DOI: 10.20103/j.stxb.202209052531

陈怡卉,汪振华,章守宇,程晓鹏,邹沁东,林沅.大陈岛礁海域甲壳类群落结构时空格局及其环境驱动.生态学报,2023,43(23):9577-9596. Chen Y H, Wang Z H, Zhang S Y, Cheng X P, Zou Q D, Lin Y.Spatio-temporal pattern and environmental drivers of crustacean communities structure in the sea area around Dachen Islands.Acta Ecologica Sinica,2023,43(23):9577-9596.

大陈岛礁海域甲壳类群落结构时空格局及其环境驱动

陈怡卉1,汪振华1,2,*,章守宇1,2,程晓鹏1,邹沁东1,林 沅1

- 1上海海洋大学海洋生态与环境学院,上海 201306
- 2上海海洋大学海洋牧场工程技术研究中心,上海 201306

摘要:为探究局地尺度下近岸岛礁海域之多变水体环境、极高空间异质性对生物群落的影响,于 2020—2021 年 4 个季度在大陈岛礁海域底拖网采样,利用等级聚类(cluster)、非度量多维标度(NMDS)等多元统计方法分析甲壳类群落结构的时空格局,并整合温度,盐度、深度等环境因子进行冗余分析(RDA)以解析影响因素,同时利用丰度生物量曲线(ABC)及 W 统计量评估群落稳态。结果显示:全年共采集甲壳类 53 种,隶属 2 目 13 科 29 属,虾类占总种类数的 56.60%,种类数秋季(43 种)>冬季(41 种)>春季(31 种)>夏季(26 种)。优势种的季节更替明显,夏秋季以哈氏仿对虾(Parapenaeopsis hardwickii)、中华管鞭虾(Solenocera crassicornis)和三疣核子蟹(Portunus trituberculatus)为代表的中大型经济种为主,冬春季则以双斑蟳(Charybdis bimaculata)和细巧仿对虾(Parapenaeopsis tenella)为代表的小个体饵料种为主,口虾蛄(Oratosquilla oratotria)在各个季节皆为优势种。甲壳类资源密度季节间变化明显,空间分布不均,呈现秋季最高,春季最低,夏秋两季极显著高于冬春季(P<0.001),且近岩礁区资源密度最大,河口侧浅水区最小的特点。受洄游物种的季节性迁移和选择性分布,以及岛礁系统内水文环境的区域分化等因素影响,甲壳类群落结构具有显著的季节和空间差异,形成夏秋季异质性高,冬春季相似性大,河口侧浅水区与外侧深水区分化程度突出的格局。底层水温、底层盐度、底层溶氧和水深等环境因子与群落异质性存在显著关系。ABC 曲线表明甲壳类群落状态稳定,具有较强的抗干扰能力。研究表明,大陈岛礁海域优势甲壳类季节变动强烈,且在局地尺度上一定程度表现出区域化的群落结构,但皆保持着较高的资源水平,对当地渔业资源的维系发挥着积极作用,也为当地海洋牧场的功能设计提供了资源基础。

关键词:大陈岛;甲壳类;群落结构;时空格局;丰度生物量曲线;环境因子

Spatio-temporal pattern and environmental drivers of crustacean communities structure in the sea area around Dachen Islands

CHEN Yihui¹, WANG Zhenhua^{1,2,*}, ZHANG Shouyu^{1,2}, CHENG Xiaopeng¹, ZOU Qindong¹, LIN Yuan¹

- 1 College of Marine Ecology and Environment, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China
- 2 Engineering Research Center of Marine Ranching, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

Abstract: We analyzed the spatial and temporal patterns of crustacean communities based on bottom trawl samples of four seasons from 2020 to 2021 in order to investigate the effects of changeable marine environment and high spatial heterogeneity on biological communities in the coastal islands at the local scale. Multivariate statistical methods were employed including hierarchical clustering and non-metric multidimensional scaling (NMDS). Environmental factors such as temperature, salinity, and depth were investigated simultaneously to resolve the influencing factors using redundancy analysis (RDA), while community stability was assessed using abundance biomass curves (ABC) and W-statistics. A total of 53 species of crustacean were collected, belonging to 29 genera, 13 families, and 2 orders, with shrimps accounting for 56.06% of the

基金项目: 国家重点研发计划项目(2019YFD0901303)

收稿日期:2022-09-05; 网络出版日期:2023-08-15

^{*}通讯作者 Corresponding author.E-mail: zh_wang@ shou.edu.cn

total species number. There were 43 species found in the autumn, followed by 41 species in the winter, 31 species in the spring, and 26 species in the summer. The seasonal changes of the dominant species were obvious. In summer and autumn, the dominant species were medium- and large-sized economic species, such as Parapenaeopsis hardwickii, Solenocera crassicornis, and Portunus trituberculatus, whereas small individual bait species like Charybdis bimaculata and Parapenaeopsis tenella dominated in the winter and spring. Oratosquilla oratotria was revealed as the only dominant species in common in the four seasons. The density of crustacean resources fluctuated dramatically throughout the year, with an uneven spatial distribution, peaking in autumn and declining in spring, and the highly significant higher in summer and autumn than in winter and spring (P < 0.001), with the highest resource density in the near rocky reef area and the smallest in the shallow water area on the estuary side. Affected by the migration and selective distribution of seasonal migratory species, as well as the regional differentiation of the hydrological environment in the reef system, the crustacean community structure had significantly seasonal changes and regional differences, forming a pattern of high heterogeneity in summer and autumn, high similarity in winter and spring, and outstanding differentiation between shallow and deep water areas on the estuary side and the outer side. Environmental factors such as bottom water temperature, bottom salinity, bottom dissolved oxygen, and water depth were significantly correlated to community structure heterogeneity. The ABC curve showed that the crustacean community was stable and had a strong tolerance to disturbance. This study demonstrated that the dominant crustacean resources in the sea area around Dachen Island had a clear seasonal cycle, and varied in community structure in different regions on the local scale, but they all maintained high levels of resources, which played a positive role in the maintenance of local fishery resources and provided a resource basis for the functional design of local marine ranching.

Key Words: Dachen Islands; crustaceans; community structure; spatio-temporal pattern; abundance biomass curve; environmental factors

近岸岛礁海域因其特殊的地理位置、极高的资源养护能力和独特的生物多样性维持功能,成为生产生活、科学研究和管理保护工作的重要区域^[1-5]。该海域往往是连接淡水和外侧海洋环境的缓冲带,从生物圈层次上看,是从淡水向海洋过度的重要生态过度区。而从资源产出角度全面解构其系统状况,并揭示其功能特征和潜在的生态服务功能,为资源的合理利用和高效管理提供参考,是海洋科学研究的重要内容。因此,围绕岛礁海域资源格局的系统研究显得颇为重要。

环境与海洋动物群落分布之间的关系是生态学的一个基本问题。近年来,随着甲壳类群落生态学研究的不断深入,近岸、河口等浅水海域局域尺度的研究逐渐活跃,沿岸岛礁海域的相关研究也有一定积累^[6-11]。尽管围绕岛礁海域甲壳类群落结构的研究越来越多,但岛礁系统这一特殊生境的多变水体环境、极高空间异质性是否造成群落结构的多元化这一问题认识不足。大陈岛礁海域复杂的流系、多样的底质和凹凸的地形,加之潮间带的影响以及镶嵌其中的各种养殖设施和海岸工程结构体,共同形成了空间异质性极高的栖息环境。研究认为,相比开阔海域,高异质性的岛礁海域其生物群落更易受栖息地及海底环境的动态变化所制约。为了验证上述科学问题,本文将从大陈岛礁海域甲壳类资源状况、群落组成的时空格局及其环境因子的集成驱动机制、群落稳态三方面进行分析,为海域渔业资源的保护和合理利用及海洋牧场的功能设计提供直接依据。

1 材料与方法

1.1 站点设置

围绕大陈岛上下主岛共设置 21 个站位(2020 年 9 月为前 20 个站点),调查范围为 28°22′—28°28′N, 121°48′—122°00′E(图 1)。研究海域主要位于 10m 等深线外侧,西侧水深小于 10m,东、北、南侧水深大于 10m,上、下大陈两主岛中间为水深 10—30m 的潮流槽。根据岛礁辐射范围,水平方向上将研究海域细划为岩

礁区(2、3、8、9、13、21号)、近岩礁区(4、7、12、14、17、18号)、河口侧浅水区(1、10、11、16号)和外侧深水区(5、6、15、19、20号)。2020年9月(夏季)、11月(秋季)、2021年1月(冬季)、4月(春季)连续开展4个季度的渔业资源底拖网调查。

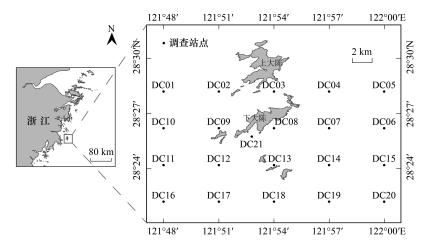


图 1 大陈岛礁海域调查区域及采样布设

Fig.1 Survey area and sampling stations of Dachen Islands

1.2 采样方法

甲壳类样本皆采用单船网板底拖网采集,网板类型为 V 型铸铁。租用当地拖网渔船浙椒渔 15050 协助采样。网具全长 36m,其中网袖长度 16m,目大 6cm+7cm+16cm(袖口);网身长度 18m,目大 3.5cm+4.5cm+5.5cm(与网袖连接处),网囊长度 2m,目大为 2cm。拖曳时网口平均有效扩张高度和宽度分别约为 1.5m 和5m,曳纲在水深为 25m 以内时设置长度为 100m,水深大于 25m 时长度设置成 150m,平均拖速为 3.0kt。2020年夏季渔获物较多时拖曳时间设置为 15min,其余航次皆为 20min。采样和实验环节皆依据《海洋调查规范—海洋生态调查指南》(GB17263.9, 2007)进行。各站位温盐深等水文环境因子采用温盐深仪监测同步测定(对比后采用合理数据进行分析)。对每站所得渔获物进行编号、记录和冰鲜保存,带回下大陈临时实验场地进行分类与生物学测量,重量精确到 0.01g。甲壳类鉴定主要依据《浙江动物志(甲壳类)》和《东海经济虾蟹类渔业生物学》等工具资料,并对不同物种进行大、中、小型分类,分类依据为优势组体长/甲长和体重,具体范围详见表 1。

表 1 大中小型甲壳类的分类依据 Table 1 Classification basis of large, medium and small crustaceans

类群 Categories		优势组体长/甲长 Body length/Carapace length of advantage group body length/ carapace length	优势组体重 Weight of advantage group	代表物种 Representative species
虾类 Shrimps	大型	>120mm	30—80g	日本囊对虾(Marsupenaeus japonicus)
	中型	50—120mm	5—30g	哈氏仿对虾(Parapenaeopsishardwickii)、 葛氏长臂虾(Palaemon gravieri)
	小型	<50mm	<5g	戴氏赤虾(Metapenaeopsis dalei)、 中国毛虾(Acetes chinensis)
蟹类 Crabs	大型	>90mm	>90g	三疣梭子蟹(Portunus trituberculatus)
	中型	30—90mm	>30g	细点圆趾蟹(Ovalipes punctatus)
	小型	<30mm	<10g	双斑蟳(Charybdis bimaculata)

1.3 数据处理

采用 Pinkas^[12]相对重要性指数(IRI)判定群落优势种:

$IRI = (N+W) \times F \times 10^4$

式中,N 为某物种的个数占总数的百分比,W 为某物种的重量占总重量的百分比,F 为某物种出现的站次数占调查总站次数的百分比。IRI>1000,物种为优势种;100—1000,重要种;IRI<100,少见种。

各测站拖网渔获物资源密度的估算采用扫海面积法[13],计算式为:

$$\rho_i = C_i / a_i q$$

式中, ρ_i 为第 i 站的资源密度(重量: kg/km^2 ;尾数:尾 $/km^2$); C_i 为第 i 站的每小时拖网渔获量(重量:kg/h;尾数:尾/h); a_i 为第 i 站的网具每小时扫海面积(km^2/h)(网口水平扩张宽度(km)×拖曳距离(km),拖曳距离为拖网速度(km/h)和实际拖网时间(h)的乘积;q 为网具捕获率(可捕系数,=1-逃逸率),取 0.5。调查海域资源密度取各站点拖网渔获物密度的算术平均数。采用单因素方差分析(ANOVA)和最小显著差法(LSD)对季节间和区域间资源密度进行差异性检验,显著性水平为 α =0.05。

通过置换多元方差分析(PERMANOVA)探索群落结构差异的潜在来源^[14-15]。基于丰度数据构建 Bray-Curtis 相似性矩阵,数据使用之前进行标准化处理(皆统一为每小时的渔获数量)和四次方根转化^[16]。采用非度量多维标度排序(NMDS)和等级聚类(Cluster),分析甲壳类群时空格局^[17-18],同时结合丰度生物量(ABC)曲线及 W 统计量进行群落扰动和变化分析^[18]。NMDS 二维结果图的可用性用胁迫系数(Stress)来衡量,Stress<0.2 时,表示其图形有一定解释意义^[19]。相似性百分比(SIMPER)用来判别造成群落组间差异性和组内相似性贡献率较大的关键生物。相似性分析(ANOSIM)用于检验生物组合之间差异的统计学意义,置换次数为999。

冗余分析(RDA)用于分析生物群落与环境因子的相关性。对物种数据进行去趋势对应分析(DCA),根据每个轴梯度长度(LGA)选择最佳排序方法^[20]。根据 DCA 分析结果,本研究选择冗余分析。原始环境数据进行标准化处理。采用 R4.0.4 的 vegan 包完成,并用 rdacea. hp 包进行层次分割获取单个解释变量的贡献^[21]。

站点图、资源密度分布图使用 ArcGIS10.8 绘制,群落结构的多元分析基于 PRIMER7.0 实现,数据统计在 SPSS26 中完成。

2 结果与分析

2.1 环境特征

大陈岛水体环境季节变动明显。底层水温(BT)、底层溶氧(BDO)在季节间呈现极显著差异(P=0.000)。 夏季的底层盐度(BS)远低于冬春季(P=0.000, P=0.003)。春季的底层海水叶绿素(BChl.a)显著高于夏季(P=0.03),极显著高于秋冬季(P=0.000)。夏季无机氮(DIN)极显著低于其他三季(P<0.01)(表 2)。

水平方向上,外侧深水区与其他区域形成清晰划分,具有局域相对高盐、低氧特征。外侧深水区的盐度显著高于其他区域(P<0.05),底层溶氧极显著低于其他区域(P<0.01)。外侧深水区底温在夏季显著低于其他区(P<0.05),冬季极显著高于其他三区(P<0.01)。春季的叶绿素含量在近岩礁区显著高于其他区域(P<0.05),夏季外侧深水区显著低于其他区域(P<0.05)。营养盐方面,冬季的无机氮在岩礁区极显著低于其他区域,春季河口侧浅水区极显著高于其他区;冬季的活性磷酸盐在外侧深水区极显著高于最低区域近岩礁区(P=0.005),春季河口侧浅水区显著高于其他区域(P<0.05)。

水深主导的垂直方向上,底温、底盐以及底层溶氧以 10m 为深度梯度出现季节性差异。春夏季,随水深的增加底温下降,在 20—30m 与 1—20m 形成显著差异(P<0.05),秋冬季变化趋势相反,10—20m 底温较高,但仅冬季有统计学差异(P_{Q} <0.05);底盐则始终保持 20—30m 显著高于 10—20m(P<0.05);底层溶氧随水深降低,但在春季无水深间显著差异(P_{Q} <0.05);春季的最主要差异体现在叶绿素含量,20—30m 初级生产力明显较高(P<0.01)。

表 2 不同季节环境因子统计结果

Table 2 Statistical results of environmental factors in different seasons

		季节(均值	[±标准差)			
环境因子		Season(m	nean±SD)		F 统计量	P
Environmental factors	夏季	秋季	冬季	春季	F-statistic	Γ
	Summer	Autumn	Winter	Spring		
底温 Bottom temperature/℃	26.81±0.87	20.18±2.13	10.83 ± 1.07	15.09±0.29	F(3,36.352) = 1180.280	0.000 **
底盐 Bottom salinity/‰	28.38±2.04	30.02±2.27	31.34±1.26	30.30±0.65	F(3,38.954) = 9.775	0.000 **
底溶氧/(mg/L) Bottom dissolved oxygen	7.55±0.13	8.24±0.29	10.31±0.30	9.47±0.11	F(3,41.267) = 1026.962	0.000 **
底叶绿素/(μg/L) Bottom chlorophyll-a	1.41±0.74	1.15±0.70	1.11±0.68	2.11±1.11	F(3,79) = 6.187	0.001 **
酸碱度 Potential of hydrogen	8.31±0.04	8.16±0.12	8.48±0.22	8.34±0.06	F(3,40.629) = 15.334	0.000 **
无机氮/(mg/L) Dissolved inorganic nitrogen	0.26±0.09	0.42±0.07	0.37±0.03	0.42±0.05	F(3,39.937) = 16.164	0.000 **
活性磷酸盐/(mg/L) Reactive phosphate	0.06±0.03	0.07 ± 0.03	0.07 ± 0.04	0.05±0.03	F(3,79)=25.419	0.097

^{*}表示 P<0.05, **表示 P<0.01, BChl.a 和 PO_4 .P 采用单因素方差分析(ANOVA),其他因子采用 Welch 检验

2.2 种类组成及优势种更替

结果共采集甲壳类 53 种,隶属 2 目 13 科 29 属(表 3)。夏季共捕获甲壳类 26 种,秋、冬、春季为 43、41、31 种。四季均出现物种 19 种,占全年总种类数的 35.85%,包括重要经济种哈氏仿对虾、三疣梭子蟹、口虾蛄等。单一季节分布物种 15 种。区域间物种组成差异明显,岩礁区全年采集物种 40 种,近岩礁区、河口侧浅水区、外侧深水区各为 47、31、38 种,且秋冬春三季,近岩礁区物种数均为最丰富,河口侧浅水区种类数明显低于其他三区。

表 3 大陈岛礁海域甲壳类物种名录

Table 3 Species list of crustacean in Dachen Islands

目、科 Order、Family	种名 Species	夏季 Summer	秋季 Autumn	冬季 Winter	春季 Spring
口足目 Stomatopoda					
虾蛄科 Squillidae	断脊小口虾蛄 Oratosquilla interrupta	+	+	+	+
	口虾蛄 Oratosquilla oratotria	+	+	+	+
	条尾近虾蛄 Anchisquilla fasciata		+		+
	窝纹网虾蛄 Dictyosquilla foveolata	+	+		+
	尖刺口虾蛄 Oratosquilla mikado		+		
	小眼绿虾蛄 Clorida microphthalma		+		
	长叉口虾蛄 Oratosquilla nepa		+		
	前刺小口虾蛄 Oratosquilla perpensa			+	
十足目 Decapoda					
对虾科 Penaeidae	扁足异对虾 Atypopenaeus stenodactylus	+	+	+	+
	刀额仿对虾 Parapenaeopsis cultrirostris	+	+	+	+
	哈氏仿对虾 Parapenaeopsis hardwickii	+	+	+	+
	细巧仿对虾 Parapenaeopsis tenella	+	+	+	+
	鹰爪虾 Trachypenaeus curvirostris		+	+	+
	周氏新对虾 Metapenaeus joyneri	+	+	+	+
	刀额新对虾 Metapenaeus ensis		+		
	中国明对虾 Fenneropenaeus chinensis	+	+		
	假长缝拟对虾 Parapenaeus fissuroides		+	+	

目、科	种名	夏季	秋季	冬季	春季
Order Family	Species	Summer	Autumn	Winter	Spring
	长毛对虾 Penaeus penicillatus		+	+	
	戴氏赤虾 Metapenaeopsis dalei		+	+	
	日本囊对虾 Marsupenaeus japonicus			+	
管鞭虾科 Solenoceridae	中华管鞭虾 Solenocera crassicornis	+	+	+	+
	凹管鞭虾 Solenocera koelbeli			+	
樱虾科 Sergestidae	中国毛虾 Acetes chinensis	+	+	+	+
鼓虾科 Alpheidae	日本鼓虾 Alpheus japonicus	+	+	+	+
	鲜明鼓虾 Alpheus distinguendus	+	+	+	+
长臂虾科 Palaemonidae	安氏白虾 Exopalaemon annandalei	+	+	+	+
	脊尾白虾 Exopalaemon carinicauda		+	+	+
	葛氏长臂虾 Palaemon gravieri	+	+	+	+
	巨指长臂虾 Palaemon macrodactylus	+	+		+
	锯齿长臂虾 Palaemon serrifer	+		+	
	东海红虾 Plesionika izumiae		+	+	+
	齿额红虾 Plesionika dentirostris		+		
藻虾科 Hippolytidae	鞭腕虾 Lysmata vittata	+	+	+	+
	脊额外鞭腕虾 Exhippolysmata ensirostris		+	+	
	长枪船形虾 Tozeuma lanceilatum		+	+	+
	横斑鞭腕虾 Lysmata kuekenthali		+	+	+
褐虾科 Crangonidae	腹褐虾 Crangon affinis				+
玻璃虾科 Pasiphaeidae	细螯虾 Leptochela gracilis			+	+
梭子蟹科 Portunidae	红星梭子蟹 Portunus sanguinolentus	+	+	+	
	矛形梭子蟹 Portunus pulchricristatus	+	+	+	+
	三疣梭子蟹 Portunus trituberculatus	+	+	+	+
	纤手梭子蟹 Portunus gracilimanus	+	+	+	
	变态蟳 Charybdis variegata			+	
	日本蟳 Charybdis japonica	+	+	+	+
	锐齿蟳 Charybdis acuta		+		
	双斑蟳 Charybdis bimaculata	+	+	+	+
	锈斑蟳 Charybdis feriatus	+	+	+	
	拟穴青蟹 Scylla paramamosain		+		
长脚蟹科 Goneplacidae	隆线强蟹 Eucrate crenata	+	+	+	+
	长手隆背蟹 Carcinoplax longimana			+	
蜘蛛蟹科 Majidae	双角互敬蟹 Hyastenus diacanthus			+	+
	四齿矶蟹 Pugettia quadridens			+	
瓷蟹科 Porcellanidae	日本岩瓷蟹 Petrolisthes japonicus		+	+	+

^{+:}表示样品中出现该物种

夏季优势种有 6 种,其中哈氏仿对虾和刀额仿对虾优势度不持续,为当季优势种。秋季优势种中三疣梭子蟹、断脊小口虾蛄、中华管鞭虾优势度不再持续,为暖水季优势种。冬季优势种减少为 4 种,双斑蟳优势度突出,与细巧仿对虾,日本蟳共同构成冷水季优势种。春季,日本鼓虾为当季优势种(表 4)。夏春、夏冬、秋冬、秋春季间优势种种类更替率分别为 0.90、0.89、0.71、0.75,夏秋、冬春季优势种较重叠,更替率分别为 0.43 和 0.20。综上,大陈海域夏秋季节优势种以经济种为主,冬春季节小型个体取而代之。口虾蛄为全年优势种,优势度突出。

表 4 大陈岛海域甲壳动物优势种组成

Table 4 The dominant species composition of crustaceans in Dachen Islands

季节 Seasons	种类 Species	生物量百分比/% Percentage of biomass	尾数百分比/% Percentage of individuals	频率/% Frequency	相对重要性指数 Index of relative importance
夏季	口虾蛄 Oratosquilla oratotria	28.98	20.08	100.00	4906
Summer	哈氏仿对虾 Parapenaeopsis hardwickii	20.00	28.90	100.00	4890
	中华管鞭虾 Solenocera crassicornis	6.65	14.25	100.00	2090
	三疣梭子蟹 Portunus trituberculatus	26.50	5.65	60.00	1929
	刀额仿对虾 Parapenaeopsis cultrirostris	4.39	10.01	100.00	1441
	断脊小口虾蛄 Oratosquilla interrupta	5.39	6.55	95.00	1135
秋季	口虾蛄 Oratosquilla oratotria	37.41	26.36	100.00	6377
Autumn	三疣梭子蟹 Portunus trituberculatus	23.15	10.34	100.00	3349
	断脊小口虾蛄 Oratosquilla interrupta	10.57	9.23	100.00	1981
	双斑蟳 Charybdis bimaculata	7.21	15.43	76.19	1726
	中华管鞭虾 Solenocera crassicornis	4.04	9.38	100.00	1342
冬季	双斑蟳 Charybdis bimaculata	29.60	26.98	76.19	4311
Winter	口虾蛄 Oratosquilla oratotria	32.29	9.50	100.00	4178
	细巧仿对虾 Parapenaeopsis tenella tenella	4.93	26.77	95.24	3019
	日本蟳 Charybdis japonica	11.86	2.97	71.43	1059
春季	口虾蛄 Oratosquilla oratotria	35.55	21.75	100.00	5185
Spring	日本鼓虾 Alpheus japonicus	9.28	14.37	100.00	2366
	日本蟳 Charybdis japonica	18.37	2.18	100.00	2055
	双斑蟳 Charybdis bimaculata	6.70	15.10	90.48	1972
	细巧仿对虾 Parapenaeopsis tenella	3.41	13.80	100.00	1721

2.3 资源量的季节变动与空间分布

甲壳类资源密度呈现出秋季>夏季>冬季>春季节的季节变化特征。丰度的季节间差异极显著(F=5.111, P=0.003),秋季丰度约为冬季的 1.3 倍(P=0.006),春季的 1.7 倍(P=0.003);夏季丰度约为春季 1.6 倍(P=0.009),也较高于冬季(P=0.017)。生物量同样具有季节间极显著差异(F=6.731, P=0.000)。

水平方向上,甲壳类资源分布不均(图 2、3)。夏季,近岩礁区资源密度高,外侧深水区低,但无显著差异。秋季,外侧深水区丰度最高,河口侧浅水区最低(P=0.028)。冬季,近岩礁区、外侧深水区丰度显著高于岩礁区、河口侧浅水区(P<0.05),外侧深水区生物量极显著高于岩礁区与河口侧浅水区(P=0.001),近岩礁区生物量显著高于岩礁区与河口侧浅水区(P=0.016, P=0.012)。春季,丰度在近岩礁区最高,生物量在外侧深水区最高,河口侧浅水区依然为资源量最低,且外侧深水区生物量远高于其他三区(P<0.01)。

垂直方向上,甲壳类丰度和生物量在全年时间范围内均随水深的增加而增加,但各水深间无显著差异 (P>0.05), Pearson 分析显示,水深与丰度之间存在很弱的正相关(R=0.26,P=0.02); 而以季节做时间范围,冬季的资源量以 5m 为水深梯度即呈现显著差异: 25—30m 的资源量显著高于 15—20m、10—15m(P<0.05), 20—25m 显著高于 10—15m(P<0.05); 此时做 Pearson 分析,丰度与生物量均与水深存在中等程度正相关 $(R_{\pm g}=0.60,P=0.004;R_{\pm h}=0.65,P=0.002)$ 。需要注意的是,夏季资源量与水深的增减关系逆转,资源量随水深增加而下降。

2.4 群落结构的时空差异

2.4.1 群落差异潜在来源

PERMANOVA 分析结果显示,"季节"和"区域"因子在 0.01 水平对群落结构产生影响,两因子的交互作用也在 0.01 水平发挥作用,而"水深"的影响在 0.05 水平(表 5)。"季节"的方差解释度为 38.65%,远大于其他因子。群落结构变动受"季节"因子的强烈影响,而"区域"对群落的作用具有"季节"依赖性。

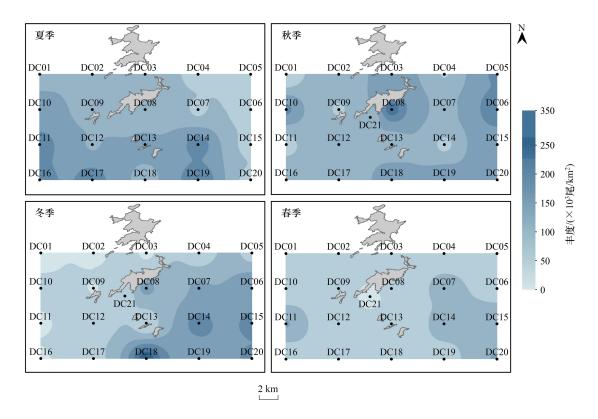


图 2 大陈岛甲壳类丰度的空间分布

Fig.2 Spatial distribution of crustacean abundance in Dachen Islands

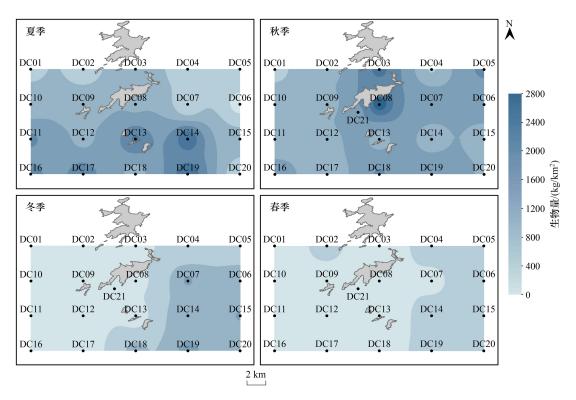


图 3 大陈岛甲壳类生物量的空间分布

Fig.3 Spatial distribution of crustacean biomass in Dachen Islands

± -	整体丰度数据集的置换名元方差	ハ +に+人 1人 /士 田
⊼ ₹ 5	整体丰度数据集的直换多元力差	分析检验结果

Table 5 The results of permutation multivariate analysis of variance based on whole abundance dataset

数据源 Source	自由度 Degree of freedom	平方和 Sum of square	均方和 Mean square	F 统计量 F-statistic	P值 P-value	蒙特卡洛检验 P-value(Monte Carlo test)	置换次数 Unique Perms	方差解 释度% Variance of explained
季节 Season	3	29103	9700.9	24.627	0.001 **	0.001	999	38.65
区域 Region	3	3466.8	1155.6	2.9336	0.001 **	0.003	999	9.32
水深 Depth	2	1796.1	898.06	2.2798	0.023 *	0.006	998	2.94
季节×区域 Season×Region	9	7117.5	790.83	2.0076	0.003 **	0.001	997	14.02
季节×水深 Season×Depth	4	2318.1	579.54	1.4712	0.084	0.071	998	6.50
区域×水深 Region×Depth	2	1154.2	577.08	1.465	0.133	0.134	998	1.42
季节×区域×水深 Season×Region×Depth	2	690.6	345.3	0.87658	0.585	0.597	999	1.58
残差 Residual	57	22453	393.92					25.56
总 Total	82	88252						

^{**} 表示 P<0.01; *表示 P<0.05

2.4.2 群落结构季节变化

全年丰度数据集聚类结果显示,60%相似性下夏季与秋季群落完全分离,群落结构特异性强,而冬季和春季群落在65%相似性附近部分分离(图 4),存在明显交叉,群落结构具有相似性。NMDS 在胁迫系数为0.15 下显示相似结果,具有一定解释度(图 5)。ANOSIM 全局检验,季节间群落差异极显著(R=0.698, P=0.001)。

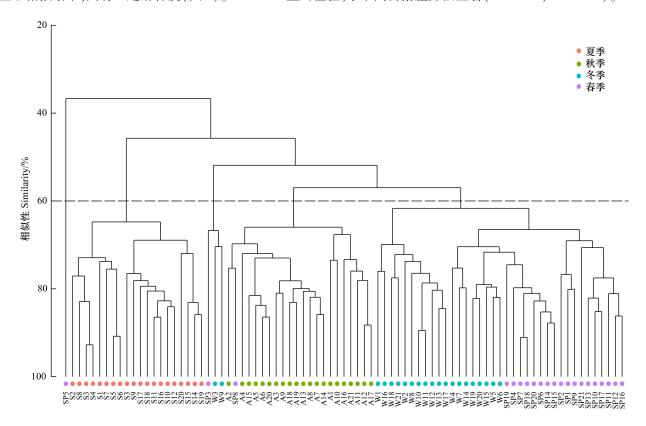


图 4 大陈岛海域甲壳类群落全年聚类分析

Fig.4 Annual cluster analysis of crustacean communities in Dachen Islands

S:夏季 Summer; A:秋季 April; W:冬季 Winter; SP:春季 Spring

群落相似性分析结果显示(表6),各季群落的组内相似性范围为63.36%—70.96%,特征种季节变更明显,多为优势种。夏季特征种全部为优势种;秋季在优势种基础上新增5个特征种,其中,优势种口虾蛄、中华管鞭虾、断脊小口虾蛄为贡献率前三;冬季新增5种,优势种口虾蛄、细巧仿对虾以及日本鼓虾为贡献率前三;春季新增4种,贡献率前三均为春季优势种。口虾蛄是四个季节唯一的共同特征种。群落相异性分析结果显示(表6),夏冬两季间群落差异性最高,相异性系数为62.24%,其次为夏春。夏冬季主要分歧种为哈氏仿对虾、细巧仿对虾、内额仿对虾等;夏春季主要分歧种为日本鼓虾、刀额仿对虾、哈氏仿对虾、双斑蟳和细巧仿对虾;秋冬季主要分歧种为断脊小口虾蛄、中华管鞭虾、双斑蟳、安氏白虾;夏秋季主要分歧种为细巧仿对虾、双斑

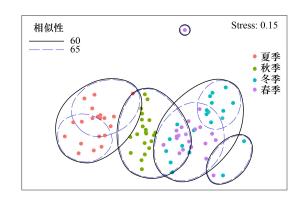


图 5 大陈岛海域甲壳类群落全年 NMDS 排序图
Fig.5 Annual NMDS ordination diagram of crustacean community in Dachen Islands

NMDS:非度量多维标度排序 Non-metric multidimensional scaling

蟳、刀额仿对虾等、三疣梭子蟹等;秋春两季主要分歧种为断脊小口虾蛄、中华管鞭虾、双斑蟳、日本鼓虾等;冬春季主要分歧种为安氏白虾、双斑蟳、中国毛虾等。

2.4.3 群落结构空间差异

水平方向上,夏季群落在四个区域未发生完全分离(图 6),但 ANOSIM 检验显示外侧深水区群落与岩礁区和近岩礁区具有显著差异(R_{D-R} =0.336,P=0.048; R_{D-N} =0.379,P=0.017),造成群落区域差异的典型分歧种为中华管鞭虾、中国毛虾、扁足异对虾、三疣梭子蟹等。秋季(图 6),外侧深水区呈现单独聚集状态,群组 II则主要由河口侧浅水区站点组成,ANOSIM 显示外侧深水区群落与河口侧浅水区、近岩礁区呈极显著差异(R_{D-S} =0.9,P=0.008; R_{D-N} =0.472,P=0.009),与岩礁区呈显著差异(R_{D-R} =0.459,P=0.015),同时,河口侧浅水区群落的典型分歧种为扁足异对虾、双斑蟳、日本鼓虾等,外侧深水区群落典型分歧种则为双斑蟳、葛氏长臂虾、红星梭子蟹等。冬季(图 6),区域分化不清晰,但外侧深水区站点单独聚集,ANOSIM显示外侧深水区与其他区域群落分化极显著(R_{D-S} =1,P=0.008; R_{D-N} =0.675,P=0.004; R_{D-R} =0.8,P=0.002),河口侧浅水区与近岩礁区分化显著(R_{S-N} =0.456,P=0.029);外侧深水区群落的典型分歧种为双斑蟳、安氏白虾、日本蟳等,而河口侧浅水区与近岩礁区群落分化的典型分歧种为双斑蟳、脊尾白虾、中华管鞭虾等。春季(图 6),河口侧浅水区站点主要集中在群组II,ANOSIM显示河口侧浅水区群落与近岩礁区和外侧深水区具有显著性差异(R_{S-D} =0.875,P=0.029; R_{S-N} =0.373,R=0.038),典型分歧种为中国毛虾、隆线强蟹、三疣梭子蟹、断脊小口虾蛄等。

垂直方向上,除秋季外的群落,均以 10m 做水深划分,产生一定程度分化,ANOSIM 检验显示,10—20m 群落与 20—30m 群落差异显著 ($R_{\mathbb{Z}^{\mp}}=0.312$,P=0.009; $R_{\mathbb{Z}^{\pm}}=0.418$,P=0.001; $R_{\mathbb{Z}^{\pm}}=0.359$,P=0.002)。 \mathbb{Z}^{\pm} ,两个水深群落的组间平均差异性为 32.36%,SIMPER 结果表明;三疣梭子蟹、红星梭子蟹和日本蟳在 10—20m 水层的平均丰度较高,而中国毛虾、中华管鞭虾、扁足异对虾和细巧仿对虾则在 20—30m 的平均丰度较高,断脊小口虾蛄在 10—20m 的平均丰度几乎是 20—30m 的两倍。冬季,两群落的组间平均差异性为 40.66%,日本蟳和安氏白虾主要分布在 10—20m,而口虾蛄集中分布在 20—30m。春季,两群落的组间平均差异性为 31.13%,中国毛虾、细螯虾和隆线强蟹在 10—20m 的平均丰度是 20—30m 的近乎 3 倍,断脊小口虾蛄则在 20—30m 的平均丰度是 10—20m 的几乎 6 倍。

2.5 环境因子对甲壳类群落的影响

去趋势对应分析结果表明,本研究适用基于线性模型的冗余分析。蒙特卡洛显著性检验结果显示,全年与夏秋冬三季的第一排序轴均达到极显著水平(P=0.001)。

表 6 大陈岛海域甲壳类各季节群落相似性与群落相异性贡献种(70%)

Table 6 Species contributing to similarity and dissimilarity of seasonal crustaceans community in Dachen Island (70%)

		御	组内相似性贡献率/%	%/			弱	组间差异性贡献率/%		
本米		Similarity	Similarity contribution rate in group	in group			Dissimilarity	Dissimilarity contribution rate between groups	between groups	
Species	夏季	秋季	冬季	春季	夏秋	夏冬	秋冬	夏春	秋春	冬春
	A.S = 69.66	A.S = 70.96	A.S = 63.36	A.S = 68.25	A.D = 43.50	A.D = 62.24	A.D = 47.07	A.D = 57.99	A.D = 41.76	A.D = 37.75
哈氏仿对虾 Parapenaeopsis hardwickii	18.92	7.27			5.27	8.16	4.76	7.65	3.99	3.57
口虾虫 Oratosquilla oratotria	16.38	12.16	12.22	13						3.48
刀额仂对斯 Parapenaeopsis cultrirostris	13.99				5.83	7.33	3.47	7.76	3.77	
中华管鞭虾 Solenocera crassicornis	12.87	8.63				5.5	5.52	5.52	5.78	3.56
断脊小口虾蛄 Oratosquilla interrupta	9.72	8.61			3.05	4.98	6.87	4.74	6.87	
三疣核子蟹 Portunus trituberculatus		8.56	5.94		5.53	3.37	3.47	3.91	4.94	3.75
细巧仿对虾 Parapenaeopsis tenella		8.3	12.68	11.91	96.9	9.7	3.57	7.16		3.76
周氏新对虾 Metapenaeus joyneri		6.94		6.79			3.34		2.87	4.01
扁足异对虾 Atypopenaeus stenodactylus		6.65	6.21		4.44	3.07	2.76	3.15	3.22	3.75
日本蟳 Charybdis japonica		4.31		6.65	3.73	3.31	2.97	3.4		3.84
日本鼓虾 Alpheus japonicus			11.46	11.92	5.21	7.34	4.07	8.48	5.13	
鲜明鼓虾 Alpheus distinguendus			7.8	7.67	3.13	4.23	3.22	5.16	4.41	3.23
葛氏长臂虾 Palaemon gravieri			69.7	6.64	3.08	3.92	3.48	3.69	3.4	
双斑蜱 Charybdis bimaculata			5.8	9.24	6.95	5.71	5.34	7.42	5.56	6.67
中国毛虾 Acetes chinensis			4.84		4.15	3.5	4.34	4.32	4.89	5.88
锈斑蟳 Charybdis feriatus					3.52		3.21		4.19	
红星核子蟹 Portunus sanguinolentus					3.47					
鞭脱虫 Lysmata vittata					3.41				2.98	3.42
横斑鞭腕虾 Lysmata kuekenthali					3.27		2.68		3.09	
安氏白虾 Exopalaemon annandalei						4.4	5.07			6.85
脊尾白虾 Exopalaemon carinicauda							3.08			4.02
细螯虾 Leptochela gracilis									3.11	4.08
隆线强蟹 Eucrate crenata									3.1	3.89
矛形核子蟹 Portunus pulchricristatus										3.16
.总计 Total	71.88	71.43	74.64	73.82	71	72.42	71.22	72.36	71.3	70.92

A.S 为组内平均相似度(%), A.D 为组间平均差异性(%)

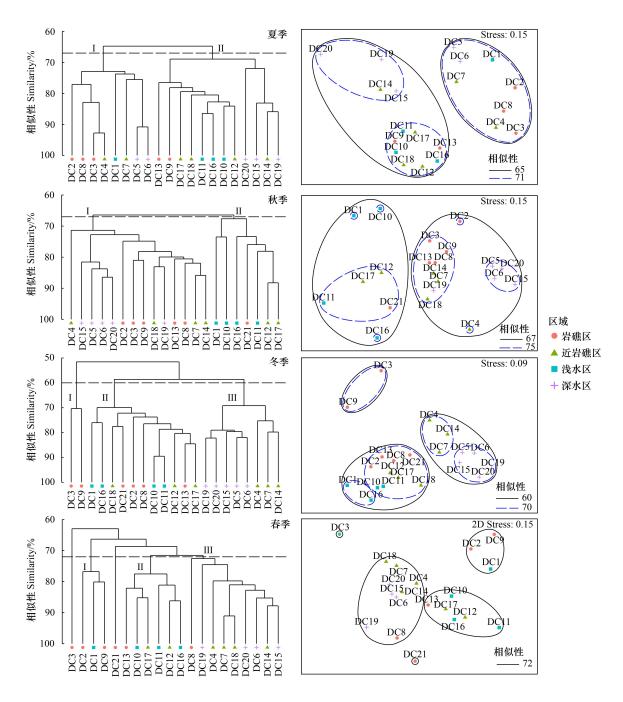


图 6 大陈岛海域甲壳类群落季节聚类分析与排序

Fig.6 Seasonal cluster analysis and NMDS of crustacean communities in Dachen Islands

全年丰度数据的 RDA 研究发现,环境因子矩阵共解释 53.19%的生物群落季节变化,其中仅 pH 和活性磷酸盐对群落的变化没有显著性影响(P>0.05)(图 7)。层次分割获取单个解释变量的贡献结果显示,底温和底层溶氧贡献远高于其他变量,分别为 30.19%和 30.25%。以轴 1 为界,夏秋季群落沿轴正向分布,冬春季群落则负向分布,而轴 1 与底温和底溶氧显著相关;同时,秋季主要沿轴 2 负向分布,其他季节仅外侧深水区沿轴 2 负向分布,轴 2 相关性较高的因子为水深、底盐等。夏秋季代表生物为中华管鞭虾、哈氏仿对虾、刀额仿对虾、锈斑蟳等,均与底温正相关,刀额仿对虾与哈氏仿对虾与底温的相关性尤为强烈。冬春季群落代表种类包括双斑蟳、细巧仿对虾、日本鼓虾、安氏白虾、中国毛虾等;双斑蟳与水深、底盐和无机氮正相关,且与其他物种相较与深度的相关性强烈,日本鼓虾、细巧仿对虾与底盐、无机氮和底层溶氧正相关。

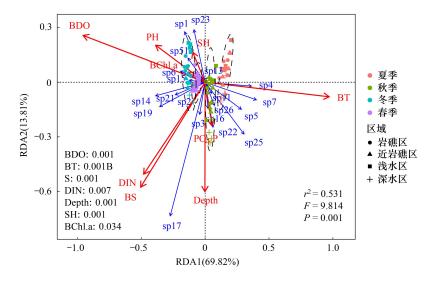


图 7 全年甲壳类群落与环境因子的冗余分析

Fig.7 RDA between annual crustacean community and environmental factors

BDO:底层溶解氧;BT:底层温度;BS:底层盐度;DIN:无机盐;SH:空间异质性;BChl.a:底层叶绿素

夏季(图 8),环境因子共解释 72.29%的生物群落空间差异,仅底层溶氧和无机氮对群落结构的影响无统计学意义(P=0.496, P=0.094),单个解释量贡献值前三为活性磷酸盐(21.86%)、底盐(14.87%)、和底层叶

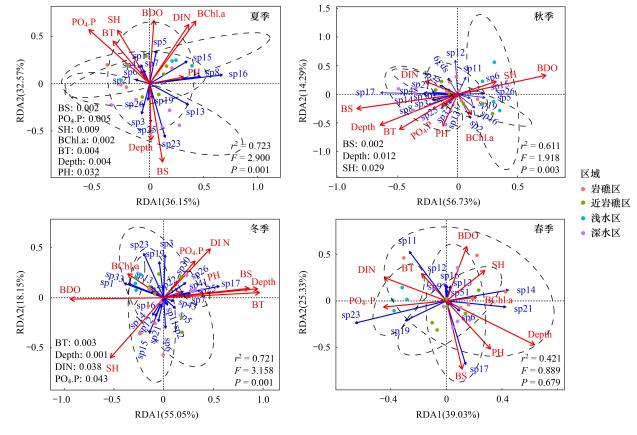


图 8 四个季节甲壳类群落与环境因子的冗余分析

Fig.8 RDA between crustacean community and environmental factors in four seasons PO₄.P:活性磷酸盐;sp1—sp53:物种名称见附录 1

绿素(12.55%)。外侧深水区分布在轴 2 的负方向,代表生物为中国毛虾、矛形梭子蟹、中华管鞭虾和扁足异对虾等,与水深和底盐正相关;其他区域主要分布在轴 2 正方向,代表生物中刀额仿对虾、口虾蛄、鲜明鼓虾等与活性磷酸盐、底温相关性强烈,三疣梭子蟹、日本蟳、红星梭子蟹等则与叶绿素和 pH 正相关。秋季(图 8),群落空间差异的解释率为 61.07%,底盐产生极显著影响(P=0.002)、水深和空间异质性具有显著影响(P=0.012, P=0.029),单个解释量贡献值分别为 48.15%、20.72%、11.23%。外侧深水区沿轴 1 负向分布,代表生物为双斑蟳、日本鼓虾、刀额仿对虾、红星梭子蟹等,与底盐和水深正相关;河口侧浅水区沿轴 1 正向分布,代表生物为断脊小口虾蛄、周氏新对虾、葛氏长臂虾、日本蟳等,与空间异质性正相关。冬季(图 8),群落空间差异的解释率为 72.10%,底温、水深具有极显著性影响(P=0.003, P=0.001),无机氮和活性磷酸盐具有显著性影响(P=0.038, P=0.043),单个解释量贡献值分别为 20.77%、14.73%、4.85%、3.10%。外侧深水区分布在轴1 正方向,代表种为双斑蟳、周氏新对虾、中华管鞭虾等,与水深、底温正相关;河口侧浅水区沿轴 1 负方向分布,代表种为安氏白虾、脊尾白虾、矛形梭子蟹,主要与叶绿素正相关。春季(图 8),共解释 42.13%的群落空间差异,各环境因子的影响均不具有统计学意义。

2.6 群落稳态变化

四个季节的 ABC 曲线均呈现前段生物量曲线在上,丰度曲线在下,后段交叠的模式,W值均为正,秋、春季相较于夏、冬季,生物量曲线在更高位上变化(图9)。各季节丰度和生物量曲线累积优势度的前5位基本同时由当季优势种占据,而全年优势种口虾蛄在四季一直保持着第一生物量优势种的绝对地位,从而造就生物量曲线始终高位发展的态势(表7)。

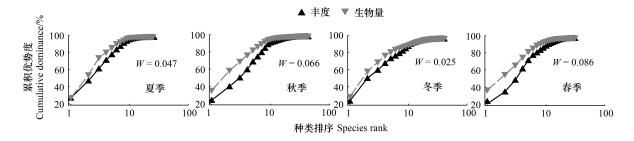


图 9 甲壳类群落四个季节的丰度生物量曲线

Fig.9 The seasonal abundance and biomass curves of crustacean communities

不同区域的 ABC 曲线总体上依然表现为生物量曲线在上的模式,除去冬季的岩礁区,W 值均为正(图 10)。夏季,岩礁区和近岩礁区生物量曲线与丰度曲线相伴上升,差距不大,而河口侧浅水区和外侧深水区生物量在高位发展;秋季,ABC 曲线的区域差异刚好与夏季相反;冬季,岩礁区的 ABC 曲线模式逆转为丰度在上,而其他三区依然为生物量在上;春季,近岩礁区和外侧深水区生物量曲线相对高位发展(表 7)。

3 讨论

3.1 大陈岛礁海域甲壳类组成与优势种更替

大陈岛礁海域采集的甲壳类以广温广盐种类为主。与长江口北支水域比较^[10],共有物种 18 种,与南麂列岛附近海域共有种 32 种^[22],种类组成基本属于东海沿岸广泛分布种^[23]。从生态类型看,有 72%为广温广盐类群。同步监测的环境数据显示,底层水温变化范围为 10.83—26.81℃,底层盐度变化范围为 28.38‰—31.34‰,年内变化范围较大,因此更适宜耐受性较强的广温广盐物种。周年及季节优势种均属广温广盐生态类群,因此,广温广盐种对大陈岛甲壳类群落变化起绝对主导。

本研究 4 个航次共采集甲壳类 53 种,夏季 26 种、秋季 43 种、冬季 41 种,春季 31 种。与朱玉丹等^[9]在大陈洋产卵场开展的调查相比(38 种),秋季物种数明显(26 种)较多,与椒江口调查记录的 26 个物种(春季

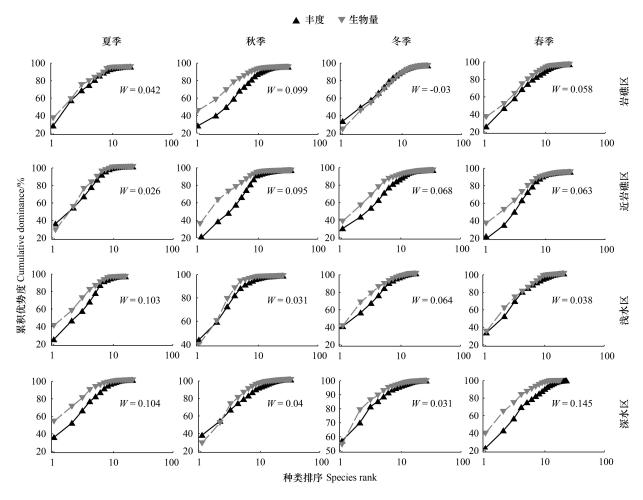


图 10 甲壳类群落四个区域的丰度生物量曲线

Fig.10 The regional abundance and biomass curves of crustacean communities

21 种,秋季 20 种)相较^[24],丰富性更为明显。上述调查海域与本研究有重叠,调查范围相对更广,而站点设置少,皆为影响捕获物种数的因素之一,但更值得关注的是岛礁系统生境类型多样化问题。大陈洋产卵场海域开阔,比较而言生境类型相对单一,椒江口靠近沿岸低盐水,温盐范围相对较窄,且采样站点图显示,多数站点远离岛礁。因此,对于营底栖生活的甲壳类而言,岛屿效应是造成本次调查物种繁多的重要原因。本研究中的岛礁生境调查结果与大陈岛开阔海域的现存记录形成鲜明对比,直观的体现出岛礁生境的空间高异质性是物种多样性的重要支撑。徐兆礼等^[25]在瓯江口对十足目和口足目虾类的调查研究中指出,岛礁海域及其外部海域,往往是种类较多的水域,齐海明等^[24]通过对比分析椒江口、瓯江口、东海大陆架甲壳类研究结果后强调了岛礁附近海域是甲壳动物资源保护的重点关注区域,这些观点与本调查结果不谋而合,因此,基于实际提出,岛礁海域可以支撑起更为丰富的甲壳类多样性。

大陈岛优势种组成与乐清湾、瓯江口共有种 6 种^[26-27],属于浙江中南部海域优势种组成^[28]。优势种季节更替明显,表现为夏秋季以哈氏仿对虾、三疣梭子蟹、中华管鞭虾等中大型个体的经济种为群落主导,冬春季则以双斑蟳、细巧仿对虾、日本鼓虾这类小型个体的饵料生物占主要地位。其优势种基本为洄游性物种,故洄游物种的的繁殖、索饵及迁移习性是造成该海域优势种季节性更替的重要原因。洄游性物种不同生命阶段对水温、盐度有严格要求,产卵和幼体发育阶段要求较低盐度。根据宋海棠等^[23]的研究,哈氏仿对虾、刀额仿对虾在东海产卵季节为夏季(6—8 月),幼虾密集分布在 30m 水深以浅的沿岸低盐海域索饵成长,并随个体长大逐渐向外侧海区移动,秋季在 30—60m 水深海域分布密度较高,冬季向东可分布到 100m 水深海域越冬。

表 7 各区域不同季节丰度和生物量占比前 5 的种类

Table 7 The results of permutation multivariate analysis of variance based on whole abundance dataset

		rable /	rable / The results of permutat	ion muitivariate analys	permutation inmityariate analysis of variance based on whole abundance dataser	vnoie abundance datase	1	
₩ ‡F		丰度 Al	丰度 Abundance			生物量	生物量 Biomass	
Seasons	岩礁区	近岩礁区	河口侧浅水区	外侧深水区	岩礁区	近岩礁区	河口侧浅水区	外侧深水区
	Rocky reef area	Near-rocky reef area	Shallow water area	Deep water area	Rocky reef area	Near-rocky reef area	Shallow water area	Deep water area
夏季	哈氏仿对虾 32.66	哈氏仿对虾 34.99	哈氏仿对虾 28.03	中华管鞭虾 34.58	口虾蛄 41.64	三疣梭子蟹 27.77	口虾蛄 43.92	三疣梭子蟹 52.86
Summer	口虾蛄 28.91	口虾蛄 18.18	口虾蛄 21.43	哈氏仿对虾 16.29	哈氏仿对虾 21.70	哈氏仿对虾 26.51	哈氏仿对虾 17.16	中华管鞭虾 16.99
	刀额仿对虾 11.35	刀额仿对虾 12.84	断脊小口虾蛄 10.94	中国毛虾 14.18	三疣梭子蟹 16.23	口虾蛄 20.65	三疣梭子蟹 14.42	哈氏仿对虾 9.81
	周氏仿对虾 6.03	中华管鞭虾 10.61	中华管鞭虾 10.70	口虾蛄 10.51	刀额仿对虾 4.38	中华管鞭虾 7.42	断脊小口虾蛄 9.54	口虾蛄 9.24
	中华管鞭虾 5.81	断脊小口虾蛄 8.51	三疣梭子蟹 9.79	周氏新对虾 5.56	断脊小口虾蛄 3.94	断脊小口虾蛄 6.43	红星梭子蟹 4.57	周氏新对虾 3.49
秋季	口虾蛄 32.66	三疣梭子蟹 21.37	口虾蛄 45.12	双斑蟳 36.68	口虾蛄 49.99	三疣梭子蟹 38.94	口虾蛄 41.02	口虾蛄 27.54
Autumn	断脊小口虾蛄 11.44	口虾蛄 20.08	断脊小口虾蛄 15.20	口虾蛄 16.01	三疣梭子蟹 12.79	口虾蛄 27.34	三疣梭子蟹 20.39	三疣梭子蟹 23.26
	双斑蟳 9.76	断脊小口虾蛄 9.58	周氏新对虾 13.25	中华管鞭虾 12.81	断脊小口虾蛄 10.97	断脊小口虾蛄 9.65	断脊小口虾蛄 18.94	双斑蟳 21.54
	三疣梭子蟹 9.40	中华管鞭虾 9.32	三疣梭子蟹 9.49	扁足异对虾 7.42	日本蟳 8.84	日本蟳 5.72	周氏新对虾 9.21	中华管鞭虾 7.11
	中华管鞭虾 9.19	扁足异对虾 8.80	细巧仿对虾 6.18	哈氏仿对虾 4.76	双斑蟳 3.96	周氏新对虾 4.76	日本蟳 5.88	断脊小口虾蛄 5.89
冬季	细巧仿对虾 36.37	细巧仿对虾 33.32	细巧仿对虾 39.55	双斑蟳 57.06	口虾蛄 27.38	口虾蛄 41.61	口虾蛄 40.10	双斑蟳 54.54
Winter	日本鼓虾 15.81	双斑蟳 13.28	安氏白虾 15.66	细巧仿对虾 12.95	日本蟳 21.29	日本蟳 18.41	日本蟳 27.11	口虾蛄 24.63
	葛氏长臂虾 8.49	扁足异对虾 10.10	中国毛虾 10.85	口虾蛄 11.48	三疣梭子蟹 8.63	双斑蟳 11.75	细巧仿对虾 10.23	三疣梭子蟹 7.07
	口虾蛄 8.07	日本鼓虾 8.80	口虾蛄 8.79	周氏仿对虾 3.76	细螯虾 6.80	三疣梭子蟹 9.10	脊尾白虾 7.41	周氏新对虾 3.43
	鲜明鼓虾 6.84	口虾蛄 8.41	日本鼓虾 8.24	日本鼓虾 3.37	鲜明鼓虾 5.38	细巧仿对虾 6.34	安氏白虾 3.53	锈斑蟳 5.27
春季	口虾蛄 28.81	口虾蛄 23.61	中国毛虾 32.46	口虾蛄 22.75	口虾蛄 40.05	口虾蛄 41.39	口虾蛄 33.71	口虾蛄39.78
Spring	日本鼓虾 20.95	细巧仿对虾 15.64	口虾蛄 18.61	双斑蟳 20.06	日本蟳 14.91	日本蟳 15.63	三疣梭子蟹 26.71	日本蟳 24.86
	双斑蟳 10.50	日本鼓虾15.00	细巧仿对虾 17.27	日本鼓虾 13.69	日本鼓虾 11.63	三疣梭子蟹 10.53	日本蟳 12.46	日本鼓虾 10.00
	鲜明鼓虾 11.20	双斑蟳 13.15	双斑蟳 10.59	细巧仿对虾 12.99	三疣核子蟹 11.02	日本鼓虾 9.86	周氏新对虾 6.57	双斑蟳 9.21
	细巧仿对虾 5.92	中国毛虾 9.37	周氏新对虾 4.32	鲜明鼓虾 5.56	周氏新对虾 5.57	双斑蟳 7.86	双斑蟳 4.49	三疣梭子蟹 3.69

调查海域水深范围在 30m 以浅,由此推测,春季水温回暖,哈氏仿对虾、刀额仿对虾产卵洄游进入该海域,于夏季在此聚集形成庞大的繁殖群体,产卵结束进入秋季,随水温下降索饵群体逐渐游离进入 30m 以深海域,而原繁殖群体由于能量消耗造成大量个体死亡,使得种群数量急速下降,故在秋季优势度大幅降低,进入常见种划分范畴,最终成为该海域夏季的特有优势种;比较而言,中华管鞭虾繁殖期相对较晚、较长,从夏季开始维持至秋季(7—10月),故其繁殖群体在夏秋两季于调查海域大量存在,形成两季优势种,同时,索饵群体的游离、繁殖群体中部分亲虾的死亡,使得秋季优势度低于夏季;调查海域也是三疣梭子蟹的重要产卵场,但与虾类不同的是,三疣梭子蟹可越过 1 到 3 个冬天,因此其优势度反而在秋季有所上升。冬季,水温转凉,洄游性物种离开该海域,生态位空出,由小型饵料物种及定居性物种接替补充,成为冷水季节优势种。外部人为干扰也是造成冬春季优势种个体小型化的重要因素。由于伏季休渔管控,主要捕捞季节在夏末至冬初,渔汛期间个体较大者被捕捞,从而加剧冬春季节优势种个体小型化。另外,口虾蛄在全年时间范围内保持着资源量的压倒性优势,较其他优势种的相对重要性指数高出不少。口虾蛄为多年生甲壳类,喜好穴居,游泳能力强,是凶猛的捕食肉食性动物,食性较广,以鱼虾贝类为食,耐氧能力强,这些生物学特征奠定其资源竞争能力[29]。

3.2 大陈岛礁海域甲壳类资源量的变化特征

大陈岛甲壳类资源量呈现夏秋季显著高于冬春季的状态。各季优势种对当季丰度贡献率的平均值为71.14%,生物量贡献率的平均值为81.86%,优势种的季节更替牵连资源量的季节变化。该海域是多数物种的产卵场与索饵场[23-24],春季物种多样性得以补充恢复,洄游性物种经过繁殖育幼使得种群数量增大,成为夏秋季节的主要捕捞量;同时,渔业生产的相关因素也是导致群落结构和数量变化的重要因素。物种的生活习性也会造成资源量空间格局上的差异。夏季,外侧深水区是资源量的低洼,此时,优势种由繁殖群体和幼体构成,由于对低盐环境的依赖,主要分布在沿岸河口侧浅水区和岩礁附近。秋季开始,索饵群体逐渐向外侧海域迁移进行越冬洄游,调查海域资源量高值区逐渐向外侧深水区移动,河口侧浅水区成为秋冬春三季的资源低洼。垂向的资源分布印证了相同规律,夏季资源量在盐度较低的10—20m较高,结合SIMPER分析结果可知,在此水深范围平均丰度较高的物种是三疣梭子蟹、红星梭子蟹等洄游性蟹类,而夏季正是其产卵季节,繁殖群体在此水深范围内更加聚集。夏季结束,资源量向20—30m倾斜,也正是由于部分繁殖群体的消亡和索饵群体的移动。

3.3 大陈岛礁海域甲壳类群落结构时空格局及其环境因子的集成驱动机制

大陈岛甲壳类群落随水体环境的季节变化既呈现波动特征,又表现出稳定状况。聚类和排序结果显示,夏季、秋季群落各自单独聚集,特异性强,冬春两季群落呈现交叉现象,具有一定相似性。时间格局下的群落结构差异由群落内部生物效应和外部环境非生物效应共同影响。研究认为,优势种繁殖和索饵习性的差异,是导致群落季节异质特征的主要生物因素^[30-31]。SIMPER 进一步指出,各季节优势种同时扮演着造成季节群落分离的主要分歧种。造成夏秋季群落分离的主要分歧种为细巧仿对虾、双斑蟳和刀额仿对虾等,刀额仿对虾是夏季特有优势种,而双斑蟳在夏季仅为常见种。冬春季共有优势种四种,故两季群落结构相似,季节分界模糊。优势种作为群落中的关键因子,对于维持群落结构稳定性具有重要意义。另一方面,物种组成结构差异与水文环境的季节变化具有十分重要的联系^[32-35]。RDA显示底温、底盐、底溶氧等多个环境参数能够解释 53.19%的群落季节变化,底温和底溶氧的单个解释量远高于其他参数。夏秋季底温较高,成为影响生物群落的关键因子,三疣核子蟹、中华管鞭虾、哈氏仿对虾等优势种对水温的需求较高,这是因为该时期的甲壳类群体以幼体为主,对低温的耐受程度低^[23,],因而依赖于较高水温,同时需要低盐环境。冬春季底层溶氧上升,生物群体对溶氧有更高的要求,同时,相较于夏秋季,盐度和叶绿素的影响逐渐增大,重要优势种双斑蟳对盐度有绝对的需求,日本鼓虾和细巧仿对虾对盐度和溶氧都具有较高要求。此外,海底流场也是生物行为的潜在影响因素,其具体机制需要进一步深入探讨。

岛礁生境因其多样的底质和复杂的地形更具有空间异质性,PERMANOVA结果表明,区域对群落结构有显著影响,甲壳类群落也表现出不同区域的结构差异。夏季,外侧深水区群落结构差异突出,中国毛虾、扁足

异对虾、细巧仿对虾、矛形梭子蟹等小型个体的分歧种在外侧深水区的平均丰度明显较高,RDA 指出,这些物种更倾向于水深相对较深、盐度相对较高的生境;第一分歧种中华管鞭虾也有此生境选择倾向;而重要经济种三疣梭子蟹则表现出近岩礁区平均丰度最高特征,似乎更依恋于空间异质性较高的礁石区。秋季之后,双斑蟳的优势度突出,成为典型优势种,此后造成外侧深水区群落与其他区域群落异化的第一贡献种持续为双斑蟳,其平均丰度在外侧深水区明显高于其他区域,这与该物种对生境环境的物理需求有关,RDA 显示双斑蟳强烈依恋于较高的盐度和水深,而双斑蟳同时作为河口侧浅水区群落的分歧种,在河口侧浅水区的平均丰度明显较低,这一现象与RDA 揭示的信息相吻合。双斑蟳对生境的定向选择,是秋、冬两季外侧深水区、河口侧浅水区群落同时显著异化的重要原因。另外,安氏白虾、脊尾白虾等河口种在外侧深水区的平均丰度为0,进一步加剧外侧深水区与河口侧浅水区的群落空间分化。春季,河口侧浅水区群落的单一分化,与中国毛虾、隆线强蟹、细螯虾、巨指长臂虾等饵料种在河口侧浅水区的高平均丰度有关。

水深与生境类型的转换相关联,生物对生境的选择自然会在垂直方向表现出变化。在研究的局地尺度下,水深依然能引起群落的细微差异,例如夏季三疣梭子蟹、红星梭子蟹和日本蟳在10—20m 有更多分布,而中华管鞭虾、细巧仿对虾相反;虾蟹类分布水深的差异和其主要习性密切相关,蟹类喜欢硬相岩礁生境,以便躲藏或抵抗强流,虾类喜欢软相泥地,"虾米吃稀泥",小粒径的软泥方便其滤食。岛礁海域的生境复杂性,使得甲壳类群落更易受栖息地及海底环境的动态变化所制约,从而展现出时空交互的动态格局。

3.4 大陈岛礁海域甲壳类群落稳态特征

尽管不同季节的 ABC 曲线特征不尽相同,但 W 统计值均为正值,说明大陈岛礁海域甲壳类群落抵抗捕捞干扰、污染和栖息地破坏的能力处于较高水平,群落较稳定。

ABC 曲线的不同特征主要由不同物种的生物量和丰度的比例引起,且优势种的体型大小也对丰度曲线和生物量曲线的位置有一定影响,ABC 曲线特征可在一定程度上反映群落中物种体型的相对大小^[36]。研究海域四个季度的生物量优势度曲线均位于丰度优势度曲线之上,说明甲壳类群落以大中型种类为主导,且口虾蛄在全年具有绝对的生物量优势。但从口虾蛄在冬季岩礁区的生物量占比下降导致其 ABC 曲线特征逆转,W值出现负值这一现象分析,本研究中 ABC 曲线在各季节各区域基本呈现生物量占优势这一信息,似乎并不能完全代表该海域的甲壳类群落状态,猜测口虾蛄的绝对主导作用可能掩盖了甲壳类群落的真实情况,从前期阐述的优势种的季节更替来看,十足目虾蟹类确实存在夏秋季以中型个体的经济种为主,向冬春季以小型的饵料种转变的事实。因此,站且只能认为口虾蛄在该岛礁海域的资源量充足且稳定。

在阐述群落组成格局的基础上,结合 ABC 曲线的区域差异,可以进一步揭示河口侧浅水区和外侧深水区在物种组成比例上有明显差异。中华管鞭虾是外侧深水区的第一丰度贡献种,生物量的 2 位,中国毛虾是丰度第 3 位,而在其他区域的丰度占比非常低,蟹类中双斑蟳在外侧深水区的丰度和生物量都最大,说明这些物种对外侧深水区环境确实存在选择倾向。同样,进入冬季,季节性洄游种退出生态位竞争后,安氏白虾、脊尾白虾等河口性种在河口侧浅水区的聚集就显现出来。

4 结论

本文通过对大陈岛礁海域甲壳类群落结构的研究,得出以下结论:

- (1)岛礁生态系统可以支撑丰富的甲壳类物种,优势种全年更替,资源量充沛。
- (2)大陈岛礁海域优势种多为洄游性种,夏秋季群落以哈氏仿对虾、中华管鞭虾、三疣梭子蟹等中大型经济种主导,冬春季则转变为小型饵料种占优势,同时口虾蛄周年兴盛不衰。
- (3)大陈岛礁海域甲壳类群落结构具有明显季节变化,夏季与秋季群落异质性高,冬春两季群落相似,底温、底盐和底层溶氧是造成群落季节波动的关键环境因子,优势种繁殖索饵习性发挥着重要生物效应。
- (4)生境的空间异质性和环境因子的区域差异导致岛礁系统内甲壳类群落产生区域分化,河口侧浅水区和外侧深水区的群落结构差异尤为突出,中华管鞭虾、双斑蟳对盐度较高的外侧深水区生境具有明显选择倾

- 向,而安氏白虾、脊尾白虾等河口种是河口侧浅水区低盐群落的特征种。
 - (5)大陈岛礁海域甲壳类群落全年较稳定,具有较高的抗干扰能力。

参考文献 (References):

- [1] Leaper R, Dunstan P K, Foster S D, Barrett N J, Edgar G J. Comparing large-scale bioregions and fine-scale community-level biodiversity predictions from subtidal rocky reefs across south-eastern Australia. Journal of Applied Ecology, 2012, 49(4): 851-860.
- [2] Claisse J T, Pondella D J 2nd, Williams J P, Sadd J. Using GIS mapping of the extent of nearshore rocky reefs to estimate the abundance and reproductive output of important fishery species. PLoS One, 2012, 7(1): e30290.
- [3] Richoux N B, Allan E L, Froneman P W. Developmental and spatial variations in the diet signatures of hyperbenthic shrimp *Nauticaris marionis* at the Prince Edward Islands based on stable isotope ratios and fatty acid profiles. Continental Shelf Research, 2016, 118: 1-10.
- [4] Trebilco R, Dulvy N K, Stewart H, Salomon A K. The role of habitat complexity in shaping the size structure of a temperate reef fish community.

 Marine Ecology Progress Series, 2015, 532; 197-211.
- [5] 周曦杰. 藻场碎屑产生机制及岛礁生态养护功能实现途径研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2018.
- [6] 纪莹璐, 王尽文, 张乃星, 孙滨, 宿凯, 王智. 日照市近海大型底栖动物群落结构和生物多样性. 上海海洋大学学报, 2022, 31(1): 119-130.
- [7] 刘坤, 俞存根, 许永久, 江新琴, 郑基, 于南京, 张佩怡, 蒋巧丽. 舟山群岛东侧海域春秋季主要甲壳类物种的空间生态位分析. 浙江大学学报: 理学版, 2021, 48(4): 450-460, 480.
- [8] 李凡, 丛旭日, 张孝民. 莱州湾 4 种大型甲壳类的空间与营养生态位. 水产学报, 2021, 45(8): 1384-1394.
- [9] 朱玉丹, 蒋日进, 周永东, 吴仁斌, 印瑞, 芮银, 张琳琳. 大陈洋产卵场保护区甲壳类群落结构特征及其与环境因子的关系. 应用生态学报, 2021, 32(4): 1489-1497.
- [10] 赵蓬蓬, 高春霞, 陈锦辉, 赵静, 戴黎斌, 王学昉. 长江口北支水域甲壳类群落结构特征. 水产科学, 2020, 39(4); 491-499.
- [11] 陈志劼, 吕少梁, 陆丽仪, 张静, 曾嘉维, 王学锋. 雷州半岛东部近岸海域大型底栖甲壳动物群落结构及其影响因子. 广东海洋大学学报, 2021, 41(1): 17-25.
- [12] Pinkas L M, Oliphant S, Iverson I L K. Food habits of albacore, bluefin tuna, and bonito in Californian waters. California Department of Fish Game Fish Bulletin, 1971, 152; 1-105.
- [13] 詹秉义. 渔业资源评估. 北京: 中国农业出版社, 1995.
- [14] Anderson M J, Gorley R N, Clarke K R. PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to software and statistical methods. Plymouth, England: PRIMER-E. 2008.
- [15] Anderson M, Ter Braak C. Permutation tests for multi-factorial analysis of variance. Journal of Statistical Computation and Simulation, 2003, 73 (2): 85-113.
- [16] Makherana F, Cuthbert R N, Dondofema F, Wasserman R J, Chauke G M, Munyai L F, Dalu T. Distribution, drivers and population structure of the invasive alien snail *Tarebia granifera* in the Luvuvhu system, South Africa. River Research and Applications, 2022, 38(8): 1362-1373.
- [17] Clarke K R. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. Austral Ecology, 1993, 18(1): 117-143.
- [18] Clarke K R, Warwick R M. Change in marine communities: An approach to statistical analysis and interpretation. Plymouth: Plymouth marine laboratory, 2001.
- [19] 周红, 张志南. 大型多元统计软件 PRIMER 的方法原理及其在底栖群落生态学中的应用. 青岛海洋大学学报: 自然科学版, 2003, 33 (1): 58-64.
- [20] 博卡德. 数量生态学-R语言的应用. 北京: 高等教育出版社, 2014.
- [21] Lai J S, Zou Y, Zhang J L, Peres-Neto P R. Generalizing hierarchical and variation partitioning in multiple regression and canonical analyses using the rdacca.hp Rpackage. Methods in Ecology and Evolution, 2022, 13(4): 782-788.
- [22] 晁文春. 南麂列岛附近海域甲壳类群落结构与生物多样性分析[D]. 舟山: 浙江海洋学院, 2013.
- [23] 宋海棠, 俞存根, 薛利建, 姚光展. 东海经济虾蟹类. 北京: 海洋出版社, 2006.
- [24] 齐海明. 椒江口海域甲壳动物群落结构和资源分布及其与环境因子的关系[D]. 上海: 上海海洋大学, 2014.
- -[25] 徐兆礼, 沈盎绿, 李新正. 瓯江口海域夏、秋季口足目和十足目虾类分布特征. 中国水产科学, 2009, 16(1): 104-112.
- [26] 张琳琳, 蒋日进, 徐义平, 印瑞, 陈峰, 陈鹏, 彭欣. 乐清湾甲壳类群落结构特征及其影响因素. 水产学报, 2020, 44(3): 447-460.
- [27] 颜文超, 宋伟华, 俞存根, 周青松, 郑基, 刘惠, 邓小艳, 张平. 瓯江口春秋季虾蟹类群落结构. 上海海洋大学学报, 2019, 28(1): 134-144.
- [28] 俞存根,宋海棠,姚光展,吕华庆.东海大陆架海域经济蟹类种类组成和数量分布.海洋与湖沼,2006,37(1):53-60.
- [29] 梅文骧,王春琳,张义浩,徐善良,曹根庭,钱春茂,陈亚国.浙江沿海虾蛄生物学及其开发利用研究报告.浙江水产学院学报,1996, 15(1):1-8.
- [30] 刘惠, 郭朋军, 俞存根, 邓小艳, 张平, 许永久, 颜文超, 谢旭. 舟山沿岸渔场甲壳类群落结构特征研究. 海洋科学, 2020, 44(2): 90-98.
- [31] 何思璇, 赖廷和. 防城港湾海域甲壳类群落结构及其与环境因子的关系. 应用海洋学学报, 2020, 39(3): 339-351.
- [32] Sabatés A, Olivar M P, Salat J, Palomera I, Alemany F. Physical and biological processes controlling the distribution of fish larvae in the NW Mediterranean. Progress in Oceanography, 2007, 74(2/3): 355-376.
- [33] Djurhuus A, Closek C J, Kelly R P, Pitz K J, Michisaki R P, Starks H A, Walz K R, Andruszkiewicz E A, Olesin E, Hubbard K, Montes E, Otis D, Muller-Karger F E, Chavez F P, Boehm A B, Breitbart M. Environmental DNA reveals seasonal shifts and potential interactions in a marine community. Nature Communications, 2020, 11(1): 1-9.
- [34] Arenas-Sánchez A, Dolédec S, Vighi M, Rico A. Effects of anthropogenic pollution and hydrological variation on macroinvertebrates in Mediterranean Rivers: a case-study in the upper *Tagus* river basin (Spain). Science of the Total Environment, 2021, 766: 144044.
- [35] 赵静,梁金玲,周曦杰,赵旭,章守宇.基于 GAM 模型的马鞍列岛海域优势甲壳类与环境因子的关系研究.南方水产科学,2017,13
- [36] 汪振华,赵静,王凯,章守宇. 马鞍列岛岩礁生境鱼类群落结构时空格局. 生态学报, 2013, 33(19); 6218-6226.

附录1 物种编号

Appendix table 1 Species number

种名	编号	种名	编号
Species	Number	Species	Number
安氏白虾 Exopalaemon annandalei	sp1	戴氏赤虾 Metapenaeopsis dalei	sp28
鞭腕虾 Lysmata vittata	sp2	刀额新对虾 Metapenaeus ensis	sp29
扁足异对虾 Atypopenaeus stenodactylus	sp3	东海红虾 Plesionika izumiae	sp30
刀额仿对虾 Parapenaeopsis cultrirostris	sp4	横斑鞭腕虾 Lysmata kuekenthali	sp31
断脊小口虾蛄 Oratosquilla interrupta	sp5	脊额外鞭腕虾 Exhippolysmata ensirostris	sp32
葛氏长臂虾 Palaemon gravieri	sp6	脊尾白虾 Exopalaemon carinicauda	sp33
哈氏仿对虾 Parapenaeopsis hardwickii	sp7	假长缝拟对虾 ParaPenaeus fissuroides	sp34
红星梭子蟹 Portunus sanguinolentus	sp8	尖刺口虾蛄 Oratosquilla mikado	sp35
巨指长臂虾 Palaemon macrodactylus	sp9	拟穴青蟹 Scylla paramamosain	sp36
锯齿长臂虾 Palaemon serrifer	sp10	日本岩瓷蟹 Petrolisthes japonicus	sp37
口虾蛄 Oratosquilla oratotria	sp11	锐齿蟳 Charybdis acuta	sp38
隆线强蟹 Eucrate crenata	sp12	条尾近虾蛄 Anchisquilla fasciata	sp39
矛形梭子蟹 Portunus pulchricristatus	sp13	小眼绿虾蛄 Clorida microphthalma	sp40
日本鼓虾 AlPheus japonicus	sp14	鹰爪虾 Trachypenaeus curvirostris	sp41
日本蟳 Charybdis japonica	sp15	长叉口虾蛄 Oratosquilla nepa	sp42
三疣梭子蟹 Portunus trituberculatus	sp16	长毛对虾 Penaeus penicillatus	sp43
双斑蟳 Charybdis bimaculata	sp17	长枪船形虾 Tozeuma lanceilatum	sp44
窝纹网虾蛄 Dictyosquilla foveolata	sp18	凹管鞭虾 Solenocera koelbeli	sp45
细巧仿对虾 Parapenaeopsis tenella	sp19	变态蟳 Charybdis variegata	sp46
纤手梭子蟹 Portunus gracilimanus	sp20	前刺小口虾蛄 Oratosquilla perpensa	sp47
鲜明鼓虾 Alpheus distinguendus	sp21	日本囊对虾 Marsupenaeus japonicus	sp48
锈斑蟳 Charybdis feriatus	sp22	双角互敬蟹 Hyastenus diacanthus	sp49
中国毛虾 Acetes chinensis	sp23	四齿矶蟹 Pugettia quadridens	sp50
中国明对虾 Fenneropenaeus chinensis	sp24	细螯虾 Leptochela gracilis	sp51
中华管鞭虾 Solenocera crassicornis	sp25	长手隆背蟹 CarcinoPlax longimana	sp52
周氏新对虾 Metapenaeus joyneri	sp26	脊腹褐虾 Crangon affinis	sp53
齿额红虾 Plesionika dentirostris	sp27		