

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2021.20136

舟山群岛东侧海域春秋季主要鱼类空间生态位及其分化

刘坤, 俞存根, 郑基, 许永久, 颜文超, 韩磊, 刘惠, 孙蓓蓓, 戴冬旭, 于南京
浙江海洋大学水产学院, 浙江 舟山 316022

摘要: 根据 2018 年 4 月(春季)、10 月(秋季)在舟山群岛东侧海域进行的渔业资源调查数据, 利用相对重要性指数确定调查海域各种鱼类的重要性程度, 应用平均拥挤度、Shannon 指数及 Pianka 指数, 分析了该海域主要鱼类的生态位宽度及生态位重叠。结果表明, 春季与秋季主要鱼类分别有 10 种与 12 种。春、秋两季主要鱼类生态位宽度值范围分别为 0.06~2.01、0.34~2.19, 两季生态位宽度值差异较大, 其中广生态位种($B_i \geq 2.0$)春季仅小黄鱼(*Larimichthys polyactis*) 1 种, 而秋季为叫姑鱼(*Johnius grypotus*)、鮓(*Miichthys miiuy*)、小黄鱼和六丝钝尾虾虎鱼(*Amblychaeturichthys hexanema*) 4 种, 春、秋两季中生态位种($2.0 > B_i \geq 1.0$)均为 6 种, 窄生态位种($1.0 > B_i > 0$)春季 3 种, 秋季为 2 种。两季生态位重叠程度差异较大, 春季生态位重叠显著的种对有 20 对, 占总种对数的 44.44%, 重叠程度相对较高; 而秋季主要鱼类重叠程度较低, 种对间重叠显著的只有 16 对, 占总种对数的 24.24%。冗余分析(RDA)显示温度、盐度变化是影响春秋季节主要鱼类生态位分化的直接因素, 水深则为重要因素, 主要鱼类受这些环境因子的影响表现出较为明显的生态位分化现象。

关键词: 舟山群岛; 东海; 相对重要性指数; 平均拥挤度; 生态位宽度; 生态位重叠

中图分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2021)01-0100-12

生态位是指生物在多维空间的生存位置及其与生态系统中其他生物、非生物相互作用的总和^[1], 单一物种的生态位作为客观存在的实体, 是评价物种间关系及群落地位的重要依据^[2]。从其发展历程来看, 生态位这一术语 1910 年由 Johnson^[3]率先使用, 后经其他学者的相继补充完善, 生态位理论已日趋成熟^[4-5], 自 20 世纪 90 年代开始在生态学领域广受关注^[6], 并逐渐应用于生物群落结构的分析与研究, 常见于陆生生态系统的研究中^[7-12], 以评估生物间的生态位宽度及生态位重叠, 分析物种间对资源的利用方式和潜在的生存竞争关系。近年来, 生态位理论开始运用到海洋鱼类及水域生态系统的大型底栖动物研究中, 如韩东燕等^[13]探讨了胶州湾虾虎鱼类的营养和空间生态位, 分析了胶州湾虾虎鱼类食物资源的利

用和种间竞争程度; 刘惠等^[14]运用生态位理论分析了主要游泳动物生态位及种间联结, 表明资源利用能力相似的物种间存在竞争性; 张苗苗等^[15]借助生态位理论分析了秋茄林种植对沿浦湾大型底栖动物功能群的积极改善作用; 于振海等^[16]、李显森等^[17]认为生态位宽度可以从不同维度揭示物种在不同尺度上的均匀度和季节变化情况; 而张琳琳等^[18]借助生态位理论分析了主要游泳动物在环境因子影响下的空间生态分化。

舟山群岛东侧海域所处生态区较为特殊, 位于舟山岛礁生态区与东海大陆架生态区交汇海域, 该海域在台湾暖流和江浙沿岸流的交互影响下, 水文环境适宜、生物资源丰富, 历史上是海洋渔业资源的重要分布区, 主产大黄鱼(*Larimichthys crocea*)、小黄鱼(*Larimichthys polyactis*)、带鱼

收稿日期: 2020-05-08; 修订日期: 2020-05-14.

基金项目: 国家自然科学基金项目(31270527).

作者简介: 刘坤(1994-), 男, 硕士研究生, 主要从事渔业资源与渔业管理研究. E-mail: 1573187465@qq.com

通信作者: 俞存根, 教授, 主要从事渔业资源与渔业生态学研究. E-mail: cgyu@zjou.edu.cn

(*Trichiurus japonicus*)等。近年来由于不合理的捕捞方式、海洋环境污染及栖息地环境改变等因素,导致该海域的传统渔业资源相继衰退,不同物种间对资源的利用方式和生存竞争关系发生改变。本研究以舟山群岛东侧海域特殊生态区为例,探究鱼类群落结构特征,揭示鱼类物种间关系及其对栖息海域生态环境的适应性,通过对主要鱼类的生态位宽度及生态位重叠分析,以期更好地掌握鱼类资源利用现状,为制定渔业资源管理的相关政策提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 调查及采样方法

本次渔业资源调查方法按照《海洋渔业资源调查规范》(SC/9403-2012)^[19]进行。综合考虑生态区内水深、水温、底质类型等因素设置调查站位点,调查海域共设置 16 个站位(图 1: Z01~Z16),调查范围为 122°46'54.53"~124°48'28.31"E, 29°10'25.54"~30°45'0.00"N, 调查时间为 2018 年 4 月(春季)、10 月(秋季),调查方式为渔业资源底拖网调查,调查船为浙江海洋大学的“浙渔科 2”科考船,科考船主机功率为 1007 kW, 网具规格为 1020 目×80 mm,

网口网衣拉直周长 81.6 m, 网衣纵向拉直总长 73.2 m。调查时每站拖曳时间约为 1 h, 拖速约为 3 kn, 每站拖网所获的渔获物全部取样装入样品袋, 进行编号、记录后, 冰鲜保存, 带回实验室进行分类、鉴定, 对主要渔获种类进行生物学测定, 统计尾数和重量, 称重使用精确度为 0.1 g 的电子天平。同时在各调查站位点采用多功能温盐深仪(C.T.D.FI.PAR)同步测量表层温度、底层温度、表层盐度、底层盐度、水深等环境因子。

1.2 数据处理

1.2.1 优势种确定 鱼类群落优势种测度采用相对重要性指数(IRI)^[20], 计算公式如下:

$$IRI = (N + W) \times F$$

式中, N 为某鱼类个体数占鱼类总尾数的比例; W 为某鱼类重量占鱼类总重量的比例; F 为某鱼类在调查中出现的站位数占总站位数的百分比。

1.2.2 主要鱼种选取 鱼类优势种、常见种的划分参照俞存根等^[21]的划分标准, 将 $IRI > 1000$ 的物种定为优势种, $1000 > IRI > 100$ 为常见种。研究对象界定以于振海等^[16]、胡成业等^[22]、张琳琳等^[18]的相关研究为参考, 将 2 个航次均出现且 $IRI > 100$ 的鱼类定义为主要鱼类。

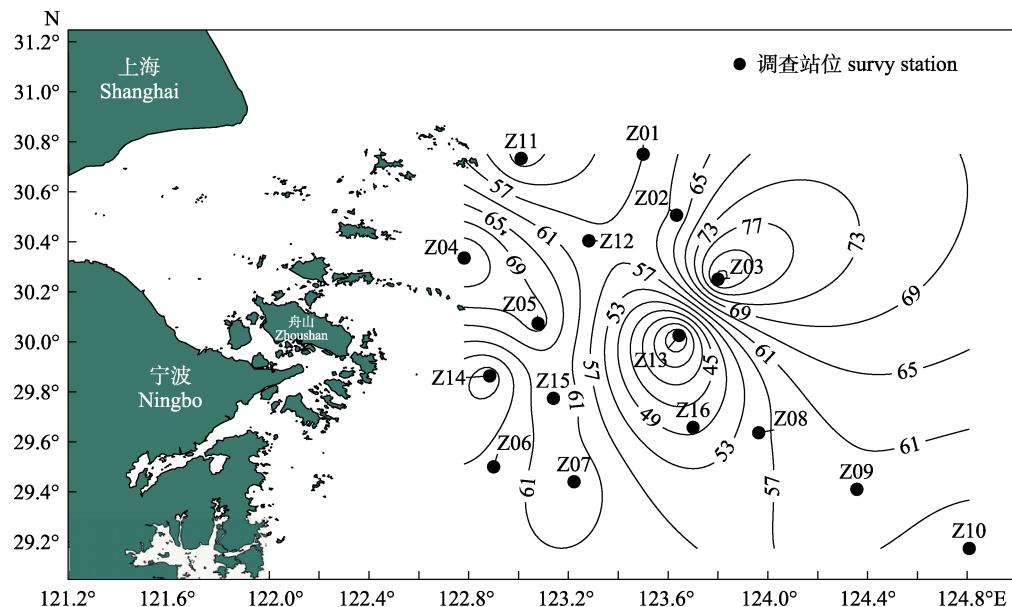


图 1 渔业资源调查站位

图中曲线表示等深线(m)。

Fig. 1 Survey stations of fishery resources
The curves in the figure represent the depth contour (m).

1.2.3 平均拥挤度 平均拥挤度作为鱼类空间分布指标, 可以反映不同鱼类的聚集强度^[23]。平均拥挤度计算公式^[24]如下:

$$x^* = \frac{S^2 - x + x^2}{x}$$

式中, x^* 为某鱼种的平均拥挤度, x 为某鱼类在各调查站位单位网次渔获尾数平均数, S^2 为方差。 x^* 越大说明该鱼种聚集度强, 在分布范围内集中度高。

1.2.4 生态位宽度及重叠 本次研究依据渔业资源调查中捕获的主要鱼类渔获量来估算生态位宽度(B_i)和生态位重叠值(Q_{ik})。以主要鱼类物种个体数为单位, 构建以调查站位为资源状态的资源矩阵, 计算对应的空间生态位宽度及重叠值。生态位宽度测度使用 Shannon 指数^[25], 计算公式如下:

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

生态位重叠值使用 Pianka 指数^[26], 计算公式如下:

$$Q_{ik} = \sum_{j=1}^R (P_{ij} P_{kj}) / \sqrt{\sum_{j=1}^R P_{ij}^2 \sum_{j=1}^R P_{kj}^2}$$

式中, R 为渔业资源调查站位数; P_{ij} 和 P_{kj} 分别代表种 i 和种 k 在 j 站位的个体数占其物种总数的比例; B_i 为生态位宽度, 取值范围为 $[0, R]$, B_i 值越大表示该物种生态位宽度越大, 依据 B_i 值的大小, 可将物种划分为广生态位种($B_i \geq 2.0$)、中生态位种($2.0 > B_i \geq 1.0$)和窄生态位种($1.0 > B_i > 0$)。 Q_{ik} 表示生态位重叠值, Q_{ik} 越大表示生态位重叠程度越大, 其取值范围为 $[0, 1]$ ^[22]。

1.2.5 生态位分化 本研究对物种与环境因子的关系进行了分析并绘制排序图, 以探究造成鱼类生态位分化的主要影响因子。首先运用去趋势对应分析(DCA)对物种数据进行处理, 针对不同的轴梯度长度(LGA)选择不同的排序方法。当 LGA<3 时, 选用冗余分析(RDA); 当 LGA>4 时, 选用典范对应分析(CCA); 而当 3<LGA<4 时, RDA 与 CCA 分析均可使用^[27]。根据 DCA 分析结果, 本研究运用冗余分析(RDA)对环境因子和主要鱼类的空间分布进行分析, 以揭示主要鱼类在该海域

的生态位分化, 该分析方法可以直观反映物种群落与各环境因子之间的相关性($\alpha=0.05$)^[18]。在 RDA 排序图中, 环境因子用带有箭头的线段表示, 连线的长短表示鱼类种类分布与该环境因子关系的相关性大小, 连线越长, 说明相关性越大, 反之越小。箭头连线与排序轴的夹角表示该环境因子与排序轴相关性大小, 夹角越小, 相关性越高, 反之越低。箭头连线与某一物种的垂线距离表示其相关性大小, 垂线距离越小, 正相关性越高, 反之越低, 处于另一端的则表示与该类环境因子具有负相关性^[28]。

本研究相对重要性指数(IRI)及平均拥挤度(x^*)的计算在 Microsoft Excel 2016 中进行, 生态位宽度(B_i)和生态位重叠(Q_{ik})运用 R 3.5.2 软件的 spaa 包进行计算^[29], 应用 CANOCO 5.0 对主要鱼类与相关环境因子的关系进行冗余分析及排序图绘制, 使用 Surfer 11.0 软件对调查海域站位经纬度数据进行可视化标注处理。

2 结果与分析

2.1 物种组成

根据本次调查所获得的渔获物, 春季共鉴定出鱼类 75 种, 秋季共鉴定出鱼类 92 种, 春、秋两季均出现的共有种有 50 种, 隶属 11 目 31 科 42 属。参照相对重要性指数(IRI)(表 1), 春季, 主要鱼类有 10 种, 其中常见种 9 种, 优势种 1 种, 为细条天竺鲷(*Apogon lineatus*) (IRI=3401.37), 占鱼类尾数组成的 42.27%。秋季, 主要鱼类有 12 种, 其中常见种 10 种, 优势种 2 种, 分别为细条天竺鲷(IRI=5867.19, 占鱼类尾数组成的 60.08%)和日本发光鲷(*Acropom japonicum*, IRI=1401.00, 占鱼类尾数组成的 14.04%)。

2.2 平均拥挤度

春、秋两季主要鱼类平均拥挤度指数(x^*)(表 1)显示两季鱼种有不同的聚集强度。春季细条天竺鲷平均拥挤度(3276.13)最高, 木叶鲽(*Pleuronichthys cornutus*)平均拥挤度(52.05)最低; 秋季平均拥挤度仍以细条天竺鲷(17953.83)最高, 但平均拥挤度最低的是鮓(*Miichthys miuy*) (54.29)。春、秋两季相比, 主要鱼类的平均拥挤度秋季高于春季。

2.3 生态位宽度

调查海域春、秋季主要鱼类的生态位宽度值如表 2 所示。春季, 主要鱼类生态位宽度值介于 0.06~2.01 之间, 生态位宽度最大的是小黄鱼(2.01),

其次是六丝钝尾虾虎鱼(*Amblychaeturichthys hexanema*) (1.92)和日本红娘鱼(*Lepidotrigla japonica*) (1.58), 生态位宽度最小的是纤羊舌鲆(*Arnoglossus tenuis*) (0.09); 秋季, 主要鱼类生态位宽度介于

表 1 舟山群岛东侧海域主要鱼类相对重要性指数及其聚集强度

Tab. 1 The index of relative importance (IRI) and mean crowding of major fish species in the waters east of the Zhoushan Islands

种类 species	相对重要性指数 index of relative importance (IRI)		平均拥挤度 mean crowding (x^*)	
	春季 spring	秋季 autumn	春季 spring	秋季 autumn
食蟹豆齿鳗 <i>Pisodonophis cancrivorus</i>	2.03	228.70	6.06	901.76
龙头鱼 <i>Harpodon nehereus</i>	241.08	223.11	150.78	739.54
日本红娘鱼 <i>Lepidotrigla japonica</i>	878.75	2.46	597.30	38.39
虹鮨 <i>Erisphex pottii</i>	459.73	0.10	392.76	1.53
日本发光鲷 <i>Acropom japonicum</i>	2.05	1401.00	13.57	3522.61
细条天竺鲷 <i>Apogon lineatus</i>	3401.37	5867.19	3276.13	17953.83
蓝圆鲹 <i>Decapterus maruadsi</i>	0.11	114.15	0.06	322.70
叫姑鱼 <i>Johnius grypotus</i>	239.57	175.90	499.51	122.26
鮓 <i>Miichthys miiuy</i>	12.73	800.18	2.18	54.29
小黄鱼 <i>Larimichthys polyactis</i>	434.91	127.01	94.27	61.48
带鱼 <i>Trichiurus haumela</i>	45.50	125.57	28.88	1255.48
六丝钝尾虾虎鱼 <i>Amblychaeturichthys hexanema</i>	391.74	163.62	179.87	359.67
短鄂齿鱼 <i>Champsodon snyderi</i>	161.27	0.93	253.54	6029.58
桂皮斑鲆 <i>Pseudorhombus cinnamomeus</i>	15.46	103.61	5.34	62.51
纤羊舌鲆 <i>Arnoglossus tenuis</i>	204.15	4.38	1271.91	10.33
木叶鲽 <i>Pleuronichthys cornutus</i>	290.42	14.76	52.05	30.69
短吻三线舌鳎 <i>Cynoglossus abbreviatus</i>	10.59	179.30	7.70	1209.38

表 2 舟山群岛东侧海域主要鱼类生态位宽度值

Tab. 2 The niche breadth of major fish species in the waters east of the Zhoushan Islands

编号 code	春季 spring		编号 code	秋季 autumn	
	种类 species	生态位宽度 niche breadth		种类 species	生态位宽度 niche breadth
S01 龙头鱼 <i>Harpodon nehereus</i>	1.23	A01 食蟹豆齿鳗 <i>Pisodonophis cancrivorus</i>			1.29
S02 日本红娘鱼 <i>Lepidotrigla japonica</i>	1.58	A02 龙头鱼 <i>Harpodon nehereus</i>			1.60
S03 虹鮨 <i>Erisphex pottii</i>	1.24	A03 日本发光鲷 <i>Acropom japonicum</i>			1.71
S04 细条天竺鲷 <i>Apogon lineatus</i>	1.02	A04 细条天竺鲷 <i>Apogon lineatus</i>			1.70
S05 叫姑鱼 <i>Johnius grypotus</i>	0.08	A05 蓝圆鲹 <i>Decapterus maruadsi</i>			1.18
S06 小黄鱼 <i>Larimichthys polyactis</i>	2.01	A06 叫姑鱼 <i>Johnius grypotus</i>			2.19
S07 六丝钝尾虾虎鱼 <i>Amblychaeturichthys hexanema</i>	1.92	A07 鮓 <i>Miichthys miiuy</i>			2.12
S08 短鄂齿鱼 <i>Champsodon snyderi</i>	0.93	A08 小黄鱼 <i>Larimichthys polyactis</i>			2.18
S09 纤羊舌鲆 <i>Arnoglossus tenuis</i>	0.06	A09 带鱼 <i>Trichiurus haumela</i>			0.34
S10 木叶鲽 <i>Pleuronichthys cornutus</i>	1.38	A10 六丝钝尾虾虎鱼 <i>Amblychaeturichthys hexanema</i>			2.01
		A11 桂皮斑鲆 <i>Pseudorhombus cinnamomeus</i>			1.29
		A12 短吻三线舌鳎 <i>Cynoglossus abbreviatus</i>			0.58

0.34~2.19, 生态位宽度最大的是叫姑鱼(*Johnius grypotus*) (2.19), 其次是小黄鱼(2.18)和鮸(2.12), 生态位宽度最小的是带鱼(0.34)。根据生态位宽度值划分, 春季的小黄鱼为广生态位种, 龙头鱼(*Harpodon nehereus*)、日本红娘鱼、虻鮨(*Erisphex pottii*)、细条天竺鲷、六丝钝尾虾虎鱼和木叶鲽为中生态位种, 叫姑鱼、短鳄齿鱼(*Champsodon snyderi*)和纤羊舌鲆为窄生态位种。秋季的叫姑鱼、鮸、小黄鱼和六丝钝尾虾虎鱼为广生态位种, 食蟹豆齿鳗(*Pisoodonophis cancrivorus*)、龙头鱼、日本发光鲷、细条天竺鲷、蓝圆鲹(*Decapterus maruadsi*)和桂皮斑鲆(*Pseudorhombus cinnamomeus*)为中生态位种, 带鱼和短吻三线舌鳎(*Cynoglossus abbreviatus*)为窄生态位种。

2.4 生态位重叠

表3为春季调查海域主要鱼类生态位重叠值, 春季, 主要鱼类种对有45对, 生态位重叠值的范围为0~0.98。其中, $Q_{ik} > 0.6$ 的种对有20对, 占总种对数的44.44%, 以细条天竺鲷(S04)和短鳄齿鱼(S08)的重叠值最大, 为0.98; Q_{ik} 分布为 $0.3 \leq Q_{ik} \leq 0.6$ 的种对有8对, 占总种对数的17.78%; $Q_{ik} < 0.3$ 的种对有17对, 占总种对数的37.78%。而龙头鱼(S01)与纤羊舌鲆(S09), 叫姑鱼(S05)与日本红娘鱼(S02)、细条天竺鲷(S04)、短鳄齿鱼(S08)、纤羊舌鲆(S09)的生态位重叠值为0。

表4为秋季调查海域主要鱼类生态位重叠值, 秋季, 主要鱼类种对有66对, 生态位重叠值的范围为0~1。其中, $Q_{ik} > 0.6$ 的种对有16对, 占总种

表3 舟山群岛东侧海域春季主要鱼类生态位重叠值

Tab. 3 The niche overlap of major fish species in spring in the waters east of the Zhoushan Islands

编号 code	S01	S02	S03	S04	S05	S06	S07	S08	S09
S02	0.03								
S03	0.01	0.64							
S04	0.01	0.87	0.83						
S05	0.12	0.00	0.01	0.00					
S06	0.07	0.91	0.59	0.90	0.11				
S07	0.33	0.40	0.83	0.55	0.02	0.33			
S08	0.03	0.90	0.77	0.98	0.00	0.93	0.45		
S09	0.00	0.89	0.54	0.90	0.00	0.94	0.21	0.95	
S10	0.01	0.84	0.86	0.94	0.03	0.85	0.60	0.92	0.81

注: 表中编码对应的物种见表2。

Note: The fish species corresponding to the codes in the table are shown in tab. 2.

表4 舟山群岛东侧海域秋季主要鱼类生态位重叠值

Tab. 4 The niche overlap of major fish species in autumn in the waters east of the Zhoushan Islands

编号 code	A01	A02	A03	A04	A05	A06	A07	A08	A09	A10	A11
A02	0.08										
A03	0.25	0.00									
A04	0.06	0.04	0.85								
A05	0.97	0.00	0.37	0.17							
A06	0.70	0.30	0.25	0.17	0.65						
A07	0.13	0.41	0.11	0.11	0.09	0.41					
A08	0.38	0.19	0.33	0.29	0.35	0.49	0.32				
A09	0.98	0.00	0.25	0.04	0.99	0.64	0.08	0.26			
A10	0.64	0.16	0.26	0.12	0.64	0.50	0.30	0.32	0.63		
A11	0.07	0.01	0.73	0.51	0.22	0.06	0.04	0.20	0.09	0.14	
A12	0.99	0.02	0.24	0.03	0.98	0.66	0.09	0.28	1.00	0.63	0.06

注: 表中编码对应的物种见表2。

Note: The fish species corresponding to the codes in the table are shown in tab. 2.

对数的 24.24%，以带鱼(A09)与短吻三线舌鳎(A12)的重叠值最大，为 1； Q_{ik} 分布为 $0.3 \leq Q_{ik} \leq 0.6$ 的种对有 13 对，占总种对数的 19.7%； $Q_{ik} < 0.3$ 的种对有 37 对，占总种对数的 56.06%。而龙头鱼(A02)与日本发光鲷(A03)、蓝圆鲹(A05)、带鱼(A09)的生态位重叠值为 0。

2.5 生态位分化

由 RDA 分析结果(图 2)可知，春季，第一排序轴 RDA1 特征值为 0.382，第二排序轴 RDA2 特征值为 0.087，物种-环境相关性即 RDA1 和 RDA2 与环境因子相关系数分别为 0.869 和 0.787。蒙特卡洛显著性检验结果显示，两排序轴呈现为极显著差异($F=2.5, P=0.01$)。两个排序轴共解释了主要鱼类组成 46.85% 的变异。第一排序轴与水深及表层盐度呈较大正相关，与表层温度呈最大负相关；第二排序轴与表层温度呈最大负相关。其中，表层盐度和深度对小黄鱼(S06)和细条天竺鲷(S04)影响较大。

秋季，第一轴 RDA1 特征值为 0.339，第二轴 RDA2 特征值为 0.079，物种-环境相关性即 RDA1 和 RDA2 与环境因子相关系数分别为 0.809 和 0.749。蒙特卡洛显著性检验结果显示，两排序轴接近于显著差异($F=1.9, P=0.056$)。两个排序轴共

解释了主要鱼类组成 41.78% 的变异。第一排序轴与底层温度呈最大正相关，与表层温度、表层盐度及底层盐度呈较大负相关；第二排序轴与表层温度、表层盐度及底层盐度呈较大正相关，与底层温度呈最大负相关。其中，表层盐度和底层盐度对桂皮斑鲆(A11)有较大影响，底层温度对食蟹豆齿鳗(A01)和鮸(A07)影响较大。

3 讨论

3.1 平均拥挤度分析

平均拥挤度指数反映物种的聚集强度，平均拥挤度高，则物种数量多且分布集中^[23]，而空间生态位反映的是物种空间分布范围上的均匀度^[16]，两者之间为负相关关系，如春季纤羊舌鲆为窄生态位种($B_i=0.06$)，但其平均拥挤度指数较大(1271.91)，即该物种虽然数量较少，分布却较集中；而近底层经济鱼类小黄鱼的生态位宽度为春季最高(2.01)，但其平均拥挤度仅为 94.27，物种数量少，聚集程度较低，该结果与王雨群等^[23]的研究结论一致。

秋季主要鱼类平均拥挤度均较高，这可能是因为调查海域地处舟山群岛外侧，秋季随着水温下降，一些分布在岛屿周围索饵的鱼类逐渐向外侧移动并在此聚集，可能与春夏季繁殖及伏季休

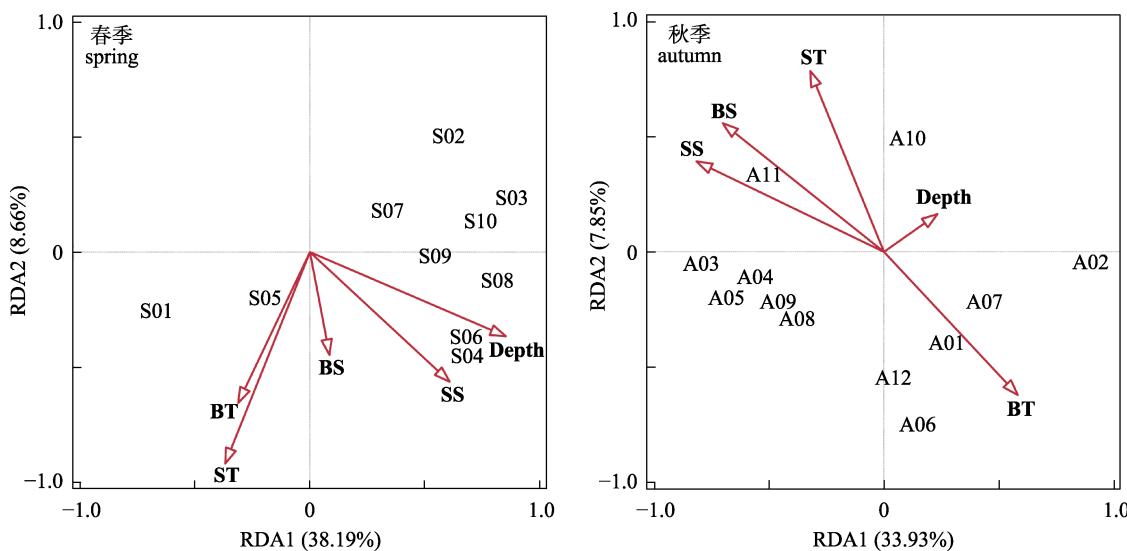


图 2 舟山群岛东侧海域主要鱼类与环境因子的冗余分析

ST: 表层温度；SS: 表层盐度；BT: 底层温度；BS: 底层盐度；Depth: 水深。图中编码对应的物种见表 2。

Fig. 2 Redundancy analysis of major fish species and environmental factors in the waters east of the Zhoushan Islands

ST: surface temperature; SS: surface salinity; BT: bottom temperature; BS: bottom salinity;

Depth: water depth. The fish species corresponding to the codes in the figure are shown in tab. 2.

渔导致的当年生补充群体数量增多有关。在两个季节调查所获的渔获物中, 细条天竺鲷的相对重要性指数和平均拥挤度指数均为最高, 细条天竺鲷是东海区小型鱼类中的优势种, 同时该物种是肉食性经济鱼类的重要饵料鱼种^[30], 究其原因可能因为该海域具有适合其生存的泥沙质海底, 也可能是由于在过度捕捞等因素的影响下, 传统捕捞对象的低龄鱼和小型鱼类在渔获物中的比例增大的结果^[31], 加之传统高经济价值鱼类资源已经衰退或处于充分利用阶段^[32], 细条天竺鲷的捕食者减少, 致使该物种数量增多。

3.2 生态位宽度分析

空间生态位受物种生态适应性、种群分布和种间竞争程度的影响, 可以反映出物种对资源的获取状况^[33]。根据本次数据计算得出的生态位宽度值的大小, 春、秋两季主要鱼类均可分为窄生态位种($1.0 > B_i > 0$) (图 3a 段)、中生态位种($2.0 > B_i \geq 1.0$) (图 3b 段)和广生态位种($B_i \geq 2.0$) (图 3c 段) 3 种显著分段类型。春、秋季小黄鱼均为广生态位种(春季 $B_i=2.01$; 秋季 $B_i=2.18$), 在调查海域内分布均匀且较为广泛, 但春、秋季小黄鱼尾数占鱼类总尾数的比例仅分别为 2.40% 和 0.33%, 说明

物种群体数量较少, 这可能是受过度捕捞、环境污染等的影响, 致使调查海域主要经济鱼类资源呈现逐渐衰退的趋势^[34]。此外, 主要鱼类生态位宽度呈现季节变化, 秋季广生态位物种多于春季, 龙头鱼、细条天竺鲷、叫姑鱼等物种的秋季生态位宽度值较高。究其原因, 可能是秋季的鱼类种类数量多于春季, 站位之间分布较均匀, 如叫姑鱼, 春季只在 3 个站位出现, 而秋季出现在 13 个站位, 这也很好地解释了运用生态位宽度对物种进行测度的优势, 即计算物种分布时将鱼类尾数、所出现的站位及其分布差异性做了综合的考虑^[35]。

本研究计算结果显示, 物种的生态位宽度值与相对重要性指数并无直接关系, 如春、秋两季的细条天竺鲷虽均为优势种($IRI > 1000$), 但其仅为中生态位种, 而从站位分布情况来看, 春季细条天竺鲷集中分布在 Z07、Z09、Z10 这 3 个站位, 秋季细条天竺鲷集中分布在 Z08、Z09、Z16 这 3 个站位, 集中程度大, 物种斑块状分布特征明显, 以上分析可以说明当物种分布不均衡时, 相对重要性指数较大的物种生态位宽度并不大, 这与求锦津等^[35]、卢占晖等^[36]、胡知渊等^[37]研究结果相符合。

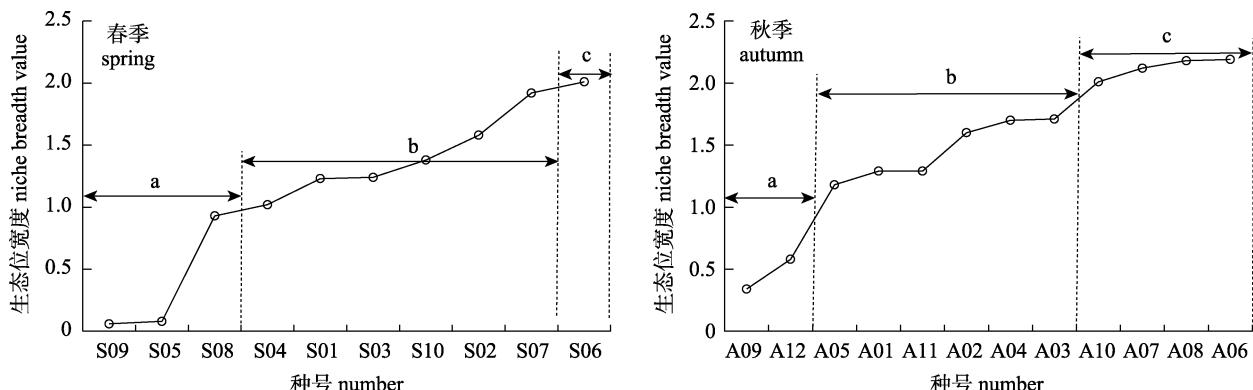


图 3 舟山群岛东侧海域主要鱼类生态位宽度值变化

a: 窄生态位种; b: 中生态位种; c: 广生态位种。

Fig. 3 Variation of niche breath of major fish species in the waters east of the Zhoushan Islands
a: narrow niche species; b: medium niche species; c: wide niche species.

3.3 生态位重叠及竞争分析

生态位重叠反映了物种在同一生境内资源需求上的一致性或相似性, 生态位的重叠代表着物种之间生存环境趋于相同, 或者是对资源有着相同的利用方式^[38]。生态位重叠值 $Q_{ik} > 0.6$, 说明物

种间生态位重叠显著, 种对间对资源需求情况趋于相同^[39]。本研究中鱼类物种间生态位宽度与重叠并不完全一致, 如春季细条天竺鲷为中生态位种, 短鄂齿鱼为窄生态位种, 但二者生态位重叠值最高($Q_{ik}=0.98$), 两者均为底层小型鱼类, 同属

浮游动物食性, 兼食部分游泳动物, 食物组成均以太平洋磷虾(*Euphausia pacifica*)和细螯虾(*Lepidochela gracilis*)为主, 同时短鄂齿鱼还是细条天竺鲷较为重要的食物种类^[30,40], 两种鱼类的生活习性及食性相似, 对相同资源的需求相似度高, 当资源不足时种间竞争比较激烈。

已有的研究指出, 生态位重叠与物种分布的站点相关联^[38], 加之海洋生态系统中物种生态习性上的差异, 所以生态位重叠值虽然较大, 但是两者之间不一定存在较大的竞争关系^[41], 秋季生态位重叠值最高的种对为带鱼(A09)-短吻三线舌鳎(A12) ($Q_{ik}=1.00$), 带鱼属暖温性集群洄游性鱼类, 摄食以鱼类为主, 兼食甲壳类及头足类, 短吻三线舌鳎为暖水性底层中大型鱼类^[42], 主要摄食底栖无脊椎动物, 两者在生活习性及食性上无明显相似, 物种间资源利用的相似程度也较低, 这种情况下两种鱼类的生态位重叠只表明二者可能占据了相近的生态空间, 即两种鱼类在同一站位出现的尾数占比较大所导致, 如分布在Z01站位的带鱼尾数占该物种总尾数的94.05%, 短吻三线舌鳎尾数占该物种总尾数的88.62%, 同时可能由于该站位处于东海带鱼种群产卵场及越冬洄游通道, 秋季鱼群向东海外海进行越冬洄游^[34], 因此带鱼物种数量较多, 两者在同一站位所占比例均较大。该结果也与Wathne等^[39]、戴冬旭等^[43]的研究结论相一致。

本研究中一些种对, 如春季叫姑鱼(S05)-日本红娘鱼(S02)、秋季龙头鱼(A02)-蓝圆鲹(A05)等的生态位重叠值为0, 但在摄食习性上龙头鱼与蓝圆鲹的优势饵料种类均包括七星底灯鱼与太平洋磷虾^[44-45], 而二者之间并未呈现因饵料竞争导致的生态位重叠, 推测可能是鱼类受季节变动、物种环境适应性差异而导致的空间生态位分化, 还可能与物种站位分布状况、调查海域范围相关, 当海域内饵料资源充足时可以很好地实现共存。

3.4 生态位分化分析

物种间的生态位重叠是发生种间竞争的先决条件, 但生态位重叠的物种可以通过栖息水层和摄食对象的不同来实现生态位的分化, 以有效获

取生存资源, 避免激烈的生存竞争^[46]。借助生态位分化解释主要鱼类在生态位重叠值中存在差异的原因, 还可以对结果进行补充说明^[47], 通过对调查海域主要鱼类与环境因子的冗余分析, 可以发现不同鱼类的栖息水层及盐度偏好直接影响其空间分布, 东海大陆架生态区和舟山岛礁生态区的生态差异也会对不同生态习性的鱼类产生影响, 如春季由于台湾暖流与沿岸流交汇影响了栖息海域的盐度, 小黄鱼(S06)和细条天竺鲷(S04)在排序轴中显示了对水深及表层盐度的需求相似性; 而桂皮斑鲆(A11)属近海暖水性底层鱼类, 鲔(A07)属暖温性鱼类^[38], 食蟹豆齿鳗(A01)为底层鱼类^[48], 桂皮斑鲆受表层及底层盐度的影响、食蟹豆齿鳗和鲔受底层温度影响呈现生态位的分化, 因此冗余分析呈现的结果与鱼类种群生态习性相符。

另外, 通过冗余分析还可以更好地解释物种生态位宽度与重叠, 如春季短鄂齿鱼(S08)和纤羊舌鲆(S09)资源需求相似性较低, 但两种鱼类均分布在较深的水域, 具有相似的底栖生境, 在排序图上处于相近的分布区域, 因而两者呈现出生态位宽度虽小但重叠值高的结果; 龙头鱼(S01)与日本红娘鱼(S02), 两种鱼类生态位宽度较大但生态位重叠程度低, RDA排序图显示龙头鱼(S01)受底层温度影响较大, 日本红娘鱼(S02)分布在排序图右上方, 与环境因子相关度较低, 受环境因子影响较小, 两者生态位分化呈空间分布差异。

本研究对舟山群岛东侧海域主要鱼类的空间生态位进行了分析, 从而在一定程度上揭示了该海域主要鱼类的群落结构和种间竞争关系, 而生境状况时空尺度变化将会影响物种的生态习性, 若深入研究该海域的物种生态位, 尚需持续地跟踪调查, 增加环境因子尺度(溶解氧、悬浮物、pH值、叶绿素、浮游生物等), 扩大研究海域范围, 增加调查航次及采样站点, 结合时间生态位、营养生态位研究进行综合计测分析。

参考文献:

- [1] Hutchinson G E. Concluding remarks[J]. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 1957, 22: 415-427.
- [2] Chen Y R, Yin L K. Community composition and niche

- change characteristics of dominant species in the wind-breaking and sand-fixing forest, Xinjiang, China[J]. Journal of Plant Ecology, 2008, 32(5): 1126-1133. [陈艳瑞, 尹林克. 人工防风固沙林演替中群落组成和优势种群生态位变化特征[J]. 植物生态学报, 2008, 32(5): 1126-1133.]
- [3] Johnson R H. Determinate Evolution in the Color Pattern of the Lady-beetles[M]. Washington: Carnegie Institution of Washington, 1910.
- [4] MacArthur R. Species packing and competitive equilibrium for many species[J]. Theoretical Population Biology, 1970, 1(1): 1-11.
- [5] Whittaker R H, Levin S A, Root R B. Niche, habitat, and ecotope[J]. The American Naturalist, 1973, 107(955): 321-338.
- [6] Leibold M A. The niche concept revisited: Mechanistic models and community context[J]. Ecology, 1995, 76(5): 1371-1382.
- [7] Li J L, Zhang J T, Guo X Y. Study on niche of dominant species of subalpine scrubland and meadow community in Guandi Mountains[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalis Sinica, 2003, 23(12): 2081-2088. [李军玲, 张金屯, 郭逍宇. 关帝山亚高山灌丛草甸群落优势种群的生态位研究[J]. 西北植物学报, 2003, 23(12): 2081-2088.]
- [8] Jing G H, Cheng J M, Su J S, et al. Response of dominant population niche breadths and niche overlaps to various disturbance factors in typical steppe fenced grassland of China's Loess Plateau region[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2015, 24(9): 43-52. [井光花, 程积民, 苏纪帅, 等. 黄土区长期封育草地优势物种生态位宽度与生态位重叠对不同干扰的响应特征[J]. 草业学报, 2015, 24(9): 43-52.]
- [9] Wang G M, Zhou Q Q, Zhong W Q. Trophic niches of four species of common small mammals in Inner Mongolia grassland and their relationships[J]. Acta Ecologica Sinica, 1996, 16(1): 71-76. [王桂明, 周庆强, 钟文勤. 内蒙古典型草原4种常见小哺乳动物的营养生态位及相互关系[J]. 生态学报, 1996, 16(1): 71-76.]
- [10] Bao Y, Meng Y Y, Zhou W M, et al. Niche characteristics of *Pinus koraiensis* population of different forest types on Changbai Mountain[J]. Chinese Journal of Ecology, 2014, 33(3): 555-559. [包也, 孟莹莹, 周旺明, 等. 长白山地区不同林型红松种群生态位特征[J]. 生态学杂志, 2014, 33(3): 555-559.]
- [11] Wu D L, Zhang J T, Wang C Y, et al. Niche characteristic of dominant species in the national protected plant, *Glycine soja* Sieb. et Zucc. community[J]. Acta Agrestia Sinica, 2009, 17(2): 166-173. [吴东丽, 张金屯, 王春乙, 等. 野生大豆群落主要种群生态位特征研究[J]. 草地学报, 2009, 17(2): 166-173.]
- [12] Li R, Li S C, Tian R J. Structure and niche of spider community in vegetable field[J]. Acta Arachnologica Sinica, 2007, 16(2): 116-120. [李锐, 李生才, 田瑞钧. 菜田蜘蛛群落组成及生态位分析[J]. 蛛形学报, 2007, 16(2): 116-120.]
- [13] Han D Y, Xue Y, Ji Y P, et al. Trophic and spatial niche of five gobiid fishes in Jiaozhou Bay[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2013, 20(1): 148-156. [韩东燕, 薛莹, 纪毓鹏, 等. 胶州湾5种虾虎鱼类的营养和空间生态位[J]. 中国水产科学, 2013, 20(1): 148-156.]
- [14] 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. [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.]
- [15] Zhang M M, Wang Y X, Tian K, et al. Changes in the ecological niche and functional groups of macrozoobenthos before and after the planting of *Kandelia candel* in Yanpu Bay, Zhejiang[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2019, 26(5): 949-958. [张苗苗, 王咏雪, 田阔, 等. 沿浦湾秋茄种植前后大型底栖动物生态位和功能群变化[J]. 中国水产科学, 2019, 26(5): 949-958.]
- [16] Yu Z H, Jin X S, Li X S. Analysis of ecological niche for major fish species in the central and southern Yellow Sea[J]. Progress in Fishery Sciences, 2010, 31(6): 1-8. [于振海, 李显森. 黄海中南部主要鱼种的生态位分析[J]. 渔业科学进展, 2010, 31(6): 1-8.]
- [17] Li X S, Yu Z H, Sun S, et al. Ecological niche breadth and niche overlap of dominant species of fish assemblage in Yangtze River estuary and its adjacent waters[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2013, 24(8): 2353-2359. [李显森, 于振海, 孙珊, 等. 长江口及其毗邻海域鱼类群落优势种的生态位宽度与重叠[J]. 应用生态学报, 2013, 24(8): 2353-2359.]
- [18] Zhang L L, Jiang R J, Yin R, et al. Spatial niche and differentiation of major nekton species in Yueqing Bay, Zhejiang, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2019, 30(11): 3911-3920. [张琳琳, 蒋日进, 印瑞, 等. 乐清湾主要游泳动物空间生态位及其分化[J]. 应用生态学报, 2019, 30(11): 3911-3920.]
- [19] Ministry of Agriculture of the People's Republic of China. Technical Specification for Marine Fishery Resources Survey (SC/T 9403-2012)[M]. Beijing: China Standards Press, 2012. [中华人民共和国农业部. 海洋渔业资源调查规范(SC/T 9403-2012) [M]. 北京: 中国标准出版社, 2012.]
- [20] Pinkas L, Oliphant M S, Iverson I L K. Food habits of alba-

- core, bluefin tuna and bonito in California waters[R]. Fish Bulletin, 1970, 152: 1-105.]
- [21] Yu C G, Song H T, Yao G Z. Crab community structure in the East China Sea[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2005, 36(3): 213-220. [俞存根, 宋海棠, 姚光展. 东海蟹类群落结构特征的研究[J]. 海洋与湖沼, 2005, 36(3): 213-220.]
- [22] Hu C Y, Shui Y Y, Du X, et al. Niche and interspecific association of nekton in the south coastal waters of Cangnan, Zhejiang, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2015, 26(10): 3195-3201. [胡成业, 水玉跃, 杜肖, 等. 浙江苍南南部沿岸海域主要游泳动物生态位及种间联结性[J]. 应用生态学报, 2015, 26(10): 3195-3201.]
- [23] Wang Y Q, Wang J, Xue Y, et al. Width and overlap of spatial and temporal ecological niches for main fish species in the Yellow River estuary[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2019, 26(5): 938-948. [王雨群, 王晶, 薛莹, 等. 黄河口水域主要鱼种的时空生态位宽度和重叠[J]. 中国水产科学, 2019, 26(5): 938-948.]
- [24] Lloyd H. Improvements in or relating to fuel element end closure[J]. Journal of Environmental Health, 1967, 70(10): 40-46.
- [25] Shannon C E, Wiener W. The Mathematical Theory of Communication[M]. Chicago: The University of Illinois Press, 1963.
- [26] Pianka E R. The structure of lizard communities[J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1973, 4(1): 53-74.
- [27] Lepš J, Šmilauer P. Multivariate Analysis of Ecological Data Using CANOCO[M]. New York: Cambridge University Press, 2003.
- [28] Zheng J, Xie X, Yu C G, et al. Crab community structure and its relationship with environment factors in Pishan waters of the middle of Zhejiang Province[J]. Journal of Fisheries of China, 2018, 42(8): 1241-1253. [郑基, 谢旭, 俞存根, 等. 浙江中部披山海域蟹类群落结构特征及其与环境因子的关系[J]. 水产学报, 2018, 42(8): 1241-1253.]
- [29] Zhang J L, Ma K P. spaa: An R package for computing species association and niche overlap[C]//Proceedings of the Tenth National Symposium on the Conservation and Sustainable Use of Biodiversity in China, Harbin, 2014: 165-174. [张金龙, 马克平. 种间联结和生态位重叠的计算: spaa 程序包[C]//第十届全国生物多样性保护与持续利用研讨会, 哈尔滨, 2014: 165-174.]
- [30] Jin H W, Xue L J, Zhu Z J, et al. Feeding habits of *Apogon lineatus* in the East China Sea and southern Yellow Sea[J]. Marine Fisheries, 2012, 34(4): 361-370. [金海卫, 薛利建, 朱增军, 等. 东海和黄海南部细条天竺鲷的摄食习性[J]. 海洋渔业, 2012, 34(4): 361-370.]
- [31] Lin L S, Zheng Y J, Liu Y, et al. The ecological study of small-sized fish in the East China Sea I—the species composition and seasonal variation of small-sized fish[J]. Marine Sciences, 2006, 30(8): 58-63. [林龙山, 郑元甲, 刘勇, 等. 东海区小型鱼类生态研究 I—小型鱼类的种类组成及季节变化[J]. 海洋科学, 2006, 30(8): 58-63.]
- [32] Ni H E, Lu J H. Present utilization situation of main fishery resources in Zhoushan fishing ground[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2003, 14(4): 569-572. [倪海儿, 陆杰华. 舟山渔场主要渔业资源利用现状[J]. 应用生态学报, 2003, 14(4): 569-572.]
- [33] Soberón J, Peterson A T. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas[J]. Biodiversity Informatics, 2005, 2: 1-10.
- [34] Zhou Y D, Li S F. Atlas of Three Fields and One Protected Area of Major Economic Species in Zhejiang Province[M]. Beijing: Science Press, 2018. [周永东, 李圣法. 浙江区主要经济种类三场一通道及保护区图集[M]. 北京: 科学出版社, 2018.]
- [35] 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. [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.]
- [36] Lu Z H, Zhou Y D, Zhu W B, et al. Spatial niches analysis of dominant shrimp species in the coastal area of Zhejiang Province[J]. Acta Oceanologica Sinica, 2018, 40(2): 77-86. [卢占晖, 周永东, 朱文斌, 等. 浙江沿岸海域虾类优势种空间生态位分析[J]. 海洋学报, 2018, 40(2): 77-86.]
- [37] Hu Z Y, Bao Y X, Ge B M, et al. Macrobenthic community and niche analysis of creeks during autumn in diked tidal flat[J]. Acta Zoologica Sinica, 2006, 52(4): 800-809. [胡知渊, 鲍毅新, 葛宝明, 等. 围垦滩涂潮沟秋季大型底栖动物群落和生态位分析[J]. 动物学报, 2006, 52(4): 800-809.]
- [38] 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. [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.]
- [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] Xu K D, Jin H W, Lu Z H, et al. Preliminary study on feed-

- ing ecology of *Champsodon snyderi* in East China Sea region[J]. Marine Sciences, 2012, 36(7): 79-88. [徐开达, 金海卫, 卢占晖, 等. 东海区短鳄齿鱼摄食生态的初步研究[J]. 海洋科学, 2012, 36(7): 79-88.]
- [41] Ge B M, Bao Y X, Cheng H Y, et al. The trophic functional groups and trophic levels of the macrobenthic community at the east tidal flat of Lingkun Island[J]. Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(10): 4796-4804. [葛宝明, 鲍毅新, 程宏毅, 等. 灵昆岛东滩潮间带大型底栖动物功能群及营养等级构成[J]. 生态学报, 2008, 28(10): 4796-4804.]
- [42] Xie X, Yu C G, Cai H C, et al. The composition and distribution of fish assemblage in the shallow waters around Nanji Islands and its relationship with environmental factors[J]. Journal of Guangdong Ocean University, 2017, 37(4): 46-54. [谢旭, 俞存根, 蔡厚才, 等. 南麂列岛浅海区鱼种组成、分布与环境因子的关系[J]. 广东海洋大学学报, 2017, 37(4): 46-54.]
- [43] 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. [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.]
- [44] Lin X P, Zhu Z J, Li P F. Feeding habits of *Harpadon nehereus* in the East China Sea region[J]. Marine Fisheries, 2010, 32(3): 290-296. [林显鹏, 朱增军, 李鹏飞. 东海区龙头鱼摄食习性的研究[J]. 海洋渔业, 2010, 32(3): 290-296.]
- [45] Jiang R J, Xu H X, Jin H W, et al. Feeding habits of blue mackerel scad *Decapterus maruadsi* Temminck et Schlegel in the East China Sea[J]. Journal of Fisheries of China, 2012, 36(2): 216-227. [蒋日进, 徐汉祥, 金海卫, 等. 东海蓝圆鲹的摄食习性[J]. 水产学报, 2012, 36(2): 216-227.]
- [46] 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. [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.]
- [47] Liu H, Guo P J, Chen Z J, et al. Niche and interspecific association of main crustaceans in the nearshore waters of Zhou-shan[J]. Acta Oceanologica Sinica, 2019, 41(4): 83-93. [刘惠, 郭朋军, 陈洲杰, 等. 舟山近岸海域主要甲壳类的生态位及其与种间联结性[J]. 海洋学报, 2019, 41(4): 83-93.]
- [48] Zhang B, Tang Q S. Feeding habits of six species of eels in East China Sea and Yellow Sea[J]. Journal of Fisheries of China, 2003, 27(4): 307-314. [张波, 唐启升. 东、黄海六种鳗的食性[J]. 水产学报, 2003, 27(4): 307-314.]

The spatial niche and differentiation of major fish species in the waters east of the Zhoushan Islands in spring and autumn

LIU Kun, YU Cungen, ZHENG Ji, XU Yongjiu, YAN Wenchao, HAN Lei, LIU Hui, SUN Beibei, DAI Dongxu, YU Nanjing

College of Fishery, Zhejiang Ocean University, Zhoushan 316022, China

Abstract: Based on data from the fishery resources survey in the waters east of the Zhoushan Islands in April (spring) and October (autumn) in 2018, the index of relative importance was used to determine the importance of various fish species in the survey area. The niche breadth and overlap of major fish species were examined using the mean crowding, Shannon, and Pianka indices. Our results showed that there were 10 and 12 major fish species in spring and autumn, respectively. The niche breadth of major fish species in spring and autumn were 0.06–2.01 and 0.34–2.19, respectively, indicating differences between the two seasons. *Larimichthys polyactis* was the only wide-niche species ($B_i \geq 2.0$) in spring, whereas four were found in autumn: *Johnius grypotus*, *Miichthys miiuy*, *Larimichthys polyactis*, and *Amblychaeturichthys hexanema*. There were six medium-niche species ($2.0 > B_i \geq 1.0$) in both spring and autumn, whereas there were three narrow-niche species ($1.0 > B_i > 0$) in spring and two in autumn. The degree of niche overlap was unbalanced in the two seasons. There were 20 pairs of species with significant overlap in the spring niche, accounting for 44.44% of the total number of pairs, with a relatively high degree of overlap. Conversely, the major fish species overlap in autumn was low, with 16 pairs of species with significant overlap, accounting for only 24.24% of the total number of pairs. Redundancy analysis (RDA) showed that temperature and salinity were the factors directly affecting the distribution of the major fish species, though depth was also an important factor affecting the obvious niche differentiation of major fish species in spring and autumn.

Key words: the Zhoushan Islands; East China Sea; index of relative importance; mean crowding; niche breadth; niche overlap

Corresponding author: YU Cungen. E-mail: cgyu@zjou.edu.cn