

渤海线虫群落的多样性及中性模型分析

张志南¹, 周 红², 慕芳红¹

(1. 青岛海洋大学海洋生命学院, 青岛 266003; 2. 香港大学生态学与生物多样性系)

摘要:对渤海的黄河口水下三角洲、莱州湾和渤海中部共 9 个站位的海洋线虫群落的多样性进行了研究。用了比较的海域和站位还包括 1995 年胶州湾的 95B2 站和 1988 年莱州湾的 A01 站。以上 11 个站位共鉴定出自由生活海洋线虫 154 种, 分属于 107 属 29 个科。使用种丰度(SR), 香农-维弗指数(H')和均衡度(J)用来比较不同生境的生物多样性, 不同生境和站位的生物多样性水平由高到低依次为: 渤海中部(9761, DA18, DA19 和 DA20, $SR=8.60\pm 0.84$, $H'=4.94\pm 0.23$), 莱州湾(9762, DA2 和 DA4, $SR=6.48\pm 0.40$, $H'=3.95\pm 3.0$)和黄河口水下三角洲(E9 和 E11, $SR=4.18\pm 0.56$, $H'=3.60\pm 0.24$)。线虫生物多样性与海水的盐度和沉积物的异质性指数(h)呈显著的负相关($P\leq 0.01$)。Caswell 中性模型分析指明, 大部分研究站位的“ V ”值为“-2 ~ +2”, 说明未受到显著外界因子的扰动。渤海中部的 9761 站的“ V ”值为 2.054, 暗示环境稳定性的增强, 而莱州湾的 DA4 站“ V ”值为-2.624 指明受到外界环境因子的显著影响, 可能与黄河口输送大量的物质有关。

关键词:海洋线虫; 群落; 生物多样性; 中性模型; 渤海

Biodiversity and neutral model analyses on nematode community in Bohai Sea, China

ZHANG Zhi-Nan¹, ZHOU Hong², MU Fang-Hong¹ (1. College of Life Science, Ocean University of Qingdao, Qingdao 266003, China; 2. Department of Ecology & Biodiversity, The University of Hong Kong, Hong Kong, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21(11): 1808~1814.

Abstract: The biodiversity analysis for free-living marine nematodes was made based on two stations sampled in 1997, together with the data collected from 7 stations in 1986, one station from Jiaozhou Bay in 1995 and the other from Meizhou Bay in 1988. Total of 154 species belonging to 107 genera and 29 families were identified from the data collected from eleven stations. Species richness (SR), Shannon-winner index (H'), equitability (J) were used to measure and compare the biodiversity. The sequence of biodiversity level in different habitats and stations from high to low is as follow: central part of Bohai Sea (9761, DA18, DA19 and DA20, $SR=8.60\pm 0.84$, $H'=4.94\pm 0.23$) > Laizhou Bay stations (9762, DA2 and DA4, $SR=6.48\pm 0.40$, $H'=3.95\pm 3.0$) > subaquatic delta stations (E9 and E11, $SR=4.18\pm 0.56$, $H'=3.60\pm 0.24$). Biodiversity index of nematode were negatively related to salinity and heterogeneity ($P\leq 0.01$). Caswell 'neutral model' analysis indicates that the V statistic for Bohai Sea was between "-2 ~ +2" in all but 2 cases. The positive V statistic of 2.054 in 9761 means the enhancement of environmental stability and negative V statistic of -2.624 in DA4 shows significant disturbance from runoff from Yellow River Estuary.

Key words: marine nematodes; community; biodiversity; neutral model; Bohai Sea

基金项目: 国家自然科学基金重大基金(编号:497901001); 国家自然科学基金(编号:39770145); 教育部高等学校博士学科专项科研基金(编号:97042306)资助项目。

收稿日期: 2000-08-07; **修订日期:** 2001-03-06

作者简介: 张志南(1937~), 男, 山东青岛人, 教授。主要从事于海洋底栖生态、海洋生态动力学和线虫系统分类学研究。
E-mail: znzhang@ouqd.edu.cn

文章编号:1000-0933(2001)11-1808-07 中图分类号:Q178.1 文献标识码:A

小型底栖生物作为碎屑食物链中的一个重要环节,并以其特有的生殖对策,如生活史为典型的 r 对策型、生活周期短、年世代数多、生活史中无浮游的幼体阶段等,在生态系统的能量转换和环境质量的生态监测中占有重要的位置^[1-3]。有关小型底栖生物摄食微型生物的最新研究表明,小型底栖动物的摄食率大体上与微型生物的生产量相平衡,即在调节微生物的生产过程方面,小型底栖动物的摄食率具有重要的全球效应^[4]。我国渤海小型底栖生物的潮间带^[5]和潮下带^[6]生态学已有报道,但未见有关生物多样性的专题研究。本文是渤海线虫群落结构比较研究的续篇,以黄河口水下三角洲、莱州湾和渤海中部为断面,研究物种多样性沿环境梯度的变化,并与山东沿海的胶州湾和福建沿海的湄州湾进行比较,以期对渤海底栖生物生态动力学及浅海环境的生态监测提供科学依据。

1 材料与方 法

1.1 研究海域

莱州湾和渤海中部的 9762 和 9761 两个站样品由调查船“科学 1 号”采自 1997 年 6 月;黄河口水下三角洲的 E9 和 E11 站、莱州湾的 DA4 和 DA2 以及渤海中部的 DA18、DA19 和 DA20 等 7 个站样品于 1986 年 7 月由调查船“东方红”1 号采得。用于比较的胶州湾 95B2 站样品由调查船“实验 5 号”于 1995 年 7 月采集;湄州湾的 A01 站是 1988 年 8 月由“东方红”1 号采得。站位分布、水深及底质粒度特征见图 1 和表 1。

1.2 取样方法

使用内径 2.6 cm 的取样管(有机玻璃注射器改制),从未受扰动的 0.1 m²(胶州湾使用 0.05 m²) Gray-Ohara 箱式取样器泥样中取重复样 3 个,芯样长 5~7 cm,5%甲醛固定,虎红染色,Ludox-TM 分选离心,0.050 mm 孔径网筛过滤,按类群挑选计数^[7,11],对海洋线虫制片和鉴定^[9,11]。

1.3 数据处理

多样性指数的计算,包括香农-维弗的多样性指数(H'),皮洛的均衡度(J),玛格列夫的种丰度指数(SR)和辛普森的优势度(SI)采用下载软件 Biodiversity Pro (NHM,1998)。生物多样性与环境因子的相关程度采用 Spearman 相关系数的非参数检验,Caswell 的中性模型分析均采用 PRIMER^[16]软件,其中,中性模型的离差参量“ V ”由下式求出^[2,17]:

$$V = \frac{[H' - E(H')]}{S.D. E(H')}$$

式中, H' 为实测多样性值; $E(H')$ 为模型预测多样性值; $S.D. E(H')$ 为 $E(H')$ 的标准离差。

2 结果与讨论

2.1 海洋线虫数量与环境因子的关系

本调查海域水深 10~30 m,盐度 28~33,随远离黄河口水下三角洲,粉砂-粘土含量(%)逐渐减少,沉积颗粒逐渐变粗,异质性指数(h)逐渐加大(表 1)。小型底栖动物的平均丰度为 1224 ± 790 ind./10cm²,海洋线虫是最优势的类群,其次为底栖桡足类,介形类和环节动物多毛类。黄河口水下三角洲、莱州湾和渤海中部这三个生境的小型生物丰度无显著差别,但海洋线虫的优势度,随远离河口三角洲依次递减,其优势度分别为 91%、75%和 61%。利用 BIOENV 的相关分析指出,线虫丰度与环境因子的相关系数为 0.729,控制线虫丰度的 5 个因子分别是盐度、沉积物(粉砂-粘土含量和中值粒径)以及大型底栖动物的丰度和种数。Spearman 的相关系数表明,线虫丰度与沉积物的 QD_4 (分选度)呈显著的负相关(表 1)。

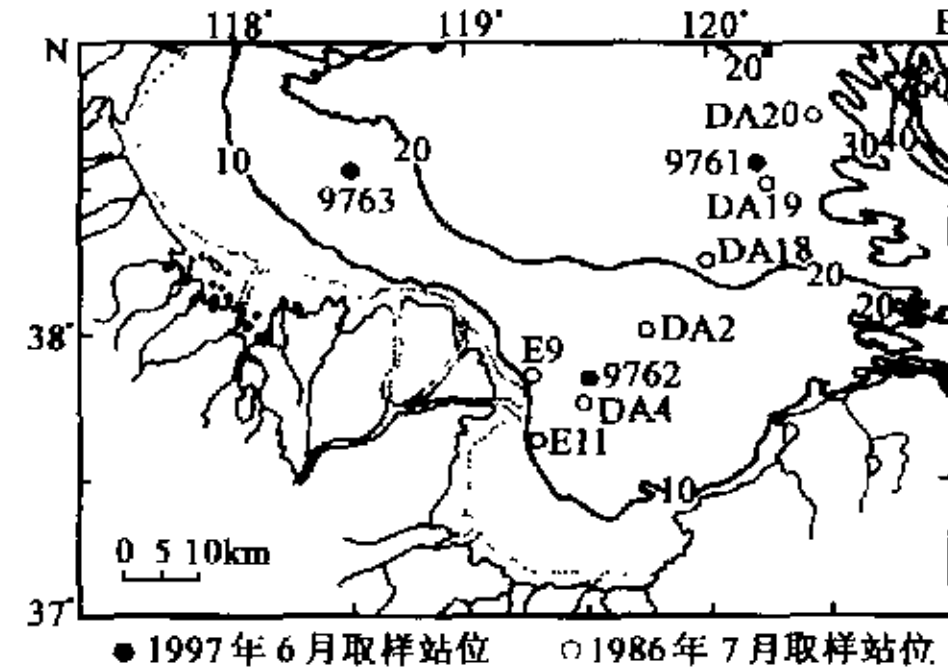


图 1 渤海取样站位图

Fig. 1 Sampling stations in the Bohai Sea

表 1 黄河口及邻近水域部分环境因子

Table 1 Environmental factors in the Yellow River Estuary and its adjacent waters

站位	经度(E) 纬度(N)	水深 (m)	粉砂 (%)	中值 粒径 ϕ	异质性 指数 h	盐度	叶绿 素 A ($\mu\text{g/g}$)	脱镁叶 绿素 ($\mu\text{g/g}$)	有机碳 (%)	线虫优 势度 (%)	线虫丰 度(ind. 10 cm^{-2})	小型动物 丰度(ind. 10 cm^{-2})	大型动物 丰度 (ind. m^{-2})
A01	119°10'03" 24°10'03"	14	40	—*	—	—	—	—	—	91.0	599	658	—
95B2	120°15'00" 36°09'00"	8	85	6.2	0.11	32	—	—	—	93.4	2570	2752	—
DA2	119°45'02" 37°59'08"	19.5	87	5.2	0.33	32	1.97	6.30	1.83	66	659	998	2923
DA4	119°29'05" 37°45'07"	16	93	5.3	0.31	31	6.95	23.26	1.44	60	433	722	2106
9762	119°29'97" 37°49'95"	17	98	6.0	0.35	33	—	—	—	98.2	2382	2426	2197
DA18	120°00'01" 38°14'07"	23	65	4.9	0.59	33	2.16	4.99	0.87	62	783	1263	2450
DA19	120°14'06" 38°29'08"	28	59	4.7	0.61	33	2.20	6.73	1.82	42	293	697	1251
DA20	120°25'00" 38°41'07"	28	62	4.8	0.59	33	1.54	4.13	0.84	47	255	543	2054
9761	120°29'92" 38°29'98"	30	28	3.2	1.07	33	—	—	—	91.5	2595	2836	1860
E9	119°16'07" 37°51'00"	14	98	6.4	0.27	29	2.20	7.04	1.59	92	924	1004	314
E11	119°07'30" 37°38'03"	10	96	6.5	0.26	28	2.74	4.32	1.06	90	478	531	124

* : 无数据 No data

2.2 线虫群落多样性的比较

对黄河口水下三角洲和邻近莱州湾和渤海中部的 9 个站位, 胶州湾北部软底的 95B2 站和福建湄州湾的 A01 站进行了线虫种类组成的比较分析, 共鉴定出海洋线虫 154 种, 分属于 107 属和 29 个科, 利用聚类(Cluster)和标序(Ordination)作群落结构的分析¹, 下面是多样性分析的结果。

2.2.1 不同生境多样性的比较 渤海 9 个站位的种丰度(SR)、香农-维弗多样性指数(H')、均匀度(J)和辛普森优势度(SI)的平均值分别为 6.91(± 1.85)、4.31(± 0.63)、0.80(± 0.07)、0.09(± 0.04) (表 2)。按水下三角洲、莱州湾和渤海中部 3 个生境的生物多样性从高到低为渤海中部($SR=8.60 \pm 0.84$, $H'=4.91 \pm 0.23$) > 莱州湾($SR=6.48 \pm 0.40$, $H'=3.95 \pm 0.30$) > 黄河口水下三角洲($SR=4.18 \pm 0.56$, $H'=3.60 \pm 0.24$)。以上 3 个生境生物多样性的显著差异反映了渤海水域从黄河口水下三角洲经莱州湾到渤海中部这一特殊环境梯度的存在, 这一梯度的存在是由于黄河口水下三角洲随着向外延伸而导致沉积动力学条件的改变造成的¹⁴。胶州湾线虫的生物多样性高于莱州湾和黄河口水下三角洲但显著低于渤海中部, 与渤海线虫多样性的平均值大致相等。福建湄州湾(A01 站)线虫则具有显著高的多样性值(表 2, 图 2)。A01 站的粉砂含量(%)和线虫优势度与渤海中部的 9761 站比较接近(表 1), 但线虫多样性(H')要高的多, 原因尚待进一步研究。

2.2.2 线虫多样性在种(S)、属(G)和科(F)水平上的比较 对线虫多样性值还分别在属(G)和科(F)的水平上进行了计算, 结果见表 2。ANOVA 分析表明在属和种之间的多样性数值无显著差异, 而科水平上与种和属水平上的多样性值比较均有显著差异($P \leq 0.05$)。这一结果与利用聚类和标序分别在种、属和科水平上, 对线虫群落结构的划分结果是一致的。鉴于海洋线虫鉴定到种技术要求高, 从海洋环境监测的角

度(如生物多样性指数)只需要鉴定到属就可满足生态监测的需要。

表 2 种、属、科水平的多样性指数比较

Table 2 Diversity indices at species, genus and family levels

站位 Stations	SR(S)	SR(G)	SR(F)	H'(S)	H'(G)	H'(F)	J(S)	J(G)	J(F)	SI(S)	SI(G)	SI(F)
DA2	6.09	4.74	2.88	3.87	3.23	2.74	0.74	0.66	0.66	0.12	0.19	0.22
DA4	6.33	5.65	2.57	3.63	3.00	2.49	0.69	0.39	0.62	0.15	0.27	0.30
9762	7.03	5.04	2.14	4.35	3.50	2.58	0.78	0.69	0.66	0.08	0.14	0.22
DA18	7.92	6.06	3.11	4.78	4.47	3.41	0.84	0.84	0.78	0.05	0.06	0.14
DA19	8.46	6.73	3.85	4.92	4.53	3.72	0.90	0.88	0.85	0.04	0.05	0.10
DA20	8.01	7.08	3.73	4.72	4.45	3.74	0.87	0.84	0.85	0.06	0.08	0.11
9761	10.00	7.82	3.76	5.32	4.91	4.12	0.88	0.87	0.89	0.03	0.04	0.07
E9	4.73	3.42	1.96	3.84	3.39	2.88	0.78	0.76	0.78	0.10	0.12	0.16
E11	3.62	2.63	1.64	3.36	2.80	2.01	0.74	0.69	0.58	0.15	0.22	0.38
A01	12.80	9.03	3.75	5.57	4.83	3.59	0.89	0.84	0.79	0.03	0.05	0.12
95B2	6.85	4.20	1.87	4.28	3.58	2.92	0.78	0.75	0.79	0.08	0.11	0.16

注: SR 种丰度 Species Richness, 对数以 e 为底; H' 香农多样性 Shannon H' , 对数以 2 为底; J 均匀度 Shannon J ; SI 辛普森优势度 Simpson SI ; S 种 Species, G 属 Genus, F 科 Family

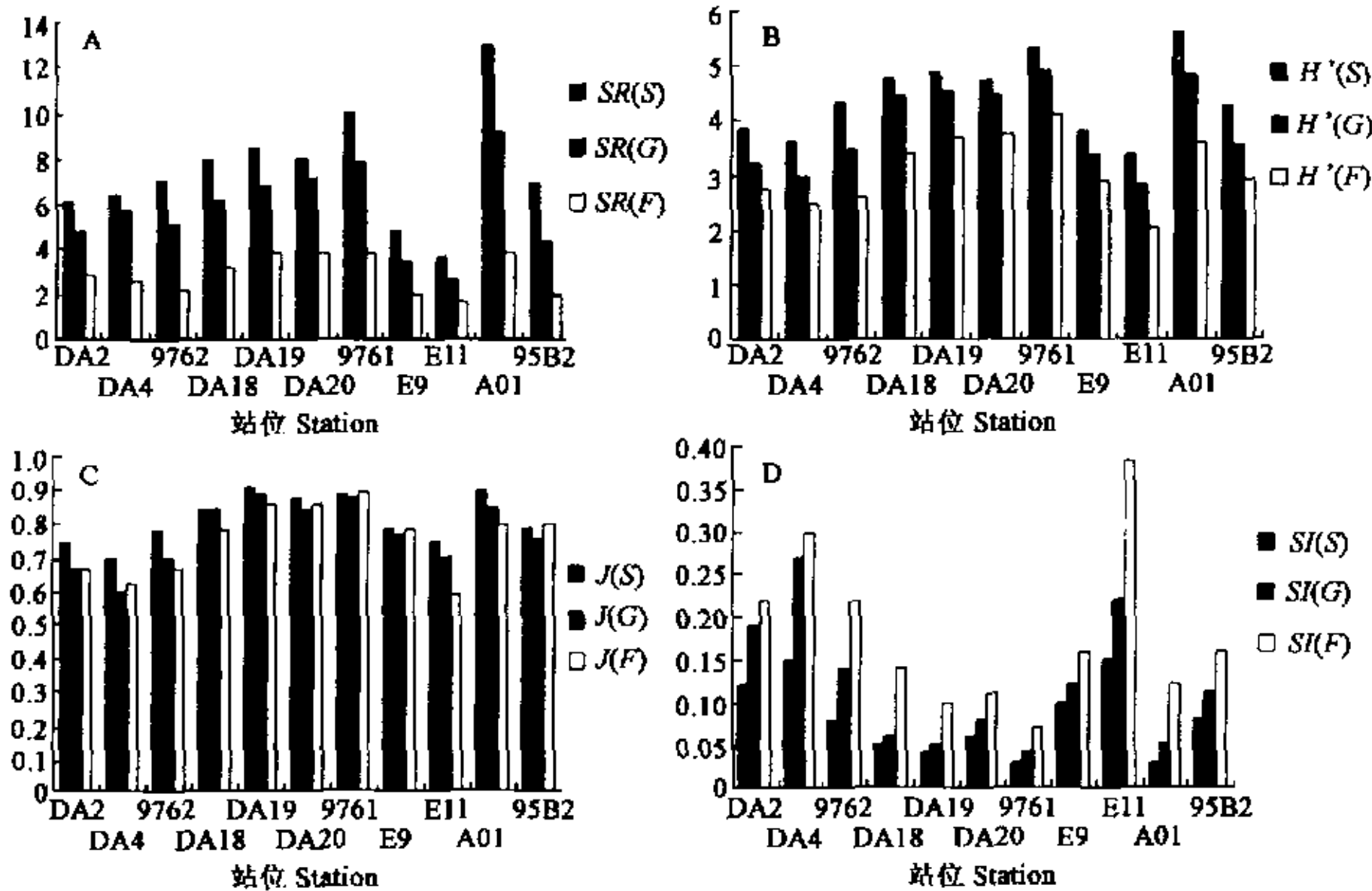


图 2 种、属、科水平多样性指数比较

Fig. 2 Comparison of diversity indices at species, genus and family levels

2.2.3 与世界北纬带同类型浅水海域的比较:渤海整体线虫的多样性与苏格兰西海岸($SR=7.63 \pm 0.57$, $H'=4.33 \pm 0.24$)、法国的 Ria 河口区($SR=7.39 \pm 0.66$, $H'=4.06 \pm 0.28$)、法国地中海的马赛海域($SR=7.47 \pm 0.68$, $H'=4.13 \pm 0.28$)及德国湾的粉砂质砂站位($SR=7.87$, $H'=4.30$)相一致^[11]。低于法国地中海的沿岸砂质生境($SR=14.46 \pm 0.72$, $H'=5.26 \pm 0.31$)、德国湾的细砂质区($SR=7.38$, $H'=5.85$)和法国北部的布里塔尼近海区($SR=9.98 \pm 0.57$, $H'=4.89 \pm 0.24$)^[12]。但明显地高于美国大西洋沿岸的长岛湾和纽约湾^[13,14]。作为亚热带生境代表的涠洲湾(粉砂质砂)的生物多样性($SR=12.8$, $H'=5.57$)明显地

高于北温带的渤海和黄海沿岸的胶州湾。

2.2.4 线虫生物多样性与环境因子的关系 G. Boucher^[15]在一篇详尽的综述中,利用北纬带的样品和亚热带的样品证明,线虫生物多样性与纬度梯度无相关性,而与沉积物的粒度参数相关,即线虫的种丰度(SR)和多样性(H')随粉砂-粘土含量($<0.063\text{ mm}$)的增加明显的减少($P<0.05$)。本研究对多样性与主要环境因子的 Spearman 非参数相关性检验指明,在种的水平上各项多样性指数与盐度和异质性指数呈高度显著正相关($P\leq 0.01$),与粉砂、粘土含量和以 ϕ 值表示的中值粒径呈高度显著负相关($P\leq 0.01$) (表 3)。以上分析说明,渤海线虫群落的多样性随远离河口水下三角洲沉积动力学条件的变化而变化,水深的增加是一相关因子,但多样性增加的直接原因是由于沉积物颗粒逐渐变粗,粉砂-粘土含量减少和异质性指数的增大。这一结果不仅与渤海以往的研究结果相一致^[15]而且与世界上大多数北纬带的研究结果相符合^[16]。

表 3 多样性指数与主要环境因子相关性的非参数检验

Table 3 Non-parametric Spearman correlation (2-tailed) between diversity indices and main environmental factors

种(S)、属(G)、科(F)水	水深(m)	%盐度	%粉砂	中值粒径 MD_{ϕ}	异质性系数 h
平的多样性指数*	相关系数和显著水平(括号内; * $P\leq 0.05$, ** $P\leq 0.01$)				
SR(S)	0.557 (0.075)	0.915** (0.000)	0.856** (0.001)	-0.891** (0.001)	0.973** (0.000)
H' (S)	0.548 (0.081)	0.921** (0.000)	-0.834** (0.001)	-0.855** (0.002)	0.973** (0.000)
J (S)	0.503 (0.114)	0.774** (0.009)	-0.774** (0.005)	-0.714* (0.020)	0.870** (0.001)
SI(S)	-0.517 (0.103)	-0.858** (0.001)	0.828** (0.002)	0.781** (0.008)	0.948** (0.000)
SR(G)	0.639* (0.034)	0.830** (0.003)	-0.843** (0.001)	-0.952** (0.000)	0.869** (0.001)
H' (G)	0.201 (0.554)	0.370 (0.293)	0.055 (0.873)	0.006 (0.987)	-0.304 (0.393)
J (G)	0.550 (0.080)	0.620 (0.056)	-0.753** (0.007)	-0.628 (0.052)	0.783** (0.007)
SI(G)	0.517 (0.103)	-0.740* (0.014)	0.840** (0.001)	0.721* (0.019)	-0.900** (0.000)
SR(F)	0.799** (0.003)	0.772** (0.009)	0.834** (0.001)	-0.976** (0.000)	0.827** (0.003)
H' (F)	0.005 (0.989)	-0.513 (0.130)	0.237 (0.483)	0.236 (0.511)	-0.468 (0.172)
J (F)	0.553 (0.078)	0.665* (0.036)	-0.800** (0.003)	-0.716** (0.020)	0.865** (0.001)
SI(F)	0.658* (0.028)	-0.731* (0.016)	0.833** (0.001)	0.793** (0.006)	0.899** (0.000)

*SR 种丰度, H' 香农-维弗多样性指数, J 均匀度, SI 辛普森优势度。

2.3 中性模型分析

依据 Caswell 中型模型计算的“V”统计量见表 4 和图 3。渤海 9 个站位的“V”平均值为 0.182, 胶州湾的 95B2 站和涓州湾的 A01 站分别为 -0.039 和 0.866。渤海的 9 个站中除莱州湾的 DA2 和 DA4 为负值外,其余均为正值,胶州湾为负值。Caswell 的中型模型假定在排除生物之间相互作用的前提下,如果没有任何其他外界扰动则所得的 V 统计量应为“0”(-2 ~ +2),负值表示生境受到某种程度的胁迫(Stress)。

此情况下,实际观察到的生物多样性值要小于理论预期的生物多样性值,而正值则表示生境的某种稳定性。

"V"值在-2 ~ +2 范围内都被认为是没有显著地偏离中性模型。"V"值 < -2 表示明显地受到了某种胁迫,而"V"值 > 2 则表明生境稳定性的显著增强,Platt & Lambshead^[1] 和 Lambshead^[19] 曾经将 Caswell 中性模型应用于 Clyde 污水排海的海洋线虫的生物监测和苏格兰林恩赫湾的纸浆废水对大型底栖动物的效应监测,取得了满意的结果。渤海 9 个站位的"V"值平均为 0.182(-2.624 ~ 2.054),表明研究海域整体处于"中性"状态未受到外界显著的扰动和胁迫。但莱州湾的 DA2 站和 DA4 站,特别是后者的 V 值为 -2.624,表明受到外界某种因子的显著影响。DA4 和 DA2 两站的线虫优势度 d 分别是 30.7 和 28.2,除河口水下三角洲 E11 站外,这两个站的线虫优势是最高的,因而相应地 SR 和 H' 也较低(表 2),DA4 站紧靠河口水下三角洲,是生物扰动活跃区,也是莱州湾乃至整个渤海的高生产力区^[2]。大量的营养盐和其他有机碎屑物质的输入可能是 DA4 站 V 值偏低的重要原因。渤海中部的 9761 站的正值 $V=2.054$ 指明环境稳定性的增加,显然在水深 30 m 以内的渤海中部(9761 站),物理条件和生物区系变得相对稳定。

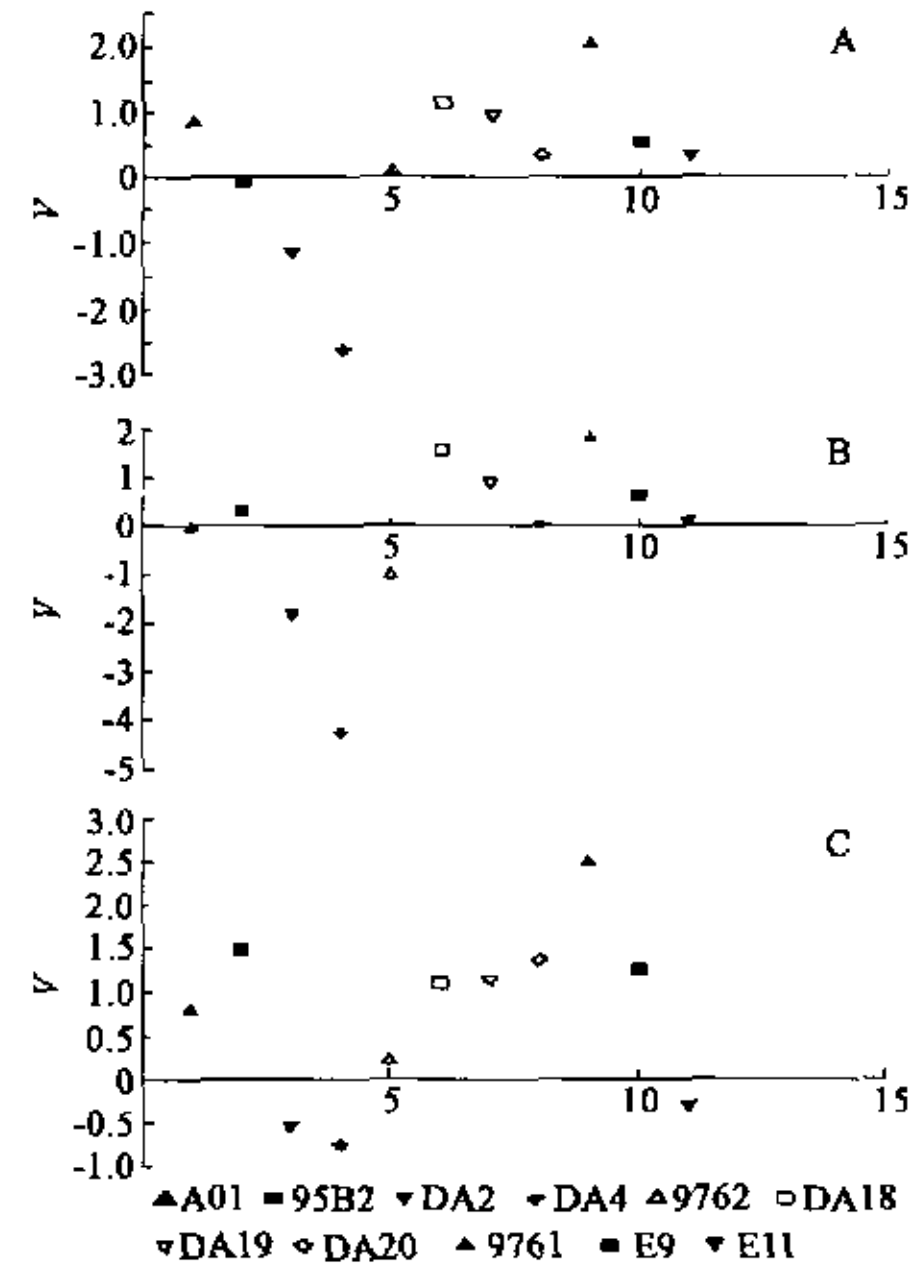


图 3 中性模型计算结果

Fig. 3 Results of Caswell's neutral model
A: 种水平 Species level; B: 属水平 Genus level;
C: 种水平 Family level

表 4 中性模型计算结果(基于种的水平)

Table 1 Results of Caswell's neutral model at species level

站位	黄河口水下三角洲		莱州湾			渤海中部				胶州湾	眉州湾
	E9	E11	DA2	DA4	9762	DA18	DA19	DA20	9761	95B2	A01
N	462	439	368	345	695	621	181	214	596	618	351
S	30	23	37	38	48	52	45	41	65	45	75
d	18.8	31.9	28.2	30.7	20.1	11.7	10.5	17.8	8.2	17.2	11.6
$V(N, D_i)$	0.546	0.296	-1.158	-2.624	0.107	1.154	0.940	0.323	2.054	-0.059	0.866
$E(H')$	2.560	2.265	2.867	2.917	2.998	3.146	3.318	3.237	3.434	2.973	3.756
$Sd(H')$	0.192	0.220	0.158	0.152	0.161	0.146	0.100	0.112	0.123	0.160	0.086
H'	2.665	2.330	2.684	2.517	3.015	3.315	3.411	3.273	3.686	2.961	3.861

参考文献

- [1] Warwick R M and Price R. Ecological and metabolic studies on free living nematodes from an estuarine mud-flat. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 1979, **9**: 257~271.
- [2] Lambshead P J D. Sub catastrophic sewage and industrial waste contamination as revealed by marine nematode fauna analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1985, **29**: 247~260.
- [3] 张志南. 水层-底栖生态系统动力学研究的某些进展. 青岛海洋大学学报, 2000, **30**(1): 115~122.
- [4] Montagna P A. Rate of metazoan meiofauna microbivory: A Review. *Vie et Milieu*, 1995, **45**(1): 1~9.
- [5] 张志南, 钱国珍. 小型底栖生物取样方法的研究. 海洋湖沼通报, 1990, **4**: 37~42.

- [6] 张志南. 秦皇岛沙滩海洋线虫的数量研究. 青岛海洋大学学报, 1991, **21**(1): 63~75.
- [7] 张志南, 党宏月, 于子山. 青岛湾有机质污染带小型底栖生物群落的研究. 青岛海洋大学学报, 1993, **24**(3): 373~383.
- [8] 张志南, 林霞, 于子山. 大连石槽岩滩附植小型动物的初步研究. 青岛海洋大学学报, 1994, **24**(3): 373~383.
- [9] 张志南, 李永贵, 于子山. 黄河口水下三角洲及其邻近水域小型底栖动物的初步研究. 海洋与湖沼, 1989, **21**(3): 197~207.
- [10] 张志南. 黄河口水下三角洲海洋线虫空间分布的研究. 海洋与湖沼, 1990, **20**(1): 11~19.
- [11] Higgins R P and Thiel H eds. *Introduction to the study of meiofauna*. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C. 1988. 488.
- [12] Clarke K R and Warwick R M. *Change in marine communities: An approach to statistic analysis and interpretation*. Bourne Press Limited. , Bournemouth, UK. 1994. 148.
- [13] Juario J V. Nematode species composition and seasonal fluctuation of a sublittoral meiofauna community in the German Bight. *Veroff Inst Meeresforsch Bremerh*, 1975, **15**: 283~337.
- [14] Tietjen J H. Population distribution and structure of the free-living nematodes of Long Island Sound. *Mar. Biol.*, 1977, **43**: 123~136.
- [15] Tietjen J H. Population structure and species composition of the free living nematodes inhabiting sands of the New York Bight Apex. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 1980, **10**: 61~73.
- [16] Boucher G. Pattern of nematode species diversity in temperate and tropical subtidal sediment. *P. S. Z. N. I., Mar. Ecol.*, 1990, **11**(2): 133~146.
- [17] Caswell J. Community structure; a neutral model analysis. *Ecol. Monogr.*, 1976, **46**: 327~351.
- [18] Lambshead P J D and Platt H M. Analyzing disturbance with the Ewens/Caswell neutral model; theoretical review and practical assessment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1988, **43**: 31~41.
- [19] Platt H M and Lambshead P J D. Neutral model analysis of patterns of marine benthic species diversity. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1985, **24**: 75~81.