

DOI: 10.5846/stxb201305311254

彭松耀, 李新正, 王洪法, 张宝琳. 南黄海春季大型底栖动物优势种生态位. 生态学报, 2015, 35(6): 1917-1928.

Peng S Y, Li X Z, Wang H F, Zhang B L. Niche analysis of dominant species of macrozoobenthic community in the southern Yellow Sea in spring. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(6): 1917-1928.

南黄海春季大型底栖动物优势种生态位

彭松耀^{1,2}, 李新正^{1,*}, 王洪法¹, 张宝琳¹

1 中国科学院海洋研究所, 青岛 266071

2 中国科学院大学, 北京 100039

摘要: 2011 年 4 月对南黄海大型底栖动物进行定量采样调查, 获得大型底栖动物 105 种, 筛选获得优势种 20 种, 隶属 3 门 3 纲 17 科。南黄海大型底栖动物优势种以运动、有颌、表层沉积物取食者相对丰度较高, 占 27.6%。对选取的 20 个优势种以 Shannon-Wiener 指数为基础进行了生态位宽度测定, 以 Pianka 重叠指数为基础进行了生态位重叠值分析, 以平均边缘指数 (OMI) 和耐受指数 (TOI) 为基础分析了物种生态位与环境之间的相互关系。结果表明: 南黄海大型底栖动物群落优势种生态位宽度变化范围为 1.24—2.15, 生态位宽度值较高的有薄索足蛤、蜈蚣欧努菲虫、掌鳃索沙蚕、浅水萨氏真蛇尾、黄海刺梳鳞虫和寡节甘吻沙蚕; 优势种 OMI 指数变化范围为 0.23—4.95, OMI 指数值较高的有拟特须虫和细弱吻沙蚕; 优势种耐受指数值变化范围为 0.13—3.85, 值较高的有深钩毛虫、寡鳃齿吻沙蚕和黄海刺梳鳞虫; 优势种生态位之间的重叠值不均一, 在 0—0.95 之间, 长叶尖索沙蚕和掌鳃索沙蚕生态位重叠值较高, 为 0.95; 平均边缘指数分析随机置换显著性检验表明: 水深、水温、盐度、沉积物粒径、沉积物总有机碳和总氮与长吻沙蚕、细弱吻沙蚕、背蚓虫、角海蛰和浅水萨氏真蛇尾生态位之间的相互关系较显著 ($P < 0.05$)。对群落优势种进行聚类和多维度排序分析, 结果表明 20 个物种可分为广布种、典型生境种和特化种, 主坐标分析反映了优势种在不同资源位点的分布状况, 支持聚类和排序的结果。研究表明, 优势种生态位的宽度、优势种之间的重叠值与物种摄食功能类群、生活型、资源位上的分布、物种数量及生境状况密切相关, 反映了大型底栖动物群落中各物种对生境资源的不同利用能力。

关键词: 大型底栖动物; 优势种; 生态位; 生态位宽度; 生态位重叠值; 南黄海

Niche analysis of dominant species of macrozoobenthic community in the southern Yellow Sea in spring

PENG Songyao^{1,2}, LI Xinzhen^{1,*}, WANG Hongfa¹, ZHANG Baolin¹

1 Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China

2 Graduate University, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China

Abstract: A quantitative survey to determine the composition of the macrobenthic communities in the southern Yellow Sea was conducted in April 2011. Over 100 species of macrobenthos were identified. Twenty dominant species, belonging to 17 families, 3 classes and 3 phyla, were determined via rank abundance curve analysis. Surface deposit feeding, motile, jawed feeders (27.6%) were the feeding group with the highest relative abundance values, while surface deposit feeding, sessile, tentaculate feeders were the least abundant (1%). The Yellow Sea Cold Water Mass benthic community was dominated by both carnivorous, motile, non-jawed species and carnivorous, motile, jawed feeders, making up 32.3% and 29.7% of the community composition. In the Mixed community the trophic groups were dominated by both surface deposit feeding, motile, jawed and burrowing, motile, non-jawed feeders (46% and 30%, respectively). Surface deposit feeding, motile, jawed

基金项目: 国家重点基础研究发展计划项目 (973) (2011CB403605); 国家自然科学基金面上项目 (41176133)

收稿日期: 2013-05-31; **网络出版日期:** 2014-04-25

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lixzh@qdio.ac.cn

feeders (32.8%) was the most abundant macrobenthos category in the Eurythermal community, while in the Yangtze River Estuary community burrowing, motile, non-jawed and surface deposit-feeding, motile, non-jawed feeders represented 43.8% and 31.3% of the total abundance, respectively. The Shannon-Wiener Niche Breadth index, the Pianka Niche Overlap index, the outlying mean index (OMI) and the tolerance index (TOL) were used to analyze the relationships of the dominant species and environmental factors. Four indices were significantly different among species. *Thyasira tokunagai*, *Onuphis geophiliformis*, *Ninöe palmata*, *Ophiura sarsii vadicola*, *Ehlersileanira hwanghaiensis* and *Glycinde gurjanovae* had large niche breadths. The OMI varied from 0.23 to 4.95. *Paralacydonia paradoxa* and *Glycera tenuis* had higher values of OMI (4.95 and 4.78) than that of any other species and the most marginal niche positions of all the dominant species examined. *N. palmata* (0.23) and *Kuwaita heteropoda* (0.38) had relatively non-marginal niche positions, and occurred in average conditions across the sampled sites. The tolerance index ranged from 0.13 to 3.85. *Sigambra bassi* (3.85), *Nephtys oligobranchia* (2.46) and *E. hwanghaiensis* (2.25) were the main contributors to the tolerance index. OMI analysis indicated that two species with lower tolerances (narrower niche breadths; more specialized species) were *G. tenuis* and *Paramphicteis angustifolia*. Niche overlaps varied from 0 to 0.95. *Scoletoma longifolia* and *N. palmata* had a niche overlap value close to 0.95. The significance of the OMI analysis random permutation test demonstrates that niche segregation of *Glycera chirori*, *G. tenuis*, *Notomastus latericeus*, *Ophelina acuminata* and *O. sarsii vadicola* is effective along a given environmental gradient (e.g., depth, water bottom temperature, salinity, median sediment size, total organic carbon and total nitrogen). Using hierarchical clustering (CLUSTER) with between-group linkage and non-metric multidimensional scaling (NMDS), the 20 dominant species were classified into three groups: generalist species, typical habitat species and specialist species. We also used Principal Coordinates Analysis to visualize the distribution patterns of dominant species in different habitats. Niche breadth and niche overlap of each species were strongly related to functional feeding groups, habit/behaviors of species, spatial distribution, species abundance and habitat conditions. This reveals the differing abilities of species to effectively utilize their environmental resources.

Key Words: macrozoobenthos; dominant species; niche; niche breadth; niche overlaps; the southern Yellow Sea

生态位是生态学中重要概念和核心思想,生态位研究在理解群落结构功能、群落内物种种间关系、生物多样性、群落动态演替和种群进化等方面具有重要的作用^[1]。生态位定义由 Hutchinson 于 1957 年提出^[2],即某种生物的生态位是由所有生物和非生物环境条件所组成的 n 维空间中该生物得以继续生存的范围。生态位的定义促进了生态位分化、生态位宽度和生态位重叠的研究^[1,3]。例如 Colwell 和 Futuyma^[4]通过分析不同生境状况下物种个体分布的均匀性来估算生态位的宽度。Feinsinger 等^[5]使用生态相似性比例指数来计算生态位的宽度。Pianka 通过计算物种间生态位重叠值^[3],分析不同生物类群资源利用的交叉状况。近年来,随着多元统计分析的广泛运用,OMI 指数(Outlying Mean Index,边缘平均指数)被提出^[6],用于分析物种生态位与环境之间的相关性。例如 Korsu 等^[7]对芬兰北部溪流土著鱼类和入侵种鱼类的生态位进行研究,发现生态位宽度及生态位重叠值反映了物种对生态环境资源的利用能力;Gascón 等^[8]对叶足动物生态位宽度与栖息地的退化进行了分析;Olivier 等^[9]研究发现地下水暗层生物生态位可以反映生物对环境污染的敏感性。目前,国内学者对大型底栖动物生态位的研究报道较多^[10-12],但研究区域多集中在潮间带。本研究选取南黄海为研究对象,对该海域大型底栖动物优势种的生态位进行分析,以期了解这些物种在群落中的关系和相对地位,以及对环境的适应性和对资源的利用特征。

1 材料与方法

1.1 调查区域

南黄海为我国东部重要海域之一。它北起山东半岛东端成山角至朝鲜半岛西部白翎岛一线(约北纬

37.5°),南至长江口的启东角,东邻朝鲜半岛,西接鲁、苏海岸。本研究在南黄海设置 31 个采样站(图 1),分布于 E121°—125°,N32°—37°之间水域。于 2011 年 4 月搭乘“科学三号”科学考察船对大型底栖动物进行调查采样。

1.2 底栖动物的采集及鉴定

每个采样站用 0.1m²Gray-O'Hara 箱式采泥器重复采样 2 次,计算为一个样品,用孔径为 0.5 mm 的套筛筛选,所获样品用 75% 的酒精固定后带回实验室,随后进行种类鉴定、个体计数、称重(使用 0.001g 精度天平),并对所获数据进行统计分析。

1.3 理化指标的测定及方法

底层水温、水深和盐度用多功能温盐深仪(CTD)现场同步测定。于每个样点采集表层 5 cm 沉积物样,低温保存。带回实验室后测定其物理和化学指标,沉积物中值粒径分析采用 Cilas (940L) 型激光粒度仪进行测定,沉积物总氮(TN)和总有机碳(TOC)的测定按照《海洋监测规范(GB17378.5—2007)》^[14]的测定方法。

1.4 数据分析处理

大型底栖动物优势种分析采用物种丰度等级曲线,分析时样点物种丰度数据进行缺失转化^[8];生态位宽度采用以 Shannon-Wiener 多样性指数为基础的生态位宽度指数^[15]:

$$B_i = - \sum_{j=1}^R (P_{ij} \ln p_{ij})$$

生态位重叠指数采用 Pianka 指数^[3]:

$$Q_{ik} = \frac{\sum_{j=1}^R (P_{ij} P_{kj})}{\sqrt{\sum_{j=1}^R P_{ij}^2 \cdot \sum_{j=1}^R P_{kj}^2}}$$

式中, P_{ij} 和 P_{kj} 为种*i*和种*k*的个体数占*j*站位个体数的比例, R 为环境资源位点的总数(本研究中 R 为 31,每个取样位点相当于一个环境位点)。 B_i 为生态位宽度,取值范围为 0—ln*R*, B_i 值越大表示该种生态位宽度越大; Q_{ik} 为生态位重叠值,取值范围为 0—1, Q_{ik} 值越大表示生态位重叠值越大。为了分析物种生态位宽度和生境之间关系,同时运用平均边缘指数(OMI)和耐受指数(TOL)^[6,16]分别对研究区内的优势种的生态位和生态位宽度进行计算,物种的生态位平均边缘指数是通过计算该物种与假定“物种”之间的距离,该假定“物种”要求适合的生境是所调查区域的平均生境,物种的耐受指数是通过计算物种调查区域物种沿环境梯度分布范围的宽窄,同时检验各物种的显著性(本文计算各优势种的*P*值),分析*P*值小于 0.05 并且生态位宽度和生态位对该物种变异解释度达 50%以上的物种的生态位、生态位宽度,计算时所有环境因子进行 log(*x*+1)转换。

以上所有分析都在 R 语言环境中完成。采用英国普利茅斯海洋研究所开发的 PRIMER6.0 软件进行物种等级聚类、非度量多维标度排序(NMDS)和主坐标分析^[17]。分析时优势种丰度数据均进行平方根转换,聚类和排序采用种间欧式距离,主坐标分析采用 Bray-Curtis 距离。

1.5 底栖生物群落位置及优势种功能群类型的划分

南黄海底栖生物群落位置划分根据 Zhang 等的研究^[13],划分为 4 个群落(图 1),分别为冷水团群落、混合群落、广温群落和长江口群落。底栖生物优势种功能群类型(FFG, HBG)的划分根据 Fauchald 和 Jumars^[18]

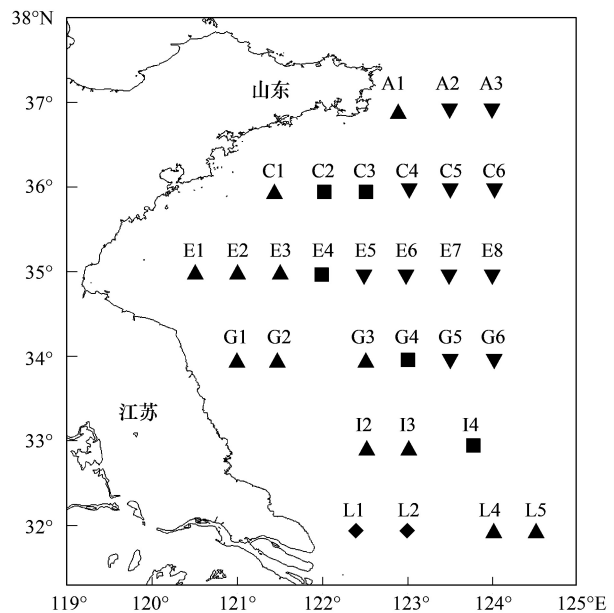


图 1 南黄海站位图

Fig.1 Sampling stations of macrozoobenthos in the southern Yellow Sea

群落区域划分根据 Zhang 等的研究结果^[13]; ▲: 广温群落 Eurythermal community; ▼: 冷水团群落 Yellow Sea Cold Water Mass community; ■: 混合群落 Mixed community; ◆: 长江口群落 Yangtze River Estuary community

以及 Bonsdorff^[19] 的研究,划分为 9 种功能群类型(表 2),即:(1)运动、有颌、表层沉积物取食者(SMJ),(2)运动、有颌、肉食者(CMJ),(3)半运动、有颌、肉食者(CDJ),(4)运动、无颌、表层沉积物取食者(SMX),(5)运动、无颌、穴居者(BMX),(6)半运动、有触手、表层沉积物取食者(SDT),(7)固着生活、有触手、表层沉积物取食者(SST),(8)运动、无颌、肉食者(CMX),(9)半运动、泵吸、滤食者(FDP)。

2 结果

2.1 种类组成

调查共发现大型底栖动物 105 种,20 个优势种隶属 3 门 3 纲 17 科(表 1),鉴于物种数较多,本文通过物种丰度等级曲线选取 20 个优势种(图 2)进行生态位、生态位重叠度、OMI 指数、等级聚类、非度量多维度排序和主坐标分析。

表 1 大型底栖动物优势种
Table 1 The dominant species of macrozoobenthos

门 Phylum	纲 Class	科 Family	种 Species
环节动物门 Annelida	多毛纲 Polychaeta	索沙蚕科 Lumbrineridae	异足科索沙蚕 <i>Kuwaita heteropoda</i>
			长叶尖索沙蚕 <i>Scoletoma longifolia</i>
			掌鳃索沙蚕 <i>Ninöe palmata</i>
		欧努非虫科 Onuphidae	蜈蚣欧努非虫 <i>Onuphis geophiliformis</i>
		锡鳞虫科 Sigalionidae	黄海刺梳鳞虫 <i>Ehlersileanira hwanghaiensis</i>
		吻沙蚕科 Glyceridae	长吻沙蚕 <i>Glycera chirori</i>
			细弱吻沙蚕 <i>Glycera tenuis</i>
			寡鳃齿吻沙蚕 <i>Nephtys oligobranchia</i>
		角吻沙蚕科 Goniadidae	寡节甘吻沙蚕 <i>Glycinde gurjanovae</i>
		特须虫科 Lacydoniidae	拟特须虫 <i>Paralacydonia paradoxa</i>
		白毛虫科 Pilargiidae	深钩毛虫 <i>Sigambra bassi</i>
		异毛虫科 Paraonidae	独指虫 <i>Aricidea fragilis</i>
		小头虫科 Capitellidae	背蚓虫 <i>Notomastus latericeus</i>
		海蛭虫科 Opheliidae	角海蛭 <i>Ophelina acuminata</i>
		长手虫科 Magelonidae	尖叶长手沙蚕 <i>Magelona cincta</i>
		双栉虫科 Ampharetidae	副栉虫 <i>Paramphicteis angustifolia</i>
棘皮动物门 Echinodermata	真蛇尾纲 Ophiuroidea	真蛇尾科 Ophiuridae	浅水萨氏真蛇尾 <i>Ophiura sarsii vadicola</i>
软体动物门 Mollusca	双壳纲 Bivalvia	吻状蛤科 Nuculanidae	日本梯形蛤 <i>Portiandia japonica</i>
		胡桃蛤科 Nuculidae	日本胡桃蛤 <i>Nucula nipponica</i>
		索足蛤科 Thyasiridae	薄索足蛤 <i>Thyasira tokunagai</i>

2.2 优势种功能群类型相对丰度空间分布

对南黄海大型底栖生物优势种功能群类型的相对丰度空间分布进行研究,结果表明,南黄海运动、有颌、表层沉积物取食者相对丰度较高,为 27.6%,固着生活、有触手、表层沉积物取食者相对丰度较低,为 1.0%。黄海冷水团群落区域运动、无颌、肉食者和运动、有颌、肉食者相对丰度较高,分别为 32.3%和 29.7%。混合群落区域运动、有颌、表层沉积物取食底泥者和运动、无颌、穴居者相对丰度较高,分别为 46%和 30%。广温群落区域运动有颌、表层沉积物取食者相对丰度较高,分别为 32.8%。长江口群落区域运动、无颌、穴居者和运动、无颌、表层沉积物取食者相对丰度较高,分别为 43.8%和 31.3%。

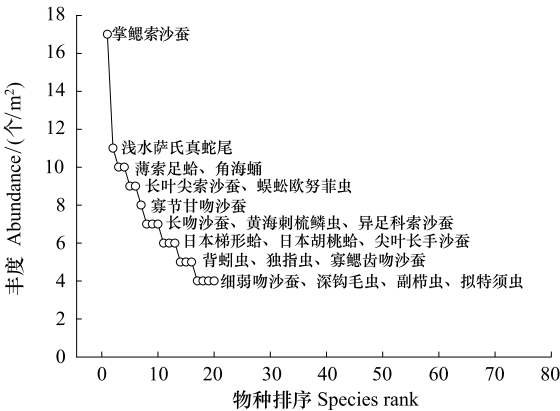


图 2 优势种丰度等级曲线
Fig.2 Rank abundance curve of the dominant species

2.3 优势种的生态位

对南黄海大型底栖动物优势种生态位进行研究,结

果表明(表2)大型底栖动物生态位宽度(Shannon-Wiener 指数)变化范围为 1.24—2.15(生态位宽度较高且均大于 1),薄索足蛤、蜈蚣欧努菲虫、掌鳃索沙蚕、浅水萨氏真蛇尾、黄海刺梳鳞虫和寡节甘吻沙蚕生态位较宽,分别为 2.15、2.11、2.07、1.92、1.91 和 1.91;拟特须虫、细弱吻沙蚕和背蚓虫生态位较窄,分别为 1.24、1.33 和 1.35。大型底栖动物优势种的平均边缘指数变化范围为 0.23—4.95,拟特须虫和细弱吻沙蚕平均边缘指数值较高,分别为 4.95 和 4.78;掌鳃索沙蚕、异足科索沙蚕、长叶尖索沙蚕和副栉虫平均边缘指数较低,分别为 0.23、0.38、0.41 和 0.49。耐受指数变化范围 0.13—3.85,深钩毛虫、寡鳃齿吻沙蚕和黄海刺梳鳞虫耐受指数值较高,分别为 3.85、2.46 和 2.25;细弱吻沙蚕和副栉虫耐受指数较低,分别为 0.13 和 0.41。OMI 分析表明,沿给定环境梯度长吻沙蚕、细弱吻沙蚕、背蚓虫、角海蛹和浅水萨氏真蛇尾生态位分化较为显著($P<0.05$)。OMI 分析表明(图3),第一和第二环境排序轴分别解释了优势种生态位与环境因子间相互关系的变异程度,解释的变异量分别为 75.8%和 14.7%。

表2 南黄海大型底栖动物优势种功能群、生活型、生态幅、OMI 指数和耐受指数

Table 2 The functional feeding groups, habit/behavior groups, niche breadth, OMI index, Tolerance index of dominant species from southern Yellow Sea

物种 Species	编号 No.	功能群类型 FFG and HBG	生态位宽度 Niche breadth	OMI 指数 OMI	耐受指数 TOL	<i>P</i>
异足科索沙蚕	S1	SMJ	1.37	0.38	1.94	0.807
长叶尖索沙蚕	S2	SMJ	1.58	0.41	1.92	0.65
掌鳃索沙蚕	S3	SMJ	2.07	0.23	1.48	0.47
蜈蚣欧努菲虫	S4	CMJ	2.11	0.75	1.87	0.18
黄海刺梳鳞虫	S5	CMJ	1.91	0.78	2.25	0.297
长吻沙蚕	S6	CDJ	1.89	2.81	0.55	0.006
寡节甘吻沙蚕	S7	CDJ	1.91	1.39	0.85	0.112
寡鳃齿吻沙蚕	S8	CMJ	1.52	2.52	2.46	0.07
细弱吻沙蚕	S9	CDJ	1.35	4.78	0.13	0.01
拟特须虫	S10	BMX	1.24	4.95	0.60	0.054
深钩毛虫	S11	CMJ	1.39	1.47	3.85	0.362
独指虫	S12	SMX	1.56	1.03	1.50	0.528
背蚓虫	S13	SMX	1.33	3.35	0.69	0.042
角海蛹	S14	BMX	1.68	3.39	1.46	0.005
尖叶长手沙蚕	S15	SDT	1.66	2.18	0.71	0.055
副栉虫	S16	SST	1.39	0.49	0.41	0.81
浅水萨氏真蛇尾	S17	CMX	1.92	3.11	1.92	0.001
日本梯形蛤	S18	FDP	1.59	1.15	1.76	0.269
日本胡桃蛤	S19	FDP	1.68	1.52	0.70	0.175
薄索足蛤	S20	FDP	2.15	0.69	0.87	0.199

FFG: Functional feeding group; HBG: 生境/行为类群 Habit/Behavior Groups; SMJ: 运动、有颌、表层沉积物取食者 Surface deposit-feeding, Motile, Jawed; CMJ: 运动、有颌、肉食者 Carnivore, Motile, Jawed; CDJ: 半运动、有颌、肉食者 Carnivore, Discretely Motile, Jawed; SMX: 运动、无颌、表层沉积物取食者 Surface deposit-feeding, Motile, Non-jawed; BMX: 运动、无颌、穴居者 Burrowing, Motile, Non jawed; SDT: 半运动、有触手、表层沉积物取食者 Surface deposit-feeding, Discretely motile, Tentaculate; SST: 固着生活、有触手、表层沉积物取食者 Surface deposit-feeding, Sessile, Tentaculate; CMX: 运动、无颌、肉食者 Carnivore, Motile, Non jawed; FDP: 半运动、泵吸、滤食者 Filter-feeding, Discretely motile, Pumping; 字体加粗部分 *P* 值小于 0.05

表3 为环境因子与 OMI 第一和第二排序轴的相关系数,表4 为各优势种在 OMI 分析第一和第二排序轴

上的物种分数,图 4 为各优势种在 OMI 分析第一和第二排序轴上的分布。

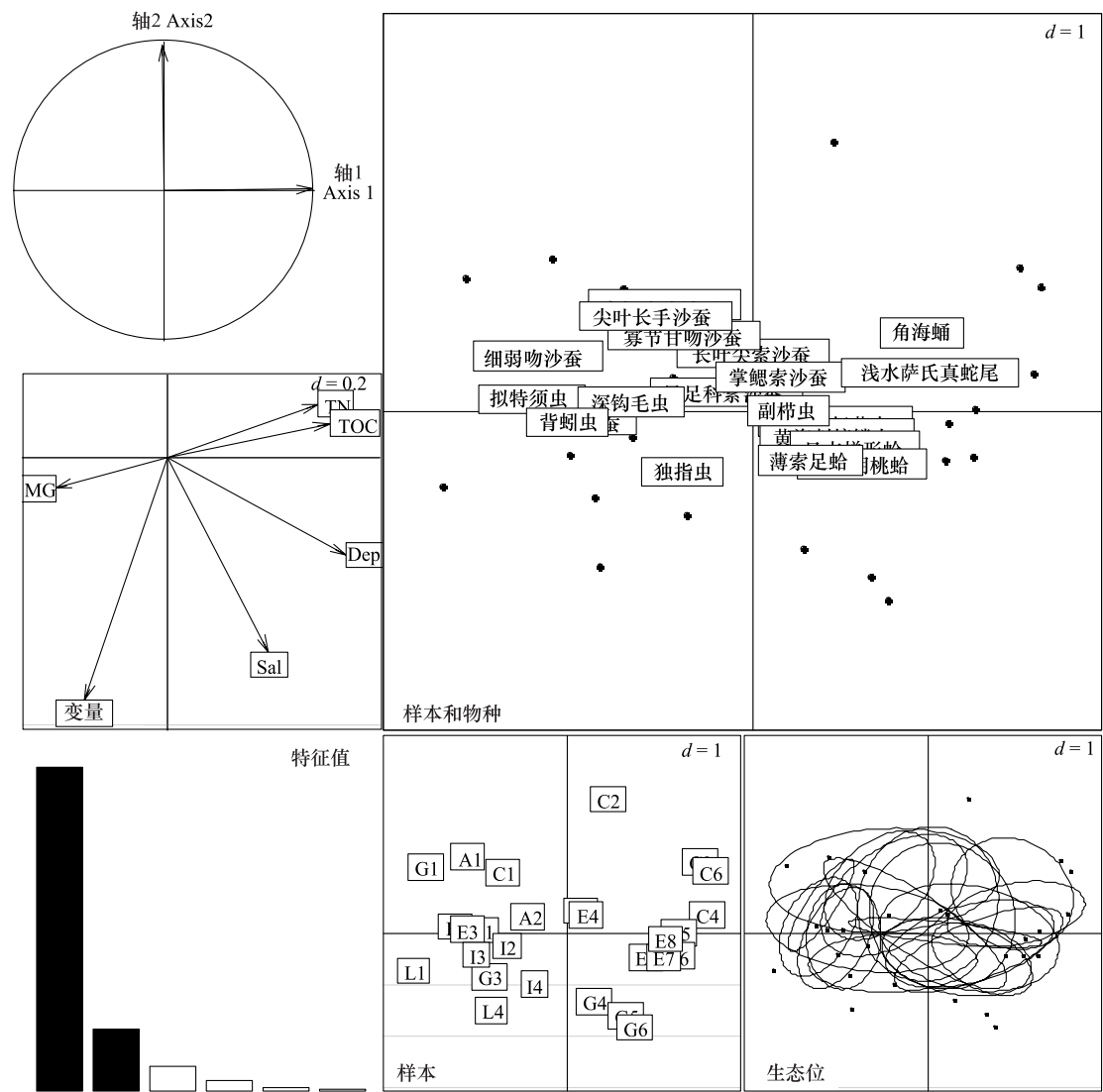


图 3 优势种沿 OMI 分析环境梯度的分布

Fig.3 The distribution of dominant species on environmental gradients using the OMI analysis

TOC: 总有机碳 Total organic carbon; TN: 总氮 Total nitrogen; Dep: 水深 Depth; Sal: 盐度 Salinity; Temp: 底层水温 Bottom water temperature; MG: 中值粒径 Median grain size

表 3 环境因子与 OMI 排序轴的相关关系

Table 3 Correlation coefficients for the first two axes and 6 environmental variables of OMI analysis

排序轴 Axes	水深 Depth	水温 Temperature	盐度 Salinity	总氮 Total nitrogen	总有机碳 Total organic carbon	中值粒径 Median grain size
第 1 轴 Axis 1	0.617	-0.282	0.348	0.518	0.560	-0.383
第 2 轴 Axis 2	-0.147	-0.368	-0.293	0.082	0.052	-0.046

2.4 优势种的重叠值

优势种群生态位重叠值的范围在 0—0.95 之间(表 5),结果表明,长叶尖索沙蚕和掌鳃索沙蚕的生态位重叠值最大,为 0.95。异足科索沙蚕与寡齿吻吻沙蚕的重叠值为 0.70,长叶尖索沙蚕、掌鳃索沙蚕分布与寡节甘吻沙蚕的重叠值分别为 0.82 和 0.89,长吻沙蚕与背蚓虫、细弱吻沙蚕和拟特须虫的重叠值分别为 0.87、0.77 和 0.67,细弱吻沙蚕和尖叶长手沙蚕的重叠值为 0.69,拟特须虫和深钩毛虫的重叠值为 0.64,日本胡桃

蛤和薄索足蛤的重叠值为 0.71。

表 4 优势种在 OMI 分析第一和第二轴的物种分数
Table 4 11—5 Species scores from both the first and the second axes performed by OMI analysis

物种 Species	第 1 轴 Axis 1	第 2 轴 Axis 2	物种 Species	第 1 轴 Axis 1	第 2 轴 Axis 2
异足科索沙蚕	-0.262	0.192	深钩毛虫	-1.186	0.098
长叶尖索沙蚕	-0.005	0.574	独指虫	-0.689	-0.574
掌鳃索沙蚕	0.273	0.337	背蚓虫	-1.802	-0.096
蜈蚣欧努非虫	0.796	-0.084	角海蛹	1.638	0.771
黄海刺梳鳞虫	0.813	-0.204	尖叶长手沙蚕	-0.946	0.930
长吻沙蚕	-1.648	-0.070	副栉虫	0.339	0.010
寡节甘吻沙蚕	-0.669	0.741	浅水萨氏真蛇尾	1.711	0.381
寡鳃齿吻沙蚕	-0.858	1.038	日本梯形蛤	0.986	-0.320
细弱吻沙蚕	-2.089	0.549	日本胡桃蛤	1.050	-0.500
拟特须虫	-2.143	0.123	薄索足蛤	0.556	-0.463

表 5 20 个优势种群间优势种重叠值
Table 5 Niche overlaps among dominant species

No.	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8	S9	S10	S11	S12	S13	S14	S15	S16	S17	S18	S19
S2	0.01																		
S3	0.08	0.95																	
S4	0.30	0.09	0.09																
S5	0.03	0.11	0.11	0.25															
S6	0.27	0.12	0.24	0.05	0.00														
S7	0.03	0.82	0.89	0.04	0.06	0.27													
S8	0.70	0.22	0.23	0.23	0.00	0.32	0.18												
S9	0.53	0.11	0.23	0.16	0.00	0.77	0.27	0.51											
S10	0.49	0.04	0.03	0.10	0.00	0.67	0.00	0.52	0.70										
S11	0.48	0.06	0.08	0.29	0.16	0.42	0.10	0.46	0.56	0.64									
S12	0.00	0.10	0.05	0.14	0.22	0.20	0.21	0.00	0.00	0.00	0.18								
S13	0.00	0.14	0.30	0.00	0.00	0.87	0.33	0.13	0.74	0.47	0.28	0.12							
S14	0.02	0.21	0.27	0.07	0.36	0.05	0.22	0.18	0.05	0.00	0.00	0.03	0.07						
S15	0.48	0.41	0.57	0.12	0.19	0.52	0.58	0.41	0.69	0.25	0.25	0.00	0.54	0.16					
S16	0.04	0.08	0.04	0.59	0.47	0.00	0.10	0.00	0.14	0.00	0.25	0.18	0.00	0.02	0.05				
S17	0.04	0.02	0.03	0.58	0.39	0.01	0.02	0.07	0.00	0.00	0.08	0.07	0.00	0.22	0.01	0.44			
S18	0.03	0.02	0.07	0.28	0.30	0.00	0.15	0.00	0.00	0.00	0.08	0.06	0.00	0.01	0.23	0.08	0.42		
S19	0.10	0.08	0.11	0.72	0.40	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.18	0.13	0.00	0.03	0.05	0.37	0.19	0.17	
S20	0.13	0.08	0.12	0.75	0.37	0.00	0.09	0.03	0.00	0.00	0.33	0.16	0.00	0.08	0.15	0.51	0.27	0.31	0.71

黑体为生态位重叠值大于 0.6 者

2.5 物种等级聚类和非度量多维度排序

聚类、非度量多维度排序和主坐标分析(图 5)的结果表明,20 个优势种分为 4 组,第 1 组包括长叶尖索沙蚕和掌鳃索沙蚕,第 2 组包括浅水萨氏真蛇尾,第 3 组包括角海蛹,第 4 组包括其他优势种。非度量多维度排序分析的胁强系数(Stress)为 0.12。聚类分析、非度量多维度排序和主坐标分析结果与 OMI 分析优势种空间分布结果较一致(图 3),较好的反应了南黄海大型底栖动物优势种分布、数量状况和生境相似性程度。

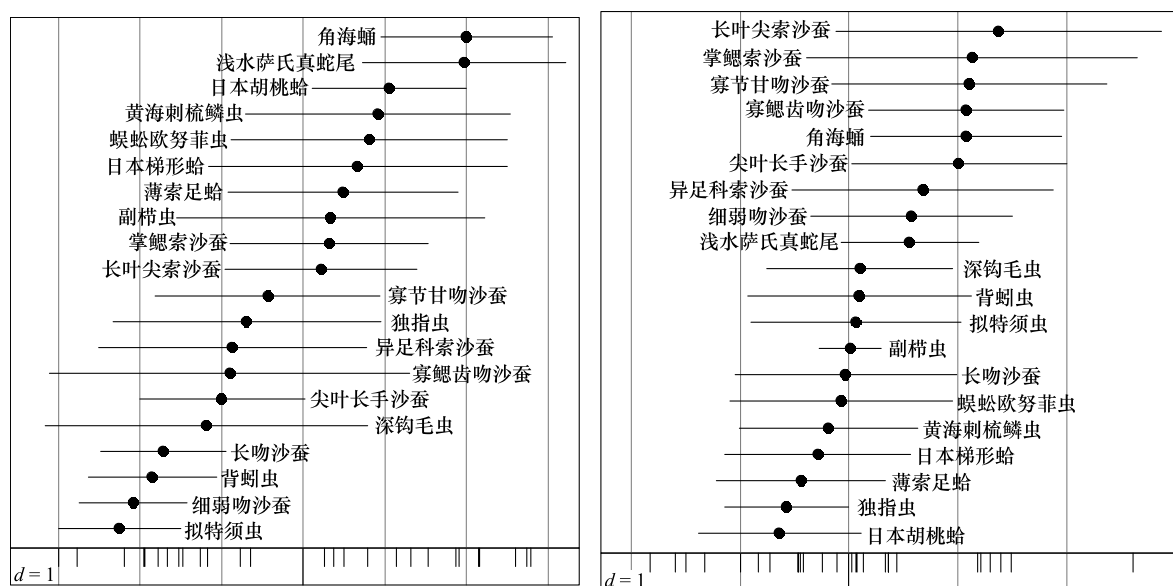


图4 优势种生态位和生态位宽度在平均边缘指数分析第一和第二轴上的分布

Fig.4 Niche position and niche breadth distributed on the first two axes of OMI analysis

3 讨论

3.1 大型底栖动物优势种的空间分布

优势类群的分布主导底栖动物分布格局^[20],优势种分布是物种适应生境条件的表现^[21]。本研究结果与刘录三等^[22]和 Zhang 等^[13]对南黄海大型底栖动物优势种的分布研究较一致,相比东海大型底栖动物优势种研究结果^[23]则差异较大,仅有长吻沙蚕、黄海刺梳鳞虫、背蚓虫和角海蛹等优势种较一致。生境在决定南黄海大型底栖动物优势种的空间分布上具有重要作用:黄海冷水团区域大型底栖动物优势种主要为冷水种,浅水萨氏真蛇尾、日本梯形蛤和蜈蚣欧努菲虫分布较广;混合群落位于冷水团边缘区域,薄索足蛤、黄海刺梳鳞虫、掌鳃索沙蚕、长叶尖索沙蚕和角海蛹分布较广,大型底栖动物优势种呈现冷水种和暖水种共同出现的特点;广温性群落位于南黄海近岸海域以及苏北浅滩海域,长叶尖索沙蚕、掌鳃索沙蚕、长吻沙蚕、寡节甘吻沙蚕和尖手长叶沙蚕分布较广;长江口群落区域拟特须虫和背蚓虫分布较广,分布主要受长江径流及底质有机质含量丰富的影响。此外,混合群落区域位于生态交错区,大型底栖动物优势种功能群类型多样,物种丰富,体现了边缘效应,反映了生物对环境的适应性。例如,薄索足蛤的分布与黄海冷水团范围变动密切相关^[24]。除了栖息地的分化,食性分化也是生态位分化的一种表现形式^[25]。功能摄食类群是物种食物关系的结合^[26],能较好反映物种集群食性的分化。功能摄食类群分布与饵料丰富程度以及栖息地环境状况密切相关^[27]。南黄海大型底栖动物优势种功能群以肉食者和食底泥者为主,黄海冷水团区域优势种功能群以肉食者为主,广温群落区域、混合群落区域和长江口区域底栖动物优势种功能群以食底泥者为主,摄食器官和运动方式多样,优势种食性和摄食行为空间分化明显。

3.2 优势种生态位、生态位宽度与生态位重叠值

生态位假说^[28]认为一定区域内,可以利用大多数该区域内环境和资源的物种比只能利用边缘资源和生境的物种分布的更广。南黄海大型底栖动物优势种拟特须虫和细弱吻沙蚕 OMI 值较高(分别为 4.95 和 4.78),为边缘物种,各出现在 4 个环境位点中;掌鳃索沙蚕、异足科索沙蚕和长叶尖索沙蚕 OMI 值较低(分别为 0.23、0.38 和 0.41)为非边缘物种,分别出现在 17、7 和 9 个环境位点中。这一结果表明非边缘物种比边缘种分布更广。此外,典型生境物种也比边缘种分布更广,丰度更高。例如,受黄海冷水团区域低温高影响,典型生境优势种浅水萨氏真蛇尾比边缘种分布更广,出现在黄海冷水团区域 8 个环境位点中,丰度高值达

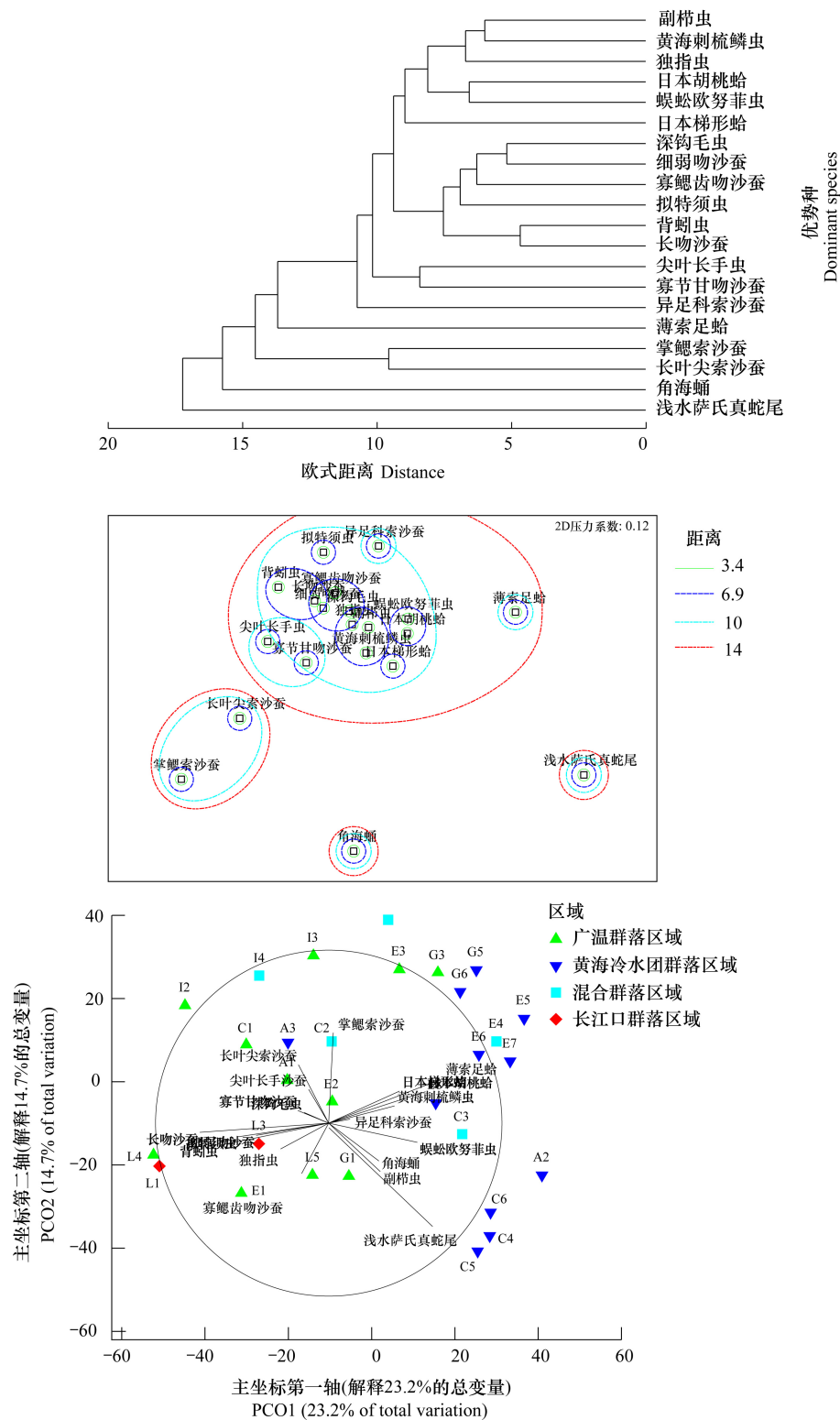


图5 优势种的聚类和排序

Fig.5 Cluster, NMDS and Pco of the dominant species

100 个/ m^2 ,能够形成以该种为主的冷水性物种群落;OMI 分析也显示资源可利用性对该种丰度影响显著($P=0.001$)。而黄海冷水团区域其他优势种,例如蜈蚣欧努菲虫和日本梯形蛤生态位较小(OMI 指数值较低)可利用的生境较多,但是局部丰度不高,这可能与这两个物种与周围物种的竞争有关。

生态位宽度是生物利用资源多样性的一个指标。在现有资源谱中,仅能利用其一小部分的生物,称为狭生态位;而利用其大部分的,则称为广生态位^[29]。生态位宽度大小反映物种的分布和数量^[30]。南黄海大型底栖动物优势种薄索足蛤、蜈蚣欧努菲虫、掌鳃索沙蚕、浅水萨氏真蛇尾、黄海刺梳鳞虫和寡节甘吻沙蚕生态位较宽(Shannon-Wiener >1.9),其中黄海刺梳鳞虫、蜈蚣欧努菲虫和寡节甘吻沙蚕总丰度(40 个/m²、70 个/m²和 60 个/m²)较其他物种如尖手长叶沙蚕(110 个/m²)和角海蛹(225 个/m²)低,甚至比生态位较窄的背蚓虫(80 个/m²)低,这一现象与物种分布位点及其丰度配置格局有关,因为数量较大的物种如尖手长叶沙蚕分布位点较少,为 5 个,最终生态位宽度也较小;角海蛹分布位点较多,为 10 个,生态位宽度却低于黄海刺梳鳞虫等优势种,这与除 C3 站(110 个/m²)以外其他位点角海蛹的丰度低于黄海刺梳鳞虫等物种有关,优势种生态位宽度与分布位点密切相关,该结果与胡知渊等^[11]和焦海峰等^[12]的研究结果较一致。Shannon-Wiener 指数表征的物种生态位宽度侧重于物种和资源位点的数量,而耐受指数表征的物种生态位宽度侧重于环境资源量对物种的影响^[7],能够较好描述物种生态位特征与分布格局之间关系^[31],反映物种对环境的适应状况。本研究结果表明,南黄海大型底栖动物优势种深钩毛虫、寡鳃齿吻沙蚕和黄海刺梳鳞虫的耐受指数值较高,生态位较宽,特化程度较小,对生态因子耐受范围较大。且上述物种均为运动、有颌、肉食者,运动和摄食能力强于耐受指数较低的半运动、有颌、肉食者细弱吻沙蚕和着生活、有触手、表层沉积物取食者副栉虫,进一步印证了功能群类型影响种类的生态位宽度。例如,Person 报道^[32]白毛虫科 *Litocorsa stremma*(运动、有颌、肉食者)有较强运动摄食能力,生态位较宽,无需栖息地的分化消除种间竞争影响。

物种生态位宽度与生境退化状况密切相关^[33],耐受性较弱的物种易受生境退化及丧失的影响,而耐受性较强的物种通过寻找合适栖息地来应对生境退化的影响^[34]。本研究表明耐受性指数较高的深钩毛虫、寡鳃齿吻沙蚕和黄海刺梳鳞虫生态位较宽,为广生性物种。深钩毛虫和黄海刺梳鳞虫在南黄海出现频率较高^[22],寡鳃齿吻沙蚕在乳山近海分布广泛^[35]。上述物种多出现在扰动较强的水域,例如,渤海湾近岸海域^[36]和连云港近岸海域^[37],受生境退化影响较小。细弱吻沙蚕和副栉虫耐受指数较低,生态位较窄,为狭生性物种,生境退化可能对其影响较大。例如,多毛纲双栉虫科 *Hobsonia florida* 具狭窄的生境生态位^[38],该种可能通过低分散和栖息地特化来减弱生境强烈变化对其种群的影响^[39]。

OMI 分析中的随机置换显著性检验能够较好的反映环境梯度物种生态位分化状况^[16]。本研究结果表明,南黄海大型底栖动物优势种长吻沙蚕、细弱吻沙蚕、背蚓虫、角海蛹和浅水萨氏真蛇尾生态位($P < 0.05$)与环境因子间的相互关系较显著,底质状况、沉积物粒径、沉积物有机质含量、沉积物总氮含量、水温和水深是上述物种分布的重要影响因素^[40-43]。

生态位重叠值与物种分布的环境位点的重合情况密切相关^[10]。本研究发现南黄海优势种之间的生态重叠值差异较大,各优势种的生态位之间存在着不同程度的重叠,生态位较宽(耐受指数较高)的长叶尖索沙蚕、掌鳃索沙蚕和寡节甘吻沙蚕重叠值较高(重叠值均大于 0.8),Wathne 等^[44]认为,生态位重叠值大于 0.6 时,种间生态位重叠较显著,且这些种出现的环境位点重合度较高;而这些种与生态位宽度较小物种的重叠值则较低,最低为 0,说明物种占据的资源位点完全不同,这一结果与葛宝明^[10]和焦海峰等^[12]的研究结果较一致。此外,研究发现生态位重叠值较高的长叶尖索沙蚕和掌鳃索沙蚕、日本胡桃蛤和薄索足蛤的功能群类型相同,反映这些物种对资源利用的方式相似,但物种间是否存在资源利用性竞争还要取决于共用资源的供应状况,此外海洋中物种间的共栖、互利和寄生等关系也会导致生态位重叠值较高。例如,渔山岛潮间带太平洋侧花海葵 *Anthopleura nigrescens* 与疣荔枝螺 *Thais luteostoma* 之间存在共栖关系,生态位重叠值较高(0.94)^[12]。生态位重叠值较大的物种可能在食性、生活型等方面存在一定的差异,在群落中有不同的生态功能和位置,这样的物种也可以很好的共存^[11]。

3.3 物种聚类 and 排序

物种聚类 and 排序的结果反映物种分布和数量,并且聚类排序结果与生态位宽度和重叠值有关,如排序(NMDS)得到的第 1 组(Group 1)的物种生态位较宽,生态位重叠值较大。第 2 组(Group 2)和第 3 组(Group

3) 分别为 1 个种, 与其他种类距离较远, 表明其在资源位点上分布的差异较大, 缓解了物种间对资源的竞争。第 4 组 (Group 4) 的物种, 由于其分布的环境位点差异较大, 导致物种生态位宽度和重叠值变化很大, 但是功能群和生活型的不同缓解了这些物种间的竞争。非度量多维度排序分析给出的胁强系数较小, 为 0.12, 表明优势种排序图与给定资料差异较小, 较好的反映优势种分布状况。主坐标分析则直观反映南黄海不同群落区域大型底栖动物优势种的在不同资源位点的数量分布状况, 支持 OMI 分析和 NMDS 排序结果, 较好地反映物种对栖息地环境的适应性和物种对环境资源的利用能力。

4 展望

本研究中生态位宽度和生态位重叠值是物种水平分布上的一个测度, OMI 分析也揭示了一定环境梯度下物种生态位分布。但是随时空尺度变化, 物种的生态习性以及生境状况会发生变化, 研究结果也不同, 因此准确反映大型底栖生物种生态位的环境梯度上的分布, 还需对时空尺度上物种生态习性、环境因素和一些重要的生态胁迫因素 (如, 水母暴发、赤潮和低氧区等) 等变量与生物现存量数据进行耦合。

致谢: 本课题组王金宝、董栋、马林、孙德海、寇琦、隋吉星、甘志彬、黄慧等参加了野外调查和实验室样品分析工作, 特此致谢。

参考文献 (References):

- [1] 张金屯. 数量生态学. 北京: 科学出版社, 2004: 120-240.
- [2] Hutchinson G E. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 1957, 22(2): 415-427.
- [3] Pianka E R. The structure of lizard communities. Annual Review of Ecology and Systematics, 1973, 4(1): 53-74.
- [4] Colwell R K, Futuyma D J. On the measurement of niche breadth and overlap. Ecology, 1971, 52(4): 567-576.
- [5] Feinsinger P, Spears E E, Poole R W. A simple measure of niche breadth. Ecology, 1981, 62(1): 27-32.
- [6] Dolédec S, Chessel D, Gimaret-Carpentier C. Niche separation in community analysis: a new method. Ecology 2000, 81(10): 2914-2927.
- [7] Korsu K, Heino J, Huusko A, Muotka T. Specific niche characteristics facilitate the invasion of an alien fish invader in boreal streams. International Journal of Ecology, 2012: 1-10.
- [8] Gascón S, Machado M, Sala J, da Fonseca L C, Cristo M, Boix D. Spatial characteristics and species niche attributes modulate the response by aquatic passive dispersers to habitat degradation. Marine and Freshwater Research, 2012, 63(3): 232-245.
- [9] Dole-Olivier M J, Malard F, Martin D, Lefébure T, Gibert J. Relationships between environmental variables and groundwater biodiversity at the regional scale. Freshwater Biology, 2009, 54(4): 797-813.
- [10] 葛宝明, 鲍毅新, 郑祥, 程宏毅. 灵昆岛潮间带大型底栖动物群落结构与生态位分析. 生态学报, 2005, 5(11): 3037-3043.
- [11] 胡知渊, 鲍毅新, 葛宝明, 李欢欢. 围垦滩涂潮沟秋季大型底栖动物群落和生态位分析. 动物学报, 2006, 52(4): 800-809.
- [12] 焦海峰, 施慧雄, 尤仲杰, 黄滨. 渔山岛岩礁基质潮间带大型底栖动物优势种生态位. 生态学报, 2011, 31(14): 3928-3936.
- [13] Zhang J L, Xu F S, Liu R Y. Community structure changes of macrobenthos in the South Yellow Sea. Chinese Journal of Oceanology and Limnology, 2012, 30(2): 248-255.
- [14] 国家海洋局. 海洋监测规范第 5 部分-沉积物分析. 北京: 中国标准出版社, 2007: 50-84.
- [15] Shannon C E, Wiener W. The Mathematical Theory of Communication. Chicago: University of Illinois Press, 1963.
- [16] Reichard M, Jurajda P, Šimková A, Matějčusová I. Size-related habitat use by bitterling (*Rhodeus sericeus*) in a regulated lowland river. Ecology of Freshwater Fish, 2002, 11(2): 112-122.
- [17] Clarke K R, Gerler R N. PRIMER v6: User Manual/Tutorial. Plymouth: PRIMER-E, 2006.
- [18] Fauchald K, Jumars P A. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. Oceanography and Marine Biology: An Annual Review, 1979, 17: 193-284.
- [19] Bonsdorff E, Norlko A, Sandberg E. Structuring zoobenthos: the importance of predation, siphon cropping and physical disturbance. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1995, 192(1): 125-144.
- [20] 谢志才, 马凯, 叶麟, 陈静, 蔡庆华. 保安湖大型底栖动物结构与分布格局研究. 水生生物学报, 2007, 31(2): 174-183.
- [21] 周洪华, 陈亚宁, 李卫红. 塔里木河下游绿洲-荒漠过渡带植物多样性特征及优势种群分布格局. 中国沙漠, 2009, 29(4): 688-696.
- [22] 刘录三, 李新正. 南黄海春秋大型底栖动物分布现状. 海洋与湖沼, 2003, 34(1): 26-32.

- [23] 刘录三, 李新正. 东海春秋大型底栖动物分布现状. 生物多样性, 2002, 10(4): 351-358.
- [24] 曲方圆, 于子山, 刘卫霞, 隋吉星, 张志南. 北黄海春季大型底栖生物群落结构. 中国海洋大学学报: 自然科学版, 2009, 39(Suppl.): 109-114.
- [25] 沈国英, 施并章. 海洋生态学. 北京: 科学出版社, 2008: 64-183.
- [26] 何志辉. 淡水生态学. 北京: 中国农业出版社出版, 2000.
- [27] Morin J G., Kastendiek J E, Harrington A, Davis N. Organization and patterns of interactions in a subtidal sand community on an exposed coast. Marine Ecology-Progress Series, 1985, 27: 163-185.
- [28] Venier L A, Fahrig L. Habitat availability causes the species abundance-distribution relationship. Oikos, 1996, 76(3): 564-570.
- [29] 赵惠勋, 李俊清, 王凤有. 群体生态学. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 1990: 13-28.
- [30] 葛宝明, 郑祥, 程宏毅, 鲍毅新, 陈良. 灵昆岛围垦滩涂潮沟大型底栖动物群落和物种生态位分析. 水生生物学报, 2007, 31(5): 675-681.
- [31] Heino J, Mykrä H, Muotka T. Temporal variability of nestedness and idiosyncratic species in stream insect assemblages. Diversity and Distributions, 2009, 15(2): 198-206.
- [32] Pearson T H. *Ltocorsa stremma* a new genus and species of pilargid (Polychaeta; Annelida) from the west coast of Scotland, with notes on two other pilargid species. Journal of Natural History. 1970, 4(1): 69-77.
- [33] Bennett J R, Cumming B F, Ginn B K, Smol J P. Broad-scale environmental response and niche conservatism in lacustrine diatom communities. Global Ecology and Biogeography, 2010, 19(5): 724-732.
- [34] Fischer J, Lindenmayer D B. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. Global Ecology and Biogeography, 2007, 16(3): 265-280.
- [35] Li X Z, Li B Q, Wang H F, Wang J B, Wang X C, Zhou J, Han Q X, Ma L, Dong C, Zhang B L. Community structure of macrobenthos in coastal water off Rushan, southern Shandong Peninsula, and the relationships with environmental factors. Acta Oceanologica Sinica, 2009, 28(5): 81-93.
- [36] 王瑜, 刘录三, 刘存歧, 朱延忠, 徐海明. 渤海湾近岸海域春季大型底栖动物群落特征. 环境科学研究, 2010, 23(4): 430-436.
- [37] 陈斌林, 方涛, 李道季. 连云港近岸海域底栖动物群落组成及多样性特征. 华东师范大学学报: 自然科学版, 2007, (2): 1-10.
- [38] Kelly D W, MacIsaac H J, Heath D D. Vicariance and dispersal effects on phylogeographic structure and speciation in a widespread estuarine invertebrate. Evolution, 2006, 60(2): 257-267.
- [39] Olson M A, Zajac R N, Russello M A. Estuarine-Scale Genetic Variation in the Polychaete *Hobsonia florida* (Ampharetidae; Annelida) in Long Island Sound and Relationships to Pleistocene Glaciations. Biological Bulletin, 2009, 217(1): 86-94.
- [40] 王宗兴, 韦钦胜, 刘军, 冉祥斌. 乳山湾外海夏季大型底栖动物分布与环境因子的典范对应分析. 应用与环境生物学报, 2012, 18(4): 599-604.
- [41] Ferrando A, Méndez N. Effects of organic pollution in the distribution of annelid communities in the Estero de Urías coastal lagoon, Mexico. Scientia Marina, 2011, 75(2): 351-358.
- [42] Hayward P J, Ryland J S. The Marine Fauna of the British Isles and North-West Europe. Volume I: Introduction and Protozoans to Arthropods. Oxford: Clarendon Press, 1990: 627-627.
- [43] 廖玉麟, 肖宁. 中国海棘皮动物的种类组成及区系特点. 生物多样性, 2011, 19(6): 729-736.
- [44] Wathne J A, Haug T, Lydersen C. Prey preference and niche overlap of ringed seals *Phoca hispida* and harp seals *P. groenlandica* in the Barents Sea. Marine Ecology Progress Series, 2000, 194: 233-239.