 相比^[28], 海头的潮间带天然牡蛎礁具有更高的能量特征和整体活力。莱州湾和祥云湾的人工牡蛎礁能量分别为 4697.276 t km⁻² a⁻¹ 和 12282.80 t km⁻² a⁻¹, 远低于本研究的 2 个礁区, 而厄瓜多尔潮下带天然岩礁的能量为 94850 t km⁻² a⁻¹, 略低于海头和龙楼^[11, 12, 29]。这表明潮间带牡蛎礁系统能流特征可能不同于人工牡蛎礁和潮下带天然岩礁。此外, 2 个系统中第 I、II 营养级贡献了大部分能量(表 6), 说明牡蛎礁生态系统中大部分能量主要由滤食性动物主导。

龙楼与海头牡蛎礁生态系统的能量转换效率低, 大部分能量在低营养级直接流向碎屑(图 2; 表 6)。2 个生态系统流向碎屑的能量约是潮下带岩礁生态系统(21024 t km⁻² a⁻¹) 的 3 倍^[30], 是莱州湾人工牡蛎礁(1336.593 t km⁻² a⁻¹) 的 46 倍^[11], 其中, 第 I、II 营养级流向碎屑的比例最高(表 6)。总平均能量转换效率低于林德曼能量传递效率(10%, 表 7), 表明本研究牡蛎礁生态系统的营养级对能量的利用率极低, 致使大部分能量流向了碎屑, 能量传递受到阻碍。近海的捕捞活动将高营级生物从生态系统中移出, 进一步阻碍了能量的传递。此外, 本研究的模型未考虑分解者的作用, 这也可能是能量流向碎屑偏高的另一原因。因此, 未来研究应纳入分解者, 以期更准确地反映能量流动。

本研究中的 2 个生态系统以碎屑食物链为主(表 7), 这与大多数沿海生态系统的模式一致^[31]。与近岸裸底质系统相比, 碎屑链对岩礁生态系统的作用更明显, 因为岩礁产生的上升流促进了消费者与沉积物碎屑的接触^[14]。例如, 厄瓜多尔潮下带岩礁生态系统 62% 的能量来自碎屑^[30]。本研究中牡蛎礁生态系统的碎屑能量比例更高, 可能原因包括潮汐和上升流的影响^[32-34], 以及礁体上大量双壳类通过摄食排粪过程将丰富的有机碎屑输送到海底, 提高了能量输送效率^[35-36]。海头牡蛎礁由于双壳类生物量更高, 其水体-底质耦合作用更强, 这可能是其碎屑流占比高于龙楼的原因。

3.2 牡蛎礁生态系统营养结构分析

水体碎屑和浮游植物为滤食性动物提供了直接的食物来源, 因此对滤食性动物有正面影响(图 4)。而水体碎屑对植食性鱼类的负面影响主要是源于表层沉积物为水体输送了碎屑^[37], 补充了水体碎屑的总量, 从而降低了植食性鱼类(该功能组包括植食性鱼类和碎屑食性鱼类)食物的丰富度。浮游植物在龙楼生态系统中对其它功能组的正面影响程度高于海头, 表明浮游植物对龙楼生态系统有积极的上行效应。此外, 2 个牡蛎礁生态系统中的牡蛎均自身产生了负面影响, 说明牡蛎对食物资源的种间竞争激烈。

关键种虽然生物量不高, 但对生态系统的多样性和稳定性至关重要, 其种群的显著变化能根本上改变生态系统^[38]。本研究发现, 腹足类、节肢动物和海葵通过捕食作用于双壳类, 有效控制其数量和生物量, 同时又将营养物质和能量传至高营养级。移除双壳类的捕食者会导致其生长繁殖失控, 降低物种多样性^[39], 表明这些捕食者在牡蛎礁生态系统中具有关键调控作用。大型海藻和浮游植物具有强烈的上行效应, 它们通过食物链直接调控着杂食性鱼类、植食性鱼类和双壳类, 进而影响整个生态系统的功能。

3.3 牡蛎礁生态系统健康状况评价

随着自然条件下物种丰度和生物量的升高, 生态系统逐渐趋于成熟, 抗干扰能力增强、食物网复杂性增加, 而当受到人为因素干扰时, 生态系统稳态被打破, 成熟度下降^[40]。TPP/TR 和 TPP/TB 是衡量生态系统成熟度的重要指标。海头的 TPP/TR 为 1.026, TPP/TB 较低(表 8), 表明海头牡蛎礁生态系统的成熟度高且稳定。相比之下, 龙楼的 TPP/TR 与 TPP/TB 分别为 2.244、6.557, (表 8), 表明其成熟度和稳定性较低。与北部湾深水区的 TPP/TR 和 TPP/TB(分别为 1.013 和 54.355) 相比^[29], 海头牡蛎礁的成熟状态相似但更稳定, 其抗干扰能力更强。而渤海湾人工牡蛎礁的 TPP/TR 为 0.665^[12], 厄瓜多尔潮下带岩礁的 TPP/TR 为 0.48^[30], 显示这些生态系统退化, 海头的天然牡蛎礁生态系统相对更健康。

CI 和 SOI 为模型描述生态系统食物网复杂程度的参数。海头和龙楼的 CI 指数、SOI 指数接近, 均小于 1(表 8)。北部湾生态系统的 CI 和 SOI 指数分别为 0.31 和 0.171^[29], 与海头牡蛎礁相近。莱州湾人工牡蛎礁的 CI 和 SOI 指数为 0.208 和 0.164^[11], 也与海头、龙楼的牡蛎礁生态系统相似。这表明海头和龙楼牡蛎礁生

态系统的食物网结构处于健康状态。

物质循环也是评价生态系统成熟度的重要指标。龙楼牡蛎礁生态系统的物质循环能力不及海头,其 Finn's 循环指数和 Finn's 平均路径长度分别为 9.972%、3.170(表 8),低于海头,低于海头但高于渤海滦河口和莱州湾人工牡蛎礁^[10,11]。海头生态系统的 Finn's 循环指数和 Finn's 平均路径长度远高于北部湾^[29],说明其碎屑能量再利用率高,流经食物链的路径长,生态系统稳定。因此得出海南岛热带潮间带天然牡蛎礁的物质再循环能力较强,且儋州海头牡蛎礁的物质循环能力高于文昌龙楼。

4 结论

本文通过对海南岛东西岸牡蛎礁生物与水环境的调查,构建了牡蛎礁生态系统 Ecopath 生态模型,结果表明海头牡蛎礁的成熟度和稳定性高于龙楼。海头和龙楼 2 个牡蛎礁区的双壳类生物量较高、浮游植物转换效率高、第 I 营养级受到巨大的捕食压力、营养级长度相似。2 个牡蛎礁生态系统第 II 营养级的能量未得到充分利用,大部分的能量流向了碎屑,以碎屑食物链为主。主要关键种为腹足类、节肢动物和初级生产者,其中浮游植物在龙楼的上行效应高于海头。上述结果表明,龙楼和海头的牡蛎礁生态系统具有相似的营养结构和能量流动特征,都缺乏高营养级的生物,可能是受到近海捕捞渔业的影响。然而,海头牡蛎礁生态系统的稳定性与成熟度高于龙楼,表明海头的牡蛎礁生态系统更健康,建议应适当加强对龙楼牡蛎礁生态系统的保护。

致谢:感谢海南大学南海海洋资源利用国家重点实验室海洋牧场课题组王远航、冯博轩、王杰、徐泽宁、李超、赵燕、贾程豪在采样期间给予的帮助。

参考文献 (References):

- [1] 全为民,张云岭,齐遵利,许敏,范瑞良,王桃妮,李楠楠,孙兆跃,周海生,李春,张秀文. 河北唐山曹妃甸-乐亭海域自然牡蛎礁分布及生态意义. 生态学报, 2022, 42(3): 1142-1152.
- [2] 周毅,杨红生,张福绥. 海水双壳贝类的生物沉积及其生态效应. 海洋科学, 2003, 27(2): 23-26.
- [3] Chowdhury M S N, Walles B, Sharifuzzaman S, Hossain M S, Ysebaert T, Smaal A C. Oyster breakwater reefs promote adjacent mudflat stability and salt marsh growth in a monsoon dominated subtropical coast. Scientific Reports, 2019, 9: 8549.
- [4] 安鑫龙,顾继光,李元超,张志敏,李雪梅. 海洋生物礁类型、生态功能及其生态修复. 生态学报, 2023, 43(19): 7874-7885.
- [5] 奉杰,张涛,马培振,白涛,徐江玲,王海艳,宋浩,赵伟,赵亮,杨美洁,胡志,周骢,石璞,胡朋朋,李海州. 牡蛎礁碳源-汇功能研究进展与展望. 渔业科学进展, 2022, 43(5): 115-125.
- [6] 王桃妮,张子莲,全为民. 牡蛎礁生境:海岸带可持续发展的潜在碳汇. 生态学报, 2024, 44(7): 2706-2716.
- [7] 施凯,肖玉林,孙春阳,许强,贾程豪,王远航,王爱民. 海南岛东西近岸典型牡蛎礁总碳库储量及其变化评估. 海洋与湖沼, 2024, 55(5): 1191-1200.
- [8] Isis E G, Rachel A B, Megan M R R, Keith D J, Delbert L S, Gregory W S. Macrofauna using intertidal oyster reef varies in relation to position within the estuarine habitat mosaic. Marine Biology, 2017, 164(1): 1-16.
- [9] Yeager L A, Layman C A. Energy flow to two abundant consumers in a subtropical oyster reef food web. Aquatic Ecology, 2011, 45: 267-277.
- [10] Xu M, Yang X Y, Song X J, Xu K D, Yang L L. Seasonal analysis of artificial oyster reef ecosystems: implications for sustainable fisheries management. Aquaculture International, 2021, 29(1): 167-192.
- [11] Xu M, Qi L, Zhang L, Zhang T, Yang H, Zhang Y. Ecosystem attributes of trophic models before and after construction of artificial oyster reefs using Ecopath. Aquaculture Environment Interactions, 2019, 11: 111-127.
- [12] Wang X, Feng J, Lin C, Liu H, Chen M, Zhang Y L. Structural and Functional Improvements of Coastal Ecosystem Based on Artificial Oyster Reef Construction in the Bohai Sea, China. Frontiers in Marine Science, 2022, 9: 829557.
- [13] Richardson M A, Zhang Y, Connolly R M, Gillies C L, McDougall C. Some Like it Hot: The Ecology, Ecosystem Benefits and Restoration Potential of Oyster Reefs in Tropical Waters. Frontiers in Marine Science, 2022, 9: 873768.
- [14] 张紫轩,张继红,吴文广,张坤阳,胡婧,张峰玮. 獐子岛海域虾夷扇贝底播增殖生态容量评估. 中国水产科学, 2021, 28(7): 878-887.
- [15] 刘岩,吴忠鑫,杨长平,单斌斌,刘胜男,孙典荣. 基于 Ecopath 模型的珠江口 6 种增殖放流种类生态容纳量估算. 南方水产科学, 2019, 15(4): 19-28.

- [16] Hu W, Li C H, Ye C, Chen H S, Xu J, Dong X H, Liu X S, Li D L. Effects of aquaculture on the shallow lake aquatic ecological environment of Lake Datong, China. *Environmental Sciences Europe*, 2022, 34(1): 19.
- [17] 吴忠鑫. 山东俚岛人工鱼礁区生态效果初步评价[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2015.
- [18] Brey T. Population dynamics in benthic invertebrates: a virtual handbook. Alfred Wegener Institute for Polar and Marine Research, Germany, 2001.
- [19] Sreekanth G B, Chakraborty S K, Jaiswar A K, Zacharia P U, Mohamed K S. Modeling the impacts of fishing regulations in a tropical Indian estuary using Ecopath with Ecosim approach. *Environment, Development and Sustainability*, 2021, 23(12): 17745-17763.
- [20] Pauly D. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *ICES journal of Marine Science*, 1980, 39(2): 175-192.
- [21] Palomares M L D, Pauly D. Predicting food consumption of fish populations as functions of mortality, food type, morphometrics, temperature and salinity. *Marine and freshwater research*, 1998, 49(5):447-453.
- [22] Liu P J, Shao K T, Jan R Q, Fan T Y, Wong S L, Hwang J S, Chen J P, Chen C C, Lin H J. A trophic model of fringing coral reefs in Nanwan Bay, southern Taiwan suggests overfishing. *Marine Environmental Research*, 2009, 68(3): 106-117.
- [23] Bozec Y, Gascuel D, Kulbicki M. Trophic model of lagoonal communities in a large open atoll (*Uvea*, Loyalty islands, New Caledonia). *Aquatic Living Resources*, 2004, 17(2): 151-162.
- [24] 肖玉林, 施凯, 孙春阳, 贾程豪, 许强. 海南岛热带潮间带天然牡蛎礁牡蛎食物来源及其生态效益评估. *海洋科学*, 2024, 48(7):99-110.
- [25] 陈作志, 邱永松, 贾晓平. 基于生态通道模型的北部湾渔业管理策略的评价. *生态学报*, 2007, 27(6): 2334-2341.
- [26] Cruz- Escalona V H, Morales-Zúrate M V, Franco- López J, Abitia-Cárdenas L A, Hernández-López A, Marín-Enríquez E, González-Acosta A F. Food-web structure and functioning of coastal marine ecosystems; Alvarado Lagoon and adjacent continental shelf, Northern Gulf of Mexico. *The Open Fish Science Journal*, 2018, 11(1): 73-94.
- [27] Sun L, Liu H, Gao Y, Jiang Z, Lin F, Chang L, Zhang Y. Food web structure and ecosystem attributes of integrated multi-trophic aquaculture waters in Sanggou Bay. *Aquaculture Reports*, 2020, 16: 100279.
- [28] 马文刚, 尹洪洋, 孙春阳, 王兆国, 魏一凡, 冯博轩, 奉杰, 许强, 李秀保, 王爱民. 热带典型珊瑚岛礁海洋牧场花刺参底播增殖容量及其生态效应预测. *海洋与湖沼*, 2022, 53(6): 1573-1584.
- [29] 陈作志, 邱永松, 贾晓平, 黄梓荣, 王跃中. 基于 Ecopath 模型的北部湾生态系统结构和功能. *中国水产科学*, 2008, 15(3): 460-468.
- [30] Okey T. A trophic model of a Galápagos subtidal rocky reef for evaluating fisheries and conservation strategies. *Ecological Modelling*, 2004, 172(2-4): 383-401.
- [31] Manickchand-Heileman S, Arreguín-Sánchez F, Lara-Domínguez A Soto L A. Energy flow and network analysis of Terminos Lagoon, SW Gulf of Mexico. *Journal of Fish Biology*, 1998, 53: 179-197.
- [32] Lefebvre S, Leal J C M, Dubois S, Orvain F, Blin J L, Bataillé M P, Ourry A, Galois R. Seasonal dynamics of trophic relationships among co-occurring suspension-feeders in two shellfish culture dominated ecosystems. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2009, 82(3): 415-425.
- [33] García-Huidobro M R, Aldana M, Varela P, García-Herrera C, Monteiro J N, Leitão F, Teodósio M A, Quijón P A, Varas O, Fernández M, Duarte C, Pulgar J. The influence of upwelling on key bivalves from the Humboldt and Iberian current systems. *Marine Environmental Research*, 2023, 189: 106031.
- [34] Xu M S, Yang X D, Han Y, Huang J B, Chen Z T, Liu X, Yun P, Zhang G Z, Zeng J. Variations in macrofaunal communities along sand physico-chemical gradient across the intertidal zones on island beaches. *Ecological Indicators*, 2024, 161: 111957.
- [35] Meng L, Sun X, Li Q, Zheng S, Liang J, Zhao C H. Quantification of the vertical transport of microplastics by biodeposition of typical mariculture filter-feeding organisms. *Science of the Total Environment*, 2024, 908: 168226.
- [36] Samperio-Ramos G, Vidal-Nieves C, García-Esquivel Z, Herzka S Z, Sandoval-Gil J M, Camacho-Ibar V F. Environmental influence on feeding and biodeposition rates of Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) throughout its culture cycle in a coastal lagoon with upwelling influence. *Estuaries and Coasts*, 2024, 47:1-17.
- [37] 姜珊珊, 黄海军, 董玉国, 刘艳霞, 严立文, 王启飞, 李冰. 山东半岛近岸海带养殖活动对水体光学吸收特性的影响. *海洋科学*, 2023, 47(10): 10-24.
- [38] 郝辉攀, 蒋日进, 兰丹, 王跃斌, 单晓鸾, 李鹏飞, 刘明智, 李霞芳, 杨凡, 印瑞. 基于 Ecopath 模型的舟山海域褐菖鲉 (*Sebastes marmoratus*) 生态容量评估. *海洋与湖沼*, 2023, 54(6): 1672-1681.
- [39] Traiger S B, Bodkin J L, Coletti H A, Ballachey B, Dean T, Esler D, Iken K, Konar B, Lindeberg M R, Monson D, Robinson B, Suryan R M, Weitzman B P. Evidence of increased mussel abundance related to the Pacific marine heatwave and sea star wasting. *Marine Ecology*, 2022, 43(4): e12715.
- [40] Heymans J J, Tomczak M T. Regime shifts in the Northern Benguela ecosystem: Challenges for management. *Ecological Modelling*, 2016, 331: 151-159.