•研究报告•

烟台牟平海洋牧场季节性低氧对大型底栖动物群落的生态效应

杨陆飞^{1,2} 陈琳琳² 李晓静² 周政权² 刘 博^{1,2}
宋 博^{1,2} 李秉钧^{1*} 李宝泉^{2*}

1 (烟台大学海洋学院, 山东烟台 264003)

2 (中国科学院烟台海岸带研究所海岸带生物学与生物资源保护实验室, 山东烟台 264003)

摘要: 由于气候变化和人类活动的影响, 世界许多海区尤其是近岸海区发生了不同程度的低氧现象, 导致海洋动物大量死亡, 对海洋生态系统产生了不同程度的影响。为明确烟台牟平海洋牧场低氧对大型底栖动物的生态效应, 我们于2016年夏季(6月、8月、9月共3个航次)在该海域进行现场调查, 分析低氧对大型底栖动物群落时空变化的影响。结果表明: 牟平海洋牧场8月低氧事件发生时, 大型底栖动物群落的优势种为短叶索沙蚕(*Lumbrinereis latreilli*)、不倒翁虫(*Sternaspis scutata*)和内肋蛤(*Endopleura lubrica*)。低氧在一定程度上改变了大型底栖动物的群落结构, 表现为物种组成和优势种变化上。例如, 耐受低氧的机会种数量增加, 如短叶索沙蚕; 敏感种数量减少, 如微小海螂(*Leptomya minuta*)、长吻沙蚕(*Glycera chirori*)、大螯蛄虾(*Upogebia major*)、极地蚤钩虾(*Pontocrates altamarinus*)、塞切尔泥钩虾(*Eriopisella sechellensis*)等。同时, 低氧也导致了物种多样性的降低, 但丰度和生物量受其影响不明显, 这主要是由于机会种短叶索沙蚕丰度和生物量的剧增所致。大型底栖动物不同物种耐受低氧的阈值不同。例如, 短叶索沙蚕在溶解氧(DO) < 1.0 mg/L受影响最大, 在DO = 2.0 mg/L时受到的影响不明显, 而其他敏感种如微小海螂、大螯蛄虾、极地蚤钩虾、塞切尔泥钩虾等在DO < 2.5 mg/L时, 已表现出明显的不适。低氧事件之后, 大型底栖动物群落得到一定程度的恢复, 其恢复程度和需要的时间长短与低氧发生的程度有关。

关键词: 低氧; 群落结构; 群落恢复; 敏感种; 机会种

Effect of seasonal hypoxia on macrobenthic communities in the Muping Marine Ranch, Yantai, China

Lufei Yang^{1,2}, Linlin Chen², Xiaojing Li², Zhengquan Zhou², Bo Liu^{1,2}, Bo Song^{1,2}, Bingjun Li^{1*}, Baoquan Li^{2*}

1 School of Ocean, Yantai University, Yantai, Shandong 264003

2 Key Laboratory of Coastal Biology and Bioresource Utilization, Yantai Institute of Coastal Zone Research, Chinese Academy of Sciences, Yantai, Shandong 264003

Abstract: Hypoxia is a common phenomenon in the world's oceans, especially in the shallow waters of coastal zones. Rates of hypoxia are increasing due to global climatic changes and anthropogenic activities. Hypoxia can cause mass mortality of marine animals and can have severe negative impacts on marine ecosystems. To better understand the effects of hypoxia on macrobenthic communities, a survey was carried out in the Muping Marine Ranch (Yantai) during June, August and September of 2016. Results showed that seasonal hypoxia led to changes in benthic community structure, especially in terms of species composition and dominant species. The dominant species were Polychaeta *Lumbrinereis latreilli*, *Sternaspis scutata* and Mollusca *Endopleura lubrica* in summer. The opportunistic species *Lumbrinereis latreilli* increased, whereas, sensitive species such as *Leptomya minuta*, *Glycera chirori*, *Upogebia major*, *Pontocrates altamarinus*, *Eriopisella sechellensis* decreased during the hypoxic period of August. Hypoxia also reduced biodiversity indices. The effect of hypoxia on abundance and biomass were not significant, mainly because of the increase

收稿日期: 2019-01-16; 接受日期: 2019-02-26

基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项(XDA11020403; XDA11020702)、美丽中国生态文明建设科技工程专项(XDA23050304; XDA23050202)和中国科学院特别交流项目

* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: Li6234307@163.com; bqli@yic.ac.cn

in the opportunistic *Lumbrinereis latreilli*, which counteracted the decline in abundance and biomass of other species. Individual physiological tolerance to hypoxia was different among species. *Lumbrinereis latreilli* showed higher tolerance to hypoxia in dissolved oxygen (DO) = 1.0 mg/L compared to other species. Some sensitive species, such as *Leptomya minuta*, *Upogebia major*, *Pontocrates altamarimus* and *Eriopisella sechellensis* showed lower tolerance when DO < 2.5 mg/L. When DO increased to 2.5 mg/L, the macrobenthic community start to recover gradually. The recovery extent and time needed were closely related to the degree of seasonal hypoxia.

Key words: hypoxia; community structure; community recovery; sensitive species; opportunistic species

低氧(hypoxia)通常是指水体中的溶解氧(dissolved oxygen, DO)浓度小于2 mg/L (Gray et al, 2002)。低氧的类型包括周期性低氧、季节性低氧和持续性低氧(Diaz & Rosenberg, 2008)。亚得里亚海是最早记录发生低氧的海域(Diaz & Rosenberg, 1995)。工业时代以来,随着人类活动的加剧,环境污染和水体富营养化也日益严重,致使全球低氧海域以每年5.54%的速率高速增长(Vaquer-Sunyer & Duarte, 2008)。研究显示,浅海、半封闭海湾及海口更容易发生低氧(Steckbauer et al, 2011)。

目前报道的低氧现象主要发生在欧洲、美国及日本等海域,其中波罗的海是全球最大的“死亡区”,其20%的海域至少有40年一直处于缺氧状态(Conley et al, 2002);黑海在150–250 m水层,90%的海域出现低氧现象(Diaz, 2001);美国墨西哥湾北部海域,1985–1992年夏季底层缺氧面积为8,000–9,000 km²,1993–2000年达到16,000–20,000 km²,而2002年增加至22,000 km² (叶丰和黄小平, 2010)。至2008年,全球报道的低氧区已经超过400个,总面积超过245,000 km² (Diaz & Rosenberg, 2008)。

我国对海洋低氧现象的研究主要集中在长江口、珠江口海域。1959年全国海洋普查第一次观察到长江口存在低氧现象,底层溶解氧最低只有0.49 mg/L,面积约为1,800 km² (顾孝连和徐兆礼, 2009);该低氧区在长江口外继续扩大,至1999年时面积为13,700 km²,厚度为20 m, DO最低值仅1 mg/L (李道季等, 2002);截至2015年长江口夏季DO < 3 mg/L的海域面积约14,800 km²,造成长江口底层水体低氧的主要问题是水体层化和有机物质的大量分解(张莹莹等, 2007; Chi et al, 2017)。珠江口自1981年开始观测到低氧现象,最低溶氧范围长期保持在0.93–1.77 mg/L,也是水体层化和生化耗氧过程共同作用的结果(罗琳等, 2008; 王巧宁等, 2012)。近

年来,辽河口、辽东湾海域、小清河口、乳山湾等海域也存在不同程度的低氧区(王继龙, 2004^①; 孟春霞等, 2005; 李艳云和王作敏, 2006; 冉祥滨等, 2012)。

水体缺氧会对海洋底栖生态系统产生一系列的严重影响,包括改变生物行为、造成生物死亡甚至改变生物群落结构。不同种类的生物耐受低氧能力不同,表现为:鱼类 < 甲壳类 < 棘皮动物 < 环节动物 < 软体动物(Gray et al, 2002)。当水体中的DO < 4 mg/L时,养殖鱼类就会受到有害的影响,当DO < 2 mg/L时,海洋中的大部分水生生物将面临死亡,海底拖曳无法捕捉到鱼虾种群(刘海霞, 2012)。我国对低氧的研究起步较晚,研究内容多关注于低氧区发生时间与空间以及低氧发生机制,而关于低氧对海洋生态系统以及对海洋底栖生物群落生态效应的研究较少。

大型底栖生物是指能被0.05 mm网筛截留的底栖生物,大部分大型底栖生物活动能力较弱或营固着生活,其生活范围有限,与游泳和浮游生物相比,大型底栖动物对不利环境的逃避相对迟缓,对海洋环境较敏感,受环境压力的影响深刻(李新正等, 2010),因此受低氧的影响更为严重。已有研究表明,海洋水体的低氧会显著影响大型底栖动物群落的物种组成和生物多样性,如在巴基斯坦水域的低氧区,物种多样性显著下降,多毛类成为该区域的优势类群,软体动物和棘皮动物物种种类显著下降甚至消失,丰度也显著降低(Gooday et al, 2009);美国路易斯安那大陆架,低氧显著改变了大型底栖动物的摄食习性和生物扰动作用(Briggs et al, 2015);墨西哥北部海湾在发生低氧后,以多毛类为优势种的动物群落,其密度和物种多样性仅为低氧发生前的

① 王继龙 (2004) 辽河口水质调查及低氧区形成机理研究. 硕士学位论文, 北京化工大学, 北京.

1/3, 其中耐低氧物种奇异稚齿虫(*Paraprionospio pinnata*)在低氧发生后数量显著增加, 而其他敏感种数量显著下降(Baustian & Rabalais, 2009)。

目前关于低氧阈值的界定仍存在争议, 大部分将低氧的阈值定为2 mg/L, 因为当DO < 2 mg/L时, 鱼类开始转移栖息地, 底层拖网渔获量几乎为零; 但也有研究者指出, 当DO < 3 mg/L时, 某些鱼类就开始出现生理反应, 故把3 mg/L作为低氧阈值(龚松柏等, 2017)。Diaz和Rosenberg (1995)将低氧阈值定为2.0 mL/L (25℃, 1个大气压), 约为2.8 mg/L。不同的生物有不同的氧耐受值, 甲壳动物是最脆弱的生物类群之一, 在溶解氧为2.45 mg/L时, 大部分的甲壳动物开始出现高死亡率(Vaquier-Sunyer & Duarte, 2008)。我们根据低氧发生区域及调查实际情况将底层海水DO < 2.5 mg/L的站位作为季节性低氧的范围。

烟台市牟平海洋牧场占地面积12 km², 人工鱼礁投放0.58 km², 总投资1.6亿人民币, 主要养殖种类为海参和扇贝, 所在海域平均年产海参苗种25,000 kg, 商品参400 t (杨东等, 2017), 是重要的海水养殖基地, 区域内有辛安河、沁水河、初河等多条河流在此入海。近年来, 该海域夏季连续出现底层季节性缺氧现象, 给养殖活动带来严重的危害, 造成了大量的经济损失。为明确低氧对大型底栖生

物群落的影响以及低氧发生后群落的恢复情况, 我们根据2016年6月、8月和9月三个月的现场调查结果, 探讨低氧对大型底栖动物群落结构和生物多样性的影响, 评估低氧的生态效应。

1 材料与方法

1.1 样品采集与处理

烟台市牟平海洋牧场位于烟台市牟平区姜格庄镇云溪村, 地处北黄海海域, 是该海域重要的养殖基地, 我们于2016年夏季(6月、8月、9月)在该海域进行三个航次大型底栖动物定量采集。采集站位共25个, 覆盖低氧发生区及邻近海域。6月航次由于海况较差只成功采集到23个站位。为了进行比较分析, 根据发生低氧的区域及空间距离划分为4个区域: 低氧区(3/7/9/13/14/Y5)、低氧边缘区(2/5/11/C3/Y3)、养殖区(16/17/18/19/21/23)、外海区(29/S1/S4/S6/S8/S10/S11/S12)(图1)。

采用0.05 m²箱式采泥器采集沉积物样品, 每站成功采集3次, 并用0.5 mm网筛现场分选后用75%乙醇固定, 带回实验室进行种类鉴定、个体计数和湿重称量。生物样品的处理、保存、计数及称重均按照《海洋调查规范》(GB/T12763.6-2007)进行。温度、盐度、浊度、叶绿素、溶解氧等水体底层环境因子由SBE911温盐深仪(CTD)现场测得。

图1 烟台牟平海洋牧场2016年夏季大型底栖动物调查站位及低氧分区。★ 低氧区; ■ 低氧边缘区; ▲ 养殖区; ● 外海区。
Fig. 1 Sampling stations of macrobenthos in the Muping Marine Ranch (Yantai) during summer 2016. ★ Hypoxic zone; ■ Marginal area of hypoxic zone; ▲ Aquaculture zone; ● Offshore zone.

1.2 数据分析

1.2.1 群落多样性分析

采用以下指数对大型底栖动物群落多样性进行分析:

优势度指数(Y) (陈亚瞿等, 1995):

$$Y = \left(\frac{n_i}{N} \right) \times f_i \tag{1}$$

定义 $Y > 0.02$ 的种为优势种。

Margalef物种丰富度指数(d) (Margalef, 1968):

$$d = (S - 1) / \ln N \tag{2}$$

Shannon-Wiener 多样性指数(H') (Shannon & Weaver, 1949):

$$H' = - \sum_{i=1}^s P_i \times \log_2 P_i \tag{3}$$

Pielou物种均匀度指数(J') (Pielou, 1975):

$$J' = H' / \log_2 S \tag{4}$$

其中, S 为样品物种数, N 为所有物种个体数之和, n_i 为第 i 种的总个体数, f_i 为该物种在各调查站位中的出现频率, P_i 为该站位第 i 种的个体数占总个体数的比例。

1.2.2 群落结构分析

利用SPSS 18.0软件对6月、8月、9月大型底栖动物多样性指数进行单因素方差分析, 显著性水平为 $\alpha = 0.05$ 。使用PRIMER 6.0软件进行群落结构分析, 为了平衡优势种和稀有种在群落中的影响, 大型底栖动物丰度数据经 $\log(x + 1)$ 转换后计算Bray-Curtis相似性系数, 构建相似性矩阵。通过相似性百分比分析(SIMPER)计算种类对组内相似性的平均贡献率。

2 结果

2.1 调查海域夏季底层溶解氧情况

牟平海洋牧场2016年夏季3个航次溶解氧调查结果如下: 6月底层水体溶解氧基本维持在5 mg/L以上; 8月底层水体溶解氧水平较低, 大部分站位均处于4 mg/L以下, 处于2.5 mg/L以下的共6个站位, 分别为3、7、9、13、14和Y5站位, 最低溶解氧为1.02 mg/L, 低氧面积约200 km²; 9月底层水溶解氧逐渐回升(表1)。

2.2 物种组成

2016年6月调查海域共发现大型底栖动物63种, 低氧区有34种; 8月共发现87种, 低氧区为33种; 9月共发现93种, 低氧区为40种。各月低氧区物种均以多毛类为主, 其次是甲壳类和软体动物, 除8月外, 6月和9月低氧区均有棘皮动物出现(表2)。

2016年8月海洋牧场出现季节性低氧, 对8月调查海域分区分析发现: 各海区大型底栖动物物种数大小顺序为: 养殖区 > 低氧边缘区 > 外海区 > 低氧区。各海区主要优势类群均为多毛类, 多毛类所占比例大小依次为: 低氧区 > 养殖区 > 低氧边缘区 > 外海区。甲壳类在4个海域中所占比例大小依次为: 外海区 > 养殖区 > 低氧边缘区 > 低氧区; 除低氧区外, 各区均有棘皮动物出现(表3)。

2.3 丰度和生物量

2016年夏季3个航次调查结果显示, 大型底栖动物群落的丰度和生物量均呈现出明显的时空变化特征。在时间上: 8月除低氧区外的其他3个海区物种丰度和生物量较6月有所下降; 9月除低氧区外

表1 烟台牟平海洋牧场2016年夏季底层水溶解氧值(mg/L)
Table 1 Dissolved oxygen (mg/L) of bottom water in the Muping Marine Ranch (Yantai) during summer 2016

站位 Station	6月 June	8月 August	9月 September	站位 Station	6月 June	8月 August	9月 September	站位 Station	6月 June	8月 August	9月 September
2	5.20	4.25	4.24	17	6.68	2.54	3.78	S1	7.77	2.73	3.62
3	6.44	2.00	4.23	18	6.96	2.96	4.04	S4	7.13	3.39	3.53
5	7.43	3.30	4.38	19	6.96	3.23	4.74	S6	7.08	3.26	—
7	4.43	1.02	4.15	21	7.26	3.59	7.79	S8	7.71	3.56	—
9	6.36	2.50	8.28	23	7.11	2.71	7.33	S10	7.05	3.18	—
11	6.41	5.99	4.22	29	7.45	3.04	4.42	S11	7.15	3.74	3.65
13	4.93	2.03	3.94	C3	5.93	3.54	4.51	S12	6.72	2.63	5.10
14	5.28	2.25	4.19	Y3	5.68	3.84	4.04	平均值 Average	6.56	3.25	4.78
16	7.53	8.02	6.97	Y5	5.29	1.95	3.93				

的其他3个海区丰度有所增加, 除外海区外, 生物量持续下降, 主要是由于外海区出现了体型较大的麦杆虫(*Caprella* sp.)。调查海域整体丰度下降, 生物量上升(表4)。6–9月各海区丰度和生物量贡献最大的均为多毛类, 特别是8月低氧区多毛类占该海区总丰度高达92% (表5)。

在空间上, 以发生季节性低氧的8月进行分析。

表2 烟台牟平海洋牧场2016年夏季低氧区大型底栖动物群落组成

Table 2 Composition of macrobenthic community in hypoxic zone in the Muping Marine Ranch (Yantai) during summer 2016

	物种数 Species number (%)		
	6月 June	8月 August	9月 September
多毛类 Polychaeta	23(67.6)	21(63.6)	25(62.5)
甲壳类 Crustacea	5(14.7)	4(12.1)	6(15)
软体动物 Mollusca	4(11.8)	6(18.2)	6(15)
棘皮动物 Echinodermata	1(2.9)	–	2(5)
其他 Others	1(2.9)	2(6.1)	1(2.5)
总计 Total	34(100)	33(100)	40(100)

结果显示, 大型底栖动物平均丰度和生物量的高值区均出现在低氧区(图2), 溶解氧最低的7号站在此次调查中丰度(7,440 ind./m²)和生物量(21.25 g/m²)达到最高值。耐低氧机会种短叶索沙蚕(*Lumbri-
nereis latreilli*)在低氧区的数量剧增是主要原因。低氧边缘区的多毛类动物丰度也高于其他两个海区。

表3 烟台牟平海洋牧场2016年8月不同海区大型底栖动物群落组成

Table 3 Composition of macrobenthic community in different zones in the Muping Marine Ranch (Yantai) during August 2016

	物种数 Species number (%)			
	低氧区 Hypoxic zone	低氧边缘区 Marginal area of hypoxic zone	养殖区 Aquaculture zone	外海区 Offshore zone
多毛类 Polychaeta	21(63.6)	20(52.6)	31(55.4)	18(50)
甲壳类 Crustacea	4(12.1)	7(18.4)	11(19.6)	8(22.2)
软体动物 Mollusca	6(18.2)	8(21.1)	10(17.9)	8(22.2)
棘皮动物 Echinodermata	–	2(5.3)	3(5.4)	1(2.8)
其他 Others	2(6.1)	1(2.6)	1(1.8)	1(2.8)
总计 Total	33(100)	38(100)	56(100)	36(100)

表4 烟台牟平海洋牧场2016年夏季不同海区大型底栖动物丰度和生物量

Table 4 The macrobenthic abundance and biomass in different zones in the Muping Marine Ranch (Yantai) during summer 2016

月份 Month	低氧区 Hypoxic zone		低氧边缘区 Marginal area of hypoxic zone		养殖区 Aquaculture zone		外海区 Offshore zone		总计 Total	
	丰度 Abundance (ind./m ²)	生物量 Biomass (g/m ²)	丰度 Abundance (ind./m ²)	生物量 Biomass (g/m ²)	丰度 Abundance (ind./m ²)	生物量 Biomass (g/m ²)	丰度 Abundance (ind./m ²)	生物量 Biomass (g/m ²)	丰度 Abundance (ind./m ²)	生物量 Biomass (g/m ²)
6	2,183.33	5.84	2,573.33	10.31	853.33	9.69	855.83	5.71	1,500.3	7.41
8	2,102.22	12.16	1,645.33	5.01	496.67	5.02	444.17	2.92	1,094.9	6.06
9	1,216.67	7.96	1,972	4.79	595	2.16	533.33	13.62	999.97	7.75

表5 烟台牟平海洋牧场2016年8月不同海区丰度和生物量组成

Table 5 Composition of macrobenthic abundance and biomass in different zones in the Muping Marine Ranch (Yantai) during August 2016

	低氧区 Hypoxic zone		低氧边缘区 Marginal area of hypoxic zone		养殖区 Aquaculture zone		外海区 Offshore zone	
	丰度 Abundance (ind./m ²)	生物量 Biomass (g/m ²)	丰度 Abundance (ind./m ²)	生物量 Biomass (g/m ²)	丰度 Abundance (ind./m ²)	生物量 Biomass (g/m ²)	丰度 Abundance (ind./m ²)	生物量 Biomass (g/m ²)
多毛类 Polychaeta	1,933.33	6.96	1,048	3.45	397.78	3.66	270.83	1.56
甲壳类 Crustacea	16.67	2.31	44	0.33	24.44	0.61	17.50	0.085
软体动物 Mollusca	147.78	0.55	542.67	1.02	68.89	0.27	153.33	1.20
棘皮动物 Echinodermata	–	–	5.33	0.06	4.44	0.39	1.67	0.049
其他 Others	4.45	2.34	5.33	0.15	1.11	0.09	0.83	0.018

2.4 物种多样性

单因素方差分析结果显示: 物种丰富度指数在 6、8、9 月之间存在显著差异($F = 3.539, P < 0.05$), Shannon-Wiener 多样性指数和物种均匀度指数均无显著性差异($P > 0.05$)。8 月物种丰富度指数、Shannon-Wiener 多样性指数和物种均匀度指数较 6 月均大幅度下降, 9 月 3 种多样性指数均有所上升。8 月各海区大型底栖动物调查结果显示: 物种丰富度指数(d)、Shannon-Wiener 多样性指数(H')、物种均匀度指数(J')在 4 个海区的变化趋势相同, 均为养殖区 > 外海区 > 低氧边缘区 > 低氧区(图 3)。

2.5 低氧区大型底栖动物群落结构的变化

大型底栖动物群落优势种组成在 3 个月份间并

不相同, 其中 6 月低氧区优势种有 6 种, 分别为短叶索沙蚕、中蚓虫属一种(*Mediomastus* sp., 0.46)、内肋蛤(*Endopleura lubrica*, 0.12)、不倒翁虫(*Sternaspis scutata*, 0.07)、寡鳃齿吻沙蚕(*Micronephthys oligobranchia*, 0.03)、尖叶长手沙蚕(*Magelona cincta*, 0.02); 8 月低氧区优势种有 3 种, 分别为短叶索沙蚕(0.77)、不倒翁虫(0.05)和内肋蛤(0.05); 9 月低氧区优势种有 7 种, 分别为中蚓虫属一种(0.28)、短叶索沙蚕(0.25)、不倒翁虫(0.10)、内肋蛤(0.09)、寡鳃齿吻沙蚕(0.02)、尖叶长手沙蚕(0.02)和深沟毛虫(*Sigambra bassi*, 0.02)。低氧持续期间优势种只有 3 种, 溶氧恢复后寡鳃齿吻沙蚕、尖叶长手沙蚕、中蚓虫属一种重新成为群落优势种。

图2 烟台牟平海洋牧场2016年8月大型底栖动物丰度(a, ind./m²)和生物量(b, g/m²)空间分布
Fig. 2 Spatial distribution of macrobenthic abundance (a, ind./m²) and biomass (b, g/m²) in the Muping Marine Ranch (Yantai) during August 2016

图3 烟台牟平海洋牧场2016年8月不同海区大型底栖动物群落多样性指数

Fig. 3 Diversity indices of macrobenthic community in different zones in the Muping Marine Ranch (Yantai) during August 2016

非度量多维尺度(NMDS)分析表明, 2016年6月、8月、9月低氧区大型底栖动物物种组成存在月份间差异(图4)。SIMPER分析显示6月低氧区物种相似度最高, 达60.19%, 其次为9月(55.28%), 8月最低(48.55%)。8月低氧期大部分底栖生物丰度有不同程度的下降, 9月增加; 不倒翁虫、深沟毛虫、内肋蛤、微小海螂(*Leptomya minuta*)等的丰度一直呈下降趋势; 短叶索沙蚕、中蚓虫属一种和寡鳃齿吻沙蚕的丰度在不同溶解氧浓度站位变化不同: 短叶索沙蚕丰度在低氧程度最严重的7号站(DO: 1.02 mg/L)先是剧增之后骤减; 与此相反, 中蚓虫属一种和寡鳃齿吻沙蚕均是先骤减再剧增。在底层溶解氧接近2.0 mg/L的3、13、Y5站位则呈现了与7号站位不同的变化趋势: 在这3个站位, 6月短叶索沙蚕处于高丰度水平, 8月和9月丰度持续下降但相较于其他物种丰度仍然偏高; 寡鳃齿吻沙蚕也呈现下降趋势; 中蚓虫属一种在3和Y5站位丰度一直低于30 ind./m², 在13号站位变化趋势与7号站位相似, 先骤减后剧增。在底层溶解氧为2.0–2.5 mg/L的9和14站位, 短叶索沙蚕、中蚓虫属一种和寡鳃齿吻沙蚕在低氧前后丰度均较低, 无明显变化(图5)。

此外, 长吻沙蚕(*Glycera chirori*)、大螯蛄虾(*Upogebia major*)、极地蚤钩虾(*Pontocrates altamarinus*)、塞切尔泥钩虾(*Eriopisella sechellensis*)只在6月调查中发现, 在随后的8月和9月各站位均未

图4 烟台牟平海洋牧场低氧区大型底栖动物非度量多维尺度分析。“6-3”表示6月份的3号站位, 以此类推。

Fig. 4 Analysis of NMDS on macrobenthos in hypoxic zone in the Muping Marine Ranch (Yantai) during summer 2016. “6-3” represents for the third sampling station in June, the others are likewise.

发现; 微小海螂在6月丰度偏高, 8月和9月丰度极低; 巴氏无齿蟹(*Sestrostoma balssi*)、哈式美人虾(*Nihonotrypaea harmandi*)、锯齿长臂虾(*Palaemon serrifer*)、鹰爪虾(*Trachysalambria curvirostris*)、中华螺赢蜚(*Corophium sinense*)及棘皮动物滩栖阳遂足(*Amphiura vadicola*)在低氧发生后的9月调查中开始出现(图5)。

3 讨论

海洋底栖生物群落受多种因素的影响, 包括温度、溶解氧(DO)、水深、盐度、沉积物特性等, 其中DO浓度是影响底栖生物群落结构和组成的重要因素。季节性低氧现象通常伴随着水体的富营养化和层化现象。近年牟平海洋牧场养殖带来的污染日益加剧, 水体有机物质大量增加, 随着夏季水体温度升高, 加剧了海底有机物质的矿化分解。水体层化作用抑制了海表与海底的水气物质交换, 使底层溶解氧含量减少。从2013年开始夏季连续观察到底层水体缺氧现象, 2016年夏季低氧现象最为严重。6月整体海域底层水DO > 5 mg/L, 8月大部分海域底层水DO < 3 mg/L。与6月相比, 8月低氧边缘区、养殖区、外海区3个海区大型底栖动物丰度大幅下降, 低氧区(DO < 2.5 mg/L)大型底栖动物总体丰度并没有显著变化, 主要是由于8月耐氧机会种短叶索沙蚕在7号站位暴发式增多所致。王延明等(2008)在研究长江口大型底栖动物分布时发现底栖生物的生物量和丰度的高值区对应着底层水溶解氧的低值

图5 烟台牟平海洋牧场夏季低氧区大型底栖动物丰度(丰度与圆圈直径成正比)。**P**: 多毛类; **C**: 甲壳类; **M**: 软体动物; **E**: 棘皮动物; **O**: 其他动物。
Fig. 5 The macrobenthic abundance in hypoxic zone in the Muping Marine Ranch (Yantai) during summer 2016. Abundance value increases linearly with the circle diameter. P, Polychaeta; C, Crustacea; M, Mollusca; E, Echinodermata; O, Others.

区, 但并未指出具体的物种变化。本文的低氧区和低氧边缘区部分站位靠近烟台四十里湾养殖场, 整体丰度和生物量均比养殖区和外海区高, 这与烟台近海大型底栖动物的调查结果一致(王全超和李宝泉,

2013)。
低氧在一定程度上改变了大型底栖动物群落结构, 致使群落物种多样性降低、优势种单一、低氧敏感种消失(Dauer, 1993; Chu & Tunnicliffe,

2015)。本次调查结果显示在8月低氧胁迫期,物种丰富度指数、Shannon-Wiener多样性指数、物种均匀度指数均较6月明显下降,低氧区较周边海区生物多样性指数也明显偏低;低氧区优势种较6月减少了1/2,主要优势种为短叶索沙蚕,与国外报道的低氧区优势种有所不同(Diaz & Rosenberg, 1995; Baustian & Rabalais, 2009; Sturdivant et al, 2013),但总丰度和生物量较周边海区偏高,说明牟平海洋牧场夏季季节性低氧虽然改变了大型底栖动物的群落结构,但并没有完全破坏该区域的底栖生态系统。

不同物种耐受低氧的阈值不同,当水体发生低氧时,活动能力强的生物有能力逃避低氧水体,从而表现出相对较高的低氧耐受阈值;移动能力弱的生物可以通过改变自身的行为和代谢来抵御低氧(Vaquier-Sunyer & Duarte, 2008)。研究表明,水体低氧时,底栖鱼类会游到近水面呼吸,甲壳类则会向更浅的水域移动,移居到沉积物表面或者降低挖掘深度,多毛类动物是低氧海域的主要物种(Nilsson & Rosenberg, 1994; Wu, 2002)。季节性缺氧有利于生命周期短、体型较小的机会种生存(Diaz & Rosenberg, 1995)。此次调查中,大螯蛄虾、极地蚤钩虾、塞切尔泥钩虾在 $DO < 2.5$ mg/L时未被发现,中蚓虫属一种、狭细蛇潜虫(*Oxydromus angustifrons*)、微小海螂、内肋蛤在 $DO < 2.5$ mg/L时丰度开始出现下降;寡鳃齿吻沙蚕、尖叶长手沙蚕在 $DO < 2$ mg/L时丰度开始大量减少;在溶解氧最低的7号站位($DO: 1.0$ mg/L),短叶索沙蚕急剧增多,成为该站位的绝对优势种,其他底栖生物较低氧前丰度均大幅下降。

低氧结束后,生物群落的恢复时间远比低氧发生时间要长得多,主要依赖于底层水体低氧的程度、持续时间、受影响的底栖群落的复杂性以及其他人为因素(如捕捞)的影响,群落恢复时间短则几个月,长则达数十年之久(Diaz & Rosenberg, 1995)。水体中溶解氧的增加主要依赖于:有机质和营养盐的减少、水体层化的降低以及径流冲淡水的减少(Diaz & Rosenberg, 2008)。当水体中的溶解氧升高至 $DO > 3$ mg/L,生物群落开始恢复,体型小、寿命短的机会种先出现,丰度迅速增加(Stachowitsch, 1991; Diaz & Rosenberg, 1995)。例如,日本的Tomoe海湾,随着水中溶解氧的回升,机会种小头虫(*Capitella capitata*)迅速增多(Diaz & Rosenberg, 1995);荷

兰科学家进行40天低氧实验后发现,低氧结束后,腹足类动物最先开始恢复,其次为多毛类动物中的线虫和沙蚕科,最后是双壳类动物(Steckbauer et al, 2011)。牟平海洋牧场2016年夏季低氧时间持续不长,随着9月水体层化现象减轻,底层水溶解氧($DO > 3$ mg/L)逐渐回升,大型底栖动物群落开始恢复,巴氏无齿蟹、哈式美人虾、锯齿长臂虾、鹰爪虾、中华螺赢蜚等机会种迅速增加,多毛类动物所占比例逐渐下降;低氧边缘区、养殖区、外海区大型底栖动物丰度开始缓慢增加,生物量仍然持续下降,说明低氧过后牟平海洋牧场大型底栖动物群落以个体较小的物种为主。低氧恢复后的站位优势种种类逐渐增加,寡鳃齿吻沙蚕、尖叶长手沙蚕、中蚓虫属一种重新成为群落优势种;耐低氧机会种短叶索沙蚕在7号站位迅速下降,其他物种丰度逐渐上升;甲壳动物和一些软体动物(如微小海螂等)丰度仍然偏低,大螯蛄虾、极地蚤钩虾、塞切尔泥钩虾等甲壳动物在低氧恢复后仍未出现,这也说明底栖动物群落结构恢复到低氧前还需要一段时间。

参考文献

- Baustian MM, Rabalais NN (2009) Seasonal composition of benthic macroinfauna exposed to hypoxia in the northern gulf of Mexico. *Estuaries and Coasts*, 32, 975–983.
- Briggs KB, Cartwright G, Friedrichs CT, Shivarudruppa S (2015) Biogenic effects on cohesive sediment erodibility resulting from recurring seasonal hypoxia on the Louisiana shelf. *Continental Shelf Research*, 93, 17–26.
- Chen YQ, Xu ZL, Wang YL (1995) An ecological study on zooplankton in plume front zone of Changjiang (Yangtze) River estuarine area. I. Biomass distribution of dominant species. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2, 49–58. (in Chinese with English abstract) [陈亚瞿, 徐兆礼, 王云龙 (1995) 长江口河口锋区浮游动物生态研究. I. 生物量及优势种的平面分布. *中国水产科学*, 2, 49–58.]
- Chi LB, Song XX, Yuan YQ, Wang WT, Zhou P, Fan X, Cao XH, Yu ZM (2017) Distribution and key influential factors of dissolved oxygen off the Changjiang River Estuary (CRE) and its adjacent waters in China. *Marine Pollution Bulletin*, 125, 440–450.
- Chu JWF, Tunnicliffe V (2015) Oxygen limitations on marine animal distributions and the collapse of epibenthic community structure during shoaling hypoxia. *Global Change Biology*, 21, 2989–3004.
- Conley DJ, Humborg C, Rahm L, Savchuk OP, Wulff F (2002) Hypoxia in the Baltic Sea and basin-scale changes in phosphorus biogeochemistry. *Environmental Science &*

- Technology, 36, 5315–5320.
- Dauer DM (1993) Biological criteria, environmental health and estuarine macrobenthic community structure. *Marine Pollution Bulletin*, 26, 249–257.
- Diaz RJ (2001) Overview of hypoxia around the world. *Journal of Environment Quality*, 30, 275–281.
- Diaz RJ, Rosenberg R (1995) Marine benthic hypoxia: A review of its ecological effects and the behavioural response of benthic macrofauna. *Oceanography and Marine Biology*, 33, 245–303.
- Diaz RJ, Rosenberg R (2008) Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems. *Science*, 321, 926–929.
- Gong SB, Gao AG, Ni GT, Zhu XX, Zhang YP, Hou YT (2017) Progress in research of hypoxia in estuaries and coastal areas in China. *Water Resources Protection*, 33(4), 62–69. (in Chinese with English abstract) [龚松柏, 高爱国, 倪冠韬, 朱旭旭, 张延颇, 侯昱廷 (2017) 中国部分河口及其近海水域缺氧现象研究. *水资源保护*, 33(4), 62–69.]
- Gooday AJ, Levin LA, Silva AAD, Bett BJ, Cowie GL (2009) Faunal responses to oxygen gradients on the Pakistan margin: A comparison of foraminiferans, macrofauna and megafauna. *Deep-Sea Research II: Topical Studies in Oceanography*, 56, 488–502.
- Gray JS, Wu RSS, Ying Y (2002) Effects of hypoxia and organic enrichment on the marine environment. *Marine Ecology Progress*, 238, 249–279.
- Gu XL, Xu ZL (2009) A review on the effects of hypoxia on aquatic animals in estuaries. *Marine Fisheries*, 31, 426–437. (in Chinese with English abstract) [顾孝连, 徐兆礼 (2009) 河口及近岸海域低氧环境对水生动物的影响. *海洋渔业*, 31, 426–437.]
- Li DJ, Zhang J, Wu Y, Liang J, Huang DJ (2002) Loss of oxygen outside the Changjiang Estuary. *Science in China*, 32, 686–694. (in Chinese) [李道季, 张经, 吴莹, 梁俊, 黄大吉 (2002) 长江口外氧的亏损. *中国科学*, 32, 686–694.]
- Li XZ, Liu LS, Li BQ (2010) *The Macrobenthic Assemblages in China: Research and Practice*. China Ocean Press, Beijing. (in Chinese) [李新正, 刘录三, 李宝泉 (2010) 中国海洋大型底栖生物: 研究与实践. 海洋出版社, 北京.]
- Li YY, Wang ZM (2006) The relation among dissolution oxygen (DO) to COD, inorganic nitrogen, reactive phosphate and primary yield-power in the Liaodong Gulf and seaport of Daliaohe. *Environmental Monitoring in China*, 22(3), 70–72. (in Chinese with English abstract) [李艳云, 王作敏 (2006) 大辽河口和辽东湾海域水质溶解氧与COD、无机氮、磷及初级生产力的关系. *中国环境监测*, 22(3), 70–72.]
- Liu HX (2012) Study on main influencing factors of formation and deterioration of summer hypoxia off the Yangtze River Estuary. *Advance in Marine Science*, 30, 186–197. (in Chinese with English abstract) [刘海霞 (2012) 长江口夏季低氧区形成及加剧的成因分析. *海洋科学进展*, 30, 186–197.]
- Luo L, Li SY, Wang DX (2008) Modelling of hypoxia in the Pearl River Estuary in summer. *Advances in Water Science*, 19, 729–735. (in Chinese with English abstract) [罗琳, 李适宇, 王东晓 (2008) 珠江河口夏季缺氧现象的模拟. *水科学进展*, 19, 729–735.]
- Margalef R (1968) *Perspectives in Ecological Theory*. University of Chicago Press, Chicago.
- Meng CX, Deng CM, Yao P, Zhang XQ, Mi TZ, Chen HT, Yu ZG (2005) Dissolved oxygen in the Xiaqinghe Estuary and adjacent waters. *Marine Environmental Science*, 24(3), 25–28. (in Chinese with English abstract) [孟春霞, 邓春梅, 姚鹏, 张欣泉, 米铁柱, 陈洪涛, 于志刚 (2005) 小清河河口及邻近海域的溶解氧. *海洋环境科学*, 24(3), 25–28.]
- Nilsson HC, Rosenberg R (1994) Hypoxic response of two marine benthic communities. *Marine Ecology Progress*, 115, 209–217.
- Pielou EC (1975) *Ecology Diversity*. Wiley-Inters, New York.
- Ran XB, Zang JY, Wei QS, Guo JS, Yin XF, Liu W, Liu J (2012) Hypoxia and its cause of formation in the adjacent waters of Rushan Bay. *Advances in Marine Science*, 30, 347–356. (in Chinese with English abstract) [冉祥滨, 臧家业, 韦钦胜, 郭景松, 尹晓斐, 刘玮, 刘军 (2012) 乳山湾邻近海域低氧现象及成因浅析. *海洋科学进展*, 30, 347–356.]
- Shannon CE, Weaver W (1949) *The Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois Press, Urbanna.
- Stachowitsch M (1991) Anoxia in the Northern Adriatic Sea: Rapid death, slow recovery. *Modern & Ancient Continental Shelf Anoxia*, 58, 119–129.
- Steckbauer A, Duarte CM, Carstensen J, Vaquer-Sunyer R, Conley DJ (2011) Ecosystem impacts of hypoxia: Thresholds of hypoxia and pathways to recovery. *Environmental Research Letters*, 6, 025003.
- Sturdivant SK, Seitz RD, Diaz RJ (2013) Effects of seasonal hypoxia on macrobenthic production and function in the Rappahannock River, Virginia, USA. *Marine Ecology Progress Series*, 490, 53–68.
- Vaquer-Sunyer R, Duarte CM (2008) Thresholds of hypoxia for marine biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 105, 15452–15457.
- Wang QC, Li BQ (2013) Community structure of macrobenthos in coastal water off Yantai, East China. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 44, 1667–1680. (in Chinese with English abstract) [王全超, 李宝泉 (2013) 烟台近海大型底栖动物群落特征. *海洋与湖沼*, 44, 1667–1680.]
- Wang QN, Yan T, Zhou MJ (2012) Research progress on cause of hypoxia and its influence in coastal and estuary region. *Marine Environmental Science*, 31, 775–778. (in Chinese with English abstract) [王巧宁, 颜天, 周名江 (2012) 近岸和河口低氧成因及其影响的研究进展. *海洋环境科学*, 31, 775–778.]
- Wang YM, Li DJ, Fang T, Liu ZG, He SQ (2008) Study on relation of distribution of benthos and hypoxia in Yangtze

- River Estuary and adjacent sea. *Marine Environmental Science*, 27(2), 41–66. (in Chinese with English abstract) [王延明, 李道季, 方涛, 刘志刚, 何松琴 (2008) 长江口及邻近海域底栖生物分布及与低氧区的关系研究. *海洋环境科学*, 27(2), 41–66.]
- Wu RSS (2002) Hypoxia: From molecular responses to ecosystem responses. *Marine Pollution Bulletin*, 45, 35–45.
- Yang D, Zhou ZQ, Zhang JS, Liu TT, Li XJ, Ai BH, Li BQ, Chen LL (2017) Characteristics of macrobenthic communities at the Muping Marine Ranch of Yantai in summer. *Marine Sciences*, 41(5), 136–145. (in Chinese with English abstract) [杨东, 周政权, 张建设, 刘甜甜, 李晓静, 艾冰花, 李宝泉, 陈琳琳 (2017) 烟台牟平海洋牧场夏季大型底栖动物群落特征. *海洋科学*, 41(5), 136–145.]
- Ye F, Huang XP (2010) The status, causes, and ecological effects of coastal hypoxia. *Transactions of Oceanology and Limnology*, (3), 91–99. (in Chinese with English abstract) [叶丰, 黄小平 (2010) 近岸海域缺氧现状、成因及其生态效应. *海洋湖沼通报*, (3), 91–99.]
- Zhang YY, Zhang J, Wu Y, Zhu ZY (2007) Characteristics of dissolved oxygen and its affecting factors in the Yangtze Estuary. *Environmental Science*, 28, 1649–1654. (in Chinese with English abstract) [张莹莹, 张经, 吴莹, 朱卓毅 (2007) 长江口溶解氧的分布特征及影响因素研究. *环境科学*, 28, 1649–1654.]

(责任编辑: 李新正 责任编辑: 闫文杰)