



天津科技大学学报

Journal of Tianjin University of Science & Technology

ISSN 1672-6510, CN 12-1355/N

《天津科技大学学报》网络首发论文

题目: 基于英吉利海峡大型底栖动物群落的次级生产力估算模型应用分析
作者: 张青田, 李志恒
DOI: 10.13364/j.issn.1672-6510.20250107
收稿日期: 2025-07-05
网络首发日期: 2026-09-02
引用格式: 张青田, 李志恒. 基于英吉利海峡大型底栖动物群落的次级生产力估算模型应用分析[J/OL]. 天津科技大学学报.
<https://doi.org/10.13364/j.issn.1672-6510.20250107>



网络首发: 在编辑部工作流程中, 稿件从录用到出版要经历录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿等阶段。录用定稿指内容已经确定, 且通过同行评议、主编终审同意刊用的稿件。排版定稿指录用定稿按照期刊特定版式(包括网络呈现版式)排版后的稿件, 可暂不确定出版年、卷、期和页码。整期汇编定稿指出版年、卷、期、页码均已确定的印刷或数字出版的整期汇编稿件。录用定稿网络首发稿件内容必须符合《出版管理条例》和《期刊出版管理规定》的有关规定; 学术研究成果具有创新性、科学性和先进性, 符合编辑部对刊文的录用要求, 不存在学术不端行为及其他侵权行为; 稿件内容应基本符合国家有关书刊编辑、出版的技术标准, 正确使用和统一规范语言文字、符号、数字、外文字母、法定计量单位及地图标注等。为确保录用定稿网络首发的严肃性, 录用定稿一经发布, 不得修改论文题目、作者、机构名称和学术内容, 只可基于编辑规范进行少量文字的修改。

出版确认: 纸质期刊编辑部通过与《中国学术期刊(光盘版)》电子杂志社有限公司签约, 在《中国学术期刊(网络版)》出版传播平台上创办与纸质期刊内容一致的网络版, 以单篇或整期出版形式, 在印刷出版之前刊发论文的录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿。因为《中国学术期刊(网络版)》是国家新闻出版广电总局批准的网络连续型出版物(ISSN 2096-4188, CN 11-6037/Z), 所以签约期刊的网络版上网络首发论文视为正式出版。



DOI: 10.13364/j.issn.1672-6510.20250107

基于英吉利海峡大型底栖动物群落的次级生产力估算模型应用分析

张青田, 李志恒

(天津科技大学近岸水域生态环境研究室, 天津 300457)

摘要: 以英吉利海峡 L4 站位在 2008 至 2019 年大型底栖动物群落的调查为基础, 分析其次级生产力的年际变化。结果表明, 大型底栖动物的次级生产力与群落组成和计算方式有很大关系。对于 Brey(1990)估算模型, 按物种计算的结果〔10.12~15.69 g/(m² a), 去灰干质量〕明显低于按照站位〔23.20~34.28 g/(m² a), 去灰干质量〕或类群〔20.07~28.39 g/(m² a), 去灰干质量〕计算的结果, 这与群落中低生物量的物种较多有关。如果简化估算模型的参数, 则明显高估了大型底栖动物的次级生产力, 估算值大约为原始模型的 1.162 倍。后续研究应加强国内的基础研究, 以便建立适合国内海域的准确、易用的次级生产力估算模型。

关键词: 次级生产力; 经验估算模型; 群落组成; L4 站; 英吉利海峡

中图分类号: Q179.4

文献标志码: A

文章编号: 1672-6510 (2026)00-0000-00

Application Analysis of Secondary Productivity Estimation Model Based on Macrobenthic Community in the English Channel

ZHANG Qingtian, LI Zhiheng

(Laboratory of Eco-Environment Studies in Coastal Areas, Tianjin University of Science and Technology, Tianjin 300457, China)

Abstract: Based on the investigation of macrobenthos at Station L4 in the English Channel from 2008 to 2019, the interannual variations in secondary productivity were studied. The results show that the secondary productivity of macrobenthos is closely related to both its community composition and the calculating methods of secondary productivity. For Brey's (1990) empirical model, the results calculated by species (10.12-15.69 g/(m² a), ash free dry weight) are significantly lower than those calculated by stations (23.20-34.28 g/(m² a), ash free dry weight) or taxon groups (20.07-28.39 g/(m² a), ash free dry weight), because there are many species which have quite low biomass. If the parameters of this empirical model are simplified, the secondary productivity of macrobenthos is obviously overestimated, the estimated value is about 1.162 times that of the original model. In the future, basic research in China seas should be strengthened to establish an accurate and easy-to-use secondary productivity estimation model.

Key words: secondary productivity; empirical model; community composition; station L4; the English Channel

底栖动物通过其生长繁殖而增加的生物量或储存的能量成为次级生产力^[1], 次级生产过程是生态系统生物生产的一个关键环节, 在能量流动以及物质循环方面有着关键作用^[2]。作为次级生产者, 大型底

栖动物直接储存初级生产碳, 还通过生物扰动、食物链传递、营养盐循环以及与微生物作用等多种机制深刻影响碳循环^[3-5]。滨海湿地的大型底栖动物扰动能够通过潮汐冲刷减少沉积物和洞穴中“蓝碳”

收稿日期: 2025-07-05; 修回日期: 2025-12-11

基金项目: 天津市高等学校基本科研业务费资助项目(2019ZD040)

作者简介: 张青田(1974—), 男, 天津人, 副教授, qtzhang@163.com

的埋藏潜力；研究大型底栖动物的扰动机制有利于对海岸带“蓝碳”储量演变过程的理解^[6]。因此，准确定量估算次级生产力对理解生态系统的能量分配、物质循环以及生物多样性维持有重大意义。

次级生产力的常规测量需要长期跟踪，操作难度大。自 20 世纪中叶，人们测量了大量水生无脊椎动物的基本物理指标(例如体长和质量)，并研究了指标间的关系以及和其他易获得指标的关系；其非常重要的一个目的是减少底栖生产力研究的室内工作量。此外，研究了如何将生物量湿质量(WW)转换成干质量(DW)、去灰干质量(AFDW)或能量值^[7]。随之建立的一些估算模型可以得到较为准确的结果，但估算过程仍耗时费力、复杂漫长，直到 1990 年 Brey^[8]建立了经验模型后，才使此类研究进入一个新的阶段。实践表明，该模型的应用以及新模型的评价仍需不断研究^[9]。

英国普利茅斯海洋实验室在西英吉利海峡进行了长期的生物调查，本研究选择 L4 站位 2008 年至 2019 年的大型底栖动物数据进行次级生产力的分析，并探讨 Brey(1990)估算模型在应用中出现的问题，以为大型底栖动物次级生产力及其估算模型的研究提供参考。

1 材料与方法

1.1 数据来源

本研究所用数据源自英国普利茅斯海洋实验室于 2008 年至 2019 年间在 L4 站(50° 15.00' N, 4° 13.02' W)采集的大型底栖动物数据，该站为海洋生物多样性参考站^[10]。使用箱式采泥器(0.1 m³)收集大型底栖无脊椎动物样本，每航次计划 5 个平行样，个别航次不足 5 个；物种鉴定到最低分类阶元，不包括脊椎动物。除了天气等原因，每月均有采样，以次级生产力季节的平均值为基础，计算次级生产力的年平均值。

1.2 估算模型及计算方法

估算大型底栖动物次级生产力的经验公式较多，影响力最大的是 Brey 在 1990 年^[8]总结的模型(式(1))。该模型在应用中有不同计算形式，国内学者存在 3 种观点^[9]，分别是按类群计算、按站位(或断面、样点)计算和按物种计算。

$$\log_{10}P = a + b_1 \log_{10}B + b_2 \log_{10}W$$

$$\log_{10}P = a + b_1 * \log_{10}B + b_2 * \log_{10}W \quad (1)$$

式中： P 为大型底栖动物年平均次级生产力(基于去

灰干质量)， $g/(m^2 a)$ ； B 为年平均去灰干质量， g/m^2 ； W 为个体的年平均去灰干质量， g 。不区分生物类群和按物种计算时，模型中系数 a 、 b_1 和 b_2 取值依次为 -0.473 、 1.007 和 -0.274 ；分类群计算时，3 个系数的取值见表 1。生物量湿质量转换为干质量的比例采用 5:1，干质量转换为去灰干质量的比例为 10:9^[11]。

表 1 Brey(1990)经验公式中不同生物类群的系数值

Tab. 1 Coefficient values of different biological groups in Brey's (1990) empirical model

类群	a	b_1	b_2
软体动物	-0.591	0.283	0.747
多毛类	-0.018	0.116	0.906
甲壳动物	-0.614	0.360	0.662
其他	-0.473	0.274	0.733

使用 R4.3.3 完成数据的处理与计算、图形绘制以及组间差异的非参数检验^[12]。

2 结果与分析

2.1 生物组成

分析时段的大型底栖动物共有 682 个分类单元，绝大多数鉴定到种；隶属于 13 个动物门，其中环节动物种类数最多，达到 284 种，占总种数的 41.64%，节肢动物和软体动物的种类数紧随其后，依次为 214 种和 125 种。这 3 个门的动物占总种数的 91.35%，属于绝对优势类群。

2.2 Brey(1990)模型的估算结果

Brey(1990)估算模型应用广泛，在国内也有大量的文献报道，但是在应用中存在不同的理解，形成了 3 种情况：按类群计算、按站位(或断面、样点)计算和按物种计算，其结果并不完全相同。按照这 3 种情况分别计算 L4 站位的大型底栖动物次级生产力，结果如图 1 所示，图中实线和虚线分别代表线性模型和多项式模型的变化趋势。由于研究数据为同一站的多年调查结果，这里的按站位计算的结果是每个年份的航次结果。

由图 1 可知，从 2008 年到 2019 年，大型底栖动物的次级生产力总体上呈现出波动降低的趋势，最高值出现在 2008 年，最低值出现在 2012 年。不同计算方法的变化趋势大同小异，变化趋势的波动程度和速度稍有差异。按站位(航次)计算的结果始终保持最高值，而按物种计算的每年结果值最小，明显低于另外两种方法的计算结果。

按照站位计算的大型底栖动物次级生产力范围为 23.20~34.28 g/(m² a), 平均值为 27.04 g/(m² a)。该结果在 12 年内的波动幅度明显高于另外两种方法的。线性拟合的结果呈现出逐年缓慢下降的趋势。按物种计算的结果则最低, 范围为 10.12~15.69 g/(m² a), 平均值为 12.15 g/(m² a)。线性拟合的结果也显示出比较平缓的逐年降低趋势。

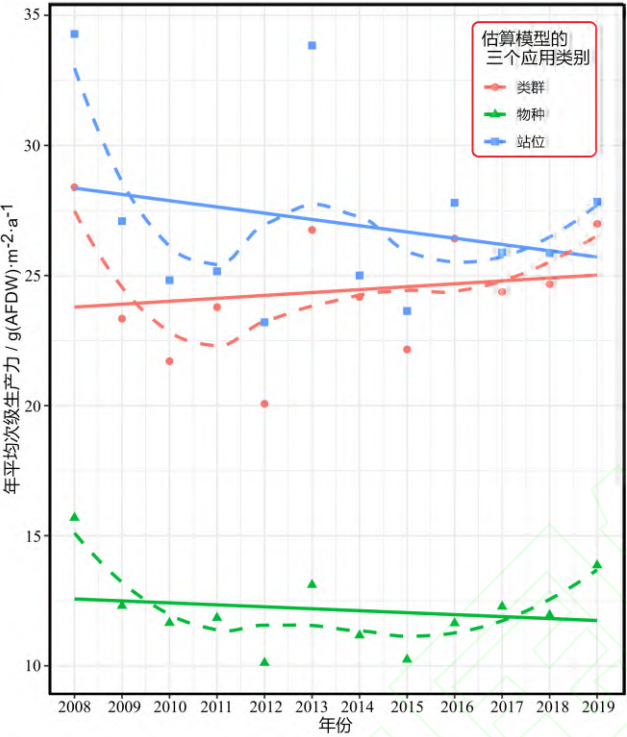


图 1 Brey(1990)估算模型的三种情况比较;
Fig. 1 Results of Brey 1990 predictive model in three situations

按类群计算的次级生产力为 20.07~28.39 g/(m² a), 平均值为 24.40 g/(m² a)。其结果和按照站位计算的结果接近, 但在不同幅度上均低于后者。不同的是, 线性拟合的变化趋势不一致, 呈现出逐年缓慢上升的趋势。此外, 每个航次均有一些未能鉴定的物种残体, 记录了生物量。本研究没有加入残体的生物量, 所以每种方法的实际次级生产力数值应该更高一些。

对 3 种不同计算方法的结果进行统计分析, Friedman 秩和检验的结果表明三者之间存在显著性差异($\chi^2=24$, $p<0.001$)。进一步采用 Wilcoxon 符号秩检验进行两两多重比较, 结果见表 2。

Tab. 2 Multiple comparison results of Wilcoxon signed-rank test

序号	组 1	组 2	W	p
1	物种法	类群法	0	0.00011
2	物种法	站位法	0	0.00011
3	类群法	站位法	40	0.06896

按物种计算与按站位或类群计算的结果之间有显著差异($p<0.001$), 而按站位和按类群计算的结果之间虽然在绝对数值上存在一定差距, 但在统计学上差异不显著($p=0.06896>0.05$)。统计分析的结果和图 1 的直观分析结果一致。

2.3 生物类群的贡献

前文已述, 按照类群计算的结果比按照站位(航次)的稍低, 但在统计学上差异不显著。按照类群计算次级生产力可以分析主要类群对次级生产力的贡献, 便于了解次级生产力的更多信息。Brey^[8]在拟合大型底栖动物的次级生产力模型时, 给出了三个主要类群的各自模型参数, 表明了不同类群生物具有不同的次级生产力特征。本研究中按类群计算的整体结果及各个类群的变化趋势如图 2 所示, 实线和虚线分别代表线性模型和多项式模型的变化趋势。

4 个生物类群的次级生产力变化趋势明显不同, 表明了大型底栖动物的群落组成存在明显的年际变化。多毛类和其他类群的大型底栖动物贡献了较多的次级生产力, 尤其是多毛类, 其次级生产力基本保持在 5 g/(m² a)以上, 并且其逐年的变化趋势与所有生物的结果最相近。软体动物和甲壳动物具有相对较低的次级生产力, 除了个别年份, 软体动物的次级生产力大多处于 5 g/(m² a)以下。

从长期的线性变化趋势(实线)来看, 4 个类群中, 只有软体动物的次级生产力呈现出下降的趋势。所有生物次级生产力总和的最高值出现在 2008 年, 在 4 个类群中, 仅有软体动物的最高值同样出现在 2008 年, 而其余 3 个类群的极值均分布在其他年份。虽然软体动物的次级生产力整体上处于较低水平, 但是某些年份也可以为大型底栖动物的次级生产力做出重要贡献。了解不同生物类群对次级生产力的贡献对于大型底栖动物的次级生产力分析和预测具有重要意义。

表 2 Wilcoxon 符号秩检验的多重比较结果

3 讨论

3.1 次级生产力的年际变化

大型底栖动物的次级生产力的年际变化复杂,数据波动大,2008年到2012年基本呈现快速下降的趋势,随后在波动中有所回升。2008年和2012年也是调查期间次级生产力达到最高值和最低值的年份

(图1)。大型底栖动物的次级生产力受群落组成和环境因素的影响^[9],四个生物类群的次级生产力比较(图2)表明大型底栖动物群落的生物组成每年有一定程度的变化。研究群落中生物的种类、丰度和生物量变化有助于次级生产力的分析;次级生产力的变化也预示着群落组成发生了变化。

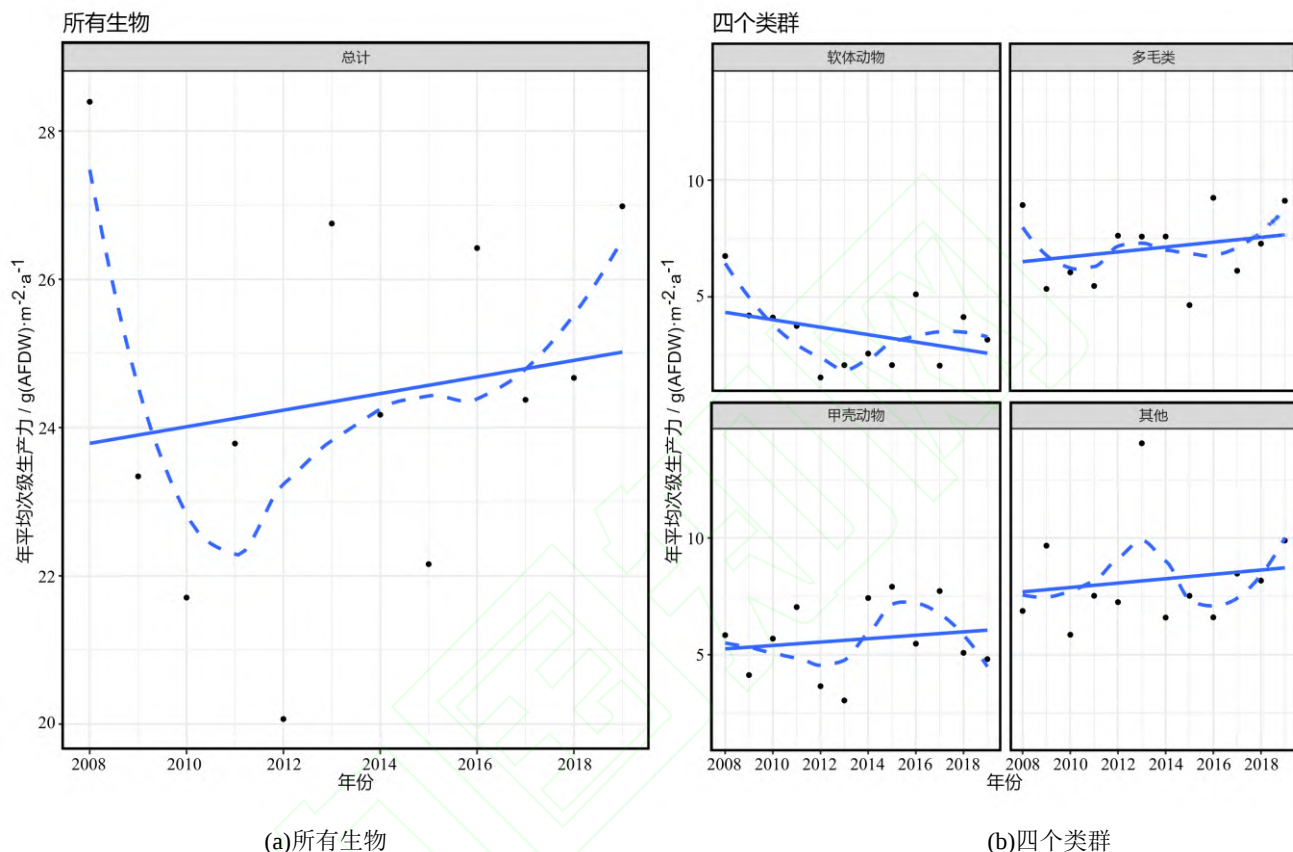


图2 按类群计算的整体结果及各个类群的变化趋势

Fig. 2 Overall result calculated by taxa and the changing trends of each taxa

2012年,西英吉利海峡经历了一次规模异常大且持续时间长的浮游植物水华。与过去20年的数据相比,L4站的浮游植物平均生物量大约是前一年的3倍,持续时间明显延长。此次水华引起了大型底栖生物类群和功能群的大规模快速反应,对次级生产力和生物扰动等关键生态系统功能和过程产生影响^[4]。按类群计算时,由于不同生物的估算系数不同^[8-9],次级生产力的数值就会随着群落组成的变化而变化。大型底栖动物在短时间内对水华做出反应,改变了群落的组成,进而影响了次级生产力的结果。所以,每年至少进行四个季节的调查才更合理。分析次级生产力时也应该关注重要的生态过程,包括水体-底栖耦合的生态过程;而且有必要进行多季节、长周期的逐年观测。

3.2 估算模型在应用中需关注的问题

国内外有很多使用Brey(1990)估算模型的文献报道,很多研究事实上修改了原模型的参数,或者理解不同而选择了不同的计算方法。这对不同研究结果的比较和次级生产力分析造成了困难,应该予以重视。

3.2.1 参数选择不

Brey^[8]确定了估算的经验模型(式(1)),模型中系数 a 、 b_1 和 b_2 依次取值为 -0.473 、 1.007 和 -0.274 ,该模型用于对所有大型底栖动物的次级生产力估算。但是在实际应用中,很多研究并没有使用这三个确定的参数,而是将其简化为 -0.400 、 1.007 和 -0.270 ,从而高估了大型底栖动物的次级生产力。无论哪种计算方法,其本质都是一样的,参数的变化

都会影响结果。以本研究的次级生产力结果为例, 按站位(航次)计算, 高估了大型底栖动物的次级生产力, 其结果是原始参数结果的 1.159 倍, 而按物种计算的结果是原始参数结果的 1.162 倍。这仅是两个参数不同引起的差异, 应该引起研究者的重视。在国内外文献中未查到简化参数的理由和依据。

还有一点需要注意, Brey(1990)的文献^[8]中并没有单独给出“其他”生物的模式参数, 表 1 中“其他”生物的参数在 Brey 的原文中是“全部”生物的参数。王淑慧等^[13]将按生物类群的计算方法当作模型的改进型, 且单独列出了棘皮动物一类, 但实际上仍然选用的“其他”生物类群的模式参数。Brey^[8]的原文中将棘皮动物作为一个类群, 但是并未给出其模型参数。

当时 Brey 拟合的“通用”模型是基于所有生物的数据形成的, 而不是依据某类生物的数据。单纯地将“其他”生物改为“所有”生物的模式参数在应用中易于操作, 但事实上违背了模型的本意, 因为这些参数并不是由 3 个类群以外的生物拟合的。也就是说, Brey 拟合了软体动物、多毛类和甲壳动物的各自次级生产力模型, 以及所有生物的次级生产力模型, 但是并没有拟合前述三类生物以外的其他模型。按类群计算最符合 Brey 给出的参考步骤的说法^[9]还值得进一步探讨。

如前面结果部分的分析(图 1 和图 2), 按照生物类群计算次级生产力再汇总的话, 实际上影响了估算结果, 虽然和按站位计算的没有统计学差异, 但数值持续偏低。对不同研究的结果进行比较时, 应该关注模型参数以及计算方法, 不宜直接比较计算结果的大小。

3.2.2 计算方法不一

本研究中, 同一模型因计算理念不同而产生了不同的结果, 按物种计算的结果与另两种的有统计学差异。这和大型底栖动物群落的组成变化有很大关系, 生物的种类、丰度和生物量数据的范围影响了结果。该站位的多毛类种类最多, 而多毛类生物因个体小而通常具有很低的生物量(远小于 1 g/m^2), 往往丰度也较低, 按物种计算时会压低很多次级生产力的数值, 累计结果减小。但是, 按照站位(航次)或者按类群计算时, 是先累积成较大的生物量值(远大于 1 g/m^2), 丰度值也变大, 再代入估算模型后则相对提高了次级生产力的结果。

贾胜华等^[9]研究杭州湾潮间带大型底栖动物年平均次级生产力时也比较了不同计算方法的差异,

其结论可能从反面证实了前面推测的合理性。其结果表明, 按类群计算的次级生产力数值最小, 按站位计算的结果最大, 而按物种计算的结果在二者之间; 三种方法之间差异不显著。该研究结论和本研究的结论明显不同。两地大型底栖动物明显的物种差异, 很大程度上影响着次级生产力的估算结果。按物种计算采用了通用的估算模型参数, 不区分物种差异; 但是如前面分析, 物种类别相差较大时, 生物丰度和生物量的数据分布规律可能差异很大, 因为 Brey(1990)的模型考虑了生物的个体质量。

以 2009 年数据为例, 假设所有生物同为某一个类群, 则软体动物、多毛类、甲壳动物的次级生产力(表 1 参数)分别是通用模型结果的 0.85、1.30 和 1.19 倍。也就是说, 当软体动物较多时, 按物种计算的次级生产力将升高, 而当多毛类或甲壳动物较多时, 按物种计算的结果则降低。贾胜华等^[9]的文献没有群落组成信息, 但由经验可知杭州湾潮间带的大型底栖动物群落与本研究的存在差异, 杭州湾潮间带可能软体动物优势明显, 而多毛类或甲壳动物少, 造成按物种计算的次级生产力数值升高, 乃至高于按类群计算的结果。另一方面, 按物种计算时模型系数的偏差也会增加次级生产力的数值。

综合来讲, 按物种计算的结果受群落组成的影响很大, 很容易影响不同研究间的比较。当群落中生物量很低、丰度值较小的物种较多时, 会明显降低次级生产力的估算值; 反之则可能提高次级生产力的数值, 甚至超过按类群计算的结果。所以, 按照站位或航次计算的次级生产力数据可能更适合比较, 而且降低了数据处理的工作量。

3.3 建立新估算模型的问题

大型底栖动物次级生产力的估算模型较多, 但在国内外广泛应用、影响力较大的还是 Brey(1990)经验模型。其主要原因在于估算结果和实际次级生产力吻合度较高, 而且简便易用^[9, 14]。一些研究认为, 大型底栖动物的生产力与水深、水温、溶解氧、淡水或海水、底质类型以及生物组成等环境因素有关, 并在估算模型中加入了一些环境因素^[14-16]。Brey 也在前期估算模型基础上增加了大型底栖动物的食性和移动性等功能参数, 国内也曾尝试使用^[17]。

但是, 虽然复杂的估算模型的准确性有所提高, 但却不利于应用。Brey(2012)的模型复杂^[18], 作者专门设计了计算表格供下载。不过在使用模型之前要确定每种生物的功能特性, 这并非易事; 国内在次级生产力估算方面缺乏相关数据, 使之推广受到限

制。我国大型底栖动物次级生产力的研究缺乏种群水平的基础研究,很多功能参数都是空白,虽然国外已经建立了多个数据库,但国外参数也不一定适合国内水域^[9, 19-20],所以开展大型底栖动物的基础性研究,建立适合国内海域的次级生产力估算模型具有理论和实际应用价值,也可为实施“双碳”目标做出实用的贡献。

4 结 论

大型底栖动物的次级生产力和群落组成有很大关系,群落组成的变化引起了次级生产力在年际间较大幅度的波动。大型底栖动物的群落组成受环境因素和生态过程的影响,水华能快速引起群落组成的变化,每年至少进行四个季节的调查才有利于次级生产力的分析。由于理解不同,国内有三种计算次级生产力的方法,其中按物种计算的结果显著低于按站位(航次)或按类群计算的结果,这和该站有大量低生物量物种有关。若简化估算模型的参数,则会高估大型底栖动物的次级生产力,按站位计算的结果是原始参数结果的 1.159 倍,而按物种计算的结果是原始参数结果的 1.162 倍。目前国内估算次级生产力的基础研究很少,需要积累大量数据,以便拟合适宜的估算模型。

致谢:感谢英国普利茅斯海洋实验室(PML)和自然环境研究委员会(Natural Environment Research Council)提供了分析数据。

参考文献:

- [1] 龚志军,谢平,阎云君.底栖动物次级生产力研究的理论与方法[J].湖泊科学, 2001, 13(1):79-88.
- [2] 刘勇,线薇薇,孙世春,等.长江口及其邻近海域大型底栖动物生物量、丰度和次级生产力的初步研究[J].中国海洋大学学报(自然科学版), 2008, 38(5):749-756.
- [3] Ehrnsten E, Savchuk O P, Gustafsson B G. Modelling the effects of benthic fauna on carbon, nitrogen and phosphorus dynamics in the Baltic Sea[J]. Biogeosciences, 2022, 19(13): 3337-3367.
- [4] Zhang Qingtian, Warwick R M, McNeill C L, et al. An unusually large phytoplankton spring bloom drives rapid changes in benthic diversity and ecosystem function[J]. Progress in Oceanography, 2015, 137(Part B): 533-545.
- [5] 田素杰,汤雁滨,于培松,等.淤泥质潮滩大型底栖动物群落及其碳库:夏季温岭临浜湾的启示[J]. 海洋学研究, 2023, 41(4):102-112.
- [6] Huang Yingrong, Zhang Peng, Peng Hebo, et al. Benthic bioturbations weaken the stability of blue carbon storage[J]. National Science Open, 2025, 4(2): 20240052.
- [7] Rumohr H, Brey T, Ankar S. A compilation of biometric conversion factors for benthic invertebrates of the Baltic Sea[M]. Uppsala, Sweden: Baltic Marine Biologists, 1987.
- [8] Brey T. Estimating productivity of macrobenthic invertebrates from biomass and mean individual weight[J]. Meeresforschung, 1990, 32(4): 329-343.
- [9] 贾胜华,寿鹿,廖一波,等.海洋大型底栖动物群落次级生产力估算模型研究进展及应用评价[J].海洋通报, 2017, 36(4):370-378.
- [10] Mesher T, McNeill CL. Benthic Survey Macrofauna Abundance and Biomass Data, as part of the Western Channel Observatory, UK, between 2008 and 2019 [DB/OL]. 2022. DOI:10.5285/d9f44202-b0d4-646c-e053-6c86abc018c6.
- [11] 于子山,张志南,韩洁.渤海大型底栖动物次级生产力的初步研究[J].青岛海洋大学学报(自然科学版), 2001(6):867-871.
- [12] Kabacoff R I. R 语言实战[M].王韬,译.3版.北京:人民邮电出版社, 2023.
- [13] 王淑慧,王振钟,季相星,等.乳山湾内外大型底栖动物群落次级生产力初步研究[J].中国海洋大学学报(自然科学版), 2016, 46(6):134-141.
- [14] Tumbiolo M L, Downing J A. An empirical model for the prediction of secondary production in marine benthic invertebrate populations[J]. Marine Ecology Progress Series, 1994, 114: 165-174.
- [15] Brey T. Population dynamics in benthic invertebrates: a virtual handbook (Version 01.2) [EB/OL]. [2025-12-25]. <http://www.thomas-brey.de/science/virtualhandbook>.
- [16] Petracco M, Cardoso R S, Corbisier T N, et al. Secondary production of sandy beach macrofauna: an evaluation of predictive models[J]. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2012, 115: 359-365.
- [17] Wang Zhe, Xu Jing, Xu Zhaodong, et al. Functional diversity and secondary production of macrofaunal assemblages can provide insights of biodiversity-ecosystem function relationships[J]. Environmental Sciences Europe, 2024, 36(1): 62.
- [18] Brey T. A multi-parameter artificial neural network model

to estimate macrobenthic invertebrate productivity and production[J]. *Limnology and Oceanography: Methods*, 2012, 10(8): 581-589.

- [19] Zhang Qingtian, Li Jing, Hu Guikun, et al. Bioturbation potential of a macrofaunal community in Bohai Bay, northern China[J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2019, 140: 281-286.
- [20] Goedefroo N, Braeckman U, Hostens K, et al. Understanding the impact of sand extraction on benthic ecosystem functioning: a combination of functional indices and biological trait analysis[J]. *Frontiers in Marine Science*, 2023, 10: 1268999.