

DOI: 10.12264/JFSC2025-0090

海州湾渔业生物群落不同营养级生物量对物种多样性的异质性响应

张润泽^{1,2}, 万勇慧^{1,2}, 张崇良^{1,2,3*}

1. 中国海洋大学水产学院, 山东 青岛 266003;

2. 海州湾渔业生态系统教育部野外科学观测研究站, 山东 青岛 266003;

3. 青岛海洋科技中心海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室, 山东 青岛 266237

摘要:近年来全球生物多样性受到严重威胁, 生物多样性与生态系统功能关系(BEF)已经成为多样性保护关注的重点。以往针对海洋生态系的 BEF 研究忽视了不同营养级间的相互作用及其对多样性的异质化响应。本研究基于 2013—2023 年海州湾秋季底拖网调查数据, 结合物种分布模型和结构方程模型(SEM), 分析了海州湾渔业生物群落中不同营养级(根据食性划分为高、中、低 3 级)生物量与物种多样性的时空分布特征, 探究了环境因子、物种多样性(丰富度与均匀度)与不同营养级生物量之间的关系。结果显示, 海州湾各个营养级的生物量均呈现显著的年际波动, 且空间分布模式存在明显差异; 物种丰富度的年际波动较大, 而均匀度随时间的变化较为平缓。物种多样性对不同营养级生物量的影响存在差异, 其中丰富度与中营养级生物量呈显著正相关关系, 而均匀度与中、高营养级生物量呈负相关, 表明生态位互补效应和选择效应在不同营养级中作用效果不同。不同营养级之间存在显著关联, 环境因子通过直接和间接途径影响生物量, 主要表现为: 底温与高营养级生物量、盐度与低营养级生物量之间存在显著正相关关系, 其余环境因子与生物量之间均为负相关关系。本研究揭示了生物多样性对群落不同营养级的差异化影响, 强调在探究海洋生态系统 BEF 关系时应考虑生态系统的营养结构, 为海州湾生物多样性保护和多营养级协同管理提供了理论支撑。

关键词: 生物多样性; 生物多样性与生态系统功能关系; 渔业生物; 营养级; 物种分布模型; 结构方程模型

中图分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2025)07-0996-12

生物多样性是生态学研究以及生物保护中的重要概念, 在调节和支撑生态系统功能和服务方面发挥着重要作用^[1]。近年来, 过度捕捞、栖息地破坏及气候变化等多重压力导致海洋和沿海生态系统发生严重衰退, 生物多样性下降^[2-4], 威胁着生态系统的稳定性和资源可持续性。理解生物多样性的变化规律及其造成的影响是维持和恢复生态系统健康的关键, 因此生物多样性与生态系统功能(biodiversity and ecosystem functioning, BEF)关系已经成为生物多样性研究所关注的焦点和前沿问题^[5]。

目前对于海洋生态系统中 BEF 关系的研究相

对较少, 且多聚焦于特定类群的多样性效应^[6-7]。有研究深入探究了物种多样性、功能多样性等与生态系统的生产功能(如生物量和生产力)间的关系^[8-9], 证实了海洋生态系统中生物多样性可通过互补效应等途径维持其生态功能^[10-11]。但需要注意的是, 海洋生物群落通常由多个营养级组成, 不同营养级间的相互作用可能导致其对生态系统功能的贡献呈现互补或拮抗效应^[5,12], 与陆地生态系统研究中关注单一类群的情况有所不同。因此, 海洋生物群落生产功能的变化规律可能较为复杂, 对生物多样性的响应关系并不一致。此外, 不同营养级的生物量水平差异较大^[13], 在评估群

收稿日期: 2025-04-01; 修订日期: 2025-05-29.

基金项目: 国家重点研发计划项目(2022YFD2401301).

作者简介: 张润泽(2002-), 女, 硕士研究生, 研究方向为渔业生物多样性. E-mail: zhangrunze0409@163.com

通信作者: 张崇良, 副教授, 从事渔业资源评估与生态系统模拟研究. E-mail: zhangclg@ouc.edu.cn

落总体生产力时中高营养级的贡献往往较低; 同时低营养级渔业物种在常规拖网调查中由于网具选择性的原因, 往往代表性不足。这些因素都可能导致在海洋生态系统中 BEF 关系研究的结论出现偏差。

本研究以海州湾及其邻近海域为研究区域, 根据 2013—2023 年秋季在海州湾及其邻近海域进行的底拖网调查, 将渔业生物划分为低、中、高 3 个营养级, 应用结构方程模型(structural equation model, SEM)解析了该区域渔业生物群落的物种多样性与各营养级生物量以及环境因素之间的关系, 探究群落中不同营养级物种对生物多样性的异质性响应。本研究旨在阐明物种丰富度和物种均匀度对各营养级生物量影响的差异, 深入解析海洋生态系统中的 BEF 关系, 为海洋生物多样性保护与渔业资源管理策略的制定提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 数据来源

海州湾位于江苏与山东交界, 属于开放型海湾, 生物资源丰富, 曾是我国八大渔场之一。近年来由于过度捕捞、栖息地破坏等人为活动, 海州湾资源衰退严重, 生物多样性丧失, 群落结构组成也随之改变^[14-15]。本研究于 2013—2023 年秋季在海州湾及其邻近海域开展了底拖网调查, 收集了生物多样性以及生物量数据。调查采用分层随机抽样设计, 根据水深、纬度方向等将调查海域分为 A、B、C、D、E 等 5 个区域, 在每个区域内按比例随机设置调查站位, 每航次随机调查 18 个站位(图 1)。

本研究使用底拖网开展调查, 其作业船功率为 220 kW, 拖速为 2~3 n mile/h, 每站拖网时间约为 1 h。拖网时网口水平扩张宽度约为 25 m, 所使用网具网囊网目约为 17 mm。样品的采集与处理均按照《海洋调查规范 第 6 部分: 海洋生物调查》(GB/T 12763.6—2007)^[16]进行。在实验室内进行分类鉴定, 选取鱼类、头足类、虾蟹类等主要渔业生物进行分析。由于在实际调查中各站位作业存在一定差异, 在数据分析前对原始调查数据进行标准化处理, 将所有渔获物的质量转化成

拖网时间 1 h、拖速 2.0 n mile/h 的标准化生物量^[17], 根据物种的游泳能力不同将中上层鱼类的可捕系数取 0.3, 近底层鱼类、枪乌贼类、和虾类取 0.7, 底层鱼类、蛸类、蟹类等取 1^[18], 并根据扫海面积法换算为资源密度(t/km^2)。

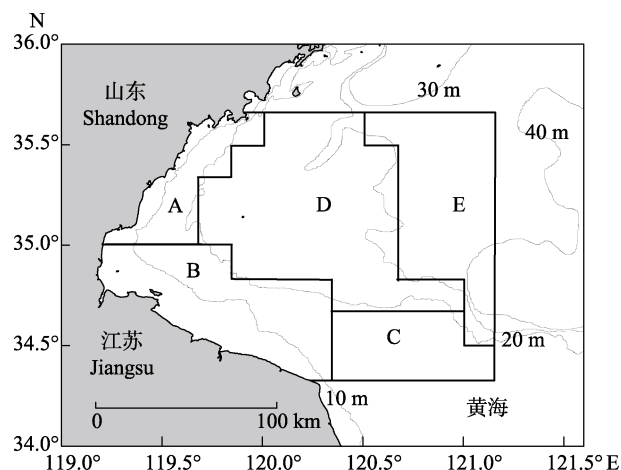


图 1 海州湾调查区域

Fig. 1 Sampling areas in Haizhou Bay

1.2 指标计算

本研究以生物量作为生态系统生产功能的指标^[8], 为计算不同营养级的生物量, 按照食性的不同将捕获的 153 种渔业生物划分为不同营养级^[19-21], 鱼类数据来源于 fishbase 数据库 (<https://www.fishbase.se/>)。其中, 营养级(LV)接近 2 作为低营养级($1.5 < LV < 2.5$), 主要包括蓝圆鲹、方氏云鲷、玉筋鱼、脊尾白虾、中国毛虾等浮游生物食性以及植食性物种; 营养级接近 3 作为中营养级($2.5 \leq LV < 3.5$), 主要包括鲈、鲢、小黄鱼、银鲳、长蛸、鹰爪虾等底栖生物食性以及浮游和底栖动物食性物种; 营养级接近 4 作为高营养级($3.5 \leq LV < 4.5$), 主要包括星康吉鳗、蓝点马鲛、三疣梭子蟹、带鱼等底栖生物和游泳动物食性以及游泳动物食性物种; 无 $LV \geq 4.5$ 的物种。分别计算各营养级生物量, 探究物种多样性与各营养级生物量之间的关系。需注意的是, 由于调查所用的拖网渔具具有一定选择性, 很多低营养级生物如浮游动物以及底栖贝类等未计入, 因此低营养级生物量仅表示相对值, 不能与其他营养级数据比较。

本研究选取物种丰富度与物种均匀度来表

示物种多样性, 其中物种丰富度 S 用每个站位物种数目的多少来表示, 均匀度用 Pielou 指数(J')计算, 即

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

$$J' = \frac{H'}{\ln S} \quad (2)$$

式中, S 为种类数; H' 表示香农威纳指数; p_i 为第 i 种渔获物的质量占总渔获质量的比例。

收集相关环境数据用于评估非生物因素所造成的影响。考虑到调查采用底拖网, 因此选取了渔获调查月份的平均海水底层温度(SBT)、海水底层盐度(SS)、pH、叶绿素 a 的浓度(Chl a)。环境数据来源于哥白尼海洋环境监测服务网站(<https://marine.copernicus.eu/>)。

1.3 物种分布模型

本研究使用物种分布模型来探究海州湾及其邻近海域各营养级渔业生物及其多样性的时空分布。物种分布模型基于生态位理论, 利用物种分布数据和影响其分布的生态因子(主要是环境因子)数据建模, 用于评估生物对于环境的偏好和预测物种适宜生境^[22-23]。本研究使用 sdmTMB 模型研究物种分布^[24], 该模型是一种广义线性混合效应模型, 能够处理复杂的空间自相关结构, 具有高效的模型拟合和灵活的模型配置。一般来说, sdmTMB 模型可以包含固定效应、空间随机效应、时变系数、空间变化系数和时空随机效应等, 并且可以灵活地建立复杂的时空模型^[25], 其中空间随机效应用于反映协变量无法解释的空间相关性, 时空随机效应用于反映响应变量的时间趋势、空间结构和其他随机过程。

在模型构建过程中, 将各营养级生物量以及多样性指数作为响应变量, 模型中的误差采用高斯分布, 本研究假设生物量服从对数正态分布, 采用对数转换, 多样性指数不进行转换。选择年份和经纬度作为时空变量, 构建时空随机效应模型, 其中设置时空随机效应的结构为一阶自回归(AR1)过程, 反映时间上的自相关性; 将渔业调查数据中调查站位的纬度和经度转换为通用横轴墨卡托网格系统, 创建空间网格以应用随机偏微

分方程(SPDE)方法进行模型求解。

采用 R 语言的 sdmTMB 包构建模型, 根据模型结果分析海州湾渔业生物生物量和多样性指数的年际变化趋势以及空间分布特征。根据模型估算的时间效应, 表示生物量和多样性指标的年际波动, 根据模型的空间和时空效应, 评估生物量和多样性指数的多年平均空间分布模式, 利用 ggplot2 绘图。

1.4 结构方程模型

本研究使用结构方程模型(SEM)来检验群落各营养级生物量与生物多样性以及环境因素之间的关系。结构方程模型是一种表示因果关系的验证模型, 可以将多个预测变量和响应变量整合在一个单一的因果网络中, 并且用路径图来直观地表示各个变量之间的因果关系^[26]。结构方程模型主要包括由验证性因子分析所构成的测量模型(measurement model)和路径分析构成的结构模型(structural model)^[27]。模型中可以包含反映隐变量和观测变量间关系的测量模型, 也可以仅由包含观测变量的结构模型构成。本研究中的变量均为可直接测量或表征的, 因此本研究使用的模型为不包含潜变量的结构模型^[28]。

本研究以各营养级的生物量作为主要的响应变量, 假设其分别受到生物多样性指标(丰富度和均匀度)、环境因素(SBT、SS、Chl a 、pH)的影响。生物多样性的变化会对整个群落产生影响, 而对于生物量等指标而言, 其作用通过影响每个物种生物量进而影响群落总体, 因此每个营养级的生物量都会受到影响。由于物种均匀度可通过增强物种间的互补效应进而改变物种丰富度^[29], 因此本研究假定物种均匀度和物种丰富度间存在相互影响并且同时受所有环境变量的影响。所以本研究的初始 SEM 模型包含 5 个响应变量和所有作用路径(图 2), 物种丰富度和均匀度既作为解释变量又作为响应变量, 同时不同营养级之间也有相互影响。

本研究基于初始模型, 利用有向图的条件独立性原理对未被纳入模型的潜在路径进行逐一验证, 通过统计方法判断这些路径是否具有解释意义^[30]。在模型优化过程中采用 Fisher's C、赤池信

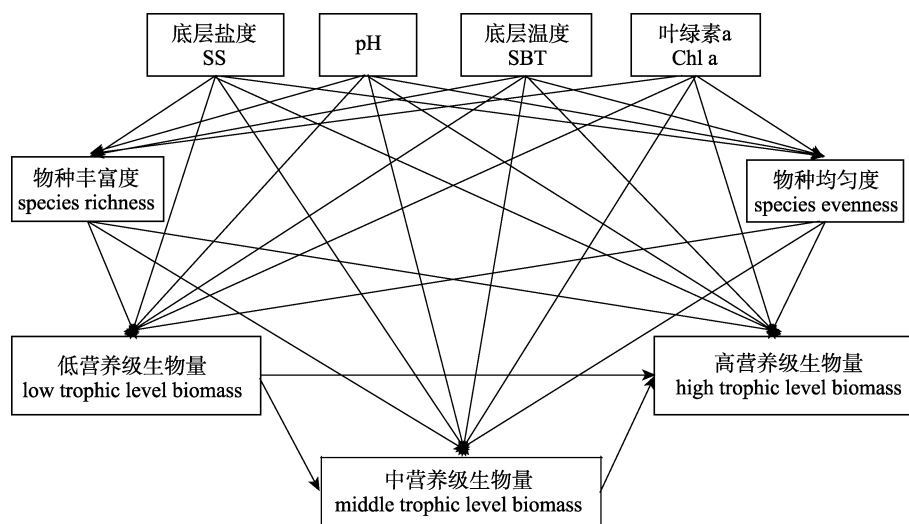


图 2 包含所有路径的生物多样性与生物量关系的初始模型图示

Fig. 2 Graphical representation of the initial model for the biodiversity-biomass relationships containing all pathways

息准则(AIC)和 R^2 等统计指标进行模型评估与改进。其中, Fisher's C 检验通过计算统计量与卡方分布临界值的偏离程度来验证模型结构的合理性。当统计显著性 $P>0.05$ 时, 表明模型具有较好的整体拟合度; 反之若 $P<0.05$, 则表示模型存在显著的结构性偏差。AIC 通过权衡模型复杂度与拟合优度来筛选模型, 数值越小表示模型的拟合效果越好。 R^2 作为模型整体拟合程度的评价指标, 其数值越大表示模型对响应变量的解释能力越强, 能有效评估模型对观测数据的整体拟合效果^[30]。利用各类指标对初始模型进行分析, 根据检验结果再对模型进行进一步的修正处理, 去除不显著的路径, 补充缺失路径, 最终选取相关指标最优且不存在显著缺失路径的模型作为最优模型。

利用 R 语言中的 piecewise SEM 软件包构建模型^[27], 该方法适用于不包含隐变量、数据不独立、响应变量非正态、样本量较小的情况。根据模型结果, 解释海州湾及其邻近海域渔业生物多样性与各营养级生物量的关系, 分析环境因素、生物多样性与各营养级生物量之间的作用方向与关系强弱。

2 结果与分析

2.1 海州湾渔业生物的时空分布

sdmTMB 物种分布模型表明, 低营养级与高营养级生物量时间变化趋势大致相同, 低营养级生物量总体较低, 整体趋势较为平缓稳定, 2023

年出现最高值为 2.36 t/km^2 , 2019 年出现最低值为 0.83 t/km^2 (图 3a)。中营养级生物量波动较大, 在

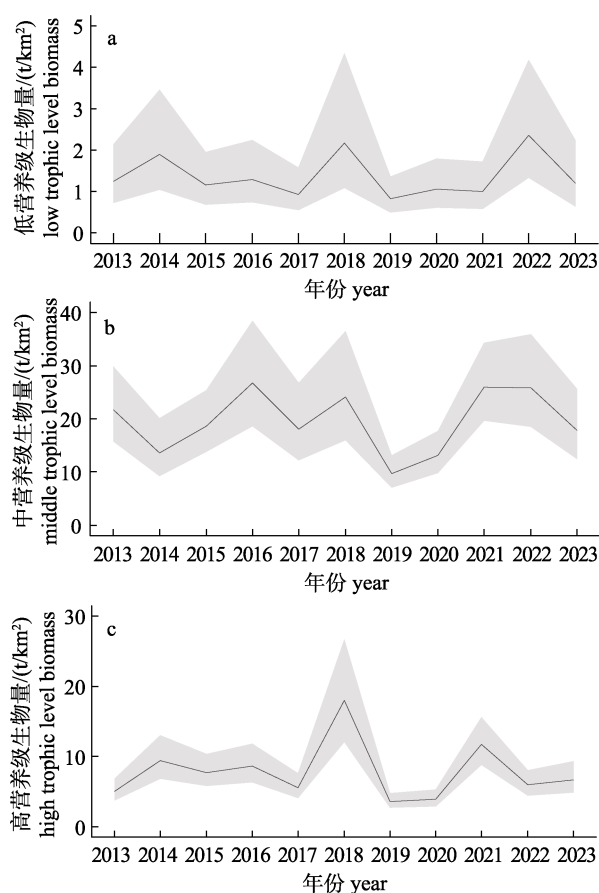


图 3 sdmTMB 估算的海州湾渔业生物低营养级(a)、中营养级(b)、高营养级(c)生物量的时间变化趋势

Fig. 3 Temporal trends in biomass of fishery organisms at low (a), middle (b), and high (c) trophic levels in Haizhou Bay estimated by sdmTMB

2014—2016 年以及 2019—2021 年出现持续增长的趋势,在 2016 年出现最高值为 26.78 t/km^2 ,2019 年出现最低值为 9.65 t/km^2 (图 3b)。高营养级生物量在 2018 年出现最高值为 17.97 t/km^2 ,在 2019 年出现最低值为 3.60 t/km^2 ,其余年份波动较小(图 3c)。

海州湾不同营养级渔业生物的多年平均空间分布模式不同。低营养级物种主要集中于海州湾东南海域(图 4a);中营养级渔业生物多分布于远海以及东北海域(图 4b);高营养级渔业生物分布较为广泛,海域近岸北部分布多于南部(图 4c)。

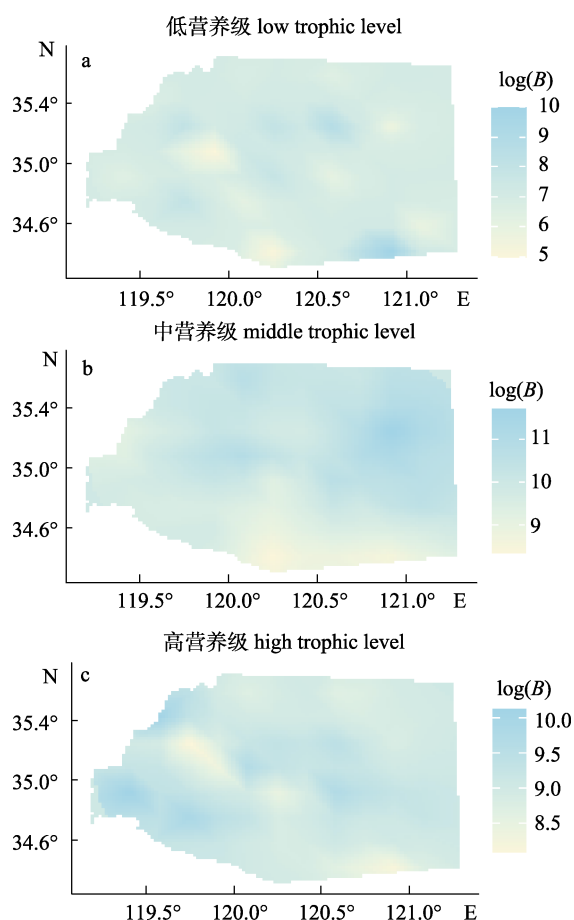


图 4 sdmTMB 模型估算的海州湾渔业生物低营养级(a)、中营养级(b)、高营养级(c)生物量的空间分布

Fig. 4 Spatial distribution of biomass of fishery organisms at low (a), middle (b), and high trophic levels (c) in Haizhou Bay estimated by sdmTMB

2.2 物种多样性的时空分布

sdmTMB 物种分布模型表明,海州湾渔业生物物种丰富度和物种均匀度的变化趋势不尽相

同。物种丰富度的波动较大,各个调查站位的平均值在 2015 年出现最高值为 28.4;在 2017 年出现最低值为 23.0 (图 5a)。物种均匀度时间变化较为平缓,在 2023 年出现最高值为 0.782;在 2020 年出现最低值为 0.609 (图 5b)。

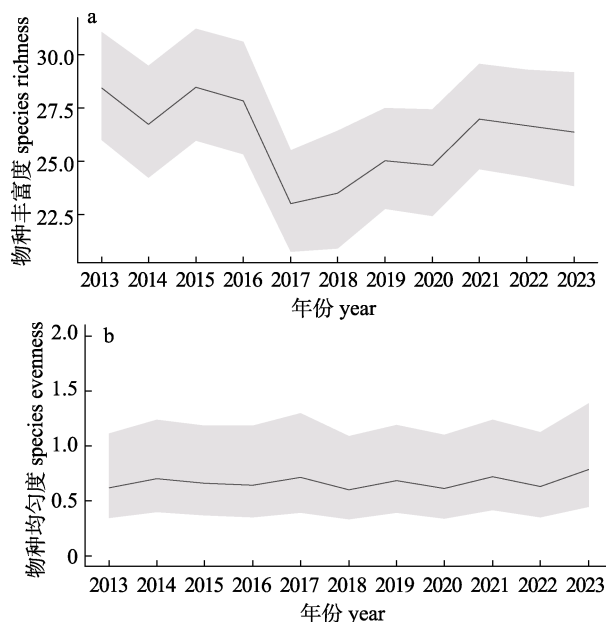


图 5 sdmTMB 估算的海州湾渔业生物物种丰富度(a)和物种均匀度(b)的时间变化趋势

Fig. 5 Temporal trends in species richness (a) and species evenness (b) of fishery organisms in Haizhou Bay estimated by sdmTMB

海州湾渔业生物物种丰富度的空间分布的异质性较大,海州湾西北沿岸以及东南海域丰富度较高(图 6a);物种均匀度的空间分布的变化较为平缓,沿岸区域均匀度较高,东北部海域均匀度较低(图 6b)。

2.3 多样性-生物量关系

在初始 SEM 模型中环境因子对物种丰富度影响不显著,物种丰富度仅对中营养级生物量具有显著影响,物种均匀度对低营养级生物量影响不显著,模型的解释率(R^2)较高但 AIC 值偏大, Fisher's C 检验无法计算,意味着过度拟合。将初始模型中不显著的路径剔除,经过一系列模型筛选得到最优模型(图 7),模型各参数见表 1。该模型各路径都有显著的影响,无缺失路径, Fisher's C 统计检验显示模型整体拟合度达标($P=0.368$)。

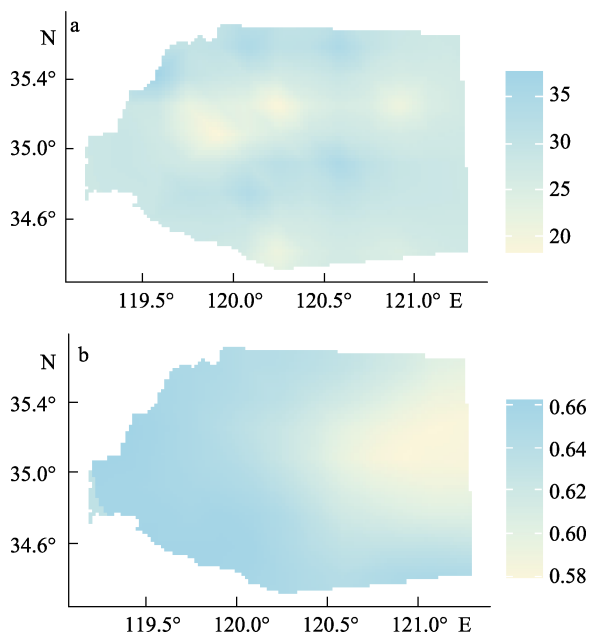


图 6 sdmTMB 评估的海州湾渔业生物物种丰富度(a)和物种均匀度(b)的空间分布

Fig. 6 Spatial distribution of species richness (a) and species evenness (b) of fishery organisms in Haizhou Bay as assessed by sdmTMB

最终的结构方程模型较好解释了中营养级生物量(42%)、高营养级生物量(23%)的变化,但对于低营养级生物量解释率较低(5%)。其中物种丰

度和中营养级之间存在显著的正相关(相关系数 $r=0.2389$)。物种均匀度与中、高营养级生物量存在显著的负相关($r=-0.3470$ 和 -0.1464)。此外,不同营养级之间具有显著关系,低营养级生物量对中、高营养级生物量具有显著正效应($r=0.3657$ 和 0.1729),中营养级生物量对高营养级生物量具有显著正效应($r=0.2344$)。

环境因子对生物量存在直接和间接的影响,其中低营养级生物量与底温和盐度之间存在直接显著相关性($r=-0.1464$ 和 0.1569)。中营养级生物量与叶绿素 a 和 pH 之间存在直接显著相关性($r=-0.1651$ 和 -0.1363)。高营养级生物量与盐度、底温和叶绿素 a 存在直接显著相关性($r=-0.3317$ 、 0.2017 和 -0.1785)。此外, pH 和盐度通过物种均匀度($r=-0.1980$ 和 -0.3793),间接作用于中、高营养级生物量。物种丰富度与所有环境因子均无显著关系。

3 讨论

本研究根据海州湾及其邻近海域 2013—2023 年渔业生物调查数据,基于结构方程模型(SEM)和物种分布模型,探究了渔业生物多样性与不同营养级生物量的时空分布模式以及二者之间的关

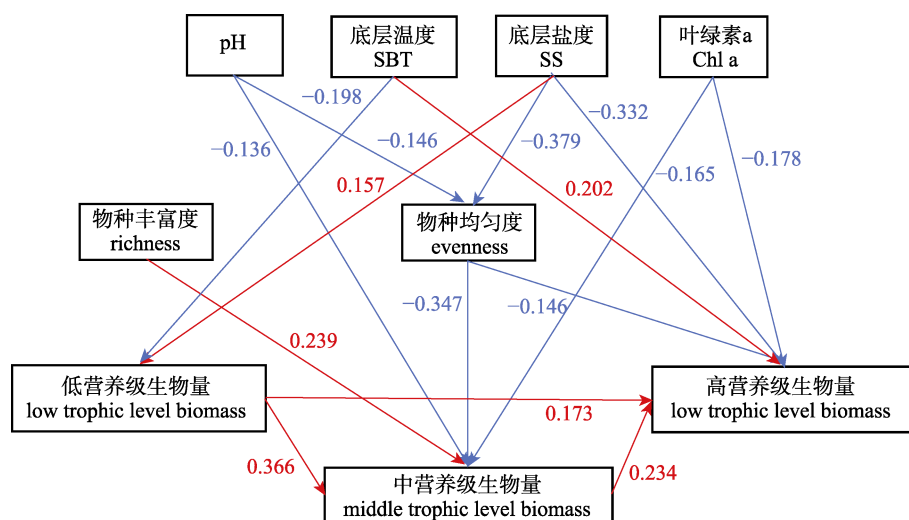


图 7 海州湾 SEM 最优模型结果图示

红色线表示显著的正影响路径,蓝色线表示显著的负影响路径,不显著路径已剔除。

Fig. 7 Illustration of the optimal model results of the SEM in Haizhou Bay
Red lines indicate paths of significant positive effects, blue lines indicate paths of significant negative effects, and insignificant paths have been eliminated.

表 1 SEM 模型参数比较
Tab. 1 Comparison of SEM model parameters

	Fisher's C	P	AIC	低营养级 R ²	中营养级 R ²	高营养级 R ²
初始模型	NA	NA	2657.478	0.10	0.43	0.24
最优模型	21.506	0.368	1440.969	0.05	0.42	0.23

注: NA 表示进行统计检验时模型无法收敛
Note: NA indicates that the model fails to converge when statistical tests are performed

系。研究结果表明, 渔业生物的时空分布存在显著的时空异质性, 从低营养级至高营养级的生物量之间存在显著的正向关系, 物种丰富度与均匀度对不同营养级的影响具有显著差异, 结果对理解海洋生态系统中生物多样性与生物量间的关系具有参考意义。

3.1 BEF 关系

本研究表明, 物种丰富度对中营养级生物量存在显著的正效应, 作用路径系数为 0.24, 该正效应与鱼类生物群落中已发现的结果相一致, 体现了生态位互补效应^[31]即群落中不同的物种通过占据不同的生态位, 从而实现对环境资源的互补性利用, 从而提高整个群落的资源利用效率、生产力等生态系统功能。例如, 有研究通过分段路径分析, 量化了河流中鱼类物种丰富度对生物量的影响, 发现物种丰富度对生物量存在直接的影响, 且该影响超过了环境变量的影响^[32]。Danet 等^[33]结合食物网结构, 表明了溪流鱼类群落中物种丰富度与年生物量也存在正相关关系。在海洋生态系统中, 有研究利用 SEM 方法, 探究了底层鱼类物种多样性与生物量之间的关系, 也表明了物种丰富度与底层鱼类生物量之间存在显著的正相关关系^[8]。同时, 本研究发现物种丰富度与低、高营养级生物量并不存在显著的相关关系, 表明在海洋生态系统中物种丰富度与生物量之间关系的异质性。此外, Maureaud 等^[34]利用 SEM 方法探究了西北欧海域中 BEF 关系, 也发现鱼类的总生物量与物种丰富度无关。这可能与捕捞的选择性有关, 高营养级的渔业生物是海洋渔业捕捞的主要对象, 高强度的捕捞使这些高营养级物种的生物量严重衰减, 因此改变了渔业生物群落的组成与多样性, 很大程度上抑制了生态位互补效应, 导致二者之间的相关性缺失。

物种均匀度与中、高营养级生物量存在显著的负相关关系, 符合生态学中的选择效应, 即由于生物之间存在着种间竞争, 在有限的资源下具有更强竞争力的物种占据优势, 从而产生更高的生产力^[8], 如 2018 年三疣梭子蟹作为优势种具有较高的生物量, 可能会导致当年均匀度处于较低水平。许多研究验证了物种均匀度与生物量之间存在负相关关系^[35-36], 但也有研究表明物种均匀度不会直接影响生物量^[37], 而本研究中物种均匀度与低营养级生物量不存在显著的相关关系, 其原因可能是多方面的。对于低营养级生物, 本研究中采用的底拖网采样捕捞效率较低, 难以反映该类物种的实际生物量, 因此 SEM 模型无法识别其与均匀度的关系, 这也反映在 SEM 模型对低营养级生物量有限的解释率中($R^2=0.05$)。有学者针对中国山东省大陆架海域的底层鱼类群落开展了季节性拖网调查^[8], 结果显示因物种间存在相互作用, 该海域内物种均匀度与生物量之间呈现出复杂的关系。这一复杂性可能致使该海域中均匀度与生物量均未呈现出显著的相关性^[35]。本研究揭示了海洋生态系统中 BEF 关系的复杂性, 未来研究中应注意不能把群落总生物量进行简单处理, 而需根据不同的生态系统结构、营养级组成或时空尺度等开展分析, 并结合物种间的捕食竞争等相互作用, 更好地探究物种多样性与生物量之间的关系。

3.2 环境因素的影响

本研究表明, 海洋温度、盐度、pH 和叶绿素 a 的浓度等环境因子对于群落生物量具有多方面的影响, 体现为直接途径和间接途径等不同形式。例如, 本研究中 pH 对于物种均匀度以及中营养级生物量具有显著的负相关关系。由于化石燃料的燃烧以及 CO₂ 的排放, 海水的 pH 下降造成海洋

酸化, 海洋酸化对海洋生物的影响也已成为研究的热点问题。已有研究表明, 鱼类具有一定的酸碱调节能力, 从而对海洋酸化具有耐受性^[38-40]。同时 pH 下降可能影响动物的游泳捕食能力, 而不同物种受酸碱度变化影响差异较大, 可能导致部分物种生物量下降而另一些物种生物量升高, 而优势物种的优势度下降, 从而使均匀度升高。这个变化过程中, 中营养级生物的繁殖生存空间可能发生改变, 进而利于中营养级生物量的提高。

温度是影响渔业生物生存和分布的主要因素之一。近年来随着全球变暖、海水温度上升, 海洋暖化对海洋渔业生物资源量的影响也成为目前研究的热点问题^[41]。海水升温会导致生物新陈代谢速率加快, 呼吸消耗增强, 需要更多的食物来抵消升温带来的不利影响^[42]。相关研究表明温度变化会影响鱼类的生长发育、摄食习性以及洄游等^[43], 也会进一步影响渔业生物的分布^[44]。本研究结果表明温度的升高会导致高营养级生物量增加, 低营养级生物量减少, 而中营养级物种受到的影响不显著。这种响应模式可能说明, 在一定的升温幅度下, 渔业生物为了满足自身能量需求而增强捕食, 同时温度的升高也有利于其游泳捕食活动, 因此中高营养级生物的捕食作用均得到加强。在这种情况下, 高营养级生物量升高, 低营养级生物量下降, 而中营养级生物量同时受到正负两方面的作用, 总体效应相抵消。

本研究结果表明, 叶绿素 a 对物种多样性无影响, 但与高营养级、中高营养级生物量存在显著的负相关关系。一般认为, 叶绿素 a 浓度代表了海域的初级生产力, 因此叶绿素 a 浓度与渔业资源的分布往往呈正相关关系。如许多研究表明, 叶绿素 a 的浓度及其分布范围与渔场的分布存在显著的相关性^[45], 其变化可能会影响鱼类的洄游分布和生物量。本研究的负相关关系可能由于叶绿素 a 浓度较高的区域对应研究海域的浅水区, 是许多小型渔业生物的栖息和产卵育幼场所^[46]; 而中高营养级生物主要分布在水深较深的海域, 且其摄食目标为低营养级生物, 与叶绿素 a 的浓度没有直接联系。此外, 其他环境胁迫也可能影响生物量的分布, 例如高叶绿素 a 浓度还可能表

示海域存在富营养化, 易形成低氧环境从而抑制高营养级生物, 但该可能还需要进一步的验证。该结果表明环境因素对于生物影响的复杂性, 叶绿素 a 对物种多样性和生物量的影响还有待进一步验证。

3.3 SEM 模型

本研究基于结构方程模型分析了海州湾环境因子、生物多样性与各营养级生物量之间的因果关系。值得注意的是, 物种均匀度与丰富度对不同营养级的作用关系呈现显著差异, 其中物种均匀度与各营养级表现出更广泛的关联性。本研究体现了 SEM 作为一个多元验证模型, 可以同时考虑多个变量之间的相关性, 更加直观地体现变量间的作用方向以及作用强度, 有效揭示了不同营养级生物间的种间互作特征, 为生物多样性维持机制研究提供了新的视角。

同时应注意到, SEM 作为一个验证性模型, 其结果的可靠性首先取决于研究假设是否合理, 因此模型的构建过程需要格外重视。例如, 本研究关注了海水温盐等环境因子的影响, 而气候变化以及人为活动造成的环境改变也会对渔业生物及其所存在的生态环境造成影响^[39]。特别是短期的极端事件通常会对物种以及群落造成消极影响, 致使群落多样性减少和生物量下降, 同时适应该变化的物种占据优势, 群落均匀度降低; 但是长期的气候变化可能会使物种产生适应性, 进而发展成中性或者积极影响, 这在 SEM 模型中难以体现。在生物多样性指标选取方面, 本研究采用了丰富度和均匀度两个指标反映物种多样性, 以探讨 BEF 关系中的不同作用机制, 但这些指标在反映多样性方面存在一定的局限性。今后研究可以考虑纳入相对重要性指数(IRI)、功能多样性、群落生物量谱等群落指标^[47], 以更全面探讨生态系统生产力功能的维持机制。此外, 由于调查方法的局限性, 渔获物数据受渔具选择性的影响, 低营养级生物量较低, 不能反映其真实水平, 这也导致模型对低营养级生物量的解释度偏低。同时, 该结果也凸显了对不同营养级分别开展研究的必要性。在环境因子的选取方面, 本研究选取 pH、底层海水温度、盐度和叶绿素 a 等关键参数, 在

模型构建过程中,水深因与各变量相关性不显著而被剔除。但水深往往对应了水环境变化的梯度,对于生物栖息分布的影响是多方面的,其效应有待进一步检验。最后,本研究采用了 piecewiseSEM 方法构建 SEM 模型,该方法与 lavaan^[48]是两个当下最流行的 SEM 建模方法,具有各自的优缺点^[26]。未来研究可尝试对比不同模型的研究结果,并在模型中加入潜变量以及时间滞后效应^[49],探究时间连续效应对生物量的影响,从而为深入探究海洋生态系统中 BEF 关系提供科学参考。

参考文献:

- [1] Wang K, Wang C, Feng X M, et al. Research progress on the relationship between biodiversity and ecosystem multifunctionality[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, 42(1): 11-23. [王凯, 王聪, 冯晓明, 等. 生物多样性与生态系统多功能性的关系研究进展[J]. *生态学报*, 2022, 42(1): 11-23.]
- [2] Geng Y J, Li Z Y, Tian Y. Convention on Biological Diversity: The current status, ongoing challenges, and future prospects of marine biodiversity conservation[J]. *Biodiversity Science*, 2023, 31(4): 16-24. [耿宜佳, 李子圆, 田瑜. 《生物多样性公约》下海洋生物多样性保护的进展、挑战和展望[J]. *生物多样性*, 2023, 31(4): 16-24.]
- [3] Zhang C, Wang C J, Meng Q H, et al. Ecosystem health status and biodiversity of typical marine ecosystems in China [J]. *Marine Environmental Science*, 2022, 41(3): 423-429. [张灿, 王传珺, 孟庆辉, 等. 我国典型海洋生态系统健康状况及生物多样性分析[J]. *海洋环境科学*, 2022, 41(3): 423-429.]
- [4] Lu X Q, Hu F L, Xu H G, et al. Status quo, problems and countermeasures of marine biodiversity in China[J]. *World Environment*, 2016, B05: 19-21. [卢晓强, 胡飞龙, 徐海根, 等. 我国海洋生物多样性现状、问题与对策[J]. *世界环境*, 2016, B05: 19-21.]
- [5] Li Y, Liu X J. Multitrophic biodiversity and terrestrial ecosystem multifunctionality: Advances and perspectives[J]. *Scientia Sinica (Vitae)*, 2024, 54(4): 739-750. [李逸, 刘晓娟. 多营养级生物多样性与陆地生态系统多功能性: 研究现状与展望[J]. *中国科学: 生命科学*, 2024, 54(4): 739-750.]
- [6] Baldrihi E, Giovannelli D, D'Errico G, et al. Exploring the relationship between macrofaunal biodiversity and ecosystem functioning in the deep sea[J]. *Frontiers in Marine Science*, 2017, 4: 198.
- [7] Hodapp D, Meier S, Muijsers F, et al. A structural equation modeling approach to the diversity-productivity relationship of Wadden Sea phytoplankton[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2015, 523: 31-40.
- [8] Wan Y H, Liu S D, Zhang C L, et al. Relationship between species diversity and biomass of demersal fish in Haizhou Bay[J]. *Haiyang Xuebao*, 2023, 45(9): 82-90. [万勇慧, 刘淑德, 张崇良, 等. 海州湾底层鱼类物种多样性与生物量的关系[J]. *海洋学报*, 2023, 45(9): 82-90.]
- [9] Wan Y H, Zhang C L, Xu B D, et al. Which aspect of functional diversity shapes ecosystem functioning in exploited marine demersal fish community?[J]. *Ecological Indicators*, 2024, 163: 112083.
- [10] Chen C, Xiao W Y, Chen H Y H. Meta-analysis reveals global variations in plant diversity effects on productivity[J]. *Nature*, 2025, 638(8050): 435-440.
- [11] Urgoiti J, Messier C, Keeton W S, et al. No complementarity no gain—Net diversity effects on tree productivity occur once complementarity emerges during early stand development [J]. *Ecology Letters*, 2022, 25(4): 851-862.
- [12] Albert G, Gauzens B, Loreau M, et al. The hidden role of multi-trophic interactions in driving diversity-productivity relationships[J]. *Ecology Letters*, 2022, 25(2): 405-415.
- [13] Yu S L, Wang Y X, Han X F, et al. Changes in community structure and trophic level characteristics of fisheries organisms in Sanmen Bay waters[J]. *Journal of Dalian Ocean University*, 2021, 36(3): 478-487. [俞松立, 王咏雪, 韩晓凤, 等. 三门湾海域渔业生物群落结构及营养级变化特征[J]. *大连海洋大学学报*, 2021, 36(3): 478-487.]
- [14] Zhang S Y, Zhang H J, Jiao J P, et al. Change of ecological environment of artificial reef waters in Haizhou Bay[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2006, 30(4): 475-480. [章守宇, 张焕君, 焦俊鹏, 等. 海州湾人工鱼礁海域生态环境的变化[J]. *水产学报*, 2006, 30(4): 475-480.]
- [15] Wu X T, Ding X X, Jiang X, et al. Variations in the mean trophic level and large fish index of fish community in Haizhou Bay, China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, 30(8): 2829-2836. [吴筱桐, 丁翔翔, 江旭, 等. 海州湾鱼类群落平均营养级和大型鱼类指数的变化特征[J]. *应用生态学报*, 2019, 30(8): 2829-2836.]
- [16] General Administration of Quality Supervision, Inspection and Quarantine of the People's Republic of China, Standardization Administration of the People's Republic of China. GB/T 12763.6 — 2007, Specifications for oceanographic survey: Part 6: marine biological survey[S]. Beijing: Standards Press of China, 2007. [中华人民共和国国家质量监督检验检疫总局, 中国国家标准化管理委员会. GB/T 12763.6—2007, 海洋调查规范 第 6 部分: 海洋生物调查[S]. 北京: 中国标准出版社, 2007.]

- [17] Li X T, Wang K, Xu B D, et al. Annual variation of species composition and spatial structure of fish community in Shandong offshore[J]. Journal of Fisheries of China, 2021, 45(4): 552-562. [李雪童, 王琨, 徐宾铎, 等. 山东近海鱼类群落种类组成与空间结构的周年变化[J]. 水产学报, 2021, 45(4): 552-562.]
- [18] Cui P D, Bian X D, Zhang Y X, et al. Community structure of fishery organisms in offshore waters of the North Yellow Sea[J]. Journal of Fisheries of China, 2024, 48(4): 110-129. [崔培东, 卞晓东, 张雨轩, 等. 黄海北部近岸海域渔业生物群落结构[J]. 水产学报, 2024, 48(4): 110-129.]
- [19] Zhang S, Xie B, Fu X M, et al. Trophic level estimation of organisms in landings from Haizhou bay using stable carbon and nitrogen isotope analysis[J]. Marine Environmental Science, 2016, 35(4): 507-511. [张硕, 谢斌, 符小明, 等. 应用稳定同位素技术对海州湾拖网渔获物营养级的研究[J]. 海洋环境科学, 2016, 35(4): 507-511.]
- [20] Yang J M. A study on food and trophic levels of Bohai Sea invertebrates[J]. Modern Fisheries Information, 2001, 16(9): 8-16. [杨纪明. 渤海无脊椎动物的食性和营养级研究[J]. 现代渔业信息, 2001, 16(9): 8-16.]
- [21] Ma Q Y, Han D Y, Liu H, et al. Construction of a continuous trophic spectrum for the food web in Jiaozhou bay using stable isotope analyses[J]. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(21): 7207-7218. [麻秋云, 韩东燕, 刘贺, 等. 应用稳定同位素技术构建胶州湾食物网的连续营养谱[J]. 生态学报, 2015, 35(21): 7207-7218.]
- [22] Dong Y W, Bao M H, Cheng J, et al. Advances of marine biogeography in China: Species distribution model and its applications[J]. Biodiversity Science, 2024, 32(5): 142-172. [董云伟, 鲍梦幻, 程娇, 等. 中国海洋生物地理学研究进展和热点: 物种分布模型及其应用[J]. 生物多样性, 2024, 32(5): 142-172.]
- [23] Cong J Y, Li X Z, Xu Y. Application of species distribution models in predicting the distribution of marine macrobenthos [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2024, 35(9): 2392-2400. [丛佳仪, 李新正, 徐勇. 物种分布模型在海洋大型底栖动物分布预测中的应用[J]. 应用生态学报, 2024, 35(9): 2392-2400.]
- [24] Song X J, Hu F, Xu M, et al. Spatiotemporal distribution and dispersal pattern of early life stages of the small yellow croaker (*Larimichthys polyactis*) in the southern Yellow Sea[J]. Diversity, 2024, 16(9): 521.
- [25] Xu M, Feng W J, Liu Z L, et al. Seasonal-spatial distribution variations and predictions of *Loliolus beka* and *Loliolus uyii* in the East China Sea Region: Implications from climate change scenarios[J]. Animals, 2024, 14(14): 2070.
- [26] Shi Y F, Shi S H, Huang X M. The application of structural equation modeling in ecology based on R[J]. Chinese Journal of Ecology, 2022, 41(5): 1015-1023. [石亚飞, 石善恒, 黄晓敏. 基于 R 的结构方程模型在生态学中的应用[J]. 生态学杂志, 2022, 41(5): 1015-1023.]
- [27] Lefcheck J S. piecewiseSEM: Piecewise structural equation modelling in r for ecology, evolution, and systematics[J]. Methods in Ecology and Evolution, 2016, 7(5): 573-579.
- [28] Wang X Y, Ge Y, Gao S, et al. Evenness alters the positive effect of species richness on community drought resistance via changing complementarity[J]. Ecological Indicators, 2021, 133: 108464.
- [29] Fritz T, Klingler A. The d-separation criterion in categorical probability[J]. Journal of Machine Learning Research, 2023, 24: 1-49.
- [30] Wang Y S, Chu C J. A brief introduction of structural equation model and its application in ecology[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2011, 35(3): 337-344. [王西石, 储诚进. 结构方程模型及其在生态学中的应用[J]. 植物生态学报, 2011, 35(3): 337-344.]
- [31] Gamfeldt L, Hillebrand H, Jonsson P R. Species richness changes across two trophic levels simultaneously affect prey and consumer biomass[J]. Ecology Letters, 2005, 8(7): 696-703.
- [32] Woods T, Comte L, Tedesco P A, et al. Testing the diversity-biomass relationship in riverine fish communities[J]. Global Ecology and Biogeography, 2020, 29(10): 1743-1757.
- [33] Danet A, Mouchet M, Bonnaffé W, et al. Species richness and food-web structure jointly drive community biomass and its temporal stability in fish communities[J]. Ecology Letters, 2021, 24(11): 2364-2377.
- [34] Maureaud A, Hodapp D, van Denderen P D, et al. Biodiversity-ecosystem functioning relationships in fish communities: Biomass is related to evenness and the environment, not to species richness[J]. Proceedings of the Royal Society B, 2019, 286: 20191189.
- [35] Sonkoly J, Kelemen A, Valkó O, et al. Both mass ratio effects and community diversity drive biomass production in a grassland experiment[J]. Scientific Reports, 2019, 9: 1848.
- [36] Clare D S, Culhane F, Robinson L A. Secondary production increases with species richness but decreases with species evenness of benthic invertebrates[J]. Oikos, 2022, 2022(4): e08629.
- [37] Wilsey B J, Polley H W. Realistically low species evenness does not alter grassland species-richness-productivity relationships[J]. Ecology, 2004, 85(10): 2693-2700.
- [38] Zhang H B, Ye L A, Lu W Y, et al. A review of the effects of ocean acidification on fishery resources[J]. Environmental Science & Technology, 2019, 42(S1): 50-56. [张海波, 叶林

- 安, 卢伍阳, 等. 海洋酸化对渔业资源的影响研究综述[J]. 环境科学与技术, 2019, 42(S1): 50-56.]
- [39] Wang X J, Xie J L, Yuan Y X. Response of fish to ocean warming and acidification[J]. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(2): 433-441. [王晓杰, 谢金玲, 袁一鑫. 鱼类对海洋升温与酸化的响应[J]. 生态学报, 2022, 42(2): 433-441.]
- [40] Yu J, Zhang Y, Yang G P, et al. Effects of ocean acidification on growth, phosphate and nitrate uptake of macroalgae[J]. Environmental Science, 2012, 33(10): 3352-3360. [于娟, 张瑜, 杨桂朋, 等. 海洋酸化对大型海藻生长以及磷酸盐、硝酸盐吸收利用的影响[J]. 环境科学, 2012, 33(10): 3352-3360.]
- [41] Dong Z G. Research progress on marine fishery resources and their biological responses in the context of ocean warming: A review[J]. Journal of Dalian Ocean University, 2024, 39(5): 729-738. [董志国. 海洋暖化背景下海洋渔业资源及其生物响应的研究进展[J]. 大连海洋大学学报, 2024, 39(5): 729-738.]
- [42] Alfonso S, Gesto M, Sadoul B. Temperature increase and its effects on fish stress physiology in the context of global warming[J]. Journal of Fish Biology, 2021, 98(6): 1496-1508.
- [43] Lü W Q, Yuan M Z. The literature review of temperature change effect on fish behavior[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2017, 26(6): 828-835. [吕为群, 袁明哲. 温度变化对鱼类行为影响的研究进展[J]. 上海海洋大学学报, 2017, 26(6): 828-835.]
- [44] Wang T Z, Han Q, Luo N J, et al. Catches of several major demersal fish species catches inhabiting Zhejiang sea area and their relationships with main influencing factors[J]. Transactions of Oceanology and Limnology, 2021, 43(3): 77-85. [王天姿, 韩勤, 罗宁建, 等. 浙江海域几种重要底层渔业生物产量与主要影响因素的关系[J]. 海洋湖沼通报, 2021, 43(3): 77-85.]
- [45] Xia M X, Zhang H, Xian W W. Effects of climate change on pelagic small fish in the coastal waters of China[J]. Marine Sciences, 2024, 48(6): 78-92. [夏明霞, 张辉, 线薇薇. 气候变化对中国近海中上层小型鱼类影响的研究进展[J]. 海洋科学, 2024, 48(6): 78-92.]
- [46] Zheng L L, Wu Y M, Fan W, et al. The distribution of chlorophyll-a and its relationship with the *Illex argentinus* fishing ground of southwest Atlantic Ocean[J]. Transactions of Oceanology and Limnology, 2011, 33(1): 63-70. [郑丽丽, 伍玉梅, 樊伟, 等. 西南大西洋阿根廷滑柔鱼渔场叶绿素 a 分布及其与渔场的关系[J]. 海洋湖沼通报, 2011, 33(1): 63-70.]
- [47] Xu G Q, Li P F, Zhang H L, et al. Catch community diversity index based performance analysis of deep water drift net[J]. Transactions of Oceanology and Limnology, 2019, 41(2): 70-80. [徐国强, 李鹏飞, 张洪亮, 等. 基于渔获群落多样性指标的深水流刺网渔具作业性能分析[J]. 海洋湖沼通报, 2019, 41(2): 70-80.]
- [48] Marsh H, Alamer A. When and how to use set-exploratory structural equation modelling to test structural models: A tutorial using the R package lavaan[J]. British Journal of Mathematical and Statistical Psychology, 2024, 77(3): 459-476.
- [49] Kong D X, Miao C Y, Wu J W, et al. Time lag of vegetation growth on the Loess Plateau in response to climate factors: Estimation, distribution, and influence[J]. Science of the Total Environment, 2020, 744: 140726.

Heterogeneous response of species biomass to species diversity at different trophic levels in the fishery biotic community of Haizhou Bay

ZHANG Runze^{1,2}, WAN Yonghui^{1,2}, ZHANG Chongliang^{1,2,3*}

1. Fisheries College, Ocean University of China, Qingdao 266003, China;

2. Field Observation and Research Station of Haizhou Bay Fishery Ecosystem, Ministry of Education, Qingdao 266003, China;

3. Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Qingdao Marine Science and Technology Center, Qingdao 266237, China

Abstract: Biodiversity plays an important role in regulating and supporting ecosystem functions and services, whereas in recent years, multiple pressures, including overfishing, habitat destruction and climate change, have led to severe declines of biodiversity in marine and coastal ecosystems. Consequently, the biodiversity-ecosystem

functioning (BEF) relationship has become one of the research focuses in the field of biodiversity conservation. Previous literatures have accounted for the BEF in the marine ecosystems, and suggested that biodiversity can sustain ecological functions through complementary effects and other approaches; however, relevant studies neglected the interactions among different trophic levels and their heterogeneous responses to biodiversity. In this study, we investigated the spatial and temporal distribution of the biomass and species diversity of the fishery biomes in Haizhou Bay, based on the bottom trawl surveys in the area in autumn from 2013 to 2023. Species distribution models and structural equation models (SEM) were used to examine the relationships between environmental factors, species diversity (richness and evenness) and biomass at different trophic levels (the species were divided into high, medium, and low levels according to their feeding habits). Among them, SEM was used to consider the correlations between multiple variables simultaneously and to intuitively reflect the direction and intensity of their possible effects. This provided an effective tool to delineate the interspecific interactions at different trophic levels, as well as a new perspective for the study of BEF mechanisms. The results revealed that the biomass of different trophic levels showed significant interannual fluctuations in Haizhou Bay, and their spatial distribution patterns also differed substantially. Species richness showed strong interannual fluctuations, whereas the changes in evenness were relatively small over time. The SEM model suggested that species diversity had substantially different influences on the biomass of different trophic levels. Specifically, richness had a significant positive correlation with the biomass of the middle trophic level, which reflected the complementary effect of ecological niches. Species evenness showed a negative correlation with the biomass of the middle and high trophic levels, consistent with the selection effects in the community. The biomass of low and high trophic levels was less responsive to the diversity indicators, and only evenness was found to correlate with the biomass of high trophic level. The diverged responses to biodiversity indicated that ecological niche complementarity and selection effects worked differently for different trophic levels. Additionally, significant correlations were found between different trophic levels, and environmental factors influenced the biomass through both direct and indirect pathways. That is, significant positive correlations were found between bottom temperature and high-trophic-level biomass and between salinity and low-trophic-level biomass, where there were negative correlations between the other environmental factors and biomass. This study reveals the complexity of the BEF relationships in marine ecosystems as noted by the differential effects of biodiversity on different trophic levels of the community, which emphasized that the trophic structure of the ecosystem should be taken into account when exploring the BEF relationships in marine ecosystems. In future studies, care should be taken not to treat the total community biomass in a simplified way, but to carry out analyses with full considerations of ecosystem structures, trophic-level compositions, and spatial and temporal scales, and to incorporate interactions among species to reveal the relationship between species diversity and biomass. The results may promote the scientific understanding on the BEF relationships in marine ecosystems, and provide theoretical support for the conservation of biodiversity and the collaborative management in Haizhou Bay. Further studies were suggested to focus on comparing different methodologies for SEMs, such as including latent variables and time lag effects in the model structure to explore the effects of time-continuous effects on biomass, in order to provide in-depth investigations of the BEF relationship in marine ecosystems.

Key words: biodiversity; biodiversity and ecosystem functioning; fishery organisms; trophic level; species distribution model; structural equation model

Corresponding author: ZHANG Chongliang. E-mail: zhangclg@ouc.edu.cn