

doi: 10.3969/j.issn.2095-0780.2018.03.002

基于生物性状分析方法的 不同恢复阶段无瓣海桑人工林湿地 大型底栖动物生态功能研究

李亚芳, 杜飞雁, 王亮根, 谷阳光, 宁加佳

(中国水产科学研究院南海水产研究所, 广东省渔业生态环境重点实验室, 农业部南海渔业资源开发利用重点实验室, 广东广州 510300)

摘要: 根据 2014 年 11 月在深圳福田国家级自然保护区裸滩、8 年、9 年、14 年、16 年和 20 年无瓣海桑 (*Sonneratia apetala*) 人工林以及天然白骨壤 (*Avicennia marina*) 红树林生物调查数据, 通过“裸滩-人工林-天然红树林”对照分析, 对不同恢复阶段无瓣海桑人工林大型底栖动物生物性状分布模式、功能多样性和功能冗余以及与环境因素之间的关系进行研究。结果表明, 裸滩、8 至 16 年无瓣海桑人工林以及天然林和 20 年林龄人工林分别具不同的性状分布模式; 其中栖息地结构越复杂和有机质含量越高, 大型底栖动物中低迁移能力、较小个体和栖息方式为爬行/游泳型、幼虫为浮养幼虫以及食性为沉积食性和植食性的物种所占比例越大。功能多样性总体上随栖息地结构复杂性和有机质含量的增加呈先增加后降低的趋势; 功能冗余则呈红树林样点远高于裸滩的趋势。总体而言, 红树林栖息地结构复杂性的适量增加对大型底栖动物生态功能较为有益。

关键词: 大型底栖动物; 生物性状; 功能多样性; 功能冗余; 恢复阶段; 无瓣海桑人工林; 栖息地结构

中图分类号: Q 958.8

文献标志码: A

文章编号: 2095-0780-(2018)03-0010-10

A biological trait approach to assess ecological functions of macrobenthos at different stand age of rehabilitated *Sonneratia apetala* mangrove

LI Yafang, DU Feiyan, WANG Lianggen, GU Yangguang, NING Jiajia

(Guangdong Provincial Key Laboratory of Fishery Ecology and Environment; Key Laboratory of South China Sea Fishery Resources Development & Utilization, Ministry of Agriculture; South China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Guangzhou 510300, China)

Abstract: Based on the investigation data collected from mudflat, rehabilitated *Sonneratia apetala* mangroves at stand age of 8, 9, 14, 16 and 20 years and *Avicennia marina* natural mangrove forest of Futian National Nature Reserve in Shenzhen, we studied the ecological functions of macrobenthic community at different stand age by analyzing biological trait patterns, functional diversity and functional redundancy. Results show that the mudflat, 8-, 9-, 14- and 16-year-old stand rehabilitated *S. apetala* mangroves, and 20-year-old stand natural mangrove forest had different trait patterns. The more complex the structure of the habitat and the higher the content of organic matter were, the more species with lower mobility, smaller body size, surface crawler/swimmer, planktotrophic, deposit-feeder and herbivore were observed. Generally, the functional diversity increased at first then decreased with increasing hab-

收稿日期: 2017-11-01; 修回日期: 2017-12-18

资助项目: 中国水产科学研究院南海水产研究所中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金资助 (2014TS22); 科技部基础资源调查专项项目 (2017FY201405)

作者简介: 李亚芳 (1986—), 女, 博士, 助理研究员, 从事底栖动物生态学研究。E-mail: xiaofang-1113@163.com

通信作者: 杜飞雁 (1974—), 女, 博士, 研究员, 从事海洋生态学研究。E-mail: feiyanegg@163.com

itat structure and sediment organic matter content. The functional redundancy was generally high in the mangrove. To sum up, moderate increase in habitat structure of mangrove is more beneficial to the ecological functions of macrobenthic community.

Key words: macrobenthic faunal community; biological trait; functional diversity; functional redundancy; stand age; rehabilitated *Sonneratia apetala* mangrove; habitat structure

红树林是生长在热带、亚热带海岸潮间带的特殊植被,是陆地向海洋过渡的特殊生态系统,在沿海保护中起重要作用^[1]。如为各种滩涂动物提供适宜栖息地;保护海岸、减少台风暴潮海啸所造成的灾害以及净化近岸海水等^[2]。尽管红树林具有上述的重要功能,但由于人口压力和经济发展的原因,全球红树林呈持续萎缩的趋势,例如中国红树林面积最大的广东省,从1956年的21 273 hm²到90年代初的3 813 hm²,减少了将近85%^[3]。20世纪70年代后期以来,世界各地采取了一系列的措施减缓和抑制其退化和丧失的趋势,美洲、大洋洲、亚洲等地均进行了相关红树林的恢复工作^[4-7]。20世纪90年代初期,中国政府在红树林恢复方面已进行了大量工作,其中原产自孟加拉国的无瓣海桑(*Sonneratia caseolaris*)因其快速生长特性以及对环境较强的适应能力,被大量种植在华南地区。Lewis^[7]指出红树林恢复的基本目标应是生态系统的恢复而不仅仅是永久的植被覆盖。大型底栖动物作为红树林生态系统重要的组成部分,其是否成功恢复是判断红树林恢复成功的重要标准之一^[8]。目前,对不同恢复阶段无瓣海桑人工林湿地大型底栖动物生态功能进行了一些研究,但多基于物种组成、丰度以及相关多样性指数和一些简单性状分析,提供的信息有限,不足以全面了解底栖动物的生态功能^[9-10]。为此,基于物种相关性状的功能多样性越来越多地被用来评价生态系统功能^[11]。另外,不同的物种在群落中可能起着相似甚至是同等的生态功能,某一物种的消失和替代并不一定会引起生态功能的改变。因此,功能冗余被用来检测当物种消失时该生态系统的功能稳定性^[12]。但功能多样性和功能冗余仅作为一种重要的指标,并不能解决生态系统功能与扰动或者环境因素的相关机制问题^[13]。鉴于此,一种基于多种生物性状的分析方法(生物性状分析BTA)被大量应用在陆地和水生生态系统^[13]。而基于此方法研究红树林生态系统大型底栖动物生态功能特征,目前国内还未见相关报道。本文以福田红树林不同恢复阶段无瓣海桑人工林为例,运用生物性状分析对不同恢复阶段大型底

栖动物生态功能特征进行研究。

1 材料与方法

1.1 研究区域

研究区位于福田国家级自然保护区,是中国唯一一个处在城市腹地、面积最小的国家级保护区。该保护区属南亚热带季风气候,全年平均气温为22.2℃,年平均降雨量为1 926 mm^[14]。福田红树林人工林面积为23.9 hm²,天然林为56.2 hm²。优势物种为秋茄(*Kandelia candel*)、白骨壤(*Avicennia marina*)、桐花树(*Aegiceras corniculatum*)、无瓣海桑和海桑(*S. apetala*)等^[15]。本文以裸滩代表未恢复期,根据人工林种植历史,选取年限分别为8年、9年、14年、16年和20年的无瓣海桑人工林(简称为SA08、SA09、SA14、SA16和SA20)作为人工林恢复的不同时期,最后选取与人工林处于相同潮位的天然白骨壤红树林(AM)代表恢复的最终阶段(图1),通过“裸滩-人工林-天然红树林”对照分析,对不同恢复阶段无瓣海桑人工林大型底栖动物生态功能特征进行研究。

1.2 植被调查及样品采集

1.2.1 人工林与天然红树林的植被与土壤特性

2014年11月在每个样地随机设置1个10 m×10 m的样方,野外实地调研分析无瓣海桑人工林(8龄、9龄、14龄、16龄和20龄)与天然红树林植被状况,测量指标主要包括植物的密度、高度、基径、胸径和幼苗株数。在每个样地内,随机选取3个小样方,每个样方内按对角线随机选5个样点,挖取0~10 cm土壤样品,均匀混合,取1 kg左右的混合土壤作为测试样品。然后采用常规方法对各样品的土壤机械组成及土壤含水率、盐度(间隙水, Sal)、有机质(SOM)、总氮(TN)、总磷(TP)和pH等主要理化因子进行测定。

1.2.2 大型底栖动物样品采集 2014年11月待海水退潮时,每个样地使用50 cm×50 cm定量框随机采样3次,先拣出框内底表动物,再挖至30 cm深的底泥,用0.5 mm孔径筛子分选出底内动物,所获样品用4%的甲醛溶液现场固定,在实验室内

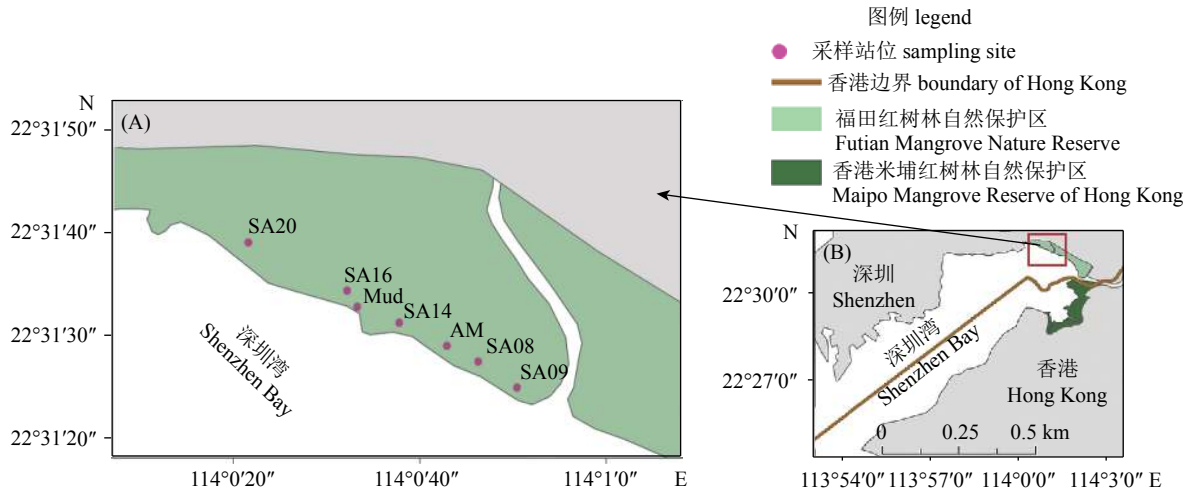


图1 不同恢复阶段无瓣海桑人工林湿地采样点

A. 采样点位于深圳湾东北部; B. 深圳湾所在位置图; Mud. 裸滩; SA. 无瓣海桑人工林; AM. 白骨壤天然林; SA08、SA09、SA14、SA16 和 SA20 分别代表恢复年限为 8 年、9 年、14 年、16 年和 20 年无瓣海桑人工林

Fig.1 Sampling sites in the present study

A. sampling sites located in northeastern Shenzhen Bay; B. map showing the location of Shenzhen Bay; Mud. mudflat; SA. *S.apetala*; AM. *A.marina*; SA08, SA09, SA14, SA16, SA20 and AM represent different numbers of years since rehabilitation.

鉴定, 并计数记录其丰度, 以上所有植被调研及样品采集均依据《红树林生态监测技术规程》^[16]。

1.3 生物性状分析

大型底栖动物的生物性状分析选取移动能力、个体大小、栖息方式、生命力、繁殖方式、繁殖周期、幼虫发育方式和摄食方式等 8 种能基本上代表大型底栖动物营养动态、能量流动、生化循环和潜在恢复力生态功能的生物性状, 其中包括 26 种性状类型^[17-18](表 1)。每一物种的相关生物性状数据通过各种已公开发表的专著、论文、报告以及网上数据库获得(例如: MarLIN BIOTIC: www.marlin.ac.uk/biotic and Marine Species Identification Portal: www.species-identification.org)。根据性状类型与物种的相符度, 采用模糊赋值法(范围从 0~3)对其赋值, 其中 0 表示不相符, 而 3 代表高度相符。由于某些物种具有多种行为特征, 所以需针对某一特殊的生物性状, 对多种性状类型进行赋值。例如, 某一物种可能具有 2 种摄食方式且两者所占比重相同, 该物种所具有的这 2 种摄食方式均可赋值为 2。如果无法获取物种的某些生物性状信息, 则该性状类型值为 0。生物性状分析(BTA)需要 3 个不同的数据矩阵: 1) 每一样点的物种丰度矩阵; 2) 每一物种的生物性状矩阵; 3) 前 2 个矩阵的结合, 即每一样点的生物性状矩阵^[13]。为降低优势物种丰度对结果的影响, 在获得生物性状矩阵前, 对

矩阵 1) 进行 $\log(1+x)$ 转换。

1.4 数据处理和统计分析

Shannon-Wiener 物种多样性指数:

$$H' = - \sum_{i=1}^S P_i \log_2 P_i \quad (1)$$

式中 S 为群落中的总种类数, P_i 为第 i 种底栖动物丰度占总底栖动物总丰度的比例, 即 $P_i = n_i/N$ ^[19], 其中 n_i 为第 i 种底栖动物丰度, N 为观察到的底栖动物总丰度。

采用 Rao's Q 指数来表示大型底栖动物的功能多样性:

$$FD_Q = \sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N d_{ij} P_i P_j \quad (2)$$

式中 FD_Q 表示群落中 2 个随机物种的平均差异; d_{ij} 表示物种 i 和物种 j 的差异 ($d_{ij} = d_{ji}$ 和 $d_{ii} = 0$), P_i 为第 i 种生物的丰度占总丰度的比例, P_j 为第 j 种生物的丰度占总丰度的比例。

$$d_{ij} = \frac{1}{n} \sum_{k=1}^n |X_{ik} - X_{jk}| \quad (3)$$

式中 n 为功能特征总数, X_{ik} 和 X_{jk} 分别为物种 i 和 j 的功能特征 k 的指数值^[20]。

采用 FD/H' 表示功能冗余, FD/H' 越大, 功能冗余越低^[13]。

利用 R 语言 ade4 程序包中的模糊对应分析(fuzzy correspondence analysis, FCA)来分析不同样

表1 生物性状和性状类型

Tab.1 Biological traits and trait categories

生物性状 biological trait	性状类型 trait category	缩写 abbreviation
迁移能力 mobility	不移动	M-N
	低	M-L
	中等	M-M
	高	M-H
栖息方式 habitat	固着	H-SE
	永久管栖	H-TP
	掘洞	H-B
	爬行/游泳	H-CR/SW
成年个体大小 maximum adult body size	非常小 (<1 cm)	B-VS
	小 (1~3 cm)	B-S
	中等 (3~10 cm)	B-M
	大 (>10 cm)	B-L
生命力 life span	短 (<1年)	LS-S
	中等 (1~5年)	LS-M
	长 (>5年)	LS-L
繁殖方式 reproduction technique	雌雄异体	RT-G
	雌雄同体	RT-H
繁殖周期 reproduction frequency	1年2次	RF-2perY
	1年1次 (持续期长)	RF-E-1perY
	1年1次 (持续期短)	RF-D-1perY
幼虫发育方式 larval development	以浮游生物为食	L-P
	以卵黄为食	L-L
摄食方式 feeding mode	捕食性	F-P
	植食性	F-H
	食沉积物	F-D
	滤食性	F-F

点生物性状的分布, 并估算哪些生物性状类型起主要作用。采用 PRIMER 6.0 并加载 PERMANOVA 中的基于距离的线性模型 (distance-based linear model, DistLM) 进行不同样地间底栖动物生物性状与环境因子的关系分析, 拟合模型的可视化采用基于距离的冗余分析 (distance-based redundancy analysis, dbRDA); 最优环境因子的子集筛选采用逐步回归 (Step-wise), 并结合赤池信息准则 (Akaike information criterion, AIC) 的最小值^[17]。采用 Golden Software Surfer 13.0 软件绘制调查站位图。

2 结果

2.1 不同恢复阶段植被特征和沉积物理化环境特征

随着红树林恢复, 其植被的垂直结构由简单到

复杂。8 年林龄由乔木层 (>7 m) 和幼苗层 (<1.3 m) 组成; 9 年、14 年和 16 年林龄均由乔木层、灌木层 (1.3~2.5 m) 和幼苗层组成; 20 年林龄结构最为复杂, 包含 2 层乔木层、灌木层和幼苗层, 第一层乔木层由无瓣海桑组成 (>7 m), 第二层则由秋茄组成 (2.5~7 m); 天然林由乔木层、灌木层和幼苗层组成, 乔木层由白骨壤和秋茄组成, 灌木层则由木榄 (*Bruguiera gymnorrhiza*) 组成, 幼苗层包含白骨壤、桐花、秋茄和老鼠簕 (*Acanthus ilicifolius*)^[21], 见附录 1。

有机质含量在 20 年林龄无瓣海桑人工林和天然林显著高于其他样地; 底质除裸滩为砂质粉砂外, 其他样点均为黏土质粉砂; pH 在裸滩呈弱碱性, 在其余样点呈弱酸性 (<7); 其他理化因子 {TP、TN、碳氮比[w(C):w(N)]和间隙水盐度}在

不同恢复阶段均无显著差异, 见附录2。

2.2 不同恢复阶段大型底栖动物生物性状

不同恢复阶段大型底栖动物各性状类型所占比例见图2。其中天然林和20年林龄无瓣海桑人工林除无迁移能力的大型底栖动物分布外, 各种迁移能力均有分布, 尤以低移动能力者占较大比例; 裸滩仅出现无移动能力和低迁移能力者2种类型, 且同样以低迁移能力者占较大比例; 其余林龄的无瓣海桑人工林中大型底栖动物的迁移能力高于裸滩、天然林和20年林龄人工林, 以中等和高迁移能力占较大比例(图2-a)。天然林和20年林龄人工林出现掘洞型和爬行/游泳型2种栖息方式, 以爬行/游泳型为主; 而裸滩出现固着型、永久管栖型和掘洞型3种, 掘洞型所占比例最高; 其他林龄人工林出现多种栖息方式, 以掘洞型和爬行/游泳型为主(图2-b)。相较而言, 天然林和20年林龄人工林大型底栖动物的个体较其他人工林和裸滩小(图2-c)。不同恢复阶段大型底栖动物生命期均以1~5年为主(图2-d)。不同恢复阶段大型底栖动物繁殖方式均以雌雄异体为主; 相较而言, 雌雄同体在裸滩所占比例较高(图2-e)。不同恢复阶段大型底栖动物的繁殖周期存在一定差异, 天然林、20年、8年、9年林龄人工林和裸滩以1年1次且繁殖期持续较短为主; 相较而言, 14年和16年林龄人工林繁殖期较长, 分别以1年1次且繁殖期持续较长和1年2次为主(图2-f)。幼虫发育在天然林和各林龄人工林以营浮游生活并以浮游生物为饵的浮养浮游幼虫为主; 裸滩则以营浮游生活并以卵黄为饵的黄养浮游幼虫为主(图2-g)。天然林和不同林龄无瓣海桑人工林大型底栖动物食性较为多样, 各种食性均有分布, 以沉积和植食食性为主; 裸滩大型底栖动物出现捕食性和滤食性2种食性, 其中捕食食性占较大比例(图2-h)。

2.3 模糊对应分析

通过模糊对应分析, 不同恢复阶段大型底栖动物生物性状分布模式见图3, 前两轴共解释75.4%的变化。从图中可见天然林和20年林龄人工林、其他林龄人工林以及裸滩明显区分开来。低迁移能力、个体较小(1~3 cm)、爬行/游泳型、繁殖周期为1年1次且繁殖期持续较短和幼虫以营浮游生活并以浮游生物为饵以及沉积和植食食性物种在天然林和20年林龄人工林分布较多; 8年至16年林龄

人工林则以中等和高迁移能力、掘洞型、中等大小个体(3~10 cm)为主, 幼虫发育方式与食性与天然林和20年林龄人工林类似, 以浮养幼虫和沉积、植食食性者为主; 低迁移能力、大个体(>10 cm)以及幼虫以营浮游生活并以卵黄为饵和捕食食性的物种在裸滩有较多分布(图3)。迁移能力、栖息方式、个体大小、幼虫发育方式和食性是影响不同恢复阶段大型底栖动物生物性状分布模式差异的主要原因。

2.4 功能多样性指数和功能冗余

不同恢复阶段大型底栖动物功能多样性指数FD和功能冗余FD/H'的变化范围分别为0.66~0.79和0.27~1.59。其中功能多样性FD则以16年林龄人工林最高, 裸滩最低; 功能冗余FD/H'值越大, 功能冗余则越低。因此, 20年林龄人工林功能冗余最高, 裸滩功能冗余最低(表2)。总体上不同恢复阶段大型底栖动物功能多样性指数FD则呈8~16年林龄人工林>20年林龄人工林和天然林>裸滩的趋势; 而功能冗余则呈红树林样点远高于裸滩的趋势。

2.5 不同恢复阶段大型底栖动物生物性状与环境因素的关系分析

通过基于距离的线性模型DistLM对大型底栖动物生物性状与环境因子的分析表明(图4), 所测环境因子共同作用能解释87.9%的变化, 其中幼苗和老鼠筋栖息密度以及有机质含量达显著水平($P<0.05$), 解释其86.2%的变化。

3 讨论

3.1 环境因素对大型底栖动物生物性状分布模式的影响

大型底栖动物的分布格局与栖息地结构、沉积相类型和有机质含量等密切相关^[10, 22-25]。其中栖息地结构即使在较小的空间尺度上, 也是影响海洋生态系统物种多样性和生态功能的重要因素^[26]。本文利用生物性状分析方法发现, 大型底栖动物在裸滩、8~16年无瓣海桑人工林以及天然林和20年林龄人工林分别具不同的性状分布模式。模糊对应分析表明, 迁移能力、栖息方式、个体大小、幼虫发育方式和食性是影响不同恢复阶段大型底栖动物生物性状分布模式差异的主要原因。基于距离的线性模型DistLM分析大型底栖动物生物性状与环境因子的关系发现, 幼苗和老鼠筋栖息密度以及有机质

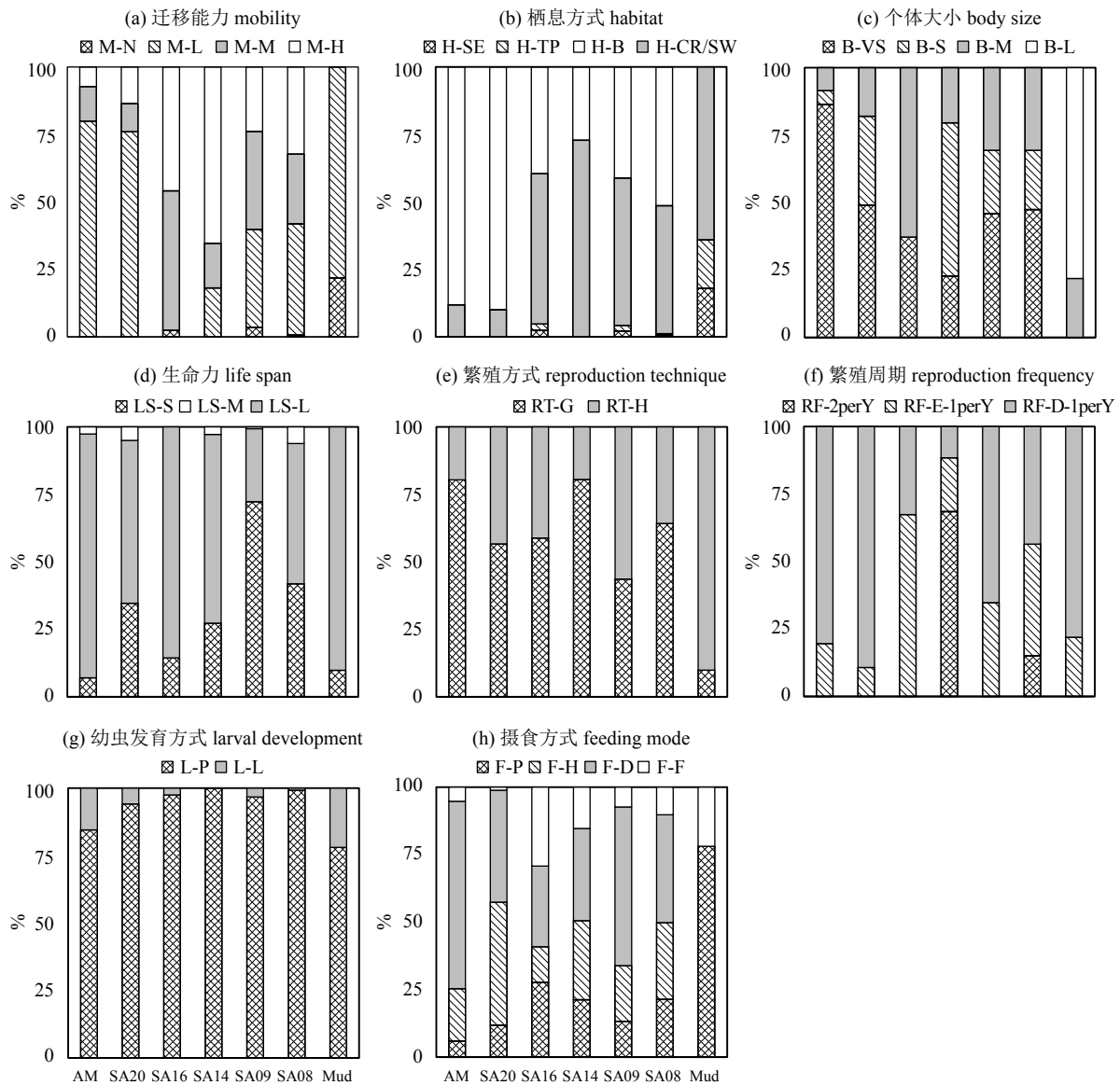


图2 不同样点大型底栖动物各性状类型所占比例

M-N. 迁移能力(不移动); M-L. 迁移能力(低); M-M. 迁移能力(中等); M-H. 迁移能力(高); H-SE. 栖息方式(固着); H-TP. 栖息方式(永久管栖); H-B. 栖息方式(掘洞); H-CR/SW. 栖息方式(爬行/游泳); B-VS. 个体大小(非常小); B-S. 个体大小(小); B-M. 个体大小(中等); B-L. 个体大小(大); LS-S. 生命力(短); LS-M. 生命力(中等); LS-L. 生命力(长); RT-G. 繁殖方式(雌雄异体); RT-H. 繁殖方式(雌雄同体); RF-2perY. 繁殖周期(1年2次); RF-E-1perY. 繁殖周期(1年1次且持续期长); RF-D-1perY. 繁殖周期(1年1次且持续期短); L-P. 幼虫发育方式(以浮游生物为食); L-L. 幼虫发育方式(以卵黄为食); F-P. 摄食方式(捕食性); F-H. 摄食方式(植食性); F-D. 摄食方式(食沉积物); F-F. 摄食方式(滤食性); AM. 白骨壤天然林; SA. 无瓣海桑人工林; SA08、SA09、SA14、SA16和SA20分别代表恢复年限为8年、9年、14年、16年和20年无瓣海桑人工林; Mud. 裸滩; 图3 同此

Fig.2 Proportion of different traits of large benthic animals

M-N. mobility (none); M-L. mobility (low); M-M. mobility (medium); M-H. mobility (high); H-SE. habitat (sessile); H-TP. habitat (tube [permanent]); H-B. habitat (burrower); H-CR/SW. habitat surface (crawler/swimmer); B-VS. body size (very small); B-S. body size (small); B-M. body size (medium); B-L. body size (large); LS-S. life span (short); LS-M. life span (medium); LS-L. life span (long); RT-G. reproduction technique (gonochoristic); RT-H. reproduction (technique hermaphrodite); RF-2perY. reproduction frequency (twice every year); RF-E-1perY. reproduction frequency [once per year (extended period)]; RF-D-1perY. reproduction frequency [once per year (distinctive period)]; L-P. larval development (planktotrophic); L-L. larval development (lecitotrophic); F-P. feeding mode (predator); F-H. feeding mode (herbivore); F-D. feeding mode (deposit-feeder); F-F. feeding mode (filter-feeder); AM. *A. marina* natural mangrove; SA. *S. apetala*; SA08, SA09, SA14, SA16, SA20 represent different numbers of years since rehabilitation; Mud. mudflat; the same case in Fig.3.

含量能显著解释其生物性状的分布模式。Leung^[17] 研究发现, 复杂的根系结构对个体较大底栖动物的

掘穴活动以及摄食行为具一定的限制作用, 如红角沙蚕 (*Ceratonereis erythraeensis*) 和腺带刺沙蚕 (*Ne-*

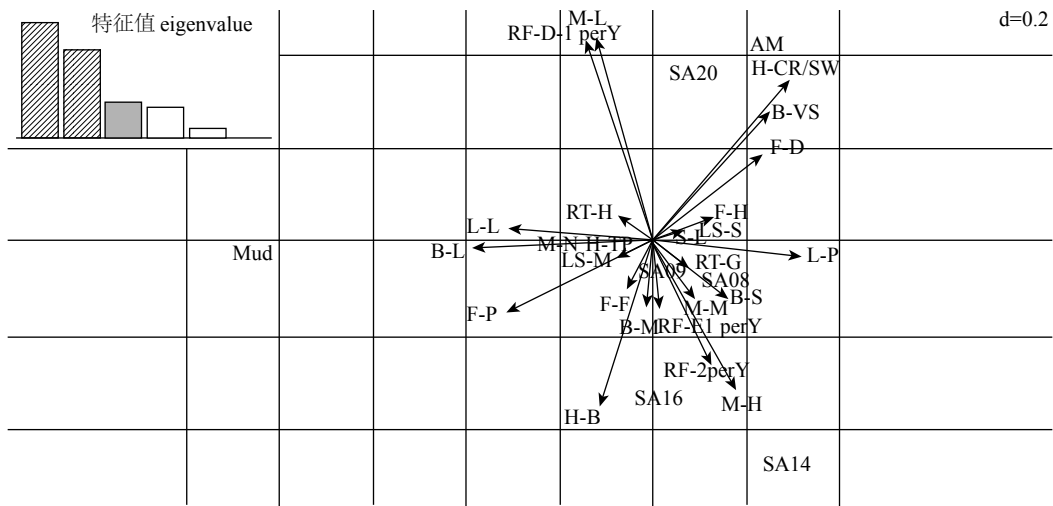


图3 不同样地生物性状分布模式

Fig.3 FCA plot showing the trait pattern among different sites

表2 各样地功能多样性指数和功能冗余

Tab.2 Functional diversity and functional redundancy of macrobenthic communities at different sites

	裸滩 mudflat	不同林龄无瓣海桑人工林 rehabilitated <i>S.apetala</i> mangrove at different stand age					白骨壤天然林 <i>A.marina</i> natural mangrove
		8年 SA08	9年 SA09	14年 SA14	16年 SA16	20年 SA20	AM
功能多样性 FD	0.66	0.75	0.76	0.76	0.79	0.74	0.72
功能冗余 FD/H'	1.59	0.29	0.32	0.28	0.34	0.27	0.39

anthes glandicineta) 等。另外, 复杂的根系结构能有效降低潮汐流速和提供适宜的遮蔽场所, 从而保护个体较小的底栖动物避免被水冲走以及被捕食者攻击^[9-10, 27]。本研究也得到相似结果, 具最复杂根系结构的天然林和 20 年林龄人工林中大型底栖动物个体最小、迁移能力最低, 且栖息方式以爬行型为主。幼虫发育方式与大型底栖动物群落的分布和恢复密切相关。其中浮养浮游幼虫不从母体获得营养储备而与其他浮游生物为食, 外界食物条件的丰富程度对其有较大影响; 黄养浮游幼虫营养则由母体储备的卵黄供给, 无需觅食, 相对而言对外界环境的依靠较少^[28]。相较于裸滩, 有机质含量以及浮游生物种类组成和丰度在生境复杂的红树林湿地均较高^[29], 能为浮游幼虫提供充足的食物来源。与此相应, 不同恢复阶段无瓣海桑人工林有植被样点大型底栖动物幼虫发育均以浮养浮游幼虫为主, 而食物丰富度较低的裸滩则以黄养浮游幼虫为主。此外, 研究发现红树林复杂的根系结构以及植被特征在一定程度上限制幼虫扩散, 而与黄养幼虫相比, 浮养幼虫通常具有较长的幼虫期及较高的扩散能力^[17]。

因此, 不同样点幼虫发育方式的差异体现了大型底栖动物对环境的高度适应。食性作为一种最重要的生物性状, 其与能量流动密切相关。红树林沉积物中有机质含量较高, 分布在该类样地中的大型底栖动物食性以沉积食性者占最大优势地位, 证明该类样地中具较高的有机质利用率和次级生产力。而捕食食性者(如腺带刺沙蚕和红角沙蚕)在裸滩分布较多, 表明储存在沉积食性者中的营养物质可以较多地进入到能量流中。此外, 腺带刺沙蚕和红角沙蚕可作为更高营养级消费者如鱼类和鸟类重要的食物来源^[30]。因此, 捕食食性物种在红树林样点所占较低的比重意味着红树林复杂的栖息环境可能会阻止能量从低能级向较高营养级的转移。

3.2 栖息地结构对大型底栖动物功能多样性和功能冗余的影响

目前, 关于栖息地结构与大型底栖动物功能多样性之间关系的研究较少且多集中在海草生境中^[31-32]。Leung^[17]研究发现, 不同于海草生境, 红树林生境中栖息地结构复杂性总体上与功能多样性呈负相关, 功能多样性随栖息地结构复杂性升高而

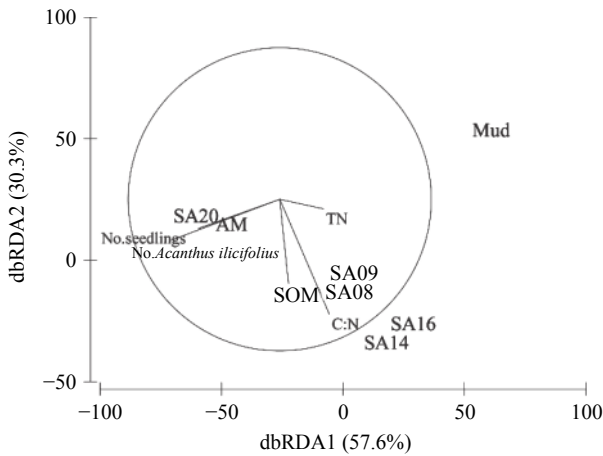


图4 大型底栖动物生物性状与环境因素的相关分析

No.seedlings. 幼苗个数; No. *Acanthus ilicifolius*. 老鼠簕个数; SOM (%). 沉积物有机质含量; TN (%). 沉积物总氮含量; C:N. 总碳和总氮比; Mud. 裸滩; SA. 无瓣海桑人工林; AM. 白骨壤天然林; SA08, SA09, SA14, SA16 和 SA20 分别代表恢复年限为 8 年, 9 年, 14 年, 16 年和 20 年无瓣海桑人工林

Fig.4 A dbRDA plot of macrobenthic faunal functional composition fitted to significant predictor variables using Step-wise DistLM selection procedure and AIC selection criterion

No. seedlings. number of seedlings; No. *Acanthus ilicifolius*. Number of *A. ilicifolius*; SOM (%). sediment organic matter content; TN (%). total sediment nitrogen content; C:N. the ratio of TC and TN; Mud. mudflat; SA. *S. apetala*; AM. *A. marina*; SA08, SA09, SA14, SA16, SA20 represent different numbers of years since rehabilitation.

降低。本研究结果进一步证实, 红树林复杂的植被结构, 可作为环境过滤器导致生物性状的会聚, 进而导致功能生态位的减少。大型底栖动物功能多样性在 8~16 年林龄人工林较高表明, 栖息地异质性的适量增加能促进更多不同性状类型的大型底栖动物生存, 从而使当地资源得到更有效的利用^[33]。另外, 功能冗余反映了物种间功能生态位的重叠程度, 较低的功能冗余表明物种间功能生态位的重叠程度较低, 某一物种的消失或替代会引起生态系统功能的改变。反之, 功能冗余越高, 不同的物种在群落中可能起着相似甚至是同等的生态功能, 某一物种消失和替代不一定会引起生态系统功能的改变^[12]。本研究中裸滩具最低的功能冗余, 表明物种间生态位的重叠较低, 其生态功能的改变更易受某一物种的消失的影响。而具较高功能冗余的红树林样点, 某些物种的消失对生态功能无影响或者影响较小。因此, 相较于裸滩, 红树林生态系统中大型底栖动物对复杂多变的环境具更高的适应性。而不同的栖息地结构代表生态演替的不同阶段, 且通过以上研究结果证明, 裸滩代表未演替阶段, 8~16 年无瓣

海桑人工林代表演替的中期阶段, 20 年林龄人工林和天然林代表演替的晚期阶段。总体而言, 功能多样性随红树林栖息地结构复杂性的增加呈先增加后降低的趋势, 在演替的中期阶段达最大值; 功能冗余则呈红树林样点高于裸滩的趋势。因此, 红树林栖息地结构复杂性的适量增加对大型底栖动物生态功能较为有益。

致谢: 广东内伶仃福田国家级自然保护区管理局杨琼博士在外业调查中提供了帮助, 谨此致谢!

参考文献:

- [1] ALONGI D M. Mangrove forests: resilience, protection from tsunamis, and responses to global climate change[J]. *Estuar Coast Shelf Sci*, 2008, 76: 1-13.
- [2] LUO Z K, SUN O J, XU H L. A comparison of species composition and stand structure between planted and natural mangrove forests in Shenzhen Bay, South China[J]. *J Plant Ecol-UK*, 2010, 3(3): 165-174.
- [3] 郑德璋, 李玫, 郑松发, 等. 中国红树林恢复和发展研究进展[J]. *广东林业科技*, 2003, 19(1): 10-14.
- [4] SAENGER P, SIDDIQI N A. Land from the sea: the mangrove afforestation program of Bangladesh[J]. *Ocean Coastl Manag*, 1993, 20: 23-29.
- [5] BROCKMEYER R, REY J R, VIRNSTEIN R W, et al. Rehabilitation of impounded estuarine wetlands by hydrologic reconnection to the Indian River Lagoon, Florida (USA)[J]. *Wetl Ecol Manag*, 1996, 4(2): 93-109.
- [6] MILANO G R. Restoration of coastal wetlands in southeastern Florida[J]. *Wetl J*, 1999, 11(2): 15-24.
- [7] LEWIS R R. Ecologically based goal setting in mangrove forest and tidalmarsh restoration in Florida[J]. *Ecol Eng*, 2000, 15(324): 191-198.
- [8] FIELD C D. Rehabilitation of mangrove ecosystems: an overview[J]. *Mar Pollut Bull*, 1998, 37(8/9/10/11/12): 383-392.
- [9] 唐以杰, 方展强, 钟燕婷, 等. 不同生态恢复阶段无瓣海桑人工林湿地中大型底栖动物群落的演替[J]. *生态学报*, 2012, 32(10): 3160-3169.
- [10] LI Y F, DU F Y, GU Y G, et al. Changes of the macrobenthic maunal community with stand age of a non-native mangrove species in futian mangrove national nature reserve, Guangdong, China[J]. *Zool Stud*, 2017, 56: 1-19.
- [11] CADOTTE M W, CARSCADDEN K, MIROTCHEV N. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services[J]. *J Appl Ecol*, 2011, 48(5): 1079-1087.
- [12] PETCHEY O L, GASTON K J. Functional diversity: back to basics and looking forward[J]. *Ecol Lett*, 2006, 9(6): 741-758.
- [13] Van der LINDEN P, PATRICIO J, MARCHINI A. A biological

- trait approach to assess the functional composition of subtidal benthic communities in an estuarine ecosystem[J]. *Ecol Indic*, 2012, 20: 121-133.
- [14] 深圳市气象局. 深圳市气象信息社区服务网深圳市气象信息社区服务网: 气候服务: 气候资源[EB/OL]. [2014-11-03]. <http://sq.szmb.gov.cn/city/view/article.html?tag=resource>.
- [15] 毛子龙, 杨小毛, 赵振业, 等. 深圳福田秋茄红树林生态系统碳循环的初步研究[J]. *生态环境学报*, 2012, 21(7): 1189-1199.
- [16] 国家海洋局. 中华人民共和国海洋行业标准 HY/T 081—2005 红树林生态监测技术规程[S]. 北京: 中国标准出版社, 2005: 4-5.
- [17] LEUNG J S. Habitat heterogeneity affects ecological functions of macrobenthic communities in a mangrove: implication for the impact of restoration and afforestation[J]. *Global Ecol Conserv*, 2015, 4: 423-433.
- [18] FLEDDUM A, CHEUNG S G, HODGSON P, et al. Impact of hypoxia on the structure and function of benthic epifauna in Tolo Harbour, Hong Kong[J]. *Mar Pollut Bull*, 2011, 63(5/6/7/8/9/10/11/12): 221-229.
- [19] CLARKE K R, WARWICK R M. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation[M]. 2nd ed. Plymouth, UK: PRIMER-E Ltd., 2001:71-72.
- [20] BOTTA D Z. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits[J]. *J Veg Sci*, 2005, 16: 533-540.
- [21] 刘莉娜, 胡长云, 李凤兰, 等. 无瓣海桑群落特征研究[J]. *沈阳农业大学学报*, 2016, 47(1): 41-48.
- [22] LI Y F, XU R L, WANG C F. The community structure of molluscs in three different wetlands in the Qitiple traits[J]. *Zool Stud*, 2012, 51(6): 745-754.
- [23] 李亚芳, 杜飞雁, 谷阳光, 等. 雷州半岛东南部海域春季大型底栖动物群落特征及其与环境因素的关系[J]. *南方水产科学*, 2016, 12(6): 33-41.
- [24] PEARSON T H. Studies on the ecology of the macrobenthic fauna of Lochs Linnhe and Eil, West Coast of Scotland. II. Analysis of the macrobenthic fauna by comparison of feeding groups[J]. *Vie Milieu (Suppl.)*, 1971, 22: 53-91.
- [25] LEUNG J Y, TAM N F. Influence of plantation of an exotic mangrove species, *Sonneratia caseolaris* (L.) Engl., on macrobenthic infaunal community in Futian Mangrove National Nature Reserve, China[J]. *J Exp Mar Bio Ecol*, 2013, 448: 1-9.
- [26] HEWITT J E, THRUSH S F, DAYTON P D. Habitat variation, species diversity and ecological functioning in a marine system[J]. *J Exp Mar Bio Ecol*, 2008, 366(1/2, SI): 116-122.
- [27] ORTH R J, HECK K L, MONTFRANS J V. Faunal communities in seagrass beds: a review of the influence of plant structure and prey characteristics on predator-prey relationships[J]. *Estuaries*, 1984, 7: 339-350.
- [28] STRATHMANN R R, HUGHES T P, KURIS A M, et al. Evolution of local recruitment and its consequences for marine populations[J]. *Bull Mar Sci*, 2002, 70(1): 377-396.
- [29] 张宏达, 陈桂竹, 刘治平, 等. 深圳福田红树林湿地生态系统研究[M]. 广州: 广东科技出版社, 1998: 1-204.
- [30] 陈骞, 何伟添, 刘阳, 等. 澳门典型湿地底栖动物群落结构特征[J]. *南方水产科学*, 2015, 11(4): 1-10.
- [31] DOLBETH M, CARDOSO P, GRILO T, et al. Drivers of estuarine benthic species distribution patterns following a restoration of a seagrass bed: a functional trait analyses[J]. *Mar Pollut Bull*, 2013, 72(1): 47-54.
- [32] WONG M C, DOWD M. Patterns in taxonomic and functional diversity of macrobenthic invertebrates across seagrass habitats: a case study in Atlantic Canada[J]. *Estuar Coast*, 2015, 38(6): 2323-2336.
- [33] PETCHEY O L. Integrating methods that investigate how complementarity influences ecosystem functioning[J]. *Oikos*, 2003, 101(2): 323-330.

附录1 福田红树林不同恢复阶段植被特征

Appendix.1 Floral characteristics of *S.apetala* at different stand age in Futian Mangrove National Nature Reserve in November 2014

样点 site	红树植物 mangrove species	成熟植物个数/m ² number of mature plants	平均树高/m average height	胸径/cm DBH	幼苗个数/m ² number of seedlings	分枝个数/树 number of branches per tree
SA08	无瓣海桑	0.67	9	30.3	0.39	1.3
	老鼠筋	0.67	1	1.3	0	
	秋茄				0.26	
	桐花树				0.02	
SA09	无瓣海桑	0.27	10.6	33.9	0.11	1.4
	秋茄	0.13	1.3	7.6	0.47	
	老鼠筋	0.68	1	1.3		
	桐花树				0.15	
SA14	无瓣海桑	0.33	7.7	32.9	0.06	1.2
	海桑	0.03	12.3	50.2	0	1.3
	秋茄	0.02	1.4		0.01	
	老鼠筋	1.09	1	1.3	0	
	桐花树				0.02	
SA16	无瓣海桑	0.13	10.9	52.7	0	1.5
	海桑	0.07	12	51.5	0	1.1
	老鼠筋	4	1.5	1.3	0	
	秋茄				0.16	
	桐花树				0.03	
SA20	无瓣海桑	0.24	9.5	40.1	0.09	1.7
	秋茄	0.02	2.5	15.5	0.03	1
	桐花树	0.01	2	7.3	0.22	1
	老鼠筋	100	1.5	1.3	0	
AM	白骨壤	0.11	4.3	38.1	1	2.2
	秋茄	0.01	6.5	55.4	0.87	1
	木榄	0.02	1.3		0	2
	桐花				0.01	
	老鼠筋				5.55	

注: AM. 白骨壤天然林; SA. 无瓣海桑人工林; SA08、SA09、SA14、SA16 和 SA20 分别代表恢复年限为 8 年、9 年、14 年、16 年和 20 年无瓣海桑人工林; 下表同此

Note: AM. *A. marina*; SA. *S. apetala*; SA08, SA09, SA14, SA16 and SA20 represent rehabilitated *S.apetala* mangrove at stand age of 8, 9, 14, 16 and 20 years; The same case in the following table.

附录2 福田红树林不同恢复阶段沉积物理化特征

Appendix.2 Physico-chemical properties of sediment of *S.apetala* at different stand age in Futian Mangrove National Nature Reserve in November 2014

	砂/% gravel	粉砂/% sand	黏土/% clay	总磷/% TP	总氮/% TN	有机质/% SOM	碳氮比 C : N	盐度 Sal	pH
AM	1.44	58.04	40.52	0.92±0.29	0.1±0.07	11.65±0.53	29.03±13.63	19.00±8.00	6.71±0.16
SA20	2.56	58.07	39.38	0.27±0.02	0.13±0.08	11.80±1.77	24.19±20.99	17.67±4.04	6.77±0.05
SA16	1.31	59.72	38.97	0.28±0.00	0.12±0.08	9.97±1.38	27.44±20.35	19.00±7.00	6.78±0.47
SA14	0.93	58.60	40.48	0.28±0.02	0.07±0.06	9.78±0.85	30.15±19.08	17.57±4.44	6.78±0.23
SA09	0.56	59.52	39.93	0.28±0.00	0.07±0.06	9.26±2.00	29.98±17.21	18.83±6.49	6.64±0.03
SA08	0.98	58.25	40.77	0.27±0.02	0.08±0.05	9.67±1.60	27.43±15.58	21.17±8.25	6.46±0.26
Mud	40.41	22.63	5.91	0.27±0.02	0.03±0.01	3.59±0.21	45.01±27.40	16.33±3.51	7.55±0.10

注: Mud. 裸滩

Note: Mud. mudflat