

基于 Ecospace 模型的七连屿多元生境海洋生态系统空间结构和功能分析

王昊宇^{1,2}, 张新艳², 陈炜霖², 李元超³, 邱书婷², 陈琳², 杜建国^{2,4,5*}

(1. 上海海洋大学海洋生物资源与管理学院, 上海 201306; 2. 自然资源部第三海洋研究所, 福建 厦门 361005; 3. 海南省海洋与渔业科学院, 海南 海口 570203; 4. 自然资源部海洋生态保护与修复重点实验室, 福建 厦门 361005; 5. 亚太经合组织海洋可持续发展中心, 福建 厦门 361005)

摘要: [目的] 西沙群岛生态系统包括珊瑚礁、海草床和开放海域等生境, 研究物质和能量在这些不同生境之间的分布特征对区域海洋生态系统保护修复具有重要意义。[方法] 本文构建西沙群岛七连屿海域的 Ecopath 和 Ecospace 模型, 分析该海域生态系统结构和功能的总体特点, 并研究功能群在该海域不同生境的空间分布特征。[结果] 七连屿生态系统各功能群营养级范围为 1.00(浮游植物、海草、藻类)~3.76(软骨鱼类), 系统总初级生产量/总呼吸量和总初级生产量/总生物量分别为 2.47 和 13.91, 系统连接指数和系统杂食指数分别为 0.31 和 0.24, 反映出当前七连屿生态系统的成熟度和稳定性较低。单位面积总生物量最高的生境为海草床(228.89 t/km²), 其次为珊瑚礁(213.32 t/km²), 最低的为开放海域(96.74 t/km²); 而平均营养级则相反, 最高的为开放海域(2.50), 其次为珊瑚礁(2.43), 最低的为海草床(2.18)。珊瑚礁、海草床和开放海域的辛普森多样性指数分别为 2.64, 2.48 和 2.40, 香农多样性指数分别为 2.50, 2.35 和 2.30, 均匀度指数分别为 0.80, 0.75 和 0.73。[结论] 西沙群岛七连屿海域的珊瑚礁表现出最高的生物多样性和生态稳定性, 海草床则在支持生态功能和生物量方面表现突出; 开放海域的多样性和生产力最低, 但其较高的营养级表明该生境依然能支持顶级捕食者和复杂的营养网络。

关键词: 西沙群岛; 珊瑚礁; 海草床; Ecospace 模型; 海洋生态系统

中图分类号: P76; X-1

文献标志码: A

文章编号: 0438-0479(2025)03-0433-13

Spatial structure and function analyses of marine ecosystem in multi-habitats of the Qilianyu Islands based on Ecospace model

WANG Haoyu^{1,2}, ZHANG Xinyan², CHEN Weilin², LI Yuanchao³,
QIU Shuting², CHEN Lin², DU Jianguo^{2,4,5*}

(1. College of Marine Living Resource Sciences and Management, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 2. Third Institute of Oceanography, Ministry of Natural Resources, Xiamen 361005, China; 3. Hainan Academy of Ocean and Fisheries Sciences, Haikou 570203, China; 4. Key Laboratory of Marine Ecological Conservation and Restoration, Ministry of Natural Resources, Xiamen 361005, China; 5. APEC Marine Sustainable Development Center, Xiamen 361005, China)

Abstract: [Objective] The coral reefs, seagrass beds, and open waters of the Xisha Islands form interconnected habitats that are crucial for biodiversity and ecosystem services. However, human activities and environmental pressures are threatening their ecological balance. This study aims to use the Ecopath and Ecospace models to analyze the spatial distribution patterns of energy and

收稿日期: 2024-10-08 录用日期: 2025-04-04

基金项目: 国家自然科学基金(42176153); 国家重点研发计划(2022YFF0802204)

* 通信作者: dujianguo@tio.org.cn

引文格式: 王昊宇, 张新艳, 陈炜霖, 等. 基于 Ecospace 模型的七连屿多元生境海洋生态系统空间结构和功能分析[J]. 厦门大学学报(自然科学版), 2025, 64(3): 433-445.

Citation: WANG H Y, ZHANG X Y, CHEN W L, et al. Spatial structure and function analyses of marine ecosystem in multi-habitats of the Qilianyu Islands based on Ecospace model[J]. J Xiamen Univ Nat Sci, 2025, 64(3): 433-445. (in Chinese)



material flows in these habitats in the waters of the Qilianyu Islands in the Xisha Islands. The research objectives include assessing the maturity and stability of the ecosystem, as well as the contributions of specific habitats to biodiversity and trophic dynamics, to provide a basis for targeted conservation strategies. **[Methods]** This study combines the Ecopath model, which is used to quantify energy flow and trophic interactions, with the Ecospace model to assess the spatial heterogeneity of habitats. Data were obtained from comprehensive fishery resource surveys and underwater visual surveys in the Qilianyu area. The Ecopath model covers various functional groups ranging from primary producers (such as phytoplankton, algae and seagrass) to top predators (such as cartilaginous fish), while the Ecospace model maps the biomass distribution of coral reefs, seagrass beds, and open waters. Key parameters include the production/biomass ratio, the food matrix, and the productivity of specific habitats. **[Results]** The ecosystem of the Qilianyu Islands shows relatively low maturity and stability, as indicated by a system connectance index of 0.31 and an omnivory index of 0.24. The trophic levels range from 1.00 (primary producers) to 3.76 (cartilaginous fish). The total primary production/respiration ratio (TPP/TR) and the primary production/biomass ratio (TPP/TB) are 2.47 and 13.91, respectively, reflecting a moderate energy transfer efficiency primarily driven by the grazing food chain (with 60% dependence on primary producers). The analysis of specific habitats shows that the seagrass bed has the highest biomass density (228.89 t/km²) but the lowest average trophic level (2.18), highlighting its role as a nursery ground and carbon sink. The coral reef ranks second in biomass (213.32 t/km²) but exhibits the highest biodiversity (Simpson index: 2.64; Shannon index: 2.50; evenness index: 0.80), emphasizing its ecological complexity and resilience. The open water has the lowest biomass (96.74 t/km²) and biodiversity (Shannon index: 2.30; Simpson index: 2.40; evenness index: 0.73), but it supports a higher trophic level (average value: 2.50), indicating its importance for top predators and the pelagic food web. The energy flow forms a pyramid structure, with a total transfer efficiency of 16.19%. The seagrass bed makes a particularly prominent contribution to the system productivity, while the coral reef maintains the stability of the ecosystem through diverse trophic interactions. **[Conclusion]** Although coral reefs have lower biomass than seagrass beds, they are biodiversity hotspots and play a key role in maintaining ecosystem stability. The seagrass bed promotes biomass accumulation, but it needs to be protected to avoid sediment accumulation and eutrophication. Although the open water has relatively low productivity, it maintains a higher trophic level network that is crucial for fisheries. The low system maturity (TPP/TR < 3) indicates that the ecosystem is vulnerable to external stress factors such as overfishing and climate change. Management efforts should prioritize cross-habitat conservation measures, such as expanding marine protected areas in coral reef areas, regulating fishery activities in open waters, and restoring seagrass habitats to enhance carbon sequestration capacity.

Keywords: Xisha Islands; coral reef; seagrass meadow; Ecospace model; marine ecosystem

西沙群岛位于中国南海北部,地处热带海域,因其独特的生态环境和丰富的生物多样性,长期受到科学界的广泛关注^[1]. 尽管关于西沙群岛鱼类、底栖生物及浮游生物的研究较为丰富^[2-6],但关于生态系统整体性的研究仍显不足^[7],且大部分研究集中在珊瑚礁生境上. 事实上,西沙群岛的海洋生态系统由多个重要生境构成,包括珊瑚礁、海草床和开放海域等,这些生境为多种海洋生物提供了宝贵的栖息地,并通过相互作用有效维持了该海域生态系统的结构和功能^[8]. 其中,珊瑚礁作为“热带雨林”式的生物多样性热点,与海草床等生境共同构成了复杂的生态网络,对区域海洋生态系统的多样性、稳定性和持续性具有重要影响^[7]. 然而,近年来西沙群岛的生态系统面临诸多威胁,包括气候变化、海洋污染和过度开发等^[9]. 这些因素对该区域的生态系统健康和生物多样性造成了巨大压力,如珊瑚礁显著退化^[7],海草床的生态功能也受到一定影响^[10]. 值得注意的是,尽管存在这些威胁,近年来西沙群岛海域的海草床面积和生物量均呈现增长趋势^[10]. 因此,研究不同生境之间物质和能量的分

布特征对理解和保护该海域生态系统的多样性、稳定性和可持续性具有重要的科学和实践意义.

生态系统中不同生境存在显著的功能差异,其独特的结构和功能为生态系统提供了多样化服务. 例如:海草床生境作为重要的碳汇可减缓气候变化,并通过吸附病原体降低相邻生境的疾病风险^[11];珊瑚礁生境则通过复杂的空间结构支撑生物多样性,但其健康依赖于海草床对营养物质的缓冲和育幼功能^[12]. 联合保护相邻生境(如珊瑚礁-海草床)可通过反馈机制提升生态系统抗干扰能力和生物多样性,甚至增强抵御外来入侵的能力^[13]. 近年来,生态模型成为研究复杂生态系统的有力工具. Ecopath with Ecosim (EwE) 模型作为一种成熟的生态系统建模工具,通过整合生物种群、食物网及能量流动等信息,提供了生态系统的整体视图^[14]. EwE 模型具有良好的易用性和实用性,已被广泛应用于各种水生生态系统研究^[15-17]. 其中,EwE 模型的空间模拟模块 Ecospace 能够分析生态系统在空间上的动态分布及生境对物种的影响^[18]. 迄今为止,Ecospace 模型已在全球多个地区应用,如

波罗的海、墨西哥湾、北部湾等,研究内容包括海洋保护区设计、渔业活动范围评估、人类活动对物种空间分布的影响、海上风电场对海洋生物的影响及人工珊瑚礁对珊瑚恢复的贡献等^[19-22].在西沙群岛海域,洪小帆等^[23]基于 Ecopath 模型分析了七连屿礁栖性生物的生态承载力,Zhang 等^[7]研究了气候变化和捕捞对西沙群岛珊瑚礁生态系统的影响,但目前对西沙群岛不同生境结构和功能的比较研究仍未见报道.

本研究采用多年潜水调查数据,构建西沙群岛七连屿海域的 Ecopath 和 Ecospace 模型,分析该海域生态系统结构和功能的总体特征,并揭示主要功能群在珊瑚礁、海草床和开放海域等生境的空间分布特征,以为该海域生态系统的整体保护和系统修复提供基础数据与科学依据,并为其他多生境生态系统结构和功能的研究提供新的视角和思路.

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

本研究区域地理位置如图 1 所示.七连屿海域位于中国南海西沙群岛的东北端,由多个岛屿、礁盘和沙洲组成,总陆地面积超过 1.32 km²,礁盘的总面积约 25 km²,遥感数据显示北部岛屿附近的礁盘区域水深大多小于 20 m^[24].该区域年平均海表温度为 26.8 °C,受热带季风气候的显著影响,夏秋季节(5—11 月)降水量明显增加^[24].

七连屿及其周边海域生物资源丰富,是中国最大的绿海龟(*Chelonia mydas*)产卵地^[25],记录到的鱼类超过 412 种^[1].七连屿不仅是传统的中国珊瑚礁渔业区域,其珊瑚礁和海草床在维护西沙群岛生态安全中也发挥了极其重要的作用^[26].如图 2 所示:该海域的珊瑚礁广泛分布于七连屿岛礁向海延伸的区域,面积达数十平方千米,为大量海洋生物提供了栖息地^[27];海草床在此区域主要分布于深度较浅的海域并紧邻岛礁,面积接近 10 km²,起到了稳定海底沉积物、为海洋生物提供栖息环境并减少水体浑浊的作用,栖息其中的鱼类种类繁多^[28].开放水域则为包括鲨鱼和鲸豚类在内的大型海洋动物提供了重要的生存空间^[29].这些不同生境的健康状况对维持七连屿海域的生态平衡至关重要.

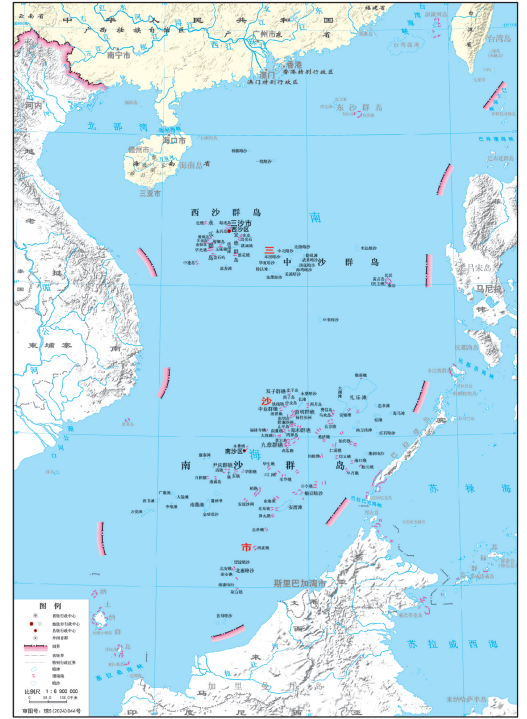
1.2 研究方法

1.2.1 Ecopath 模型

1) 模型原理

Ecopath 模型通过一系列线性方程定义生态系统,

(a) 三沙市地图



(a)在国家测绘地理信息局标准地图服务网站下载[审图号:琼 S(2024)044 号];(b)在 ALLEN CORAL ATLAS 网站(<https://www.allencoralatlas.org>)查询卫星地图获得.

图 1 研究区域

Fig. 1 Research area

每个方程描述一个功能群体,包括碎屑、生产者和消费者等,涵盖了生态系统的能量流动^[7,30].在此模型中,每个功能群体的消耗量等于捕食、捕捞死亡、生物量积累和迁移等因素引起的消耗总量.模型的基本方程为:

$$B_i \times (R_{P/B,i}) \times E_{E,i} - E_i = \sum_j (B_j \times R_{Q/B,j} \times R_{ij}) + Y_i + B_i \times A_i, \quad (1)$$

其中, B_i 为被捕食功能群 i 的生物量, $R_{P/B,i}$ 为功能群 i 的生产量与生物量的比值, $E_{E,i}$ 为功能群 i 的营养转换效率, E_i 为功能群 i 的净迁移量, B_j 为捕食功能群 j 的生物量, $R_{Q/B,j}$ 为功能群 j 的消耗量与生物量的比值,

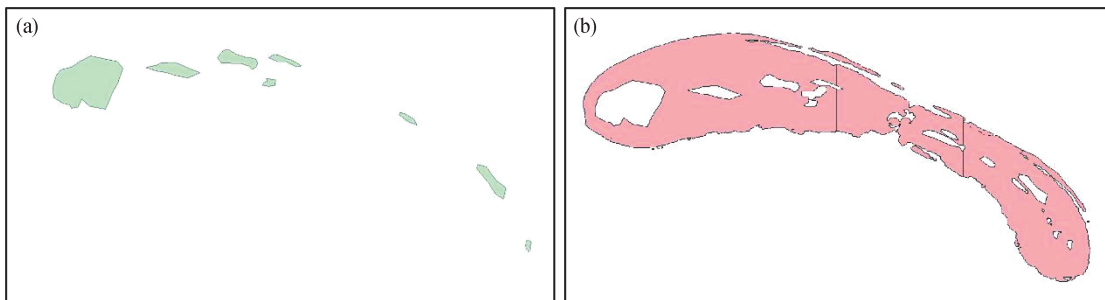


图 2 七连屿的海草床(a)与珊瑚礁(b)分布示意图

Fig. 2 Schematic diagram of seagrass beds (a) and coral reefs (b) distribution of the Qilianyu Islands

R_{ij} 为被捕食功能群 i 占捕食功能群 j 的食物比例, Y_i 为功能群 i 的捕捞量, A_i 为功能群 i 的生物积累率^[7,30]. 在 Ecopath 模型中, 每个功能群需提供至少 3 个基本参数(即 B 、 $R_{P/B}$ 、 E_E 、 $R_{Q/B}$ 中的任意 3 个), 而食物比例 R_{ij} 是必须输入的. 同时, 为满足生态系统各功能群之间的能量平衡, 各功能群需满足以下关系:

$$Q = P + R + U, \tag{2}$$

其中, Q 为消耗量, P 为生产量, R 为呼吸量, U 为未经同化的食物量.

2) 功能群划分

在建立 Ecopath 模型时, 首先需要对物种进行功能群划分^[30]. 本研究结合七连屿海域潜水调查数据以及物种的生物学特征、摄食习性及系统发育特点等, 确定了七连屿海域的生物功能群^[20], 具体划分为 23 个功能群, 包括软骨鱼类、海鸟、海龟、大型肉食性鱼类、中型肉食性鱼类、小型肉食性鱼类、杂食性鱼类、珊瑚食性鱼类、碎屑食性鱼类、植食性鱼类、蝴蝶鱼、珊瑚、法螺、甲壳类、长棘海星、其他棘皮动物、双壳类、其他无脊椎动物、浮游动物、浮游植物、海草、藻类和碎屑. 这种划分基本涵盖了七连屿海域生态系统食物网能量流动的全过程.

3) 数据输入

鱼类功能群的生物量根据 2009—2020 年在西沙群岛七连屿海域进行的水下目视调查 (underwater visual census, UVC) 获取^[31], 其他功能群的生物量来自研究区相关文献^[19-20,32]. 各功能群的 $R_{P/B}$ 、 $R_{Q/B}$ 、 E_E 、生物矩阵等主要参考该海域或其他海域生态系统模型以及 FishBase (<https://www.fishbase.se/>). 捕捞数据通过走访调查当地渔民获得.

4) 模型调试

生态系统能量输入与输出之间的平衡是 Ecopath 模型的核心原则. 保持模型平衡的基本条件是 $0 < E_E \leq 1$, 然而在将原始数据输入 Ecopath 模型并进行计算后, 常会出现某些功能群 $E_E > 1$ (即功能群处于不

平衡状态), 因此需要对模型进行调整, 以确保其达到最佳平衡状态.

1. 2. 2 Ecospace 模型

1) 模型原理与基本功能

Ecospace 模型是 Ecopath 模型的空间扩展工具, 用于分析生态系统中食物网的空间能量流动. 模型将生态系统划分为数个具有代表性的生境类型, 并在此基础上绘制多个空间栅格; 通过定义各功能群在某一栅格中的被捕食风险和摄食率来判断该栅格是否为其适宜生境, 从而模拟能量流动的空间分布^[33].

2) 生境划分与数据收集处理

根据本课题组 2009—2024 年在西沙群岛七连屿海域的调查数据^[34] 绘制海草床分布图, 综合野外调查和文献资料 (<https://www.allencoralatlas.org>) 绘制七连屿海域珊瑚礁分布图. 如图 3 所示, 将七连屿海域划分为珊瑚礁、海草床和开放海域 3 个生境, 包括 25 行 42 列共计 1 050 个栅格, 覆盖 225.09 km², 每个栅格边长为 463 m. 在模型底图建立的过程中, 463 m 的栅格大小可以充分显示七连屿海域海草床和珊瑚礁的分布, 且模型运行稳定, 可以满足研究需求^[33].

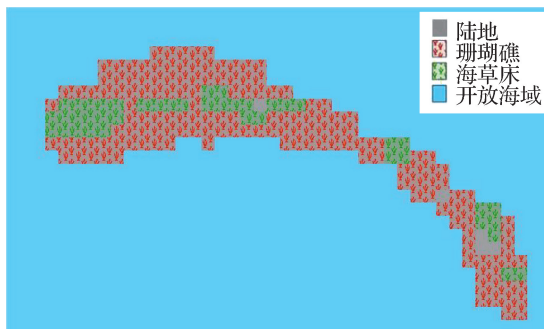


图 3 七连屿海域 Ecospace 模型底图

Fig. 3 Basemap of Ecospace model for the Qilianyu waters

3) 数据输入

在 Ecospace 模型中输入各功能群的生境偏好比、

基础扩散率、不良生境迁移速率相对基础扩散率倍率,及在不良生境中相对容易遭受捕食的程度,用以构成该模型的基础数据.确定功能群在多元生境的迁移速率和空间分布时,根据本课题组历年在西沙群岛七连屿海域 UVC 获得的生物调查数据,综合数十位在该海域开展潜水调查研究的科研工作者提供的信息和 Sealifebase(<https://www.sealifebase.se>)中海洋生物的生活习性,确定各功能群的多元生境偏好.

生境偏好用于确定功能群在生境中的分布选择.参考 Couce 等^[35]的方法,模型假设功能群在其首选生境中具有最高的生境适宜性,其余生境则被视为次级生境.模型中基础扩散率设定为 300,30 和 3,用于表示不同迁移速率的功能群.

对于首选生境,功能群维持其基础扩散率;而在次级生境中,功能群的相对扩散率增加,以模拟它们更积极地向条件更好的区域迁移.如表 1 所示:基础

扩散率为 30 和 300 的功能群在次级生境中的迁移速率增加至其基础扩散率的 5 倍,而基础扩散率为 3 的功能群在次级生境中的迁移速率不变.同时,假设功能群在次级生境中面临捕食的脆弱性是首选生境中的 2 倍.对于碎屑,其基础扩散率参考 Hernvann 等^[36]设定为 10,并在不同生境中保持一致,其在次级生境中遭受捕食的风险不增加.

1.2.3 生物多样性参数

本研究选用辛普森多样性指数、香农多样性指数以及均匀度指数,将 3 种生境的生物多样性数据可视化^[37].辛普森多样性指数可用于衡量该生境的优劣势度,反映优势物种的集中程度;香农多样性指数反映该生境的物种多样性,值越大表明物种多样性越高;均匀度指数则表示群落内物种个体分布的均匀程度,取值范围 0~1,越接近 1 表明物种分布越均匀.

表 1 功能群生境偏好和扩散率

Tab.1 Habitat preferences and diffusion rates of functional groups

功能群	生境偏好占比			基础扩散率	次级生境迁移速率相对基础扩散率倍率	次级生境中相对容易遭受捕食的程度
	珊瑚礁	海草床	开放海域			
软骨鱼类	0.32	0.24	0.44	300	5	2
海鸟	0.22	0.47	0.31	300	5	2
海龟	0.42	0.32	0.26	300	5	2
大型肉食性鱼类	0.39	0.16	0.45	300	5	2
中型肉食性鱼类	0.47	0.22	0.31	300	5	2
小型肉食性鱼类	0.50	0.31	0.19	300	5	2
杂食性鱼类	0.47	0.33	0.20	300	5	2
珊瑚食性鱼类	0.72	0.17	0.11	300	5	2
碎屑食性鱼类	0.41	0.43	0.16	300	5	2
植食性鱼类	0.33	0.52	0.15	300	5	2
蝴蝶鱼	0.72	0.21	0.07	300	5	2
珊瑚	0.86	0.09	0.05	3	1	2
法螺	0.76	0.12	0.12	3	1	2
甲壳类	0.46	0.39	0.15	3	1	2
长棘海星	0.81	0.08	0.11	3	1	2
其他棘皮动物	0.51	0.33	0.16	3	1	2
双壳类	0.39	0.44	0.17	3	1	2
其他无脊椎动物	0.42	0.42	0.16	30	5	2
浮游动物	0.39	0.36	0.25	30	5	2
浮游植物	0.36	0.37	0.27	30	5	2
海草	0.11	0.85	0.04	3	1	2
藻类	0.35	0.49	0.16	3	1	2
碎屑	0.47	0.33	0.20	10	1	1

2 研究结果

2.1 七连屿海洋生态系统食物网特征

七连屿生态系统的食物网结构如图 4 所示,由

EwE 模型导出,每个功能群用圆圈表示,圆圈大小反映生物量,左侧数字表示营养级,功能群间的摄食与被摄食关系通过圆圈间的线条显示. 该生态系统的总生物量为 537. 51 t/km²,其中营养级为 1 的生物量占 77. 20%,初级消费者占 14. 79%,次级消费者占 8. 01%.

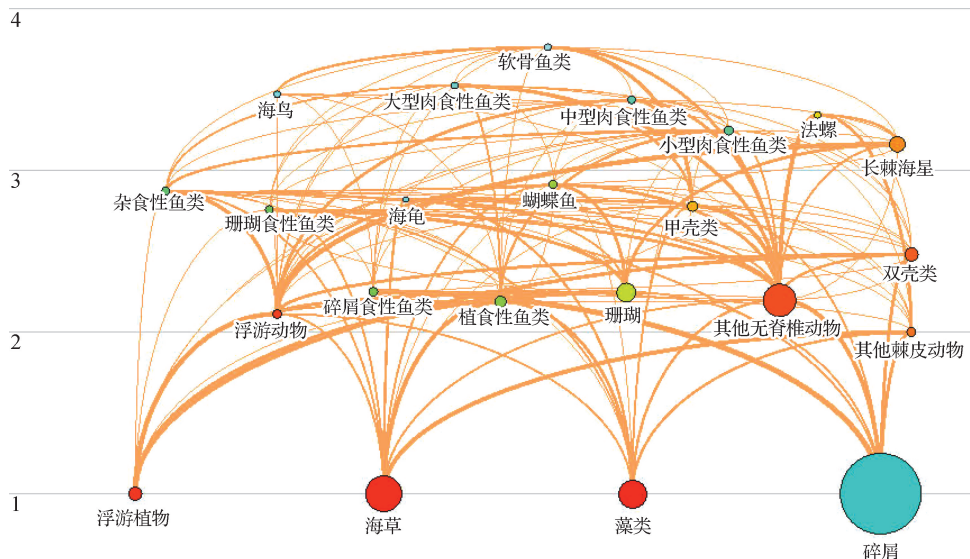


图 4 七连屿生态系统食物网结构示意图

Fig. 4 Food web diagram in the Qilianyu ecosystem

在七连屿生态系统中存在两条主要食物链:牧食食物链和碎屑食物链,分别为物质循环和能量流动提供途径. 如表 2 所示:该生态系统的总能量中碎屑所占百分比为 40%,由初级生产者提供的能量百分比为 60%,表明牧食食物链占主导地位;牧食食物链的平均营养转化效率为 16. 70%,而碎屑食物链为 14. 85%,整体转化效率为 16. 19%.

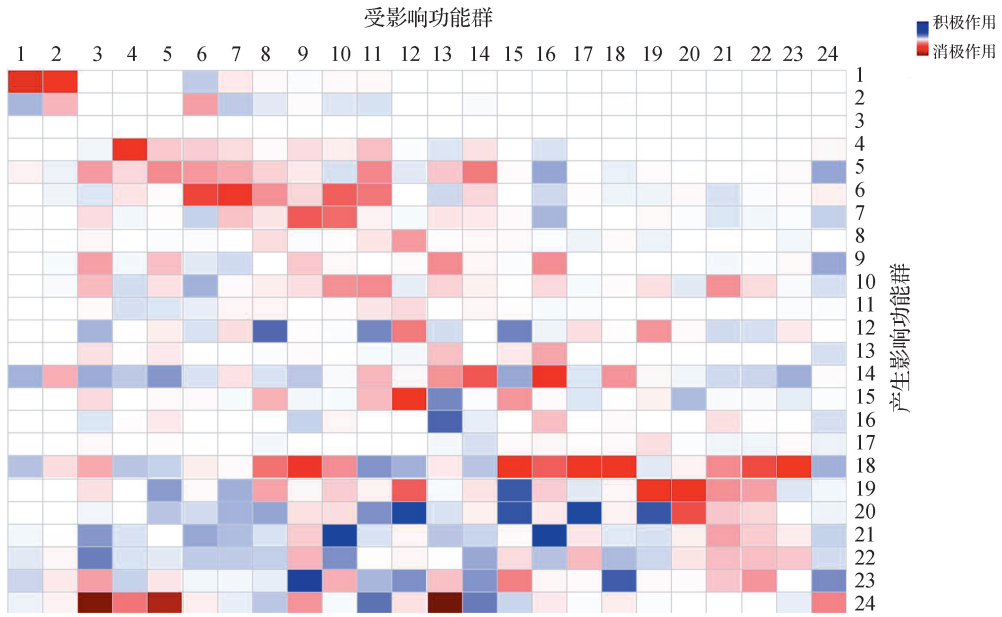
“混合营养关系”模块用于分析各功能群之间的直接和间接相互作用,揭示生态系统内部的联系与影响,其取值范围为-1. 00~1. 00,积极作用(正值)表示某一功能群生物量的增加促进其他功能群生物量增加,消极作用(负值)则表示生物量的增加导致其他功能群生物量减少. 如图 5 所示:碎屑、藻类、海草和浮游植物等初级生产者的生物量增加对大多数功能群有积极影响,而大型肉食性鱼类的生物量增加会减少中型、小型肉食性鱼类和杂食性鱼类的生物量;同时,功能群组内竞争也会导致生物量增加时出现组内生物量减少的情况(表现为消极作用). 以长棘海星为例:珊瑚、甲壳类、浮游动物、浮游植物功能群对其产生积极作用,促进其生物量增加;其他无脊椎动物、藻类、碎屑功能群以及长棘海星的自身生物量增加对其产生消极作用,导致其生物量降低.

表 2 七连屿生态系统营养级转化效率
Tab. 2 Transfer efficiency of trophic levels in the Qilianyu ecosystem %

来源	营养级		
	2	3	4
生产者	18. 66	14. 59	12. 12
碎屑	16. 17	12. 50	11. 57
总能流	17. 92	12. 74	11. 99
碎屑占总能流百分比	40		
初级生产者转化效率	16. 70		
碎屑转化效率	14. 85		
系统转化效率	16. 19		

2.2 各功能群在不同生境中的生物量分布

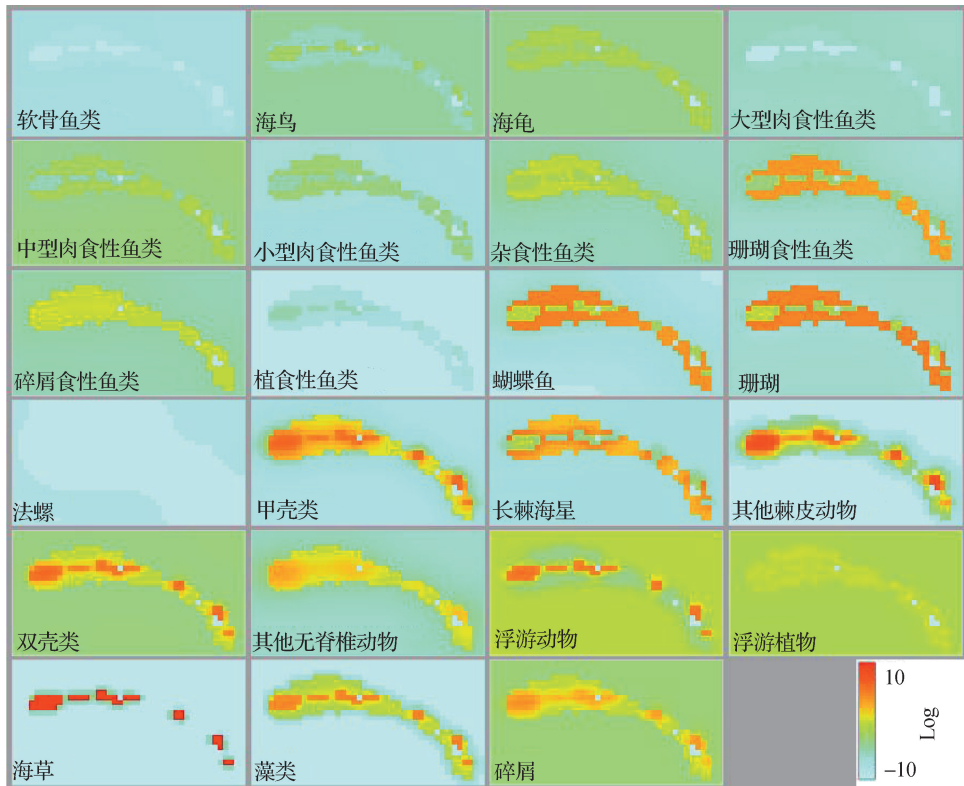
如图 6 所示,Ecospace 模型模拟了七连屿生态系统所有组成部分(从浮游植物到软骨鱼类)在珊瑚礁、海草床和开放海域等不同生境的生物量分布. 各功能群的生物量分布反映出不同生境整体的生态状况:除顶级捕食者外,绝大部分功能群在珊瑚礁和海草床的



1. 软骨鱼类; 2. 海鸟; 3. 海龟; 4. 大型肉食性鱼类; 5. 中型肉食性鱼类; 6. 小型肉食性鱼类; 7. 杂食性鱼类; 8. 珊瑚食性鱼类;
 9. 碎屑食性鱼类; 10. 植食性鱼类; 11. 蝴蝶鱼; 12. 珊瑚; 13. 法螺; 14. 甲壳类; 15. 长棘海星; 16. 其他棘皮动物;
 17. 双壳类; 18. 其他无脊椎动物; 19. 浮游动物; 20. 浮游植物; 21. 海草; 22. 藻类; 23. 碎屑; 24. 捕捞。

图 5 七连屿生态系统功能群的混合营养效应

Fig. 5 Mixed trophic impacts between functional groups in the Qilianyu ecosystem



Log 对应值为相对生物量, 下同.

图 6 不同功能群生物量在七连屿海域的空间分布

Fig. 6 Spatial distribution of biomass of different functional groups in the Qilianyu waters

生物量分布明显高于开放海域;且海草床生境营养级小于 3 的功能群(植食性鱼类、双壳类、甲壳类、其他棘皮动物、浮游动物等)生物量较珊瑚礁生境更多,体现出海草床中海草作为初级生产力的作用和育幼功能。

将各功能群在珊瑚礁中相对生物量设为 1,以此为基准计算其在其他生境的相对生物量,结果如表 3 所示:中型肉食性鱼类、小型肉食性鱼类、杂食性鱼类、海龟、珊瑚食性鱼类、蝴蝶鱼、长棘海星等功能群

在珊瑚生境中的生物量最高;其他无脊椎动物、其他棘皮动物、双壳类、植食性鱼类、浮游动物、海鸟、甲壳类、藻类等功能群的生物量在海草床生境最高;大型肉食性鱼类、软骨鱼类等功能群的生物量为开放海域生境最高.如图 7 所示:法螺功能群由于受到 Ecopath 模型中捕捞因素影响,在海草床生境和珊瑚礁生境趋于较低水平;然而通过模拟降低捕捞强度,发现法螺仍可在 3 种生境中保持一定的生物量,这在一定程度上验证了该模型^[38].

表 3 功能群在不同生境的相对生物量对比

Tab. 3 Comparison of relative biomass of functional groups in various habitats

功能群	珊瑚礁	海草床	开放海域	功能群	珊瑚礁	海草床	开放海域
软骨鱼类	1	0.73	1.35	法螺	1	0.37	3.79
海鸟	1	2.23	1.46	甲壳类	1	1.26	0.15
海龟	1	0.91	0.81	长棘海星	1	0.54	0.15
大型肉食性鱼类	1	0.37	1.12	其他棘皮动物	1	1.75	0.08
中型肉食性鱼类	1	0.54	0.76	双壳类	1	1.39	0.61
小型肉食性鱼类	1	0.63	0.30	其他无脊椎动物	1	1.09	0.34
杂食性鱼类	1	0.82	0.41	浮游动物	1	1.92	1.26
珊瑚食性鱼类	1	0.47	0.21	浮游植物	1	1.02	0.87
碎屑食性鱼类	1	1.02	0.43	海草	1	12.63	0.07
植食性鱼类	1	1.93	0.05	藻类	1	1.46	0.04
蝴蝶鱼	1	0.62	0.12	碎屑	1	1.16	0.64
珊瑚	1	0.60	0.19				

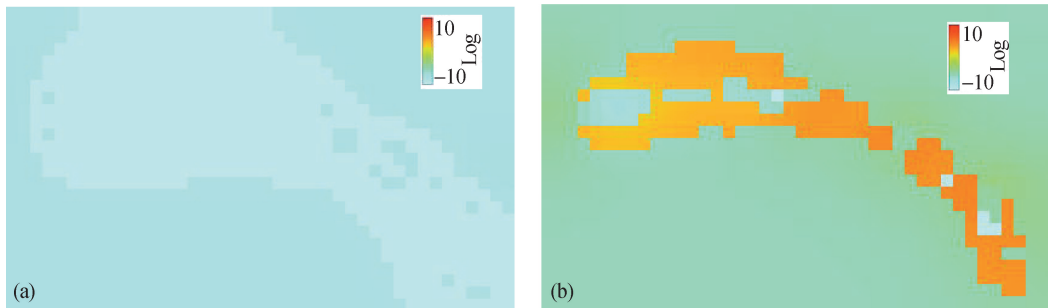


图 7 法螺功能群在捕捞强度 100%(a)和 50%(b)下的生物量空间分布

Fig. 7 Biomass spatial distribution of the hardshell clam functional group under 100% (a) and 50% (b) fishing intensity

2.3 各生境的生物量和平均营养级

如图 8 所示:海草床和珊瑚礁的单位面积生物量(分别为 228.89 和 213.32 t/km²)远高于开放海域(96.74 t/km²),反映出前两者具有较高的系统生产力;然而平均营养级则相反,开放海域的平均营养级为 2.50,三者中最高,珊瑚礁的平均营养级(2.43)略低于开放海域,而海草床的为三者中最低(2.18),表

明其以植食性生物为主,并具有较强的育幼功能。

2.4 各生境的生物多样性

珊瑚礁、海草床和开放海域的生物多样性指标显示出三者生态系统中的差异.珊瑚礁的辛普森多样性指数最高,为 2.64,表明其生物多样性最丰富;海草床次之,为 2.48;开放海域则最低,为 2.40.香农多样性指数表现出类似的趋势,珊瑚礁为 2.50,海草床为

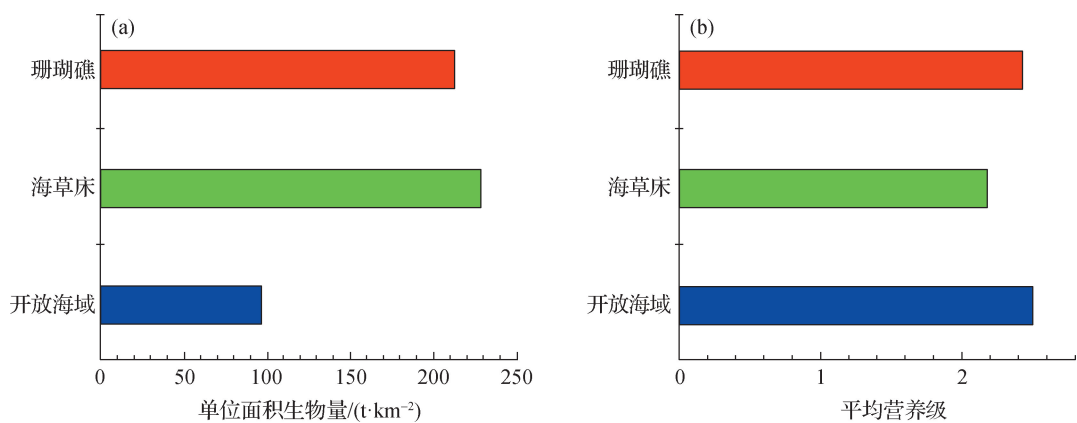


图 8 各生境的单位面积生物量(a)和平均营养级(b)

Fig. 8 Biomass per unit area (a) and average trophic levels (b) of various habitats

2.35, 开放海域则为 2.30. 均匀度指数同样反映出珊瑚礁物种分布最均匀, 为 0.80, 海草床为 0.75, 开放海域为 0.73.

3 讨论

3.1 七连屿生态系统功能的总体评价

表 4 显示了由 Ecopath 模型得到的生态系统总体特征^[23,39-40]. 七连屿生态系统与七连屿珊瑚礁子系统^[23]在多个关键生态参数上存在显著差异. 七连屿生态系统是一个多元生境系统, 涵盖了珊瑚礁、海草床和开放海域等多种生境类型, 这种多元生境的组合为其提供了独特的生态功能和丰富的生物多样性^[41]. 而七连屿珊瑚礁子系统则是七连屿生态系统中的一个重要组成部分, 仅聚焦于珊瑚礁单一生境类型. 从能量流动的角度来看, 七连屿生态系统的总消耗量 $[2\ 415.30\ \text{t}/(\text{km}^2 \cdot \text{a})]$ 和总输出量 $[1\ 865.93\ \text{t}/(\text{km}^2 \cdot \text{a})]$ 均低于七连屿珊瑚礁子系统 $[$ 总消耗量为 $2\ 478.35\ \text{t}/(\text{km}^2 \cdot \text{a})$, 总输出量为 $2\ 083.11\ \text{t}/(\text{km}^2 \cdot \text{a})]$. 然而, 七连屿生态系统的净能量流动为 $549.37\ \text{t}/(\text{km}^2 \cdot \text{a})$, 高于七连屿珊瑚礁子系统的 $395.24\ \text{t}/(\text{km}^2 \cdot \text{a})$. 这表明尽管七连屿生态系统的能量输入和输出总量较低, 但其能量转化效率更高, 生态系统稳定性更强, 能够更有效地应对外部干扰并维持生态功能^[42]. 此外, 七连屿生态系统的流向碎屑总量为 $2\ 401.97\ \text{t}/(\text{km}^2 \cdot \text{a})$, 低于七连屿珊瑚礁子系统的 $2\ 738.82\ \text{t}/(\text{km}^2 \cdot \text{a})$, 表明其在有机物利用和循环方面更高效, 有助于维持底栖环境的稳定性和生态系统的整体健康^[43]. 在初级生产力和能量利用效率方面, 七连屿生态系统的总初级生产量与总呼吸量比值为 2.47, 略低于七连屿珊瑚礁子系统的 2.54, 表明尽管七连屿的初级生产力稍弱, 但其

资源利用效率和自我维持能力依然较强. 多元生境结构为多种生物提供了广泛的栖息地, 增强了系统的稳定性和抗干扰能力^[44]. 此外, 七连屿生态系统的系统连接指数为 0.31, 低于七连屿珊瑚礁子系统的 0.36; 但其杂食指数为 0.24, 略高于七连屿珊瑚礁子系统的 0.22. 这表明七连屿生态系统的物种间相互作用更为多样化, 生物多样性更高, 进一步提升了其整体稳定性和应对气候变化及人类活动影响的生态弹性^[44]. 综上所述, 七连屿生态系统在资源利用、物质循环和生物多样性方面展现出显著优势, 其多元生境结构不仅增强了生态系统的稳定性和抗干扰能力, 还提供了更优质的生态服务功能. 与单一珊瑚礁生态系统相比, 七连屿生态系统的分析结果更全面地反映出多元生境生态系统的复杂性和动态平衡. 七连屿珊瑚礁子系统作为七连屿生态系统的重要组成部分, 其结果为理解多元生境生态系统的局部特征提供了重要参考, 但与其与整体生态系统之间的层级关系和相互作用仍不可忽视.

切萨皮克湾位于美国东海岸中部, 有着极为丰富的海草床生境, 为该地区的生物提供了广袤的栖息地和充足的育幼场所. 尽管其位于温带海域, 与七连屿有所不同, 但 Sobocinski^[39]的研究以切萨皮克湾海域中海草床生境作为建模对象, 与本研究在海域中对多元生境的研究形成鲜明对比. 七连屿生态系统与切萨皮克湾生态系统相比, 在资源效率、能量循环和系统稳定性方面等具有一定优势. 七连屿生态系统的总初级生产量与总生物量比值为 13.91, 远高于切萨皮克湾的 2.79, 表明七连屿单位生物量能生产更多的能量, 其生物体在能量转换和利用方面更高效. 这种高效能量转换是该生态系统的一个重要优势, 尤其在资源有限的环境中更具适应性^[44]. 七连屿生态系统的系

表 4 由 Ecopath 模型得到的生态系统特征
Tab. 4 Characteristics of ecosystem obtained from the Ecopath model

特征	七连屿生态系统	七连屿珊瑚礁生态系统 ^[23]	切萨皮克湾生态系统 ^[39]	巴利阿里群岛生态系统 ^[40]
总消耗量/(t · km ⁻² · a ⁻¹)	2 415. 30	2 478. 35	9 214	1 013. 78
总输出量/(t · km ⁻² · a ⁻¹)	1 865. 93	2 083. 11	6 908	539. 25
总呼吸量/(t · km ⁻² · a ⁻¹)	1 253. 86	1 251. 01	2 463	460. 88
流向碎屑总量/(t · km ⁻² · a ⁻¹)	2 401. 97	2 738. 82	10 131	834. 88
系统总流量/(t · km ⁻² · a ⁻¹)	7 937. 07	8 551. 28	28 716	2 848. 79
系统总生产量/(t · km ⁻² · a ⁻¹)	3 773. 62	3 772. 67	12 653	1 324. 18
总净初级生产力/(t · km ⁻² · a ⁻¹)	3 095. 24	3 182. 73	9 199	998. 80
总初级生产量与总呼吸量比值	2. 47	2. 54	3. 74	2. 20
系统净生产量/(t · km ⁻² · a ⁻¹)	1 841. 38	1 931. 72	6 736	537. 93
总初级生产量与总生物量比值	13. 91	19. 07	2. 79	10. 40
总生物量与总流量比值	0. 03	0. 02	0. 12	0. 03
系统连接指数	0. 31	0. 36	0. 17	0. 28
系统杂食指数	0. 24	0. 22	0. 28	0. 33

统连接指数为 0. 31, 高于切萨皮克湾的 0. 17, 较高的连接指数意味着该生态系统中的物种之间相互作用更加紧密, 食物网更加紧凑和稳定. 更高的连接性通常有助于系统应对外部干扰, 使其在资源波动或环境变化中能够更好地维持平衡^[45]. 七连屿的总初级生产量与总呼吸量比值为 2. 47, 虽低于切萨皮克湾的 3. 74, 但仍是健康的生产效率水平. 该比值表明七连屿能够将大部分能量用于净生产, 而不是消耗在呼吸作用上. 较适度的呼吸消耗确保了生态系统不会过度依赖外部能量输入^[44]. 七连屿生态系统较高的连接指数和相对简洁的能量流动使其在应对外部环境变化时具有更好的适应性, 这在于其高效的能量利用、紧密的物种连接、较低的能量消耗和简洁的物质流动^[39]; 相比之下, 切萨皮克湾复杂的能量网络可能在面对重大外部压力时更脆弱. 这些特点使七连屿生态系统在应对资源稀缺、外部扰动或变化时更具有弹性和适应性.

巴利阿里群岛位于地中海西部, 该生态系统中包含着海草床、珊瑚礁、深海海域等多元生境. 尽管其在纬度上与七连屿生态系统有所不同, 但在其他因素上有着较高的相似度^[40]. 七连屿生态系统在资源效率、能量循环和系统稳定性方面相较于巴利阿里群岛生态系统表现出显著优势. 七连屿的总初级生产量与总生物量比值(13. 91)显著高于巴利阿里群岛(10. 40), 表明其单位生物量的能量生产效率更高, 能够更高效

地利用有限资源^[46]. 七连屿的总初级生产量与总呼吸量比值(2. 47)略高于巴利阿里群岛(2. 20), 显示其能量利用更高效, 能够将更多的能量用于净生产而非呼吸消耗. 在系统稳定性方面, 七连屿的连接指数(0. 31)高于巴利阿里群岛(0. 28), 表明其食物网更为紧凑和稳定; 同时其较低的杂食指数(0. 24 vs. 0. 33)表明能量流动路径简洁, 增强了系统对外部干扰的抗性^[39]. 此外, 七连屿的系统总流量[7 937. 07 t/(km² · a)]和总生产量[3 773. 62 t/(km² · a)]显著高于巴利阿里群岛[分别为 2 848. 79 和 1 324. 18 t/(km² · a)], 支持更高的生物量和生产量. 在面对外部干扰或环境变化时, 这些特征使七连屿生态系统表现出更强的抗逆性和适应能力, 显示出其在生态稳定性和可持续性方面的潜力.

3. 2 七连屿不同生境的生物多样性及生态功能

本研究揭示了同一海域不同生境在生物多样性和生态功能方面的异同. 珊瑚礁的生物多样性指数最高, 反映出其复杂的生态结构和对物种的强大支持能力. 珊瑚礁中高度结构化的微生境(如珊瑚丛、裂缝和洞穴)为从小型无脊椎动物到大型鱼类的广泛物种提供了丰富的栖息空间, 促进了物种共存和生态系统的稳定性^[29]. 珊瑚礁的三维结构不仅提高了生态系统的稳定性和抗扰动能力, 还通过支持多样生态位进一步增强了生物多样性^[29]. 海草床的生物多样性略低于珊瑚礁, 但其物种均匀度较高, 高生产力使其在支持生

态功能方面表现突出, 尽管其结构复杂性和资源异质性低于珊瑚礁, 但其相对稳定的环境和较少的物理障碍使其能够维持均衡的物种分布, 这与本研究一致, 即海草床支持较高的生物量, 但其物理结构复杂度弱于珊瑚礁, 限制了物种丰富度的进一步提升^[47]。开放海域的生物多样性和生物量均较低, 这可能与其广阔的空间尺度和较简单的生境结构有关^[48]。开放海域缺乏复杂的物理结构, 导致物种多样性受限^[48]。然而, 尽管开放海域的生产力较低, 顶级捕食者和大型捕食性鱼类的存在解释了其较高的营养级。这表明尽管开放海域生物多样性较低, 但在维持生态系统完整性方面仍发挥着不可或缺的作用。

在同一生态系统中, 珊瑚礁、海草床和开放海域的生物多样性和生态功能各具特点, 同时 40% 的碎屑占总能流比表明三者存在能量交互并形成互补关系^[49]。珊瑚礁凭借其复杂结构和高生物多样性, 促进了物种共存和生态系统的稳定性^[12]; 海草床以较高的物种均匀度和生产力在碳固定和碳循环中发挥重要作用^[11]; 开放海域虽生物多样性和生产力较低, 但顶级捕食者的存在维持了营养网络的复杂性。三者通过相互作用维持了生态系统的动态平衡, 保护这些栖息地能够增强生态系统的整体稳定性和韧性^[50]。

关于珊瑚礁和海草床在水动力、植被覆盖和生态系统服务方面的数据统计建模研究中, 已有证据表明海草床在生态系统中充当苗圃生境和避难所的作用, 同时珊瑚礁生境通过物理和化学方式为海草床提供庇护^[51]。在实际的珊瑚礁与海草床 UVC 中也观察到相同物种的幼鱼在海草床中密度最高的结果^[12]。关于海草床生态系统功能的研究指出, 其具有较高的碳封存率, 且在珊瑚礁的保护下有机碳储量会显著增加^[52]。本研究中由 Ecospace 模型得出的结果显示, 在同一生境内, 海草、浮游植物等初级生产者的生物量增加对大多数功能群有积极影响, 而海草床生境中大型肉食性鱼类的生物量减少会增加其他食性鱼类的生物量。这与已有研究发现相符, 说明该模型在探讨同一生态系统中不同生境的生态功能方面具有可行性。

3.3 研究局限性

需要指出的是, 尽管模型在空间上将生态系统划分为不同生境, 但由于采样数据的局限, 模型未能将各生境分别设置为独立的子系统来细化考虑不同功能群在各生境下的差异^[38]。另外, Ecopath 模型在构建时常被建议将高营养级的物种划分为多节组。由于

高营养级物种在幼年阶段和成年阶段的生长率、死亡率、食物组成矩阵往往是不同的, 划分成多节组功能群会使高营养级物种的动态更真实^[53]; 但在本研究中, 因缺乏相应的数据, 没有定义具有复杂营养个体发育物种的多节组功能群, 这可能是模型的不确定性之一。本研究区域的海域面积较小, 空间尺度上气候条件的影响差异不超过 1%, 因此空间尺度上的气候因素未被纳入模型; 但在实验结果中不可忽视的是, 这些因素仍可能在一定程度上影响模型结果。

4 结论

综上所述, 本研究证实了生境结构和空间尺度对生物多样性和生态功能的关键作用。珊瑚礁生态系统呈现出最高的生物多样性水平与生态稳定性, 在维持海洋生态平衡中扮演关键角色。海草床生态系统则在支持诸多生态功能, 如物质循环、能量流动以及生物量积累等方面, 展现出优势。相较而言, 开放海域生态系统的生物多样性与生产力均处于较低水平, 但该生境具备较高营养级结构, 这表明其仍能够为顶级捕食者提供适宜生存条件, 并维系复杂的食物网结构及营养动态过程。未来针对这些生境的保护和管理, 尤其是应对气候变化和人类活动的影响, 需根据各自的生态功能差异化制定措施, 以确保海洋生态系统的多样性、稳定性和可持续性。

参考文献:

- [1] 王腾, 李纯厚, 王广华, 等. 西沙群岛七连屿珊瑚礁鱼类的物种组成与演替[J]. 生物多样性, 2024, 32(6): 111-119.
- [2] QIU S T, CHEN B, DU J G, et al. Checklist of the coral fish fauna of Xisha Islands, China[J]. Biodiversity Data Journal, 2021, 9: e63945.
- [3] XIANG R, LIU J G, WANG D X, et al. Seasonal flux variability of planktonic foraminifera during 2009–2011 in a sediment trap from Xisha Trough, South China Sea [J]. Aquatic Ecosystem Health & Management, 2015, 18(4): 403-413.
- [4] SONG X K, LYU M X, ZHANG X D, et al. Large plastic debris dumps: new biodiversity hot spots emerging on the deep-sea floor[J]. Environmental Science & Technology Letters, 2021, 8(2): 148-154.
- [5] MENG M, YU K F, HALLOCK P, et al. Foraminifera indicate Neogene evolution of Yongle Atoll from Xisha Islands in the South China Sea [J]. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 2022, 602: 111163.

- [6] LIU J Y. Status of marine biodiversity of the China Seas [J]. *PLoS One*, 2013, 8(1): e50719.
- [7] ZHANG X Y, LI Y C, DU J G, et al. Effects of ocean warming and fishing on the coral reef ecosystem: a case study of Xisha Islands, South China Sea [J]. *Frontiers in Marine Science*, 2022, 9: 1046106.
- [8] 黄晖, 董志军, 练健生. 论西沙群岛珊瑚礁生态系统自然保护区的建立 [J]. *热带地理*, 2008, 28(6): 540-544.
- [9] MA Y, JIANG C B, LI S S, et al. Ecological vulnerability assessment of coral islands and reefs in the South China Sea based on remote sensing and reanalysis data [J]. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2023, 11: 1066961.
- [10] 郭治明, 杨熙, 余威, 等. 华南沿海海草床分布区大型底栖动物群落特征初探 [J]. *应用海洋学学报*, 2023, 42(3): 469-478.
- [11] LAMB J B, VAN DE WATER J A J M, BOURNE D G, et al. Seagrass ecosystems reduce exposure to bacterial pathogens of humans, fishes, and invertebrates [J]. *Science*, 2017, 355(6326): 731-733.
- [12] GRAHAM N A J, NASH K L. The importance of structural complexity in coral reef ecosystems [J]. *Coral Reefs*, 2013, 32(2): 315-326.
- [13] CARLSON R R, EVANS L J, FOO S A, et al. Synergistic benefits of conserving land-sea ecosystems [J]. *Global Ecology and Conservation*, 2021, 28: e01684.
- [14] CHRISTENSEN V, WALTERS C J. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations [J]. *Ecological Modelling*, 2004, 172(2/3/4): 109-139.
- [15] 张新艳, 陈彬, 丁少雄, 等. 基于 Ecopath 模型的厦门湾生态系统结构与功能变化分析 [J]. *生态与农村环境学报*, 2022, 38(2): 217-224.
- [16] HEYMANS J J, COLL M, LINK J S, et al. Best practice in Ecopath with Ecosim food-web models for ecosystem-based management [J]. *Ecological Modelling*, 2016, 331: 173-184.
- [17] CLAVAREAU L, MARZLOFF M P, TRENKEL V M, et al. Comparison of approaches for incorporating depredation on fisheries catches into Ecopath [J]. *ICES Journal of Marine Science*, 2020, 77(7/8): 3153-3167.
- [18] WALTERS C, PAULY D, CHRISTENSEN V. Ecospace: prediction of mesoscale spatial patterns in trophic relationships of exploited ecosystems, with emphasis on the impacts of marine protected areas [J]. *Ecosystems*, 1999, 2(6): 539-554.
- [19] HUANG L Y, YANG J G, MENG J M, et al. Underwater topography detection and analysis of the Qilianyu Islands in the South China Sea based on GF-3 SAR images [J]. *Remote Sensing*, 2021, 13(1): 76.
- [20] HONG X F, CHEN Z Z, ZHANG J, et al. Construction and analysis of a coral reef trophic network for Qilianyu Islands, Xisha Islands [J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2022, 41(12): 58-72.
- [21] WAN J X, MA Y. Multi-scale spectral-spatial remote sensing classification of coral reef habitats using CNN-SVM [J]. *Journal of Coastal Research*, 2020, 102(Sp1): 11-20.
- [22] ZUO X L, SU F Z, YU K F, et al. Spatially modeling the synergistic impacts of global warming and sea-level rise on coral reefs in the South China Sea [J]. *Remote Sensing*, 2021, 13(13): 2626.
- [23] 洪小帆, 陈作志, 张俊, 等. 基于 Ecopath 模型的七连屿礁栖性生物的生态承载力分析 [J]. *热带海洋学报*, 2022, 41(1): 15-27.
- [24] 周晓刚. 三沙七连屿 [J]. *新东方*, 2012(5): 82.
- [25] 张婷, 林柳, 蹇丽, 等. 西沙群岛七连屿海龟 (*Chelonia mydas*) 产卵场海滩垃圾调查 [J]. *生态学杂志*, 2020, 39(7): 2408-2415.
- [26] WANG X H, DU F Y, LIN Z J, et al. Fish species diversity and community pattern in coral reefs of the Xisha Islands, South China Sea [J]. *Biodiversity Science*, 2011, 19(4): 463-469.
- [27] REN Q Q, LEUNG P T Y, XU Q, et al. Fish assemblages in subtidal seagrass meadows surrounding the Xiasha Islands, South China Sea [J]. *Frontiers in Environmental Science*, 2022, 9: 765702.
- [28] JORGENSEN P, IBARRA-OBANDO S E, CARRIQUIRY J D. Top-down and bottom-up stabilizing mechanisms in eelgrass meadows differentially affected by coastal upwelling [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2007, 333: 81-93.
- [29] LEFCHECK J S, BYRNES J E K, ISBELL F, et al. Biodiversity enhances ecosystem multifunctionality across trophic levels and habitats [J]. *Nature Communications*, 2015, 6(1): 6936.
- [30] CHRISTENSEN V, WALTERS C, PAULY D, et al. Ecopath with Ecosim version 6 [EB/OL]. [2024-10-08]. <https://sources.ecopath.org>.
- [31] 邱书婷, 刘昕明, 陈彬, 等. 西沙群岛珊瑚礁鱼类多样性及分布格局 [J]. *海洋环境科学*, 2022, 41(3): 395-401.
- [32] DU J G, MAKATIPU P C, TAO L S R, et al. Comparing trophic levels estimated from a tropical marine food web using an ecosystem model and stable isotopes [J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2020, 233: 106518.
- [33] 李娜, 程和琴, 江红. Ecospace 模型及其在海洋保护区评估中的应用 [J]. *世界科技研究与发展*, 2008, 30(6): 723-727.

- [34] DU J G, HU W J, NAGELKERKEN I, et al. Seagrass meadows provide multiple benefits to adjacent coral reefs through various microhabitat functions [J]. *Ecosystem Health and Sustainability*, 2020, 6(1): 1812433.
- [35] COUCE MONTERO L, CHRISTENSEN V, CASTRO HERNÁNDEZ J J. Simulating trophic impacts of fishing scenarios on two oceanic islands using Ecopath with Ecosim [J]. *Marine Environmental Research*, 2021, 169: 105341.
- [36] HERNVANN P Y, GASCUEL D, GRÜSS A, et al. The Celtic Sea through time and space: ecosystem modeling to unravel fishing and climate change impacts on food-web structure and dynamics [J]. *Frontiers in Marine Science*, 2020, 7: 578717.
- [37] CHENG J, SHI X, FAN P, et al. Relationship of species diversity between overstory trees and understory herbs along the environmental gradients in the Tianshan wild fruit forests, Northwest China [J]. *J. Arid Land*, 2020, 12: 618-629.
- [38] JIANG C P, PAULY D, WANG W Q, et al. A preliminary model of the mangrove ecosystem of Dongzhaigang Bay, Hainan, (China) based on Ecopath and Ecospace [J]. *Frontiers in Marine Science*, 2023, 10: 1277226.
- [39] SOBOCINSKI K. Fishes in seagrass habitats: species composition, trophic interactions, and production [D]. Williamsburg: Virginia Institute of Marine Science, 2014.
- [40] SÁNCHEZ-ZULUETA P, VALLS M, GUIJARRO B, et al. Trophic structure and fishing impacts on an oligotrophic ecosystem in the Western Mediterranean: the Balearic Islands [J]. *Frontiers in Marine Science*, 2023, 10: 1166674.
- [41] DUARTE C M, CEBRIÁN J. The fate of marine autotrophic production [J]. *Limnology and Oceanography*, 1996, 41(8): 1758-1766.
- [42] CUSSON M, CROWE T P, ARAÚJO R, et al. Relationships between biodiversity and the stability of marine ecosystems: comparisons at a European scale using meta-analysis [J]. *Journal of Sea Research*, 2015, 98: 5-14.
- [43] KAZANIDIS G, OREJAS C, BORJA A, et al. Assessing the environmental status of selected North Atlantic deep-sea ecosystems [J]. *Ecological Indicators*, 2020, 119: 106624.
- [44] KIERS E T, PALMER T M, IVES A R, et al. Mutualisms in a changing world: an evolutionary perspective [J]. *Ecology Letters*, 2010, 13(12): 1459-1474.
- [45] ULANOWICZ R E. Quantitative methods for ecological network analysis [J]. *Computational Biology and Chemistry*, 2004, 28(5/6): 321-339.
- [46] ODUM E P. Trends expected in stressed ecosystems [J]. *BioScience*, 1985, 35(7): 419-422.
- [47] ORTH R J, LEFCHECK J S, MCGLATHERY K S, et al. Restoration of seagrass habitat leads to rapid recovery of coastal ecosystem services [J]. *Science Advances*, 2020, 6(41): eabc6434.
- [48] NIEVES-ORTIZ M A, APPELDOORN R, WEIL E, et al. Fish assemblages associated with natural, transplanted, artificial, and accidental reefs in Puerto Rico [J]. *Ocean & Coastal Management*, 2021, 214: 105901.
- [49] DUFFY J E. Biodiversity and the functioning of seagrass ecosystems [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2006, 311: 233-250.
- [50] HALPERN B S, WARNER R R. Marine reserves have rapid and lasting effects [J]. *Ecology Letters*, 2002, 5(3): 361-366.
- [51] JAMES R K, KEYZER L M, VAN DE VELDE S J, et al. Climate change mitigation by coral reefs and seagrass beds at risk: how global change compromises coastal ecosystem services [J]. *Science of the Total Environment*, 2023, 857: 159576.
- [52] GUERRA-VARGAS L A, GILLIS L G, MANCERA-PINEDA J E. Stronger together: do coral reefs enhance seagrass meadows "blue carbon" potential? [J]. *Frontiers in Marine Science*, 2020, 7: 628.
- [53] GASCUEL D, MORISSETTE L, PALOMARES M L D, et al. Trophic flow kinetics in marine ecosystems: toward a theoretical approach to ecosystem functioning [J]. *Ecological Modelling*, 2008, 217(1/2): 33-47.

(责任编辑:徐婷婷)