

DOI: 10.12264/JFSC2022-0180

长江口及邻近海域春、夏季浮游动物优势种时空生态位分析

杨杰青¹, 陈朗^{1, 2}, 杨阳阳^{1, 3}, 周进¹, 史贊榮¹, 高倩¹, 尹艳娥¹

1. 中国水产科学研究院东海水产研究所, 农业农村部东海渔业资源开发利用重点实验室, 上海 200090;

2. 上海海洋大学水产与生命学院, 上海 201306;

3. 上海海洋大学海洋生态与环境学院, 上海 201306

摘要: 为探究长江口及邻近海域春、夏季浮游动物优势种时空生态位, 利用 2016—2018 年春季(5 月)和夏季(8 月)长江口及邻近海域浮游动物及环境调查数据, 分析了该海域浮游动物优势种时空生态位特征, 并基于冗余分析(RDA)对优势种与环境因子之间的关系进行分析。结果表明, 春季优势种以近岸低盐种占绝对优势, 夏季优势种以近岸低盐种和暖水种共存, 夏季优势种数目高于春季, 春季第一优势种虫肢歪水蚤(*Tortanus vermiculus*)优势度和平均拥挤度均高于夏季。在时间和空间生态位上, 真刺唇角水蚤(*Labidocera euchaeta*)、虫肢歪水蚤、长额刺糠虾(*Acanthomysis longirostris*)和球型侧腕水母(*Pleurobrachia globosa*)均为广生态位种, 而中华哲水蚤(*Sinocalanus sinensis*)为窄生态位种。相似生态位种为了实现共存, 在时间或空间上发生生态位的分化。空间生态位重叠指数高的种对多具有捕食与被捕食关系。时间生态位上高等级重叠种对关系占比(50.0%)远高于空间生态位高等级重叠种对关系(18.2%)。物种环境排序图通过展示优势种分布与环境因子之间的关系, 揭示了优势种在生境中的生态位分化现象。本研究探明的浮游动物优势种的时空生态位分布特征可为研究其种间共存关系、环境适应性及水质环境变动提供依据。

关键词: 浮游动物; 春季; 夏季; 长江口; 优势种; 生态位

中图分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2022)11-1625-11

生态位理论是群落生态学研究的重要内容, 其包括时间生态位、空间生态位和营养生态位等, 被广泛应用于评价种群关系、种群进化、物种与环境之间的关系、群落结构及功能等方面^[1-3]。一般在资源有限的环境中, 物种之间为了实现共存, 通常发生时间或空间生态位的分化^[4-5], 以减少种间竞争, 而相似生态位的物种共存时, 其分布主要受非生物环境因素制约, 这在河口鱼类的共存上已得到证实^[6-8]。河口作为河流至海洋之间的过渡水域, 时常伴随着冲淡水、海流和潮汐的影响, 其生境变动复杂^[9], 河口浮游动物对环境的变化非常敏感, 其空间分布格局能够反映出环境

因子的梯度变化^[10], 因此理清河口区域浮游动物之间的生态位关系, 对于探究水质、环境变动等具有重要意义。

目前, 国内海洋生物群落生态位研究已在游泳动物、大型底栖生物和浮游动物方面得到开展^[11-13]。浮游动物方面, 如梁森等^[14]研究表明曹妃甸近岸海域广生态位种类之间生态位重叠较高, 环境因子制约着优势种生态位分化; 侯朝伟等^[15]研究表明烟台近海生态位重叠指数与物种分布的环境位点相关, 不同季节影响优势种生态位分化的环境因子不同; 徐晓群等^[16]研究表明三门湾海域捕食-被捕食关系物种生态位重叠值高, 空间生态位与

收稿日期: 2022-05-05; 修订日期: 2022-06-24.

基金项目: 国家重点基础研究发展计划项目(2010CB429005); 中国水产科学研究院东海渔业水域生态环境监测与修复创新团队项目(2020TD14).

作者简介: 杨杰青(1990-), 男, 助理研究员, 研究方向为渔业生态学与环境保护. E-mail: 513118751@qq.com

通信作者: 史贊榮(1981-), 男, 副研究员, 研究方向为渔业生态学评价. E-mail: jiapushi@163.com

生活类型、种间竞争、摄食等相关; 郑挺等^[17]研究表明北部湾北部海域浮游动物生态位宽度能够反映种群丰度季节变化, 水深、温度和盐度是影响生态位分化的主要因子。上述研究主要集中在近岸、海湾或近海海域, 而关于河口区域的研究较少, 如张皓等^[10]研究表明辽河口浮游动物生态位宽度相近的优势种, 其生态位重叠度指数较高, 其仅从空间生态位的角度进行了探究, 而时间是物种竞争或共存的外部必要条件, 将时间和空间生态位结合分析, 便于从多维角度更准确地认识海洋生物群落结构^[18]。长江口作为中国最大河口, 受长江冲淡水、台湾暖流、黄海冷水团等影响^[19], 海域环境变动频繁并表现出明显的时空差异, 浮游动物优势种更替明显并伴有时空变化, 但优势种时空生态位分化及其驱动因子如何并不清晰。

本研究通过对长江口及邻近海域浮游动物优势种的时空生态位进行研究, 探讨了该海域 2016—2018 年度春、夏季浮游动物优势种的平均拥挤度、时空生态位宽度、时空生态位重叠指数及优势种与环境因子之间的关系, 以期为研究长江口及邻近海域浮游动物优势种种间关系、环境适应性及水质环境变动提供基础资料。

1 材料与方法

1.1 调查时间及站位

调查范围位于长江口水域: 30.4°N~31.5°N, 121.5°E~122.25°E。调查时间为 2016 年 5 月 25—30 日(春季), 8 月 21—25 日(夏季); 2017 年调查时间为 5 月 22—27 日, 8 月 21—26 日; 2018 年的 5 月 3—9 日, 8 月 8—14 日。调查站位共设置 16 个(图 1)。

1.2 样品采集与分析

浮游动物和浮游植物样品采集与分析方法按照《海洋调查规范》(GB/T 12763.6-2007)进行, 采用浅水 I 型浮游动物网(网口内径 50 cm, 网长 145 cm, 网囊网目为 0.505 mm)和浅水 III 型浮游植物网(网口内径 37 cm, 网长 140 cm, 网囊网目为 0.077 mm), 由底层至表层进行垂直拖网一次, 采集后的样品立即用福尔马林溶液固定至终浓度为 5%, 带回实验室在 Olympus 体视显微镜(SZX-16)

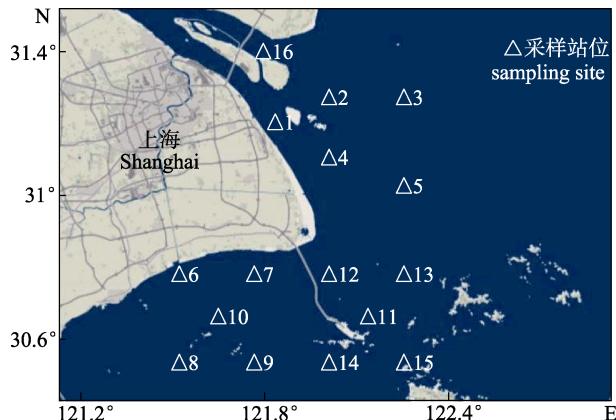


图 1 采样站位图
Fig. 1 Map of the sampling sites

和 Olympus 生物医药显微镜下分析鉴定其种类、个数等。温度、盐度、pH、溶解氧采用 YSI plus 型水质分析仪现场测定, 透明度盘测定透明度, Speedtech 手持式 SM-5A 型测深仪测量水深, 用 0.45 μm 微孔滤膜抽滤海水并用丙酮法测定叶绿素 a 含量。

1.3 数据处理与分析

1.3.1 生态优势度

浮游动物的优势度(Y)计算公式为:

$$Y = (n_i \times N) \times f_i$$

式中, n_i 为物种 i 的个体数, N 为该海域所采集到的浮游动物总个数, f_i 为物种 i 在各站位出现频率, 优势种以 $Y \geq 0.02$ 为划分标准。

1.3.2 平均拥挤度指数

平均拥挤度指数(X^*)计算公式为:

$$X^* = (S^2 - X + X^2) \times X$$

式中, S^2 为某种优势种所获个体数的方差, X 为某种优势种在各站位的平均数量。平均拥挤度指数主要用来反映优势种空间分布, 当 $X^* > 0$ 时, 表明优势种空间分布上具有一定的聚集, X^* 越大聚集强度越高。

1.3.3 生态位宽度

生态位宽度(B_i)计算公式为^[20]

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

式中, R 为站位总数, 取值 32, P_{ij} 为种 i 在第 j 个站位的个体数占该种总所有个体数的比例, B_i 越大表明该浮游动物的生态位宽度越大, 根据相关研究^[16], B_i 取值范围为 [0~1], 可分为广生态位种

($B_i \geq 0.7$)、中生态位种($0.7 > B_i \geq 0.5$)和窄生态位种($0.5 > B_i > 0$)。

1.3.4 生态位重叠值 生态位重叠值(Q_{ik})采用 Pianka 指数^[21], 计算公式为

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

式中, P_{ij} 和 P_{kj} 为种 i 和种 k 的数量在 j 站位所占比例, R 为站位总数, 取值 32, Q_{ik} 的取值范围在 0~1 之间, Q_{ik} 值越大表明生态位的重叠程度越高, 反映了物种对时间或空间资源的利用相似程度, 是种间竞争的基础。据 Wathne 等^[22]评判标准, $Q_{ik} > 0.6$ 重叠度高, $0.6 \geq Q_{ik} \geq 0.3$ 重叠度一般, $Q_{ik} < 0.3$ 重叠度低。

生态优势度、平均拥挤度指数、生态位宽度和生态位重叠值均采用 Excel 软件进行计算。利用 R 软件, 根据去趋势对应分析(DCA)结果 (lengths of gradient 的前 4 轴的最大值小于 3), 采

用冗余分析(RDA)选取 8 个环境因子(温度、盐度、pH、溶解氧、透明度、水深、叶绿素 a 和浮游植物密度)通过 Fisher 方差齐性检验其与优势种之间的相关性, 并通过 R 统计应用软件进行制图, RDA 排序图可补充解释生态位宽度和生态位重叠程度无法合理解释的部分, 并揭示优势种在生境中的生态分化现象。

2 结果与分析

2.1 优势种优势度、平均拥挤度和生态类群

2016—2018 年优势种共计出现 12 种(表 1)。2016 年优势种共出现 6 种, 真刺唇角水蚤(*Labidocera euchaeta*)和虫肢歪水蚤(*Tortanus vermiculus*)为春季和夏季共有优势种, 春季虫肢歪水蚤优势度最高, 为 0.43, 夏季真刺唇角水蚤优势度最高, 为 0.24。2017 年优势种共出现 11 种, 真刺唇角水蚤、虫肢歪水蚤、长额刺糠虾(*Acanthomysis longirostris*)

表 1 长江口及邻近海域浮游动物优势种的优势度(Y)、平均拥挤度(X^*)和生态类群

Tab. 1 Dominance (Y), average crowding and ecological (X^*) groups of zooplankton dominant species in the Yangtze River Estuary and adjacent waters

编号 code	优势种 dominant species	2016		2017		2018	
		春季 spring Y/X^*	夏季 summer Y/X^*	春季 spring Y/X^*	夏季 summer Y/X^*	春季 spring Y/X^*	夏季 summer Y/X^*
A1	▲真刺唇角水蚤 <i>Labidocera euchaeta</i>	0.38/361.2	0.24/602.4	0.19/56.8	0.10/240.2	0.07/96.1	0.13/141.8
A2	▲虫肢歪水蚤 <i>Tortanus vermiculus</i>	0.43/163.6	0.06/52.1	0.32/135.0	0.04/45.3	0.57/482.3	0.14/135.5
A3	▲长额刺糠虾 <i>Acanthomysis longirostris</i>	×	0.03/19.7	0.06/15.3	0.08/61.9	×	0.04/48.2
A4	□太平洋纺锤水蚤 <i>Acartia pacifica</i>	×	0.12/344.9	×	0.13/242.7	×	0.35/366.5
A5	□百陶箭虫 <i>Sagitta bedoti</i>	×	0.03/86.2	×	0.04/220.1	×	×
A6	□指突水母 <i>Blackfordia manhattensis</i>	×	0.03/88.1	×	0.06/173.9	×	×
A7	□球型侧腕水母 <i>Pleurobrachia globosa</i>	×	×	0.06/36.4	0.02/46.5	×	×
A8	□贝氏拟线水母 <i>Nemopsis bachei</i>	×	×	0.07/115.3	×	×	×
A9	□针刺拟哲水蚤 <i>Paracalanus aculeatus</i>	×	×	×	0.13/359.1	0.17/67.1	×
A10	□背针胸刺水蚤 <i>Centropages dorsispinatus</i>	×	×	×	0.02/206.9	×	0.06/204.6
A11	★火腿许水蚤 <i>Schmackeria poplesia</i>	×	×	×	0.04/159.5	×	×
A12	★中华哲水蚤 <i>Sinocalanus sinensis</i>	×	×	×	×	0.02/102.3	×

注: ×表示该月份不是优势种, ▲表示近岸低盐种, □表示暖水性种, ★表示河口种。

Note: × means this species was not dominant species in the corresponding month, ▲ means coastal low salinity species, □ means warm water species, ★ means estuary species.

和球型侧腕水母(*Pleurobrachia globosa*)为春季和夏季共有优势种, 春季虫肢歪水蚤优势度最高, 为 0.32, 夏季太平洋纺锤水蚤(*Acartia pacifica*)和针刺拟哲水蚤(*Paracalanus aculeatus*)优势度最高, 均为 0.13。2018 年优势种共出现 7 种, 真刺唇角水蚤和虫肢歪水蚤为春季和夏季共有优势种, 春季虫肢歪水蚤优势度最高, 为 0.57, 夏季太平洋纺锤水蚤优势度最高, 为 0.35。

2016 年春季和夏季真刺唇角水蚤平均拥挤度均为最高(表 1), 分别为 361.2 和 602.4; 2017 年春季虫肢歪水蚤平均拥挤度最高(135.0), 夏季针刺拟哲水蚤(359.1)、太平洋纺锤水蚤(242.7)、真刺唇角水蚤(240.2)和百陶箭虫(*Sagitta bedoti*)(220.1)平均拥挤度均较高; 2018 年春季虫肢歪水蚤平均拥挤度最高(482.3), 夏季太平洋纺锤水蚤最高(366.5)。

比较发现, 优势种生态类群由春季的近岸低盐种(真刺唇角水蚤和虫肢歪水蚤)占绝对优势转变为夏季的近岸低盐种(真刺唇角水蚤、虫肢歪水蚤和长额刺糠虾)和暖水性种[太平洋纺锤水蚤、背针胸刺水蚤(*Centropages dorsispinatus*)、球型侧腕水母、百陶箭虫和指突水母(*Blackfordia manhattanensis*)等]共存的格局; 春季的第一优势种虫肢歪水蚤优势度和平均拥挤度均高于夏季, 春季真刺唇角水蚤优势度高于夏季, 但平均拥挤度低于夏季。

2.2 生态位宽度和生态位重叠

根据生态位宽度值的大小(表 2), 将浮游动物优势种分为 3 个生态位: 广生态位种、中生态位种和窄生态位种。

时间维度上, 广生态位种有真刺唇角水蚤、虫肢歪水蚤、长额刺糠虾、百陶箭虫、球型侧腕水母、贝氏拟线水母(*Nemopsis bachei*)和火腿许水蚤(*Schmackeria poplesia*); 中生态位种有太平洋纺锤水蚤和背针胸刺水蚤; 窄生态位种有指突水母、针刺拟哲水蚤和中华哲水蚤(*Sinocalanus sinensis*)。

空间维度上, 广生态位种有真刺唇角水蚤、虫肢歪水蚤、长额刺糠虾、太平洋纺锤水蚤和球型侧腕水母; 中生态位种有百陶箭虫、指突水母、针刺拟哲水蚤和火腿许水蚤; 窄生态位种有贝氏

拟线水母、背针胸刺水蚤和中华哲水蚤。

综上, 真刺唇角水蚤、虫肢歪水蚤、长额刺糠虾和球型侧腕水母, 无论时间还是空间维度, 均为广生态位种, 中华哲水蚤为窄生态位种。

表 2 长江口及邻近海域浮游动物优势种的生态位宽度

Tab. 2 Niche breadth of dominant zooplankton species in the Yangtze River Estuary and adjacent waters

编号 code	时间生态位宽度 temporal niche breadth	空间生态位宽度 spatial niche breadth
A1	0.95	0.90
A2	0.86	0.87
A3	0.88	0.81
A4	0.55	0.81
A5	0.78	0.64
A6	0.40	0.69
A7	0.84	0.78
A8	0.81	0.46
A9	0.40	0.67
A10	0.56	0.48
A11	0.83	0.52
A12	0.35	0.36

注: 编号对应的种名见表 1.

Note: Species corresponding to the codes are shown in tab.1.

时间维度上, 太平洋纺锤水蚤-背针胸刺水蚤重叠指数最高, 百陶箭虫-球型侧腕水母、百陶箭虫-太平洋纺锤水蚤、百陶箭虫-贝氏拟线水母、百陶箭虫-长额刺糠虾、长额刺糠虾-针刺拟哲水蚤、指突水母-针刺拟哲水蚤、真刺唇角水蚤-火腿许水蚤等重叠指数也较高(表 3)。中华哲水蚤与其他优势种在时间上重叠指数均较低。优势种对总计 66 种对, $Q_{ik} \geq 0.6$ 的种对有 33 对, 占总种对数的 50.0%, $0.3 \leq Q_{ik} < 0.6$ 的种对有 22 对, 占总种对数的 33.3%, $Q_{ik} < 0.3$ 的种对有 11 对, 占总种对数的 16.7%, 时间生态位重叠以高等级为主。

空间维度上, 百陶箭虫-球型侧腕水母、百陶箭虫-背针胸刺水蚤重叠指数最高, 球型侧腕水母-真刺唇角水蚤、球型侧腕水母-太平洋纺锤水蚤、球型侧腕水母-背针胸刺水蚤、虫肢歪水蚤-长额刺糠虾、虫肢歪水蚤-指突水母、真刺唇角水蚤-太平洋纺锤水蚤、真刺唇角水蚤-百陶箭虫重叠指数也较高(表 3)。火腿许水蚤和中华哲水蚤与其他优势种在空间上重叠指数均较低。总计 66

表 3 长江口及邻近海域浮游动物优势种的时间生态位(对角线以下)和空间生态位(对角线以上)重叠值

Tab. 3 Temporal niche overlaps (under the diagonal) and spatial niche overlaps (above the diagonal) of dominant zooplankton species in the Yangtze River Estuary and adjacent waters

编号 code	A1	A2	A3	A4	A5	A6	A7	A8	A9	A10	A11	A12
A1	1	0.53	0.55	0.70	0.71	0.46	0.80	0.27	0.29	0.54	0.16	0.30
A2	0.77	1	0.63	0.58	0.21	0.75	0.32	0.65	0.50	0.15	0.43	0.35
A3	0.72	0.61	1	0.38	0.34	0.30	0.36	0.29	0.17	0.28	0.40	0.18
A4	0.61	0.33	0.71	1	0.53	0.64	0.77	0.38	0.54	0.36	0.10	0.01
A5	0.65	0.59	0.87	0.89	1	0.18	0.90	0.06	0.29	0.90	0.02	0.00
A6	0.57	0.31	0.79	0.49	0.48	1	0.38	0.65	0.58	0.06	0.17	0.01
A7	0.71	0.80	0.80	0.78	0.92	0.40	1	0.20	0.35	0.77	0.05	0.00
A8	0.65	0.54	0.39	0.20	0.89	0.11	0.43	1	0.10	0.03	0.22	0.00
A9	0.45	0.25	0.86	0.12	0.57	0.89	0.39	0.12	1	0.20	0.02	0.01
A10	0.63	0.31	0.77	0.99	0.89	0.60	0.75	0.19	0.56	1	0.03	0.00
A11	0.87	0.65	0.80	0.84	0.79	0.72	0.81	0.35	0.54	0.85	1	0.13
A12	0.25	0.63	0.48	0.00	0.43	0.00	0.53	0.53	0.27	0.00	0.07	1

注: 编号对应的种名见表 1.

Note: Species corresponding to the codes are shown in tab.1.

种对, $Q_{ik} \geq 0.6$ 的种对有 12 对, 占总种对数的 18.2%, $0.3 \leq Q_{ik} < 0.6$ 的种对有 22 对, 占总种对数的 33.3%, $Q_{ik} < 0.3$ 的种对有 32 对, 占总种对数的 48.5%, 空间生态位重叠以较低和低等级为主。

综上, 时间生态位高等级重叠种对关系占比(50.0%)远高于空间生态位重叠种对关系(18.2%)。

2.3 优势种与环境因子的关系

通过 RDA 分析筛选 8 个环境因子与优势种之间的显著相关性, 发现各年度影响优势种分布的环境因子具有一定的差异(表 4), 如 2016 年春季水深、温度和盐度可解释 42.93% 环境因子对优势种分布的影响; 2016 年夏季透明度、温度和溶解氧可解释 53.60% 环境因子与优势种分布相关。2017 年春季温度、盐度、pH、叶绿素 a 浓度和浮游植物丰度可解释 51.82% 环境因子对优势种分布的影响; 2017 年夏季 8 个环境因子可解释 78.56% 环境因子与优势种分布相关。2018 年春季 8 个环境因子可解释 71.61% 环境因子对优势种分布的影响; 2018 年夏季 8 个环境因子可解释 77.36% 环境因子与优势种分布相关。

2016 年春季真刺唇角水蚤位于排序图左侧, 与温度显著正相关($P<0.05$), 与盐度显著负相关($P<0.05$), 虫肢歪水蚤位于排序图右侧, 与水深显著负相关($P<0.05$); 夏季优势种在排序图中分布较为分散, 长额刺糠虾与温度显著正相关, 真

刺唇角水蚤与温度显著负相关($P<0.05$), 虫肢歪水蚤与溶解氧显著正相关($P<0.05$), 百陶箭虫与透明度显著正相关($P<0.05$)(图 2)。

2017 年春季, 优势种主要分布在排序图的右侧, 分布较分散, 球型侧腕水母与盐度显著正相关, 真刺唇角水蚤与叶绿素 a 显著正相关; 夏季球型侧腕水母、百陶箭虫和针刺拟哲水蚤与水深和盐度显著正相关, 长额刺糠虾和虫肢歪水蚤与溶解氧显著正相关, 太平洋纺锤水蚤与叶绿素 a 正相关(图 2)。

2018 年春季优势种在排序图中分布较为分散, 针刺拟哲水蚤与盐度显著正相关, 中华哲水蚤与盐度显著负相关, 与温度、叶绿素 a 和浮游植物密度显著正相关; 夏季真刺唇角水蚤和背针胸刺水蚤分布较为聚集, 并与盐度和透明度显著正相关, 长额刺糠虾和虫肢歪水蚤均与浮游植物密度正相关, 但分布有一定距离, 太平洋纺锤水蚤与 pH 正相关(图 2)。

3 讨论

3.1 优势种优势度、平均拥挤度和生态类群变化

本研究发现, 夏季优势种数目多于春季, 这与徐兆礼等^[23]、徐韧等^[9]在长江口邻近海域内的研究结果相一致。此外, 夏季较春季而言, 种类丰富的同时优势种生态类群由近岸低盐种(真刺唇

表4 Fisher方差齐性检验的RDA分析筛选环境因子的前两轴结果

Tab. 4 Results by RDA ordination with the first two axis and Fisher test for homogeneity of variance, before and after the screening of environmental factors

年份 year	春季 spring				夏季 summer			
	$H+TM+T+S+pH+DO+C+Y$		$H+T+S$		$H+TM+T+S+pH+DO+C+Y$		$TM+T+DO$	
2016	RDA1	0.4519			RDA1	0.4422		
	RDA2	0.1635			RDA2	0.2269		
	F	1.4578	F	3.0084	F	0.8187	F	2.6951
	P	0.239	P	0.018*	P	0.692	P	0.016*
	解释比例 constrained proportion	62.49%	解释比例 constrained proportion	42.93%	解释比例 constrained proportion	76.61%	解释比例 constrained proportion	53.60%
	$H+TM+T+S+pH+DO+C+Y$		$T+S+pH+C+Y$		$H+TM+T+S+pH+DO+C+Y$		$H+T+S+DO+C+Y$	
2017	RDA1	0.3745			RDA1	0.4674		
	RDA2	0.1968			RDA2	0.1520		
	F	1.7969	F	2.1513	F	2.7488	F	2.6706
	P	0.080	P	0.030*	P	0.005**	P	0.004**
	解释比例 constrained proportion	67.25%	解释比例 constrained proportion	51.82%	解释比例 constrained proportion	78.56%	解释比例 constrained proportion	66.70%
	$H+TM+T+S+pH+DO+C+Y$		$TM+T+S+pH+DO+C+Y$		$H+TM+T+S+pH+DO+C+Y$		$TM+T+S+Y+DO$	
2018	RDA1	0.3663			RDA1	0.3233		
	RDA2	0.2466			RDA2	0.2544		
	F	2.2073	F	2.1574	F	2.1357	F	4.5117
	P	0.032*	P	0.035*	P	0.039*	P	0.000*
	解释比例 constrained proportion	71.61%	解释比例 constrained proportion	65.73%	解释比例 constrained proportion	77.36%	解释比例 constrained proportion	73.82%
	$H+TM+T+S+pH+DO+C+Y$		$TM+T+S+pH+DO+C+Y$		$H+TM+T+S+pH+DO+C+Y$		$TM+T+S+Y+DO$	

注: H 为水深, TM 为透明度, T 为温度, S 为盐度, DO 为溶解氧, C 为叶绿素 a 浓度, Y 为浮游植物密度, *表示显著相关($P<0.05$), **表示极显著相关($P<0.01$)。

Notes: H means depth, TM means transparency, T means temperature, S means salinity, DO means dissolved oxygen, C means chlorophyll-a, Y means phytoplankton, * means correlation significant ($P<0.05$), ** means correlation very significant ($P<0.01$).

角水蚤、虫肢歪水蚤和长额刺糠虾)和暖水性种(太平洋纺锤水蚤、背针胸刺水蚤、球型侧腕水母、百陶箭虫和指突水母等)共存,而春季优势种由近岸低盐种(真刺唇角水蚤和虫肢歪水蚤)占绝对优势,这种优势种生态类群的季节差异主要因为夏季长江口及邻近海域受台湾暖流影响^[19]。不过,虽然夏季浮游动物种类和生态类群更为丰富,但物种对生境的竞争却比春季更加激烈,这可由春季的第一优势种虫肢歪水蚤优势度和平均拥挤度明显高于夏季来解释。此外春季真刺唇角水蚤平均拥挤度低于夏季,说明真刺唇角水蚤夏季空间分布上聚集强度增加,主要因真刺唇角水蚤为广温性种类^[24],可较好地适应夏季较高的水温,因此在夏季的生态位上也能占有一定的优势。有学者发现辽河口春季的绝对优势种双毛纺锤水蚤

(*Acartia bifilosa*)和无节幼体^[10],在夏季受生境竞争影响优势度也明显低于春季,结果与本研究相一致,此外还有学者发现鱼类绝对优势种优势度夏季较春季低^[25]。

3.2 优势种时空生态位宽度与生态位分化

时间生态位宽度是种群在时间维度上的分布,其值的大小反映物种出现时间的长短,值越大说明物种在时间维度上分布越均匀^[26]。本研究发现,排在时间生态位宽度值前3位的优势种分别是真刺唇角水蚤、长额刺糠虾和虫肢歪水蚤,说明它们在调查海域出现的时间最长且在春、夏季分布最均匀。由于它们又均为近岸低盐种,说明近岸低盐种在时间生态位上占主导地位,这与邵倩文等^[27]研究近岸低盐种在长江口的河口区域占主导地位相一致。而窄生态位种如中华哲水蚤、指

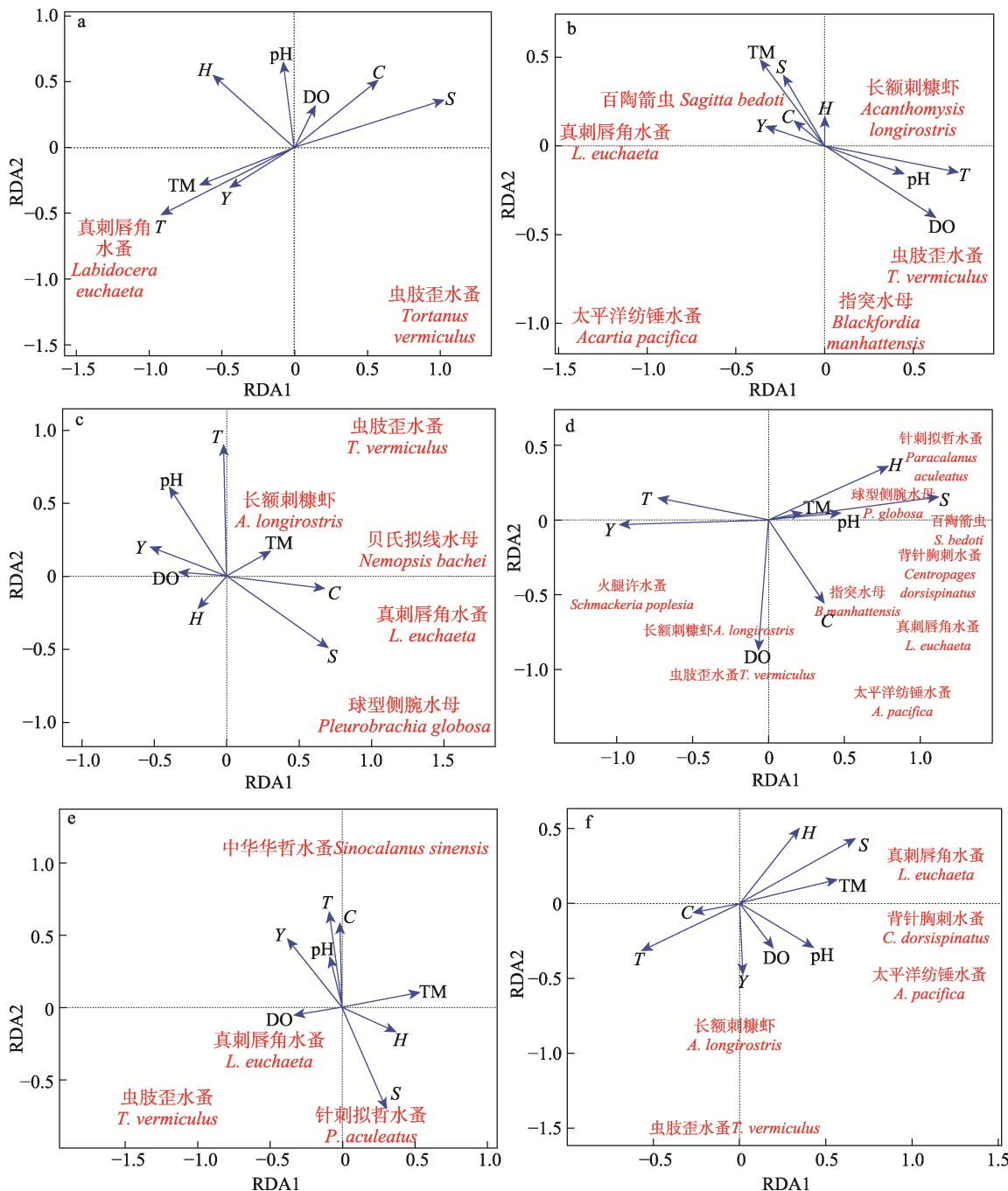


图 2 2016—2018 年长江口及邻近海域浮游动物优势种 RDA 排序图

H 为水深, *TM* 为透明度, *T* 为温度, *S* 为盐度, *DO* 为溶解氧, *C* 为叶绿素 a 浓度, *Y* 为浮游植物密度.

a. 2016 年春季, b. 2016 年夏季, c. 2017 年春季, d. 2017 年夏季, e. 2018 年春季, f. 2018 年夏季.

Fig. 2 RDA ordination graph of dominant zooplankton species in the Yangtze River Estuary and adjacent waters from 2016 to 2018

H means depth, *TM* means transparency, *T* means temperature, *S* means salinity, *DO* means dissolved oxygen,

C means chlorophyll-a concentration, *Y* means phytoplankton. Total abundance means the sum abundance of dominant species.

a. Spring in 2016; b. Summer in 2016; c. Spring in 2017; d. Summer in 2017; e. Spring in 2018; f. Summer in 2018.

突水母和针刺拟哲水蚤, 其中中华哲水蚤和指突水母为对盐度需求更低的河口种, 多出现于该区域受长江冲淡水影响的时段, 针刺拟哲水蚤为对

盐度需求较高的近海种, 主要出现于该区域受台湾暖流等控制的时段。研究表明, 相似生态位种为了实现种间共存, 通常发生时间或空间生态位

的分化^[4,28]。这在本研究也有体现,本研究发现广生态位种且具有竞争关系的长额刺糠虾、百陶箭虫、球型侧腕水母和贝氏拟线水母,以及窄生态位种具有相似生态习性的中华哲水蚤和指突水母,通过时间分布差异的形式成为优势种,即通过时间生态位的分化来减少种间竞争。

空间生态位宽度反映物种在空间维度上的分布范围和均匀程度^[29],并可反映出物种对饵料、环境等的适应性^[30]。本研究真刺唇角水蚤、虫肢歪水蚤、长额刺糠虾和太平洋纺锤水蚤排在空间生态位宽度值前 4 位,说明其在调查海域空间分布最广泛,并对饵料、环境等变化适应性强。而窄生态位种如贝氏拟线水母、背针胸刺水蚤(贝氏拟线水母和背针胸刺水蚤属暖水性种,对盐度需求高多分布于口外站位)和中华哲水蚤(属河口种,对盐度要求低多分布于口内站位)的区域分布特点的形成应是为了共存而在空间上发生了生态位分化,因而说明窄生态位种具有指示生物的作用^[31]。此外,空间上广生态位种真刺唇角水蚤、虫肢歪水蚤、长额刺糠虾、太平洋纺锤水蚤和球型侧腕水母(图 2, b/d/f),中生态位种百陶箭虫、指突水母、针刺拟哲水蚤和火腿许水蚤(图 2, d),空间分布上聚集不明显应是相似生态位种为了实现种间共存,发生的空间生态位分化现象^[4,28]。

此外,环境过滤学说认为,相似生态位的物种之间共存时,其分布主要受非生物环境因子制约^[32]。这在本研究中也能得到验证,如在食性上具有竞争关系的广生态位种真刺唇角水蚤和虫肢歪水蚤、长额刺糠虾和球型侧腕水母,时间上虽均同时出现,但明显受不同环境因子制约,这种对环境因子的响应差异减少了种间竞争。真刺唇角水蚤和虫肢歪水蚤处在大型浮游动物生物链低端,其为了生存在不同年度和季节受不同环境因子控制,这也意味着二者对河口水域环境适应性较强,与徐兆礼等^[23-24]、张冬融等^[33]研究较一致。长额刺糠虾丰度春季主要与温度正相关,夏季与溶解氧正相关,而球型侧腕水母丰度春、夏季与盐度正相关,二者在相同季节也受不同环境因子制约,将其在空间上区分开来。时间维度上的窄生态位种针刺拟哲水蚤和中华哲水蚤虽在 2018

年春季同时出现,但其分布也受不同环境因子制约,如针刺拟哲水蚤与盐度正相关,中华哲水蚤与温度、叶绿素 a 浓度及浮游植物密度正相关。

3.3 优势种生态位重叠指数和生态位分化

研究表明,生态位重叠指数与浮游动物种间的营养级具有关系,食物资源是物种生长和繁殖过程中重要的影响因子之一^[34]。本研究发现空间生态位重叠指数高的种对多具有捕食与被捕食关系,如球型侧腕水母-太平洋纺锤水蚤、球型侧腕水母-真刺唇角水蚤、贝氏拟线水母-虫肢歪水蚤、贝氏拟线水母-太平洋纺锤水蚤、百陶箭虫-真刺唇角水蚤、百陶箭虫-背针胸刺水蚤、长额刺糠虾-虫肢歪水蚤等种对间的空间重叠指数高,与水母、箭虫、糠虾等均以桡足类为食^[16,35-36]不矛盾,这种在空间上的高度重叠,也体现出其种对在空间追随上关系密切,与徐晓群等^[16]和张亚洲等^[37]研究结果相一致。

本研究发现,时间生态位重叠高等级种对关系占比(50.0%)远高于空间生态位重叠高等级种对关系(18.2%),说明多数优势种之间为了实现共存,空间生态位分化要明显高于时间生态位。虽然时间和空间上仍有一些相同营养层级种对关系,如同营养层级的真刺唇角水蚤-太平洋纺锤水蚤,时空生态位重叠指数均大于 0.6,这种共存格局可能与河口水体浑浊度高而增加了生境复杂性有关^[8]。研究发现,当食物资源充足时,同一生境内生态位重叠的生物可以互助共存,种间无明显竞争^[38];其次,夏季是真刺唇角水蚤和太平洋纺锤水蚤共同出现的季节,其分布受控的环境因子不一。这可能是两个物种间能够共存的原因。而具有捕食关系的百陶箭虫-真刺唇角水蚤、球型侧腕水母-真刺唇角水蚤、长额刺糠虾-虫肢歪水蚤等时空生态位重叠指数均大于 0.6,反映了它们在时空追随上密切的关系,被捕食者为躲避捕食者,各优势种在时空分布上又表现出偏好不同的环境因子,以此共存。

RDA 排序分析不仅可以展示优势种分布与环境因子之间的关系,也可以揭示优势种在生境中的生态位分化现象,还可用来解释生态位重叠程度测定方面得到的一些不能合理解释的数据。

如中华哲水蚤与球型侧腕水母的生态位重叠指数为 0, 两者在温度、盐度和叶绿素 a 的梯度上分化较为明显, 中华哲水蚤为咸淡水种, 主要分布在河口的咸淡水交汇区, 与盐度负相关, 与温度、叶绿素 a 正相关, 而球型侧腕水母与盐度正相关, 与温度负相关, 生态适应性的不同导致空间分布的差异, 从而造成生态位重叠指数较低, 与其他优势种竞争不激烈, 火腿许水蚤与球型侧腕水母、指突水母、针刺拟哲水蚤和背针胸刺水蚤也出现类似生态位重叠指数低且对环境响应不同的分布格局。

参考文献:

- [1] Lyu J L. DNA barcoding and molecular phylogeny of Sciaenidae in coastal waters of China[D]. Guangzhou: Jinan University, 2017. [吕金磊. 中国近海石首鱼科鱼类 DNA 条形码及分子系统学研究[D]. 广州: 暨南大学, 2017.]
- [2] Lindegren M, Thomas M K, Jónasdóttir S H, et al. Environmental niche separation promotes coexistence among ecologically similar zooplankton species—North Sea copepods as a case study[J]. Limnology and Oceanography, 2020, 65(3): 545-556.
- [3] Gavilanez M M, Stevens R D. Role of environmental, historical and spatial processes in the structure of Neotropical primate communities: Contrasting taxonomic and phylogenetic perspectives[J]. Global Ecology and Biogeography, 2013, 22(5): 607-619.
- [4] Svanbäck R, Bolnick D I. Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population[J]. Proceedings Biological Sciences, 2007, 274(1611): 839-844.
- [5] Ray J, Sunquist M. Trophic relations in a community of African rainforest carnivores[J]. Oecologia, 2001, 127(3): 395-408.
- [6] Mouchet M A, Villéger S, Mason N W H, et al. Functional diversity measures: An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules[J]. Functional Ecology, 2010, 24(4): 867-876.
- [7] Fowler D, Lessard J P, Sanders N J. Niche filtering rather than partitioning shapes the structure of temperate forest ant communities[J]. The Journal of Animal Ecology, 2014, 83(4): 943-952.
- [8] Shi Y R, Chao M, Shen X Q. Environmental filtering shapes the temporal coexistence of species within fish assemblages of the Yangtze River estuary[J]. Journal of Applied Oceanography, 2018, 37(4):525-533. [史贊荣, 晁敏, 沈新强. 环境过滤机制主导长江口鱼类群落物种时间共存格局[J]. 应用海洋学报, 2018, 37(4): 525-533.]
- [9] Xu R, Li Y H, Li Z E, et al. Quantitative comparison of zooplankton in different habitats of the Changjiang Estuary[J]. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(4): 1688-1696. [徐韧, 李亿红, 李志恩, 等. 长江口不同水域浮游动物数量特征比较[J]. 生态学报, 2009, 29(4): 1688-1696.]
- [10] Zhang H, Song C M, Yan Q L, et al. Comparative studies on the spatial niche of zooplankton in the Liaohe Estuary in spring and summer[J]. Marine Environmental Science, 2016, 35(6): 920-925. [张皓, 宋昌民, 闫启伦, 等. 辽河口春、夏季浮游动物空间生态位的比较[J]. 海洋环境科学, 2016, 35(6): 920-925.]
- [11] Zhang L L, Zhou Y D, Jiang R J, et al. Spatial niche of major fish species in spring in the coastal waters of central and southern Zhejiang Province, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2020, 31(2): 659-666. [张琳琳, 周永东, 蒋日进, 等. 浙江中南部近岸海域春季主要鱼类空间生态位[J]. 应用生态学报, 2020, 31(2): 659-666.]
- [12] Ge B M, Bao Y X, Zheng X, et al. The structure of the macrobenthic community and niche analysis at a tidal flat of Linkun Island[J]. Acta Ecologica Sinica, 2005, 25(11): 3037-3043. [葛宝明, 鲍毅新, 郑祥, 等. 灵昆岛潮间带大型底栖动物群落结构与生态位分析[J]. 生态学报, 2005, 25(11): 3037-3043.]
- [13] Zhao Q, Liu H, Zhang X W, et al. Community structure and niche of zooplankton in Tangshan Marine Ranching[J]. Hebei Fisheries, 2021(10): 17-24, 30. [赵祺, 刘辉, 张秀文, 等. 唐山海洋牧场浮游动物群落结构及生态位[J]. 河北渔业, 2021(10): 17-24, 30.]
- [14] Liang M, Jiang Q, Sun L Y, et al. Spatial niches of dominant macro-zooplankton and meso-zooplankton species in the coastal area of Caofidian[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2018, 27(7): 1241-1250. [梁森, 姜倩, 孙丽艳, 等. 曹妃甸近岸海域大、中型浮游动物优势种空间生态位研究[J]. 生态环境学报, 2018, 27(7): 1241-1250.]
- [15] Hou C W, Sun X Y, Liu Y L, et al. Spatial niches of dominant zooplankton species in the Yantai offshore waters[J]. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(16): 5822-5833. [侯朝伟, 孙西艳, 刘永亮, 等. 烟台近海浮游动物优势种空间生态位研究[J]. 生态学报, 2020, 40(16): 5822-5833.]
- [16] 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.]
- [17] Zheng T, Lin Y S, Cao W Q, et al. Ecosystem structure and

- function in northern Beibu Gulf: Zooplankton spatial niche and its differentiation[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34(13): 3635-3649. [郑挺, 林元烧, 曹文清, 等. 北部湾北部生态系统结构与功能——浮游动物空间生态位及其分化[J]. 生态学报, 2014, 34(13): 3635-3649.]
- [18] Li S C, Dong W X, Li Y, et al. Studies on temporal and spatial niches of cotton aphid, cotton bollworm and their predatory enemies[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 1998, 6(1): 32-35. [李生才, 董文霞, 李峪, 等. 棉蚜、棉铃虫及其捕食性天敌时空生态位的研究[J]. 生态农业研究, 1998, 6(1): 32-35.]
- [19] Tang X H, Wang F. Analyses on hydrographic structure in the Changjiang River Estuary adjacent waters in summer and winter[J]. *Studia Marina Sinica*, 2004, 46: 42-66. [唐晓晖, 王凡. 长江口邻近海域夏、冬季水文特征分析[J]. 海洋科学集刊, 2004, 46: 42-66.]
- [20] Shannon C E, Weaver W. *The Mathematical Theory of Communication*[M]. Urbana: University of Illinois Press, 1971: 1-110.
- [21] Pianka E R. The structure of lizard communities[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1973, 4: 53-74.
- [22] 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.
- [23] Xu Z L, Shen X Q, Ma S W. Ecological characters of zooplankton dominant species in the waters near the Changjiang Estuary in spring and summer[J]. *Marine Sciences*, 2005, 29(12): 13-19. [徐兆礼, 沈新强, 马胜伟. 春、夏季长江口邻近水域浮游动物优势种的生态特征[J]. 海洋科学, 2005, 29(12): 13-19.]
- [24] Xu Z L, Gao Q. Labidocera euchaeta: Its distribution in Yangtze River Estuary and responses to global warming[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2009, 20(5): 1196-1201. [徐兆礼, 高倩. 长江口海域真刺唇角水蚤的分布及其对全球变暖的响应[J]. 应用生态学报, 2009, 20(5): 1196-1201.]
- [25] 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.]
- [26] Liu K, Yu C G, Xu Y J, et al. Spatio-temporal niche of major fish species in Pishan waters off Zhejiang Province, China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2021, 32(3): 1069-1079. [刘坤, 俞存根, 许永久, 等. 浙江披山海域主要鱼类时空生态位[J]. 应用生态学报, 2021, 32(3): 1069-1079.]
- [27] Shao Q W, Liu Z S, Zhang J, et al. Seasonal variation in zooplankton community structure in the Changjiang Estuary and its adjacent waters[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(2): 683-691. [邵倩文, 刘镇盛, 章菁, 等. 长江口及邻近海域浮游动物群落结构及季节变化[J]. 生态学报, 2017, 37(2): 683-691.]
- [28] MacArthur R, Levins R. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species[J]. *The American Naturalist*, 1967, 101(921): 377-385.
- [29] 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.]
- [30] Bennett J R, Cumming B F, Ginn B K, et al. Broad-scale environmental response and niche conservatism in lacustrine diatom communities[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2010, 19(5): 724-732.
- [31] Wang Z C, Wu W J, Zuo M, et al. Niche analysis of phytoplankton community in lake Chaohu[J]. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2010, 19(6): 685-691. [汪志聪, 吴卫菊, 左明, 等. 巢湖浮游植物群落生态位的研究[J]. 长江流域资源与环境, 2010, 19(6): 685-691.]
- [32] Carnicer J, Brotons L, Sol D, et al. Random sampling, abundance-extinction dynamics and niche-filtering immigration constraints explain the generation of species richness gradients[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2008, 17(3): 352-362.
- [33] Zhang D R, Xu J Y, Xu Z L, et al. Distribution pattern of zooplankton in the south part of Hangzhou Bay during spring and autumn in relation to main environmental factors[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2014, 33(8): 2115-2123. [张冬融, 徐佳奕, 徐兆礼, 等. 杭州湾南岸海域春秋季节浮游动物分布特征与主要环境因子的关系[J]. 生态学杂志, 2014, 33(8): 2115-2123.]
- [34] Pratchett M S, Berumen M L. Interspecific variation in distributions and diets of coral reef butterflyfishes (Teleostei: Chaetodontidae)[J]. *Journal of Fish Biology*, 2008, 73(7): 1730-1747.
- [35] Viitasalo M, Rautio M. Zooplanktivory by *Praunus flexuosus* (Crustacea: Mysidacea): Functional responses and prey selection in relation to prey escape responses[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1998, 174: 77-87.
- [36] Liu Q, Qu H, Zhang S, et al. Experimental study on the

- feeding ecology of *Sagitta crassa*[J]. Journal of Fisheries of China, 2006, 30(6): 767-772. [刘青, 曲晗, 张硕, 等. 强壮箭虫摄食生态的实验研究[J]. 水产学报, 2006, 30(6): 767-772.]
- [37] Zhang Y Z, Zhang L L, Yin R, et al. Spatial niches of dominant zooplankton species in Yueqing Bay, Zhejiang Province[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2021, 32(1): 342-348. [张亚洲, 张琳琳, 印瑞, 等. 浙江乐清湾浮游动物空间生态位[J]. 应用生态学报, 2021, 32(1): 342-348.]
- [38] Jiang Q L, Xu Y J, Zheng J, et al. Niches and interspecific association of major shrimp and crab species in Pishan waters of Zhejiang Province, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2021, 32(7): 2604-2614. [蒋巧丽, 许永久, 郑基, 等. 浙江披山海域主要虾蟹类时空生态位及种间联结性[J]. 应用生态学报, 2021, 32(7): 2604-2614.]

Spatial-temporal niche of dominant zooplankton species in the Yangtze River Estuary and adjacent waters in spring and summer

YANG Jieqing¹, CHEN Lang^{1, 2}, YANG Yangyang^{1, 3}, ZHOU Jin¹, SHI Yunrong¹, GAO Qian¹, YIN Yan'e¹

1. East China Sea Fisheries Research Institute, China Academy of Fisheries Science; Key Laboratory of East China Sea Fisheries Resources Development and Utilization, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Shanghai 200090, China;
2. College of Fisheries and Life Science, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China;
3. College of Marine Ecology and Environment, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China

Abstract: We used the survey data of zooplankton and the environment in the Yangtze River Estuary and adjacent waters to explore the spatial-temporal niches of the dominant species in the spring (May) and summer (August) from 2016 to 2018. The spatial-temporal niche characteristics and ecological groups of the dominant zooplankton species were analyzed, and the relationships between dominant species and environmental factors was based on the redundancy analysis (RDA). The results showed that the dominant species in spring were dominated by coastal low salinity species, while in summer coastal low salinity species coexisted with warm water species. The number of dominant species in summer was higher than that in spring. The first dominant species was *Tortanus vermiculus* in spring, and its dominance and average crowding were higher than that in the summer. In terms of spatial and temporal niches, *Labidocera euchaeta*, *Tortanus vermiculus*, *Acanthomysis longirostris*, and *Pleurobrachia globosa* were all broad niche species, while *Sinocalanus sinensis* was a narrow niche species. To achieve coexistence, niche differentiation occurs in spatial or temporal regions. Species with a high spatial niche overlap index had a high probability of predator-prey relationships. The proportion of high-level overlapping species combination in the temporal niche (50.0%) was much higher than that in the spatial niche (18.2%). The relationship between the distribution of dominant species and environmental factors were shown by the RDA. The species environmental ranking map revealed the niche differentiation of dominant species in the habitat. The spatial-temporal niche distribution characteristics of dominant zooplankton species in this study can provide evidence for interspecific coexistence, environmental adaptability, and changes in water quality.

Key words: zooplankton; spring; summer; Yangtze River estuary; dominant species; niche

Corresponding author: SHI Yunrong. E-mail: jiapushi@163.com