

DOI: 10.5846/stxb201310202532

汤雁滨, 廖一波, 寿鹿, 曾江宁, 高爱根, 陈全震. 南麂列岛潮间带大型底栖动物群落优势种生态位. 生态学报, 2016, 36(2): - .

Tang Y B, Liao Y B, Shou L, Z J N, Gao A G, Chen Q Z. Intertidal zone of the Nanji Islands is a niche for dominant species of the macrobenthic community. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(2): - .

南麂列岛潮间带大型底栖动物群落优势种生态位

汤雁滨, 廖一波, 寿 鹿, 曾江宁*, 高爱根, 陈全震

国家海洋局海洋生态系统与生物地球化学重点实验室 国家海洋局第二海洋研究所, 杭州 310012

摘要: 为了解南麂列岛潮间带大型底栖动物的群落特征及其物种间相互作用情况, 笔者于 2012 年 5 月至 2013 年 2 月对南麂列岛保护区内的 12 个资源位点(潮间带 3 个潮区的 4 个季节采样)进行了调查。共采集和鉴定出大型底栖动物 354 种, 其中, 18 个优势种分别隶属于 3 门 5 纲 12 科。通过对优势种生态位的宽度、重叠度和相似比例的分析, 发现: 1) 带偏顶蛤 *Modiolus comptus*、条纹隔贻贝 *Septifer virgatus* 和异须沙蚕 *Nereis heterocirrata* 的生态位宽度较宽, 均大于 0.9; 白条地藤壶 *Euraphia withersi* 和白脊藤壶 *Fistulobalanus albicostatus* 的生态位宽度则较窄, 均小于 0.5。2) 各优势种群的生态位重叠度较低而生态位相似比例较高, 生态位宽度值较高的物种对其他物种的生态位重叠值和生态位相似比例也较高, 反之则较低。3) Bray-Curtis 相似性聚类分析和非度量多维尺度排序(NMDS)结果表明, 这些优势种基本属于同一生态类群, 没有表现出明显的群落差异。经分析, 本文认为潮间带大型底栖动物各优势种生态位宽度的分化是由于其对环境的适应能力和迁移能力的不同所导致的, 而生态位重叠度较低情况的出现主要是由于各物种占据潮间带上不同的潮区, 减小了种间竞争的压力。

关键词: 潮间带; 大型底栖动物; 优势种; 生态位; 种间竞争

Intertidal zone of the Nanji Islands is a niche for dominant species of the macrobenthic community

Tang Yanbin, Liao Yibo, Shou Lu, Zeng Jiangning*, Gao Aigen, Chen Quanzhen

Laboratory of Marine Ecosystem and Biogeochemistry, Second Institute of Oceanography, State Oceanic Administration, Hangzhou 310012, China

Abstract: Since 1917, when Grinnell proposed that niche breadth is the minimum unit of a population, the theory of ecological niches has persisted as one of the core ideas in the study of community composition and function, the relationships among various species, biodiversity, community, and population evolution. Ecologists use the term “ecological niche” to describe how organisms respond to, and in turn alter, the distribution of their resources and competitors. The metrics of niche overlap, breadth, and position play a central role in our understanding of an organismal community. The Nanji Archipelago Marine Nature Reserve is located in the southeast region of Zhejiang Province, China. It is a marine ecosystem reserve, aimed at protecting marine biodiversity. Specifically, the shellfish, algae, and the natural environment are the main targets for protection. To examine the characteristics of the macrobenthic community as well as the interactions between the macrobenthic species in the rocky intertidal zone of the Nanji Islands, organism assemblages in 4 sections of the Nanji Islands were investigated between May 2012 and February 2013. During the 10 months of research, 354 species were found, most of which were molluscs, annelids, and arthropods. In addition, dominance coefficient analysis identified 18 dominant species belonging to 3 different phyla, 5 classes, and 12 families. Every tidal zone in each season was treated as a resource state, and 12 such resource states were selected for further ecological niche analysis. Indices of the niche breadth,

基金项目: 国家“973”项目(2010CB428903); 海洋公益行业科研专项(201305009, 201305043-3, 200905011-2); 浙江省海洋环保项目“温州海域大型海藻专项调查与藻类资源恢复示范”

收稿日期: 2013-10-20; **网络出版日期:** 2015- -

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jiangningz@126.com

niche overlap, and niche proportional similarity were calculated based on the abundance of the dominant species. The values of the niche breadth indices for *Modiolus comptus*, *Septifer virgatus*, and *Nereis heterocirrata* were the highest (greater than 0.9), while those of *Euraphia withersi* and *Fistulobalanus albicostatus* were the lowest (lower than 0.5). The values of for the niche overlap index of the macrobenthic community in the Nanji Islands were low. In contrast, the values of its niche proportional similarity were relatively high. The species with broad niche breadth were found to have high niche overlap index values and niche proportional similarity. According to the results of the Bray-Curtis similarity analysis and non-metric multidimensional scaling analysis (NMDS), there was no significant difference in community composition among the different areas in the Nanji Islands. There was only one weak distinguishing feature within community that divided the community into two groups, one group comprising of species living in the high tidal zone and the upper level of the middle tidal zone, and the other comprising species living in the low tidal zone and the lower level of the middle tidal zone. Thus, we can speculate that the different distribution patterns of the benthic species in the intertidal zones were caused by various factors involved in their environmental adaptability and migration capability. Our results also indicate that the differential environmental adaptability and migration capability of the macrobenthic species may lead to differences in their niche breadth. Since each species assumes its own position in the intertidal zone, the pressure due to inter-specific competition is reduced to some extent, possibly explaining why the niche overlap indices in the Nanji Islands were relatively low.

Key Words: Intertidal zone; macrobenthos; dominant species; niche; inter-specific competition

生态位的概念最早由 Grinnell 提出^[1],之后不同学者针对生态位理论^[2-4]、生态位计测公式^[5-9]和生态位应用^[10-13]这三个方面做出大量的科学研究。生态位理论现已成为生态学研究生物之间、生物与环境之间相互作用机理的重要支撑,在生物多样性、种间关系、群落结构及演替等领域的应用^[14-17]对于认识生态系统的客观发展规律起到至关重要的作用。目前生态位理论已被广泛应用于陆生植物群落的演替和种间关系的研究^[18-21],而以往对于底栖动物群落的研究多集中于物种组成、群落结构描述、生物多样性及其在水域环境评价中的应用等,关于底栖动物群落生态位研究的报道较少^[22-25];葛宝明等分析了灵昆岛潮间带大型底栖动物的群落结构与生态位,表明不同潮区生境分化程度不同,其中生活的底栖生物的生态位也产生了分化^[23];Gutiérrez *et al* 发现秘鲁近海中东方扁虾 *Pleuroncodes monodon* 和秘鲁鳎 *Engraulis ringens* 之间的生态位重叠程度很高,并指出这种情况加剧了这两个物种对于食物的竞争,同时又减轻了捕食者对单个种群的捕食压力^[17];Galparsoro *et al* 运用生态位因子分析的方法对西班牙北部比斯开湾内欧洲龙虾 *Homarus gammarus* 的适宜栖息地进行了预测,并成功绘制了栖息地适宜性分布图^[25]。这些研究表明生态位理论在研究底栖动物的种群群落地位、种间竞争关系、物种环境适应等方面具有重要的实际应用意义和进一步拓展的空间。温州南麂列岛国家海洋自然保护区是我国最早成立的海洋保护区之一,又是我国最早被纳入联合国教科文组织世界生物圈保护网络的海洋类型自然保护区。其地理条件特殊,远离大陆,受江浙沿岸流和台湾暖流交替影响^[26],保护区内海洋生物种类繁多,潮间带中的底栖生物资源尤为丰富。研究南麂列岛潮间带底栖动物的生态位,对了解该地潮间带主要种群在群落中的关系及其相对地位有着重要的意义。

以往的潮间带底栖动物生态位研究的主要对象多为泥滩物种^[22-24],岩相底质的潮间带由于其生境的复杂性使得对其进行研究较为困难,资料相对匮乏。鉴此,本研究于 2012 年 5 月至 2013 年 2 月对南麂列岛保护区潮间带进行了采样调查,针对大型底栖动物群落中的优势种采用生态位分析,并通过相似性聚类、排序等方法对南麂列岛潮间带大型底栖动物的群落结构、种间关系和群落演替等进行了研究,旨在为南麂列岛潮间带底栖动物群落的生态位特征、种间作用机理提供基础数据,为将来南麂列岛及类似地区的潮间带生态系统的保护与修复提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

南麂列岛位于浙江省温州市东南海域,总面积 201.06 km²。主岛位于列岛中央,呈东南—西北走向,全长 5.3 km,岸线长 24.8 km,有大沙岙、火焮岙和马祖岙、国姓岙 4 个海湾,分别位于东南和西北两个方向。大嵛山岛位于主岛西北约 2 km,面积 0.37 km²,岛呈西北—东南走向。马祖岙位于主岛最窄西北处,岙内是南麂主要养殖区,陆上有育苗场,西侧为一民用码头。太平洋潮波通过东海陆架进入南麂海域,近海则受江浙沿岸流和台湾暖流的影响。南麂海区年平均表层水温为 18.7 °C,8 月水温最高,为 27.7 °C,2 月水温最低,为 9.6 °C^[26]。

1.2 采样方法

在南麂列岛的马祖岙、大嵛山、大山脚及黄鱼屯各布设一条断面,依次记为 P1、P2、P3、P4。所有断面均为岩礁底质,除 P2 外,其余三条断面均位于南麂主岛,具体断面分布见图 1。于 2012 年 5 月(春季)、8 月(夏季)、11 月(秋季)及 2013 年 2 月(冬季)当地大潮汛低潮期间进行采样。每条断面设置 7 个站位,高潮区 2 个,中潮区 3 个,低潮区 2 个(受潮位影响,部分站位低潮区下层未采样)。每站各采 4 个定量样方,大小为 10 cm×10 cm,采集样方内所有生物样,并在每站附近区域广泛采集定性样品。所有样品装袋后用 5% 甲醛固定保存后带回,在实验室中吸干水分后进行鉴定、计数、称重,所有标本力求鉴定到种。整个采样方法的设计参考 Eleftherious *et al* 的研究成果^[27]。

1.3 指标选取

1.3.1 优势度

优势种:

$$Y = (n_i/N)f_i \quad (1)$$

式中: N 为各断面中所有底栖动物的栖息密度的四次方根; n_i 为物种 i 的栖息密度; f_i 为物种 i 在各断面的出现频率。 $Y>0.02$ 时为优势种^[28]。为减小种间数量差异对计算结果的影响,对各物种的栖息密度均进行四次方根转化^[29-30]。

1.3.2 生态位宽度

生态位宽度采用 Shannon-Weinner 多样性指数^[5]:

$$B_{(sw)i} = - \sum_{j=1}^r P_{ij} \log P_{ij} \quad (2)$$

式中: P_{ij} 为物种 i 在 j 种资源状态下的个体数占该种所有个体数的比例,即 $P_{ij} = n_{ij}/N_i$, $N_i = \sum_{j=1}^r n_{ij}$, r 为资源位点的总数,本研究 $r=12$ (潮间带 3 个潮区的 4 个季节采样,每次采样视为一个资源位点), $B_{(sw)i}$ 为物种 i 的生态位宽度,具有阈值 $[0, \log r]$ 。

1.3.3 生态位重叠

生态位重叠^[6]:

$$L_{ih} = B_{(L)i} \sum_{j=1}^r P_{ij} P_{hj} \quad (3)$$

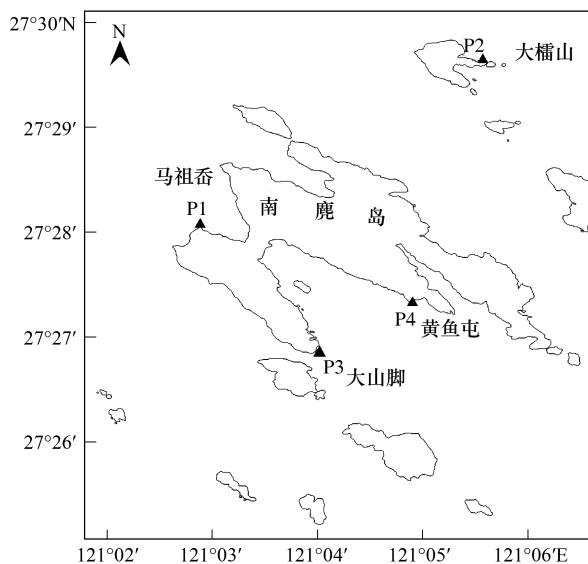


图 1 研究区域与采样断面

Fig. 1 Study area and sampling sections

$$L_{hi} = B_{(L)h} - \sum_{j=1}^r P_{ij}P_{hj} \quad (4)$$

$$B_{(L)i} = 1 / (r \sum_{j=1}^r P_{ij}^2) \quad (5)$$

式中: L_{ih} 为物种 i 重叠物种 h 的生态位重叠指数; L_{hi} 为物种 h 重叠物种 i 的生态位重叠指数; B_L 为 Levins 生态位宽度指数^[5], B_L 具有域值 $[1/r, 1]$, L_{ih} 和 L_{hi} 具有域值 $[0, 1]$ 。

1.3.4 生态位相似性比例

生态位相似性比例^[7]:

$$C_{ih} = 1 - \frac{1}{2} \sum_{j=1}^r |P_{ij} - P_{hj}| \quad (6)$$

式中: C_{ih} 为物种 i 与物种 h 的生态位相似程度, 且 $C_{ih} = C_{hi}$, 具域值 $[0, 1]$ 。

1.3.5 群落结构分析

将各资源位点视作样本, 各优势种在资源位点的分布情况视作变量, 计算变量间的的 Bray-Curtis 相似系数, 并在此基础上进行相似性聚类和多维尺度排序 (non-metric multidimensional scaling, NMDS)。

Bray-Curtis 相似系数^[31]:

$$BC_{ih} = 100 \left(1 - \frac{\sum_{j=1}^r |n_{ij} - n_{hj}|}{\sum_{j=1}^r (n_{ij} + n_{hj})} \right) \quad (7)$$

式中: BC_{ih} 表示物种 i 与物种 h 在资源位点中数量分布的相似程度, 具有阈值 $[0, 100]$ 。

1.4 数据处理

采用 ESRI.ArcGIS 9.3 绘制研究区域和采样断面图; 采用 Excel 2007 进行生态位指标的计算; 采用 Primer 6 进行物种间的 Bray-Curtis 相似性聚类和非度量多维尺度排序。

2 结果与分析

2.1 南麂列岛潮间带大型底栖动物群落的优势种

本次四季调查共鉴定出潮间带大型底栖动物 354 种。其中软体类最多, 为 114 种, 占 32.2%, 多毛类 99 种, 占 27.97%, 甲壳类 89 种, 占 25.14%, 棘皮类 11 种, 占 3.11%, 其他类 41 种, 占 11.58%。经分析筛选出 18 个优势种 (表 1), 隶属于 3 门 5 纲 12 科。

南麂列岛大型底栖动物群落优势种的相似性聚类结果和 NMDS 排序结果见图 2、图 3。结果表明除 S11 白条地藤壶 *Euraphia withersi*、S14 纹藤壶 *Amphibalanus amphitrite* 和 S15 白脊藤壶 *Fistulobalanus albicostatus* 这三个种外, 南麂列岛大型底栖动物的各优势种群间没有表现出显著的差异, 基本上可认为是同一生态类群。在这一生态类群内部, 根据在潮间带分布区域的不同, 分布与高潮区和中潮区上层的优势种如嫁 (虫威) *Cellana toreuma*、短滨螺 *Littorina balteata*、肋螺 *Umbonium costatum* 等与分布与中潮区下层和低潮区的优势种如马旋鳃虫 *Spirobranchus maldivensis*、短石蛭 *Lithophaga curta*、带偏顶蛤 *Modiolus comptus* 等之间有些许差异。

2.2 南麂列岛潮间带大型底栖动物群落优势种的生态位宽度

南麂列岛潮间带大型底栖动物优势种群的生态位宽度计算结果见表 2。带偏顶蛤、条纹隔贻贝和异须沙蚕的生态位宽度较宽 (0.987、0.981 和 0.951), 且在多数资源位点都有出现, 表现出较强的环境适应能力。短石蛭、鳞笠藤壶和腔齿海底水虱这三个种虽占据的资源位点要少一些, 但也具有较宽的生态位宽度 (0.897、0.885 和 0.881)。

表 1 南麂列岛潮间带大型底栖动物群落的优势种

Table 1 The dominant species of macrobenthos in intertidal zone of Nanji Islands

门 Phylum	纲 Class	科 Family	种 Specie	优势度 Dominance	编号 No.
动物门 Annelida	多毛纲 Polychaeta	沙蚕科 Nereidae	异须沙蚕 <i>Nereis heterocirrata</i>	0.025	S1
		龙介虫科 Serpulidae	马旋鳃虫 <i>Spirobranchus maldivensis</i>	0.023	S2
软体动物门 Mollusca	腹足纲 Gastropoda	花帽贝科 Nacellidae	嫁(虫戚) <i>Cellana toreuma</i>	0.023	S3
		马蹄螺科 Trochidae	肋 螺 <i>Umbonium costatum</i>	0.021	S4
		滨螺科 Littorinidae	短滨螺 <i>Littorina balteata</i>	0.021	S5
	双壳纲 Lamellibranchia	爱神蛤科 Erycinidae	栗色拉沙蛤 <i>Lasaea nipponica</i>	0.063	S6
		贻贝科 Mytilidae	短石蛭 <i>Lithophaga curta</i>	0.025	S7
			带偏顶蛤 <i>Modiolus comptus</i>	0.025	S8
			条纹隔贻贝 <i>Septifer virgatus</i>	0.119	S9
			中华小藤壶 <i>Chthamalus sinensis</i>	0.179	S10
		节肢动物门 Arthropoda	颚足纲 Maxillopoda	小藤壶科 Chthamalidae	白条地藤壶 <i>Euraphia withersi</i>
笠藤壶科 Tetracitidae	鳞笠藤壶 <i>Tetraclita squamosa squamosa</i>				0.051
藤壶科 Balanidae	日本笠藤壶 <i>Tetraclita japonica</i>			0.032	S13
	纹藤壶 <i>Amphibalanus amphitrite</i>			0.029	S14
	白脊藤壶 <i>Fistulobalanus albicostatus</i>		0.021	S15	
	软甲纲 Malacostraca			钩虾亚目未定种 Gammaridea	0.101
藻钩虾科 Ampithoidae			藻钩虾属未定种 <i>Amphithoe</i> sp.	0.048	S17
团水虱科 Sphaeromatidae			腔齿海底水虱 <i>Dynoides dentisinus</i>	0.021	S18

颚足纲的几个种中除了鳞笠藤壶和日本笠藤壶外生态位宽度都较窄,宽度值均小于 0.8,其中纹藤壶和白脊藤壶的宽度值最低(0.401、0.287)。这几个优势种对资源利用能力较弱,对生态环境的要求较高,故其在资源点的分布有明显的选择性;在适宜其生长的资源点丰度较高,而在不适宜的资源位点处数量较少甚至没有。

2.3 南麂列岛潮间带大型底栖动物群落优势种的生态位重叠

由表 3 可知南麂列岛潮间带大型底栖动物的几个优势种之间的生态位重叠度较低,重叠值多在 0.001—0.090 之间。带偏顶蛤、条纹隔贻贝、异须沙蚕、短石蛭、鳞笠藤壶和腔齿海底水虱这六个生态位宽度最宽的优势种之间的重叠值绝大多数都在 0.050 以上。这是由于生态位宽度较宽的物种对资源的利用能力都比较强,利用环境资源的方式较为接近,其相互间的生态位重叠性较大。条纹隔贻贝、异须沙蚕与生态位宽度较小的白脊藤壶之间的生态位重叠值 L_{ih} 值均高于 0.080,而 L_{hi} 值却较小,低于 0.030。同样地,条纹隔贻贝、异须沙蚕与纹藤壶之间的 L_{ih} 较高,大于 0.060,而 L_{hi} 均小于 0.020。由此可见,生态位宽度值较高的物种对宽度值较低的物种的生态位重叠值有可能较高,而宽度值较低的物种对宽度值较高的物种的重叠值则往往较低。肋螺、白条地藤壶、纹藤壶和白脊藤壶这 4 个生态位宽度较窄的优势种之间的生态位重叠值也较低, L_{ih} 和 L_{hi} 值绝大多数都低于 0.030,这是由于这几个优势种受资源利用能力的限制,在本次调查的资源点中的分布不够广泛,物种间的重叠性较小。其中白脊藤壶对白条地藤壶、纹藤壶的生态位重叠值为 0,表明白脊藤壶对生态资源的利用方式与这两种物种完全不同。

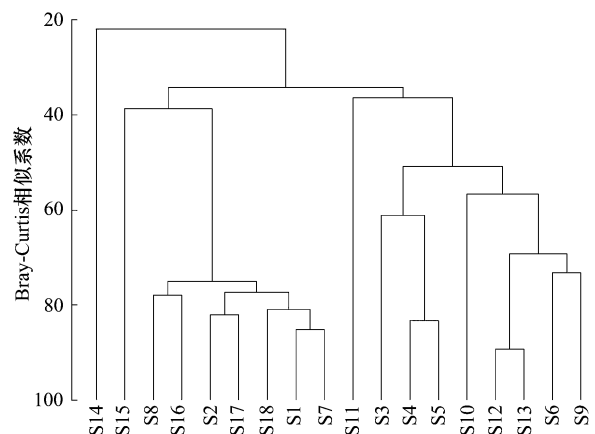


图 2 南麂列岛潮间带大型底栖动物群落优势种的相似性分析
Fig. 2 Bray-Curtis similarity analysis of macrobenthic dominant species in intertidal zone of Nanji Islands

2.4 南麂列岛潮间带大型底栖动物群落优势种的生态位相似比例

由表 4 可知,生态位相似性大于 0.4 的有 84 对,占 54.9%,南麂列岛潮间带的大型底栖动物各优势种对资源的利用方式较相似。生态位宽度较宽的物种之间的生态位相似比例也较高,反之则低。如带偏顶蛤、条纹隔贻贝、异须沙蚕、短石蛭这四个优势种之间的生态位相似性比例多高于 0.6,而肋螺、白条地藤壶、纹藤壶和白脊藤壶之间的生态位相似性比例均低于 0.3。

3 讨论

3.1 南麂列岛潮间带大型底栖动物的生态位特征

潮间带大型底栖动物的几种优势种中,适应能力或迁移能力较强的物种往往具有较高的生态位宽度。生态位宽度值最高的几个物种中,异须沙蚕和腔齿海底水虱具有较强的迁移能力,其活动区域的覆盖面较广,因而具有较高的生态位宽度,条纹隔贻贝、带偏顶蛤和短石蛭虽然迁移能力较弱,但对环境的适应能力较强,没有随着季节变化表现出明显的兴衰,因此相较于其它季节性变化的物种,这几个种的生态位宽度较高。此外,鳞笠藤壶、日本笠藤壶、条纹隔贻贝、带偏顶蛤等物种均具有较强的适应能力,为浙江海域的常见种^[32-33],因此,南麂列岛潮间带底栖动物优势种的生态位宽度普遍较宽。

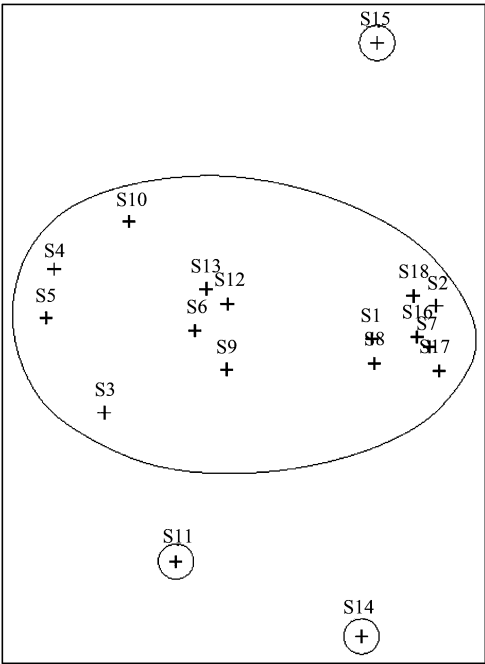


图 3 南麂列岛潮间带大型底栖动物群落优势种的多维尺度排序分析 Stress=0.13

Fig. 3 Non-metric multidimensional scaling analysis of macrobenthic dominant species in intertidal zone of Nanji Islands, Stress=0.13

表 2 南麂列岛潮间带大型底栖动物群落优势种的丰度(ind./m²)分布及生态位宽度

Table 2 Density distributions and niche breadths of macrobenthic dominant species in intertidal zone of Nanji Islands														
优势种 Dominant Specie	春季 Spring			夏季 Summer			秋季 Autumn			冬季 Winter			总计 Total	生态位宽度 Niche Breadth (<i>B_{nic}</i>)
	H	M	L	H	M	L	H	M	L	H	M	L		
S1	0	215	106	0	43	93	0	49	103	59	115	58	841	0.951
S2	0	9	0	0	8	49	0	175	167	0	265	146	819	0.824
S3	482	4	0	60	5	0	6	27	0	31	16	0	631	0.868
S4	12	0	0	3	0	0	9	0	0	588	108	0	720	0.647
S5	59	0	0	195	0	0	59	0	0	456	72	0	841	0.689
S6	0	9	4	166	453	0	263	108	0	1672	982	0	3657	0.861
S7	0	28	254	0	87	38	0	52	66	0	52	41	618	0.897
S8	0	56	300	22	84	315	47	169	207	0	163	750	2113	0.987
S9	9	1369	144	569	1695	445	1284	974	0	794	1170	0	8453	0.981
S10	545	181	0	0	0	0	0	9	0	7384	2461	0	10580	0.643
S11	322	556	0	278	1177	1140	0	6	0	0	0	0	3479	0.751
S12	31	765	189	0	0	0	425	365	25	530	835	0	3165	0.885
S13	9	370	72	0	0	0	209	275	0	692	594	0	2221	0.825
S14	16	0	0	0	0	0	0	7	1250	0	0	0	1273	0.401
S15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	98	414	512	0.287
S16	0	322	717	0	19	78	0	248	3720	0	469	442	6015	0.876
S17	0	2	11	0	28	106	0	439	824	0	58	75	1543	0.864
S18	0	38	9	0	70	30	0	29	15	0	355	319	865	0.881
总计 Total	1485	3924	1806	1293	3669	2294	2302	2932	6377	12206	7813	2245	48346	

H: High tidal zone 高潮区;M: Middle tidal zone 中潮区;L: Low tidal zone 低潮区

表 3 南麂列岛潮间带大型底栖动物群落优势种的生态位重叠
Table 3 Niche overlaps of macrobenthic dominant species in intertidal zone of Nanji Islands

优势种 Dominant Species	L_{ij}																	
	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8	S9	S10	S11	S12	S13	S14	S15	S16	S17	S18
L_{ii}																		
S1		0.082	0.041	0.050	0.036	0.060	0.083	0.071	0.062	0.069	0.057	0.068	0.067	0.066	0.080	0.084	0.081	0.082
S2	0.059		0.030	0.026	0.018	0.038	0.063	0.059	0.040	0.040	0.038	0.043	0.040	0.073	0.095	0.070	0.076	0.073
S3	0.031	0.031		0.077	0.080	0.059	0.026	0.029	0.052	0.077	0.058	0.053	0.058	0.041	0.023	0.023	0.026	0.030
S4	0.022	0.016	0.045		0.071	0.051	0.010	0.014	0.033	0.074	0.013	0.041	0.048	0.010	0.031	0.011	0.009	0.016
S5	0.019	0.013	0.057	0.085		0.055	0.008	0.017	0.039	0.068	0.024	0.041	0.047	0.014	0.026	0.009	0.008	0.013
S6	0.046	0.040	0.059	0.087	0.077		0.039	0.039	0.063	0.077	0.039	0.061	0.069	0.010	0.039	0.033	0.035	0.043
S7	0.072	0.076	0.030	0.019	0.013	0.044		0.070	0.051	0.035	0.052	0.052	0.049	0.064	0.074	0.082	0.080	0.079
S8	0.076	0.086	0.041	0.032	0.034	0.055	0.085		0.061	0.035	0.059	0.058	0.055	0.066	0.103	0.086	0.087	0.086
S9	0.065	0.058	0.072	0.077	0.075	0.087	0.062	0.061		0.077	0.076	0.075	0.081	0.020	0.034	0.053	0.055	0.062
S10	0.031	0.025	0.046	0.075	0.058	0.046	0.018	0.015	0.033		0.020	0.047	0.053	0.016	0.033	0.020	0.017	0.025
S11	0.035	0.032	0.046	0.017	0.027	0.031	0.036	0.034	0.044	0.026		0.022	0.022	0.020	0.000	0.027	0.032	0.035
S12	0.057	0.050	0.059	0.077	0.064	0.067	0.050	0.046	0.060	0.086	0.030		0.087	0.050	0.038	0.054	0.047	0.049
S13	0.049	0.041	0.055	0.078	0.064	0.066	0.041	0.038	0.057	0.086	0.026	0.076		0.021	0.037	0.041	0.035	0.042
S14	0.016	0.025	0.013	0.005	0.006	0.003	0.018	0.015	0.005	0.009	0.008	0.015	0.007		0.000	0.028	0.031	0.013
S15	0.017	0.028	0.006	0.015	0.010	0.011	0.018	0.021	0.007	0.016	0.000	0.010	0.011	0.000		0.020	0.007	0.011
S16	0.068	0.077	0.025	0.019	0.013	0.034	0.075	0.065	0.040	0.035	0.036	0.052	0.045	0.092	0.077		0.079	0.072
S17	0.062	0.080	0.026	0.016	0.011	0.035	0.070	0.062	0.040	0.028	0.040	0.043	0.037	0.096	0.067	0.076		0.069
S18	0.067	0.082	0.032	0.029	0.020	0.046	0.073	0.066	0.048	0.044	0.047	0.047	0.047	0.044	0.115	0.073	0.073	

表 4 南麂列岛潮间带大型底栖动物群落优势种的生态位相似性比例

Table 4 Niche proportional similarities of macrobenthic dominant species in intertidal zone of Nanji Islands

优势种 Dominant Specie	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8	S9	S10	S11	S12	S13	S14	S15	S16	S17	S18
S1																		
S2	0.712																	
S3	0.462	0.387																
S4	0.221	0.194	0.562															
S5	0.221	0.173	0.633	0.824														
S6	0.514	0.426	0.679	0.624	0.631													
S7	0.856	0.750	0.383	0.119	0.119	0.462												
S8	0.802	0.740	0.497	0.238	0.238	0.530	0.817											
S9	0.692	0.485	0.699	0.476	0.476	0.778	0.621	0.666										
S10	0.425	0.342	0.558	0.739	0.613	0.514	0.286	0.245	0.445									
S11	0.407	0.351	0.526	0.243	0.315	0.384	0.406	0.405	0.534	0.358								
S12	0.640	0.450	0.590	0.517	0.523	0.651	0.522	0.539	0.682	0.587	0.293							
S13	0.566	0.417	0.582	0.570	0.569	0.713	0.448	0.465	0.682	0.641	0.286	0.918						
S14	0.213	0.343	0.332	0.143	0.165	0.105	0.245	0.211	0.147	0.247	0.220	0.275	0.215					
S15	0.221	0.361	0.108	0.247	0.173	0.183	0.231	0.251	0.117	0.265	0.000	0.165	0.183	0.000				
S16	0.813	0.771	0.354	0.131	0.131	0.398	0.859	0.780	0.560	0.316	0.321	0.544	0.470	0.332	0.260			
S17	0.760	0.841	0.360	0.114	0.114	0.410	0.801	0.765	0.532	0.229	0.337	0.441	0.390	0.392	0.236	0.835		
S18	0.793	0.822	0.368	0.195	0.173	0.520	0.837	0.788	0.623	0.371	0.405	0.526	0.476	0.192	0.384	0.784	0.753	

与之相对的是颚足纲中除鳞笠藤壶和日本笠藤壶外的几个种,由于营固着生活,迁移能力较弱,对环境的适应能力也不强,从表 2 中可以看出这几个种对资源位点表现出明显的偏好,即在有的季节、潮区有较高的数量分布,而在其他一些季节、潮区数量较少,甚至为零。基于上述原因,这几个种的生态位宽度较低。南麂列岛潮间带大型底栖动物优势种群的生态位重叠值普遍较低,表明南麂列岛潮间带资源丰富,各优势种之间竞争不激烈。

物种聚类 and 排序的结果表明南麂列岛潮间带大型底栖动物的优势种基本上属于同一生态类群。只有少数几个物种如 S11 白条地藤壶、S14 纹藤壶和 S15 白脊藤壶与这个类群表现出较大的差异,以 40% 相似性为界,南麂列岛潮间带大型底栖动物的优势种可划分为一个生态类群和三个边缘种。该类群中的物种的生态位多较宽,对资源的利用能力较强,这种特点与潮间带环境的特殊性有关。潮间带具有周期性的水气交替变化^[34],要适应这种变化,在潮间带中生存的生物必须对环境有极强的适应能力。三个边缘种的生态位宽度较窄,对资源位点的选择性较强,从表 2 中可以看出 S11、S14 和 S15 这三个优势种在各自所占据的部分资源位点数均不超过 6 个,同时这三个种对其他优势种的生态位重叠值和生态位相似性比例也均处于较低水平,这都体现出这三个物种与其他优势种对资源的利用方式有一定差异,故在图 3 多维尺度排序分析图中出现了三个边缘种的情况。根据物种的耐干能力,潮间带动物的分布从高潮到低潮形成了明显的垂直分带^[35],例如短滨螺为高潮区主要的优势种,具有可闭合的厣且能通过躲避在石缝中来对抗不良环境,具有较强的耐干能力,而藤壶亚目的几个优势种由于营固着生活,在退潮时只能依靠较厚的壳和可闭合的厣板来减少水分散失,耐干能力弱于短滨螺,故只要分布于中低潮区,钩虾亚目的优势种由于没有能有效减少水分散失的厚壳,耐干能力又弱于蔓足类,所以多分布于中潮区下层和低潮区。群落中各物种的分布主要受物种竞争能力和环境耐受力的共同控制^[36],从表 3 可知南麂列岛潮间带大型底栖动物的几个优势种群之间,种间竞争并不激烈,即其分布主要由其环境耐受力决定。

3.2 南麂列岛潮间带大型底栖动物的种间关系

本研究中的南麂列岛潮间带生态系统属于礁石藻类生态系统,Dayton 认为在礁石藻类生态系统中藤壶是占竞争优势的^[37],即藤壶应具有较宽的生态位。但研究区中除鳞笠藤壶和日本笠藤壶外,几种藤壶的生态位宽度值均较低,即其对资源的利用能力较弱。从藤壶亚目的分类学层面看,物种的生态位重叠值也普遍较低,表 3 中生态位重叠值为零的有两对,均为藤壶亚目的物种,分别是白脊藤壶对白条地藤壶和白脊藤壶对纹藤壶。这三个物种虽然同属藤壶亚目,但彼此间的生活习性有所不同。

白条地藤壶为暖温种,在水温较高的夏季附着数量较多^[32]。白脊藤壶虽属广温种,水温变化对其影响不大,但由于其偏好平静无浪的环境^[32],夏、秋季南麂列岛受台风影响,风浪较大^[38],故白脊藤壶在这两个季节数量极少,而冬季为南麂列岛风浪最小的季节^[38],白脊藤壶大量出现,与白条地藤壶的附着数量高峰错开,故两者间的生态位重叠值为零。白脊藤壶与纹藤壶的情况较为特殊,这两个物种均为广温种,以往研究也表明常在同一区域共同出现,而在南麂列岛却表现出完全不同的资源利用方式,这可能是由于这两个物种相较南麂潮间带的其他优势种数量较少,且其迁移能力弱、喜好群居的特点使得本就不多的数量主要集中于一两个资源位点中,从而导致白脊藤壶与纹藤壶在资源位点中的分布没有产生交集,即生态位重叠值为零。

从生态位理论的角度看,群落的演替就是群落中的物种逐渐替换为生态位宽度较宽、适应能力强的物种的过程。中华小藤壶等物种属于生态位宽度较窄的先锋物种,在群落演替的早期占据了潮间带,其后随着群落的发展,经过群聚、竞争、对生境反应等过程^[39]先锋种逐渐替换为个体较大、适应力更强的物种,如鳞笠藤壶、疣荔枝螺等。这些物种在南麂列岛潮间带生态系统中占据优势使得整个大型底栖动物群落结构较稳定,对环境变化就有较强的适应能力和耐受能力^[40-41],若无人为因素的干扰,整个生态系统可以长期维持平衡。

表 3 中南麂列岛潮间带各优势种之间的生态位重叠值较低,而表 4 中生态位相似比例大于 0.4 的优势种有 84 对,这表明南麂列岛潮间带的大型底栖动物利用资源的方式较相近,彼此之间的生活方式较类似,而同时各优势种群间对资源的共享趋势较明显。这种资源共享趋势的出现与岩相潮间带的动物群落垂直分带有关,这种分布特征使得具有类似资源利用方式的物种占据不同的潮间带空间,从而减小了种间竞争的压力,例如前文中提到的同以藻类为食的滨螺、钩虾^[42-43]由于耐干性不同,占据了不同的潮区,缓解了种间竞争的压力。可见由于南麂列岛潮间带环境复杂多变,物种的竞争能力不只由资源利用能力所决定,一些研究也证实潮间带动物的分布还受生活史、繁殖策略、底质状况及其它物种干扰等多种因素的影响^[36, 44-45]。

致谢:南麂列岛国家海洋自然保护区管理局陈万东、林利、倪孝品、伍尔魏、曾贵侯在采样过程中给予协助,胡月妹帮助鉴定样品,在此一并致谢。

参考文献 (References):

- [1] Grinnell J. The niche-relationships of the California thrasher. *The Auk*, 1917, 34(4): 427-433.
- [2] Mueller L D, Altenberg L. Statistical inference on measures of niche overlap. *Ecology*, 1985, 66(4): 1024-1210.
- [3] Smith E P. Niche breadth, resource availability, and inference. *Ecology*, 1982, 63(6): 1675-1681.
- [4] Westman W E. Measuring realized niche spaces: climatic response of chaparral and coastal sage scrub. *Ecology*, 1991, 72(5): 1678-1684.
- [5] Levins R. *Evolution in Changing Environments*. Princeton: Princeton University Press, 1968: 120-120.
- [6] Schoener T W. Some methods for calculating competition coefficients from resource-utilization spectra. *The American Naturalist*, 1974, 108(961): 332-340.
- [7] Schoener T W. The Anolis lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology*, 1968, 49(4): 704-726.
- [8] Petraitis P S. Likelihood measures of niche breadth and overlap. *Ecology*, 1979, 60(4): 703-710.
- [9] Hurlbert S H. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology*, 1978, 59(1): 67-77.
- [10] MacArthur R, Levins R. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 1967, 101(921): 377-385.
- [11] Wang J H. The models of niche and their application. *Ecological Modelling*, 1995, 80(2/3): 279-291.

- [12] Schwartz M W. Using niche models with climate projections to inform conversation management decisions. *Biological Conservation*, 2012, 155: 149-156.
- [13] Podchong S, Schmidt-Vogt D, Honda K. An improved approach for identifying suitable habitat of Sambar Deer (*Cervus unicolor* Kerr) using ecological niche analysis and environmental categorization; case study at Phu-Khieo Wildlife Sanctuary, Thailand. *Ecological Modelling*, 2009, 220(17): 2103-2114.
- [14] Anderson R P. A framework for using niche models to estimate impacts of climate change on species distributions. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 2013, 1297: 8-28.
- [15] Shcheglovitova M, Anderson R P. Estimating optimal complexity for ecological niche models: a jackknife approach for species with small sample sizes. *Ecological Modelling*, 2013, 269: 9-17.
- [16] 常丽, 何元庆, 杨太保, 赵勇, 朱国锋, 牛贺文, 张涛, 杜建括, 浦焱. 玉龙雪山白水 1 号冰川退缩迹地的植被演替. *生态学报*, 2013, 33(8): 2463-2473.
- [17] Gutiérrez M, Ramirez A, Bertrand S, Mórón O, Bertrand A. Ecological niches and areas of overlap of the squat lobster 'munida' (*Pleuroncodes monodon*) and anchoveta (*Engraulis ringens*) off Peru. *Progress in Oceanography*, 2008, 79(2-4): 256-263.
- [18] 刘金福, 洪伟. 格氏栲群落生态学研究——格氏栲林主要种群生态位的研究. *生态学报*, 1999, 19(3): 347-352.
- [19] 苏志尧, 吴大荣, 陈北光. 粤北天然林优势种群生态位研究. *应用生态学报*, 2003, 14(1): 25-29.
- [20] 刘贵河, 王国杰, 汪诗平, 张英俊, 邵新庆, 宛新荣, 郝树广. 内蒙古典型草原主要草食动物食性及其营养生态位研究——以大针茅群落为例. *草地学报*, 2013, 21(3): 439-435.
- [21] Decaëns T, Margerie P, Renault J, Bureau F, Aubert M, Hedde M. Niche overlap and species assemblage dynamics in an ageing pasture gradient in north-western France. *Acta Oecologica*, 2011, 37(3): 212-219.
- [22] 刘建军, 徐艳华. 水磨河底栖动物群落结构的生态位分析. *水生生物学报*, 1997, 21(2): 101-108.
- [23] 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, 25(11): 3037-3043.
- [24] 赵永强, 曾江宁, 高爱根, 陈全震, 寿鹿, 廖一波, 黄逸君. 椒江口潮间带大型底栖动物的生态位. *应用生态学报*, 2009, 20(5): 1176-1183.
- [25] Galparsoro I, Borja Á, Bald J, Liria P, Chust G. Predicting suitable habitat for the European lobster (*Homarus gammarus*), on the Basque continental shelf (Bay of Biscay), using Ecological-Niche Factor Analysis. *Ecological Modelling*, 2009, 220(4): 556-567.
- [26] 陈国通, 杨晓兰, 杨俊毅, 高爱根. 南麂列岛环境质量调查与潮间带生态研究. *东海海洋*, 1994, 12(2): 1-15.
- [27] McIntyre A, Eleftheriou A. *Methods for the Study of Marine Benthos*. 3rd ed. Oxford: Blackwell Publishing, 2005: 1-38.
- [28] 徐兆礼, 陈亚瞿. 东黄海秋季浮游动物优势种聚集强度与鲈鲶渔场的关系. *生态学杂志*, 1989, 8(4): 13-19.
- [29] Clarke K R. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 1993, 18(1): 117-143.
- [30] Olsford F, Somerfield P J, Carr M R. Relationships between taxonomic resolution and data transformations in analyses of a macrobenthic community along an established pollution gradient. *Marine Ecology Progress Series*, 1997, 149(1-3): 173-181.
- [31] Bray J R, Curtis J T. An ordination of upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, 1957, 27(4): 325-349.
- [32] 刘瑞玉, 任先秋. 中国动物志无脊椎动物(第四十二卷甲壳动物亚门蔓足下纲围胸总目). 北京: 科学出版社, 2007.
- [33] 王祯瑞. 中国动物志软体动物门双壳纲贻贝目. 北京: 科学出版社, 1997.
- [34] 李冠国, 范振刚. 海洋生态学. 北京: 高等教育出版社, 2004: 19-19.
- [35] Morton B, Morton J E. *The Sea Shore Ecology of Hong Kong*. Hong Kong: Hong Kong University Press, 1983.
- [36] Schneider K R, Van Thiel L E, Helmuth B. Interactive effects of food availability and aerial body temperature on the survival of two intertidal *Mytilus* species. *Journal of Thermal Biology*, 2010, 35(4): 161-166.
- [37] Dayton P K. Competition, disturbance and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecological Monographs*, 1971, 41(4): 351-389.
- [38] 黄树生. 南麂海域海浪分布基本特征. *海洋通报*, 1994, 13(4): 10-19.
- [39] 李振基, 陈圣宾. 群落生态学. 北京: 气象出版社, 2011: 129-129.
- [40] Birchenough S N R, Frid C L J. Macrobenthic succession following the cessation of sewage sludge disposal. *Journal of Sea Research*, 2009, 26(4): 258-267.
- [41] Wang Z Y, Gao S, Huang H J. Spatial variations of tidal water level and their impact on the exposure patterns of tidal land on the central Jiangsu coast. *Acta Oceanologica Sinica*, 2010, 29(1): 79-87.
- [42] 齐钟彦, 马绣同, 王祯瑞, 林光宇, 徐凤山, 董正之, 李凤兰, 吕端华. 黄渤海的软体动物. 北京: 农业出版社, 1989.
- [43] 任先秋. 中国动物志无脊椎动物第四十一卷甲壳动物亚门蔓足目钩虾亚目(一). 北京: 科学出版社, 2006: 31-31.
- [44] Berlow E L, Navarrete S A. Spatial and temporal variation in rocky intertidal community organization: lessons from repeating field experiments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1997, 214(1-2): 195-229.
- [45] Aguilera M A. The functional roles of herbivores in the rocky intertidal systems in Chile: a review of food preferences and consumptive effects. *Revista Chilena de Historia Natural*, 2011, 84(2): 241-261.