

DOI: 10.20103/j.stxb.202312232801

周钟楠, 童安楠, 吴亚妮, 水柏年, 胡成业, 王晶. 稀有种丧失对鱼类群落物种多样性和功能多样性的影响. 生态学报, 2025, 45(1): 252-264.

Zhou Z N, Tong A N, Wu Y N, Shui B N, Hu C Y, Wang J. The impact of rare species loss on species diversity and functional diversity of fish communities. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(1): 252-264.

# 稀有种丧失对鱼类群落物种多样性和功能多样性的影响

周钟楠, 童安楠, 吴亚妮, 水柏年, 胡成业, 王晶\*

浙江海洋大学水产学院, 舟山 316000

**摘要:**稀有种是海洋生态系统中物种共存与多样性维持的重要类群,但其对鱼类群落物种多样性、功能多样性的调控机制不明。以三门湾鱼类群落为研究对象,基于地理范围、栖息地特异性和种群规模大小识别群落稀有种,利用自抽样技术模拟稀有种在自然条件下的随机丧失,探讨稀有种丧失对物种多样性、功能多样性的影响。结果表明,稀有种的丧失造成物种丰富度与功能丰富度呈显著下降趋势;物种均匀度在夏季稳定性较低,在其余季节稳定性较高,功能均匀度在冬季稳定性较高,在其余季节稳定性较低,这与稀有种地理分布范围及其功能性状所占据的空间特殊位置有关;Simpson 指数与 Shannon-Wiener 指数呈现下降趋势,但前者数值变化区间小于后者,这与群落丰富度、均匀度密切相关;功能离散度在夏季呈下降趋势,而在其他季节保持相对稳定,主要受位于性状空间边缘物种数量的影响。总体上,稀有种的丧失对物种多样性、功能多样性的稳定性产生影响,且物种多样性与功能多样性的相关性较强。

**关键词:**稀有种;物种丧失;物种多样性;功能多样性

## The impact of rare species loss on species diversity and functional diversity of fish communities

ZHOU Zhongnan, TONG Annan, WU Yani, SHUI Bonian, HU Chengye, WANG Jing\*

College of Fishery, Zhejiang Ocean University, Zhoushan 316000, China

**Abstract:** Rare species are an important group for species coexistence and diversity maintenance in marine ecosystems, but the regulatory mechanisms of rare species on species diversity and functional diversity of fish communities are still unclear. Taking the fish community in Sanmen Bay as the research object, this study identified rare species in the community based on geographical range, habitat specificity, and population size, and used self-sampling technology to simulate the random loss of rare species under natural conditions, thereby exploring the impact of rare species loss on species diversity and functional diversity. The results indicated that the loss of rare species has led to a significant decrease in species richness and functional richness; the species evenness had lower stability in summer and higher stability in other seasons. The functional evenness had higher stability in winter and lower stability in other seasons, which depended on whether the species or functional traits occupied a special position in the geographical range or trait space; the Simpson index and Shannon-Wiener index showed a downward trend, but the former had a smaller range of numerical changes than the latter, which was closely related to community richness and evenness. The functional divergence showed a decreasing trend in summer and remained relatively stable in the other three seasons, which was related to the number of species located at the

**基金项目:**国家自然科学基金(42206203);浙江省省属高校基本业务费项目(2022J006);浙江省大学生科技创新活动计划(2023R411009)

**收稿日期:**2023-12-23; **网络出版日期:**2024-09-23

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangjing@zjou.edu.cn

edge of the trait space. Overall, the loss of rare species had an impact on the stability of species diversity and functional diversity, and the correlation between species diversity and functional diversity was strong.

**Key Words:** rare species; species loss; species diversity; functional diversity

物种多样性、功能多样性的格局及其维持机制是群落生态学的研究热点,也是渔业资源的可持续性利用的理论依据<sup>[1-3]</sup>。其中,物种多样性是生物多样性最直观、最明显的表现<sup>[4]</sup>,可反映生态系统和群落结构的复杂性与稳定性<sup>[5]</sup>,从而对物种进行合理保护和持续利用<sup>[6]</sup>。相较于物种多样性,功能多样性兼顾物种在生态系统中的功能性状属性<sup>[7]</sup>,能够更加深入了解群落结构组成与生态系统功能之间的联系<sup>[8]</sup>,从而更准确地预测生态系统的生产力和脆弱性<sup>[9]</sup>,进而对生态系统进行更为有效的保护与管理<sup>[10]</sup>,近年来应用也愈加广泛。

群落多样性维持机制不仅与随机作用、扩散限制和资源分配等群落构建过程有关<sup>[11-14]</sup>,而且与群落中物种组成关系更为密切<sup>[15-16]</sup>。从物种组成来看,稀有种占据群落物种组成的较大比例,常见种次之<sup>[17-18]</sup>。然而,稀有种因受种群规模,地理分布范围等因素的限制<sup>[18]</sup>,使其比常见种更容易受到环境干扰和竞争排斥<sup>[19]</sup>,在群落中易产生波动甚至物种丧失。因此,相较于常见种,稀有种对群落多样性的影响更为明显。Abella 等<sup>[20]</sup>发现在植物群落中稀有种的物种丰富度与总物种丰富度呈正相关;Xiao 等<sup>[21]</sup>发现在恶劣环境中稀有种对物种丰富度相关性的贡献明显高于适宜生境。同时,稀有种也会对群落功能多样性有显著影响。例如,Mason 等<sup>[22]</sup>发现稀有种因其特有的功能性状,从而影响群落的功能均匀度;Jain 等<sup>[23]</sup>研究发现稀有种的识别方式可能影响性状的功能冗余性,如将平均丰度作为稀有种的划分标准时可能造成物种功能冗余进而影响功能多样性。

准确识别群落稀有种是群落生态学研究的重要问题,也是开展稀有种对群落多样性维持机制研究的重要前提。相关研究多采用多度、频度、IRI 指数等方法来识别群落稀有种和常见种<sup>[21,23-24]</sup>。然而,上述方法仅考虑物种数量或出现频率,难以准确识别群落稀有种。同时,稀有种的模拟丧失也是开展稀有种对群落多样性调控机制研究重要环节。多数研究采用对物种整体去除、丰度顺序或非随机性剔除来模拟稀有种的丧失<sup>[25-27]</sup>,虽可在一定程度上反映稀有种丧失对群落的影响,但这种处理方式与实际群落物种丧失不相符<sup>[23]</sup>。本研究根据稀有种具有种群规模小、栖息地狭窄或分布范围受限等特性,采用 Rabinowitz 提出结合地理范围、栖息地特异性和种群规模大小的方法来识别群落稀有种<sup>[28]</sup>。同时,采用自抽样技术模拟鱼类群落中稀有种的随机丧失,进而评估鱼类群落中稀有种的丧失对物种多样性和功能多样性的影响,阐明鱼类群落多样性维持机制,以期为渔业资源的修复与保护提供理论支撑。

## 1 材料与方法

### 1.1 调查海域、时间与调查方法

三门湾地处浙江东部沿海,湾口面向东南,三面被陆地环抱,地处亚热带湿润季风区。特殊的地理位置和湿润的气候条件使之成为生物生长和繁殖的良好场所,拥有丰富的渔业资源。本研究于 2018 年春季(4 月)、夏季(7 月)、秋季(10 月)、冬季(12 月)在三门湾及邻近海域进行渔业资源底拖网调查。调查海域范围为 28°57'—29°22'N,121°25'—121°58'E,共设置 20 个调查站位(图 1)。利用功率为 220 kW 的底拖网渔船采样,拖网时间为 0.5 h 左右,网具网口宽度约 14 m,网囊网目尺寸为 20 mm。样品的采样与处理均按照《海洋调查规范》<sup>[29]</sup>和《海洋渔业资源调查规范》<sup>[30]</sup>。

### 1.2 数据处理

#### 1.2.1 稀有种的识别

本研究基于 Rabinowitz<sup>[28]</sup>提出的根据地理范围、种群规模和栖息地特异性识别稀有种,运用 Maciel<sup>[31]</sup>提出的稀有度指数进行稀有种的识别,计算公式如下:

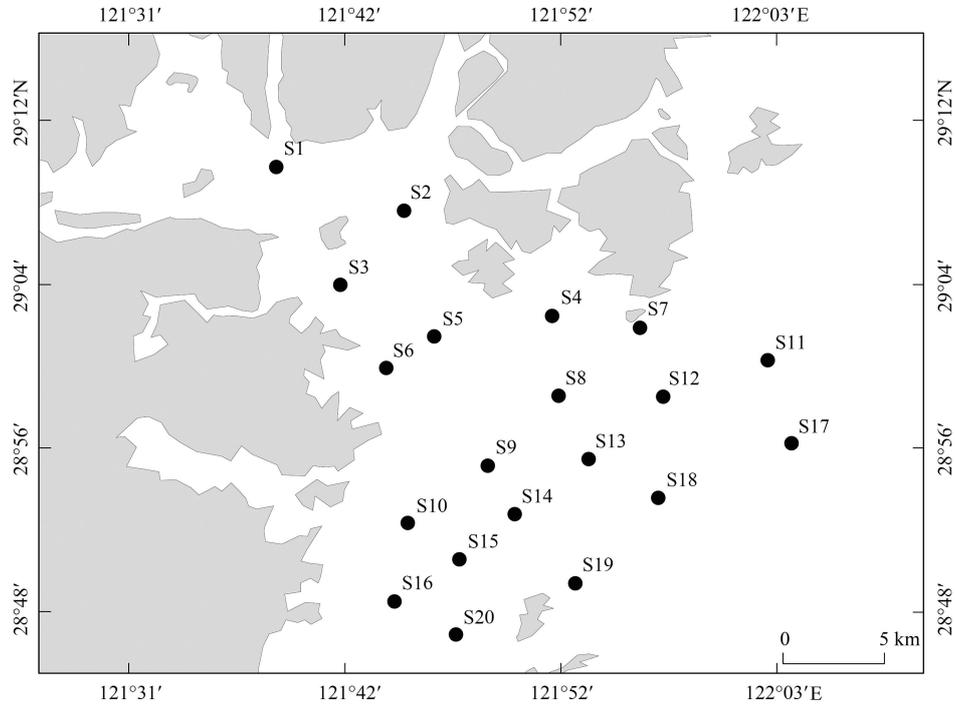


图1 三门湾海域鱼类调查采样站位图

Fig.1 Fish survey stations in the Sanmen Bay

S: 采样点 Site

$$gri = \frac{1}{\text{lat}_{\text{range}} \times \text{long}_{\text{range}} + 1}$$

$$hsi = \frac{1}{h_{\text{max}}}$$

$$psi = \frac{1}{p_{\text{max}}}$$

$$rr = \frac{(gri + hsi + psi)}{3}$$

式中,  $gri$  表示地理范围指数, 其中  $\text{lat}_{\text{range}}$  为物种  $i$  纬度分布的范围,  $\text{long}_{\text{range}}$  为物种  $i$  经度分布的范围;  $hsi$  表示生境特异性指数, 其中  $h_{\text{max}}$  为物种  $i$  的最大丰度;  $psi$  表示种群规模指数, 其中  $p_{\text{max}}$  为物种  $i$  出现的采样点数。  $rr$  为稀有度指数, 越接近 1 表示物种越稀有, 越接近 0 表示物种越常见。本研究将稀有度指数高于平均稀有度指数的物种归为稀有种<sup>[31]</sup>。

### 1.2.2 物种多样性指数

物种多样性包含 Shannon-Wiener 指数 ( $H'$ )、Simpson 指数 ( $D$ )、物种丰富度指数 ( $R$ ) 和物种均匀度指数 ( $J'$ ), 计算公式分别如下:

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$$

$$D = 1 - \sum_{i=1}^S p_i^2$$

$$R = S$$

$$J' = \frac{H'}{\ln S}$$

式中,  $S$  为总物种数,  $p_i$  为物种数  $i$  在样本中的相对丰度。

### 1.2.3 功能多样性指数

通过查询文献<sup>[32-39]</sup>和 Fishbase 数据库,基于摄食习性、运动、生态适应、繁殖行为、种群动态五大类别,选择食性、洄游类型、生长系数、最大体长、鱼卵生态类型等作为功能性状(表 1)。本研究选取 Mason 等<sup>[22]</sup>、Villéger 等<sup>[40]</sup>、Botta-Dukát 等<sup>[41]</sup>提出的方法进行计算功能多样性指数。

#### (1) 功能丰富度指数( $FR_{ic}$ )

$$FR_{ic} = \frac{SF_{ic}}{R_c}$$

式中,  $SF_{ic}$  是群落中的物种所占据的生态位,  $R_c$  为所有群落中性状  $c$  占据生态位空间。

#### (2) 功能均匀度指数( $FE_{ve}$ )

$$EW_l = \frac{\text{dist}(i, j)}{w_i + w_j}$$

$$PEW_l = \frac{EW_l}{\sum_{l=1}^{S-1} EW_l}$$

$$FE_{ve} = \frac{\sum_{l=1}^{S-1} \min(PEW_l, \frac{1}{S-1}) - \frac{1}{S-1}}{1 - \frac{1}{S-1}}$$

式中,  $S$  为物种数,  $EW_l$  为均匀度权重,  $\text{dist}(i, j)$  为物种  $i$  和  $j$  之间欧式距离,  $w_i$  和  $w_j$  分别为物种  $i$  和物种  $j$  的相对丰富度,  $PEW_l$  为分支长权重。

#### (3) 功能离散度指数( $FD_{iv}$ )

$$gk = \frac{1}{S} \sum_{i=1}^S x_{ik}$$

$$dG_i = \sqrt{\sum_{k=1}^T (x_{ik} - g_k)^2}$$

$$\overline{dG} = \frac{1}{S} \sum_{i=1}^S dG_i$$

$$\Delta d = \sum_{i=1}^S w_i \times (dG_i - \overline{dG})$$

$$\Delta |d| = \sum_{i=1}^S w_i \times |dG_i - \overline{dG}|$$

$$FD_{iv} = \frac{\Delta d + \overline{dG}}{\Delta |d| + \overline{dG}}$$

式中,  $S$  为物种数,  $x_{ik}$  为物种  $i$  性状  $k$  的值,  $g_k$  为性状  $k$  的重心,  $T$  为性状数,  $\overline{dG}_i$  为物种  $i$  距离重心的平均距离,  $d$  为以多度为权重的离散度,  $w_i$  是物种  $i$  的相对多度。

#### (4) Rao 的二次熵指数( $FD_Q$ )

$$FD_Q = \sum_{i=1}^{S-1} \sum_{j=i+1}^S d_{ij} p_i p_j$$

式中,  $S$  为物种数,  $p_i$  和  $p_j$  为物种  $i$  和物种  $j$  相对多度,  $d_{ij}$  为物种  $i$  和  $j$  的相异度。

表 1 功能性状分类标准及所含类型

Table 1 Classification criteria for functional traits and their types

功能类别 Classification of function	功能性状 Functional trait	功能性状所含类型 Type of functional traits
摄食 Feeding	食性	植食性、浮游生物食性、浮游和底栖动物食性、底栖生物食性、底栖和游泳动物食性、游泳动物食性
	口的位置	口腹面、口下位、口端位、口上位
	口裂相对大小	较小、小、中等、较大、大
运动 Locomotion	营养级	连续变量,范围:2—4.7
	栖息水层	中上层、底层
	洄游类型	定居型、沿岸型、近海型、外海型
	体型	纺锤形、侧扁形、平扁形、鳗形、不对称形、亚圆柱形、细长形、海马形、带形
生态适应性 Ecological adaptation	最大体长/cm	连续变量,范围:5.9—234.0
繁殖行为 Reproduction	适温性	暖温性、暖水性
	鱼卵生态类型	浮性卵、粘着沉性卵、附着性卵、卵胎生
种群动态 Population dynamics	生长系数	连续变量,范围:0.10—1.81
	脆弱性	连续变量,范围:10—90
	恢复力	高恢复力、中等恢复力、低恢复力

1.2.4 模拟稀有种丧失

稀有种确定以后,模拟稀有种在自然条件下的随机丧失,模拟过程分两步进行:

1) 丧失数量:各季度中,稀有种丧失数量设置为从 1 种开始,间隔为 1 种,依次增加直至所有稀有种的物种数;

2) 丧失种类:在确定稀有种丧失数量时,丧失种类随机选择。基于自抽样技术从原始数据中取样,作为模拟调查采样结果并计算对应的物种多样性及功能多样性指数;为有效避免模拟过程偶然性对结果计算的影响,本步骤重复 1000 次。具体操作流程如图 2 所示。

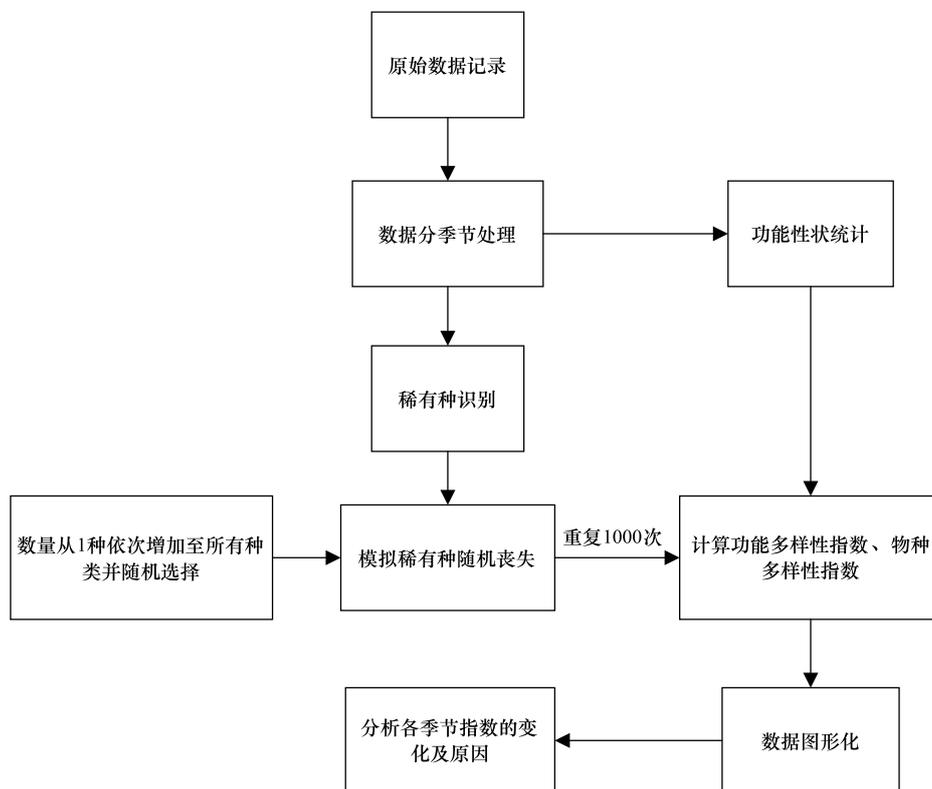


图 2 模拟稀有种丧失对物种多样性、功能多样性指数影响的流程图

Fig.2 Flow chart for simulating the impact of rare species loss on species diversity and functional diversity

## 2 结果与分析

### 2.1 三门湾鱼类物种及功能性状组成

三门海域鱼类共 56 种,隶属于 2 纲 11 目 27 科 42 属,其中鲈形目种类占据最多,共计 25 种,占据总种数的 44.64%。夏季鱼类最多,共 40 种,隶属于 8 目 17 科 29 属;而冬季鱼类最少,共 19 种,隶属于 8 目 11 科 17 属。

三门湾鱼类功能性状组成差异较大,其中浮游生物食性和底栖生物食性均占比最大,达 25.57%;口端位的鱼类物种最多,占 48.21%,且口裂小的种类占 41.07%;营养级在 2—4.7 之间;以底层鱼类为主,达 76.79%;近海型鱼类占大多数,达 53.57%;在体型方面,以侧扁形为主(51.79%),最大体长可达 234cm;暖温性鱼类和暖水性鱼类均有 28 种,各占半数,多为快速生长型(55.36%);鱼卵生态类型以浮性卵为主(78.57%);平均生长系数为 0.47,平均脆弱性系数为 33,鱼类恢复力以中等恢复力为主(50%)(图 3)。

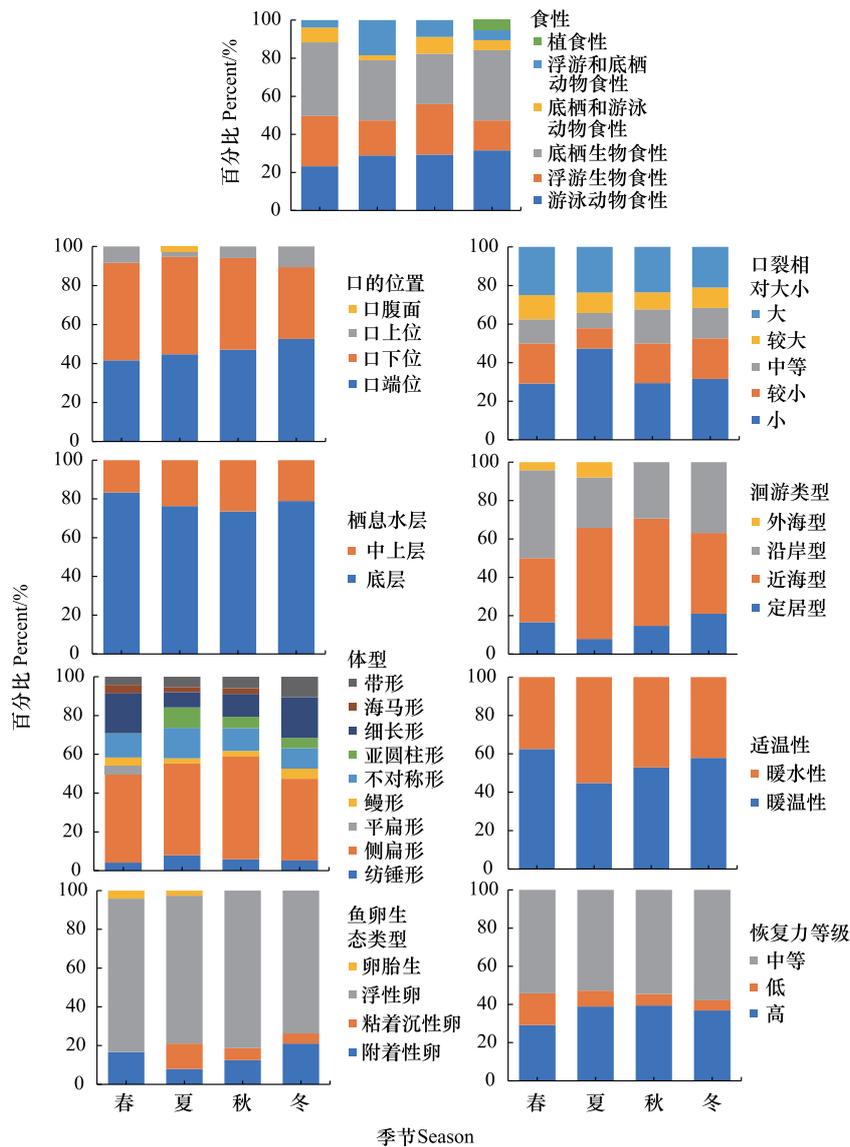


图 3 四个季度鱼类功能性状(非连续变量)组成比例图

Fig.3 Proportional chart of functional traits (non continuous variables) composition of fish in four quarters

## 2.2 三门湾鱼类稀有种组成

三门湾鱼类稀有种共 41 种, 占总物种数的 73.21%, 隶属于 2 纲 11 目 23 科 32 属。不同季节稀有度指数均值差异较大, 冬季均值最高, 为 0.71, 春季和秋季均值相近, 分别为 0.64 和 0.65, 而夏季均值最低, 仅为 0.55。值得注意的是, 夏季稀有度指数范围最广, 为 0.16—1.00, 其中半滑舌鳎 (*Cynoglossus semilaevis*)、褐斑三线舌鳎 (*Cynoglossus trigrammus*)、黑鳍舌鳎 (*Cynoglossus nigropinnatus*) 等稀有度指数最高, 为 1.00, 而小黄鱼 (*Larimichthys polyactis*) 最低, 仅为 0.17 (表 2)。

表 2 三门湾鱼类稀有种组成及稀有度指数

Table 2 The composition and rarity index of rare fish species in Sanmen Bay

季节 Seasons	物种 Species	地理范围指数 Geographical range index	种群规模指数 Population size index	生境特异性指数 Habitat specificity index	稀有度指数 Rarity index
春季 Spring	多棘腔吻鳕 <i>Coelorhynchus multispinulosus</i>	1	1	1	1
	光魮 <i>Dasyatis laevigatus</i>	1	1	1	1
	黄鳍棘鲷 <i>Acanthopagrus latus</i>	1	1	1	1
	鲩 <i>Miichthys miui</i>	1	1	1	1
	皮氏叫姑鱼 <i>Johnius belengeri</i>	1	1	1	1
	七星底灯鱼 <i>Benthoosema pterotum</i>	1	1	1	1
	鲮 <i>Mugil cephalus</i>	1	1	1	1
	中国花鲈 <i>Lateolabrax maculatus</i>	1	1	1	1
	半滑舌鳎 <i>Cynoglossus semilaevis</i>	1	1	0.5	0.83
	髯须虾虎鱼 <i>Tridentiger barbatus</i>	0.99	0.5	1	0.83
	带鱼 <i>Trichiurus lepturus</i>	0.84	0.25	1	0.69
夏季 Summer	半滑舌鳎 <i>Cynoglossus semilaevis</i>	1	1	1	1
	褐斑三线舌鳎 <i>Cynoglossus trigrammus</i>	1	1	1	1
	黑鳍舌鳎 <i>Cynoglossus nigropinnatus</i>	1	1	1	1
	横纹东方鲀 <i>Takifugu oblongus</i>	1	1	1	1
	鹿斑仰口鲷 <i>Secutor ruconius</i>	1	1	1	1
	双棘原黄姑鱼 <i>Protonibea diacanthus</i>	1	1	1	1
	小眼绿鳍鱼 <i>Chelidonichthys spinosus</i>	1	1	1	1
	窄体舌鳎 <i>Cynoglossus gracilis</i>	1	1	1	1
	长钩须鳎 <i>Paraplagusia bilineata</i>	1	1	1	1
	棘头梅童鱼 <i>Collichthys lucidus</i>	1	1	0.5	0.83
	尖头斜齿鲨 <i>Scoliodon laticaudus</i>	1	1	0.5	0.83
	须蓑鲉 <i>Apistops caloundra</i>	0.98	0.5	1	0.83
	黑斑多指马鲛 <i>Polydactylus sextarius</i>	0.98	0.33	1	0.77
	丝背细鳞鲷 <i>Stephanolepis cirrhifer</i>	0.76	0.14	1	0.63
	横带髯鲷 <i>Hapalogenys mucronatus</i>	0.99	0.5	0.33	0.61
	叫姑鱼 <i>Johnius grypotus</i>	0.99	0.5	0.25	0.58
	刀鲚 <i>Coilia nasus</i>	0.97	0.25	0.5	0.57
	焦氏舌鳎 <i>Cynoglossus joyneri</i>	0.98	0.33	0.33	0.55
	秋季 Autumn	赤鼻棱鳀 <i>Thryssa kammalensis</i>	1	1	1
带鱼 <i>Trichiurus lepturus</i>		1	1	1	1
褐斑三线舌鳎 <i>Cynoglossus trigrammus</i>		1	1	1	1
黑鳃光兔鲷 <i>Laeviphysus inermis</i>		1	1	1	1
中国花鲈 <i>Lateolabrax maculatus</i>		1	1	1	1
黄吻棱鳀 <i>Thryssa vitirostris</i>		1	1	1	1
金钱鱼 <i>Scatophagus argus</i>		1	1	1	1

续表

季节 Seasons	物种 Species	地理范围指数 Geographical range index	种群规模指数 Population size index	生境特异性指数 Habitat specificity index	稀有度指数 Rarity index
	鳊 <i>Müchthys müy</i>	1	1	1	1
	鲮 <i>Platycephalus indicus</i>	1	1	1	1
	黑斑多指马鲛 <i>Polynemus sextarius</i>	1	1	0.5	0.83
	宽体舌鲷 <i>Cynoglossus robustus</i>	0.99	0.5	1	0.83
	小黄鱼 <i>Larimichthys polyactis</i>	0.99	0.5	1	0.83
	鳞鳍叫姑鱼 <i>Johnius distinctus</i>	0.98	0.5	1	0.82
	叫姑鱼 <i>Johnius grypotus</i>	1	1	0.13	0.70
	髯须虾虎鱼 <i>Tridentiger barbatus</i>	0.99	0.5	0.5	0.67
	康氏小公鱼 <i>Stolephorus commersonii</i>	0.99	0.5	0.5	0.66
冬季 Winter	焦氏舌鲷 <i>Cynoglossus joyneri</i>	1	1	1	1
	棱鲛 <i>Liza carinata</i>	1	1	1	1
	龙头鱼 <i>Harpadon nehereus</i>	1	1	1	1
	鳊 <i>Müchthys müy</i>	1	1	1	1
	鲮 <i>Platycephalus indicus</i>	1	1	1	1
	中国花鲈 <i>Lateolabrax maculatus</i>	1	1	1	1
	黄鳍东方鲀 <i>Takifugu xanthopterus</i>	0.99	0.5	1	0.83
	皮氏叫姑鱼 <i>Johnius belengeri</i>	0.99	0.5	1	0.83
	髯须虾虎鱼 <i>Tridentiger barbatus</i>	0.98	0.5	1	0.82
	拉氏狼牙虾虎鱼 <i>Odontamblyopus lacepedii</i>	0.99	0.33	1	0.77

### 2.3 稀有种丧失对物种多样性和功能多样性的影响

春季,随稀有种丧失数量的增加,Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数、物种丰富度指数的模拟值呈现下降趋势,稳定性低;物种均匀度指数的模拟值波动幅度较小,呈现小幅度波动,具有较高的稳定性。随着稀有种丧失数量的增多,功能丰富度指数模拟值呈现下降趋势,稳定性较低;功能均匀度指数的模拟值波动幅度较大,稳定性较低;而功能离散度指数和 Rao 二次熵指数的模拟值变化区间较小,具有较高稳定性(图 4)。

夏季,随着稀有种丧失数量的增多,Shannon-Wiener 指数、物种丰富度呈下降趋势,稳定性较低;Simpson 指数的模拟值呈下降趋势,但数值变化区间较小;物种均匀度指数模拟值呈上升趋势,稳定性较低。对于功能多样性指数而言,随着稀有种的丧失,功能丰富度指数和功能离散度指数的模拟值呈下降趋势,稳定性较低;功能均匀度指数波动较大,稳定性较低;Rao 二次熵指数模拟值呈现下降趋势,但是数值变化区间较小(图 5)。

秋季,随稀有种丧失数量的增多,Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数的模拟值呈下降趋势,稳定性较低;物种丰富度指数的模拟值呈现大幅度下降趋势,稳定性低;物种均匀度指数的模拟值并未发生较大的波动,稳定较高。对于功能多样性指数而言,随着稀有种的丧失,功能丰富度指数的模拟值呈下降趋势,稳定性较低;功能均匀度指数的模拟值变化区间较大,稳定性较低;功能离散度指数、Rao 二次熵指数的模拟值数值变化区间较小,稳定性较高(图 6)。

冬季,随着稀有种的丧失,Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数、物种丰富度指数的模拟值呈下降趋势,稳定性低;物种均匀度指数的模拟值波动幅度较小,稳定性较高。随稀有种丧失数量的增多,功能丰富度指数的模拟值呈下降趋势,稳定性较低;功能均匀度指数、功能离散度指数在小范围内波动,稳定性较高;Rao 二次熵指数模拟值变化区间较小,表现出较高的稳定性(图 7)。

总体上,Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数、物种丰富度指数呈下降趋势;物种均匀度指数在夏季呈上升趋势,其余三个季节较为稳定。功能丰富度指数呈下降趋势;功能均匀度指数在春季、秋季呈上升趋势,夏季

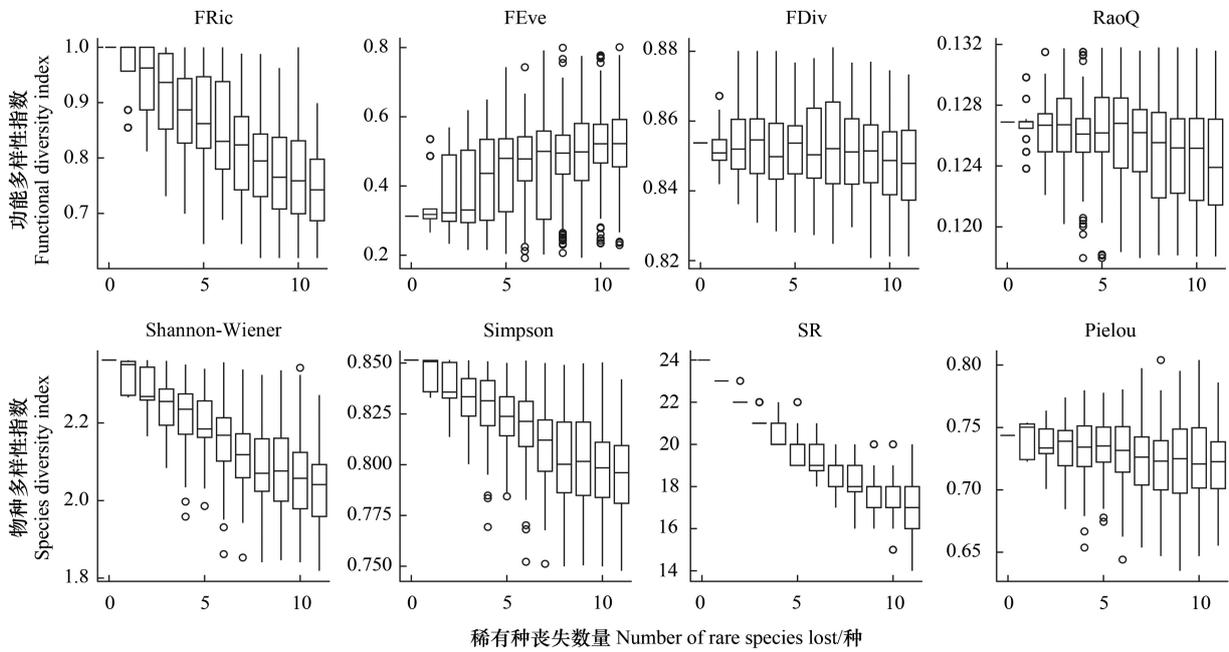


图 4 稀有种丧失对春季物种多样性指数、功能多样性指数的影响

Fig.4 The impact of rare species loss on species diversity index and functional diversity index in spring

FRic: 功能丰富度指数 Functional richness index; FEve: 功能均匀度指数 Functional evenness index; FDiv: 功能离散度指数 Functional division index; RaoQ: Rao 二次熵指数 Rao's quadratic entropy; Shannon-Wiener: Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index; Simpson: Simpson 指数 Simpson index; SR: 物种丰富度指数 Species richness index; Pielou: 物种均匀度指数 Pielou's index; 空心圆代表异常值 Hollow circles represent outliers

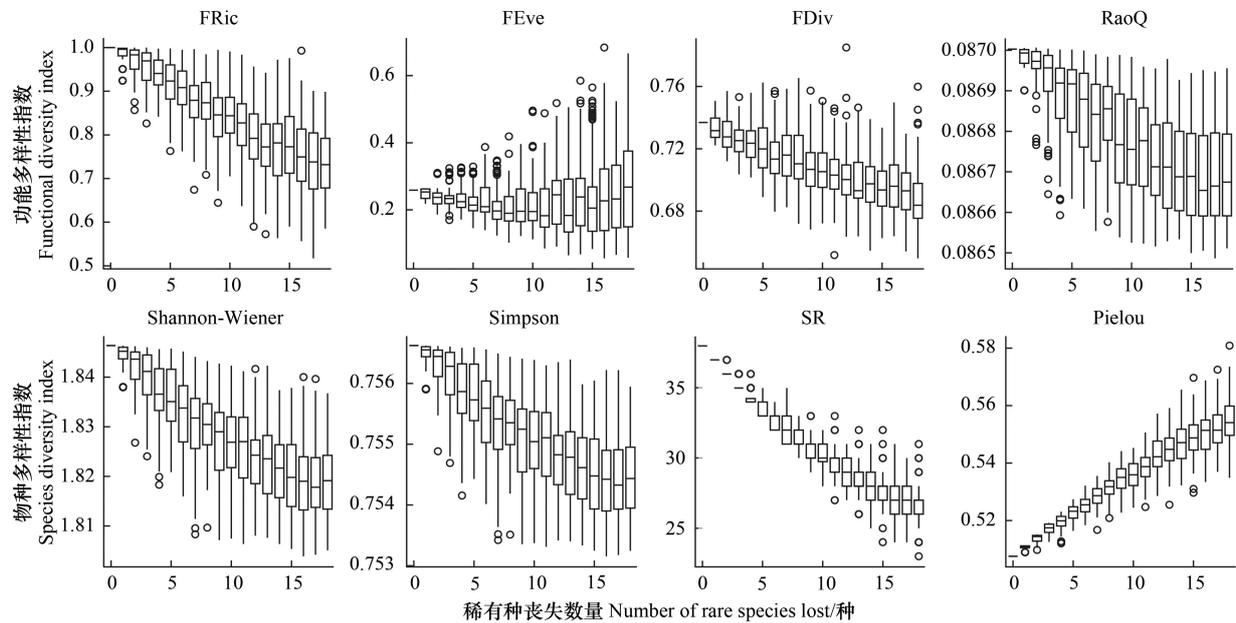


图 5 稀有种丧失对夏季物种多样性指数、功能多样性指数的影响

Fig.5 The impact of rare species loss on species diversity index and functional diversity index in summer

呈波动趋势,冬季较为稳定;功能离散度指数与 Rao 二次熵指数在夏季呈下降趋势,其余三个季节较为稳定(表 3)。

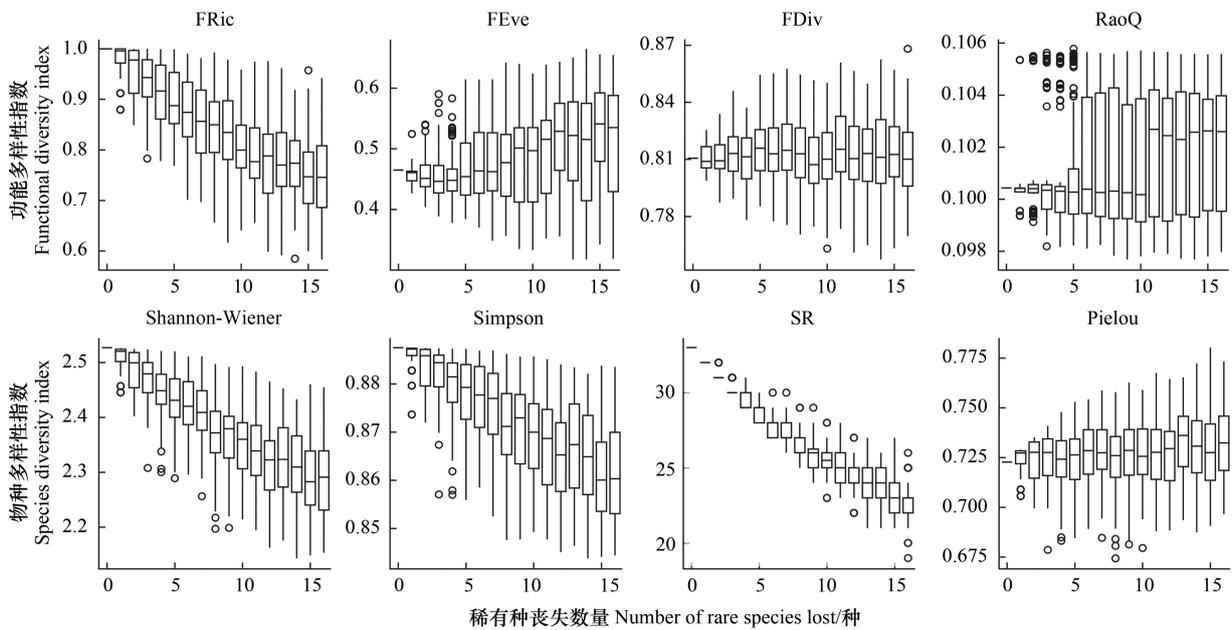


图 6 稀有种丧失对秋季物种多样性指数、功能多样性指数的影响

Fig.6 The impact of rare species loss on species diversity index and functional diversity index in autumn

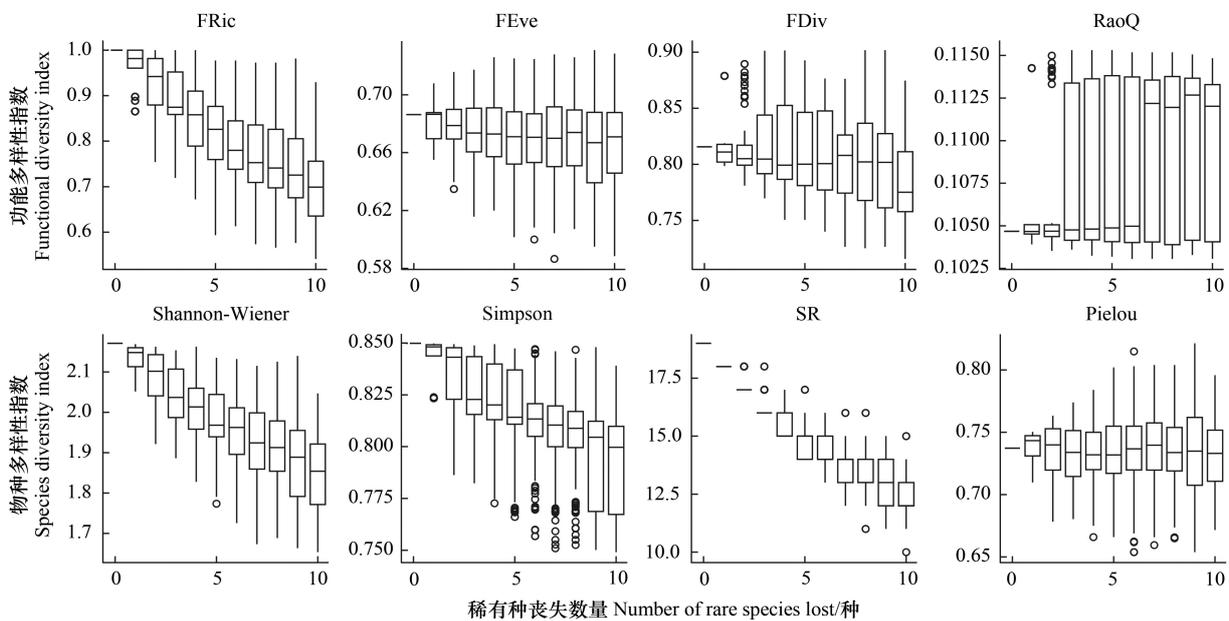


图 7 稀有种丧失对冬季物种多样性指数、功能多样性指数的影响

Fig.7 The impact of rare species loss on species diversity index and functional diversity index in winter

### 3 讨论

研究发现随着稀有种的丧失,物种丰富度和功能丰富度指数均呈现明显的下降趋势。物种丰富度指数是描述群落中所含物种丰富程度的重要指标<sup>[42]</sup>,其值大小与群落物种数存在正相关。不同季节稀有种数均占物种数的45%以上,稀有种的丧失必然显著影响群落物种种类和数量分布,故物种丰富度指数随稀有种丧失数量的增加而下降。功能丰富度指数描述物种的生物性状占据生态位空间的数量关系<sup>[7]</sup>。通常部分稀有种具有独特的功能性状,故稀有种的丧失会引起其功能性状所占据的生态位丧失,从而导致功能丰富度指数发

生变化<sup>[43]</sup>。例如,多棘腔吻鳕 (*Coelorhynchus multispinulosus*) 是春季特有的稀有种,也是群落中唯一外海洄游类型的鱼类,其性状特征无法被群落中其它鱼类所替代,故多棘腔吻鳕的丧失意味着特殊功能性状所占据的生态位丧失,对功能丰富度指数产生较大影响。由此可得,当鱼类群落中物种的功能性状冗余度较低时,即群落性状生态位空间重叠率较低时,物种丰富度指数与功能丰富度指数同时受物种数量影响,且两者呈正相关性<sup>[8]</sup>。

表 3 稀有种丧失后物种多样性和功能多样性的变化趋势

Table 3 The changing trends of species diversity and functional diversity after the loss of rare species

多样性 Diversity	春季 Spring	夏季 Summer	秋季 Autumn	冬季 Winter
Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index	下降	下降	下降	下降
Simpson 指数 Simpson index	下降	下降,数值变化小	下降	下降
物种丰富度指数 Species richness index	下降	下降	下降	下降
物种均匀度指数 Pielou's index	稳定	上升	稳定	稳定
功能丰富度指数 Functional richness index	下降	下降	下降	下降
功能均匀度指数 Functional evenness index	上升	波动	上升	稳定
功能离散度指数 Functional division index	稳定	下降	稳定	稳定
Rao 二次熵指数 Rao's quadratic entropy	稳定	下降,数值变化小	稳定	稳定

稀有种的丧失直接影响群落物种数量,Shannon-Wiener 指数也随之下降。Shannon-Wiener 指数以物种种类的丰富程度为基础<sup>[44]</sup>,与物种丰富度密切相关<sup>[45]</sup>,故该指数具有与物种丰富度指数具有相同的变化趋势。由此可见,鱼类群落物种数量直接影响物种丰富度、功能丰富度、Shannon-Wiener 指数,即上述指数对稀有种丧失较为敏感,表明稀有种对群落物种丰富度、功能丰富度、Shannon-Wiener 多样性的维持具有重要意义。

相较于物种丰富度、功能丰富度和 Shannon-Wiener 指数,物种均匀度在夏季却随稀有种的丧失呈上升趋势,而其他季节该指数也仅有小幅度波动,表明稀有种对物种均匀度的影响较小,即物种均匀度具有较高的稳定性。通过地理范围指数分析发现,夏季三门湾鱼类的地理范围指数范围最广,介于 0.44—1.00 之间,意味着夏季鱼类整体分布比较不均匀;而稀有种地理范围指数分布却非常集中,介于 0.99—1.00 之间,稀有种的丧失将会促进群落物种分布向均一化演变,从而导致物种均匀度指数呈现上升趋势。而其余季节三门湾鱼类地理范围指数范围较窄,如秋季鱼类的地理范围指数介于 0.89—1.00 之间,整体分布较为均匀,当稀有种丧失后,对物种分布的均匀影响较小,所以物种均匀度在该季节稳定性较高。同样,功能均匀度的变化趋势与物种均匀度相似。稀有种丧失后,功能均匀度总体上呈上升趋势,稳定性较低,而冬季呈小幅波动,稳定性较高。功能均匀度是指物种功能性状在所占据性状空间的分布规律,指数越高意味着物种功能性状分布越规律<sup>[46]</sup>。若群落中具有特殊功能性状的物种丧失后,功能性状在性状空间上趋于均匀分布,故功能均匀度指数随之上升;反之,若丧失物种的功能性状易被其他功能性状所替代,即不影响物种性状在性状空间的分布,则功能均匀度指数不会发生较大变化。以冬季为例,三门湾鱼类群落没有特有功能性状的稀有种,性状出现冗余<sup>[20]</sup>,故稀有种丧失后功能均匀稳定性较高,呈现小幅波动的趋势。

稀有种丧失后 Simpson 指数和 Shannon-Wiener 指数呈现相同的下降趋势,但前者数值变化区间小于后者。Simpson 指数相较于 Shannon-Wiener 指数,对均匀度的敏感性高于丰富度<sup>[44]</sup>。根据稀有种丧失对该群落丰富度和均匀度的影响分析可知,稀有种的丧失会对群落丰富度和均匀度均有一定影响,但对前者的影响大于后者。因此,Simpson 指数对稀有种的丧失不是特别敏感。

功能离散度指数与 Rao 二次熵指数具有相同的变化趋势,在夏季两者均呈下降趋势,而在其余季节波动较小,保持相对稳定。功能离散度指数与 Rao 二次熵指数均表征群落的功能离散度,功能离散度与位于性状空间边缘的物种数量呈正相关<sup>[46]</sup>。例如,夏季稀有种中的尖头斜齿鲨 (*Scoliodon laticaudus*)、横带髯鲷 (*Hapalogenys mucronatus*) 为该季节边缘种,位于性状空间边缘的尖头斜齿鲨、横带髯鲷丧失,从而影响功能离

散度随之下降,故夏季稀有种的丧失对功能离散度指数与 Rao 二次熵指数会产生一定影响;但 Rao 二次熵指数的变化区间范围远小于功能离散度指数的变化区间范围,即面对稀有种的丧失 Rao 二次熵指数比功能离散度指数更稳定。

综上,在群落中不同物种功能性状生态位重叠较低时,物种丰富度与功能丰富度对稀有种丧失较为敏感。物种均匀度的稳定性与稀有种占据群落特殊地理范围有关,而功能均匀度的稳定性与稀有种的功能性状所占据性状空间的特殊位置有关,总体上稀有种丧失后物种均匀度比功能均匀度更为敏感。群落丰富度、均匀度同时会对 Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数产生影响,故两者面对稀有种丧失后的变化趋势相似。但 Shannon-Wiener 指数对群落丰富度敏感性更高,Simpson 指数对群落均匀度的敏感性更高,通过对群落丰富度、均匀度的分析可得,Simpson 指数的稳定性较 Shannon-Wiener 指数高。Rao 二次熵指数与功能离散度指数具有相似的变化趋势,但 Rao 二次熵的稳定性比功能离散度更高。

#### 参考文献(References):

- [ 1 ] Freestone A L, Inouye B D. Dispersal limitation and environmental heterogeneity shape scale-dependent diversity patterns in plant communities. *Ecology*, 2006, 87(10): 2425-2432.
- [ 2 ] Ackerly D D, Cornwell W K. A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters*, 2007, 10(2): 135-145.
- [ 3 ] 王丽虹, 杨磊, 刘玲, 何亮, 蒋万祥, 申恒伦, 朱天顺, 潘保柱. 南四湖沉水植物物种多样性和功能多样性对水深梯度的响应. *生态学报*, 2020, 40(17): 6233-6242.
- [ 4 ] 夏治俊, 刘飞, 余梵冬, 唐瑞, 王剑伟. 赤水河流域鱼类物种、功能和分类多样性研究. *水生态学杂志*, 2022, 43(5): 89-98.
- [ 5 ] 李冰, 杨桂山, 王晓龙, 万荣荣. 鄱阳湖典型洲滩植物物种多样性季节动态特征. *土壤*, 2016, 48(2): 298-305.
- [ 6 ] 马克平. 试论生物多样性的概念. *生物多样性*, 1993, 1(1): 20-22.
- [ 7 ] Schleuter D, Daufresne M, Massol F, Argillier C. A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs*, 2010, 80(3): 469-484.
- [ 8 ] Diaz S, Cabido M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 2001, 16(11): 646-655.
- [ 9 ] Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 1997, 277(5330): 1300-1302.
- [ 10 ] Hulot F D, Lacroix G, Lescher-Moutoué F, Loreau M. Functional diversity governs ecosystem response to nutrient enrichment. *Nature*, 2000, 405: 340-344.
- [ 11 ] Sun J, Wang N A, Niu Z M. Effect of soil environment on species diversity of desert plant communities. *Plants*, 2023, 12(19): 3465.
- [ 12 ] Rendeková A, Mičičeta K, Hrabovský M, Eliašová M, Miškovic J. Effects of invasive plant species on species diversity: implications on ruderal vegetation in Bratislava City, Slovakia, Central Europe. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 2019, 88(2): 3621.
- [ 13 ] Jiang L M, Zayit A, Sattar K, Wang S Y, He X M, Hu D, Wang H F, Yang J J. The influence of intraspecific trait variation on plant functional diversity and community assembly processes in an arid desert region of Northwest China. *Forests*, 2023, 14(8): 1536.
- [ 14 ] Lammerant R, Rita A, Borghetti M, Muscarella R. Water-limited environments affect the association between functional diversity and forest productivity. *Ecology and Evolution*, 2023, 13(8): e10406.
- [ 15 ] White H J, McKeon C M, Pakeman R J, Buckley Y M. The contribution of geographically common and rare species to the spatial distribution of biodiversity. *Global Ecology and Biogeography*, 2023, 32(10): 1730-1747.
- [ 16 ] Pool T K, Grenouillet G, Villéger S. Species contribute differently to the taxonomic, functional, and phylogenetic alpha and beta diversity of freshwater fish communities. *Diversity and Distributions*, 2014, 20(11): 1235-1244.
- [ 17 ] Tang R, Li S F, Lang X D, Huang X B, Su J R. Rare species contribute greater to ecosystem multifunctionality in a subtropical forest than common species due to their functional diversity. *Forest Ecology and Management*, 2023, 538: 120981.
- [ 18 ] Mouillot D, Bellwood D R, Baraloto C, Chave J, Galzin R, Harmelin-Vivien M, Kulbicki M, Lavergne S, Lavorel S, Mouquet N, Paine C E, Renaud J, Thuiller W. Rare species support vulnerable functions in high-diversity ecosystems. *PLoS Biology*, 2013, 11(5): e1001569.
- [ 19 ] Chapman A S A, Tunnicliffe V, Bates A E. Both rare and common species make unique contributions to functional diversity in an ecosystem unaffected by human activities. *Diversity and Distributions*, 2018, 24(5): 568-578.
- [ 20 ] Abella S R, Menard K S, Schetter T A, Walters T L. Relationships of community diversity with distributions of rare species, non-native plants, and compositional stability in a temperate forest-open habitat landscape. *Community Ecology*, 2023, 24(1): 21-33.

- [21] Xiao J H, Zhong Z F, Wang C X, Li M, Wen Q Y, Lin X T, Luo Z, Qian Z J, Li M H, Deng C Y. Rare species are significant in harsh environments and unstable communities: based on the changes of species richness and community stability in different sub-assemblages. *Sustainability*, 2023, 15(18):13994.
- [22] Mason N W H, Mouillot D, Lee W G, Wilson J B. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 2005, 111(1): 112-118.
- [23] Jain M, Flynn D F, Prager C M, Hart G M, Devan C M, Ahrestani F S, Palmer M I, Bunker D E, Knops J M, Jouseau C F, Naeem S. The importance of rare species: a trait-based assessment of rare species contributions to functional diversity and possible ecosystem function in tall-grass prairies. *Ecology and Evolution*, 2014, 4(1): 104-112.
- [24] 俞存根, 宋海棠, 姚光展. 东海蟹类群落结构特征的研究. *海洋与湖沼*, 2005, 36(3): 213-220.
- [25] Lyons K G, Schwartz M W. Rare species loss alters ecosystem function-invasion resistance. *Ecology Letters*, 2001, 4(4):358-365.
- [26] Zavaleta E S, Hulvey K B. Realistic species losses disproportionately reduce grassland resistance to biological invaders. *Science*, 2004, 306(5699): 1175-1177.
- [27] Isbell F I, Losure D A, Yurkonis K A, Wilsey B J. Diversity-productivity relationships in two ecologically realistic rarity-extinction scenarios. *Oikos*, 2008, 117(7): 996-1005.
- [28] Synge H. *The Biological Aspects of Rare Plant Conservation*. Hoboken: John Wiley & Sons, 1981.
- [29] 国家质量监督检验检疫总局, 中国国家标准化管理委员会. 海洋调查规范 第 6 部分: 海洋生物调查; GB/T 12763.6—2007. 北京: 中国标准出版社, 2008.
- [30] 中华人民共和国农业部. 海洋渔业资源调查规范: SC/T 9403—2012[S]. 北京: 中国农业出版社, 2013.
- [31] Maciel E A. An index for assessing the rare species of a community. *Ecological Indicators*, 2021, 124: 107424.
- [32] 水柏年, 赵胜龙, 韩志强, 朱伯军. 鱼类学. 上海: 同济大学出版社, 2015.
- [33] 苏锦祥. 鱼类学与海水鱼类养殖. 2 版. 北京: 中国农业出版社, 1995.
- [34] 韦晟, 姜卫民. 黄海鱼类食物网的研究. *海洋与湖沼*, 1992, 23(2): 182-192.
- [35] 殷名称. 鱼类生态学. 北京: 中国农业出版社, 1995: 105-185.
- [36] 陈大刚, 张美昭. 中国海洋鱼类. 青岛: 中国海洋大学出版社, 2015: 745-1013.
- [37] 万瑞景, 张仁斋. 中国近海及其邻近海域鱼卵与仔稚鱼. 上海: 上海科学技术出版社, 2016: 353-376.
- [38] 刘元文, 薛莹, 魏邦福, 任一平. 海州湾 5 种主要鱼类种群参数估算. *中国水产科学*, 2014, 21(1): 125-133.
- [39] 罗秉征. 中国近海鱼类生活史型与生态学参数地理变异. *海洋与湖沼*, 1992, 23(1): 63-73.
- [40] Villéger S, Mason N W H, Mouillot D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 2008, 89(8): 2290-2301.
- [41] Botta-Dukát Z. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science*, 2005, 16(5): 533-540.
- [42] Magneville C, Loiseau N, Albouy C, Casajus N, Claverie T, Escalas A, Leprieur F, Maire E, Mouillot D, Villéger S. mFD: an R package to compute and illustrate the multiple facets of functional diversity. *Ecography*, 2022, 2022(1): e05904.
- [43] 李胜利. 渭河山区与平原溪流底栖动物群落结构和功能多样性特征及其影响因子[D]. 南京: 南京农业大学, 2017.
- [44] 许晴, 张放, 许中旗, 贾彦龙, 尤建民. Simpson 指数和 Shannon-Wiener 指数若干特征的分析及“稀释效应”. *草业科学*, 2011, 28(4): 527-531.
- [45] 马克平, 黄建辉, 于顺利, 陈灵芝. 北京东灵山地区植物群落多样性的研究 II 丰富度、均匀度和物种多样性指数. *生态学报*, 1995, 15(3): 268-277.
- [46] 帅方敏, 李新辉, 陈方灿, 李跃飞, 杨计平, 李捷, 武智. 淡水鱼类功能多样性及其研究方法. *生态学报*, 2017, 37(15): 5228-5237.