



中街山列岛海域曼氏无针乌贼的生态位

吴天¹, 梁君^{1,2*}, 周永东^{1,2}, 胡扬杰¹,
徐开达^{1,2}, 张亚洲^{1,2}, 李雪珽¹

(1. 浙江海洋大学海洋与渔业研究所, 浙江省海洋水产研究所, 浙江 舟山 316021;

2. 浙江省海洋渔业资源可持续利用技术研究重点实验室,
农业农村部重点渔场渔业资源科学观测实验站, 浙江 舟山 316021)

摘要: 为了探究曼氏无针乌贼在生态系统中的生态位, 实验根据 2020—2021 年中街山列岛海域春季 (4 月) 和秋季 (10 月) 共 4 个航次的渔业资源调查数据, 运用生态位宽度、生态位重叠及联结系数 (AC) 等方法, 分析了中街山列岛海域曼氏无针乌贼与主要游泳动物的生态位与种间关系。结果显示, 春季主要游泳动物共 21 种, 秋季共 14 种, 不同季节曼氏无针乌贼的生态位宽度差异较大, 春季曼氏无针乌贼属于广生态位, 秋季属于中生态位。春季曼氏无针乌贼与主要游泳动物的生态位重叠程度较低, $O_{ik} \geq 0.5$ 的种对仅占总数的 14.29%。秋季曼氏无针乌贼与主要游泳动物的生态位重叠程度较高, $O_{ik} \geq 0.5$ 的种对占总数的 50%。AC 分析显示, 曼氏无针乌贼与主要游泳动物种间联结呈正联结 ($AC \geq 0$) 的种对所占比重较大, 其中, 春季 21 个种对中, 19.05% 的种对具有显著正联结。秋季 14 个种对中, 35.71% 的种对具有显著正联结。研究表明, 不同生活史阶段曼氏无针乌贼的资源利用能力、环境适应能力和主要游泳动物种间联结度均有所不同。本研究基于生态位视角进一步探究曼氏无针乌贼资源衰退机制, 可为曼氏无针乌贼栖息地保护和修复提供生态学基础理论依据。

关键词: 曼氏无针乌贼; 生态位; 种间联结; 生境保护; 中街山列岛

中图分类号: S 932.8

文献标志码: A

生态位是生态学中的一个重要概念, 主要指物种个体或种群在时间、空间上所占据的位置及和其他物种或种群之间的相互关系^[1-2]。生态位作为群落间物种共存与竞争机制研究的重要理论之一, 已广泛应用于水域生态系统的群落结构与功能、物种多样性和物种种间关系等研究, 生态位宽度、生态位重叠和联结系数 (association coefficient, AC) 作为群落重要的结构指标, 对于探讨群落稳定性及水域生态系统的稳定性具有重要意义^[3-8]。

中街山列岛海域处于舟山渔场的中心区域, 一方面受长江、钱塘江径流控制, 另一方面受黄海水团和台湾暖流的交汇影响, 水体交换快、饵料充足, 是我国主要经济游泳动物生长、索饵、繁殖的重要场所, 曾是曼氏无针乌贼 (*Sepiella japonica*) 的重要产卵场之一^[9-10]。近年来, 随着全球气候变暖、沿岸工程开发及过度捕捞等因素, 海洋生态环境恶化, 渔业资源衰退, 曼氏无针乌贼资源也经历了“过山车”式下降^[11]。在我国实施

收稿日期: 2022-10-19 修回日期: 2023-03-18

资助项目: 国家重点研发计划 (2023YFD2401905, 2020YFD0900804, 2019YFD0901205); 国家自然科学基金 (31702346); 浙江省重点研发计划项目 (2019C02056)

第一作者: 吴天 (作者), 从事渔业资源养护与利用研究, E-mail: 582485840@qq.com

通信作者: 梁君, 从事生境修复和资源养护、海洋牧场建设研究, E-mail: jliang@zjou.edu.cn



重要生态系统保护和修复重大工程的大背景下, 海洋生态补偿、海洋生态修复、渔业资源可持续发展的研究日益成为热点^[12-13]。物种衰退是多因素共同作用所导致的, 目前, 曼氏无针乌贼在人工繁育、增殖放流、生境修复等方面取得了相应的成果, 作为1年生的头足类, 曼氏无针乌贼雌、雄个体潜在繁殖力均较大, 因而内部因素并不是造成物种衰退的主因, 关键在于捕捞工具及捕捞强度破坏了曼氏无针乌贼产卵繁殖生境, 导致栖息地破碎化^[14-18]。本研究以中街山列岛海域曼氏无针乌贼为对象, 分析了其与主要游泳动物之间的生态关系, 揭示了曼氏无针乌贼的生态位特征, 为进一步深化曼氏无针乌贼栖息地保护与修复工作提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 数据来源

本研究于2020和2021年春季(4月)、秋季(10月)在中街山列岛海域共开展了4个航次的渔业资源调查, 调查范围如图1所示, 站位设置采取区域随机分布的原则, 共布设18个站位。调查时间为大潮汛来临前3d, 调查船为浙普渔04126号, 船长19m、宽3.3m, 主机功率58.8kW。调查网具网口周长25m, 囊网网目尺寸3.0cm, 平均拖速为3kn/h, 每个站位拖曳时间均标准化为1h, 参照《中国海洋生物名录》^[19]鉴定至种, 并记录尾数与体重(精确到0.1g)。样品采集、处理和分析等均按照《海洋调查规范》^[20]的规定执行。实验过程中操作人员严格遵守实验动物道德伦理规范, 并按照浙江海洋大学实验动物伦理委员会制定的规章制度执行。

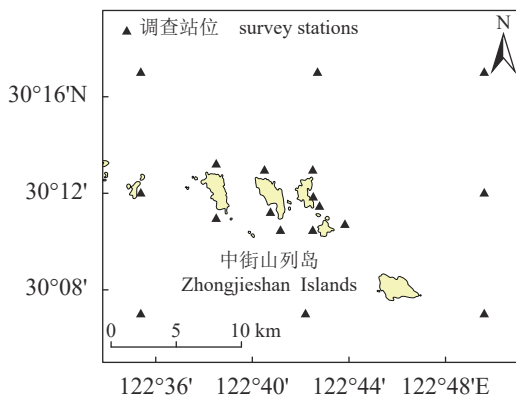


图1 调查站位分布

Fig. 1 Distribution of sampling stations

1.2 数据分析

相对重要性指数 利用Pinkas相对重要性指数(IRI)^[21]判断中街山列岛海域游泳动物优势种与重要种:

$$IRI = (N + W) \times F \times 10000 \quad (1)$$

式中, N 为某个种类的个体数在渔获总个体数中所占的百分比(%); W 为某个种类的体重在渔获总重量中所占的百分比(%); F 为某个种类出现的站位数与调查站位总数的百分比(%).

优势种的判定参照王雪辉等^[22]的划分标准: 将 $IRI > 1000$ 的种类定为优势种, $1000 > IRI > 100$ 为重要种, $100 > IRI > 10$ 为常见种, $10 > IRI > 1$ 为一般种, $IRI < 1$ 为稀有种。本研究将 $IRI > 100$ 的优势种和重要种判定为主要游泳动物^[23]。

生态位宽度指数 采用Shannon-Wiener^[24]公式:

$$B_i = - \sum_{j=1}^r (P_{ij} \ln P_{ij}) \quad (2)$$

生态位重叠指数 采用Pinaka^[25]公式:

$$O_{ik} = \sum_{j=1}^r (P_{ij} \cdot P_{kj}) / \sqrt{\sum_{j=1}^r P_{ij}^2 \cdot \sum_{j=1}^r P_{kj}^2} \quad (3)$$

式(2)、(3)中, P_{ij} 代表物种*i*在第*j*个资源状态的个体数占该种所有个体数的比例, P_{kj} 代表物种*k*在第*j*个资源状态的个体数占该种所有个体数的比例。*j*在计算生态位宽度、生态位重叠时表示某个调查站位, r 为总站位数。式(2)中根据 B_i 值的大小, $B_i \geq 2$ 为广生态位, $2 > B_i \geq 1$ 为中生态位, $1 > B_i > 0$ 为窄生态位^[12]。式(3)中 O_{ik} 为生态位重叠指数, 其值为[0, 1]。

种间联结 采用联结系数(AC)^[26]公式:

$$AC = (ad - bc) / (a + b)(b + d) (ad \geq bc) \quad (4)$$

$$AC = (ad - bc) / (a + b)(a + c) (bc > ad, d \geq a) \quad (5)$$

$$AC = (ad - bc) / (d + b)(d + c) (bc > ad, d < a) \quad (6)$$

式中, a 为物种A和物种B共同出现的站位数; b 为仅物种A出现的站位数; c 为仅物种B出现的站位数; d 为均不曾有物种A和物种B出现的站位数。AC值为[-1, 1], 数值越接近-1, 表示2个物种之间的负联结性越显著, 即2个物种间存在相互排斥的关系; 数值越接近1, 表示2个物种之间的正联结性越显著, 即两个物种更倾向于共同出现。

原始数据通过 Excel 软件整理、统计, 采用 R4.2.0 (spaa 包) 软件分析, 使用 Origin 软件绘图。

2 结果

2.1 相对重要性指数

中街山列岛海域游泳动物优势种共 7 种 (表 1), 其中, 春季为龙头鱼、口虾蛄和黄鲫, 占总渔获重量的 57.44%; 秋季为龙头鱼、三疣梭子蟹、口虾蛄和海鳗, 占总渔获重量的 66.41%, 龙头鱼和口虾蛄为全年绝对优势种^[9]。海域共发现 28 种重要种, 其中, 春季共 18 种, 分别为拉氏狼牙虾虎鱼、鲩、凤鲚、日本鲟、棘头梅童鱼、细巧仿对虾、鲜明鼓虾、赤鼻棱鳀、葛氏长臂虾、黄鲛鳕、中华栉孔虾虎鱼、三疣梭子蟹、小眼绿鳍鱼、六丝钝尾虾虎鱼、双斑鲟、长吻红舌鲷、孔鳐和矛尾虾虎鱼, 占总渔获重量的 32.2%; 秋季共 9 种, 分别为日本鲟、银鲳、黄鲫、棘头梅童鱼、哈氏仿对虾、鲩、中华管鞭虾、刀鲚和拉氏狼牙虾虎鱼, 占总渔获重量的 23.73%。曼氏无针乌贼春季为常见种 (IRI 为 33.29), 占总渔获重量的 0.63%, 秋季为一般种 (IRI 为 9.06), 占总渔获重量的 0.17%。

2.2 曼氏无针乌贼生态位宽度

由图 2 可以看出, 不同生活史阶段曼氏无针乌贼的生态位宽度有所差异, 春季, 主要游泳动物的空间生态位宽度为 [1.09, 2.61], 其中曼氏无针乌贼的生态位宽度为 2.14 ($B_i \geq 2$), 为广生态位; 秋季, 主要游泳动物的空间生态位宽度介于 [1.03, 2.71], 其中曼氏无针乌贼的生态位宽度为 1.84 ($2 > B_i \geq 1$), 为中生态位。

2.3 曼氏无针乌贼与主要游泳动物生态位重叠

中街山列岛海域曼氏无针乌贼与主要游泳动物的生态位重叠值为 [0.13, 0.75]。春季, 曼氏无针乌贼与主要游泳动物生态位重叠值为 [0.13, 0.69], $O_{ik} \geq 0.5$ 的种对占总数的 14.29% (图 3), 其中曼氏无针乌贼与赤鼻棱鳀的重叠值最高 (0.69), 其次是凤鲚 (0.65) 和日本鲟 (0.54)。秋季, 曼氏无针乌贼与主要游泳动物生态位重叠值为 [0.15, 0.75], $O_{ik} \geq 0.5$ 的种对占总数的 50% (图 3), 其中曼氏无针乌贼与中华管鞭虾的重叠值最高 (0.75), 其次是拉氏狼牙虾虎鱼 (0.65)、哈氏仿对虾 (0.62)、口虾蛄 (0.59)、棘头梅童鱼 (0.59)、龙头鱼 (0.56) 和鲩 (0.51)。总的来看, 秋季曼氏无针乌贼与主要

游泳动物的生态位重叠程度略高于春季。

2.4 种间联结

联结系数 (AC) 显示, 春季, 曼氏无针乌贼与主要游泳动物组成 21 个种对 (图 4)。种对间表现为正联结的有 16 对, 占总种对数的 76.19%。其中, 3 个种对呈极显著正联结 ($AC \geq 0.60$), 分别为拉氏狼牙虾虎鱼、细巧仿对虾和葛氏长臂虾; 1 个种对呈显著正联结 ($0.30 \leq AC < 0.60$), 为矛尾虾虎鱼; 12 个种对呈不显著正联结 ($0 \leq A < 0.30$)。种对间表现为负联结的有 5 对, 其中 1 个种对呈极显著负联结 ($AC < -0.60$), 为中华栉孔虾虎鱼; 1 个种对呈显著负联结 ($-0.60 \leq A < -0.30$), 为黄鲛鳕; 3 个种对呈不显著负联结 ($-0.30 \leq AC < 0$)。秋季, 曼氏无针乌贼与主要游泳动物组成 14 个种对 (图 5)。种对间表现为正联结的有 12 对, 占总种对数的 85.71%, 其中, 5 个种对呈极显著正联结 ($AC \geq 0.60$), 分别为黄鲫、棘头梅童鱼、葛氏长臂虾、中华管鞭虾和刀鲚; 7 个种对呈不显著正联结 ($0 \leq A < 0.30$)。种对间表现为负联结的有 2 对, 呈不显著负联结 ($-0.30 \leq AC < 0$)。

3 讨论

3.1 基于曼氏无针乌贼生活史的生态位分析

曼氏无针乌贼具有明显的洄游特性, 春季由外海游向近岸岛礁附近作生殖洄游, 秋季开始向外海作索饵洄游^[27]。作为 1 年生的头足类, 在生长、生殖和迁移等过程影响下, 不同生活史阶段曼氏无针乌贼的资源利用能力和环境适应能力均有所不同^[31]。

春季, 曼氏无针乌贼为常见种, 以个体较大的繁殖群体为主, 资源利用能力和环境适应能力均较强^[32-33]。本研究结果显示, 春季曼氏无针乌贼同主要游泳动物在环境适应或空间利用方面相似程度较低, 资源利用竞争较小。赤鼻棱鳀和凤鲚与曼氏无针乌贼生活习性差异较大, 生态位重叠值 $O_{ik} \geq 0.5$, 表明曼氏无针乌贼与二者共同出现的频率较高, 种间空间利用上可能存在互补关系。戴健寿等^[34]研究表明, 繁殖期曼氏无针乌贼摄食强度较低, 食物组成主要以中国毛虾 (*Acetes chinensis*)、龙头鱼、鳀 (*Engraulis japonicus*)、幼带鱼、细螯虾 (*Leptochela gracilis*)、黄鲫和棘头梅童鱼为主。郭新等^[35]研究表明, 曼氏无针乌贼食物组成主要以龙头鱼、黄鲫、凤鲚、棘头梅童鱼、

表 1 曼氏无针乌贼与主要游泳动物空间生态位宽度与相对重要性指数

Tab. 1 Spatial niche breadth and index of relative importance of *S. japonica* and major nekton

编号 number	主要游泳动物 major nekton 种名 species name	相对重要性指数 IRI		栖息环境 ^[27-30] habitat environment	食物组成 ^[27-30] diet composition
		春季 spring	秋季 autumn		
1	龙头鱼 <i>Harpadon nehereus</i>	8 829.21	8 447.53	海岸或河口海域底层	鱼、虾、蟹及头足类
2	口虾蛄 <i>Oratosquilla oratoria</i>	1 785.15	1 334.69	近海泥、石砾底海域	小型鱼类、虾类、贝类
3	黄鲫 <i>Setipinna taty</i>	1 289.56	457.58	近海浅海海域	浮游甲壳类、箭虫、鱼卵、水母等
4	拉氏狼牙虾虎鱼 <i>Odontamblyopus lacepedii</i>	756.29	104.46	近海及河口附近的泥沙中	小型鱼类、虾类
5	鮠 <i>Miichthys miiuy</i>	745.79	243.60	近海中下层	小鱼及虾、蟹等甲壳类
6	凤鲚 <i>Coilia mystus</i>	537.53		近海中上层	虾类、桡足类和幼鱼
7	日本鲟 <i>Charybdis japonica</i>	477.23	917.42	底质为沙、泥沙、礁石, 10~60 m 水深海域	底栖动物、浮游生物
8	棘头梅童鱼 <i>Collichthys lucidus</i>	328.91	344.12	近海中上层	毛虾等小型甲壳类
9	细巧仿对虾 <i>Parapenaeopsis tenella</i>	306.38		近岸20~60 m水深海域	虾类、桡足类、硅藻类、小型鱼类等底栖动物
10	鲜明鼓虾 <i>Alpheus distinguendus</i>	305.48		泥沙底的浅海	底栖动物
11	赤鼻梭蜆 <i>Thryssa kammalensis</i>	302.73		近海中上层	多毛类、端足类及其他浮游动物
12	葛氏长臂虾 <i>Palaemon gravieri</i>	279.33	265.15	岛屿附近的岩石海岸	多毛类、双壳类、小型甲壳类和鱼类
13	黄鲛鲷 <i>Lophius litulon</i>	216.60		近海底层	鱼类及甲壳类
14	中华栉孔虾虎鱼 <i>Ctenotrypauchen chinensis</i>	208.39		近海滩涂淤泥底质海域	底栖动物
15	三疣梭子蟹 <i>Portunus trituberculatus</i>	172.20	2 906.52	20~50 m水深海域	双壳类、鱼类、虾类
16	小眼绿鳍鱼 <i>Chelidonichthys spinosus</i>	171.94		近海底层	磷虾类、长尾类、鱼类和糠虾类
17	六丝钝尾虾虎鱼 <i>Amblychaeturichthys hexanema</i>	122.66		浅海及河口附近海域	多毛类、小鱼、对虾、糠虾、钩虾等
18	双斑鲟 <i>Charybdis bimaculata</i>	120.40		近岸水草附近海域或泥质底海底	底栖动物
19	长吻红舌鲷 <i>Cynoglossus lighti</i>	117.96		近海底层	多毛类、端足类、小型蟹类
20	孔鲷 <i>Raja porosa</i>	108.39		浅海砂质底海域	鱼类、虾类、头足类
21	矛尾虾虎鱼 <i>Chaeturichthys stigmatias</i>	100.40		近海泥质底的浅海处	桡足类、多毛类、虾类等底栖动物
22	海鳗 <i>Muraenesox cinereus</i>		1 050.93	水深50~80 m, 底质为沙泥或岩礁 的海域	虾、蟹、鱼类、乌贼、章鱼等
23	银鲳 <i>Pampus argenteus</i>		700.52	近海中上层	水母、底栖动物和小型鱼类
24	哈氏仿对虾 <i>Parapenaeopsis hardwickii</i>		256.76	近岸10~60 m水深海域	虾类、桡足类、硅藻类、小型鱼类等底栖动物
25	中华管鞭虾 <i>Solenocera crassicornis</i>		189.10	近岸20~60 m水深海域	双壳类、腹足类、多毛类等底栖动物
26	刀鲚 <i>Coilia nasus</i>		158.43	近海及河口	小鱼和虾及桡足类、枝角类、轮虫等浮游动物
27	曼氏无针乌贼 <i>Sepiella japonica</i>	33.29	9.06	栖息于表层至50 m水质澄清, 有岩 礁、海藻、珊瑚的海域	小型鱼类、甲壳动物和少量软体动物

注: 种名编号下同。

Notes: Species name number under the same.

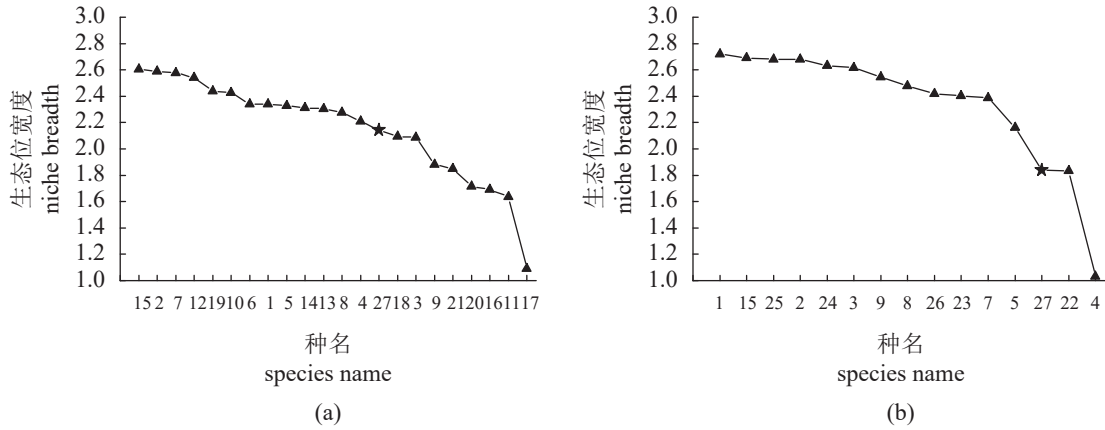


图 2 曼氏无针乌贼与主要游泳动物生态位宽度

(a) 春季, (b) 秋季, 下同。

Fig. 2 Niche breadth of *S. japonica* and major nekton

(a) spring, (b) autumn, the same below.

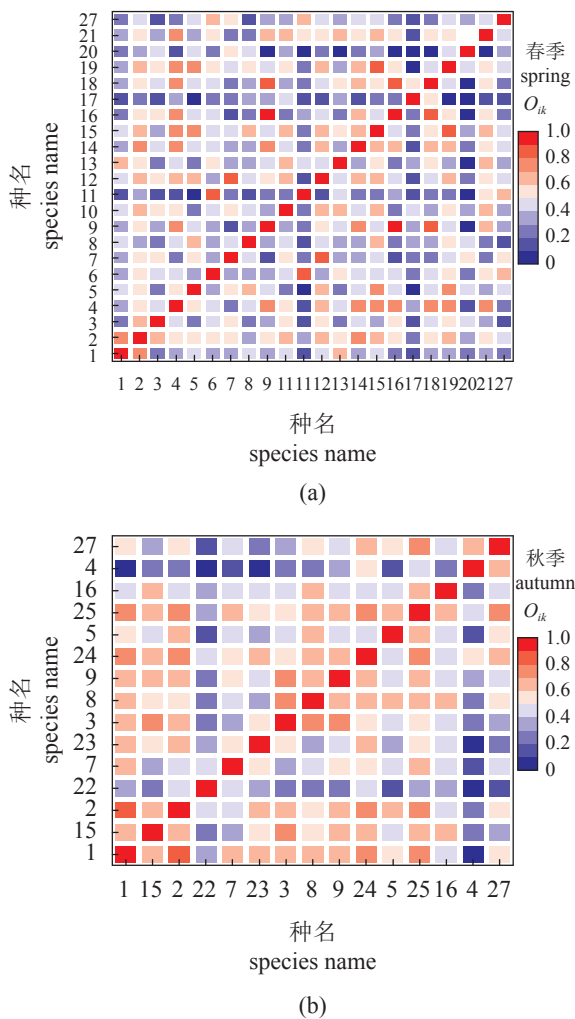


图 3 曼氏无针乌贼与主要游泳动物生态位重叠

Fig. 3 Niche overlap between *S. japonica* and major nekton

中华管鞭虾、葛氏长臂虾、口虾蛄和幼蟹为主。赤鼻棱鳀和凤鲚作为饵料鱼类, 是繁殖期曼氏无针乌贼的主要食物, 吸引曼氏无针乌贼主动捕食。繁殖期的曼氏无针乌贼通常会选择水质澄清、透明度高以及海底和岩礁有海藻和珊瑚丛生的海域作为产卵场, 从食性和栖息地选择来看, 日本鲟与曼氏无针乌贼生态位较为相似(表 1)^[27]。张子玥等^[36]研究表明, 日本鲟的增加会加剧底层鱼类的种间竞争, 因此曼氏无针乌贼存在潜在的竞争关系。AC 分析显示, 曼氏无针乌贼与主要游泳动物种间联结呈正联结的种对所占比重较大, 说明种群间趋于稳定共存^[37]。其中, 拉氏狼牙虾虎鱼和矛尾虾虎鱼与曼氏无针乌贼在站位分布和出现频率上一致, 能够资源共享。细巧仿对虾与葛氏长臂虾是曼氏无针乌贼的主要饵料, 曼氏无针乌贼作为捕食者, 二者存在捕食关系^[34-35], 中华栉孔虾虎鱼偏向栖息于滩涂淤泥质底海域(表 1), 与曼氏无针乌贼在栖息地选择上存在较大差异。黄鲛鳗是东、黄海食物网最高级的鱼类之一, 与曼氏无针乌贼在食物组成上相似度较高(表 1), 因此可能存在食源竞争。

秋季是曼氏无针乌贼的索饵期, 主要为个体较小的补充群体^[27, 32]。秋季曼氏无针乌贼与 50% 的主要游泳动物生态位重叠 $O_{ik} \geq 0.5$, 说明曼氏无针乌贼与主要游泳动物在生境选择上具有较高的相似度, 易产生种间竞争。从结果来看, 曼氏无针乌贼与中华管鞭虾、哈氏仿对虾、口虾蛄、棘头梅童鱼和龙头鱼的生态位重叠度较高, 可能是由于秋季曼氏无针乌贼摄食强度高, 偏向栖息于饵料生物丰富的海域。拉氏狼牙虾虎鱼在食物

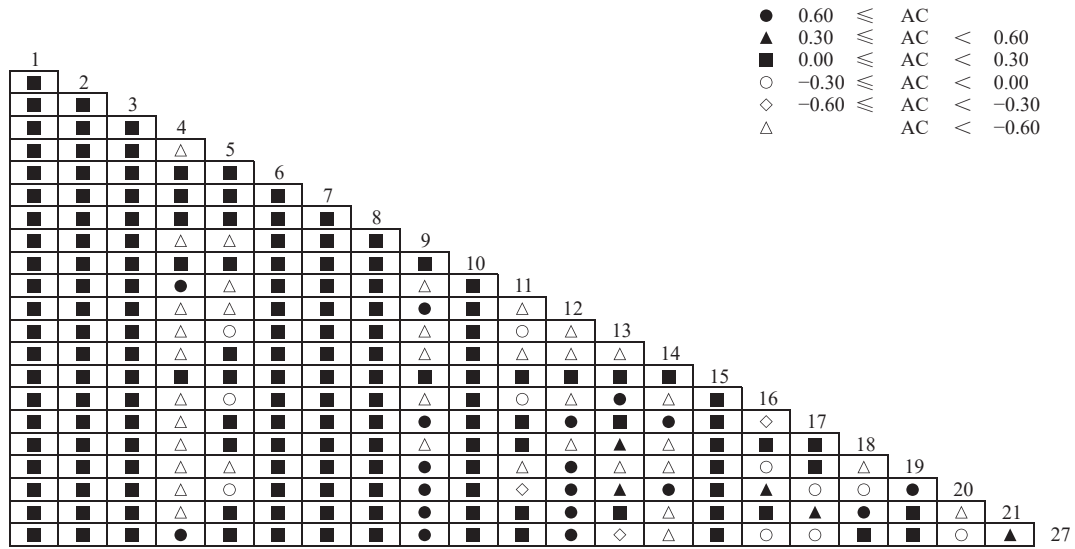


图 4 春季曼氏无针乌贼与主要游泳动物种间联结系数半矩阵图

Fig. 4 Semi-matrix diagram of interspecific association coefficient between *S. japonica* and major nekton in spring

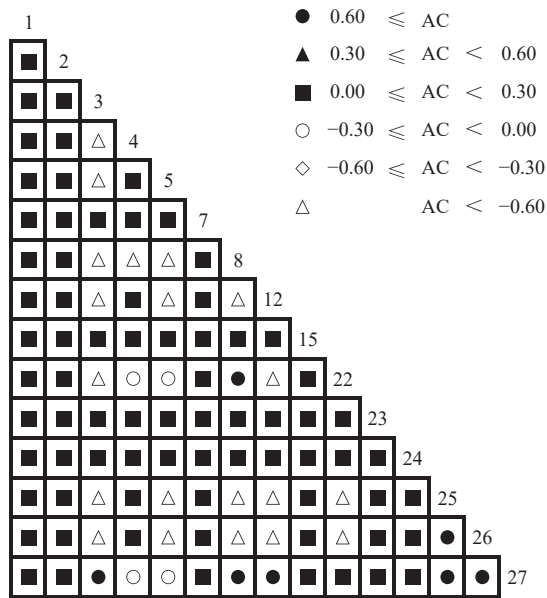


图 5 秋季曼氏无针乌贼与主要游泳动物种间联结系数半矩阵图

Fig. 5 Semi-matrix diagram of interspecific association coefficient between *S. japonica* and major nekton in autumn

组成上与曼氏无针乌贼具有一定的相似性(表 1), 当生存资源不易获取的情况下, 会产生种间竞争。鳁在生境选择和食物组成上与曼氏无针乌贼较为一致(表 1), 王储庆等^[38]研究表明, 鳁的胃含物中包括曼氏无针乌贼, 二者也存在捕食与被捕食关系。AC 分析显示, 秋季种群间趋于稳定共存, 这与春季结果一致, 同时生态位重叠表在一定程度上也揭示了物种间的关系^[37]。种间关联程度可

能受到生活习性、洄游路径和资源分布的影响。

总体来看, 中街山列岛海域曼氏无针乌贼与主要游泳动物种群间趋于稳定共存。主要游泳动物中, 虾虎鱼类在食物种类或栖息环境选择方面与曼氏无针乌贼相似度较高, 二者存在一定的竞争关系。鳁(春季平均体重 714.80 g, 秋季平均体重 250.77 g)、孔鳐(春季平均体重 346.62 g)、海鳗(秋季平均体重 590.71 g)和日本鲟(秋季平均体重 76.62 g)在食性上均存在摄食头足类的行为, 且平均体重均高于曼氏无针乌贼(春季平均体重 163.85 g, 秋季平均体重 52.91 g), 对曼氏无针乌贼的威胁较大^[39-42]。

3.2 基于生态位理论的曼氏无针乌贼生态修复和资源养护启示

基于生态位理论的曼氏无针乌贼研究能够清楚反映其资源的利用状况与种间互作关系。生态位宽度值的大小代表了物种在生境中利用资源的能力, 生态位重叠是用于衡量物种在资源空间利用方面的相似程度, 联结系数反映了物种的生境需求特性和种间互作关系, 正联结说明物种间生境选择和资源利用情况相似, 能够互惠共生或资源空间互补, 同时也存在食物与栖息地等生存资源的竞争; 负联结说明物种间对环境的需求不同, 在竞争资源中相互排斥, 不利于物种间的相互作用, 存在种间竞争^[43-44]。栖息地破碎化是导致物种濒危或灭绝的重要因素, 栖息环境异质性和生态功能的破碎化增加了种群内部的生存压力, 导

致生态位相似度高的物种间竞争加剧, 影响物种的生态繁衍^[45-46]。因此, 从生态位的角度对曼氏无针乌贼进行生态修复与资源养护是十分必要的。

曼氏无针乌贼作为 1 年生的头足类, 资源量完全依赖补充群体^[17]。目前, 曼氏无针乌贼资源增殖主要通过产卵场修复(附着基)与生态放流(受精卵)两种方式来实现^[15, 47]。因此, 稚幼乌贼能否迅速占领栖息空间是提高曼氏无针乌贼种间竞争力的关键。通过投放不同功能性附着基(产卵型、栖息型、避敌型等)营造乌贼生息场, 对乌贼亲体、受精卵和稚幼乌贼进行综合保护, 提高自然海域曼氏无针乌贼资源量。建议在对曼氏无针乌贼产卵场进行保护的同时, 对正联结性强的饵料生物实施一定规模的增殖放流, 如葛氏长臂虾、细巧仿对虾、中华管鞭虾等。后续可结合海域环境因子和食物网结构进一步阐明曼氏无针乌贼与主要游泳动物的种间互作关系。

(作者声明本文无实际或潜在的利益冲突)

参考文献 (References):

- [1] 张金屯. 数量生态学 [M]. 北京: 科学出版社, 2018: 159-169.
Zhang J T. Quantitative ecology[M]. Beijing: Science Press, 2018: 159-169 (in Chinese).
- [2] Elton C S. Animal ecology[M]. London: Sedgwick and Jackson, 1927: 232-233.
- [3] Álvarez-Yépiz J C, Búrquez A, Dovčiak M. Ontogenetic shifts in plant-plant interactions in a rare cycad within angiosperm communities[J]. *Oecologia*, 2014, 175(2): 725-735.
- [4] 李凡, 徐炳庆, 吕振波, 等. 莱州湾鱼类群落优势种生态位 [J]. 生态学报, 2018, 38(14): 5195-5205.
Li F, Xu B Q, Lü Z B, *et al.* Ecological niche of dominant species of fish assemblages in Laizhou Bay, China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(14): 5195-5205 (in Chinese).
- [5] Louzao M, Valeiras J, García-Barcelona S, *et al.* Marine megafauna niche coexistence and hotspot areas in a temperate ecosystem[J]. *Continental Shelf Research*, 2019, 186: 77-87.
- [6] 陈伟峰, 叶深, 余玥, 等. 浙南近海头足类种类组成及生态位分析 [J]. 水生生物学报, 2021, 45(2): 428-435.
Chen W F, Ye S, Yu Y, *et al.* Analysis on species composition and ecological niche of cephalopod in the coastal area of South Zhejiang[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2021, 45(2): 428-435 (in Chinese).
- [7] 徐晓群, 曾江宁, 陈全震, 等. 浙江三门湾浮游动物优势种空间生态位 [J]. 应用生态学报, 2013, 24(3): 818-824.
Xu X Q, Zeng J N, Chen Q Z, *et al.* Spatial niches of dominant zooplankton species in Sanmen Bay, Zhejiang Province of East China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2013, 24(3): 818-824 (in Chinese).
- [8] 戴冬旭, 俞存根, 刘惠, 等. 南麂列岛东侧海域主要游泳动物生态位及种间联结性 [J]. 应用生态学报, 2019, 30(12): 4249-4258.
Dai D X, Yu C G, Liu H, *et al.* Niche and interspecific association of major nekton in the sea area to the east of the Nanji Islands[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, 30(12): 4249-4258 (in Chinese).
- [9] 梁君, 王伟定, 虞宝存, 等. 中街山列岛海洋保护区岛礁生境鱼类资源及群落多样性季节变化 [J]. 海洋与湖沼, 2014, 45(5): 979-989.
Liang J, Wang W D, Yu B C, *et al.* Seasonal variations of fish resources and community diversity of reef habitat in marine protected area of Zhongjieshan Islands[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2014, 45(5): 979-989 (in Chinese).
- [10] 樊紫薇, 蒋日进, 李哲, 等. 中街山列岛海域鱼卵、仔稚鱼群落结构特征及其与环境因子的关系 [J]. 生态学报, 2020, 40(13): 4392-4403.
Fan Z W, Jiang R J, Li Z, *et al.* Community structure of ichthyoplankton and its relationship with environmental factors in Zhongjieshan Islands, China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40(13): 4392-4403 (in Chinese).
- [11] 陈佳怡, 龙进霞, 徐汉祥, 等. 曼氏无针乌贼 (*Sepiella japonica*) 繁殖期行为谱特征的研究 [J]. 海洋与湖沼, 2021, 52(6): 1549-1556.
Chen J Y, Long J X, Xu H X, *et al.* Study on the characteristics of behavior ethogram in reproductive period of *Sepiella japonica*[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2021, 52(6): 1549-1556 (in Chinese).
- [12] 梁海, 王咏雪, 求锦津, 等. 台州益顽湾海域主要游泳动物生态位与种间相遇机率 [J]. 中国水产科学, 2019, 26(2): 353-361.
Liang H, Wang Y X, Qiu J J, *et al.* Niche and PIE of major nekton in Yiwan Bay of Taizhou[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2019, 26(2): 353-361 (in Chinese).
- [13] Xu L F, Liu D D. Evaluation of the effect and investment benefit of marine ecosystem protection and restoration[J]. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2022, 10: 991198.

- [14] 吴常文, 周超, 郭宝英, 等. 浙江近海曼氏无针乌贼 (*Sepiella maindroni*) 繁殖生物学特性变化研究 [J]. 海洋与湖沼, 2012, 43(4): 689-694.
Wu C W, Zhou C, Guo B Y, *et al.* Study on changes in reproductive biology characteristics of *Sepiella maindroni* (Rochebrune) offshore Zhejiang[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2012, 43(4): 689-694 (in Chinese).
- [15] 徐开达, 周永东, 王洋, 等. 浙北近海曼氏无针乌贼增殖放流效果评估 [J]. 中国水产科学, 2018, 25(3): 654-662.
Xu K D, Zhou Y D, Wang Y, *et al.* Effect and assessment of enhancement release of *Sepiella maindroni* in the northern coastal water of Zhejiang[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2018, 25(3): 654-662 (in Chinese).
- [16] 李继姬, 郭宝英, 吴常文. 浙江海域曼氏无针乌贼资源演变及修复路径探讨 [J]. 浙江海洋学院学报 (自然科学版), 2011, 30(5): 381-385,396.
Li J J, Guo B Y, Wu C W. A review of the resource evolvement and the way of restoration of *Sepiella maindroni* in coastal waters of Zhejiang Province[J]. Journal of Zhejiang Ocean University (Natural Science Edition), 2011, 30(5): 381-385,396 (in Chinese).
- [17] 刘姝含, 刘连为, 徐开达, 等. 浙江中北部近海曼氏无针乌贼资源现状 [J]. 浙江海洋大学学报 (自然科学版), 2022, 41(4): 286-293.
Liu S H, Liu L W, Xu K D, *et al.* The resource status of *Sepiella maindroni* in the coastal areas of North and Central Zhejiang[J]. Journal of Zhejiang Ocean University (Natural Science Edition), 2022, 41(4): 286-293 (in Chinese).
- [18] 刘连为, 隋宥珍, 徐开达, 等. 舟山沿岸水域曼氏无针乌贼个体繁殖力特性 [J]. 大连海洋大学学报, 2022, 37(3): 457-463.
Liu L W, Sui Y Z, Xu K D, *et al.* Fecundity characteristics of cuttlefish *Sepiella maindroni* along the coastal waters in Zhoushan[J]. Journal of Dalian Ocean University, 2022, 37(3): 457-463 (in Chinese).
- [19] 刘瑞玉. 中国海洋生物名录 [M]. 北京: 科学出版社, 2008: 1-1267.
Liu R Y. Checklist of marine biota of China seas[M]. Beijing: Science Press, 2008: 1-1267 (in Chinese).
- [20] 中华人民共和国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 [S]. 北京: 中国标准出版社, 2008.
General Administration of Quality Supervision, Inspection and Quarantine of the People's Republic of China, Standardization Administration of the People's Republic of China. Specifications for oceanographic survey-part 6: Marine biological survey: GB/T 12763.6-2007 [S]. Beijing: Standards Press of China, 2008 (in Chinese).
- [21] Pinkas L, Oliphant M S, Iverson I L K. Food habits of albacore, bluefin tuna, and bonito in California waters[J]. Fisheries Bulletin, 1971, 152: 1-105.
- [22] 王雪辉, 杜飞雁, 邱永松, 等. 1980—2007年大亚湾鱼类物种多样性、区系特征和数量变化 [J]. 应用生态学报, 2010, 21(9): 2403-2410.
Wang X H, Du F Y, Qiu Y S, *et al.* Variations of fish species diversity, faunal assemblage, and abundances in Daya Bay in 1980-2007[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2010, 21(9): 2403-2410 (in Chinese).
- [23] 求锦津, 王咏雪, 李铁军, 等. 舟山长白海域主要游泳动物生态位及其分化研究 [J]. 生态学报, 2018, 38(18): 6759-6767.
Qiu J J, Wang Y X, Li T J, *et al.* Study on the niche and differentiation of major nekton species in the Zhoushan Changbai sea area[J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(18): 6759-6767 (in Chinese).
- [24] Shannon C E, Weaver W. The mathematical theory of communication[M]. Chicago: University of Illinois Press, 1963: 3-55.
- [25] Pianka E R. The structure of lizard communities[J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1973, 4: 53-74.
- [26] 王伯荪, 彭少麟. 南亚热带常绿阔叶林种间联结测定技术研究——I. 种间联结测式的探讨与修正 [J]. 植物生态学与地植物学丛刊, 1985, 9(4): 274-285.
Wang B S, Peng S L. Studies on the measuring techniques of interspecific association of lower-subtropical evergreen-broadleaved forests: I. The exploration and the revision on the measuring formulas of interspecific association[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 1985, 9(4): 274-285 (in Chinese).
- [27] 陈新军, 王尧耕, 钱卫国. 中国近海重要经济头足类资源与渔业 [M]. 北京: 科学出版社, 2013: 17-40.
Chen X J, Wang Y G, Qian W G. Important Cephalopod resources and fisheries in the coast of China[M]. Beijing: Science Press, 2013: 17-40 (in Chinese).
- [28] 赵盛龙, 徐汉祥, 钟俊生, 等. 浙江海洋鱼类志 [M]. 杭州: 浙江科学技术出版社, 2016.
Zhao S L, Xu H X, Zhong J S, *et al.* Marine fishes of Zhejiang Province[M]. Hangzhou: Zhejiang Science and Technolo Press, 2016 (in Chinese).

- [29] 宋海棠, 俞存根, 薛利建, 等. 东海经济虾蟹类 [M]. 北京: 海洋出版社, 2006.
Song H T, Yu C G, Xue L J, *et al.* East China Sea economic shrimp crabs[M]. Beijing: China Ocean Press, 2006 (in Chinese).
- [30] 庄平, 王幼槐, 李圣法, 等. 长江口鱼类 [M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2006: 157-345.
Zhuang P, Wang Y H, Li S F, *et al.* Fishes of the Yangtze Estuary[M]. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Publishers, 2006: 157-345 (in Chinese).
- [31] Chen X J, Liu B L. Life history and early development of fishes[M]//Chen X J, Liu B L. Biology of fishery resources. Singapore: Springer, 2022: 55-69.
- [32] 吴天, 梁君, 周永东, 等. 中街山列岛海域曼氏无针乌贼栖息地偏向性研究 [J]. 浙江海洋大学学报 (自然科学版), 2022, 41(5): 408-417.
Wu T, Liang J, Zhou Y D, *et al.* Study on the habitat preference of *Sepiella maindroni* in the waters of Zhongjieshan Islands[J]. Journal of Zhejiang Ocean University (Natural Science Edition), 2022, 41(5): 408-417 (in Chinese).
- [33] 柏青青, 李江涛, 徐秀文, 等. 社群等级对金乌贼行为表型及能量代谢的影响 [J]. 生态学报, 2020, 40(15): 5408-5417.
Bai Q Q, Li J T, Xu X W, *et al.* Effects of social hierarchy on the behavioral phenotype and energy metabolism of *Sepia esculenta* in the reproductive period[J]. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(15): 5408-5417 (in Chinese).
- [34] 戴健寿, 宋丽珍. 大陈渔场曼氏无针乌贼生殖期食性初步研究 [J]. 浙江水产学院学报, 1986, 5(2): 185-187.
Dai J S, Song L Z. A preliminary analysis of feeding habit of *Sepiella maindroni* De Rochebrune during spawning seasons on Da Chen fishing ground[J]. Journal of Zhejiang College of Fisheries, 1986, 5(2): 185-187 (in Chinese).
- [35] 郭新, 范广钻, 郑国生. 浙江近海曼氏无针乌贼食性的初步研究 [J]. 浙江水产学院学报, 1986, 5(2): 171-175.
Guo X, Fan G Z, Jia G S. A preliminary study of the feeding habit of *Sepiella maindroni* De Rochebrune[J]. Journal of Zhejiang College of Fisheries, 1986, 5(2): 171-175 (in Chinese).
- [36] 张子玥, 杨薇, 孙涛, 等. 觉华岛海域人工鱼礁生态系统能量传递与功能研究 [J]. 海洋环境科学, 2022, 41(4): 636-643.
Zhang Z Y, Yang W, Sun T, *et al.* Energy fluxes and trophic structure of an artificial reef ecosystem in Juehua Island based on ecopath model[J]. Marine Environmental Science, 2022, 41(4): 636-643 (in Chinese).
- [37] 刘惠, 俞存根, 郑基, 等. 杭州湾灰鳖洋海域秋季主要游泳动物生态位与种间联结 [J]. 生态学报, 2019, 39(11): 3828-3836.
Liu H, Yu C G, Zheng J, *et al.* Niche and interspecific association of major nekton in the Hui-Bie-Yang sea area of Hangzhou Bay[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(11): 3828-3836 (in Chinese).
- [38] 王储庆, 汤建华, 熊瑛, 等. 江苏近海鳗胃含物初步分析 [J]. 浙江海洋大学学报 (自然科学版), 2020, 39(4): 372-378.
Wang C Q, Tang J H, Xiong Y, *et al.* Feeding habits of *Miichthys miiuy* in Jiangsu Coastal Waters[J]. Journal of Zhejiang Ocean University (Natural Science Edition), 2020, 39(4): 372-378 (in Chinese).
- [39] 薛莹, 徐宾铎, 高天翔, 等. 北黄海秋季黄鳊摄食习性的初步研究 [J]. 中国海洋大学学报, 2010, 40(9): 39-44.
Xue Y, Xu B D, Gao T X, *et al.* Preliminary study on the feeding habit of *Lophius litulon* during autumn in the North Yellow Sea[J]. Periodical of Ocean University of China, 2010, 40(9): 39-44 (in Chinese).
- [40] 张亚洲, 朱文斌, 李鹏飞. 东海海鳗摄食习性的季节变化及随生长的变化 [J]. 浙江海洋学院学报 (自然科学版), 2010, 29(3): 237-245.
Zhang Y Z, Zhu W B, Li P F. Seasonal and growth variation of feeding habit of Conger Eel (*Muraenesox cinereus*) in East China Sea[J]. Journal of Zhejiang Ocean University (Natural Science Edition), 2010, 29(3): 237-245 (in Chinese).
- [41] 于诗群, 王世党, 郑春波. 孔鲷的生物学特性与养殖技术 [J]. 齐鲁渔业, 2005, 22(8): 24-25.
Yu S Q, Wang S D, Zheng C B. Biological characteristics and breeding technology of *Raja porosa*[J]. Shandong Fisheries, 2005, 22(8): 24-25 (in Chinese).
- [42] 王红勇, 姚雪梅. 虾蟹生物学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2007: 283-294.
Wang H Y, Yao X M. Shrimp and crab biology[M]. Beijing: China Agricultural Press, 2007: 283-294 (in Chinese).
- [43] 徐满厚, 刘敏, 翟大彤, 等. 植物种间联结研究内容与方法评述 [J]. 生态学报, 2016, 36(24): 8224-8233.
Xu M H, Liu M, Zhai D T, *et al.* A review of contents and methods used to analyze various aspects of plant interspecific associations[J]. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(24): 8224-8233 (in Chinese).

- [44] 刘益鹏, 叶兴状, 叶利奇, 等. 观光木群落优势树种生态位和种间联结 [J]. 应用生态学报, 2022, 33(10): 2670-2678.
Liu Y P, Ye X Z, Ye L Q, *et al.* Niche and interspecific association of dominant tree species in *Michelia odora* community[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2022, 33(10): 2670-2678 (in Chinese).
- [45] Urcádiz-Cazáres F J, Cruz-Escalona V H, Peterson M S, *et al.* Ecological niche modelling of endemic fish within La Paz Bay: implications for conservation[J]. *Journal for Nature Conservation*, 2021, 60: 125981,
- [46] 蒋志刚, 马克平, 韩兴国. 保护生物学 [M]. 杭州: 浙江科学技术出版社, 1997: 143-163.
Jiang Z G, Ma K P, Han X G. Conservation Biology[M]. Hangzhou: Hangzhou: Zhejiang Science and Technology Press, 1997: 143-163 (in Chinese).
- [47] 梁君, 吴天, 周永东, 等. 乌贼类产卵附着基的类型、功能和应用 [J]. 应用生态学报, 2023, 34(2): 535-546.
Liang J, Wu T, Zhou Y D, *et al.* Spawning substrates of cuttlefish: type, function, and application[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2023, 34(2): 535-546 (in Chinese).

Niche of cuttlefish (*Sepiella japonica*) in the Zhongjieshan Islands sea area

WU Tian¹, LIANG Jun^{1,2*}, ZHOU Yongdong^{1,2}, HU Yangjie¹,
XU Kaida^{1,2}, ZHANG Yazhou^{1,2}, LI Xueting¹

(1. Marine and Fisheries Institute, Zhejiang Ocean University,

Zhejiang Marine Fisheries Research Institute, Zhoushan 316021, China;

2. Key Laboratory of Sustainable Utilization of Technology Research for Fishery Resource of Zhejiang Province,

Scientific Observing and Experimental Station of Fishery Resources for Key Fishing Grounds,

Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Zhoushan 316021, China)

Abstract: The niche and interspecific relationships between *Sepiella japonica* and major nekton in the waters of the Zhongjieshan Islands were analyzed by niche breadth, niche overlap and association coefficient (AC) to explore the niche of *S. japonica* in the ecosystem, according to the survey data of fishery resources in the Zhongjieshan Islands sea area of four voyages in spring (April) and autumn (October) from 2020 to 2021. The results showed that 21 major nektons in spring and 14 in autumn. The niche breadth values of *S. japonica* in different seasons were quite different. *S. japonica* belonged to a wide niche in spring and a middle niche in autumn. In spring, the niche overlap between *S. japonica* and major nekton was low. The species pairs with $O_{ik} \geq 0.5$ accounted for only 14.29% of the total. In autumn, the niche overlap between *S. japonica* and major nekton was high. The species pairs with $O_{ik} \geq 0.5$ accounted for 50% of the total. AC analysis showed that the proportion of species pairs with positive interspecific association ($AC \geq 0$) between *S. japonica* and major nekton species was higher, among them, 19.05% of the 21 species pairs in spring had significant positive associations. A total of 14 species pairs in autumn, 35.71% had significantly positive associations. Research showed that the resource utilization ability, environmental adaptability and interspecific association of major nekton species were different in different life history stages of *S. japonica*. Based on the niche perspective, the resource decline mechanism of *S. japonica* was further explored, which could provide ecological basis for the protection and restoration of *S. japonica* habitat.

Key words: *Sepiella japonica*; ecological niche; interspecific association; habitat protection; Zhongjieshan Islands

Corresponding author: LIANG Jun. E-mail: jliang@zjou.edu.cn

Funding projects: National Key R & D Program of China (2023YFD2401905, 2020YFD0900804, 2019YFD0901205); National Natural Science Foundation of China (31702346); Key Research and Development Program of Zhejiang Province (2019C02056)