

DOI: 10.20103/j.stxb.202405141094

陈屹洋, 张秀梅, 胡成业, 裴文豪, 张秋宏, 李王灿. 嵊泗枸杞岛贻贝养殖区大型底栖动物优势类群群落构建机制. 生态学报, 2025, 45(7): 3507-3519.

Chen Y Y, Zhang X M, Hu C Y, Pei W H, Zhang Q H, Li W C. Community assembly mechanism of dominant macrobenthos species in mussel culture area of Gouqi Island, Shengsi. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(7): 3507-3519.

## 嵊泗枸杞岛贻贝养殖区大型底栖动物优势类群群落构建机制

陈屹洋<sup>1</sup>, 张秀梅<sup>1,\*</sup>, 胡成业<sup>1</sup>, 裴文豪<sup>1</sup>, 张秋宏<sup>1</sup>, 李王灿<sup>2</sup>

1 浙江海洋大学水产学院, 舟山 316022

2 莆田市后海围垦管理局, 莆田 351100

**摘要:**为探究贻贝养殖区大型底栖动物优势类群的分布特征及群落构建机制,基于 2021 年春季(4 月)、夏季(8 月)、秋季(11 月)以及 2022 年冬季(1 月)的嵊泗枸杞岛贻贝养殖区大型底栖动物调查数据,采用多样性指数、Raup-Crick 指数、扩散-生态位连续体指数(DNCI)、Mantel 分析、邻体矩阵主坐标分析、变差分解分析等方法探究优势类群多样性分布及其与环境、空间因子关系以及群落构建机制。共鉴定发现 195 种大型底栖动物,筛选出 42 种优势物种作为研究对象,其中多毛纲占比最高(76.2%),软甲纲次之(7.1%)。四季共有优势种分别为不倒翁虫 *Sternaspis scutata*、日本倍棘蛇尾 *Amphioplus japonicus*、丝异须虫 *Heteromastus filiformis*。多样性指数的时空变化波动较大(0.63—2.39),总体上养殖区内部的优势类群多样性高于养殖区外围,养殖区平均多样性夏季最高,冬季最低。硝酸盐、亚硝酸盐、溶解氧、水温及离岸距离等因素是影响大型底栖动物优势种分布的关键环境因子。优势种的分布和多样性受环境过滤影响显著。大型底栖动物优势类群的群落构建机制同时受到随机性过程和确定性过程的影响。秋季群落构建中随机性和确定性过程的作用相对平衡,春冬季确定性生态过程如环境过滤在群落构建中起主导作用,夏季群落构建受随机性过程的影响较高。进一步解析发现,扩散过程和生态位过程共同主导优势类群的群落构建,其中扩散过程对群落构建的影响较生态位过程大。研究结果为贻贝养殖活动的生态效应评价及其养殖容量管理提供了参考依据。

**关键词:**大型底栖动物;群落构建;驱动因素;厚壳贻贝

## Community assembly mechanism of dominant macrobenthos species in mussel culture area of Gouqi Island, Shengsi

CHEN Yiyang<sup>1</sup>, ZHANG Xiumei<sup>1,\*</sup>, HU Chengye<sup>1</sup>, PEI Wenhao<sup>1</sup>, ZHANG Qiuhong<sup>1</sup>, LI Wangcan<sup>2</sup>

1 School of Fisheries of Zhejiang Ocean University, Zhoushan 316022, China

2 Administration of Dam Inning Zone of Putian, Putian 351100, China

**Abstract:** Macrobenthic species are pivotal in aquatic ecosystems, as they play indispensable roles in maintaining ecological balance, biodiversity, and energy cycling. In-depth studies of the dominant species among large benthic animals can significantly enhance our comprehension of the structure and function of benthic ecosystems. This knowledge not only furnishes a scientific foundation but also offers strategies for ecological conservation, environmental management, and sustainable resource utilization, consequently fostering the health and stability of ecosystems. In order to explore the distribution characteristics and community assembly mechanisms of dominant macrobenthic species in mussel culture areas,

基金项目:浙江省重点研发计划项目(2021C02047)

收稿日期:2024-05-14; 网络出版日期:2025-01-07

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xiumei1227@163.com

this study utilized survey data on macrobenthic species from the mussel culture area of Gouqi Island, Shengsi. The data were collected in spring (April), summer (August), autumn (November) of 2021, and winter (January) of 2022. Various methods, including diversity indices, the Raup-Crick index, the diffusion-niche continuum index (DNCI), mantel analysis, principal coordinates of neighbor matrices, and variation partitioning analysis, were employed to investigate the relationships between the diversity distribution of dominant taxa and environmental and spatial factors, as well as the community assembly mechanisms. A total of 195 macrobenthic species were identified, with 42 dominant species selected for study. Polychaeta constituted the largest proportion (76.2%), followed by Malacostraca (7.1%). *Sternaspis scutata*, *Amphioplus japonicus*, and *Heteromastus filiformis* were the dominant species observed across all seasons. The temporal and spatial variations in diversity indices were significant (0.63—2.39), with the overall diversity of dominant taxa being higher inside the aquaculture area than in the periphery. The average diversity was highest in summer and lowest in winter. Nitrate, nitrite, dissolved oxygen, water temperature, and offshore distance were identified as key environmental factors influencing the distribution of dominant macrobenthic species. The distribution and diversity of dominant species were significantly affected by environmental filtering. The assembly of dominant macrobenthic species' communities was influenced by a combination of stochastic and deterministic processes. In autumn, the roles of stochastic and deterministic processes in community formation were relatively balanced, while deterministic ecological processes, such as environmental filtering, played a dominant role in community assembly in spring and winter. Community assembly in summer was more influenced by stochastic processes. Further analysis revealed that both diffusion processes and niche processes jointly dominated the community assembly of dominant taxa, with diffusion processes having a greater impact on community assembly than niche processes. The results of this study provide a reference for the ecological evaluation of mussel culture activities and their carrying capacity management.

**Key Words:** macrobenthos; community assembly; driving factors; *Mytilus coruscus*

群落构建机制是群落生态学的重要组成部分,研究群落构建机制对于探究物种共存、群落演替以及生态系统结构和功能的稳定性具有重要意义<sup>[1-2]</sup>。群落构建机制探讨的是物种如何聚集成群落、群落结构形成和维持的过程以及影响这些过程的生态和进化机制。群落构建机制的概念最早由 Clements 和 Gleason 等在 20 世纪初提出<sup>[3-4]</sup>,早期研究主要探究确定性过程对于群落构建的贡献性,后来随着中性理论和随机理论的提出,随机性过程在群落构建中的作用逐渐突显<sup>[5]</sup>。目前,生态学家普遍认为群落构建机制是受随机性和确定性过程共同影响,不同生态系统和时期可能受到不同过程的主导<sup>[6]</sup>。其中确定性过程受种间相互作用和环境过滤影响,通常是可预测的,该过程往往强调物种之间的相互作用以及物种与其生境之间的关系,是生态系统稳定性的重要保障。随机性过程则主要受扩散限制、环境变异以及遗传漂变等影响,引入了不确定性和变化,可能会导致群落组成和生态系统功能的快速变化。目前,有关群落构建机制的研究主要集中于植物和微生物领域<sup>[7-8]</sup>,大型底栖生物的相关研究尚处于起步阶段,且研究区域多集中在河口、潮下带<sup>[9-10]</sup>。

我国海岸线绵长,近岸饵料生物丰富,生态环境多样化,为筏式养殖提供有利条件<sup>[11]</sup>。而贝类养殖筏架的投放会使得养殖海域产生阻流效应和生物沉降作用<sup>[12-14]</sup>,从而改变养殖区内的理化环境,进而影响养殖区底栖生物的群落结构。大型底栖生物对生态系统的平衡和稳定起着重要的作用,其群落结构容易受到自然环境和人为干扰的影响,已成为反映生态环境变化的重要指示生物<sup>[15]</sup>。已有研究表明,贝类筏架养殖区内大型底栖动物群落的功能丰富度稳定,筏架养殖对生态影响较小<sup>[16]</sup>。Fabi 等研究发现季节演替是造成养殖区内大型底栖生物群落变化的主要原因<sup>[17]</sup>。而丁敬坤等研究结果表明,随着养殖活动影响的增强,底栖生境将受到一定程度的干扰<sup>[18]</sup>。优势种的存在和变化可能对群落稳定性产生重大影响。在群落中具有相对独特的生态特征和生物组成的群落单位称之为亚群落<sup>[19]</sup>。这些亚群落可能在遗传、行为或生态习性上与其他群体有所不同。将优势种作为亚群落进行研究可以帮助评估群落的稳定性,并识别可能影响稳定性的因素<sup>[20]</sup>。近

年对大型底栖动物优势种的研究主要集中在群落结构和生态位等方面。高鑫等<sup>[21]</sup>研究发现环节动物是大亚湾的优势类群,含氮营养盐对整体群落产生负面影响。戚诗婷等<sup>[22]</sup>对广州南沙湿地大型底栖动物优势种进行生态位分析发现各优势种生态位宽度较窄,优势种间利用环境资源既独立又交叉。

目前针对筏式养殖区大型底栖动物优势种群落构建机制鲜有报道,难以有效评价贝类养殖活动对大型底栖动物群落的影响。因此,本文以嵊泗枸杞岛贻贝养殖区大型底栖动物优势类群为研究对象,分析不同季节群落优势种组成、多样性及分布特征,并结合空间、环境因子探究其群落构建机制。旨在为贻贝养殖区大型底栖动物多样性保护和管理提供科学依据,亦为贻贝养殖活动的生态效应评价及其养殖容量管理提供参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区域

嵊泗枸杞岛位于我国东海北部,其所处海域受不同水系交汇作用使得该水域环境具有高营养盐、低浊度、饵料生物丰富等特点,加之岛间海域的荫蔽作用减弱了风浪影响,使得该区域的厚壳贻贝(*Mytilus coruscus*)筏架养殖产业发达。本文研究区域位于枸杞岛西北部的贻贝养殖场,该区域底质类型以泥、沙为主,水深 10—25m,依据实际养殖面积设置 12 个采样站位(图 1)。

### 1.2 样品采集与处理

2021 年 4 月(春季)、8 月(夏季)、11 月(秋季)和 2022 年 1 月(冬季),在枸杞岛贻贝养殖区进行大型底栖动物调查。每个站位采用 0.045m<sup>2</sup> Van veen 型抓斗式采泥器采集 3 个表层沉积物,经 0.5mm 孔径的筛网冲洗,将截留在筛网的大型底栖动物用 95% 的酒精固定保存后带回实验室在解剖镜下进行鉴定、计数、称重。样品的采集、处理按照《海洋调查规范》(GB/T 12763.6—2007)执行。水温、水深、溶氧等水环境因子采用 CTD(Sea-bird Costal Hydrocat 型)现场测定。海水中的氨氮、硝酸盐、亚硝酸盐等水质因子测量按照《海洋检测规范》(GB 17378.4—2007)执行。沉积物中的有机质参考《土壤检测》(NY/T 1121.6—2006)测量。沉积物粒径使用激光粒度分布仪(Bettersize 2600)测定。

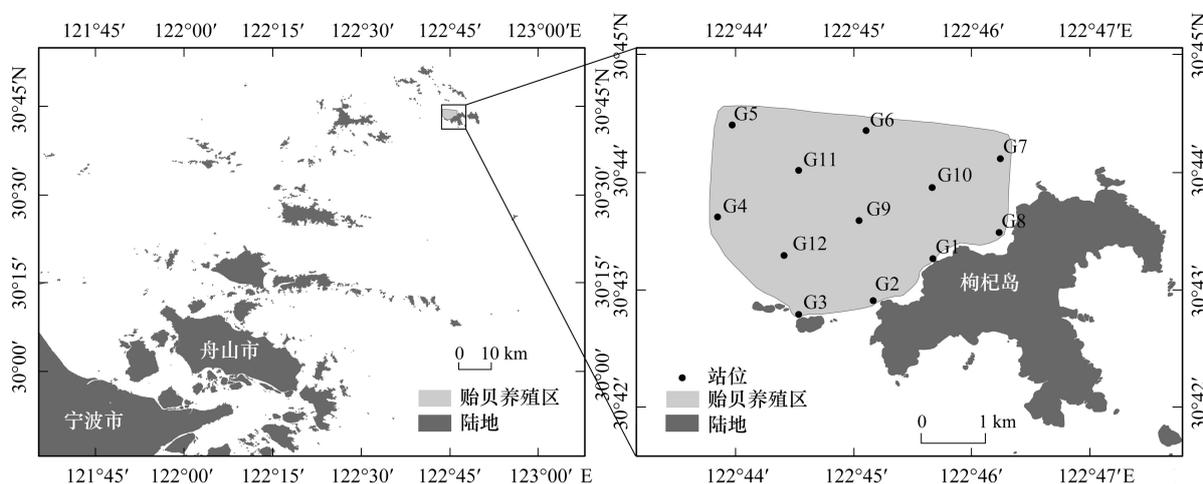


图 1 嵊泗枸杞岛贻贝养殖区调查站位

Fig.1 Sampling stations of mussel culture area of Shengsi Gouqi Island

### 1.3 物种优势度和多样性

优势度:

$$Y = (n_i / N) \times f_i$$

式中, $N$  为各站位物种总个体数的平方根, $n_i$  为各站位物种  $i$  的个体数的平方根, $f_i$  为物种  $i$  出现的频率。当优势度( $Y$ ) 大于 0.02 时则视为优势种。

本研究选用 Shannon 多样性指数、Simpson 多样性指数和 Pielou 均匀度指数,用于评估优势类群的多样

性。计算公式如下:

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \times \ln(p_i)$$

$$D = 1 - \sum_{i=1}^S p_i^2$$

$$J = \frac{- \sum_{i=1}^S p_i \times \ln p_i}{\ln S}$$

式中,  $H'$  是 Shannon 多样性指数,  $D$  是 Simpson 多样性指数,  $J$  是 Pielou 均匀度指数,  $p_i$  是第  $i$  个物种的相对丰度,  $S$  是物种的总数。

#### 1.4 环境与空间因素分析

基于曼特尔检验(Mantel Test)验证总体优势种丰度与环境、空间因子关系。Mantel 检验公式如下:

$$r = \frac{\sum_{i < j} (X_{ij} - \bar{X})(Y_{ij} - \bar{Y})}{\sqrt{\sum_{i < j} (X_{ij} - \bar{X})^2 \sum_{i < j} (Y_{ij} - \bar{Y})^2}}$$

式中,  $r$  是 Mantel 检验的相关系数,  $X_{ij}$  和  $Y_{ij}$  分别是第一个和第二个距离矩阵中的元素, 对应样本点  $i$  和  $j$  之间的距离。  $\bar{X}$  和  $\bar{Y}$  分别是矩阵  $X$  和  $Y$  中所有元素的平均值。

对采样站位的经纬度进行邻体矩阵主坐标分析(Principal coordinates of neighboring matrices, PCNM)。首先基于站位之间的地理距离创建邻接矩阵, 然后进行 PCNM 分析, 并过滤出与响应变量正相关的空间变量作为空间因子进行后续分析。采用变差分解(Variation partitioning analysis, VPA)探究环境因子和空间因子对优势类群多样性组成的相对贡献。VPA 结果分为: 纯空间解释、纯环境解释、空间和环境共同解释以及未解释四个部分。

#### 1.5 群落构建模型

基于 Raup-Crick 指数(RC)零模型分析确定性和随机过程在群落构建的相对重要性。RC 值接近 0, 群落间物种组成受随机作用影响; RC 值接近 -1, 群落间物种组成受环境因素影响导致物种相似; RC 值接近 1, 群落间物种组成受竞争扩散影响导致物种相异<sup>[23]</sup>。

在 PER-SIMPER 方法的基础上利用扩散-生态位连续体指数(DNCI)<sup>[24]</sup>, 分析生态位和扩散过程驱动群落构建的重要性。计算公式如下:

$$E = \log_{10} \sum_{i=1}^{i=p} [\bar{\gamma}_{i(\text{null})} - \bar{\gamma}_{i(\text{obs})}]^2$$

$$\text{DNCI} = \text{SES}_d - \text{SES}_n = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \left[ \frac{E_{d(i)} - \bar{E}_{dn}}{\sigma E_{dn}} \right] - \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \left[ \frac{E_{n(i)} - \bar{E}_{dn}}{\sigma E_{dn}} \right]$$

式中,  $E$  为零 SIMPER 与经验 SIMPER 之间的平方偏差之和的对数,  $\bar{\gamma}_i$  为物种  $i$  对样点间总体平均不相似性的相对贡献,  $\bar{\gamma}_{i(\text{null})}$  表示零模型矩阵,  $\bar{\gamma}_{i(\text{obs})}$  表示观测矩阵,  $\text{SES}_d$  和  $\text{SES}_n$  分别是  $E_d$  和  $E_n$  的标准效应大小,  $E_d$ 、 $E_n$  和  $E_{dn}$  是 PER-SIMPER 的三个零模型的  $E$  值,  $n$  是 PER-SIMPER 过程中的迭代次数。  $E$  值越低, 经验 SIMPER 与该零 SIMPER 更接近, 表明群落构建更可能由该零模型对应的过程占主导。DNCI 与 0 没有显著差异, 则认为扩散和生态位过程共同影响群落构建机制; 如果 DNCI 显著高于 0, 则生态位过程是群落构建的主要驱动因素; 如果 DNCI 显著低于 0, 则扩散过程是群落构建的主要驱动因素。

#### 1.6 数据处理

使用 R 4.1.2 软件中的“vegan”、“linkET”包对环境因子和优势类群进行 Mantel 检验、多样性指数以及方差分解分析, 使用“PCNM”包用来完成空间因子的计算。使用 Chase 等在文章补充材料提供的 R 代码完成 RC 指数的计算<sup>[23]</sup>, 使用“DNCIper”包完成 DNCI 指数的计算, 使用“ggplot2”、“vioplot”、“corrplot”等 R 包完

成数据的可视化。站位分布图和多样性分布图使用 ArcGis 10.7 软件进行绘制。

## 2 结果

### 2.1 优势种组成

本研究四次航次调查共鉴定大型底栖动物 195 种,隶属 18 纲 53 目 106 科。四季度共有物种 9 种,相邻季节更替率分别为 77.8%(春夏)、78.9%(夏秋)、74.7%(秋冬)、85.3%(冬春),物种季节更替变化明显。因优势类群在维持养殖区生态系统平衡和功能方面发挥重要作用,专注于优势类群多样性研究即可提供有关养殖区底栖群落健康和变化等重要信息,综合四季度数据,筛选优势种 42 种作为分析对象(表 1),其中多毛纲占比最高(76.2%),软甲纲次之(7.1%)。

表 1 四季大型底栖动物优势种组成

Table 1 Dominant species composition of macrobenthic

优势种 Dominant species	优势度 Dominance			
	春 Spring	夏 Summer	秋 Autumn	冬 Winter
背毛背蚓虫 <i>Notomdoustous aberans</i>	0.056	0.053	/	/
背褶沙蚕 <i>Tambalagama fauveli</i>	0.029	0.005	0.004	/
不倒翁虫 <i>Sternaspis scutata</i>	0.149	0.184	0.076	0.036
朝鲜阳遂足 <i>Amphiura koreae</i>	0.115	0.013	0.023	0.031
大角玻璃钩虾 <i>Hyale grandicornis</i>	/	/	/	0.031
豆形豆眼蟹 <i>Xenophthalmus pinnotheroides</i>	/	/	0.023	0.006
多鳃齿吻沙蚕 <i>Nephtys polybranchia</i>	0.039	/	/	/
多丝独毛虫 <i>Tharyx multifilis</i>	0.004	0.037	0.035	/
福威背蚓虫 <i>Notomastus fauvel</i>	/	0.021	/	/
覆瓦哈鳞虫 <i>Harmothoe imbricata</i>	/	/	0.004	0.031
刚鳃虫 <i>Chaetozone sefosa</i>	0.012	0.071	0.046	0.010
寡鳃齿吻沙蚕 <i>Nephtys oligobranchia</i>	0.097	0.010	0.011	/
后稚虫 <i>Laonice cirrata</i>	0.026	0.004	/	/
厚鳃蚕 <i>Dasybranchus caducus</i>	0.004	0.022	/	/
黄埃刺梳鳞虫 <i>Ehlersileanira incisa hwanghaiensis</i>	0.004	/	0.013	0.021
棘刺锚参 <i>Protankyra bidentata</i>	0.035	0.061	0.008	0.006
江户明樱蛤 <i>Moerella jodoensis</i>	0.032	0.004	/	/
昆士兰稚齿虫 <i>Prionospio queenslandica</i>	/	/	0.058	0.021
隆线强蟹 <i>Eucrate crenata</i>	/	0.025	0.019	0.058
马氏独毛虫 <i>Tharyx marioni</i>	/	0.035	0.011	0.006
毛齿吻沙蚕 <i>Nephtys ciliata</i>	/	/	/	0.031
毛须鳃虫 <i>Cirriiformia filigera</i>	/	0.074	0.053	0.075
日本倍棘蛇尾 <i>Amphioplus japonicus</i>	0.168	0.217	0.156	0.168
日本革囊星虫 <i>Phascolosoma japonicum</i>	/	/	0.033	/
日本角吻沙蚕 <i>Goniada japonica</i>	0.050	0.061	/	/
日本强鳞虫 <i>Sthenolepis japonica</i>	0.023	/	0.004	0.006
梳鳃虫 <i>Terebellides stroemii</i>	0.152	0.029	/	/
双唇索沙蚕 <i>Lumbrineris cruzensis</i>	0.026	0.004	0.100	/
丝异须虫 <i>Heteromastus filiformis</i>	0.078	0.257	0.637	0.407
细丝鳃虫 <i>Cirratulus filiformis</i>	0.102	0.042	0.049	0.006
小头栉孔虾虎鱼 <i>Ctenotrypauchen microcephalus</i>	/	0.005	0.034	0.006
须鳃虫 <i>Cirriiformia tentaculata</i>	0.019	0.193	0.073	0.036
岩虫 <i>Marphysa sanguinea</i>	/	/	0.033	0.036
粘海蛭 <i>Ophelia limacina</i>	/	0.099	0.026	/
异足索沙蚕 <i>Lumbrineris heteropoda</i>	0.066	/	0.015	0.123
长吻沙蚕 <i>Glycera chirori</i>	0.029	0.058	0.005	/
长锥虫 <i>Haploscoloplos elongates</i>	0.029	0.141	/	/
中国亮钩虾 <i>Photis sinensis</i>	0.023	0.004	/	/
掌鳃索沙蚕 <i>Ninoe palmate</i>	/	0.031	0.022	0.006
中华异稚虫 <i>Heterospio sinica</i>	0.004	0.010	0.036	0.008
中锐吻沙蚕 <i>Glycera rouxii</i>	0.018	/	0.114	0.067
足刺拟单指虫 <i>Cossurella aciculata</i>	0.004	0.005	0.017	0.036

## 2.2 优势种多样性时空分布

调查海域四季优势类群的 Shannon 多样性指数 ( $H'$ ) 介于 0.63—2.39 之间, 平均值为 1.51; Simpson 多样性指数 ( $D$ ) 在 0.38—0.90 之间, 平均为 0.69; Pielou 均匀度指数 ( $J$ ) 在 0.46—1.00 之间, 平均为 0.82。Shannon 多样性指数和 Simpson 多样性指数在各季节站位的变化趋势相一致, Pielou 均匀度指数在各季节站位波动性较大, 调查海域优势类群多样性详见表 2。

表 2 大型底栖动物优势种多样性指数

Table 2 Diversity index of dominant species of macrobenthic

站位 Site	春 Spring			夏 Summer			秋 Autumn			冬 Winter		
	$H'$	$D$	$J$									
G1	1.10	0.67	1.00	1.39	0.67	0.77	1.35	0.73	0.98	1.01	0.61	0.92
G2	2.07	0.86	0.94	1.45	0.66	0.70	1.95	0.82	0.89	1.88	0.84	0.97
G3	1.86	0.81	0.85	0.94	0.58	0.86	1.55	0.78	0.96	0.63	0.44	0.92
G4	1.54	0.62	0.67	2.19	0.86	0.88	1.13	0.49	0.55	1.52	0.64	0.69
G5	1.08	0.48	0.56	2.12	0.87	0.92	1.48	0.61	0.64	1.56	0.78	0.97
G6	2.02	0.86	0.97	1.84	0.77	0.77	1.25	0.58	0.64	0.83	0.43	0.60
G7	0.90	0.38	0.46	1.34	0.73	0.97	0.81	0.44	0.59	1.11	0.51	0.57
G8	1.24	0.59	0.69	1.94	0.81	0.84	1.66	0.79	0.92	0.80	0.45	0.72
G9	2.15	0.87	0.94	2.39	0.90	0.93	1.78	0.81	0.92	1.75	0.82	0.98
G10	1.32	0.72	0.95	1.48	0.67	0.76	1.18	0.49	0.54	1.20	0.61	0.75
G11	1.73	0.81	0.97	2.03	0.85	0.93	1.98	0.81	0.83	1.01	0.61	0.92
G12	1.87	0.84	0.96	1.80	0.81	0.92	1.86	0.79	0.85	1.38	0.67	0.77
平均值 Mean	1.57	0.71	0.83	1.74	0.77	0.85	1.50	0.68	0.78	1.22	0.62	0.82
最小值 Min	0.90	0.38	0.46	0.94	0.58	0.70	0.81	0.44	0.54	0.63	0.43	0.57
最大值 Max	2.15	0.87	1.00	2.39	0.90	0.97	1.98	0.82	0.98	1.88	0.84	0.98

$H'$ : Shannon 多样性指数,  $D$ : Simpson 多样性指数,  $J$ : Pielou 均匀度指数

选用 Shannon 多样性指数做平面分布图 (图 2)。研究发现, 夏季的多样性平均值最高, 冬季最低。空间上, G2、G9 站位的平均值最高, G1、G3、G7 站位最低。春季峰值位于养殖区中心的 G9 站位, 谷值位于养殖区东北部的 G7 站位; 夏季峰值位于 G9 站位, 谷值位于养殖区南部近岸的 G3 站位; 秋季峰值位于养殖区中部的 G11 站位, 谷值位于 G7 站位; 冬季峰值位于 G2 站位, 谷值位于 G3 站位。总体上, 养殖区中心的多样性指数高于养殖区外围。

## 2.3 环境与空间因素分析

通过 Mantel 分析探究环境因子与优势种分布的相关性。结果表明 (图 3), 优势类群的分布与亚硝酸盐和纬度呈极显著相关 ( $P < 0.01$ ), 与硝酸盐、溶氧和水温呈显著相关 ( $P < 0.05$ )。同时发现, 亚硝酸盐与硝酸盐呈极显著负相关 ( $P < 0.01$ ), 与盐度呈极显著正相关 ( $P < 0.01$ )。溶氧与水温呈极显著负相关 ( $P < 0.01$ ), 与总有机碳呈显著正相关 ( $P < 0.01$ )。水深与纬度呈极显著正相关 ( $P < 0.01$ ), 与经度呈极显著负相关 ( $P < 0.01$ ), 养殖区远岸端水深大于近岸端, 水深随与海岸线的距离 (纬度) 增加而增加, 水深与总有机碳呈极显著负相关 ( $P < 0.01$ )。

使用 PCNM 分析筛选的正空间变量作为空间因子和筛选去除共线性过高的环境因子进行变差分解 (VPA) 分析, 以揭示环境和空间因子对优势类群多样性的相对贡献。研究发现, 环境因子和空间因子对大型底栖动物优势类群多样性的解释率分别为 33.4% 和 15.2%, 无共同解释部分, 未解释部分达到 51.4% (图 4)。纯环境变量的解释率远大于纯空间变量, 置换检验结果显示纯环境变量达到显著程度 ( $F = 2.83$ ,  $P = 0.003$ )。结果表明贻贝养殖区大型底栖动物优势类群主要受环境因素影响, 环境过滤对大型底栖动物优势群落起主导作用。

## 2.4 优势类群的群落构建机制

根据零模型分析计算不同季节的 Raup-Crick 相异指数 (图 5)。当群落高度随机, 群落间高度扩散时,  $RC$

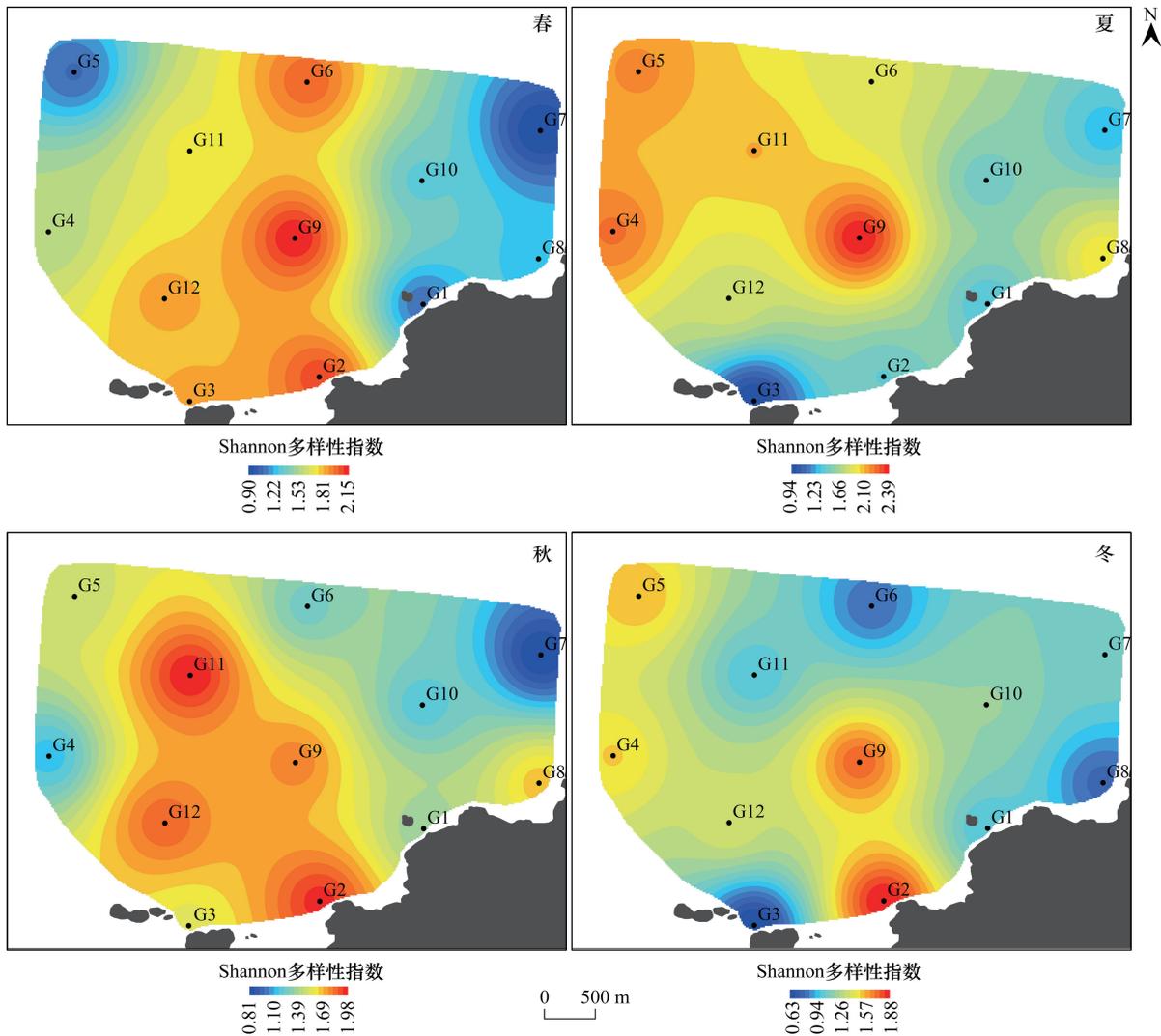


图 2 大型底栖动物优势种多样性时空分布图

Fig.2 Spatio-temporal distribution map of dominant species diversity of macrobenthos

指数趋近于 0。环境过滤作用导致群落物种组成相似时,RC 指数趋近于-1。竞争相互作用或扩散限制导致群落物种组成相异时,RC 指数趋近于 1。研究结果表明,四季优势类群的群落构建机制受到随机性过程和确定性过程共同影响。不同季节中,优势类群组成的差异受到不同的生态过程主导。秋季物种组成相似和受随机作用影响的站位比例接近,春、冬季各站位物种组成相异占比大,夏季受随机性影响较大。

四季的 DNCI 指数分别为-0.037、-0.736、-1.655、-0.931,均小于 0(表 3)。表明大型底栖动物优势类群的群落构建机制扩散过程占比大于生态位过程。DNCI 绝对值趋近于 0,表明群落构建机制由生态位过程和扩散过程共同主导。同时,基于 PER-SIMPER 三种零模型构建的 E 值(图 6),四季 E 值均表现为共同影响最小,扩散过程次之,生态位过程最大。表明扩散和生态位过程均对群落构建产生较大影响。其中扩散过程的 E 值低于生态位过程,表明扩散过程对群落构建的影响

表 3 四季大型底栖动物优势类群之间的 DNCI 值

Table 3 DNCI values between dominant macrobenthos taxa in across seasons

组别 Groups	扩散-生态位连续体 指数(DNCI)	标准差 (S.DNCI)
春 Spring	-0.037	1.674
夏 Summer	-0.736	1.224
秋 Autumn	-1.655	0.896
冬 Winter	-0.931	1.655

DNCI: 扩散-生态位连续体指数 Dispersal-niche continuum; S.DNCI: 扩散-生态位连续体指数的标准差 The standard deviation of the dispersal-niche continuum

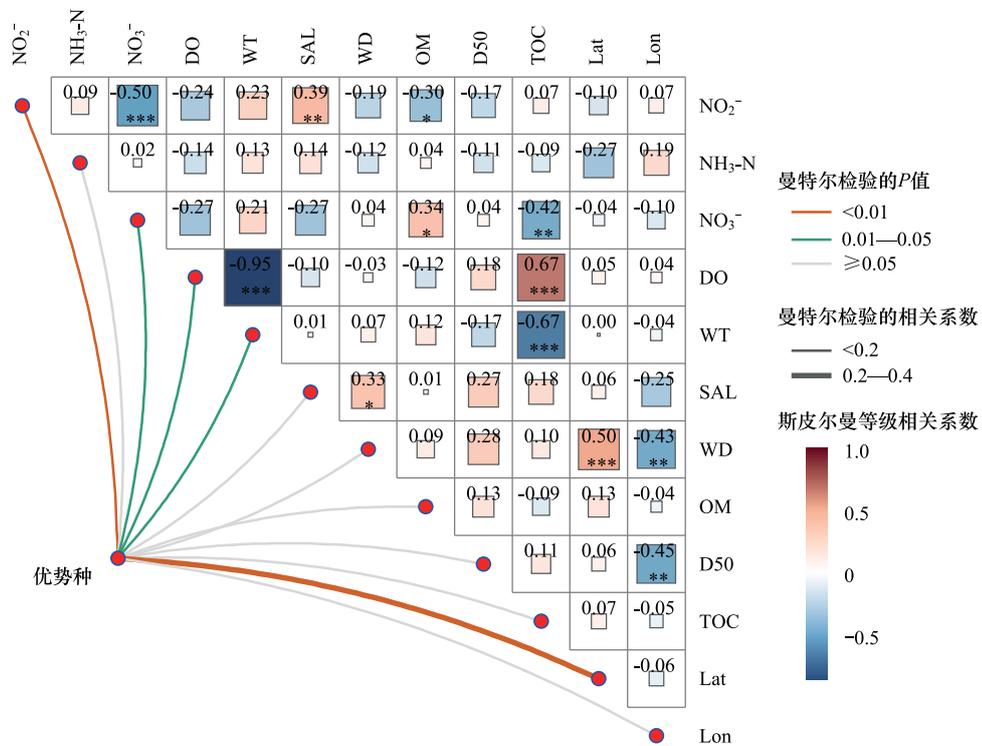


图3 大型底栖动物优势种与环境因子的 Mantel 分析

Fig.3 Mantel analysis of dominant macrobenthos species and environmental factors

WT:水温 Water temperature; WD:水深 Water Depth; DO:溶解氧 Dissolved oxygen; SAL:盐度 Salinity; NH<sub>3</sub>-N:氨氮 Ammonia nitrogen; NO<sub>3</sub><sup>-</sup>:硝酸盐 Nitrate; NO<sub>2</sub><sup>-</sup>:亚硝酸盐 Nitrite; OM:有机质 Organic matter; D50:中值粒径; TOC:总有机碳 Total Organic Carbon; Lat:纬度 Latitude; Lon:经度 Longitude; \*:显著  $P < 0.05$ ; \*\*:高显著  $P < 0.01$ ; \*\*\*:极显著  $P < 0.001$

较生态位过程大。

### 3 讨论

#### 3.1 优势种组成及多样性分布特征

优势种组成及其多样性分布特征在维持生态系统功能和稳定性中具有重要作用<sup>[25]</sup>。探究不同季节优势种组成有助于更好地理解生态系统的季节性动态和稳定性,为生态系统管理和保护提供科学依据。研究表明,季节性变化可能会影响水体中的底栖生物群落结构和丰度,从而影响水生生态系统的稳定性和生态平衡<sup>[26]</sup>。本研究四季优势种均以耐污能力强的多毛类物种为主,这与大亚湾、桑沟湾贝类养殖区的调查结果相一致<sup>[21,27]</sup>。已有研究发现,群落中个别种类的高优势度会导致群落的不稳定和生态位的失衡<sup>[18]</sup>。本研究发现,四季优势种优势度范围分别为 0.023—0.168(春)、0.021—0.257(夏)、0.022—0.637(秋)、0.021—0.407(冬),四季的共有优势种分别为不倒翁虫、日本倍棘蛇尾和丝异须虫,共有优势种的优势度均明显高于其他优势种。由此说明,养殖区底栖生态系统整体处于不稳定状态,底栖生物群落较为脆弱。其中秋冬两季群落

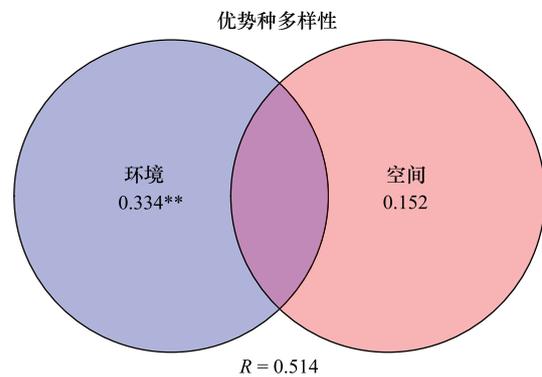


图4 环境和空间因子对大型底栖动物优势种多样性的影响

Fig.4 Influence of environmental and spatial factors on dominant macrobenthos species diversity

\*\* :极显著  $P < 0.01$ ; R:残差(未解释部分)

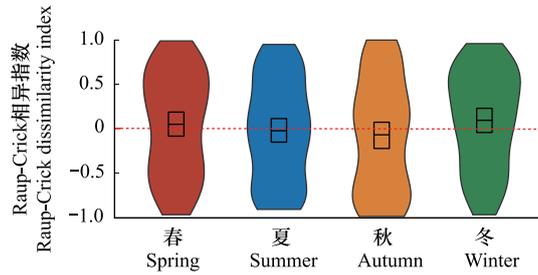


图 5 四季大型底栖动物优势类群 Raup-Crick 相异指数

Fig.5 Raup-Crick dissimilarity index of dominant macrobenthos taxa across seasons

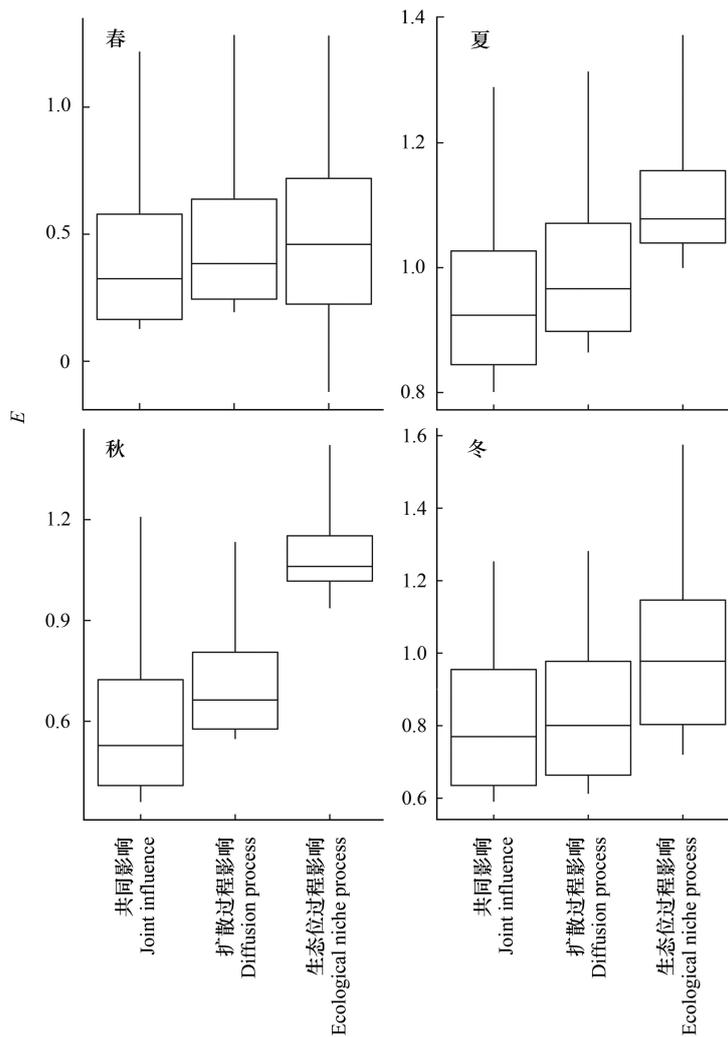


图 6 四季大型底栖动物优势类群三种零模型的 E 值

Fig.6 E values of three null models for dominant macrobenthos taxa in across seasons

E: 零 SIMPER 与经验 SIMPER 之间的平方偏差之和的对数

稳定性不如春夏两季,这可能是由于秋季贻贝采集作业等人为扰动影响底栖生物的栖息环境,以及冬季环境压力和多毛类的季节性生殖活动进而导致群落的不稳定<sup>[28]</sup>。

通过研究不同季节和站点优势类群多样性,可以了解优势类群在不同环境条件下的分布和变化,进而揭

示生态系统的功能和稳定性以及环境变化的趋势和影响<sup>[29]</sup>。本研究香浓多样性指数和辛普森多样性指数平均值夏季最高、冬季最低,这与毛成责、赵晨辉等学者的研究结果相一致<sup>[30-31]</sup>。夏季水温升高、生物繁殖活跃、资源丰富等因素可能共同促使优势类群多样性指数达到最高;而冬季水温下降、生物休眠或生长缓慢、资源减少等因素可能导致多样性指数降低<sup>[32]</sup>。养殖区优势类群多样性指数在空间上分布不均匀,其峰值主要出现在位于养殖区中心的 G9 站位以及近岸的 G2 站位,谷值主要出现在 G1 和 G7 站位。分析认为,养殖筏架的阻流效应有利于贻贝假粪等有机碎屑的沉积和底层流速的减弱,使得底栖环境较为稳定,因而养殖区中心的物种多样性指数较高。已有研究发现,接近岛礁近岸的 G2 站位处于潮致欧拉余流的交汇处<sup>[14]</sup>,该区域会形成更多样化的生态环境,为不同类型的生物提供适合生存和繁衍的条件。余流交汇处通常会形成营养盐较高的区域,这会促进浮游植物的生长和繁殖,从而提供更多的食物来源,支持更多种类的底栖生物。G1 站位处于近岸,底栖环境易受人类活动和陆地排放物的影响,进而对底栖生物的生存和繁殖产生负面影响,导致底栖生物的多样性受到限制<sup>[33]</sup>。处于养殖区外围的 G7 站位则主要因为丝异须虫的广泛分布抢占了其他物种的生态位,使得该区域物种多样性下降。研究发现,位于养殖区外围的 G4、G5、G6 站位多样性季节波动较大且与该站位的均匀度指数呈负相关,表明这些站位均受到优势种的季节性分布影响导致各站位物种丰度分布不均,使得这些站位多样性呈现季节性波动。位于近岸岛礁的 G3 站位多样性也呈现明显的季节性波动,春秋两季的多样性明显高于夏冬两季,分析认为可能是季节性的环境变动影响了该站位的大型底栖动物的分布。

### 3.2 优势种分布与环境因子的关系

大型底栖动物优势种分布受多种环境因子的综合影响,这些因子相互作用共同决定底栖生态系统的结构和功能。本研究基于 Mantel 检验分析不同季节站位优势种和环境因子的关系,发现亚硝酸盐和纬度与优势种分布呈极显著相关,硝酸盐、水温、溶氧与优势种分布呈现显著相关。硝酸盐和亚硝酸盐是水体中的两种主要氮化合物,它们通常来自于有机废物的分解、化肥的使用以及工业排放等来源<sup>[34]</sup>。已有研究表明,高浓度的硝酸盐和亚硝酸盐会导致水体中的氮过剩,这可能会刺激底栖植物的过度生长,导致富营养化。这种富营养化会影响底栖动物的分布及其生存条件<sup>[35]</sup>。另外,硝酸盐和亚硝酸盐的浓度可以反映水体的污染程度,通过影响水质和生态系统的稳定性间接影响底栖动物的分布。研究区域位于贻贝养殖区,养殖活动、近岸人为排放以及季节变动均会改变水体中的氮化合物含量,进而改变底栖环境影响优势种的分布。本研究发现贻贝养殖区水体溶氧和水温呈现负相关关系,且两环境因子对优势种的分布均有显著影响,推测水温通过影响水体混合和流动性、溶解氧饱和度以及水生生物生长代谢等生命活动间接影响了水体中的溶氧含量。Jordà Molina 等<sup>[36]</sup>研究发现,底栖动物的代谢速率会随着水温的升高而增加,导致它们对溶解氧的需求增加。Brzana 等<sup>[37]</sup>研究认为溶解氧会影响大型底栖动物群落的丰富度、丰度以及生物量,水体中的溶解氧含量无法满足大型底栖动物的需求时,其分布可能会受到溶氧限制。本研究还发现纬度和优势种的分布呈极显著相关,基于纬度和水深呈显著正相关以及养殖筏架的阻流作用,推测优势种的种群结构特征可能存在底质和水动力变化而导致的扩散限制。

### 3.3 环境与空间因子对优势种多样性的相对贡献

在生态学领域,深入分析环境和空间因子如何影响物种多样性,是理解生物群落结构变化和生态动态的基础<sup>[38]</sup>。本研究结果表明,在贻贝养殖区环境过滤机制在塑造大型底栖动物优势种多样性方面起着决定性作用。呈现这种现象的原因可能是季节性的环境变化加剧了底栖动物优势种对环境异质性的敏感性。贻贝养殖活动通过养殖设施的设置和贻贝自身生理活动,可显著改变周围底质的物理属性<sup>[14]</sup>,并通过贻贝的滤食作用改变水体中悬浮颗粒的浓度,影响营养物质在水体和底质间的分布<sup>[39]</sup>,进而影响底栖生物的种类组成和数量。本研究还发现空间因子对优势种多样性的影响相对较小,这说明在养殖区域内,大型底栖动物的扩散能力受限,究其原因可能是由于养殖筏架的阻流效应以及以多毛类为主的大型底栖动物本身的迁移能力较弱所致。季节性环境变化也可能影响底栖动物的扩散能力<sup>[40]</sup>,从而减少空间因素的作用。此外,本研究区域面积较小,也限制了空间因子对底栖生物的影响。然而,还有约 50% 的变异未能通过本研究中考虑的空间和环境

因素得到解释,这与大亚湾底栖生物多样性的研究结果相似<sup>[41]</sup>,表明还有其他未被考虑的因素在影响优势种多样性。这些未解释的变异可能源于生物间的相互作用,如捕食、竞争、共生和相互依赖关系以及生态系统中的随机事件,例如极端天气事件和人为干扰等。此外,生境的高度复杂异质性也是一个重要因素,这些复杂的环境条件为不同的物种提供多样的生存和繁殖空间,这种复杂性可能在简化的模型中难以充分捕捉。

### 3.4 优势类群的群落构建机制

研究不同季节的大型底栖动物优势类群的群落构建机制对于深入了解水域生态系统的动态变化、环境响应以及生物适应策略具有重要意义<sup>[42]</sup>。探究确定性过程和随机过程的相对贡献有助于评估生态系统的稳定性。确定性过程通常与生态系统内部的内在规律和稳定性有关,而随机过程可能引入不确定性和波动性<sup>[23]</sup>。确定性过程可能与底栖生物之间的相互作用、资源利用和竞争有关,而随机过程则可能反映环境变异、遗传漂变、物种扩散等因素对底栖生物的影响<sup>[43]</sup>。二者的相对贡献有助于理解物种的分布模式、生态位的利用以及多样性的稳定性。研究表明,四季优势类群的 *RC* 指数分布范围均在  $-1-1$  之间,表明确定性过程和随机过程对养殖区大型底栖动物优势种均有重要调控作用。这与陈国贵等<sup>[44]</sup>在红树林底栖生物的研究结果相一致。生境异质性会导致研究区域内的底栖生物群落组成产生显著变化<sup>[45]</sup>,本研究春冬两季的 *RC* 指数接近 1 的值相对较多,推测养殖区内的温度、光照、水动力等因素导致各站位底栖生境的异质性和底栖动物生理适应能力差异,因此春冬季各站为优势种组成差异显著。夏季 *RC* 指数结果表明,优势种分布受随机作用影响较大。这可能是因为夏季采样时间处于强台风“烟花”过境后,受台风影响,养殖区内的环境场骤变<sup>[46]</sup>所致。秋季物种组成相似和受随机作用影响的站位数相接近。推测因秋季环境较稳定,各站位优势类群分布受到相似确定性环境过滤影响,因而呈现部分站位的物种组成相似。但受采收贻贝和近岸加工作业等人为扰动的影响,导致秋季部分站位底栖生态系统的结构和功能受随机性影响。

物种的扩散和生态位分化是群落构建的两大主要驱动因素,两者相互作用,共同影响着生物群落的结构和动态变化<sup>[47]</sup>。扩散过程主要影响物种在空间上的传播和扩散,生态位过程主要涉及物种对资源的利用、生境的适应性以及与其他物种的相互作用<sup>[48]</sup>。本研究结果表明,贻贝养殖区大型底栖动物优势类群群落构建机制受扩散过程和生态位过程共同影响。其中扩散过程对群落构建的贡献大于生态位过程。这可能是因为养殖区筏架的存在降低了底层水流速度、底栖生物本身迁移能力弱以及环境过滤等因素造成的扩散限制所致<sup>[49]</sup>。基于以往研究发现贻贝养殖区资源维度较高,优势种间的生态位重叠处于较低水平,种间关系相对独立<sup>[50]</sup>,因而导致生态位过程对群落构建的贡献相对较小。这一发现与 Tilman 的资源竞争理论相呼应,该理论认为,物种之间的竞争压力较小时,生态位分化对群落构建的影响也相应减小<sup>[51]</sup>。

## 4 结语

本研究通过分析嵊泗枸杞岛贻贝养殖区大型底栖动物优势类群的多样性、分布,及其与环境 and 空间因子关系以及群落构建机制,以探究优势类群的生态适应性、养殖区底栖生态系统的稳定性以及底栖动物群落的形成和演变过程。研究发现,养殖区优势类群以多毛纲为主,软甲纲次之。多样性峰值位于养殖区中心和海流交汇区域,谷值主要分布在近岸人为活动影响较大区域。优势类群多样性受环境过滤影响更大。硝酸盐、亚硝酸盐、溶氧、水温、离岸距离是影响优势类群分布的主要环境因子。研究区域底栖生态系统处于不稳定状态,群落构建机制受随机过程和确定性过程共同影响,不同季节的驱动因素占比有差异,扩散过程对群落构建的贡献比生态位过程大,扩散限制和环境过滤是影响优势类群群落构建机制的主要因素。研究结果有利于揭示贻贝养殖区底栖生态系统优势类群多样性变化的动态过程和环境适应性,对于理解养殖活动对底栖生态系统的影响具有重要意义,也为干扰生态学研究提供了典型案例。

但本研究仅探究了贻贝养殖区内大型底栖动物优势种状况,受限于采样条件,并没有扩展至养殖区外的底栖生态系统。局限于养殖区内部的研究可能无法捕捉到养殖活动对更大范围生态系统结构和功能的影响,从而限制了关于贝类养殖活动对近海生态系统扰动的全面理解。在今后的研究中,应充分考虑养殖活动对其

周边海域的潜在影响,包括物种迁移和生态位变化等生态过程。

#### 参考文献(References):

- [ 1 ] 张秀梅,纪棋严,胡成业,徐焕志,王一航,杨晓龙,郭浩宇. 海洋牧场生态系统稳定性及其对干扰的响应——研究现状、问题及建议. 水产学报, 2023, 47(11): 107-121.
- [ 2 ] Lei S L, Wang X T, Wang J, Zhang L, Liao L R, Liu G B, Wang G L, Song Z L, Zhang C. Effect of aridity on the  $\beta$ -diversity of alpine soil potential diazotrophs: insights into community assembly and co-occurrence patterns. *mSystems*, 2024, 9(1): e0104223.
- [ 3 ] Clements F E. *Plant succession: An analysis of the development of vegetation*. Washington: Carnegie Institution of Washington, 1916.
- [ 4 ] Gleason H A. The Individualistic Concept of the Plant Association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 1926, 53(1): 7-26.
- [ 5 ] Hubbell S P. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton: Princeton University Press, 2001.
- [ 6 ] Leibold M A, McPeck M A. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology*, 2006, 87(6): 1399-1410.
- [ 7 ] 马紫荆,刘彬,王军强,余立. 基于系统发育及功能性状的不同坡向荒漠植物群落构建研究——以博湖县沙化封禁保护区为例. 生态学报, 2023, 43(10): 3946-3957.
- [ 8 ] 李怡,张含笑,张靖天,翁南燕,张佩莲,马春子,霍守亮. 湖泊微生物群落构建机制及研究展望. 中国环境监测, 2023, 39(6): 1-11.
- [ 9 ] Menegotto A, Dambros C S, Netto S A. The scale-dependent effect of environmental filters on species turnover and nestedness in an estuarine benthic community. *Ecology*, 2019, 100(7): e02721.
- [ 10 ] 董建宇,孙昕,詹启鹏,张宇洋,张秀梅. 莱州湾东岸潮下带大型底栖动物群落 beta 多样性格局及其驱动因素. 生物多样性, 2022, 30(3): 60-69.
- [ 11 ] 丁刚,吴海一,郭萍萍,李美真. 我国海上筏式养殖模式的演变与发展趋势. 中国渔业经济, 2013, 31(1): 164-169.
- [ 12 ] 田园,金燕,陈炜,李翠翠,王璠,于欣,车宗豪,刘括,梁腾,霍忠明,闫喜武. 菲律宾蛤仔(*Ruditapes philippinarum*)“斑马蛤2号”筏式和底播养殖模式比较研究. 海洋与湖沼, 2021, 52(6): 1496-1505.
- [ 13 ] Zúñiga D, Castro C G, Aguiar E, Labarta U, Figueiras F G, Fernández-Reiriz M J. Biodeposit contribution to natural sedimentation in a suspended *Mytilus galloprovincialis* Lmk mussel farm in a Galician Ría (NW Iberian Peninsula). *Aquaculture*, 2014, 432: 311-320.
- [ 14 ] 温英,林军,杨冠林,杨伟,唐建江. 贻贝浮筏养殖设施水动力效应及附生海藻碎屑运输的数值模拟. 上海海洋大学学报, 2022, 31(6): 1549-1561.
- [ 15 ] 李新正. 我国海洋大型底栖生物多样性研究及展望:以黄海为例. 生物多样性, 2011, 19(6): 676-684.
- [ 16 ] Sun X, Dong J Y, Hu C Y, Zhang Y Y, Chen Y, Zhang X M. Use of macrofaunal assemblage indices and biological trait analysis to assess the ecological impacts of coastal bivalve aquaculture. *Ecological Indicators*, 2021, 127: 107713.
- [ 17 ] Fabi G, Manoukian S, Spagnolo A. Impact of an open-sea suspended mussel culture on macrobenthic community (Western Adriatic Sea). *Aquaculture*, 2009, 289(1): 54-63.
- [ 18 ] 丁敬坤,薛素燕,李加琦,张雯雯,霍恩泽,于文涵,马占飞,蒋增杰,毛玉泽. 基于大型底栖动物的桑沟湾不同养殖区底栖生境健康评价. 中国水产科学, 2020, 27(1/2): 1393-1401.
- [ 19 ] 刘蕾,史建硕,张国印,郜静,李玘,任燕利,王丽英. 长期施有机肥对设施番茄土壤稀有和丰富细菌亚群落的影响. 中国农业科学, 2023, 56(18): 3615-3628.
- [ 20 ] 郭馨,林晓晴,郑欣怡,刘强,黄成,逢萌雯,陈星星,黄凌风. 中国亚热带-热带3个海区微型鞭毛虫群落优势种和稀有种的分布特征和建群机制. 应用海洋学学报, 2022, 41(3): 356-374.
- [ 21 ] 高鑫,李勇,王长发,王立俊,张维悦,李宏俊. 大亚湾大型底栖动物群落特征与生态质量评价研究. 海洋通报, 2023, 42(6): 677-685.
- [ 22 ] 戚诗婷,唐以杰,郑梓琼,汪琦,张心怡,陈静芳,叶浩生,陈姿旭. 广州南沙湿地大型底栖动物优势种生态位分析. 湿地科学与管理, 2021, 17(3): 13-17.
- [ 23 ] Chase J M, Kraft N J B, Smith K G, Vellend M, Inouye B D. Using null models to disentangle variation in community dissimilarity from variation in alpha-diversity. *Ecosphere*, 2011, 2: 1-11.
- [ 24 ] Vilmi A, Gibert C, Escarguel G, Happonen K, Heino J, Jamoneau A, Passy S I, Picazo F, Soiminen J, Tison-Rosebery J, Wang J J. Dispersal-niche continuum index: a new quantitative metric for assessing the relative importance of dispersal versus niche processes in community assembly. *Ecography*, 2021, 44(3): 370-379.
- [ 25 ] Hooper D U, Chapin F S III, Ewel J J, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton J H, Lodge D M, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad A J, Vandermeer J, Wardle D A. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 2005, 75(1): 3-35.
- [ 26 ] Matthews W J, Marsh-Matthews E. Effects of drought on fish across axes of space, time and ecological complexity. *Freshwater Biology*, 2003, 48(7): 1232-1253.
- [ 27 ] 杨艳云,张继红,吴文广,杨凤,刘毅,王巍,蔺凡,马莎. 桑沟湾不同养殖区大型底栖动物的群落结构特征. 水产学报, 2018, 42(6): 922-931.
- [ 28 ] Carlucci R, Cipriano G, Cascione D, Ingrosso M, Barbone E, Ungaro N, Ricci P. Influence of hydraulic clam dredging and seasonal environmental changes on macro-benthic communities in the Southern Adriatic (Central Mediterranean Sea). *BMC Ecology and Evolution*, 2024, 24(1): 3-19.

- [29] Petchey O L, Gaston K J. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 2002, 5(3): 402-411.
- [30] 毛成贵, 张咏, 魏爱泓, 彭模, 崔彩霞, 矫新明, 王晨波, 卜亚谦. 秦皇岛海域大型底栖动物群落结构的季节变化. *环境监测管理和技术*, 2023, 35(3): 39-44.
- [31] 赵晨辉, 王永生, 贾胜华, 刘国强. 汕头东部近岸海域大型底栖动物群落结构及其与环境因子的关系. *海洋环境科学*, 2023, 42(6): 853-863.
- [32] Hu J W, Hua L, You A J, Chen L, Xu Z Q, Wang Z M, Zhang W, Zhang C C, Yu G T, Tang W J. Taxon-specific effects of seasonal variation and water connectivity on the diversity of phytoplankton, zooplankton and benthic organisms in urban wetland. *Journal of Freshwater Ecology*, 2023, 38(1): 2253265.
- [33] Gianni F, Turicchia E, Abbiati M, Calcinai B, Caragnano A, Ciriaco S, Costantini F, Kaleb S, Piazzini L, Puce S, Querin S, Rindi F, Solidoro C, Bandelj V, Ponti M, Falace A. Spatial patterns and drivers of benthic community structure on the northern Adriatic biogenic reefs. *Biodiversity and Conservation*, 2023, 32(10): 3283-3306.
- [34] Smith V H, Tilman G D, Nekola J C. Eutrophication: impacts of excess nutrient inputs on freshwater, marine, and terrestrial ecosystems. *Environmental Pollution*, 1999, 100(1/2/3): 179-196.
- [35] Boakes Z, Suryaputra I G N A, Hall A E, Franklin D J, Stafford R. Nutrient dynamics, carbon storage and community composition on artificial and natural reefs in Bali, Indonesia. *Marine Biology*, 2023, 170(10): 130-146.
- [36] Jordà-Molina È, Renaud P E, Silberberger M J, Sen A, Bluhm B A, Carroll M L, Ambrose W G Jr, Cottier F, Reiss H. Seafloor warm water temperature anomalies impact benthic macrofauna communities of a high-Arctic cold-water fjord. *Marine Environmental Research*, 2023, 189: 106046.
- [37] Brzana R, Janas U, Tykarska M B. Effects of a 70-year old artificial offshore structure on oxygen concentration and macrobenthos in the Gulf of Gdańsk (Baltic Sea). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2020, 235: 106563.
- [38] Qiao X T, Geng Y, Zhang C Y, Han Z X, Zhang Z H, Zhao X H, von Gadow K. Spatial asynchrony matters more than alpha stability in stabilizing ecosystem productivity in a large temperate forest region. *Global Ecology and Biogeography*, 2022, 31(6): 1133-1146.
- [39] 齐占会, 史荣君, 于宗赫, 徐淑敏, 韩婷婷, 徐姗姗, 黄洪辉. 滤食性贝类养殖对浮游生物的影响研究进展. *南方水产科学*, 2021, 17(3): 115-121.
- [40] Jiang X M, Xu X, Tao M, Li Z F, Zhang S Y, Li H T. The effects of dispersal ability on metacommunity structure of macroinvertebrates in subtropical Chinese high-mountain streams: seasonal shifts in relative contribution of local environment and spatial processes. *Environmental Science and Pollution Research International*, 2021, 28(29): 38573-38583.
- [41] Rao Y Y, Cai L Z, Chen B W, Chen X W, Zheng L M, Lin S J. How do spatial and environmental factors shape the structure of a coastal macrobenthic community and meroplanktonic larvae cohort? Evidence from Daya Bay. *Marine Pollution Bulletin*, 2020, 157: 111242.
- [42] Liu H L, Cheng W Q, Xiong P, Li H M, Liu Z G, Ai J W, Yuan D B, Wan F, Wan Y, Zou H, Shu P. Temporal variation of plankton and zoobenthos communities in a freshwater reservoir: Structure feature, construction mechanism, associated symbiosis and environmental response. *Ecological Indicators*, 2023, 154: 110774.
- [43] 时静, 左亚强, 曹萍麟, 樊英萍, 曲武, 王健鑫. 夏季长江口海水中自由生活和颗粒附着古菌群落的组装过程研究. *海洋与湖沼*, 2023, 54(3): 773-785.
- [44] Chen G G, Wang W Q, Liu Y, Zhang Y M, Ma W, Xin K, Wang M. Uncovering the relative influences of space and environment in shaping the biogeographic patterns of mangrove mollusk diversity. *ICES Journal of Marine Science*, 2020, 77(1): 30-39.
- [45] Mao Z G, Cao Y, Gu X H, Cai Y J, Chen H H, Zeng Q F, Jeppesen E. Effects of nutrient reduction and habitat heterogeneity on benthic macroinvertebrate assemblages in a large shallow eutrophic lake. *Science of the Total Environment*, 2023, 867: 161538.
- [46] 吴祖立, 黄良敏, 王斐, 张胜茂, 章守宇. 热带气旋对嵊泗贻贝养殖面积和产量的影响. *中国农业科技导报*, 2021, 23(6): 171-183.
- [47] 刘海丰, 薛达元, 桑卫国. 暖温带森林功能发育过程中的物种扩散和生态位分化. *科学通报*, 2014, 59(24): 2359-2366.
- [48] Krasnov B R, Berrizbeitia M F L, Sanchez J P, Díaz M M, Lareschi M, Khokhlova I S, Grabovsky V I. The species composition of local flea assemblages at a small scale in two South American regions is predominantly driven by niche-based mechanisms. *Parasitology research*, 2023, 122(2): 571-583.
- [49] 蒋万祥. 南水北调东线调蓄湖泊底栖动物群落构建机制及驱动因素研究[D]. 西安理工大学, 2022.
- [50] 陈屹洋, 张秀梅, 裴文豪, 刘永钿, 胡成业. 贻贝养殖区大型底栖动物优势种生态位及种间联结性. *中国水产科学*, 2023, 30(6): 765-774.
- [51] Tilman D. Resource competition and community structure. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1982.