



稀有种和常见种对鳌江口红树林大型底栖动物群落多样性的贡献

方学河¹, 陈威², 胡成业¹, 章凯³, 周泽宇¹,
张丽源⁴, 水柏年^{1*}

(1. 浙江海洋大学水产学院, 浙江 舟山 316000;

2. 平阳县自然资源和规划局, 浙江 温州 325000;

3. 绿生环境科技(浙江)有限公司, 浙江 温州 325000;

4. 淡水生态与生物技术国家重点实验室—宁波实验室, 浙江 宁波 315000)

摘要: 为了探究群落中稀有种和常见种对物种多样性的贡献, 本实验以鳌江口红树林大型底栖动物为研究对象, 结合地理范围指数 (*gri*)、生境特异性指数 (*hsi*) 和种群规模指数 (*psi*) 识别群落稀有种; 根据稀有度大小对物种进行排序, 形成稀有种-常见种和常见种-稀有种 2 个物种序列。在此基础上, 通过逐一添加物种, 比较物种多样性 (α 多样性和 β 多样性) 的变化, 确定稀有种和常见种对物种多样性的相对贡献。结果显示, α 多样性在稀有种-常见种物种序列中, 随着物种加入 Shannon-Wiener 多样性指数和丰富度指数呈现先上升后下降的趋势, 而均匀度指数仅在 2020 年先上升后下降, 其余均呈下降趋势; 在常见种-稀有种物种序列中, 随着物种的加入 Shannon-Wiener 多样性指数和丰富度指数呈上升趋势, 而均匀度指数呈下降趋势。 β 多样性在稀有种-常见种物种序列中, 随着物种的加入群落异质性 (β_{SOR}) 和嵌套组分 (β_{NES}) 呈上升趋势, 周转组分 (β_{SIM}) 呈下降趋势; 在常见种-稀有种物种序列, 随着物种的加入 β_{SOR} 、 β_{SIM} 和 β_{NES} 均呈上升趋势。综上, 稀有种对群落 α 多样性贡献更大, 并影响群落 β 多样性的周转组分, 而常见种对嵌套组分影响更大。因此, 对不同类型物种应采取不同的生态保护策略, 研究结果为鳌江口红树林生态保护提供理论支持, 以期更好地保护该区域红树林生态系统。

关键词: 大型底栖动物群落; 稀有度指数; α 多样性; β 多样性

中图分类号: S 932.8

文献标志码: A

物种多样性格局及其形成机制是群落生态学研究的核心问题之一, 明确物种多样性形成过程是保护与修复生态系统的重要前提^[1-3]。研究表明, 物种多样性格局的形成不仅依赖于环境过滤、扩散限制等群落构建过程, 还依赖于群落中物种组

成, 不同功能群组成或不同比例的稀有种和常见种组成均对物种多样性格局形成有影响^[4-6]。

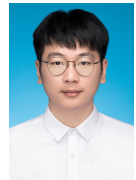
从物种组成来看, 生物群落是由多数稀有种和少数常见种组成^[7]。常见种在群落中丰度高且分布广, 是生态系统中物种组成的基础^[8]。与之

收稿日期: 2022-11-01 修回日期: 2023-03-20

资助项目: 国家自然科学基金 (42306188); 浙江省自然科学基金 (LQ21C030006); 浙江省大学生科技创新活动计划暨新苗人才计划 (2022R411A004)

第一作者: 方学河 (照片), 从事红树林生态学研究, E-mail: 276589469@qq.com

通信作者: 水柏年, 从事渔业资源和渔业水域环境评价与修复研究, E-mail: shuibonian@zjou.edu.cn



相比, 稀有种丰度较低、地理分布范围较窄且栖息地较为单一, 对环境变化更为敏感, 易受人类活动及外来物种入侵影响而消失^[9]。研究表明, 稀有种可增加群落功能多样性, 提高生态系统抗干扰能力^[10], 甚至可能成为关键种^[11]。此外, 稀有种对物种多样性维持也至关重要。如 Berg 等^[12]发现脊椎动物群落物种多样性与群落中稀有种的种群数量呈正相关; Obst 等^[13]认为, 底栖生物稀有种数量下降导致局地物种丰富度下降。虽然国外学者对稀有种开展探索性研究, 但是稀有种和常见种对物种多样性贡献仍存在争议。Gering 等^[14]发现稀有种主导群落丰富度格局, 这可能与稀有种在群落物种种类组成中占比较大有关。尽管群落中常见种的物种组成占比较小, 然而相关研究仍表明常见种在物种多样性贡献方面大于稀有种。例如, 对乌拉圭木本植物群落的研究表明, 常见种对物种丰富度格局贡献较大, 而稀有种与整体物种丰富度关系较小^[15]。目前关于稀有种和常见种的研究仍集中在陆地生物群落, 针对海洋生物群落的研究较少, 特别是大型底栖动物群落相关研究仍处于空白。

大型底栖动物作为物质循环和能量流动的重要消费者与转移者, 是红树林生态系统的重要组成部分, 已成为红树林生态学研究热点。早期红树林大型底栖动物研究多集中在红树林生境对群落结构的影响。如唐以杰等^[16]发现, 红树林的植物群落特征、沉积物性质以及潮位线是影响大型底栖动物分布的主要因素。近年来研究发现, 物种分布不仅仅与红树林生境相关, 物种之间由于共生、寄生、竞争和捕食的相互作用也会影响物种分布。Chen 等^[17]发现, 丰富度较高的群落会通过减小物种的生态位宽度、减弱种间竞争等方式以应对极端寒冷天气对物种分布产生的限制。目前, 关于红树林生态系统中, 大型底栖动物群落稀有种和常见种对物种多样性相对贡献方面仍鲜有研究。本实验根据 2017—2020 年鳌江口红树林大型底栖动物调查数据, 基于地理范围指数 (*gri*)、生境特异性指数 (*hsi*) 和种群规模指数 (*psi*) 识别群落稀有种; 根据稀有度指数大小逐一添加稀有种或常见种的方式, 探讨由此引起的物种多样性 (α 多样性和 β 多样性) 变化, 量化稀有种和常见种对群落 α 多样性与 β 多样性的相对贡献, 阐明红树林大型底栖动物物种多样性维持机制, 以期为红树林生态修复及保护工作提供理论与技

术支撑。

1 材料与方法

1.1 研究区域

鳌江位于浙江的东南面, 是一条独立入海的水系。年均温为 19.4 °C, 年均降雨量 1 662.0 mm, 潮汐为规则半日潮。为改善鳌江潮间带生态环境, 当地政府于 2015 年开始人工引种秋茄 (*Kandelia candel*), 属于我国北缘红树林分布区规模较大的人工红树林, 也是水生生物和水鸟的栖息地。

1.2 样品采集、处理与分析

于 2017 年 (8 月、10 月、12 月)、2018 年 (5 月、10 月)、2019 年 (5 月、10 月) 和 2020 年 (5 月、8 月、10 月、12 月) 在鳌江口红树林区域开展大型底栖动物调查 (图 1), 潮高范围约为 0.55~5.35 m, 日潮差约为 4.2~5.8 m。基于鳌江口红树林区域不同生境, 共设置 9 条调查断面, 每条断面设置 3 个站位, 每个站位采集 3 个样方, 每个样方采样面积为 25 cm×25 cm, 深度为 30 cm^[18-20]。所采集的样品使用 0.5 mm 孔径的筛目进行淘洗, 获得的大型底栖动物采用无水乙醇固定, 带回实验室进行分类鉴定、称量及计数。生物的采样、保存及分析遵循《海洋调查规范第 6 部分: 海洋生物调查》(GB/T 12763.6—2007), 本研究获得了浙江海洋大学实验动物管理和使用伦理委员会批准, 实验过程中操作人员严格遵守浙江海洋大学伦理规范, 并按照浙江海洋大学伦理委员会制定的规章制度执行。

1.3 数据处理

稀有种的识别 本研究基于 *gri*、*hsi* 和 *psi* 计算物种稀有度指数 (*rr*), 稀有度指数在 0~1, 数值越接近于 1, 表明物种越稀有^[21]。

稀有种对物种多样性的影响 α 多样性分析采用 Shannon-Wiener 多样性指数 (*H'*)、Pielou 均匀度指数 (*J'*) 以及 Margalef 物种丰富度指数 (*D*), 计算公式:

$$H' = - \sum_{i=1}^S N_i \ln N_i \quad (1)$$

$$J' = H' / \ln S \quad (2)$$

$$D = (S - 1) / \ln(N) \quad (3)$$

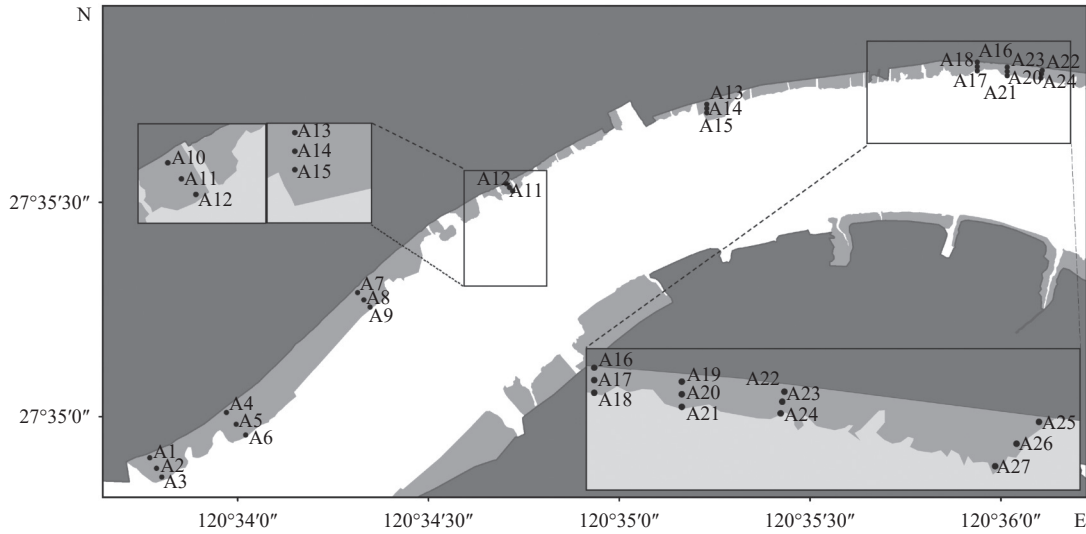


图 1 研究区域及采样点

Fig. 1 The study area and sampling sites

式中, S 为总物种数 (种), N 为所有种类总个体数 (个), N_i 为第 i 种的个体数占总个体数的比例。

β 多样性分析采用 Baselga 提出的 β 多样性分解方式, 运用 Sørensen 指数计算群落的总 β 多样性 (β_{SOR}), 周转组分 (β_{SIM}) 以及嵌套组分 (β_{NES}), 计算公式:

$$\beta_{SOR} = \frac{[\sum_{i<j} \min(b_{ij}, b_{ji})] + [\sum_{i<j} \max(b_{ij}, b_{ji})]}{2[\sum_i S_i - S_T] + [\sum_{i<j} \min(b_{ij}, b_{ji})] + [\sum_{i<j} \max(b_{ij}, b_{ji})]} \quad (4)$$

$$\beta_{SIM} = \frac{[\sum_{i<j} \min(b_{ij}, b_{ji})]}{[\sum_i S_i - S_T] + [\sum_{i<j} \min(b_{ij}, b_{ji})]} \quad (5)$$

$$\beta_{NES} = \beta_{SOR} - \beta_{SIM} \quad (6)$$

式中, S_i 为站点 i 的物种数; S_T 为所有调查站位的物种总数; b_{ij} 和 b_{ji} 分别为站点 i 和 j 所特有的物种数。

通过比较加入稀有种 (或常见种) 形成的“新”群落与原群落之间物种多样性 (α 多样性和 β 多样性) 的变化来度量稀有种对物种多样性的贡献, 是研究稀有种和物种多样性之间关系较为常见的方法^[15,22]。按照稀有度指数大小将物种重新排序, 并从小到大逐步累积, 形成常见种-稀有种的累积序列; 再次从大到小逐步累积, 形成稀有种-常见种的累积序列, 分别计算 2 个物种序列的 α 多样性指数和 β 多样性指数。 α 多样性使用 PRIMER5.0 完成, 稀有度指数和 β 多样性分别采用 R 软件“rindex”包和“adespatial”包完成, 并用 Origin2018

进行绘图。

2 结果

2.1 稀有种识别结果

2017—2020 年鳌江口红树林共鉴定大型底栖动物 47 种, 隶属于 5 纲 12 目 27 科 40 属 (表 1)。其中春季底栖动物共 24 种, 隶属于 5 纲 9 目 15 科 23 属; 夏季底栖动物共 15 种, 隶属于 4 纲 8 目 10 科 14 属; 秋季底栖动物共 24 种, 隶属于 4 纲 7 目 13 科 19 属; 冬季底栖动物共 24 种, 隶属于 4 纲 7 目 13 科 19 属。

春季和秋季鳌江口红树林群落 Shannon-Wiener 多样性指数、Pielou 均匀度指数和 Margalef 物种丰富度指数均高于夏季和冬季, 即群落的春季和秋季 α 多样性总体高于夏季和冬季 (图 2); 鳌江口红树林大型底栖动物群落相似性较接近, 嵌套组分高于周转组分, 表明整体群落结构异质性受嵌套组分所主导 (图 3)。

2017 年稀有度指数为 0.67~1.00, 均值为 0.85, 其中最为稀有的物种为背毛背蚓虫、日本刺沙蚕和隆背张口蟹等, 稀有度指数为 1.00, 微黄镰玉螺稀有度最低, 仅为 0.67; 2018 年稀有度指数为 0.67~1.00, 均值为 0.79, 其中最为稀有的物种为粗纹玉黍螺、拉氏狼牙虾虎鱼和绯拟沼螺, 稀有度指数为 1.00, 稀有度最低的仍为微黄镰玉螺, 仅为 0.67; 2019 年稀有度指数为 0.67~1.00, 均值为 0.83, 其中最为稀有的物种为齿纹蛭螺、青弹涂鱼、拟穴青蟹和无齿螳臂相手蟹, 稀有度指数

表 1 鳌江口红树林大型底栖动物组成

Tab. 1 Composition of mangrove macrobenthos in

Aojiang Estuary

物种 species	物种 species
微黄镰玉螺 <i>Lunatia gilva</i>	米埔螳臂蟹 <i>Perisesarma maipoensis</i>
尖锥拟蟹守螺 <i>Cerithidea largillierti</i>	伍氏拟厚蟹 <i>Helicana wuana</i>
角螺螺 <i>Turbo cornutus</i>	宽身闭口蟹 <i>Cleistostoma dilatatum</i>
齿纹蚤螺 <i>Nerita yoldi</i>	米埔螳臂蟹 <i>Perisesarma maipoensis</i>
粗纹玉黍螺 <i>Littoraria scabra</i>	拟穴青蟹 <i>Scylla paramamosain</i>
短拟沼螺 <i>Assiminea brevicula</i>	无齿螳臂相手蟹 <i>Chiromantes dehaani</i>
紫游螺 <i>Neritina violacea</i>	粗腿绿眼招潮蟹 <i>Paraleptuca crassipes</i>
纵肋织纹螺 <i>Ellobium chinensis</i>	中华乌塘鳢 <i>Bostrychus sinensis</i>
排拟沼螺 <i>Assiminea latericea</i>	拉氏狼牙虾虎鱼 <i>Odontamblyopus lacepedii</i>
中国耳螺 <i>Ellobium chinensis</i>	弹涂鱼 <i>Periophthalmus modestus</i>
米氏耳螺 <i>Ellobium aurismidae</i>	大鳍弹涂鱼 <i>Periophthalmus magnuspinnatus</i>
红树拟蟹守螺 <i>Cerithidea rhizophorarum</i>	青弹涂鱼 <i>Scartelaos histophorus</i>
中国笔螺 <i>Mitra chinensis</i>	大弹涂鱼 <i>Boleophthalmus pectinirostris</i>
弧边招潮蟹 <i>Uca aruatus</i>	疣吻沙蚕 <i>Tylorrhynchus heterochaetus</i>
红螯螳臂相手蟹 <i>Chiromantes haematocheir</i>	日本刺沙蚕 <i>Neanthes japonica</i>
长足长方蟹 <i>Metaplex longipes</i>	双齿围沙蚕 <i>Perinereis aibuhitensis</i>
日本大眼蟹 <i>Macrophthalmus japonicus</i>	日本角吻沙蚕 <i>Goniada japonica</i>
天津厚蟹 <i>Helice tientsinensis</i>	长须沙蚕 <i>Nereis longior</i>
宁波泥蟹 <i>Ilyoplax ningpoensis</i>	背蚓虫 <i>Notomastus latericeus</i>
四齿大额蟹 <i>Metopograpsus quadridentatus</i>	背毛背蚓虫 <i>Notomdoustous aberans</i>
平分大额蟹 <i>Metopograpsus messor</i>	小头虫 <i>Capitella capitata</i>
豆形拳蟹 <i>Philyra pisum</i>	丝异须虫 <i>Heteromastus filiformis</i>
字纹弓蟹 <i>Varuna litterata</i>	近江牡蛎 <i>Crassostrea ariakensis</i>
隆背张口蟹 <i>Chasmagnathus convexus</i>	

为 1.00, 稀有度最低的物种为微黄镰玉螺, 仅为 0.67; 2020 年稀有度指数为 0.67~1.00, 均值为 0.88, 其中最为稀有的物种为齿纹蚤螺、大鳍弹涂鱼、青弹涂鱼和中国笔螺, 稀有度指数为 1.00, 稀有度最低的物种为微黄镰玉螺, 仅为 0.67(图 4)。

2.2 稀有种和常见种对物种多样性影响

Shannon-Wiener 多样性指数 Shannon-Wiener diversity index
Pielou 均匀度指数 Pielou evenness index
Margalef 丰富度指数 Margalef richness index

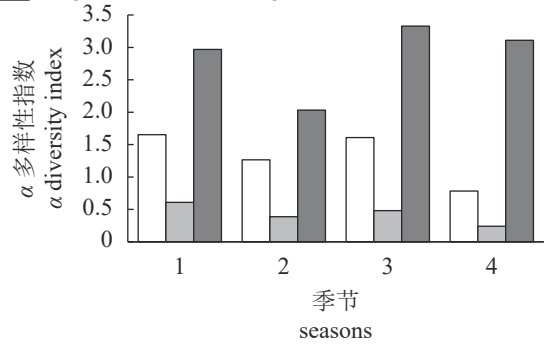


图 2 大型底栖动物 α 多样性指数

1. 春季, 2. 夏季, 3. 秋季, 4. 冬季。

Fig. 2 α Diversity index of macrobenthos

1. spring, 2. summer, 3. autumn, 4. winter.

α 多样性变化趋势 稀有种和常见种对群落 α 多样性的影响差异较大。Shannon-Wiener 多样性指数在常见种-稀有种的物种序列中呈现先快速上升后逐渐趋于稳定, 整体呈上升的趋势; 而在稀有种-常见种的物种序列中, Shannon-Wiener 多样性指数先上升后下降的趋势。Pielou 均匀度指数在 2017—2019 年 2 种物种序列及 2020 年的常见种-稀有种物种序列中均随物种的增加而下降的趋势; 仅在 2020 年的稀有种-常见种物种序列中, Pielou 均匀度呈现先上升后下降的趋势。Margalef 物种丰富度指数在稀有种-常见种的物种序列中, 随着物种的增加呈线性上升的趋势; 而在常见种-稀有种的序列中, 随着物种的增加呈现先上升后下降的变化趋势 (图 5)。

β 多样性变化趋势 随着物种的增加, 群落 β 多样性在 2 种物种序列中均呈先上升后趋于平缓的变化趋势。其中, 稀有种-常见种物种序前半段位常见种-稀有种物种序列上方, 随后两条曲线逐渐重合或相交。周转组分 β_{SIM} 在稀有种-常见种物种序列中随物种的增加呈下降趋势, 而在常见种-稀有种物种序列中呈上升趋势; 嵌套组分 β_{NES} 在 2 个物种序列中均呈上升趋势, 其中在常见种-稀有种物种序列中上升幅度高于稀有种-常见种物种序列 (图 6)。

3 讨论

3.1 稀有种识别方法选择

在过往研究中多采用多度、频度、相对重要性指数 (IRI 指数) 等方法区分稀有种和常见种。

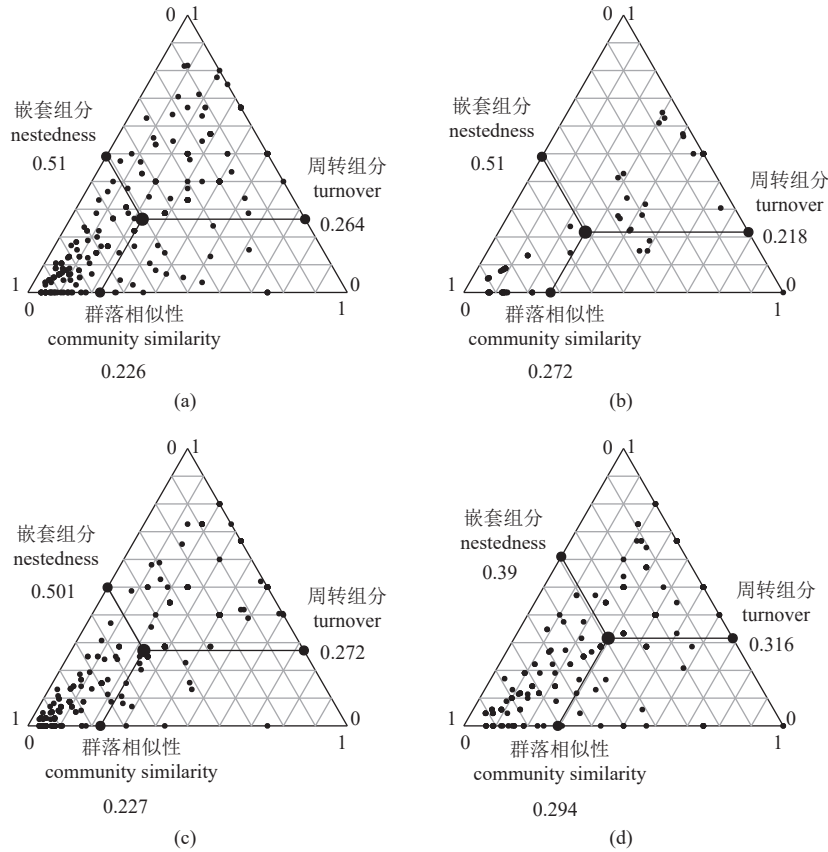


图3 大型底栖动物 β 多样性指数

(a)~(d) 分别为春季、夏季、秋季和冬季大型底栖动物 β 多样性指数。

Fig. 3 β diversity index of macrobenthos

(a) - (d) are β diversity indices of macrobenthos in spring, summer, autumn and winter, respectively.

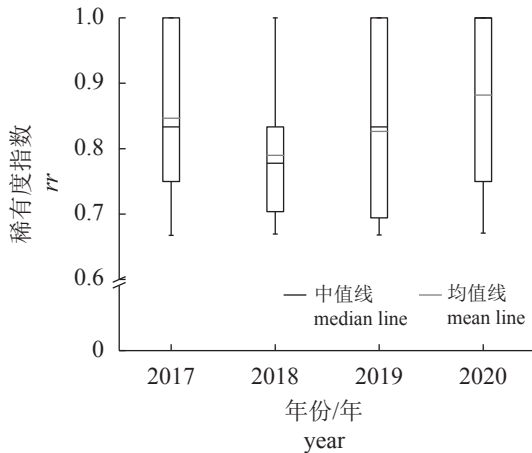


图4 大型底栖动物稀有度指数

Fig. 4 Rarity index of macrobenthos

多度即根据物种数量多少区分常见种和稀有种, 是稀有种研究中使用较为普遍的方法^[23-24]。然而, 在植物稀有种的研究中多度难以很好地反映不同物种之间稀有种的大小, 因此部分研究采用频度

进行识别^[22]。针对鱼类、鸟类以等运动能力较强的类群时, 单独使用频度或多度难以客观反映群落中物种的优势度和稀有度, 因此多数研究将二者结合起来, 采用 IRI 指数判别稀有种^[25]。然而, IRI 指数目前多用于判断优势种而非稀有种, 在物种丰度较大的情况下仍难以精确识别稀有种。上述方法在不同领域得到了广泛运用, 但也存在些许不足。稀有种通常是指在群落中种群规模小、栖息地狭窄或是分布范围受限的物种, 而上述方法仅从一个侧面识别稀有种, 这可能导致结果存在偏差, 对后续研究产生较大影响。因此, 相关研究更趋向于在某一特定区域, 结合生物学方法(扩散能力、生活史、栖息地等)对稀有种与常见种加以区分^[26-28]。其中运用最广泛的是 Rabinowitz 法^[29], 即需要同时结合地理范围、栖息地特异性和种群规模大小等特征识别群落稀有种。Rabinowitz 法在符合“KISS 准则”的前提下, 结合物种丰度以及生物学方法, 可快速准确地地区分稀

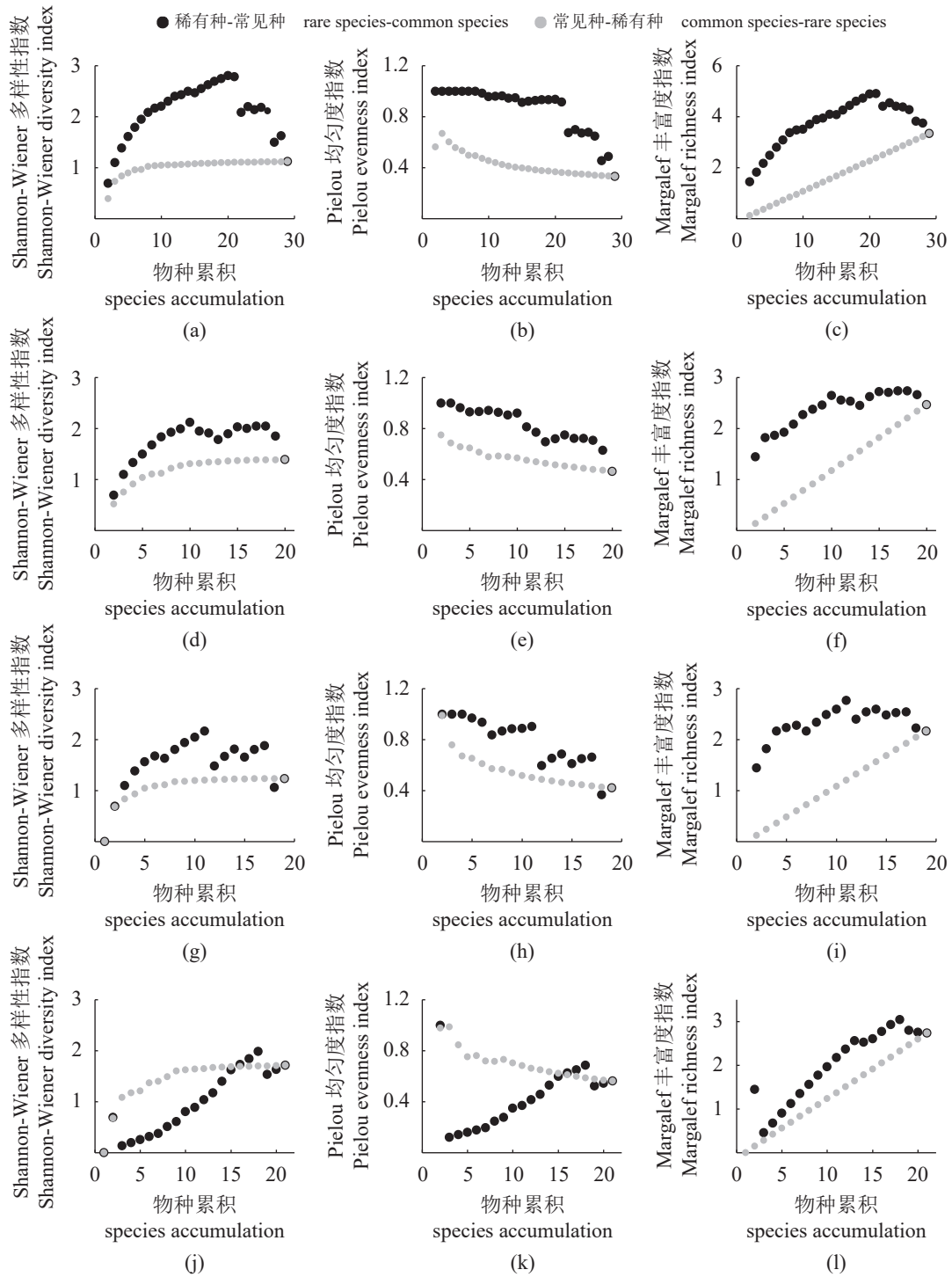


图5 稀有种和常见种对 α 多样性的贡献

Fig. 5 Contributions of rare and common species to α diversity

(a)-(c) 2017, (d)-(f) 2018, (g)-(i) 2019, (j)-(l) 2020; the same below.

有种和常见种。

目前, 多数研究仅采用 Rabinowitz 法三个稀有种特征 (地理范围、种群规模和栖息地特异性) 中的一个或两个特征识别群落稀有种。例如, Bagella 等^[30] 采用地理范围指数对撒丁岛的 98 个

物种进行稀有种识别; Leroy 等^[31] 结合栖息地特异性和种群规模对圣米歇尔山湾盐沼生境的蜘蛛群落进行稀有种识别研究。相关研究表明, 不同的稀有种特征之间存在协同作用。例如, Harnik 等^[32] 研究表明, 物种分布的地理范围大小对物种

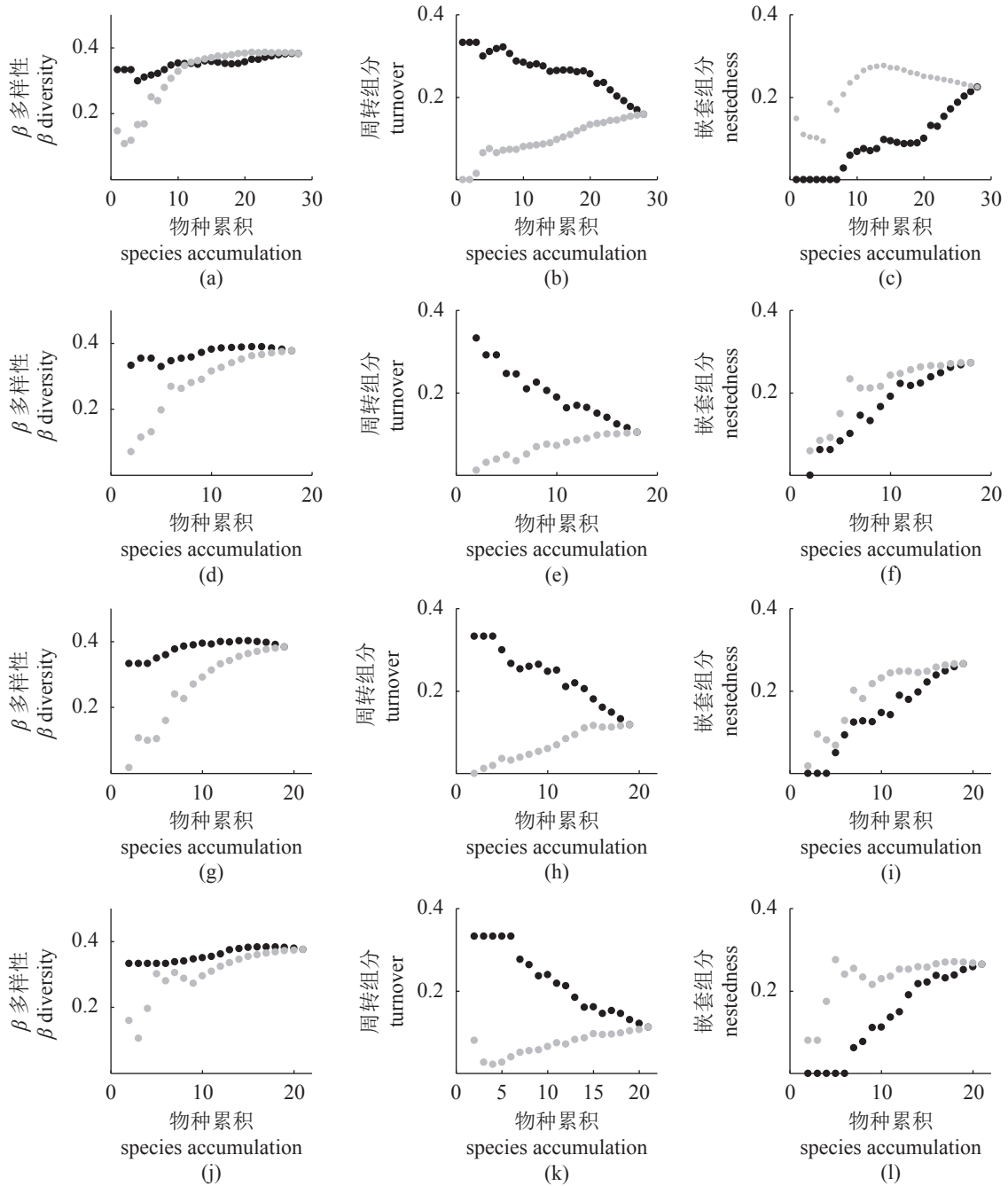


图 6 稀有种和常见种对 β 多样性及其组分的贡献

Fig. 6 Contributions of rare and common species to β diversity and its components

灭绝风险具有直接影响, 而种群规模大小虽不能直接影响物种灭绝, 但可通过影响物种地理分布范围间接影响物种灭绝; Reinhardt 等^[33]发现种群规模小是导致扩散能力强的物种灭绝的主要原因, 而栖息地特异性是导致扩散能力较弱的物种灭绝的主要原因。因此, 本研究结合地理范围、栖息地特异性和种群规模大小分析红树林大型底栖动物群落物种稀有度, 可准确识别群落稀有种, 为

科学阐明稀有种对物种多样性维持的贡献奠定基础。

3.2 稀有种和常见种对 α 多样性的相对贡献

鳌江口红树林大型底栖动物群落春季和秋季 α 多样性高于夏季和冬季, 这可能受温度影响。多数研究表明, 温度对生境影响较大^[34-36], 是影响生物动物分布的主要因素。例如, 张丽源等^[37]研究表明, 沿浦湾红树林区域的尖椎拟蟹守螺

(*Cerithidea largillierti*) 受温度影响, 夏季、秋季和冬季生境适宜性呈显著时空差异。 α 多样性中 Shannon-Wiener 多样性指数主要反映群落的物种丰富度以及物种分布均匀度, 其中丰富度对该指数的贡献随物种数量的上升而减少^[38]。本研究中, 相较于常见种, 稀有种的加入可显著提高 Shannon-Wiener 多样性指数曲线的上升速度, 表明稀有种对多样性指数的影响更强烈。Pielou 均匀度指数曲线在加入稀有种时变化幅度较小, 而在加入常见种时快速下降, 表明研究区域稀有种比常见种分布更为均匀。以微黄镰玉螺为代表的常见种, 其运动能力较弱, 当生境部分受到干扰时即会消失, 使得常见种的空间分布更不均匀^[39-40]。稀有种和常见种均促使 Margalef 物种丰富度曲线上升, 故这两种类型的生物均促进群落物种丰富度。然而, 在稀有种-常见种序列的后半段, 随着常见种不断加入将会抑制群落的丰富度。这可能是因为在常见种丰度远高于稀有种的情况下, Margalef 物种丰富度指数的计算方式不能很好地区分常见种和稀有种的物种丰富度差异^[41]。综上, 稀有种对群落 α 多样性的贡献更大。这与以往研究结果相似, 稀有种对群落物种多样性做出与其丰度不成比例的贡献, 主导群落物种多样性格局, 具有重要生态学保护意义^[42-43]。

3.3 稀有种和常见种对 β 多样性的相对贡献

群落物种多样性不仅与 α 多样性相关, 还与 β 多样性相关^[44]。 β 多样性表示不同样点之间群落的异质性^[45], 是联系局部多样性 (α 多样性) 和区域多样性 (γ 多样性) 的关键, 也是了解生物多样性模式及规划保护区域的重要指标^[46]。Baselga^[47] 提出将 β 多样性分解为周转组分和嵌套组分, 可更清楚地揭示群落发生变化时的生态过程。其中, 周转组分表示群落物种替换, 反映不同区域之间物种发生替代^[48-49]; 嵌套组分表示群落中物种增加或减少, 反映不同区域的群落异质性大小^[50-51]。鳌江口红树林大型底栖动物群落四季异质性较为接近, 主要受嵌套组分主导。多数研究表明区域人为干扰越严重, 群落嵌套组分占比越高^[52-53], 鳌江口红树林受赶海、周边船只及工厂排污等因素影响, 群落受人为干扰污染严重, 因此嵌套组分占主导地位。

本研究表明, 稀有种和常见种有助于提高群落异质性。其中, 稀有种对群落异质性贡献要大于常见种, 即稀有种是群落异质性的重要贡献者。

<https://www.china-fishery.cn>

本研究发现周转组分在常见种-稀有种物种序列中呈上升趋势, 而在稀有种-常见种物种序列中呈下降趋势, 表明稀有种的加入让群落周转组分上升, 常见种的加入让群落周转组分下降, 故稀有种主导群落周转组分。在自然环境压力下, 稀有种对某些环境因素表现出高度特异性。因此, 环境压力使得部分稀有种被其他物种替换, 从而导致群落周转组分上升, 不同区域对群落 β 多样性贡献相似, 整个区域均具有保护价值^[54]。通过分析嵌套组分在两种物种序列变化趋势发现, 群落中物种数越多其分布越不均匀, 群落的嵌套结构更为明显, 表明物种丰富度低的区域成为高丰富度区域的子集。其中常见种对嵌套组分贡献更大, 这与常见种对 α 多样性的影响相一致。常见种大多为腹足类 (如微黄镰玉螺等), 运动能力差, 故选择性灭绝是常见种影响嵌套组分的主要原因。换言之, 选择性灭绝使得群落中部分区域常见种成为其他区域常见种组成的子集^[39-40]。

综上, 稀有种主要影响群落的周转组分, 而常见种则影响群落的嵌套组分。稀有种和常见种对 2 种组分的贡献不同, 主要与它们自身物种特性有关, 与在群落中所占比例相关性较弱。通过多尺度分析稀有种和常见种对物种多样性的贡献, 可更好地理解稀有种和常见种对物种多样性格局形成的影响。

4 总结

鳌江口红树林分布面积较小, 生态系统仍处于恢复初期, 探究其群落物种多样性格局的形成过程及其影响因素能更好地保护鳌江口红树林生态系统。尽管稀有种在小尺度上 (α 多样性) 对物种多样性贡献较大, 但不能忽视常见种在大尺度格局上 (β 多样性) 对物种多样性所作的贡献。常见种和稀有种均为群落组成不可或缺的部分, 二者为群落物种多样性都作出贡献。因此, 开展红树林生物多样性保护时应根据不同的物种特性制定不同的保护策略。

(作者声明本文无实际或潜在的利益冲突)

参考文献 (References):

- [1] Freestone A L, Inouye B D. Dispersal limitation and environmental heterogeneity shape scale-dependent
中国水产学会主办 sponsored by China Society of Fisheries

- diversity patterns in plant communities[J]. *Ecology*, 2006, 87(10): 2425-2432.
- [2] Pérez-Quesada A, Brazeiro A. Contribution of rarity and commonness to patterns of species richness in biogeographic transitions regions: woody plants of Uruguay[J]. *Austral Ecology*, 2013, 38(6): 639-645.
- [3] Kraft N J B, Comita L S, Chase J M, *et al.* Disentangling the drivers of β diversity along latitudinal and elevational gradients[J]. *Science*, 2011, 333(6050): 1755-1758.
- [4] Zhang S Z, Zang R G, Sheil D. Rare and common species contribute disproportionately to the functional variation within tropical forests[J]. *Journal of Environmental Management*, 2022, 304: 114332.
- [5] Bregović P, Fišer C, Zagmajster M. Contribution of rare and common species to subterranean species richness patterns[J]. *Ecology and Evolution*, 2019, 9(20): 11606-11618.
- [6] Pool T K, Grenouillet G, Villéger S. Species contribute differently to the taxonomic, functional, and phylogenetic alpha and beta diversity of freshwater fish communities[J]. *Diversity and distributions*, 2014, 20(11): 1235-1244.
- [7] Siqueira T, Bini L M, Roque F O, *et al.* Common and rare species respond to similar niche processes in macroinvertebrate metacommunities[J]. *Ecography*, 2012, 35(2): 183-192.
- [8] Rosenberg K V, Dokter A M, Blancher P J, *et al.* Decline of the North American avifauna[J]. *Science*, 2019, 366(6461): 120-124.
- [9] Mouillot D, Bellwood D R, Baraloto C, *et al.* Rare species support vulnerable functions in high-diversity ecosystems[J]. *PLoS Biology*, 2013, 11(5): e1001569.
- [10] Leitão R P, Zuanon J, Villéger S, *et al.* Rare species contribute disproportionately to the functional structure of species assemblages[J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2016, 283(1828): 20160084.
- [11] Power M E, Tilman D, Estes J A, *et al.* Challenges in the quest for keystones: identifying keystone species is difficult—but essential to understanding how loss of species will affect ecosystems[J]. *BioScience*, 1996, 46(8): 609-620.
- [12] Berg Å, Tjernberg M. Common and rare Swedish vertebrates—distribution and habitat preferences[J]. *Biodiversity & Conservation*, 1996, 5(1): 101-128.
- [13] Obst M, Vicario S, Lundin K, *et al.* Marine long-term biodiversity assessment suggests loss of rare species in the Skagerrak and Kattegat region[J]. *Marine Biodiversity*, 2018, 48(4): 2165-2176.
- [14] Gering J C, Crist T O, Veech J A. Additive partitioning of species diversity across multiple spatial scales: implications for regional conservation of biodiversity[J]. *Conservation Biology*, 2003, 17(2): 488-499.
- [15] Van Schalkwyk J, Pryke J S, Samways M J. Contribution of common vs. rare species to species diversity patterns in conservation corridors[J]. *Ecological Indicators*, 2019, 104: 279-288.
- [16] 唐以杰, 余世孝. 广东湛江红树林保护区大型底栖动物群落的空间分带 [J]. *生态学报*, 2007, 27(5): 1703-1714.
- Tang Y J, Yu S X. Spatial zonation of macrofauna in the Zhanjiang Mangrove Nature Reserve, Guangdong[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(5): 1703-1714 (in Chinese).
- [17] Chen G G, Wang W Q, Zhang Y M, *et al.* Abundant and rare species may invoke different assembly processes in response to climate extremes: implications for biodiversity conservation[J]. *Ecological Indicators*, 2020, 117: 106716.
- [18] 刘士龙, 秦旭东, 王广军, 等. 2017年夏季北海市冯家江入海口红树林潮间带大型底栖动物群落结构及多样性 [J]. *湿地科学*, 2019, 17(3): 352-358.
- Liu S L, Qin X D, Wang G J, *et al.* Structure and diversity of Macrozoobenthic communities in intertidal zone with mangrove forest in Fengjiajiang estuary, Beihai City in Summer in 2017[J]. *Wetland Science*, 2019, 17(3): 352-358 (in Chinese).
- [19] 邹明明, 郭玉清, 甘加成. 秋季海南省新英港红树林湿地的海洋线虫群落结构研究 [J]. *中国海洋大学学报*, 2022, 52(5): 44-54.
- Zou M M, Guo Y Q, Gan J C. Studies on the community structure of Xinying port (Hainan Province) mangrove wetland marine nematodes in Autumn[J]. *Periodical of Ocean University of China*, 2022, 52(5): 44-54 (in Chinese).
- [20] 赵小雨, 蔡立哲, 饶义勇, 等. 考洲洋人工种植红树林湿地大型底栖动物群落环境响应 [J]. *生态学报*, 2023, 43(13): 5505-5516.

- Zhao X Y, Cai L Z, Rao Y Y, *et al.* Environmental response of macrofaunal community in planted mangrove wetlands in Kaozhou Bay, China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2023, 43(13): 5505-5516 (in Chinese).
- [21] Maciel E A. An index for assessing the rare species of a community[J]. *Ecological Indicators*, 2021, 124: 107424.
- [22] 王世雄, 赵亮, 李娜, 等. 稀有种和常见种对植物群落物种丰富度格局的相对贡献 [J]. *生物多样性*, 2016, 24(6): 658-664.
- Wang S X, Zhao L, Li N, *et al.* The relative contributions of rare and common species to the patterns of species richness in plant communities[J]. *Biodiversity Science*, 2016, 24(6): 658-664 (in Chinese).
- [23] 李文怀, 郑淑霞, 白永飞. 放牧强度和地形对内蒙古典型草原物种多度分布的影响 [J]. *植物生态学报*, 2014, 38(2): 178-187.
- Li W H, Zheng S X, Bai Y F. Effects of grazing intensity and topography on species abundance distribution in a typical steppe of Inner Mongolia[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2014, 38(2): 178-187 (in Chinese).
- [24] 刘旻霞, 李全弟, 蒋晓轩, 等. 甘南亚高寒草甸稀有种对物种多样性和物种多度分布格局的贡献 [J]. *生物多样性*, 2020, 28(2): 107-116.
- Liu M X, Li Q D, Jiang X X, *et al.* Contribution of rare species to species diversity and species abundance distribution pattern in the Gannan subalpine meadow[J]. *Biodiversity Science*, 2020, 28(2): 107-116 (in Chinese).
- [25] 邱科程, 张荣良, 晁敏, 等. 浙江三门湾鱼卵、仔稚鱼群聚结构时空变化研究 [J]. *海洋与湖沼*, 2022, 53(3): 684-696.
- Qiu K C, Zhang R L, Chao M, *et al.* Spatiotemporal variations in cluster structure of fish eggs, larvae, and juveniles in the Sanmen Bay, Zhejiang, East China Sea[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2022, 53(3): 684-696 (in Chinese).
- [26] Kunin W E, Gaston K J. The biology of rarity: Patterns, causes and consequences[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 1993, 8(8): 298-301.
- [27] Kunin W E, Shmida A. Plant reproductive traits as a function of local, regional, and global abundance: características Reproductivas de Plantas en Función de la Abundancia Local, Regional y Global[J]. *Conservation Biology*, 1997, 11(1): 183-192.
- [28] Cornwell W K, Ackerly D D. A link between plant traits and abundance: evidence from coastal California woody plants[J]. *Journal of Ecology*, 2010, 98(4): 814-821.
- [29] Rabinowitz D. Seven forms of rarity[M]//Synge H. The biological aspects of plant conservation. *Vegetatio*, 1981: 205-217.
- [30] Bagella S, Caria M C, Farris E, *et al.* Spatial-time variability and conservation relevance of plant communities in Mediterranean temporary wet habitats: a case study in Sardinia (Italy)[J]. *Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 2009, 143(3): 435-442.
- [31] Leroy B, Le Viol I, Pétilion J. Complementarity of rarity, specialisation and functional diversity metrics to assess community responses to environmental changes, using an example of spider communities in salt marshes[J]. *Ecological Indicators*, 2014, 46: 351-357.
- [32] Harnik P G. Direct and indirect effects of biological factors on extinction risk in fossil bivalves[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(33): 13594-13599.
- [33] Reinhardt K, Köhler G, Maas S, *et al.* Low dispersal ability and habitat specificity promote extinctions in rare but not in widespread species: the Orthoptera of Germany[J]. *Ecography*, 2005, 28(5): 593-602.
- [34] Naiman R J, Bilby R E. River ecology and management: lessons from the Pacific coastal ecoregion[M]. New York: Springer, 2001.
- [35] 张镇, 董建宇, 孙昕, 等. 莱州湾芙蓉岛人工鱼礁区大型底栖动物的营养结构特征 [J]. *水产学报*, 2023, 47(9): 099305.
- Zhang Z, Dong J Y, Sun X, *et al.* Trophic structure of macrobenthos in artificial reef area of Furong Island, Laizhou Bay[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2023, 47(9): 099305 (in Chinese).
- [36] Hauer F R, Benke A C. Rapid growth of snag-dwelling chironomids in a Blackwater river: the influence of temperature and discharge[J]. *Journal of the North American Benthological Society*, 1991, 10(2): 154-164.
- [37] 张丽源, 水柏年, 胡成业, 等. 沿浦湾红树林尖锥拟蟹守螺的生境适宜性 [J]. *中国水产科学*, 2023, 30(1): 86-95.
- Zhang L Y, Shui B N, Hu C Y, *et al.* Habitat suitability of *Cerithidea largillierti* in the mangroves of Yanpu Bay[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2023, 47(9): 099305 (in Chinese).

- 30(1): 86-95 (in Chinese).
- [38] Strong W L. Biased richness and evenness relationships within Shannon-Wiener index values[J]. *Ecological Indicators*, 2016, 67: 703-713.
- [39] Wright D H, Patterson B D, Mikkelsen G M, *et al.* A comparative analysis of nested subset patterns of species composition[J]. *Oecologia*, 1997, 113(1): 1-20.
- [40] Patterson B D. The principle of nested subsets and its implications for biological conservation[J]. *Conservation Biology*, 1987, 1(4): 323-334.
- [41] Margalef R. La Teoría De La Información en Ecología[M]. Barcelona: Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona, 1957.
- [42] Jain M, Flynn D F B, Prager C M, *et al.* The importance of rare species: a trait-based assessment of rare species contributions to functional diversity and possible ecosystem function in tall-grass prairies[J]. *Ecology and Evolution*, 2014, 4(1): 104-112.
- [43] Da Silva V E L, Fabrè N N. Rare species enhance niche differentiation among tropical estuarine fish species[J]. *Estuaries and Coasts*, 2019, 42(3): 890-899.
- [44] Beck J, Holloway J D, Khen C V, *et al.* Diversity partitioning confirms the importance of beta components in tropical rainforest Lepidoptera[J]. *The American Naturalist*, 2012, 180(3): E64-E74.
- [45] 陈圣宾, 欧阳志云, 徐卫华, 等. Beta 多样性研究进展[J]. *生物多样性*, 2010, 18(4): 323-335.
Chen S B, Ouyang Z Y, Xu W H, *et al.* A review of beta diversity studies[J]. *Biodiversity Science*, 2010, 18(4): 323-335 (in Chinese).
- [46] Socolar J B, Gilroy J J, Kunin W E, *et al.* How should beta-diversity inform biodiversity conservation?[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2016, 31(1): 67-80.
- [47] Baselga A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2010, 19(1): 134-143.
- [48] Koleff P, Lennon J J, Gaston K J. Are there latitudinal gradients in species turnover?[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2003, 12(6): 483-498.
- [49] Zhang W L, Lei M T, Li Y, *et al.* Determination of vertical and horizontal assemblage drivers of bacterial community in a heavily polluted urban river[J]. *Water Research*, 2019, 161: 98-107.
- [50] Jiao S, Chen W M, Wei G H. Biogeography and ecological diversity patterns of rare and abundant bacteria in oil-contaminated soils[J]. *Molecular Ecology*, 2017, 26(19): 5305-5317.
- [51] Almeida-Neto M, Guimarães P, Guimarães Jr P R, *et al.* A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement[J]. *Oikos*, 2008, 117(8): 1227-1239.
- [52] Barros F, Blanchet H, Hammerstrom K, *et al.* A framework for investigating general patterns of benthic β -diversity along estuaries[J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2014, 149: 223-231.
- [53] Bottero M A S, Jaubet M L, Llanos E N, *et al.* Spatial-temporal variations of a SW Atlantic macrobenthic community affected by a chronic anthropogenic disturbance[J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2020, 156: 111189.
- [54] Gutiérrez-Cánovas C, Millán A, Velasco J, *et al.* Contrasting effects of natural and anthropogenic stressors on beta diversity in river organisms[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2013, 22(7): 796-805.

Contributions of rare and common species to the species diversity of the mangrove macrobenthic community in Aojiang Estuary

FANG Xuehe¹, CHEN Wei², HU Chengye¹, ZHANG Kai³, ZHOU Zeyu¹,
ZHANG Liyuan⁴, SHUI Bonian^{1*}

(1. College of Fishery, Zhejiang Ocean University, Zhoushan 316000, China;

2. Pingyang Natural Resources and Planning Bureau, Wenzhou 325000, China;

3. Green Eco-Environmental Science and Technology (Zhejiang) Co., LTD., Wenzhou 325000, China;

4. State Key Laboratory of Freshwater Ecology and Biotechnology(Ningbo Laboratory), Ningbo 315000, China))

Abstract: Species diversity is closely related to the composition of rare and common species in the community. However, their contribution to community species diversity remains controversial, studying the relationship between rare species and species diversity is helpful to better understand the mechanism of community construction. We calculated the α -diversity and β -diversity of the community, combined with geographic range(gri), habitat specificity index (hsi) and population size index (psi) recognition community rare species to investigate the effects of rare and common species on α -diversity and β -diversity of macrobenthos community, and to reveal the basic process of community construction, mangrove macrobenthos in Aojiang Estuary were as the research object in this experiment. Meanwhile, the species were sorted according to their rarity, forming two species sequences of rare species - common species and common species - rare species. On this basis, the relative contributions of rare and common species to species diversity were determined by comparing the changes in species diversity (α -diversity and β -diversity) by adding species one by one. The results showed that a total of 47 species of macrobenthos were identified in the mangroves of Aojiang Estuary from 2017 to 2020. The α diversity of mangroves in spring and autumn was higher than that in summer and winter. The β diversity was similar in four seasons, mainly dominated by nested components. The α -diversity increased first and then decreased with the addition of species to Shannon-Wiener diversity index and richness index in rare species-common species sequence, while evenness index only increased first and then decreased in 2020, and the rest showed a downward trend. Shannon-Wiener diversity index and richness index showed an increasing trend, while evenness index showed a decreasing trend with the addition of species in the common-rare species sequence. β -diversity increased with the addition of species to community heterogeneity (β_{SOR}) and nested component (β_{NES}), while turnover component (β_{SIM}) decreased in the rare species to common species sequence. In the sequence of common species and rare species, β_{SOR} , β_{SIM} , and β_{NES} increased with the addition of species. In conclusion, rarity index could accurately and effectively identify rare species in the community, the rare species contributed more to community α diversity and affected the turnover component of community β diversity, while the common species had a greater impact on the nested component. Therefore, different ecological conservation strategies should be adopted for different species, these results of this study provide theoretical support for mangrove ecological protection in Aojiang Estuary to better protect the mangrove ecosystem in this region.

Key words: macrobenthic community; rare index; α -diversity; β -diversity

Corresponding author: SHUI Bonian. E-mail, shuibonian@zjou.edu.cn

Funding projects: National Natural Science Foundation of China (42306188); Zhejiang Provincial Natural Science Foundation of China(LQ21C030006); Zhejiang University Student Science and Technology Innovation Activity Plan (2022R411A004)