

DOI: 10.12264/JFSC2025-0114

基于 HMSC 模型的广东近海鱼类环境适应性与种间关系分析

张峻溢^{1, 2}, 蔡研聪^{1, 3, 4}, 李佳俊^{1, 3, 4}, 许友伟^{1, 3, 4}, 孙铭帅^{1, 3, 4}, 陈作志^{1, 3, 4*},
张魁^{1, 3, 4*}

1. 中国水产科学研究院南海水产研究所, 广东 广州 510300;
2. 上海海洋大学水产与生命学院, 上海 201306;
3. 农业农村部南海渔业可持续利用重点实验室, 广东 广州 510300;
4. 广东省渔业生态与环境重点实验室, 广东 广州 510300

摘要: 海洋鱼类分布与环境因子之间的关系一直是海洋生态学领域的研究热点。群落层次模型(HMSC)是一种基于贝叶斯统计的多元分层广义线性混合效应模型, 可以分析环境、种间关系和系统发育对物种分布的影响。为探究广东近海鱼类的环境适应性和种间关系, 基于 2018、2019、2020 和 2022 年 4 个春季航次底拖网调查数据, 结合水深、表层盐度、底层温度等相关环境因子构建了 5 种 HMSC。研究结果表明, 包含随机效应的模型 1 表现最优, 对高营养级捕食者的拟合效果明显提升。水深是影响广东近海鱼类分布的关键因素, 能够解释鱼类分布的 62.1%; 底层温度和表层盐度的解释力较弱, 仅占 3.5%和 3.3%。鱼类种群之间关系大致可分为 2 组: 一组与其他鱼类多呈正相关, 另一组与其他鱼类多呈负相关。这些发现强调了水深和种间关系对广东近海鱼类分布具有重要影响, 为广东近海鱼类资源管理及物种多样性保护提供了理论依据。

关键词: 群落层次模型; 种间关系; 随机效应; 广东近海; 鱼类分布

中图分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2025)07-0949-11

物种分布研究在理解生物多样性维持机制以及生态响应过程中处于核心地位^[1], 同时也是预测生物在气候变化和人类活动影响下动态变化的重要基础。传统的物种分布模型(species distribution model, SDM)通过将物种数据与温度、盐度等环境变量相关联来构建预测模型, 在评估生境适宜性以及确定保护优先区域方面应用广泛^[2]。然而, SDM 一般以单个物种为研究对象, 忽略了群落中物种间竞争、互利共生等复杂的相互作用网络, 这可能会导致对生态位动态的错误判断^[3]。此外, SDM 对物种监测的精度要求极高, 但在实际观测时, 由于调查力度不够或者物种习性隐秘等原因

常常会出现实际存在但未监测到的情况, 致使模型参数估计出现偏差^[4]。这些不足限制了 SDM 在生态系统适应性管理中的应用。

联合物种分布模型(joint species distribution model, JSDM)借助整合群落层面的数据结构, 能够同时对非生物环境因子以及种间关联进行解析^[5]。物种群落层次模型(hierarchical modelling of species communities, HMSC)不仅可以量化环境梯度对物种分布的驱动作用, 还能利用潜在变量捕捉那些未被观测到的种间相互作用, 进而更为真实地展现群落构建机制^[6]。徐天姘等^[7]运用 HMSC 发现, 山东近海底层鱼类种群的分布除了受水温等环境

收稿日期: 2025-04-25; 修订日期: 2025-05-17.

基金项目: 国家重点研发计划项目(2024YFD2400400); 广东省基础与应用基础研究基金项目(2025A1515011979); 中国水产科学研究院南海水产研究所基本科研业务费专项资金项目(2025RC01).

作者简介: 张峻溢(2000–), 男, 硕士研究生, 研究方向为海洋鱼类生活和分布. E-mail: zjy20241029@163.com

通信作者: 张魁, 副研究员, 研究方向为渔业资源保护及利用. E-mail: zhangkui@scsfri.ac.cn; 陈作志, 研究员, 研究方向为渔业资源养护与利用. E-mail: chenzuozhi@scsfri.ac.cn

因子的影响外,还与种间的协同或竞争关系密切相关。这表明综合考虑环境适应性和生物间的相互作用,能够提高鱼类分布预测的可靠性。

本研究采用 4 个春季航次的广东近海底拖网调查数据,结合水深、底层温度、表层盐度等环境因子,构建了 5 种 HMSC。通过对这些模型的

拟合与预测性能进行对比挑选出最佳模型,以此分析广东近海鱼类对环境的响应以及物种间的关系,为深入理解物种分布奠定基础。本文聚焦于探究鱼类对环境变化的响应以及种间相关性,期为生物多样性保护提供依据,有效支撑海洋保护区规划以及渔业管理。

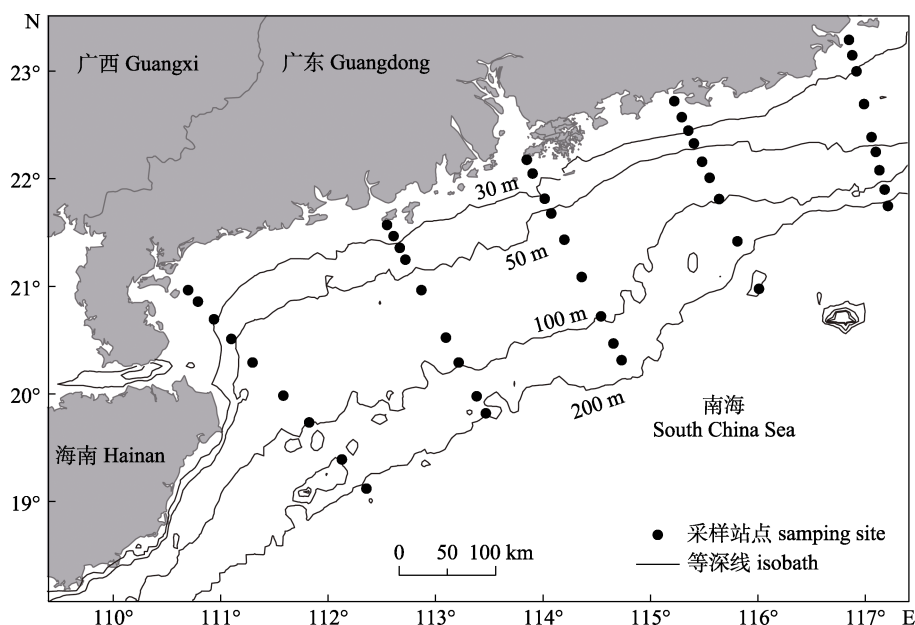


图 1 广东近海春季底拖网渔业调查站位

Fig. 1 Bottom trawl fishery survey stations in Guangdong offshore waters in spring

1 材料与方法

1.1 数据来源

本研究的生物数据源自 2018 年 4 月、2019 年 3—4 月、2020 年 3 月以及 2022 年 4 月,在广东近海开展的 4 次春季渔业资源底拖网调查,调查海域范围处于 $19^{\circ}10'N \sim 23^{\circ}30'N$ 、 $110^{\circ}60'E \sim 118^{\circ}30'E$ 之间。调查采用设定固定站位的方式进行渔业资源调查,每次调查均设有经纬度相同的 45 个站位(图 1),累计共调查 180 个站点。对于捕捞所得的渔获物逐一进行种类鉴定,并测量其体重以计算出每个站点的捕捞量。同时,依据拖网时长 1 h 和拖网速度 3 n mile/h 进行标准化处理,从而得出每个物种的单位网次渔获量,即标准化生物量 Y ,单位为 kg/h。研究选取了该海域 4 次调查中总生物量排名前 21 的鱼类进行分析。这 21 种鱼类的生物量占 4 次调查调查总生物量的 65%以

上,具有一定的代表性(表 1)。

环境数据的水深(BM)来自调查过程中实际的测量数据。底层温度(SBT)、表层盐度(SSS)数据来自哥白尼海事服务(Copernicus Marine Service)的全球海洋物理再分析(Global Ocean Physics Reanalysis) (https://data.marine.copernicus.eu/product/GLOBAL_MULTIYEAR_PHY_001_030/download),叶绿素浓度(CHL)来自哥白尼海事服务的全球海洋生物地球化学预测(Global Ocean Biogeochemistry Hindcast) (https://data.marine.copernicus.eu/product/GLOBAL_MULTIYEAR_BGC_001_029/download)。此外,本研究还运用克里金插值法,对相应调查点位的环境数据进行了估算。

1.2 HMSC 模型的构建

HMSC 属于一种基于贝叶斯框架的 JSMD,通过综合环境协变量、物种功能性状、系统发育关系以及时空结构数据来揭示群落构建的生态过

表 1 广东近海春季 21 种主要鱼类
Tab. 1 List of 21 main fish species in the coastal waters of Guangdong in spring

物种编号 species ID	物种 species	学名 scientific name	渔获率/(kg/h) catch rate
S1	带鱼	<i>Trichiurus japonicus</i>	4.63
S2	黄鳍马面鲀	<i>Thamnaconus hypargyreus</i>	7.76
S3	深水金线鱼	<i>Nemipterus bathybius</i>	5.17
S4	多齿蛇鲭	<i>Saurida tumbil</i>	1.70
S5	条尾绯鲤	<i>Upeneus bensasi</i>	1.96
S6	发光鲷	<i>Acropoma japonicum</i>	9.63
S7	二长棘犁齿鲷	<i>Eynn timer cardinalis</i>	2.61
S8	花斑蛇鲭	<i>Saurida undosquamis</i>	1.30
S9	竹筴鱼	<i>Trachurus japonicus</i>	1.58
S10	叉斑狗母鱼	<i>Synodus macrops</i>	2.03
S11	单棘豹鲂鲷	<i>Daicocus peterseni</i>	4.01
S12	颌圆鲈	<i>Decapterus lajang</i>	2.61
S13	弓背鳄齿鱼	<i>Champsodon atridorsalis</i>	1.04
S14	棕斑宽吻鲀	<i>Amblyrhynchotes rufopunctatus</i>	2.93
S15	蓝圆鲈	<i>Decapterus maruadsi</i>	0.82
S16	海鳗	<i>Muraenesox cinereus</i>	2.78
S17	短尾大眼鲷	<i>Priacanthus macracanthus</i>	0.69
S18	大头狗母鱼	<i>Trachiocephalus myops</i>	1.71
S19	棕腹刺鲀	<i>Gastrophysus spadiceus</i>	0.78
S20	黑鲷	<i>Lophomus setigerus</i>	0.97
S21	何氏鲷	<i>Raja hollandi</i>	1.80

程。HMSC 的核心原理基于分层建模框架下的广义线性混合模型,借助潜在变量捕捉物种之间尚未被观测到的协变关系,进而实现对多个物种关联的建模以及对环境响应的联合分析。在选择随机效应时 HMSC 将采样单元设定为随机效应,以 β 表示环境对物种分布的固定效应, Ω 表示物种间的随机效应,并使用有效样本量大小(effective

sample size, ess)和潜在比例缩减系数(potential scale reduction factor, psrf)判断马卡洛夫链收敛效果, ess 越大、psrf 越接近 1,表明马卡洛夫链收敛效果越好^[8]。运用 R^2 来评估模型的拟合和预测效果, R^2 的取值范围在 0 到 1 之间,当 R^2 越趋近于 1 时,表明该模型的拟合或预测性能越佳^[9]。在对模型的预测性能进行评估时,采用双重交叉验证的方法并重复 100 次,以此对模型的预测效果作出评价。

在物种数据处理中,对 Y 进行对数转化,将 $\ln(Y+1)$ 作为响应变量。选取 BM、SSS、SBT、CHL 作为环境因子的解释变量。在进行模型初步探索时,依据广泛信息准则(Widely Applicable Information Criterion, WAIC)选择的环境变量,其预测值的 R^2 未能达到预期效果。因此,本研究根据环境对生物的重要性筛选 3 个环境变量,避免模型过于复杂。考虑到环境因子与生物之间可能存在非线性关系,在模型中引入二次项并采用相同的方法筛选环境变量,即在非线性模型里依据环境变量二次项对生物的解释程度或重要性进行筛选。基于物种与环境之间的线性或非线性关系以及是否包含随机效应,构建了 5 个模型(表 2): 模型 1,物种与环境之间存在非线性关系和随机效应;模型 2,物种与环境之间存在线性关系和随机效应;模型 3,只存在随机效应;模型 4,物种与环境之间存在非线性关系;模型 5,物种与环境之间存在线性关系。最后,根据这 5 个模型拟合值和预测值的 R^2 ,选取最优模型进行结果分析。

表 2 广东近海春季主要鱼类分布的模型
Tab. 2 Models of the distribution of the main fish species in the coastal waters of Guangdong in spring

模型 model	物种与环境的关系 relationship between species and environment	是否存在随机效应 including random effect or not	环境变量 environment variable
模型 1 model 1	非线性 nonlinear	是 yes	水深+底层温度+表层盐度+水深 ² BM+SBT+SSS+BM ²
模型 2 model 2	线性 linear	是 yes	水深+底层温度+表层盐度 BM+SBT+SSS
模型 3 model 3	无 not	是 yes	1
模型 4 model 4	非线性 nonlinear	否 not	水深+底层温度+表层盐度+水深 ² BM+SBT+SSS+BM ²
模型 5 model 5	线性 linear	否 not	水深+底层温度+表层盐度 BM+SBT+SSS

2 结果与分析

2.1 马卡洛夫链的收敛性

5 个模型中, β 和 Ω 的 ess 值均较大,同时 psrf 的值都在 1 左右。这表明这 5 个模型的收敛性良

好(表 3)。其中,模型 3 的 β 的 ess 值最大,而模型 1 的 Ω 的 ess 值最小。通过对模型 1、模型 2 和模型 3 的 ess 和 psrf 的平均值进行比较后发现, β 参数的 ess 平均值明显高于参数 Ω 的相应值。

表 3 广东近海春季主要鱼类 5 个模型参数的比较

Tab. 3 Comparison of five model parameters of the main fish species in the coastal waters of Guangdong in spring

模型类型 model type	广泛信息准则 WAIC	固定效应 β 的有效 样本量的平均值 average of ess for β	固定效应 β 的潜在比例 缩减因子的平均值 average of psrf for β	随机效应 Ω 的有效 样本量的平均值 average of ess for Ω	随机效应 Ω 的潜在比例 缩减因子的平均值 average of psrf for Ω
模型 1 model 1	39.5237	3966.92	1.00269	2529.263	1.01189
模型 2 model 2	38.3708	4056.31	1.00176	3568.563	1.003207
模型 3 model 3	37.1851	4102.628	1.001753	3616.363	1.003848
模型 4 model 4	35.36112	4010.739	1.001441		
模型 5 model 5	35.04444	4048.573	1.001951		

依据环境对于物种响应的重要程度,筛选出关键环境变量,分别是 BM、SSS 和 SBT。在线性模型中是将这 3 个环境变量简单相加;在非线性模型里 BM 呈现出非线性关系,具体体现为引入了 BM 的二次项。从模型的表现来看,模型 1 的 WAIC 值是最高的,模型 4 和模型 5 的 WAIC 值最低。同时由于模型 4 和模型 5 不包含随机效应,所以不计算 Ω 的 ess 值以及 psrf 值。

2.2 模型的拟合和预测

依据 R^2 值对 5 个模型在拟合和预测方面的性能进行了比较(图 2)。结果表明,不同模型拟合和预测时的 R^2 值在不同物种上存在较大差异。从模型的拟合程度来看,包含随机效应的模型 1 和模型 2 表现较为出色。其中,模型 1 R^2 的平均值为 0.348,最小值是 0.061,最大值达到了 0.977;模型 2 R^2 的平均值为 0.312,最小值为 0.008,最大值为 0.973。模型 3 只包含了随机效应,其拟合程度处于一般水平, R^2 的平均值为 0.274,最小值是 0.037,最大值为 0.420。而不包含随机效应的模型 4 和模型 5,拟合程度相对最低。模型 4 R^2 的平均值为 0.186,最小值是 0.019,最大值为 0.324;模型 5 R^2 的平均值为 0.186,最小值是 0.031,最大值为 0.993。

从模型的预测性能角度分析,所有模型对物种进行预测时所得的 R^2 值均低于其各自的拟合值。在这些模型中,只包含随机效应的模型 3,其拟合的 R^2 值与预测的 R^2 值之间的差异最为显著 ($P<0.05$);而不包含随机效应的模型 4 和模型 5,二者在拟合和预测的 R^2 值上的差异最小。在包含随机效应的模型里,模型 1 的预测性能相对更优,其 R^2 的平均值达到了 0.123。模型 3、模型 4 和模

型 5 的 R^2 取值趋近于 0,表明模型的预测性能非常差。

除模型 3 外,其余 4 个模型针对不同物种的预测结果大体相同。从预测性能而言对 S10 叉斑狗母鱼(*Synodus macrops*)、S14 棕斑宽吻鲷(*Amblyrhynchotes rufopunctatus*)、S20 黑鲷(*Lophiomus setigerus*)、S3 深水金线鱼(*Nemipterus bathybius*)和 S5 条尾绯鲤(*Upeneus bensasi*)的预测效果最佳;而对 S1 带鱼(*Trichiurus japonicus*)、S16 海鳗(*Muraenesox cinereus*)、S6 发光鲷(*Acropoma japonicum*)的预测结果则最差。在模型拟合效果方面除模型 3 外,包含随机效应的模型对于不同物种的表现较为一致。模型 1 和模型 2 对 S3 深水金线鱼、S4 多齿蛇鲻(*Saurida tumbil*)、S5 条尾绯鲤和 S8 花斑蛇鲻(*Saurida undosquamis*)的拟合效果良好 $R^2>0.6$;而对 S1 带鱼、S15 蓝圆鲹(*Decapterus maruadsi*)、S16 海鳗、S19 棕腹刺鲷(*Gastrophysus spadiceus*)、S6 发光鲷、S7 二长棘鲷(*Evynnis cardinalis*)、S9 竹筴鱼(*Trachurus japonicus*)的拟合效果欠佳 $R^2<0.2$;其余 10 种鱼类的拟合效果处于中等水平 $0.2<R^2<0.6$ 。

2.3 物种与环境的关系

依据模型拟合与预测的 R^2 值选择模型 1 作为最优模型进而展开更深入的分析。通过对环境因子进行方差划分,呈现出不同环境因子针对不同物种的解释比例情况(图 3)。方差划分的结果显示,BM 是对物种产生影响的关键因素。在所有物种中,BM 的一次项和二次项所能够解释的方差,平均分别达到了 29.8%和 32.3%。相对而言,SSS 和 SBT 所能解释的方差最小,平均值仅为 3.3%和 3.5%。此外,随机效应在可解释方差中所占的比

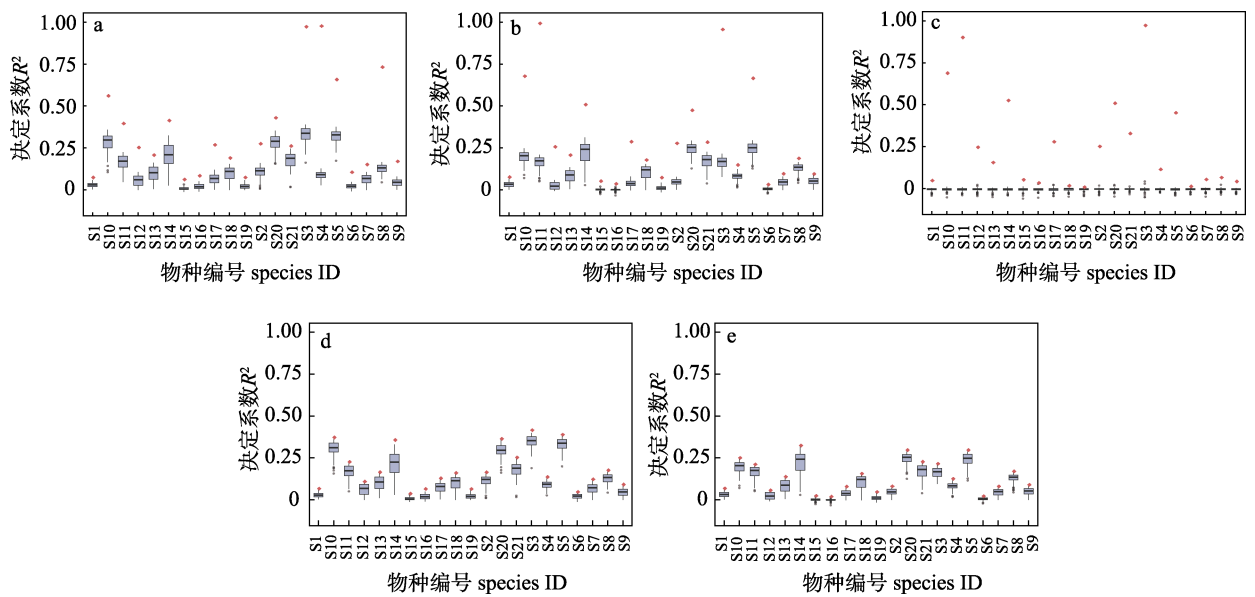


图 2 广东近海春季主要鱼类的 5 个 HMSC 模型的 R^2 比较
a. 模型 1; b. 模型 2; c. 模型 3; d. 模型 4; e. 模型 5. 箱线图表示使用交叉验证计算模型的预测性能 R^2 ; 红色表示模型拟合度的 R^2 . 横坐标物种编号对应鱼种见表 1.

Fig. 2 Comparison of R^2 of five HMSC models for main fish species in coastal waters of Guangdong in spring
a. Model 1; b. model 2; c. model 3; d. model 4; e. model 5. The boxplots represent R^2 , an indicator of predictive performance of the HMSC models from cross-validation; the points in red indicate the R^2 of the model fit.
Refer to Tab. 1 for fish species corresponding to the species ID in the horizontal axis.

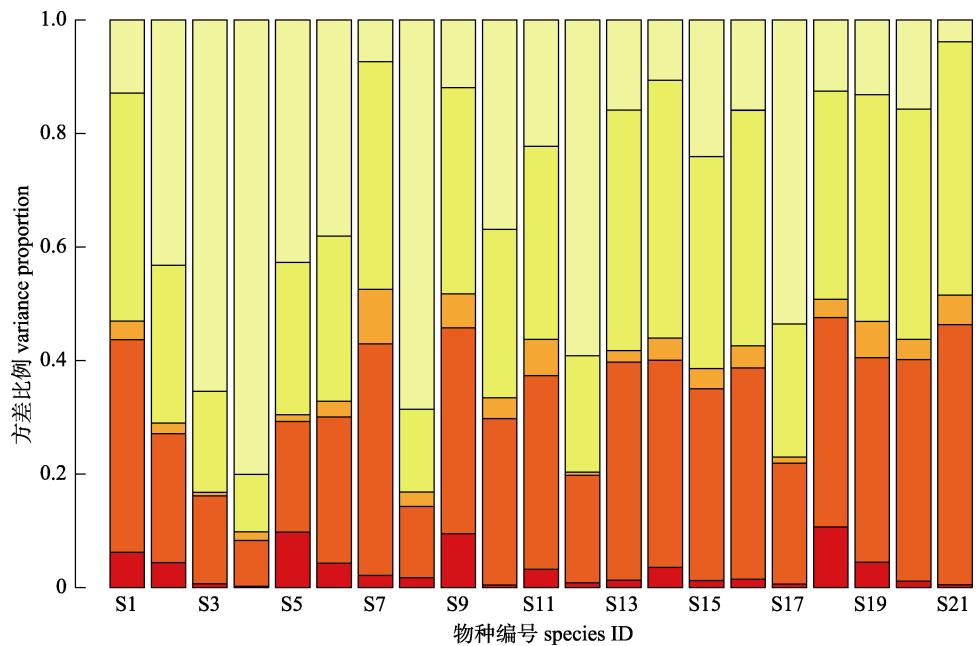


图 3 广东近海春季 21 种鱼类解释率的方差划分图

柱形图中, 自上而下, 浅黄色表示随机效应方差解释率; 黄色表示水深二次项方差解释率; 橙色表示底层温度方差解释率; 橘红色表示水深一次项方差解释率; 红色表示表层盐度方差解释率. 横坐标物种编号对应鱼种见表 1.

Fig. 3 Variance partitioning diagram of the explanatory rates of 21 fish species in the coastal waters of Guangdong in spring
For colors (top to bottom) in the barplot, light yellow represents the variance explained rate of random effects; yellow represents the variance explained rate of the quadratic term of water depth; orange represents the variance explained rate of bottom temperature; orange-red represents the variance explained rate of the linear term of water depth; and red represents the variance explained rate of surface salinity. Refer to Tab. 1 for fish species corresponding to the species ID in the horizontal axis.

例较大平均值为 31.1%。值得注意的是, 对于一些特定的物种 S3 深水金线鱼、S4 多齿蛇鲭、S8 花斑蛇鲭、S12 颌圆鲂(*Decapterus lajang*), 以及 S17 短尾大眼鲷(*Priacanthus macracanthus*), 随机效应在解释方差中所占的比例超过了 50%。

借助相关性热图来呈现环境对生物的影响情况(图 4)。研究结果表明, BM 的二次项与大多数物种呈现负相关关系, 包括 S2 黄鳍马面鲀(*Thamnaconus hypargyreus*)、S3 深水金线鱼、S4 多齿蛇鲭、S5 条尾绯鲤、S6 发光鲷、S8 花斑蛇鲭、S10 叉斑狗母鱼、S11 单棘豹鲂鲷、S12 颌圆鲂、S13 弓背鳄齿鱼(*Champsodon atridorsalis*)、S16 海鲡、S17 短尾大眼鲷、S19 棕腹刺鲀、S20 黑鲅, 但是与 S7 二长棘犁齿鲷和 S14 棕斑宽吻鲀却是呈正相关关系。除此之外, BM 的一次项

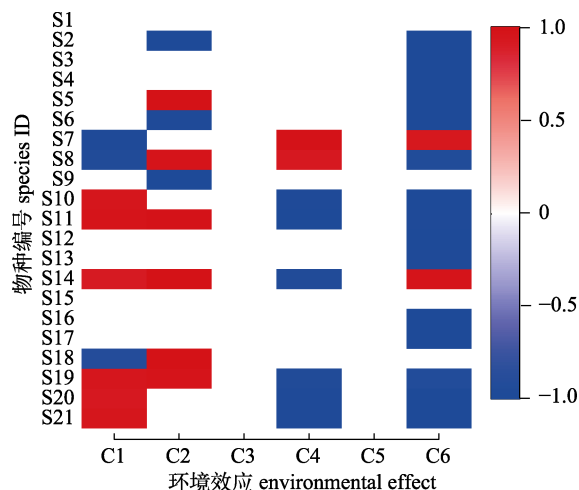


图 4 广东近海春季 21 种鱼类对环境因子响应的显著性
C1: 截距; C2: 表层盐度的回归系数; C3: 水深的回归系数;
C4: 底层温度的回归系数; C5 和 C6: 水深的一次项和二次项对应的参数 β 。图例中, 红色表示物种与环境之间呈正相关, 蓝色表示物种与环境之间呈负相关, 相关性越强颜色越深。横坐标物种编号对应鱼种见表 1。

Fig. 4 Significance of the responses of 21 fish species to environmental factors in the coastal waters of Guangdong in spring
C1: the intercept; C2: the regression coefficient for surface salinity; C3: the regression coefficient for water depth; C4: the regression coefficient for bottom temperature; C5 and C6: the parameters β corresponding to the linear and quadratic terms of water depth, respectively. For the legend, red indicates a positive correlation between the species and environment factors, while blue indicates a negative correlation. The intensity of the color deepens with the strength of the correlation. Refer to Tab. 1 for fish species corresponding to the species ID in the horizontal axis.

(C3、C5)与所有物种之间没有相关性。这一情况表明大部分物种和 BM 之间存在着非线性的关系。

研究发现, SSS (C2)与部分鱼类呈现出相关性。与 S5 二长棘犁齿鲷、S8 花斑蛇鲭、S11 单棘豹鲂鲷、S14 棕斑宽吻鲀、S18 大头狗母鱼和 S19 棕腹刺鲀呈正相关关系, 而与 S2 黄鳍马面鲀、S6 发光鲷和 S9 竹筴鱼则呈负相关关系。SBT (C4)与 S7 二长棘犁齿鲷和 S8 花斑蛇鲭呈正相关关系, 而与 S10 叉斑狗母鱼、S11 单棘豹鲂鲷、S14 棕斑宽吻鲀、S19 棕腹刺鲀、S20 黑鲅和 S21 何氏鲷则呈负相关关系。

2.4 物种之间的关系

本研究通过对物种与物种之间的参数 Ω 进行分析, 探究了在去除环境和随机效应后种间的相关性情况(图 5)。结果表明, 广州近海的鱼类大体可分为 2 组。其中一组包含 S2 黄鳍马面鲀、S3 深水金线鱼、S5 条尾绯鲤、S10 叉斑狗母鱼、S12 颌圆鲂、S13 弓背鳄齿鱼、S17 短尾大眼鲷和 S20 黑鲅, 这一组的鱼类主要与其他物种呈现出正相关关系。另一组则是 S6 发光鲷、S11 单棘豹鲂鲷(*Daicocus peterseni*)、S14 棕斑宽吻鲀, 这一组的鱼类主要与其他物种呈现出负相关关系。

3 讨论

3.1 模型的准确性比较

研究结果显示, 含有随机效应的模型在拟合效果上, 明显优于没有随机效应的模型。随机效应的引入能够发现那些尚未被观测到的隐藏变量的结果, 进而提升模型的拟合能力^[10]。但是交叉验证过程中隐变量无法准确估计^[11]。因此, 不包含随机效应的模型 4 和模型 5 的预测和拟合 R^2 值接近。值得注意的是, 所有模型的预测性能普遍低于其拟合性能。尤其是仅包含随机效应的模型 3, 其预测效果最差。这一情况表明, 单纯依靠随机效应的模型无法预测物种的分布^[7]。相比之下, 将随机效应与环境因子相结合的模型 1 在预测方面表现稍好。

包含随机效应的模型在拟合效果上所提升, 这一结果与袁慧等^[12]的研究结果相同。加入随机效应后较高营养级的捕食者拟合效果提升明显。S4

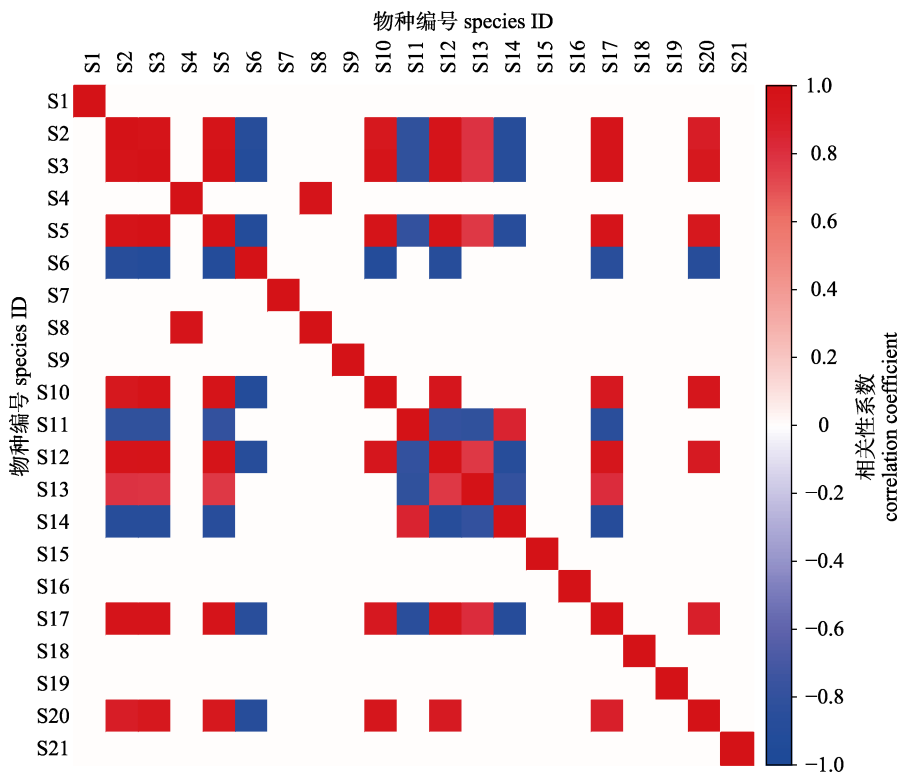


图 5 广东近海春季 21 种主要鱼类的种间关系
横、纵坐标均为物种编号, 其对应鱼种见表 1.

Fig. 5 Interspecies relationships among the 21 main fish species in the offshore waters of Guangdong during spring
Both the horizontal and vertical axes represent species ID, and refer to Tab. 1 for corresponding fish species.

多齿蛇鲭和 S8 花斑蛇鲭接近顶级捕食者的营养级^[13], 加入随机效应后, 模型拟合效果提升明显。而 S6 发光鲷、S7 二长棘犁齿鲷和 S9 竹筴鱼这些营养级相对较低^[14-15], 在加入随机效应后, 模型拟合效果提升并不明显。在生态系统中处于较高营养级的捕食者往往呈现分散分布格局, 这可能与被捕食者的分布或非生物的影响有关。本研究构建的模型虽未直接纳入上述变量, 但可以通过随机效应对其潜在影响进行捕获与分析, 提升模型对高营养级捕食者解释效力。综合上述结果可以看出, 加入随机效应能够增强模型的拟合效果, 特别是对于较高营养级的捕食者。

3.2 环境与种间关系的影响

研究发现在 HMSC 所涉及的环境因子里 BM 是关键因素, 对广东近海鱼类的分布有着重要影响, 这一结论已研究中得到证实^[16]。BM 的二次项与 14 种鱼类之间呈现出明显的负相关关系。其中, S21 何氏鲯(*Raja hollandi*)受水深的影响尤为

突出, 水深因素大约可解释其分布情况中 90% 的方差。这一现象表明, 鱼类在选择栖息地时, 普遍存在着非线性的选择模式^[17]。水深的变化往往会引发一系列连锁反应。首先它会导致水温发生变化, 而水温对南海鱼类的生长起着重要作用。在南海海域不同深度的水域水温存在差异, 一般来说, 随着水深的增加水温会逐渐降低。适宜的水温有助于促进鱼类的新陈代谢, 加快其生长速度^[18]。其次, 水深的变化还可能引起盐度的改变, 进而间接影响南海鱼类的生长^[19]。盐度的变化对鱼类的渗透压调节等生理功能有着重要影响, 适宜的盐度范围是鱼类生长和生存的关键^[20]。此外, 水深的变化还会对饵料生物的分布产生影响, 从而间接影响鱼类的生长。在南海的不同水深海域中, 饵料生物的种类和数量存在差异^[21], 而这些饵料生物的分布状况在一定程度上受到水深的影响。

SBT 和 SSS 对鱼类分布的解释能力较弱, 解释率合计仅为 6.8%, 这一结果可能受到调查时间

的影响。在海南东部外海海域春季时水深对优势鱼类深水金线鱼和黄鳍马面鲷的鱼群分布有着显著作用,而盐度仅在秋季对这些鱼类的分布影响显著^[22]。同时,大部分鱼类受温度的影响相对较小,这种现象或许与其繁殖习性相关。深水金线鱼虽然产卵期较长,但夏季是主要的产卵季节^[23],所以可能在春季受温度影响较小。

S3 深水金线鱼、S4 多齿蛇鲭、S8 花斑蛇鲭和 S12 颌圆鲈的随机效应解释比例较高。这一情况表明这些鱼类的分布和生存,除了受水深、底层温度和表层盐度的影响外,可能还受到其他潜在因素的作用。这些潜在因素可能包括尚未被纳入研究的环境变量或是与其他物种之间存在的相关性,也有可能是受到一些目前无法测量或观察到的条件的影响。带鱼在春季除了水深之外,溶解氧对其分布也有着较大影响^[24]。然而受到环境数据获取方面的限制,目前能够收集到的环境数据较为有限。这就导致对于部分鱼类现有数据所能解释其分布和生存情况的比例相对较小。因此在未来的研究中,探索如何提高潜在因子数据的获取能力或者对这些数据进行量化分析,将有助于更全面地理解鱼类的生态特征,从而有效提高对生物分布和生存情况的解释比例。

海洋生态系统犹如一个错综复杂的网络,其中物种彼此互动、相互依存^[25]。深入研究海洋物种间的相关性,有助于我们更透彻地理解生态系统的结构与功能^[7]。海洋物种种群之间的关系,主要受捕食竞争等生态关系以及环境选择的双重驱动^[26]。通过运用最佳的 HMSC 对物种间的相关性展开分析,发现 S2 黄鳍马面鲷、S3 深水金线鱼、S5 条尾绯鲤、S10 叉斑狗母鱼、S12 颌圆鲈、S13 弓背鰐齿鱼、S17 短尾大眼鲷、S20 黑鲷形成了正相关集群。从它们生活的水层和体型上看大部分属于底层或近底层小型鱼类^[27]。空间分布上的相似以及体型的相近,很可能是导致这几种鱼类种间呈现显著正相关的原因。S6 发光鲷、S11 单棘豹鲂鲷和 S14 棕斑宽吻鲷与其他鱼类主要呈现负相关关系,这或许与其在食物网中所处的生态位等级有关。发光鲷体型较小,主要以浮游动物

为食^[28],在食物网中扮演着能量中转的角色被大多数鱼类捕食。而棕斑宽吻鲷属于中小型底层肉食性鱼类,主要以其他小型鱼类为食营养级较高。当前,针对南海鱼类之间相互作用的研究相对较少,物种之间相互影响的具体机制尚不明确,这无疑是后续研究的重要方向和值得深入探索的领域。

3.3 不足与展望

本研究借助 HMSC,对广东近海春季 21 种鱼类与环境以及种间的相关性展开了探究。然而在调查过程中存在诸多不可控因素对研究造成了限制,如采样站点的设置、鱼类自身的行为习性^[29]和其他渔船活动等。同时,调查时未充分考虑鱼类可捕性的变化,获取的鱼类数据也不够完善^[30],这些因素都在一定程度上影响了模型的拟合、预测效果,以及最终的结果分析。通过引入物种体大小和食性性状数据可以有效提升稀有物种模型精度^[31]。同时,对于 S20 黑鲷、S21 何氏鲷等底栖物种而言,海底底质类型也可能对其分布产生重要影响^[32],而模型缺少这一关键的生境特征参数会低估环境筛选机制在这些鱼类分布过程中的作用。

参考文献:

- [1] Dong Y W, Bao M H, Cheng J, et al. Advances of marine biogeography in China: Species distribution model and its applications[J]. Biodiversity Science, 2024, 32(5): 142-172. [董云伟, 鲍梦幻, 程娇, 等. 中国海洋生物地理学研究进展和热点: 物种分布模型及其应用[J]. 生物多样性, 2024, 32(5): 142-172.]
- [2] Kéry M, Schmidt B R. Imperfect detection and its consequences for monitoring for conservation[J]. Community Ecology, 2008, 9(2): 207-216.
- [3] Xu Z L, Peng H H, Peng S Z. The development and evaluation of species distribution models[J]. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(2): 557-567. [许仲林, 彭焕华, 彭守璋. 物种分布模型的发展及评价方法[J]. 生态学报, 2015, 35(2): 557-567.]
- [4] Monk J. How long should we ignore imperfect detection of species in the marine environment when modelling their distribution?[J]. Fish and Fisheries, 2014, 15(2): 352-358.
- [5] Tikhonov G, Duan L, Abrego N, et al. Computationally efficient joint species distribution modeling of big spatial

- data[J]. Ecology, 2020, 101(2): e02929.
- [6] Zhang C L, Chen Y, Xu B D, et al. Comparing the prediction of joint species distribution models with respect to characteristics of sampling data[J]. Ecography, 2018, 41(11): 1876-1887.
- [7] Xu T H, Zhang C L, Xue Y, et al. Environmental adaptability and interspecific relationships of demersal fishes in the coastal waters of Shandong in summer explored by HMSC models[J]. Haiyang Xuebao, 2023, 45(8): 86-95. [徐天姮, 张崇良, 薛莹, 等. 基于 HMSC 模型分析山东近海夏季底层鱼类的环境适应性与种间关系[J]. 海洋学报, 2023, 45(8): 86-95.]
- [8] Tikhonov G, Opedal Ø H, Abrego N, et al. Hmsc 3.0: getting started with Hmsc: high-dimensional multivariate models[R]. [S.l: s.n.]: 2019, 1-26.
- [9] Xu B D, Zhang C L, Xue Y, et al. Optimization of sampling effort for a fishery-independent survey with multiple goals[J]. Environmental Monitoring and Assessment, 2015, 187(5): 252.
- [10] Freeman B G, Scholer M N, Boehm M M A, et al. Adaptation and latitudinal gradients in species interactions: Nest predation in birds[J]. The American Naturalist, 2020, 196(6): 160-166.
- [11] Fan Y D. A summary of cross-validation in model selection[D]. Taiyuan: Shanxi University, 2013. [范永东. 模型选择中的交叉验证方法综述[D]. 太原: 山西大学, 2013.]
- [12] Yuan H, Du C Q, Zhao X T, et al. A crown ratio model for *Cunninghamia lanceolata* plantations based on mixed effect in Hubei[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2021, 37(4): 31-37. [袁慧, 杜超群, 赵小涛, 等. 基于混合效应的湖北杉木冠长率模型[J]. 中国农学通报, 2021, 37(4): 31-37.]
- [13] Huang L L, Yang Y H, Wang C G, et al. Ecological niches of three dominant fish species in south-central waters of Beibu Gulf[J]. Journal of Southern Agriculture, 2023, 54(9): 2499-2511. [黄亮亮, 杨伊恒, 王才广, 等. 北部湾中南部海域 3 种优势鱼类生态位研究[J]. 南方农业学报, 2023, 54(9): 2499-2511.]
- [14] Zhang Y M, Dai C T, Yan Y R, et al. Feeding habits and trophic level of crimson sea bream, (*Parargyrops edita* Tanaka) in the Beibu Gulf[J]. Journal of Fisheries of China, 2014, 38(2): 265-273. [张宇美, 代春桃, 颜云榕, 等. 北部湾二长棘犁齿鲷摄食习性和营养级[J]. 水产学报, 2014, 38(2): 265-273.]
- [15] Jin H W, Xue L J, Zhu Z J, et al. On the feeding habits of *Acropoma japonicum* in the East China Sea and southern Yellow Sea[J]. Marine Fisheries, 2013, 35(4): 405-414. [金海卫, 薛利建, 朱增军, 等. 东海和黄海南部发光鲷的摄食习性[J]. 海洋渔业, 2013, 35(4): 405-414.]
- [16] Zhang J Y, Li J J, Cai Y C, et al. Simulating habitat suitability changes of threadfin porgy (*Evynnis cardinalis*) in the northern South China Sea using ensemble models under medium-to-long-term future climate scenarios[J]. Biology, 2025, 14(3): 236.
- [17] Wilson K L, Allen M S, Ahrens R N M, et al. Nonlinear and density-dependent fish habitat selection across physiochemical gradients in an invasive macrophyte habitat[J]. Environmental Biology of Fishes, 2015, 98(6): 1525-1539.
- [18] Fan J T, Huang Z R, Xu Y W, et al. Analysis of *Priacanthus macracanthus* fishing grounds in the northern South China Sea based on sea surface temperature and depth[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2019, 26(1): 26-33. [范江涛, 黄梓荣, 许友伟, 等. 基于海表温和水深的南海北部短尾大眼鲷渔场分析[J]. 中国水产科学, 2019, 26(1): 26-33.]
- [19] Wang W. The relationship between temporal and spatial distribution of Carangidae in the northern China south sea and ocean environmental factors[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2023. [王薇. 南海北部鲹科鱼类的时空分布与海洋环境因子之间的关系[D]. 上海: 上海海洋大学, 2023.]
- [20] Wang X H, Qiu Y S, Du F Y. Fisheries biology of *Nemipterus bathybius* and its optimum catchable size in northern South China Sea[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2005, 16(12): 2428-2434. [王雪辉, 邱永松, 杜飞雁. 南海北部深水金线鱼生物学及最适开捕体长[J]. 应用生态学报, 2005, 16(12): 2428-2434.]
- [21] Zhang Y P, Chen P M, Liang X Y. Relationship between food and food habits for main fish species in the transitional waters around coral reefs in the South China Sea[J]. Periodical of Ocean University of China, 2006, 36(4): 635-638. [张月平, 陈丕茂, 梁小芸. 南海珊瑚礁周围过渡性水域主要鱼类食性与食物的关系[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2006, 36(4): 635-638.]
- [22] Lu L Y, Zeng J W, Lin K, et al. Environmental influences on seasonal variations of fish community structure in off-sea of eastern Hainan, northern South China Sea[J]. Journal of Guangdong Ocean University, 2021, 41(3): 28-35. [陆丽仪, 曾嘉维, 林坤, 等. 海南东部外海海域鱼类群落结构季节变动及其影响因素[J]. 广东海洋大学学报, 2021, 41(3): 28-35.]
- [23] Chen G B, Li Y Z, Chen P M. Spawning ground of *Nemipterus bathybius* in northern continental shelf waters of South China Sea[J]. Journal of Zhanjiang Ocean University, 2002, 22(6): 20-25. [陈国宝, 李永振, 陈丕茂. 南海北部陆

- 架区海域深水金线鱼的产卵场[J]. 湛江海洋大学学报, 2002, 22(6): 20-25.]
- [24] Zhang J Y, Li J J, Zhang K, et al. Spatial and temporal distribution of habitat pattern of *Trichiurus japonicus* in the northern South China Sea under future climate scenarios[J]. Fishes, 2024, 9(12): 488.
- [25] Sun J, Cai L Z, Chen J F, et al. Progress on marine biological studies in China over the past 70 years[J]. Haiyang Xuebao, 2019, 41(10): 81-98. [孙军, 蔡立哲, 陈建芳, 等. 中国海洋生物研究 70 年[J]. 海洋学报, 2019, 41(10): 81-98.]
- [26] Xiong P L, Cai Y C, Jiang P W, et al. Impact of climate change on the distribution of *Trachurus japonicus* in the Northern South China Sea[J]. Ecological Indicators, 2024, 160: 111758.
- [27] Liu Z K, Xu Y W, Cai Y C, et al. Length-based assessment of *Nemipterus bathybius* in northern South China Sea[J]. South China Fisheries Science, 2024, 20(4): 24-33. [刘子凯, 许友伟, 蔡研聪, 等. 基于长度数据的南海北部深水金线鱼资源评估[J]. 南方水产科学, 2024, 20(4): 24-33.]
- [28] Jin H W, Xue L J, Zhu Z J, et al. On the feeding habits of *Acropoma japonicum* in the East China Sea and southern Yellow Sea[J]. Marine Fisheries, 2013, 35(4): 405-414. [金海卫, 薛利建, 朱增军, 等. 东海和黄海南部发光鲷的摄食习性[J]. 海洋渔业, 2013, 35(4): 405-414.]
- [29] Chen Y N, Guo Y J, Li M H, et al. Decadal population depletion, size class reduction, and range contraction of the giant yellow croaker in China: Implications for conservation and management[J]. Ocean & Coastal Management, 2025, 265: 107659.
- [30] Zhang C L, Chen Y, Xu B D, et al. Evaluating the influence of spatially varying catchability on multispecies distribution modelling[J]. ICES Journal of Marine Science, 2020, 77(5): 1841-1853.
- [31] Loiseau N, Mouillot D, Velez L, et al. Inferring the extinction risk of marine fish to inform global conservation priorities[J]. PLoS Biology, 2024, 22(8): e3002773.
- [32] Durden J M, Bett B J, Ruhl H A. Subtle variation in abyssal terrain induces significant change in benthic megafaunal abundance, diversity, and community structure[J]. Progress in Oceanography, 2020, 186: 102395.

Analysis of environmental adaptability and interspecific relationships of fish species in Guangdong coastal waters based on HMSC model

ZHANG Junyi^{1,2}, CAI Yancong^{1,3,4}, LI Jiajun^{1,3,4}, XU Youwei^{1,3,4}, SUN Mingshuai^{1,3,4}, CHEN Zuozhi^{1,3,4*}, ZHANG Kui^{1,3,4*}

1. South China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Guangzhou 510300, China;
2. College of Fisheries and Life Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
3. Key Laboratory for Sustainable Utilization of Open-sea Fishery, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Guangzhou 510300, China;
4. Guangdong Provincial Key Laboratory of Fishery Ecology and Environment, Guangzhou 510300, China

Abstract: The relationships between the distribution of marine fish and environmental factors have long been a focal point in marine ecology research. The hierarchical multispecies community model (HMSC), a multivariate hierarchical generalized linear mixed-effects model grounded in Bayesian statistics, enables simultaneous analysis of how environmental conditions, interspecific relationships, and phylogeny influence species distribution patterns. To investigate the environmental adaptability of fish species and their interspecific interactions in the coastal waters of Guangdong, we constructed five HMSC models. These models were developed using fisheries independent data from bottom trawl surveys conducted during four spring cruises in 2018, 2019, 2020, and 2022, and related environmental data on water depth, surface salinity, and surface temperature. The research results showed models with random effects fit the data better than those without random effects. The introduction of random effects enables the models to detect hidden variables that have not been observed yet, thereby improving the models' ability to fit complex ecological relationships. However, during the cross-validation process, these

hidden variables could not be accurately estimated. As a result, the predicted R^2 values of models without random effects were close to those of models with random effects. In particular, when random effects were added to the models related to predators at higher trophic levels, the model fit improved considerably. This indicates that interspecific relationships have a remarkable effect on the distribution of predators. Water depth is a crucial factor affecting the distribution of fish in the coastal waters of Guangdong, accounting for 62.1% of the variance in fish distribution. Moreover, most fish species exhibited nonlinear relationships with water depth. Changes in water depth often triggered a series of chain reactions in related factors such as temperature and salinity. The explanatory powers of surface temperature and surface salinity were relatively weak, accounting for only 3.5% and 3.3% of the variance, respectively. This might be due to the limitation of the survey time, as the environmental impacts on fish vary across different seasons. The random effects of some fish species had a relatively high explanatory rate. This suggests that, in addition to being influenced by water depth, surface temperature, and surface salinity, the distribution and survival of these fish species might also be affected by other potential factors. The relationships among fish populations could be broadly classified into two distinct groups. The first group of fish species predominantly exhibited positive correlations with other species. These fish were mostly small in size and inhabited the bottom or near-bottom layers of the water column. Their similar spatial distributions and comparable body sizes likely contributed to the significant positive associations observed among them. This suggests that shared ecological niches and habitat preferences play a crucial role in fostering co-occurrence patterns within this group. In contrast, the second group of fish species showed predominantly negative correlations with others. This phenomenon was likely linked to their positions in the food chains. Some species within this group occupied lower trophic levels, making them prey for a wide range of other fish, while others were higher-level predators. Such trophic interactions, whether as prey or predator, created competitive or predatory relationships that lead to negative correlations in their distributions. These findings underscore the inadequacy of relying solely on individual environmental factors to explain fish distribution patterns. Instead, both water depth and interspecific relationships emerge as key determinants of fish distribution in the coastal waters of Guangdong. Water depth influences various environmental conditions, while interspecific interactions shape the co-existence and distribution of species. Overall, the results of this study provide essential theoretical insights and empirical data that can inform the sustainable management of fish resources and the conservation of marine ecosystems in the coastal waters of Guangdong.

Key words: hierarchical multispecies community model; interspecific relationships; random effects; Guangdong coastal waters; fish distribution

Corresponding author: ZHANG Kui. E-mail: zhangkui@scsfri.ac.cn; CHEN Zuozhi. E-mail: chenzuozhi@scsfri.ac.cn