

# Exergy 作为生态学指标用于底栖动物群落恢复监测

章飞军,童春富,谢志发,陆健健\*

(华东师范大学河口海岸学国家重点实验室,上海 200062)

**摘要** Exergy 作为热力学指标是指系统从给定状态到与其周围介质达到热力学平衡所需做的最大功,Exergy 概念被生态学家借鉴应用于生态系统的研究,使它有了生物学的含义。应用 Exergy 作为生态指标,用于指示崇西潮滩湿地生态工程中受到干扰的大型底栖动物群落结构的复杂的恢复过程。用 BACI (before versus after, control versus impact) 方法进行底栖动物采样,根据 (a) 不同食性类群的代码基因数; (b) 储存在有机体基因内的信息; (c) 种水平上的基因组尺度 (C 值) 作为参数估算局域 Exergy。结果显示工程区的 Exergy 值在工程干扰后 9d 时降到最低,接着工程区大型底栖动物群落的 Exergy 值逐渐与周围对照区趋向平衡。270d 后,工程区的大型底栖动物群落得到恢复。3 种不同方法估算的区域 Exergy 值表现出极为相似的动态趋势,进一步证实了用基因组尺度数据估算 Exergy 的可行性和优越性。研究表明 Exergy 指标不但适用于干扰后底栖动物群落恢复过程的监测,而且适合更广泛的生物系统研究。用周边对照区作为计算受干扰群落的局域 Exergy 值的动态参考比用历史资料更合适。

**关键词** 能质; 生态学指标; 底栖群落; 恢复过程; 监测

文章编号: 1000-0933 (2007) 05-1910-07 中图分类号: Q178, Q958 文献标识码: A

## Application of Exergy as an indicator in the restoration of benthic fauna communities

ZHANG Fei-Jun, TONG Chun-Fu, XIE Zhi-Fa, LU Jian-Jian\*

State Key Laboratory of Estuarine and Coastal Research, East China Normal University, Shanghai 200062, China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (5) 1910 ~ 1916.

**Abstract**: Thermodynamic function Exergy, which represents the distance of an open system from equilibrium, is proposed as an ecological indicator for summarizing the complex dynamics occurring in a disturbed community during the recovery processes. This quantity has been difficult to capture using classical indices. Exergy storage is estimated for benthic communities in response to experimental disturbance, as induced by ecological engineering, at the Chongxi tidal wetland of Chongming Island. Exergy storage was sampled using the BACI scheme (before versus after, control versus impact). The control area is proposed as a dynamic reference for estimating the local Exergy storage of the benthic community. Three different methods were used for estimating Exergy on the basis of coefficients: (a) taken from trophic groups, (b) estimated from coding genes for broad taxonomical groups and (c) estimated from genome size and taken as close as possible to the taxonomical level of the species, providing a basis for inferring upon their similarities. The results show a decrease of local exergy content in the disturbed area, with a minimum in the area exposed to the engineering 1 month after

基金项目 国家 973 资助项目 (2002CB412406); 上海市科委资助项目 (04DZ12049); 国家自然科学基金资助 (40506029)

收稿日期 2006-10-27; 修订日期 2007-04-17

作者简介 章飞军 (1978 ~ ) 男, 浙江人, 博士生, 主要从事大型底栖动物生态学、系统生态学研究。E-mail zhangfei105939@sohu.com

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jjlu@sklec.ecnu.edu.cn

**Foundation item** The project was financially supported by State 973 of China (No. 2002CB412406), Science & Technology Department of Shanghai (No. 04DZ12049), and the National Natural Science Foundation of China (No. 40506029)

**Received date** 2006-10-27; **Accepted date** 2007-04-17

**Biography** ZHANG Fei-Jun, Ph. D. candidate, mainly engaged in macrobenthos and ecosystem ecology. E-mail zhangfei105939@sohu.com

the experimental disturbance. Subsequently, the Exergy of the benthic community increased to the reference level, i. e., the surrounding control area, in accordance with the proposed hypothesis on the dynamics of Exergy storage during a system's development. Moreover, the adjacent control samples represented an appropriate dynamic reference for estimating the local Exergy of the experimentally disturbed community. The three methods for estimating the local Exergy values provided comparable results. Therefore, we discuss the feasibility of using the more available genome size data set for estimating Exergy and the broader implications of using this indicator in other biological systems. Exergy was demonstrated to be a useful indicator that integrates the processes underlying the recovery of the benthic community after disturbance.

**Key Words:** Exergy; ecosystem indicator; benthic communities; recovery process; testing

生态系统是一个复杂的系统,其中的生物和非生物因子直接或间接的相互作用、相互影响<sup>[1]</sup>。生物和非生物因子间的相互作用依赖于物种和生境的空间分布<sup>[2]</sup>,并影响物种和生境的空间分布,是典型的非线性关系<sup>[3]</sup>,并且具有沿着营养级链传递的直接和间接的影响<sup>[4]</sup>,亦即营养级串联效应<sup>[5,6]</sup>。所以,变异性、空间结构、非线性的相互作用、及物种和环境因子的多样性,所有这些导致了生态系统的复杂性,并使得其动态(自然或人为引起的)规律难于预测<sup>[7]</sup>。

因此,就迫切需要一个综合性指数来指示生态系统的动态过程<sup>[8]</sup>。而且,这一指数必须能够量化生态系统某一特定时刻的状态及其成熟度<sup>[9,10]</sup>,并能够及时的检测出系统是否按照人们预期的方向动态发展<sup>[11,12]</sup>。此外,这一指数应能有效的评估人类活动对生态系统造成的影响(如由于改变生物多样性<sup>[13]</sup>、污染<sup>[14]</sup>、捕捞<sup>[15]</sup>),并能为以后的管理政策提供依据。

Exergy 作为热力学概念,是指系统从给定状态到与其周围介质达到平衡所能做的最大功。Exergy 理论与生态系统研究相结合,正是新时期学科间互相渗透、互相交叉的结果。运用 Exergy 理论,使生态系统研究从一般性描述到定量化成为可能。作为一种静态地分析,根据系统不同组分的 Exergy,可对生态系统的状态进行评估,看系统发展到了哪一阶段<sup>[14,16]</sup>。Exergy 理论还可对生态系统的各种变化过程及其所产生的结果进行动态地分析。如跟踪一个生态系统的动态发展,定期测定该系统各组分的 Exergy 值,比较这些值就能看出系统向哪一方向发展,根据 Exergy 值提供的信息找出一些导致系统变化的因子,评估生态系统健康状况。然后采取相应的措施来更好地管理生态系统<sup>[8,17~20]</sup>。

近来,Exergy 理论更多的被直接用作生物学指标<sup>[21~25]</sup>。根据 Jørgensen 等<sup>[26]</sup>、Bendoricchio 和 Jørgensen<sup>[27]</sup>提出的不同生物类群的 Exergy 值估算公式为:

$$Ex = RT \sum_{i=0}^N (C_i \beta_i) \quad (1)$$

式中,  $Ex$  为能质 (J/L);  $R$  为气体常数;  $T$  为绝对温度;  $C_i$  为系统中第  $i$  种有机成分的浓度或生物量 (mg/L);  $\beta_i$  为第  $i$  种有机成分的权重转换因子 (J/mg)。  $\beta_i$  可根据储存在有机体基因内的信息进行计算<sup>[26]</sup>; 也有学者利用不同食性类群的代码基因数作为参数<sup>[18]</sup>; 还有学者采用种水平上的基因组尺度 ( $C$  值)<sup>[28]</sup>作为参数进行 exergy 权重转换因子的推断。目前,采用何种 Exergy 权重转换因子更有利于 Exergy 值接近真实值尚存在争论<sup>[21,26,28,29]</sup>。另外, Exergy 值计算的是系统达到指定状态的距离<sup>[30,31]</sup>,一般都用早期的数据资料作为现有生物学系统的参照值<sup>[26,32]</sup>。但生态系统具有很强的不稳定性,所以早期的数据资料只是一种绝对参照,它比较适合大尺度的 Exergy 测度。然而,周围环境中现存的生态系统更适合作参照,更适合区域小尺度的 Exergy 的测度<sup>[30]</sup>。

本研究对崇西潮滩湿地生态工程中土方工程后的大型底栖动物群落进行了监测,同时在其周围未受干扰区域设立了对照样区,用局域 Exergy ( $\Delta Ex_i$ ) 的概念进行了分析研究。评价 Exergy 作为一种指标是否适合监测潮滩湿地生态工程中的大型底栖动物群落的恢复过程;并比较了 3 种不同的权重转换因子估算得到的 Exergy 结果的优劣。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区域

2006 年 1 月在崇明岛西端选择了 3.5hm<sup>2</sup> 潮滩湿地进行湿地生态引鸟工程建设。工程前所选区域四面有潮沟环绕,工程区 95% 以上区域被芦苇覆盖。为了营造适宜的鸟类喜好生境,在工程区内进行了挖塘,潮沟岸滩削坡,光滩改造等土方工程。具体区域如图 1 中黑色方块区所示。

### 1.2 采样方法

大型底栖动物根据 BACI (Before versus After, Control versus Impact) 方法进行采样,但土方工程后的取样时间的间隔逐渐延长。工程前 1d 采样,设为  $t=0$ ; 工程后马上采样,设为  $t=1$ 。然后,分别在工程后 9, 29, 90d 和 270d 进行采样。对照区和工程区同步采样。在实验室内对采集的样品进行鉴定、计数,并测定其生物量。可以按食性把大型底栖动物划分为不同的类群:滤食者 (filter feeders), 碎屑食者 (detritivores), 植物碎屑食者 (herbivores-detritivores), 肉食者 (omnivores-predators, carnivores) 和杂食者 (omnivores-mixed feeders, omnivores) [33-35]。

### 1.3 数据处理

本文用 3 种不同的参数对工程区和对照区的大型底栖动物群落进行了局域 Exergy 估算:(1)根据大型底栖动物的食性类群定义;(2)根据分类类群(大类)的基因代码数量估算;(3)根据  $C$  值估算,即基因组尺度,也就是按照 Fonseca 等建议的,尽可能的以种的水平上估算 [28]。

食性类群分类参数参考 Jørgensen 等人的研究结果,相对于碎屑食者、滤食者、肉食者、杂食者  $\beta_i = 30, 35, 47$  和 41,而植物碎屑食者则用碎屑食者和滤食者的平均值 ( $\beta_i = 32.5$ ) [9]。较大的分类类群的  $\beta_i$  值(基因代码数量)参考已有的报道,即环节动物区 50,甲壳类取 230,腹足类取 450,双壳类取 760,其他类群取平均值 ( $\beta_i = 278.1$ ) [7, 18, 26]。基因组尺度 ( $C$  值)上的 Exergy 参数直接根据公式 (2) 估算。

$$\beta_i = \ln(20^{-(C/2)^{0.0p/3}}) \frac{1}{Ex_{det}} \quad (2)$$

式中,假设  $bp = 9.8 \times 10^8$ ,  $Ex_{det} = 7.43 \times 10^5$  [26, 28, 29]。 $C$  值来自数据库,其中约有 1500 条各种不同动物的数据 [28, 36]。如果能定到种,则用每个种对应的  $C$  值,不能定到种的,取相同的门、纲、目、科、属的平均  $C$  值作为参数,但应尽可能的定到种,以便运用对应的准确的  $C$  值 [28]。

工程区的大型底栖动物的 Exergy 值用  $Ex_t^I$  表示,对照区的 Exergy 值用  $Ex_t^E$  表示。根据方程 (1),对应每次取样时间  $t$ ,用采集的大型底栖生物的生物量和对应的参数  $\beta_i$  可估算出每次采样的  $Ex_t^I$  和  $Ex_t^E$ 。然后,可以计算出系统(工程区的大型底栖动物的 Exergy 值,即  $Ex_t^I$ )和库(对照区的大型底栖动物的 exergy 值,即  $Ex_t^E$ )之间 Exergy 值的差值,即为局域 Exergy 值 ( $\Delta Ex_t$ ),方程如下:

$$\Delta Ex_t = Ex_t^I - Ex_t^E = RT \sum_{i=1}^N \beta_i (C_{i,t}^I - C_{i,t}^E) \quad (3)$$

## 2 结果

### 2.1 种类组成

研究区域常见的大型底栖动物主要有 6 种,其中甲壳类 2 种,分别为无齿相手蟹 (*Sesarma dehaani* H.

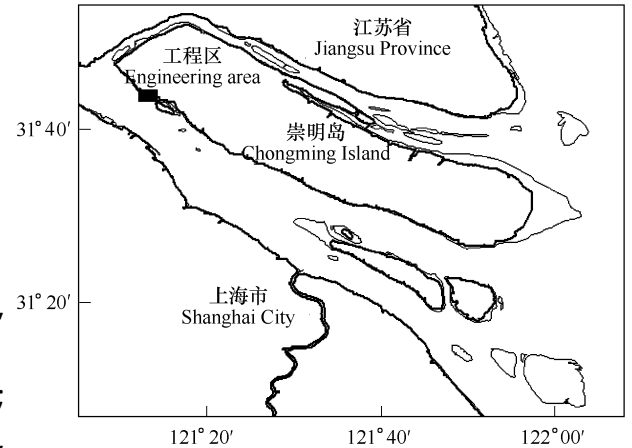


图 1 崇西生态工程区域

Fig. 1 Chongxi ecological engineering area

黑色方块区 black area, 3.5 hm<sup>2</sup>

Milne-Edwards)、谭氏泥蟹 (*Ilyoplax deschampsii* Rathbun); 双壳类 1 种, 为河蚬 (*Corbicula fluminea* Müller); 腹足类 2 种, 分别为缙拟沼螺 (*Assiminea violacea* Heude)、董拟沼螺 (*Assiminea latericea* H. et A. Adams); 多毛类 1 种, 为圆锯齿吻沙蚕 (*Detinephrys galbra* Hartman)。表 1 列出了研究区域 6 个优势种相应的食性类群 (TG)、3 种方法对应的  $\beta_i$  值、每次采样工程区和对照区相应的平均生物量。

表 1 工程区和对照区大型底栖动物采样结果

Table 1 Macrobenthos community sampled in the study area

种类 Species	类群 TG	$\beta_i$			平均生物量 Biomass (g AFDW m <sup>-2</sup> )											
		a	b	c	g (0)	d (0)	g (1)	d (1)	g (9)	d (9)	g (29)	d (29)	g (90)	d (90)	g (270)	d (270)
圆锯齿吻沙蚕 <i>Detinephrys galbra</i>	Mop	47	278.1	842.9	0.13	0.00	0.48	0.24	0.06	0.08	0.22	0.07	0.44	0.24	0.66	0.90
缙拟沼螺 <i>Assiminea violacea</i>	Mhd	32.5	450	790.7	0.15	0.31	0.20	0.19	0.16	0.23	0.22	0.20	1.55	0.61	0.66	0.30
董拟沼螺 <i>Assiminea latericea</i>	Mhd	32.5	450	768.5	0.01	0.16	0.28	0.00	0.03	0.14	0.14	0.07	0.89	0.24	0.33	0.15
河蚬 <i>Corbicula fluminea</i>	Moff	35	760	856.1	0.15	0.78	0.24	0.43	0.06	0.02	0.50	0.07	2.66	0.12	1.49	0.15
谭氏泥蟹 <i>Ilyoplax deschampsii</i>	Md	30	230	1580.5	1.34	1.09	1.83	2.57	0.96	1.86	1.08	1.64	2.88	2.42	5.78	6.00
无齿相手蟹 <i>Sesarma dehaani</i>	Momf	41	230	2030.5	5.65	5.43	4.93	10.83	5.13	13.20	5.05	11.58	13.72	8.49	7.59	7.50
其它 Other species*					2.23	1.21	3.21	2.32	1.21	3.21	2.13	1.12	2.43	4.32	1.32	1.12
总生物量 Total biomass					9.66	8.96	11.15	16.57	7.62	18.73	9.34	14.75	24.6	16	17.8	16.11

g : 工程区 ; d : 对照区 ; a、b、c : 3 种不同的参数 ( $\beta_i$ ) ; TG : 食性类群 ; Moff : 滤食者 ; Md : 碎屑食者 ; Mhd : 植物碎屑食者 ; Mop : 肉食者 ; Momf : 杂食者 ; 下同 ; \* 表示简略的工程区和对照区 16 种参与 Exergy 值计算的大型底栖动物数据

"g" is engineering area ; "d" control area ; a、b、c means the exergy coefficients ( $\beta_i$ ) ; cases (a) - (c), see text for details ; TG : trophic group ; Moff : filter feeders ; Md : detritivores ; Mhd : herbivores-detritivores ; Mop : omnivores-predators ; Momf : omnivores-mixed feeders , the same below ; \* means Complete and disaggregated data for the 16 species identified and classified were used for calculating exergy and are not reported for brevity

### 2.2 局域 Exergy 值 ( $\Delta Ex_i$ ) 估算结果

大型底栖动物群落恢复过程中的局域 Exergy 值估算如图 2 所示。图中显示了 3 种不同的估算方法计算

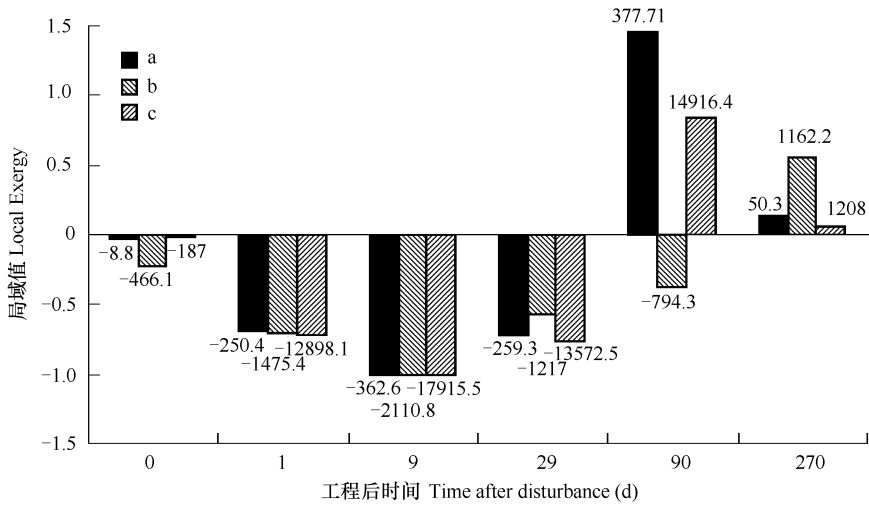


图 2 工程后大型底栖动物群落恢复过程中的局域 Exergy 值

Fig. 2 Local Exergy during the recovery process in the study area

后得到的  $\Delta Ex_t$  值变化结果。为了便于比较 3 种不同方法算得的  $\Delta Ex_t$  值的差异,图中进行了标准化处理,即把最大负值时 ( $t=9$ ) 的 3 个  $\Delta Ex_t$  值都统一成 -1,其它采样时刻的  $\Delta Ex_t$  值都用相应的比率表示。从图 2 可见,尽管绝对  $\Delta Ex_t$  值有很大的差异,但 3 种方法算得的  $\Delta Ex_t$  值所表现出的动态趋势是非常一致的。另外,与对照区相比,工程区的 Exergy 值在受干扰 9d 后达到最小值。270d 后,对照区和工程区的 Exergy 值已非常接近,工程区的大型底栖动物群落基本得到恢复。另外,从图 2 中还反映出受干扰 90d 后,用基因组尺度估算的  $\Delta Ex_t$  值与其他两种方法估算的  $\Delta Ex_t$  值产生了明显的差异。

### 2.3 不同食性功能群对 $\Delta Ex_t$ 的贡献率

方法 (a) 中不同食性功能群对  $\Delta Ex_t$  值估算时的贡献率如图 3 所示。同时,每次采样获得的工程区和对照区的大型底栖动物不同功能群的生物量用于  $\Delta Ex_t$  值估算的参照。从图 3 可见,杂食性底栖动物 (Momf) 是  $\Delta Ex_t$  值动态变化的主要贡献者,代表种为无齿相手蟹 (表 1)。工程后 19,29d 采样发现工程区的无齿相手蟹生物量都远低于周边对照区。而工程后 90d 采样发现,工程区的杂食者无齿相手蟹、植物碎屑食者董拟沼螺以及滤食者河蚬都高于周边对照区,在图 3 中表现为 Exergy 值为较大的正值。

### 2.4 3 种方法估算的 $\Delta Ex_t$ 值相关分析

3 种不同估算方法的相关分析如表 2 所示。3 种方法间都有显著的相关性,其中方法 (a) 和 (c) 的相关性极显著 (0.978)。

## 3 讨论

工程干扰对大型底栖动物群落的负面影响并不是立即达到最大。随着地形地貌的改变,大型底栖动物的消失和更替有一个持续阶段,直到工程后第 9 天工程对大型底栖动物群落的干扰才达到最大 (图 2)。主要原因有两方面:首先,是由于潮沟、岸滩的挖掘使得大量的底栖动物露于地表,被鸟类等上一级的捕食者所捕食 [37],从而造成了大量底栖动物的死亡和损伤。其次,大量食腐性的无齿相手蟹被吸引,使得大型底栖动物的数量不会瞬时降到最低,这在营养级链方面的研究中已有相关报道 [56]。

至于 270d 左右,受干扰区域的大型底栖动物群落才恢复到正常水平,也可以从两方面分析:首先,由于大型底栖动物的移动速度不同,所以需要不同的时间重新聚集到受干扰区域。因此,大型底栖动物群落的恢复就需要一个过程。其次,那些留下的大型底栖动物的死亡个体被分解成有机碎屑,然后再吸引碎屑食性的底栖动物需要一定的时间,也就是食物链的重新形成需要时间。这也是工程干扰后大型底栖动物群落恢复需要一段时间的原因。

然而,大型底栖动物的恢复过程中,并不是大型底栖动物单从对照区到干扰区:随着时间的改变,对照区和干扰区的“源-汇”关系是发生变化的 [2]。Exergy 分析能很好的反映出这一情况,它能反映出对照区和工程区之间大型底栖动物种类的互动情况。也就是说工程恢复期间 Exergy 分析能很清楚的反映出这种互为“源-汇”的关系。

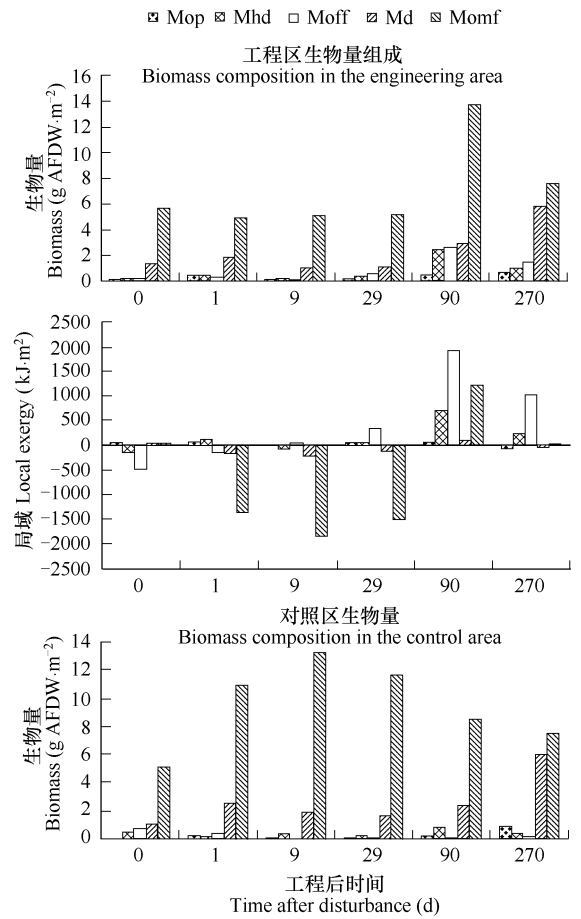


图 3 研究区域不同功能群对局域 Exergy 估算的贡献及工程区和对照区对应时间的生物量组成

Fig. 3 Contribution of trophic groups to the local Exergy in the study area, Biomass composition sampled through time in the engineering area and control area

### 3.1 恢复过程中的 Exergy 分析

在整个研究过程中,局域 Exergy 值最大的负值,也就是工程区和对照区相比最小的 Exergy 值,出现在工程后 9d。然后,局域 Exergy 值逐渐趋向于 0 (图 2)。工程干扰使得受干扰区域的 Exergy 值在前 9d 逐渐降低,工程区和对照区的 Exergy 差值显示工程区大型底栖动物群落所受的破坏和影响得到恢复需要从周围环境中吸纳的 Exergy 值。接着,绝对 Exergy 值逐渐减小,说明工程区的 Exergy 储量趋向于和对照区平衡。270d 后,系统(工程区)和其周围环境(对照区)中的 Exergy 值已非常接近,从而,局域 Exergy 值趋向于 0。也就是说工程区和对照区已处于一个平衡状态。工程的影响已监测不到,所以,可以认为恢复过程已经完成<sup>[8]</sup>。综上,工程干扰后的前 9d,工程区 Exergy 储量不断减少。随后,工程区的 Exergy 储量开始增加,大型底栖动物群落开始恢复。这与热力学第四定律预期的情况正好相符<sup>[21]</sup>:一个受干扰的系统其复杂性会降低,Exergy 储量降低。然而,在系统发展过程中(本研究为恢复过程),Exergy 储量会增加,系统的复杂性和组织性会增加。

### 3.2 动态参考的优点

用周边对照区作为系统的动态参考量有很多优点。首先,这样做可以跟踪工程区和对照区的“源-汇”关系,排除季节性影响。直观的反映出工程对大型底栖动物群落的负面影响及其整个恢复过程。其次,3 种不同的估算方法计算得到了完全不同的绝对 Exergy 值,但是,它们反映出了几乎相同的趋势。再次,用周围未受干扰区域的群落作为参照计算 Exergy 值比用原始资料作为参照更具正确性<sup>[26]</sup>。因为历史资料只能作为一种绝对的理论参照,而受干扰区自然将与其周围相联系的系统趋向与平衡状态,亦即周边对照区可以作为动态参照。

### 3.3 Exergy 方法的适用性分析

根据 Jørgensen 等研究表明,Exergy 值估算与总生物量之间经常具有很高的相关性<sup>[21]</sup>。在本研究中,局域 Exergy 值将与工程区和对照区不同的总的底栖生物量比较。从图 3 可见,总生物量仅体现了 Exergy 动态的一方面,Exergy 动态中包含的种类丰度及营养类群信息是总生物量所不能反映的。也就是说在整个恢复过程中 Exergy 动态比总生物量的变化包含更多的信息,而且 Exergy 分析反映出的大型底栖动物群落更替过程简洁明了,省却了用一系列经典指数检验的麻烦<sup>[8]</sup>。由此可见,Exergy 理论是适合于受干扰后底栖群落的整个恢复过程监测的。

### 3.4 3 种估算方法的比较

3 种不同方法和参数的使用,尽管得出了绝对 Exergy 值差异很大,但反映出的两个底栖群落间的区域 Exergy 估计值的动态趋势却是及其相似的。3 种不同方法在整个大型底栖动物群落恢复过程监测中,仅仅在  $t = 90$  时出现明显的差异,以基因代码为参数的方法 (b) 反映出了与其它两种方法不同的趋势。这是由于工程区内出现了大量的 Exergy 储量很小的底栖动物种类圆锯齿吻沙蚕。

总的来说,3 种方法都显示出了相似的趋势,这从它们的相关分析中也可以得到证实。这也证明了由 Fonseca 等人和 Debeljak 提出的用 C 值(基因组尺度)估算 Exergy 值的可行性<sup>[28, 29]</sup>。实际上,C 值数据,也就是基因组尺度(见动物基因尺度数据库 <http://www.genomesize.com><sup>[6]</sup>),比 Bendoricchio 和 Jørgensen 提出的基因代码数更适合作为计算 Exergy 值的参数,更适用于广泛的应用于生物系统的 Exergy 计算<sup>[27]</sup>。然而,由于生物种间的生态、生物和基因特性都是不同的,应用基因组尺度作为计算 Exergy 的参数应该严格的限于同一类生态系统组分(如同为底栖动物)。该方法是否适用于整个生态系统的 Exergy 值估算还有待于进一步研究。

表 2 3 种不同方法估算局域 Exergy 值的相关分析

Table 2 Correlation coefficients for exergy estimated with different methods

不同方法估算的 $\Delta Ex$ $\Delta Ex$ estimated with methods	相关系数 Correlation coefficient	P 值 P value
(a), (b)	0.877	$P < 0.05$
(a), (c)	0.998	$P < 0.01$
(b), (c)	0.889	$P < 0.05$

## References :

- [1] Tansley A G. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, 1935, 16 : 284 — 307.
- [2] Paine R T. Marine Rocky Shores and Community Ecology : An Experimentalist's Perspective. Ecology Institute, Oldendorf, Germany, 1994, 152.
- [3] Volterra V. Fluctuations in the abundance of species considered mathematically. *Nature*, 1926, 118 : 558 — 560.
- [4] Wootton J T. Predicting direct and indirect effects : an integrated approach using experiments and path analysis. *Ecology*, 1994, 75 : 151 — 165.
- [5] Brett M T, Goldman C R. A meta-analysis of the freshwater trophic cascade. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 1996, 93 : 7723 — 7726.
- [6] Pace M L, Cole J J, Carpenter S R, *et al.* Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends Ecol. Evol.*, 1999, 14 : 483 — 488.
- [7] Boero F, Belmonte G, Bussotti S, *et al.* From biodiversity and ecosystem functioning to the roots of ecological complexity. *Ecol. Complex*, 2004, 1 : 101 — 109.
- [8] Müller F, Leupelt M. *Eco Targets, Goal Function and Orientors*. Berlin Springer-Verlag, 1998, 623.
- [9] Odum E P. The strategy of ecosystem development. *Science*, 1969, 164 : 262 — 270.
- [10] Christensen V. Ecosystem maturity, towards quantification. *Ecol. Model.*, 1995, 77 : 3 — 32.
- [11] Ulanowicz R E. *Growth and Development : Ecosystems Phenomenology*. New York : Springer-Verlag, 1986, 203.
- [12] Jørgensen S E, Patten B, Straskraba M. Ecosystems emerging 4. Growth. *Ecol. Model.*, 2000, 126 : 249 — 284.
- [13] Tilman D, Knops J, Wedin D, *et al.* The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 1997, 277 : 1300 — 1302.
- [14] Bastianoni S. A definition of 'pollution' based on thermodynamic goal functions. *Ecol. Model.*, 1998, 113 : 163 — 166.
- [15] Rice J C. Evaluating fishery impacts using metrics of community structure. *ICES J. Mar. Sci.*, 2000, 57 : 682 — 688.
- [16] Bastianoni S, Marchettini N. Emergy/exergy ratio as a measure of the level of organization of systems. *Ecol. Model.*, 1997, 99 : 33 — 40.
- [17] Fath B D, Patten B C, Choi J S. Complementarity of ecological goal functions. *J. Theor. Biol.*, 2001, 208 : 493 — 506.
- [18] Jørgensen S E. Application of exergy and specific exergy as ecological indicators of coastal areas. *Aquat. Ecosyst. Health*, 2000, 3 : 419 — 430.
- [19] Jørgensen S E, Verdonshot P, Lek S. Explanation of the observed structure of functional feeding groups of aquatic macroinvertebrates by an ecological model and the maximum exergy principle. *Ecol. Model.*, 2002, 158 : 223 — 231.
- [20] Fath B D, Cabezas H. Exergy and fisher information as ecological indices. *Ecol. Model.*, 2004, 174 : 25 — 35.
- [21] Marques J C, Pardal M A, Nielsen S N, *et al.* Analysis of the properties of exergy and biodiversity along an estuarine gradient of eutrophication. *Ecol. Model.*, 1997, 102 : 155 — 167.
- [22] Marques J C, Jørgensen S E. Three selected ecological observations interpreted in terms of a thermodynamic hypothesis. Contribution to a general theoretical framework. *Ecol. Model.*, 2002, 158 : 213 — 221.
- [23] Fabiano M, Vassallo P, Vezzulli L, *et al.* Temporal and spatial change of exergy and ascendancy in different benthic marine ecosystems. *Energy*, 2004, 29 : 1697 — 1712.
- [24] Silow E A, In-Hye O. Aquatic ecosystem assessment using exergy. *Ecol. Indic.*, 2004, 4 : 189 — 198.
- [25] Xu F L, Lam K C, Zhao Z Y, *et al.* Marine coastal ecosystem health assessment : a case study of the Tolo Harbour, Hong Kong, China. *Ecol. Model.*, 2004, 173 : 355 — 370.
- [26] Jørgensen S E, Nielsen S N, Mejer H. Emergy, environ, exergy and ecological modelling. *Ecol. Model.*, 1995, 77 : 99 — 109.
- [27] Bendoricchio G, Jørgensen S E. Exergy as goal function of ecosystem dynamics. *Ecol. Model.*, 1997, 102 : 5 — 15.
- [28] Fonseca J C, Marques J C, Paiva A A, *et al.* Nuclear DNA in the determination of weighing factors to estimate exergy from organisms biomass. *Ecol. Model.*, 2000, 126 : 179 — 189.
- [29] Debeljak M. Applicability of genome size in exergy calculation. *Ecol. Model.*, 2002, 152 : 103 — 107.
- [30] Wall G. Exergy — a useful concept within resource accounting. Report No. 77 — 42. Institute of Theoretical Physics, Chalmers University of Technology and University of Göteborg, Göteborg, Sweden, 1977, 58.
- [31] Svirezhev Yu M. Thermodynamics and ecology. *Ecol. Model.*, 2000, 132 : 11 — 22.
- [32] Jørgensen S E, Nielsen S N. Thermodynamic orientors : exergy as goal function in ecological modelling and as an ecological indicator for the description of ecosystem development. In : Müller, F., Leupelt, M. eds. *Eco Targets, Goal Function and Orientors*. Berlin : Springer-Verlag, 1998, 64 — 86.
- [33] Fauchald K, Jumars P A. The diet of worms : a study of polychaete feeding guilds. *Oceanogr. Mar. Biol.*, 1979, 17 : 193 — 284.
- [34] Desrosiers G, Bellan-Santini D, Brêthes J C. Organisation trophique de quatre peuplements de substrats rocheux selon un gradient de pollution industrielle (Golfe de Fos, France). *Mar. Biol.*, 1986, 91 : 107 — 120.
- [35] Desrosiers G, Savenkoff C, Olivier M, *et al.* Trophic structure of macrobenthos in the Gulf of St. Lawrence and on the Scotian Shelf. *Deep-Sea Res.*, 2000, 47 : 663 — 697.
- [36] Gregory T R. Animal genome size database. <http://www.genomesize.com>, 2005.
- [37] Pranovi F, Raicevich S, Franceschini G, *et al.* Rapido-trawling in the Northern Adriatic Sea : effects on benthic communities in an experimental area. *ICES J. Mar. Sci.*, 2000, 57 : 517 — 524.
- [38] Pranovi F, Raicevich S, Libralato S, *et al.* Trawl fishing disturbance and medium-term macroinfaunal recolonization dynamics : a functional approach to the comparison between sand and mud habitats in the Adriatic Sea (Northern Mediterranean Sea). In : Barnes, P. W., Thomas, J. P. Eds., *Benthic Habitats and the Effects of Fishing*. American Fisheries Society, 2005.