

DOI: 10.12264/JFSC2023-0084

## 贻贝养殖区大型底栖动物优势种生态位及种间联结性

陈屹洋, 张秀梅, 裴文豪, 刘永钿, 胡成业

浙江海洋大学水产学院, 浙江 舟山 316022

**摘要:** 为探究贻贝养殖区大型底栖动物群落结构的生态特征以及资源利用情况, 基于 2021 年嵊泗枸杞岛贻贝养殖区春季(4 月)和秋季(11 月)的大型底栖动物调查数据, 采用生态位宽度、生态位重叠、联结系数、冗余分析等方法探究了优势种时空生态位及种间联结关系。结果表明, 研究区域共鉴定大型底栖动物 132 种, 优势种共有 13 种, 分别为不倒翁虫(*Sternaspis scutate*)、朝鲜阳遂足(*Amphiura koreae*)、刚鳃虫(*Chaetozone setosa*)等。生态位宽度范围为 1.065~2.507, 其中不倒翁虫生态位宽度最高。生态位重叠各种对间重叠值范围为 0~0.83, 其中重叠值最大的种对为刚鳃虫和细丝鳃虫(*Cirratulus filiformis*), 梳鳃虫(*Terebellides stroemii*)与刚鳃虫、昆士兰稚齿虫(*Prionospio queenslandica*)、细丝鳃虫 3 组物种对以及异足索沙蚕(*Kuwaita heteropoda*)和中锐吻沙蚕(*Glycera rousii*)种对生态位重叠值最小。方差比率法表明, 大型底栖动物优势种总体呈现不显著负关联。卡方检验和联结系数也表明大多数种对的联结性不显著。冗余分析表明, 溶解氧、水温和沉积物中值粒径是影响枸杞岛贻贝养殖区大型底栖动物优势种分布的主要环境因素。结果表明研究区域内资源维度较高, 优势种间对资源的竞争小。本研究可为贻贝养殖活动的生态效应评价及其养殖容量管理提供参考依据。

**关键词:** 大型底栖动物; 生态位; 种间联结性; 厚壳贻贝

**中图分类号:** S931

**文献标志码:** A

**文章编号:** 1005-8737-(2023)06-0765-10

生态位在研究生物群落结构、种间变化关系、生物多样性等方面具有重要意义<sup>[1-2]</sup>。生态位的概念最早由 Grinnell<sup>[3]</sup>于 1917 年提出, 随后学者对生态位不断进行发展和完善<sup>[4-7]</sup>, 现已成为生态学研究中的重要理论基础和核心思想。生态位宽度和生态位重叠可探究物种的分布和丰度以及种间关系, 进而反映不同物种对资源利用的相似程度<sup>[8]</sup>; 研究群落内物种的生态位宽度, 可以反映物种的生态相似性<sup>[9]</sup>。种间联结是指物种之间在空间分布上的相互关联性, 反映不同物种出现在同一生境的可能性<sup>[10]</sup>, 是物种之间相互依存、竞争或随机出现等情况的综合反映<sup>[11]</sup>。因此, 将生态位理论与种间联结关系相结合, 能够客观反映群落的结构与功能以及演替规律, 有助于了解优势物种对资源利用的生态习性及其相互关系, 对海洋生态修复等具有指导意义。目

前, 有关优势种生态位及种间联结性的研究主要集中于植物群落<sup>[12-13]</sup>, 针对海洋生物群落的相关研究尚处于起步阶段, 且主要针对鱼类、虾蟹类等<sup>[14-16]</sup>。

大型底栖动物对生态系统的平衡和稳定起着重要的作用, 其群落结构容易受到自然环境和人为干扰的影响, 已成为反映生态环境变化的重要指示生物<sup>[17]</sup>。贻贝养殖区的阻流效应和生物沉降作用会改变底层沉积物的理化环境<sup>[18-19]</sup>, 进而对栖息于沉积物底表层的大型底栖动物群落产生一定影响。例如, Liao 等<sup>[20]</sup>研究发现贝类养殖区内的大型底栖动物群落物种多样性和丰度显著高于养殖区外。Stenton-dozey 等<sup>[21]</sup>研究发现贝类养殖对养殖区内大部分大型底栖动物群落产生不同程度的干扰, 干扰强度与养殖区中部位位置距离远近有关。Sun 等<sup>[22]</sup>研究发现贝类养殖区大型底栖动物群落的功能丰富度稳定,

收稿日期: 2023-04-04; 修订日期: 2023-04-19.

基金项目: 浙江省重点研发计划项目(2021C02047); 浙江省自然科学基金项目(LQ21C030006).

作者简介: 陈屹洋(1999-), 男, 硕士研究生, 研究方向为资源增殖生态学. E-mail: chenyy07235614@163.com

通信作者: 胡成业, 讲师, 研究方向为底栖生态学. E-mail: zjhuchengye@zjou.edu.cn

功能多样性增加,表明贝类养殖对生态影响较小。然而,针对贝类养殖区大型底栖动物优势种的生态位和种间联结性的研究鲜有报道,难以有效揭示贝类养殖对大型底栖动物群落种间关系及对环境资源利用的影响。因此,本研究以嵊泗枸杞岛贻贝养殖区大型底栖动物群落优势种为研究对象,分析群落优势种的生态位宽度、生态位重叠以及种间联结性,探究群落中优势种的种间关系,以揭示贻贝养殖区大型底栖动物群落结构的生态特征,并为贻贝养殖活动的生态效应评价及其养殖容量管理提供参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区域

嵊泗枸杞岛位于我国东海北部,因其海域环境具有高营养盐、低浊度以及适宜的温度、饵料生物丰富等特点,使得该区域的厚壳贻贝(*Mytilus coruscus*)养殖产业发达,其主要养殖方式为浮筏养

殖。本研究区域位于枸杞岛西北部的贻贝养殖场,该区域底质类型以泥、沙为主,水深 10~25 m,依据实际养殖面积设置 12 个采样站位(图 1)。

### 1.2 样品采集与处理

2021 年 4 月(春季)和 11 月(秋季),在枸杞岛贻贝养殖区进行了大型底栖动物调查。每个站位采用 0.045 m<sup>2</sup> Van veen 型抓斗式采泥器采集 3 个表层沉积物,经 0.5 mm 孔径的筛网冲洗,将截留在筛网的大型底栖动物用 95% 的乙醇固定保存后带回实验室在解剖镜下进行鉴定、计数、称重。样品的采集、处理按照《海洋调查规范》(GB/T 12763.6-2007)执行。盐度、水温、溶氧等水环境因子采用 CTD (Seabird Costal Hydrocat 型)现场测定。海水中的氨氮、硝酸盐、亚硝酸盐等水质因子测量按照《海洋检测规范》(GB 17378.4-2007)执行。沉积物中的有机质参考《土壤检测》(NY/T 1121.6-2006)测量。沉积物的粒径使用激光粒度分布仪(Bettersize 2600)测定。

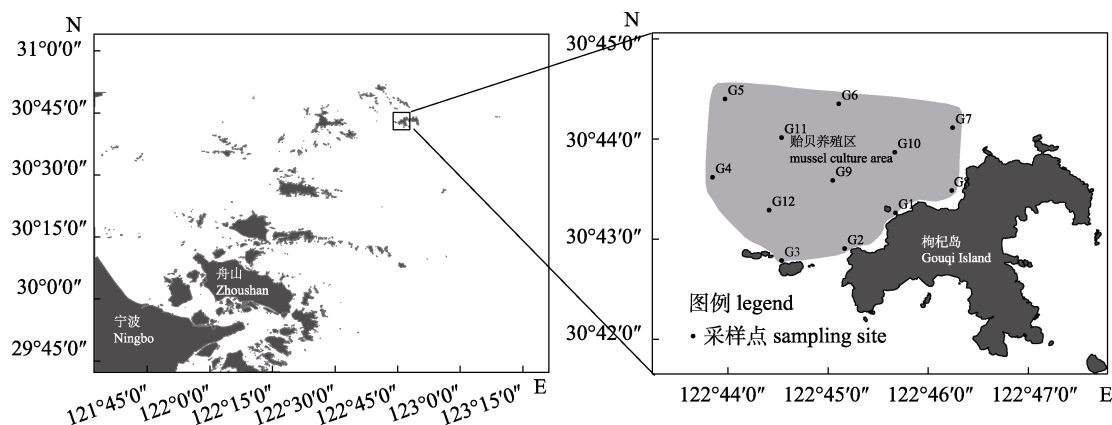


图 1 嵊泗枸杞岛贻贝养殖区调查站位

Fig. 1 Sampling stations of mussel culture area of Shengsi Gouqi Island

### 1.3 物种优势度

$$\text{优势度: } Y = (n_i / N) \times f_i$$

式中,  $N$  为各站位物种总个体数的平方根,  $n_i$  为各站位物种  $i$  的个体数的平方根,  $f_i$  为物种  $i$  出现的频率。当优势度( $Y$ )大于 0.02 时则视为优势种。

### 1.4 生态位指标

测算优势种的生态位宽度,选用 Shannon 指数<sup>[23]</sup>进行计算,生态位重叠选用 Pianka 重叠指数<sup>[24]</sup>进行计算,计算公式如下:

$$\text{Shannon 生态位宽度 } B_k = -\sum_{j=1}^r (P_{kj} \ln P_{kj})$$

$$\text{生态位重叠 } Q_{ik} = \frac{\sum_{j=1}^r P_{ij} P_{kj}}{\sqrt{\left(\sum_{j=1}^r P_{ij}\right)^2 \left(\sum_{j=1}^r P_{kj}\right)^2}}$$

式中,  $j$  表示站位,  $r$  为站位数总数,  $P_{ij}$ 、 $P_{kj}$  分别表示种  $i$  和种  $k$  在第  $j$  个站位的多度。 $B$  值为生态位宽度,取值越大则表示该物种生态位宽度越大。 $Q$  值为生态位重叠,取值范围为 0~1,  $Q$  值越大则表示两物种的生态位重叠值越大。

### 1.5 总体关联性分析

以各站位优势种数为研究对象,建立二元矩阵,

使用方差比率法(VR)<sup>[25]</sup>检验各物种的总体关联性, 计算公式如下:

物种相对多度的方差  $\sigma_T^2 = \sum_{i=1}^S P_i(1 - P_i)$

物种数的方差  $S_T^2 = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N (T_j - t)^2$

相对多度频率  $P_i = n_i / N$

方差比率  $VR = S_T^2 / \sigma_T^2$

统计量  $W = VR \times N$

式中,  $N$  为站位数,  $S$  为总物种数,  $n$  为特定物种所占的站位数,  $T$  为站位中的物种平均数,  $t$  为所有站位的物种数平均值,  $T_j$  为  $j$  站位内出现的物种数。VR>1, 说明物种总体关联性呈正相关; VR<1, 说明物种总体关联性呈负相关。 $W$  统计量用来检验方差比率的显著程度, 若  $W$  值位于卡方分布 95%置信区间内即  $\chi^2_{0.95}(N) < W < \chi^2_{0.05}(N)$  则表明种间总体不显著关联。

1.6 种间联结性分析

使用 Yates 校正的卡方检验显著性<sup>[26]</sup>, 其公式为:  $\chi^2_{\text{Yates}} = \frac{(|ad - bc| - 0.5n)^2 n}{(a+b)(a+c)(b+d)(c+d)}$

式中,  $a$  为一对物种共同占据的站位数;  $b$ 、 $c$  为单个物种出现的站位数;  $d$  为两物种都不出现的站位数;  $n$  为总站位数。当  $\chi^2 < 3.841$  时, 表明种间联结性不显著;  $3.841 \leq \chi^2 < 6.635$  时, 表明种间联结性显著;

$\chi^2 \geq 6.635$  时, 则表明种间联结性极显著。

联结系数(AC)公式为:

$ad \geq bc$  时,  $AC = \frac{ad - bc}{(a+b)(b+d)}$

$bc > ad$  且  $d \geq a$  时,  $AC = \frac{ad - bc}{(a+b)(a+c)} \pi$

$bc > ad$  且  $d < a$  时,  $AC = \frac{ad - bc}{(b+d)(d+c)}$

式中, AC 的取值范围为[-1, 1], AC 值为 0 时表明种对完全独立, AC 值越接近 1 表明种对正联结性越高, AC 值越接近-1 表明种对负联结性越高。

1.7 数据处理

使用 R4.1.2 软件中的“spaa”包计算物种的生态位宽度、生态位重叠以及种间联结性, 使用“vegan”包完成 Bray-Curtis 相似矩阵的计算, 使用“vegan”、“ggplot2”、“ggrepel”包对优势种和环境因子的关系进行冗余分析。站位分布图使用 ArcGis 10.7 软件进行绘制。

2 结果与分析

2.1 优势种

本研究两次航次调查共鉴定大型底栖动物 132 种, 春季共鉴定 77 种, 秋季共鉴定 79 种, 两季度共有物种 24 种, 物种季节更替率为 81.8%, 物种季节更替变化明显。综合两季度数据, 共筛选优势种 13 种(表 1), 分别为不倒翁虫(*Sternaspis scutata*)、朝鲜

表 1 贻贝养殖区大型底栖动物优势种组成和生态位宽度

Tab. 1 Dominant species composition and niche width of dominant macrobenthic species in mussel culture area

| 编号<br>number | 种名<br>species                          | 优势度<br>dominance | 生态位宽度<br>niche breadth | 出现频率/%<br>occurrence frequency |
|--------------|----------------------------------------|------------------|------------------------|--------------------------------|
| V1           | 不倒翁虫 <i>Sternaspis scutata</i>         | 0.1088           | 2.507                  | 58.3                           |
| V2           | 朝鲜阳遂足 <i>Amphiura koreae</i>           | 0.0612           | 2.139                  | 41.7                           |
| V3           | 刚鳃虫 <i>Chaetozone setosa</i>           | 0.0287           | 1.421                  | 25.0                           |
| V4           | 寡鳃齿吻沙蚕 <i>Nephtys oligobranchia</i>    | 0.0450           | 2.138                  | 37.5                           |
| V5           | 昆士兰稚齿虫 <i>Prionospio queenslandica</i> | 0.0216           | 1.523                  | 20.8                           |
| V6           | 日本倍棘蛇尾 <i>Amphioplus japonicus</i>     | 0.1616           | 2.398                  | 66.7                           |
| V7           | 梳鳃虫 <i>Terebellides stroemii</i>       | 0.0500           | 1.065                  | 20.8                           |
| V8           | 双唇索沙蚕 <i>Lumbrineris cruzensis</i>     | 0.0623           | 1.830                  | 37.5                           |
| V9           | 丝异须虫 <i>Heteromastus filiformis</i>    | 0.3261           | 2.087                  | 62.5                           |
| V10          | 细丝鳃虫 <i>Cirratulus filiformis</i>      | 0.0727           | 2.215                  | 45.8                           |
| V11          | 须鳃虫 <i>Cirriformia tentaculata</i>     | 0.0447           | 1.934                  | 33.3                           |
| V12          | 异足索沙蚕 <i>Kuwaita heteropoda</i>        | 0.0364           | 1.845                  | 29.2                           |
| V13          | 中锐吻沙蚕 <i>Glycera rouxii</i>            | 0.0609           | 2.008                  | 37.5                           |

阳遂足 (*Amphiura koreae*)、刚鳃虫 (*Chaetozone setosa*)、寡鳃齿吻沙蚕 (*Nephtys oligobranchia*)、昆士兰稚齿虫 (*Prionospio queenslandica*)、日本倍棘蛇尾 (*Amphioplus japonicus*)、梳鳃虫 (*Terebellides stroemii*)、双唇索沙蚕 (*Lumbrineris cruzensis*)、丝异须虫 (*Heteromastus filiformis*)、细丝鳃虫 (*Cirratulus filiformis*)、须鳃虫 (*Cirriformia tentaculata*)、异足索沙蚕 (*Kuwaita heteropoda*) 和中锐吻沙蚕 (*Glycera rouxii*)。本研究将上述 13 个优势种作为研究对象。

## 2.2 生态位宽度

大型底栖动物优势种生态位宽度的变化范围为 1.065~2.507 (表 1)。其中不倒翁虫的生态位宽度最高, 为 2.507, 而梳鳃虫最低, 仅为 1.065。根据 Bray-Curtis 相似矩阵基于优势种的生态位宽度值进行聚类分析, 根据聚类结果可将优势种分为 3 类(图 2), 即广生态位种、中生态位种以及窄生态位种, 其中广生态位种主要包括不倒翁虫(2.507)、日本倍棘蛇尾(2.398)、丝异须虫(2.087)等 6 种; 中生态位种

则主要包括中锐吻沙蚕(2.008)、须鳃虫(1.934)等 4 种; 窄生态位种有昆士兰稚齿虫(1.523)、刚鳃虫(1.421)、梳鳃虫(1.065)。

## 2.3 生态位重叠

大型底栖动物优势种的生态位重叠值在 0~0.83 之间波动(图 3), 当生态位重叠值大于 0.6 时, 表明种对生态位重叠显著; 当生态位重叠值在 0.3~0.6 之间时, 表明种对生态位重叠较低; 当生态位重叠值小于 0.3 时, 表明种对生态位重叠低。在本研究 78 对物种对中, 刚鳃虫和细丝鳃虫种对(V3~V10)的生态位重叠值最高, 为 0.83, 然而有 4 对物种对的生态位重叠值为 0, 分别为梳鳃虫(V7)与刚鳃虫(V3)、昆士兰稚齿虫(V5)、细丝鳃虫(V10)3 组物种对和异足索沙蚕(V12)和中锐吻沙蚕(V13)种对。生态位重叠值大于 0.6 的物种对数占总对数的 3.8%, 生态位重叠值位于 0.3~0.6 之间的物种对共 26 对, 占总对数的 33.3%, 而生态重叠值小于 0.3 占总对数的 62.8%, 表明大型底栖动物优势种的生态位重叠程度总体相对较低。

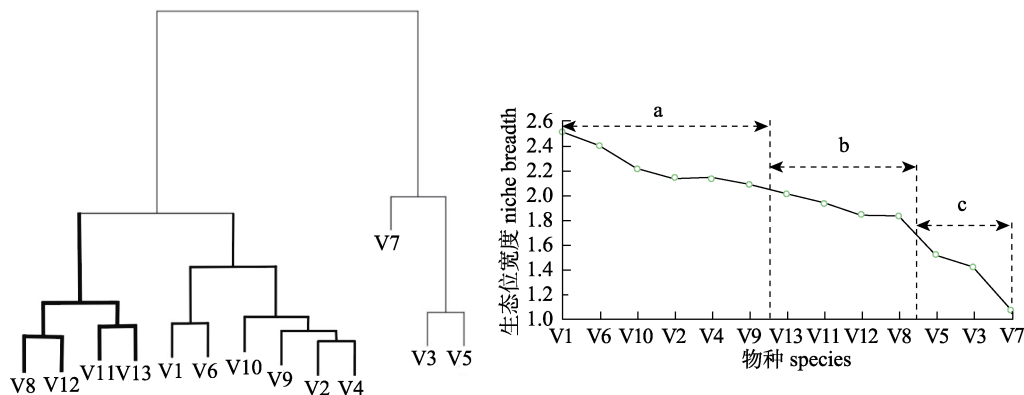


图 2 贻贝养殖区大型底栖动物优势种生态位宽度聚类与分布

Fig. 2 Niche width clustering and distribution of dominant macrobenthic species in mussel culture area

## 2.4 种间联结性

**2.4.1 物种总体关联性** 根据 13×24 的物种-站位二元数据矩阵计算种间总体关联性。由表 2 可知, 通过计算物种总体关联性的方差比率  $VR=0.81<1$ , 说明总体上物种间呈现负关联性, 统计量  $W$  值为 19.48, 位于(13.85, 36.42)区间内, 表明种间总体关联性不显著。由此可知, 贻贝养殖区大型底栖动物优势种之间总体呈现不显著负关联。

**2.4.2 种对间联结性** 通过  $\chi^2$  检验表明, 13 种大型底栖动物优势种共形成 78 对种对, 其中正联结的

物种对 38 对, 负联结的物种对占 38 对, 无联结的物种对 2 对, 分别占总物种对数的 48.7%、48.7%、2.6% (图 4)。其中 38 对正联结种对仅有 2 对为显著正联结; 38 对负联结种对仅有 1 对为极显著负联结, 2 对显著负联结。卡方检验结果表明, 多数物种对 (93.6%) 的联结性不显著, 这与物种总体关联性的结果相一致。

通过联结系数 (AC) 分析发现,  $AC \geq 0.6$  的物种对有 7 对, 占总对数的 9.0%;  $0.2 \leq AC < 0.6$  有 13 对, 占总对数的 16.7%;  $-0.2 \leq AC < 0.2$  有 33 对, 占总对

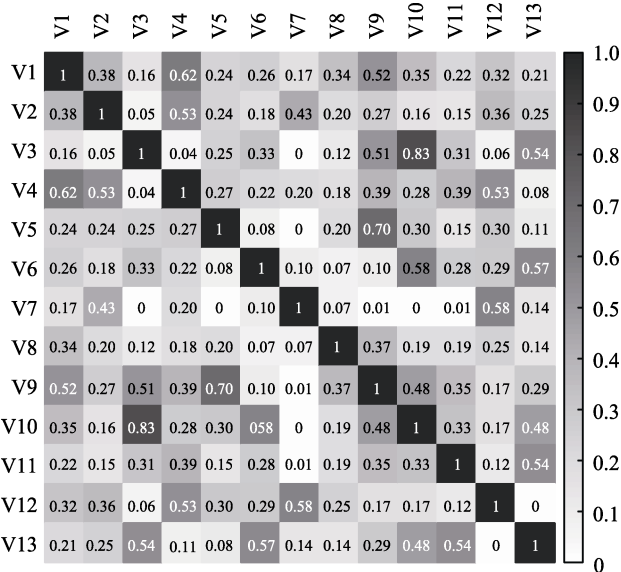


图 3 贻贝养殖区大型底栖动物优势种生态位重叠  
Fig. 3 Niche overlap of macrobenthic dominant species in mussel culture area

表 2 贻贝养殖区大型底栖动物优势种总体关联性  
Tab. 2 Overall association of dominant macrobenthic species in mussel culture area

| $S_T^2$ | $\sigma_T^2$ | VR   | W     | $\chi^2[\chi^2_{0.95}(24)\chi^2_{0.05}(24)]$ | 检验结果<br>inspection result                    |
|---------|--------------|------|-------|----------------------------------------------|----------------------------------------------|
| 2.31    | 2.84         | 0.81 | 19.48 | (13.85, 36.42)                               | 不显著负关联<br>insignificant negative correlation |

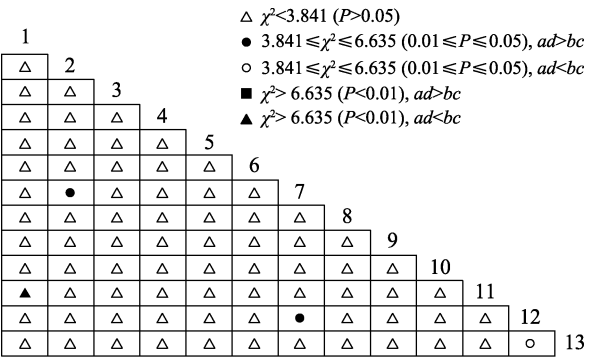


图 4 大型底栖动物优势种种间联结性  
卡方检验半矩阵图  
Fig. 4 Half-matrix plot of chi-square test  
of dominant macrobenthic species

数的 42.3%;  $-0.6 \leq AC < -0.2$  有 17 对, 占总对数的 21.8%;  $AC < -0.6$  有 8 对, 占总对数的 10.3%。总体上有 50.0% 的种对联结系数为负数, 呈负联结性, 将近 2/5 的种对间趋于相对独立状态, 2/5 的种对间关联程度一般, 这也与物种总体关联性结果一致(图

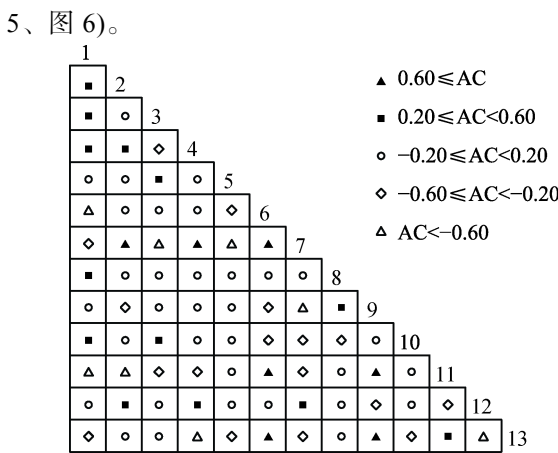


图 5 联结系数 AC 半矩阵图  
Fig. 5 The AC half-matrix diagram of the coupling coefficient

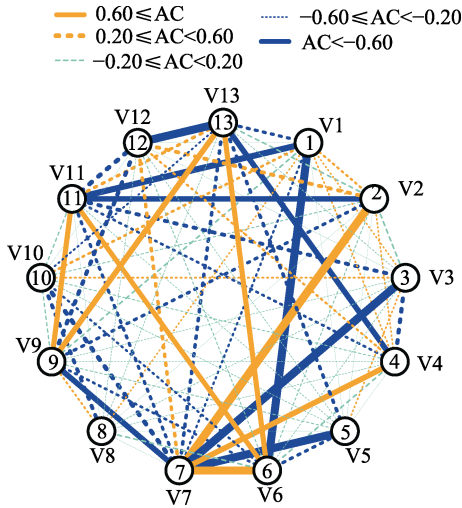


图 6 贻贝养殖区大型底栖动物优势种关联网络图  
Fig. 6 Association network diagram of dominant macrobenthic species in mussel culture area

2.5 优势种与环境因子关系

通过冗余分析探讨优势种分布与探究环境因子间的关系, 轴 1 和轴 2 的特征值分别为 0.162、0.064, 分别占总解释量的 55.0%、21.7% (图 7)。其中, 硝酸盐和水温与轴 1 呈现较强的相关性, 亚硝酸盐和溶解氧与轴 1 呈现较强的负相关性, 氨氮和中值粒径与轴 2 呈现较强正相关性, 有机质与轴 2 呈现较强的负相关性。溶氧与不倒翁虫(V1)、朝鲜阳遂足(V2)、寡鳃齿吻沙蚕(V4)、梳鳃虫(V7)、异足索沙蚕(V12)均表现为相关性。沉积物中的有机质与双唇索沙蚕(V8)呈现较高相关性。细丝鳃虫(V10)与氨氮、盐度呈现相关性, 中锐吻沙蚕(V13)与硝酸盐呈

现相关性。日本倍棘蛇尾(V6)和须鳃虫(V11)都与沉积物的粒径存在相关性。丝异须虫(V9)与水温存在相关性。刚鳃虫(V3)和昆士兰稚齿虫(V5)位于原点附近,说明其分布受环境因子影响小。

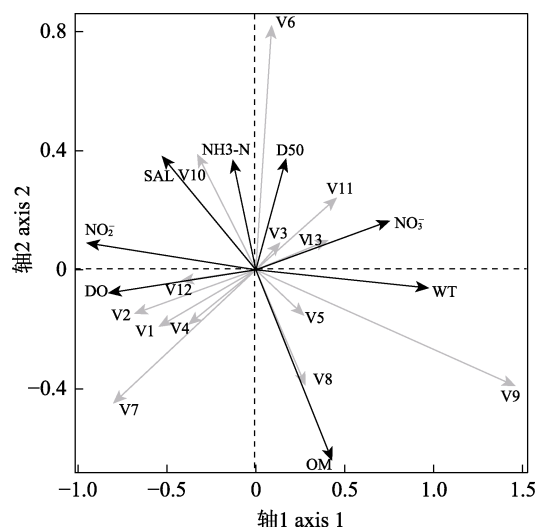


图7 枸杞岛贻贝养殖区大型底栖动物优势种冗余分析(RDA)排序图

WT: 水温; DO: 溶解氧; SAL: 盐度;  $\text{NH}_3\text{-N}$ : 氨氮;  $\text{NO}_3^-$ : 硝酸盐;  $\text{NO}_2^-$ : 亚硝酸盐; OM: 有机质; D50: 中值粒径。其中 V1-V13 为 13 个大型底栖动物优势种编号。

Fig. 7 Redundancy analysis (RDA) of dominant macrobenthic species in the mussel culture area of Gouqi Island  
WT: water temperature; DO: dissolved oxygen; SAL: salinity;  $\text{NH}_3\text{-N}$ : ammonia nitrogen;  $\text{NO}_3^-$ : nitrate;  $\text{NO}_2^-$ : nitrite; OM: organic matter; D50: median size particle diameter. V1-V13 are the numbers of 13 dominant macrobenthic species.

### 3 讨论

#### 3.1 生态位宽度

生态位宽度是研究物种对资源利用情况的综合指标<sup>[27]</sup>,其值可反映物种在群落中所占资源的多少以及丰度情况。研究表明,根据生态位宽度可将物种分为广生态位种、中生态位种及窄生态位种<sup>[28-30]</sup>,但目前还没有明确的标准适用于生态位宽度的划分。有学者基于生态位宽度的范围进行主观划分<sup>[1,31]</sup>,产生不同的划分依据。聚类分析是基于对象的相似性对研究对象进行分类,Bray-Curtis 距离主要用于比较生物集群的差异,具有计算负担小、精度高等优点,是生态学研究中的重要方法之一<sup>[32]</sup>。本研究根据各优势种生态位宽度值使用 Bray-Curtis 距离进行二次聚类分析,将聚类结果分为 3 类,分别为广、

中、窄生态位种,对应图 3 的 a、b、c 3 段。广生态位种在各站位的出现频率达到 37.5%以上,而窄生态位种的出现频率则低于 25%。本研究发现丝异须虫的丰度和出现频率均高于不倒翁虫、朝鲜阳遂足、细丝鳃虫,但生态位宽度值不及这些物种。这可能是由于秋季贻贝采集作业导致底质的有机质含量增加以及水温适宜丝异须虫生长栖息,使得该物种秋季分布广泛而春季分布较少,季节间的差异使其生态位宽度值较低。相关研究表明,优势种的生态位宽度不仅与物种的丰度有关,还受到物种在各站位出现频率的影响,这与本研究中丝异须虫的研究结果相一致<sup>[33-34]</sup>。

本研究广生态位种有 6 种,占优势种半数以上,其中多毛类 4 种,蛇尾类 2 种。多毛类主要以底泥中的有机碎屑为食,且对环境变化的适应性较强,并具有耐污染等特点<sup>[35]</sup>,在群落占据主导位置。究其原因可能是由于贻贝的生物沉降造成底质有机质含量较高,从而为其生长提供了有利条件。此外,贻贝生产作业以及沿岸人类活动的影响使得各站位间沉积环境变化大进而影响其他敏感种的分布,而多毛类物种因其耐受性较强,在研究区域内广泛分布,进而导致多毛类的生态位宽度较大。广生态位种中的蛇尾均属于阳遂足科,主要以有机碎屑、藻类以及浮游生物等小颗粒为食<sup>[36]</sup>。贻贝养殖区的阻流效应降低底层流速并有利于有机碎屑的沉降,为蛇尾类提供丰富的食物来源,适宜蛇尾的生长繁殖,故生态位宽度较大。

#### 3.2 生态位重叠

生态位重叠即两个或更多物种共享生态位空间的现象,主要取决于物种的资源需求和生态条件耐受限的相似性<sup>[37]</sup>,在一定程度上反映物种间的竞争情况以及群落的稳定性<sup>[38]</sup>。本研究发现,枸杞岛贻贝养殖区大型底栖动物优势种的生态位重叠差异较大,生态位重叠值的范围为 0~0.83。这可能是大型底栖动物生境易受到贻贝养殖产生的生物沉降以及人为作业的影响,同时研究区域受到长江径流以及东海沿岸流的影响,使得生境异质性高,故大型底栖动物优势种的生态位重叠差异较大。Wathne 等<sup>[39]</sup>将生态位重叠值大于 0.6 的种对判定为生态位重叠显著。本研究生态位重叠值大于 0.6 的物种对仅有 3 对,大部分种对小于 0.3,表明研究区域的资源较

为丰富,各优势种的种间竞争不激烈,这与张苗苗等<sup>[40]</sup>的研究结果相一致。值得注意的是,刚鳃虫和细丝鳃虫的生态位重叠值最高(0.83),这与其适宜生境相似有关,两者均栖息于泥沙质环境中,且均以有机碎屑为食,故它们的资源利用方式相似,存在种间竞争关系。梳鳃虫与其他优势种的生态位重叠较小。本研究发现梳鳃虫主要分布在 G3、G7 站位,该站位相较于养殖区外围站位受风浪影响小,有利于有机质沉降;较中间站位溶解氧高;距离本岛有一定距离,受人类活动影响较小。本研究中梳鳃虫的生态位宽度最低,表明其种间竞争能力较弱,因而与其他物种的生态位重叠较小。

### 3.3 种间联结性

物种的种间联结性能反映群落结构和物种组成的稳定性,可用于反映群落演替过程<sup>[41]</sup>。本研究发现大型底栖动物优势种的总体关联性呈现不显著负关联,表明群落结构和组成总体上处于不稳定的状态,各优势种对资源的利用不够充分,群落易受到外界因素的干扰。Liu 等<sup>[42]</sup>研究指出总体呈现不显著负关联的群落,各物种相对独立,物种的出现相对随机。由此表明,本研究区域种间关系相对独立,营养结构简单,底栖生态系统的抵抗力、稳定性较弱。

种间联结性主要用于探究物种间的联结情况,本研究结合卡方检验和联结系数两种方法相结合探究物种间的联结性以降低结果可能存在的误差。卡方检验结果表明,大部分物种对的联结程度为不显著的联结状态,表明优势种种间关系较为松散,各物种趋于相对独立的状态。联结系数(AC)分析表明,近 40%的物种对间处于相对独立状态,38.5%的种对联结程度一般,这与卡方检验的结果相一致。表明物种间所需栖息的环境或资源利用方式不同。本研究发现适宜生境的差异使得不倒翁虫与日本倍棘蛇尾、须鳃虫间的联结性呈显著负联结。日本倍棘蛇尾和须鳃虫多分布于砂质底质且贻贝壳较多的区域,而不倒翁虫主要分布于泥质生境,在砂质底质生境仅有少量分布。此外,食性的差异是造成异足索沙蚕和中锐吻沙蚕的联结性为显著负联结的主要原因之一。Silva 等<sup>[43]</sup>指出食性的差异会影响群落内物种的分布。异足索沙蚕主要摄食沉积物中的有机碎屑和微小生物,而中锐吻沙蚕为肉食者,主要以小型底栖动物为食<sup>[44]</sup>。朝鲜阳遂足和梳鳃虫的种间联结性表现为显著正联结,表明两物种分布范围有所重

合,本研究发现,两物种均栖息于泥质底质中,均以有机碎屑为食,且两物种分布主要受溶解氧和有机质影响,两者分布环境、食性均一致,这可能导致两物种表现为显著正联结。

### 3.4 优势种与环境因子的关系

环境因子是影响大型底栖动物空间分布的主要原因。其中,不同底质类型会影响底栖动物群落<sup>[45]</sup>。本研究发现,日本倍棘蛇尾和须鳃虫与沉积物中值粒径存在相关性,两者主要栖息于砂质底质,而在泥质环境中分布较少。有机质也是影响物种分布的主要环境因子。例如,双唇索沙蚕等多毛类与沉积物有机质存在高度相关性。有机质是多毛类动物的重要食物来源<sup>[46]</sup>,双唇索沙蚕主要摄食底沉积物中有机物。Raman 等<sup>[47]</sup>研究表明,多毛类物种主要受溶解氧和沉积物中有机质含量的影响,且在低氧环境下多毛类物种的分布主要受有机质影响。丝异须虫主要受水温和有机质的影响,这与该物种以底泥中有机物为食且在秋季广泛分布的研究结果相一致。此外,本研究还发现溶解氧也是影响底栖动物分布的环境因子。例如,溶解氧与不倒翁虫、朝鲜阳遂足、寡鳃齿吻沙蚕、梳鳃虫、异足索沙蚕的分布存在相关性。Brzana 等<sup>[48]</sup>研究认为溶解氧会影响大型底栖动物群落的丰富度、丰度以及生物量。

本研究通过分析枸杞岛贻贝养殖区大型底栖动物优势种时空生态位、种间联结性及与环境因子间的关系,探究优势种的生态特征、种间关系以及资源利用状况。研究发现,贻贝养殖区大型底栖动物广生态位种以多毛类为主,蛇尾类次之。生态位重叠总体呈低等级状态,优势种的关联以不显著负联结为主,各优势种生态位相对独立。研究结果表明,研究区域资源维度较高,优势种间对资源的竞争小。通过本研究能阐明认识优势种在群落中的地位和作用以及各优势种间的相互关系,研究结果与为贻贝养殖活动的生态效应评价及其养殖容量管理提供参考依据。

### 参考文献:

- [1] Peng X, Zhang H W, Tang J, et al. Study on the niche of macrozoobenthic dominant species in the rocky intertidal zone of islands off southern Zhejiang[J]. Journal of Marine Sciences, 2021, 39(1): 79-85. [彭欣, 张华伟, 唐久, 等. 浙南岛屿岩相潮间带大型底栖动物优势种生态位研究[J]. 海洋学研究, 2021, 39(1): 79-85.]

- [2] Zong N, Shi P L, Zhu J T. Changes of plant community composition and niche characteristics during desertification process in an alpine steppe[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2021, 30(8): 1561-1570. [宗宁, 石培礼, 朱军涛. 高寒草地沙化过程植物群落构成及生态位特征变化[J]. 生态环境学报, 2021, 30(8): 1561-1570.]
- [3] Grinnell J. The niche-relationships of the California thrasher[J]. The Auk, 1917, 34(4): 427-433.
- [4] Elton C S. Animal Ecology[M]. New York: Macmillan Co., 1927.
- [5] MacArthur R. Species packing and competitive equilibrium for many species[J]. Theoretical Population Biology, 1970, 1(1): 1-11.
- [6] Schoener T W. The Anolis lizards of Bimini: Resource partitioning in a complex fauna[J]. Ecology, 1968, 49(4): 704-726.
- [7] Levins R. Evolution in changing environments; some theoretical explorations[M]. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1968.
- [8] Liu K, Yu C G, Xu Y J, et al. Spatio-temporal niche of major fish species in Pishan waters off Zhejiang Province, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2021, 32(3): 1069-1079. [刘坤, 俞存根, 许永久, 等. 浙江披山海域主要鱼类时空生态位[J]. 应用生态学报, 2021, 32(3): 1069-1079.]
- [9] Fan L J, Hu X D, Chen W M, et al. Zooplankton ecological niche and factors affecting ecological differentiation in Baima Lake[J]. Journal of Hydroecology, 2022, 43(5): 59-66. [范林洁, 胡晓东, 陈文猛, 等. 白马湖浮游动物生态位及其生态分化影响因子[J]. 水生态学杂志, 2022, 43(5): 59-66.]
- [10] Li J M, Xie F, Chen C J, et al. Interspecific association of dominant species in *Betula luminifera* natural forest communities of Shaowu, Fujian Province[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2001, 12(2): 168-170. [李建民, 谢芳, 陈存及, 等. 光皮桦天然林群落优势种群的种间联结性研究[J]. 应用生态学报, 2001, 12(2): 168-170.]
- [11] Jiang H, Zhang H, Long W X, et al. Interspecific associations and niche characteristics of communities invaded by *Decalobanthus boissianus*[J]. Biodiversity Science, 2019, 27(4): 388-399. [江焕, 张辉, 龙文兴, 等. 金钟藤入侵群落的种间联结及生态位特征[J]. 生物多样性, 2019, 27(4): 388-399.]
- [12] Liu R H, Chen L, Tu H R, et al. Niche and interspecific association of main species in shrub layer of *Cyclobalanopsis glauca* community in Karst hills of Guilin, southwest China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(6): 2057-2071. [刘润红, 陈乐, 涂洪润, 等. 桂林岩溶石山青冈群落灌木层主要物种生态位与种间联结[J]. 生态学报, 2020, 40(6): 2057-2071.]
- [13] Liu Y, Zheng Y Y, Ao Y Y. Niche and interspecific association of dominant bryophytes on different substrates[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(1): 286-293. [刘艳, 郑越月, 敖艳艳. 不同生长基质的苔藓植物优势种生态位与种间联结[J]. 生态学报, 2019, 39(1): 286-293.]
- [14] Ye S, Yang R, Ding P P, et al. Spatio-temporal niches and interspecific association of dominant fish species in the offshore waters of southern Zhejiang[J]. Haiyang Xuebao, 2022, 44(1): 48-62. [叶深, 杨蕊, 丁朋朋, 等. 浙江南部近海主要鱼类的时空生态位及种间联结性[J]. 海洋学报, 2022, 44(1): 48-62.]
- [15] Jiang Q L, Xu Y J, Zheng J, et al. Niches and interspecific association of major shrimp and crab species in Pishan waters of Zhejiang Province, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2021, 32(7): 2604-2614. [蒋巧丽, 许永久, 郑基, 等. 浙江披山海域主要虾蟹类时空生态位及种间联结性[J]. 应用生态学报, 2021, 32(7): 2604-2614.]
- [16] Zhang M M, Wang Y X, Tian K, et al. Niche and interspecific associations of major nekton in northern coastal waters in Yuhuan, Taizhou, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2018, 29(11): 3867-3875. [张苗苗, 王咏雪, 田阔, 等. 台州玉环北部沿岸海域主要游泳动物生态位和种间联结性[J]. 应用生态学报, 2018, 29(11): 3867-3875.]
- [17] Li X Z. An overview of studies on marine macrobenthic biodiversity from Chinese waters: Principally from the Yellow Sea[J]. Biodiversity Science, 2011, 19(6): 676-684. [李新正. 我国海洋大型底栖生物多样性研究及展望: 以黄海为例[J]. 生物多样性, 2011, 19(6): 676-684.]
- [18] Zúñiga D, Castro C G, Aguiar E, et al. Biodeposit contribution to natural sedimentation in a suspended *Mytilus galloprovincialis* Lmk mussel farm in a Galician Ría (NW Iberian Peninsula)[J]. Aquaculture, 2014, 432: 311-320.
- [19] Wen Y, Lin J, Yang G L, et al. Study on hydrodynamic effect of suspended mussel aquaculture facilities and detritus transportation of epiphytic seaweed[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2022, 31(6): 1549-1561. [温英, 林军, 杨冠林, 等. 贻贝浮筏养殖设施水动力效应及附生海藻碎屑运输的数值模拟[J]. 上海海洋大学学报, 2022, 31(6): 1549-1561.]
- [20] Liao Y B, Shou L, Jiang Z B, et al. Effects of fish cage culture and suspended oyster culture on macrobenthic communities in Xiangshan Bay, a semi-enclosed subtropical bay in Eastern China[J]. Marine Pollution Bulletin, 2019, 142: 475-483.
- [21] Stenton-dozey J M E, Jackson L F, Busby A J. Impact of mussel culture on macrobenthic community structure in Saldanha bay, South Africa[J]. Marine Pollution Bulletin, 1999, 39(1-12): 357-366.

- [22] Sun X, Dong J Y, Hu C Y, et al. Use of macrofaunal assemblage indices and biological trait analysis to assess the ecological impacts of coastal bivalve aquaculture[J]. Ecological Indicators, 2021, 127: 107713.
- [23] Shannon C E, Weaver W. The mathematical theory of communication[M]. Urbana: University of Illinois Press, 1963.
- [24] Pianka E R. The structure of lizard communities[J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1973, 4: 53-74.
- [25] Schluter D. A variance test for detecting species associations, with some example applications[J]. Ecology, 1984, 65(3): 998-1005.
- [26] Zhang J (T /Z). Quantitative ecology[M]. 2nd ed. Beijing: Science Press, 2011. [张金屯. 数量生态学[M]. 第2版. 北京: 科学出版社, 2011.]
- [27] Yu Y, Bai X J, Wang Z Y. Niche characteristics and competitive relationship of *Larix gmelinii* between different age classes in Greater Khingan Range secondary forest area[J]. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(12): 4912-4921. [俞昀, 白小军, 王志一. 大兴安岭次生林区不同龄级落叶松 (*Larix gmelinii*) 生态位特征和竞争关系[J]. 生态学报, 2022, 42(12): 4912-4921.]
- [28] Liu K, Yu C G, Zheng J, et al. The spatial niche and differentiation of major fish species in the waters east of the Zhoushan Islands in spring and autumn[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2021, 28(1): 100-111. [刘坤, 俞存根, 郑基, 等. 舟山群岛东侧海域春秋季节主要鱼类空间生态位及其分化[J]. 中国水产科学, 2021, 28(1): 100-111.]
- [29] Fan Z W, Jiang R J, Xu K D, et al. The niche and differentiation of fish larvae in daiquyang feeding ground[J]. Ocean Development and Management, 2020, 37(4): 49-55. [樊紫薇, 蒋日进, 徐开达, 等. 岱衢洋鱼类索饵场仔稚鱼的生态位及其分化研究[J]. 海洋开发与管理, 2020, 37(4): 49-55.]
- [30] Zhang L L, Zhou Y D, Jiang R J, et al. Spatial niche of major fish species in spring in the coastal waters of central and southern Zhejiang Province, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2020, 31(2): 659-666. [张琳琳, 周永东, 蒋日进, 等. 浙江中南部近岸海域春季主要鱼类空间生态位[J]. 应用生态学报, 2020, 31(2): 659-666.]
- [31] Han X F, Wang Y X, Qiu J J, et al. Niche and interspecific associations of dominant fishes in southern coastal waters in Taizhou, China[J]. Journal of Fisheries of China, 2020, 44(4): 621-631. [韩晓凤, 王咏雪, 求锦津, 等. 台州南部近岸海域春秋季节主要鱼类生态位及其种间联结性[J]. 水产学报, 2020, 44(4): 621-631.]
- [32] Ricotta C, Podani J. On some properties of the Bray-Curtis dissimilarity and their ecological meaning[J]. Ecological Complexity, 2017, 31: 201-205.
- [33] Jiao H F, Shi H X, You Z J, et al. Niche analysis of dominant species of macrobenthic community at a tidal flat of Yushan Island[J]. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(14): 3928-3936. [焦海峰, 施慧雄, 尤仲杰, 等. 渔山岛岩礁基质潮间带大型底栖动物优势种生态位[J]. 生态学报, 2011, 31(14): 3928-3936.]
- [34] Peng S Y, Li X Z, Wang H F, et al. Niche analysis of dominant species of macrozoobenthic community in the southern Yellow Sea in spring[J]. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(6): 1917-1928. [彭松耀, 李新正, 王洪法, 等. 南海春季大型底栖动物优势种生态位[J]. 生态学报, 2015, 35(6): 1917-1928.]
- [35] Shimabukuro M, Bromberg S, Pires-Vanin A M S. Polychaete distribution on the southwestern Atlantic continental shelf[J]. Marine Biology Research, 2016, 12(3): 239-254.
- [36] Ravelo A M. Alaskan Arctic epibenthic communities: Distribution patterns, links to the environment, and brittle star population dynamics[D]. Fairbanks, AK, USA: University of Alaska Fairbanks, 2016.
- [37] Michalska-Smith M, Song Z W, Spawn-Lee S A, et al. Network structure of resource use and niche overlap within the endophytic microbiome[J]. The ISME Journal, 2022, 16(2): 435-446.
- [38] Bai X H, Zhang J T. Niche analysis of dominant species of forest community in Xiaowutai Mountain, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2017, 28(12): 3815-3826.
- [39] 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[J]. Marine Ecology Progress Series, 2000, 194: 233-239.
- [40] Zhang M M, Wang Y X, Tian K, et al. Niche and interspecific associations of major nekton in northern coastal waters in Yuhuan, Taizhou, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2018, 29(11): 3867-3875. [张苗苗, 王咏雪, 田阔, 等. 台州玉环北部沿岸海域主要游泳动物生态位和种间联结性[J]. 应用生态学报, 2018, 29(11): 3867-3875.]
- [41] Jin S S, Zhang Y Y, Zhou M L, et al. Interspecific association and community stability of tree species in natural secondary forests at different altitude gradients in the southern Taihang Mountains[J]. Forests, 2022, 13(3): 373.
- [42] Liu L T, Wang X D, Wen Q, et al. Interspecific associations of plant populations in rare earth mining wasteland in Southern China[J]. International Biodeterioration & Biodegradation, 2017, 118: 82-88.
- [43] Silva R S, Carvalho K D, Pessanha A L M. Distribution and feeding ecology of three juvenile mojarra in a hypersaline tropical estuary in Northeastern Brazil[J]. Marine Ecology,

- 2016, 37(6): 1266-1281.
- [44] Durkin D M, Young A N, Khtikian K, et al. Envenoming by a marine blood worm (*Glycera*)[J]. *Toxins*, 2022, 14(7): 495.
- [45] Wu Y Q. A summary of the relationship between ecological distribution and sediment environment of shallow benthic animals[J]. *Marine Sciences*, 1983, 7(6): 58-61. [吴耀泉. 关于浅海底栖动物的生态分布和底质环境关系的概述[J]. *海洋科学*, 1983, 7(6): 58-61.]
- [46] Woulds C, Middelburg J J, Cowie G L. Alteration of organic matter during infaunal polychaete gut passage and links to sediment organic geochemistry. Part I: Amino acids[J]. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 2012, 77: 396-414.
- [47] Raman A V, Damodaran R, Levin L A, et al. Macrobenthos relative to the oxygen minimum zone on the East Indian margin, Bay of Bengal[J]. *Marine Ecology*, 2015, 36(3): 679-700.
- [48] Brzana R, Janas U, Tykarska M B. Effects of a 70-year old artificial offshore structure on oxygen concentration and macrobenthos in the Gulf of Gdańsk (Baltic Sea)[J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2020, 235: 106563.

## Niche and interspecific association of dominant macrobenthic species in mussel culture area

CHEN Yiyang, ZHANG Xiumei, PEI Wenhao, LIU Yongtian, HU Chengye

School of Fisheries, Zhejiang Ocean University, Zhoushan 316022, China

**Abstract:** Macrobenthos plays an important role in the balance and stability of the ecosystem and is an important indicator of ecological environmental changes. The niche and interspecific associations of dominant macrobenthic species in mussel culture area are rarely reported, making it difficult to effectively determine the effects of shellfish culture on the interspecific relationships of macrobenthic communities and their utilization of environmental resources. To explore the ecological characteristics and resource utilization of the macrobenthos community structure in mussel culture area, we used macrobenthos survey data from a mussel culture area on Shengsi Gouqi Island in spring (April) and autumn (November) of 2021. We then used niche width, niche overlap, association coefficient, and redundancy analyses to investigate the spatial and temporal niches and interspecific associations of dominant species and determine the main environmental factors that affect dominant macrobenthic species distribution. The results showed that 132 macrobenthos species were identified within the study area, with 13 dominant species, including *Sternaspis scutate*, *Amphiura koreae*, and *Chaetozone setosa*. The niche breadth ranged from 1.065 to 2.507, among which the niche width of *S. scutate* was the highest. The overlapping range of various pairs of niche overlaps was determined to be 0–0.83. The species pairs with the highest overlap values are *Chaetozone setosa* and *Cirratulus filiformis*. Contrastingly, *Terebellides stroemii* vs *Chaetozone setosa*, *Prionospio queenslandica*, and *Cirratulus filiformis*, *Kuwaita heteropoda* vs *Glycera rouxii* had the smallest ecological niche overlap. The variance ratio method demonstrated that the dominant macrobenthos species showed no significant negative association. Chi-square tests and association coefficients also showed that most species pairs were not significantly associated. Redundancy analysis indicated that dissolved oxygen, water temperature, and sediment median particle size were the main environmental factors affecting the distribution of dominant macrobenthic species at this mussel culture site on Gouqi Island. Polychaetes were the main macrobenthic niche species in this mussel culture area, followed by Ophiuroidea species. Niche overlap was generally in a low-level state, the dominant species primarily exhibited an insignificant negative association, and the niche of each dominant species was relatively independent. Throughout this study, we can clearly establish the status and role of the dominant species in the community and the relationship between these species. The results showed that the resource dimension of the study area was higher and the competition for resources among the dominant species was small. The results of this study provide a reference for future evaluation of the ecological effects of mussel culture activities and the management of culture capacity.

**Key words:** macrobenthos; niche; interspecific association; *Mytilus coruscus*

**Corresponding author:** HU Chengye. E-mail: zjhuchengye@zjou.edu.cn