

DOI: 10.12264/JFSC2023-0220

不同时空尺度下黄河口及其邻近水域鱼类群落谱系结构

王保良¹, 董秀强³, 纪毓鹏^{1,2}, 薛莹^{1,2}, 张崇良^{1,2}, 徐宾铎^{1,2}

1. 中国海洋大学水产学院, 山东 青岛 266003;

2. 海州湾渔业生态系统教育部野外科学观测研究站, 山东 青岛 266003;

3. 山东省渔业发展和资源养护总站, 山东 烟台 264003

摘要: 为探究不同时空尺度下黄河口及其邻近水域鱼类群落谱系结构的分布格局以及多样性的维持机制, 根据 2013 年 6 月、7 月、8 月、10 月和 2014 年 2 月、4 月和 5 月在黄河口及其邻近水域开展的 7 个航次的鱼类资源调查数据, 基于鱼类系统发育关系, 分别以各月份黄河口及其邻近水域的鱼类群落、全年和不同月份在各个站点上出现的鱼类为目标群落, 应用净亲缘关系指数分析了该海域鱼类群落谱系结构的时空变化, 并探讨了影响群落构建的主要因素。结果表明, 在黄河口及其邻近水域, 鱼类群落谱系结构在 2 月、4 月呈现发散状态, 竞争排斥可能是影响鱼类群落构建的主导因素; 在其他月份均为谱系聚集状态, 生境过滤可能是鱼类群落构建的主导因素。在站点尺度上, 从全年来看, 入海口处的站点点鱼类群落呈现为谱系发散, 竞争排斥起着主导作用, 而其他站点鱼类群落谱系结构表现为谱系聚集, 生境过滤为主要驱动因素; 在各月份中, 站点间鱼类净亲缘关系指数变化较小, 除 2 月和 4 月外, 各月份中多数站点上鱼类群落表现为谱系聚集, 生境过滤起着主导作用。不同时空尺度下, 黄河口及其邻近水域鱼类群落有不同的物种组成和谱系结构; 在较大时空尺度下, 生境过滤对鱼类群落谱系结构起主导作用, 而在较小时空尺度下竞争排斥则是主要影响因素。

关键词: 黄河口; 鱼类群落; 谱系结构; 生境过滤; 竞争排斥

中图分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2023)10-1214-10

群落物种组成和多样性的维持机制一直是生态学的核心问题^[1]。群落谱系结构充分考虑了群落内物种间的亲缘关系, 可以比仅基于物种多样性方面的研究提供更多的信息^[2-3]。Webb^[4]首次以马来西亚热带雨林植物群落为研究对象, 结合进化 and 环境因素分析了不同植物群落的谱系关系; 之后又系统地阐述了群落谱系结构的研究方法, 使得群落谱系结构分析方法变得系统化^[5]。目前国外学者对于谱系结构的研究主要集中在谱系结构与生态系统稳定性以及群落构建原理等方面^[6-7]; 国内学者主要聚焦对不同时空尺度下的谱系结构、谱系结构与气候、地理和环境因子之间关系的研究^[8-10]。群落谱系结构的研究认为亲缘关系相近

的物种具有相似的生态位, 生境过滤会筛选出生态位相近的物种, 群落表现为谱系聚集; 相反, 竞争排斥会使相近生态位的物种无法共存, 群落表现为谱系发散^[11-12]。群落谱系结构的研究能够加深对群落物种组成机制和多样性格局的理解^[5]。

黄河口位于莱州湾西岸, 属温带季风性气候区域^[13]。黄河入海径流携带的淡水、泥沙及其他营养物质与海洋环境交互作用, 形成了黄河口及其邻近水域多变复杂的生态环境^[14], 成为多种经济鱼类重要的产卵场、索饵场, 该海域独特的水文环境影响着鱼类群落种类组成和空间格局^[15]。目前对于黄河口及其邻近水域鱼类群落的研究,

收稿日期: 2023-09-11; **修订日期:** 2023-10-17.

基金项目: 国家重点研发计划项目(2019YFD0901205); 公益性行业(农业)科研专项(201303050).

作者简介: 王保良(1998-), 男, 硕士研究生, 研究方向为渔业资源生态学. E-mail: wangbaoliang@stu.ouc.edu.cn

通信作者: 徐宾铎, 副教授, 研究方向为渔业资源生态学与采样设计. E-mail: bdxu@ouc.edu.cn

主要集中在鱼类种类组成、群落多样性及其与环境因子关系等方面^[16-18], 少有对该海域鱼类群落谱系结构的研究报道。以往研究表明, 不同时空尺度下群落的谱系结构会呈现出不同的格局^[19], 因此开展黄河口及其邻近水域鱼类群落在不同时空尺度下谱系结构的研究, 探究特定时空尺度下影响目标鱼类群落的关键生态过程, 能够为该海域鱼类群落多样性的维持机制和群落内物种的动态变化提供更深刻的理解。

本研究根据 2013—2014 年黄河口及邻近水域鱼类资源调查数据, 分别以各月份黄河口及其邻近水域鱼类群落、全年和不同月份在各个站点上出现的鱼类为目标群落, 通过不同时空尺度下鱼类群落谱系结构的研究, 以期为黄河口及其邻近水域鱼类群落种间关系分析和渔业资源的保护提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 数据来源

本文数据来源于 2013 年 6、7、8、10 月和 2014 年 2、4、5 月在黄河口及其邻近水域进行的渔业资源底拖网调查, 以 8 月、10 月、2 月、5 月代表夏季、秋季、冬季和春季。调查海域范围为 37°30'N~38°09'N, 119°08'E~119°40'E。共设计 24 个站位(图 1)。调查所使用单拖网船只功率 260 kW, 网口宽度为 8 m, 囊网网目为 20 mm。每个站位平均拖网时间为 0.5 h, 拖速为 3.0 kn。渔获物取样保存带回实验室进行分析处理, 各站渔获种类鉴定到种^[20], 本次调查共计捕获 51 种鱼类。样品的采集和测定依据《海洋调查规范第 6 部分: 海洋生物调查》(GB/T12763.6-2007)^[21]进行。

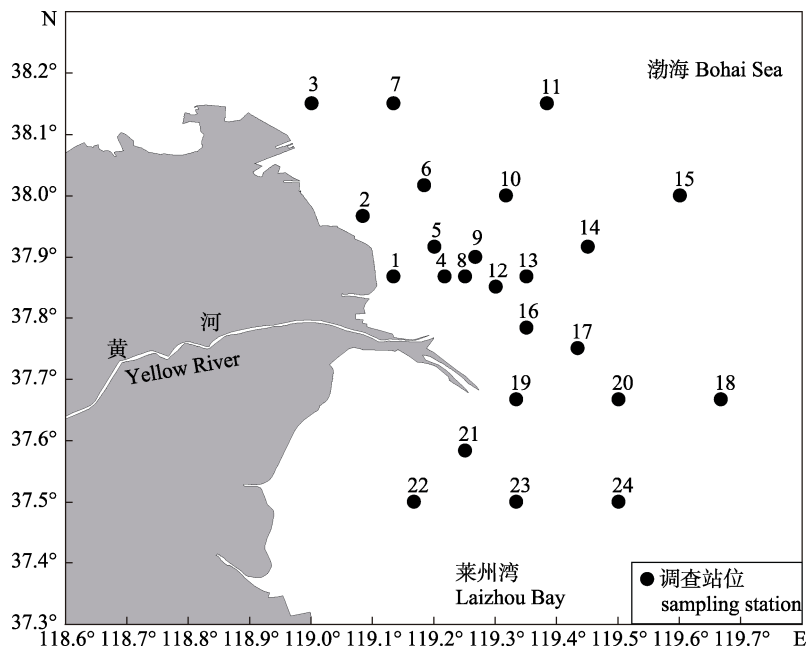


图 1 黄河口及其邻近水域鱼类资源底拖网调查站位

Fig. 1 Sampling stations for fish resources survey in the Yellow River estuary and its adjacent waters

1.2 系统发育树构建

本研究以调查所捕获的 51 种鱼类组成黄河口及其邻近水域鱼类局域物种库, 构建鱼类系统发育树所需的各鱼种 COI 基因序列均从 GenBank 中下载。利用 MEGA11.0 软件中的 Clustal X 模块对基因序列进行比对, 然后使用 MEGA11.0 软件

基于 Kimura 2-papamter 模型计算物种间遗传距离, 最后使用邻接法(neighbor-joining, NJ)构建黄河口鱼类系统发育树^[22]。系统发育树各分支的置信度采用自引导(bootstrap)进行 1000 次重复抽样检验。黄河口及其邻近水域鱼类系统发育树如图 2 所示。

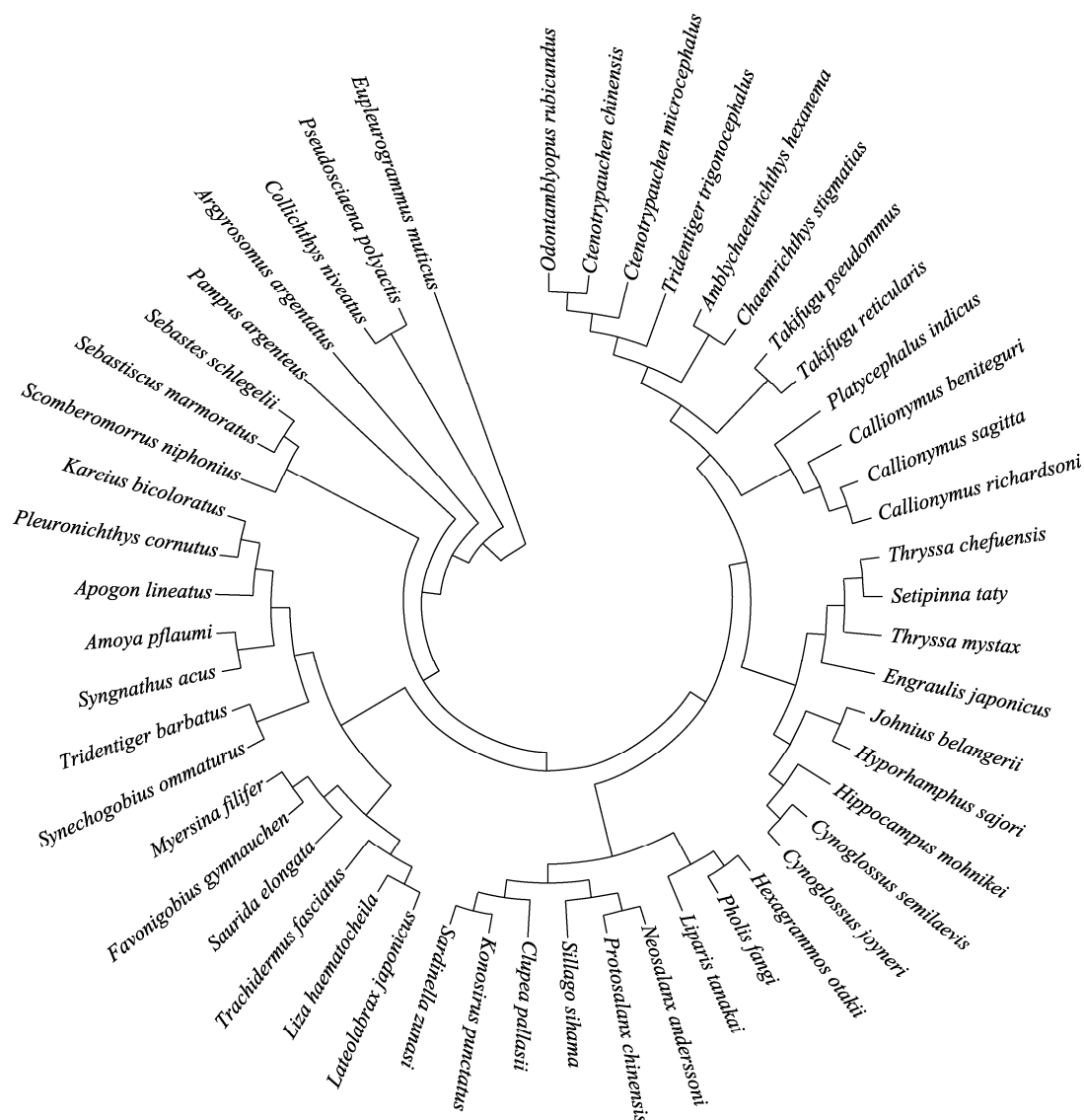


图 2 黄河口及其邻近水域鱼类群落系统发育树

Fig. 2 Phylogenetic tree of fish community in the Yellow River estuary and its adjacent waters

1.3 谱系结构指数

本研究采用净亲缘关系指数 (net relatedness index, NRI) 来衡量不同时空尺度下鱼类群落谱系结构的变化。净亲缘关系指数 (NRI) 是指群落内所有物种在群落系统发育树上两两之间平均谱系距离 (mean phylogenetic distance, MPD) 相对于零模型得到的种间平均谱系距离随机值的标准化效应值, 计算公式如下^[23]:

$$NRI = -1 \times \frac{MPD_{\text{observed}} - \text{Mean}(MPD_{\text{null}})}{SD(MPD_{\text{random}})}$$

式中, MPD_{observed} 代表平均谱系距离的观测值; $\text{Mean}(MPD_{\text{null}})$ 是指保持群落中物种数不变, 以相同的物种数在系统发育树上随机抽取物种 999

次, 从而获得在随机零模型下该群落中物种 MPD 分布的平均值; $SD(MPD_{\text{random}})$ 是指模拟随机抽样 MPD 值的标准差。若 $NRI > 0$, 说明观察到的群落谱系结构指数显著小于零模型随机化后的群落, 物种之间的谱系距离比预期的近, 说明群落的谱系结构趋向于由亲缘关系较近的物种组成, 群落结构表现为谱系聚集, 生境过滤起主导因素; 若 $NRI < 0$, 则表明观察到的群落谱系结构指数显著大于零模型随机化后的群落, 物种之间的谱系距离比预期的远, 说明群落的谱系结构趋向于由亲缘关系较远的物种组成, 群落结构表现为谱系发散, 竞争排斥起主导因素; 若 $NRI = 0$, 说明在谱系结构上的组成是随机的, 无明显的谱系结构^[23]。

上述指数的计算使用 R-4.1.2 中的 Picante 包完成^[24]。零模型的选择使用独立交换算法(independent swap), 对于结果保留两位小数。

2 结果与分析

2.1 黄河口及其邻近水域鱼类群落谱系结构的时间变化

分别以各月份出现在黄河口及其邻近水域的鱼类为目标群落, 黄河口及其邻近水域鱼类群落不同月份间净亲缘关系指数如表 1 所示。鱼类群落净亲缘关系指数在 2 月和 4 月表现为负值, 在其他月份均为正值。其中, 在 6 月净亲缘关系指数最大为 0.60, 在 4 月最低为-0.80。除了 2 月和

4 月外, 不同月份间净亲缘关系指数差异较小。以季节看, 秋季(10 月)净亲缘关系指数最高, 其次为夏季(8 月), 春季略小于秋季; 冬季(2 月)最低, 并表现为负值。

2.2 全年站位上黄河口及其邻近水域鱼类群落的谱系结构的变化

以全年出现在每个站位上的鱼类为目标群落, 黄河口及其邻近水域鱼类群落不同站位在全年的净亲缘关系指数的空间分布如图 3 所示。净亲缘关系指数呈现出由入海口处向周围邻近海域升高的趋势。净亲缘关系指数的值在-3.49~0.69 之间, 总体来说变化范围较小。净亲缘关系指数在入海口处表现为负值, 在其他站位大部分表现为正值, 南部海域的净亲缘关系指数总体上高于北部海域。

2.3 不同月份站位上黄河口及其邻近水域鱼类群落谱系结构的变化

以每个月份出现在各个站位上的鱼类为目标群落, 黄河口及其邻近水域鱼类群落净亲缘关系指数在不同月份的空间分布如图 4 所示。不同月

表 1 不同月份黄河口及其邻近水域鱼类群落净亲缘关系指数

Tab. 1 Net relatedness index of fish communities in different months in the Yellow River estuary and its adjacent waters

月份 month	6	7	8	10	2	4	5
净亲缘关系指数 net relatedness index	0.60	0.43	0.36	0.50	-0.76	-0.80	0.34

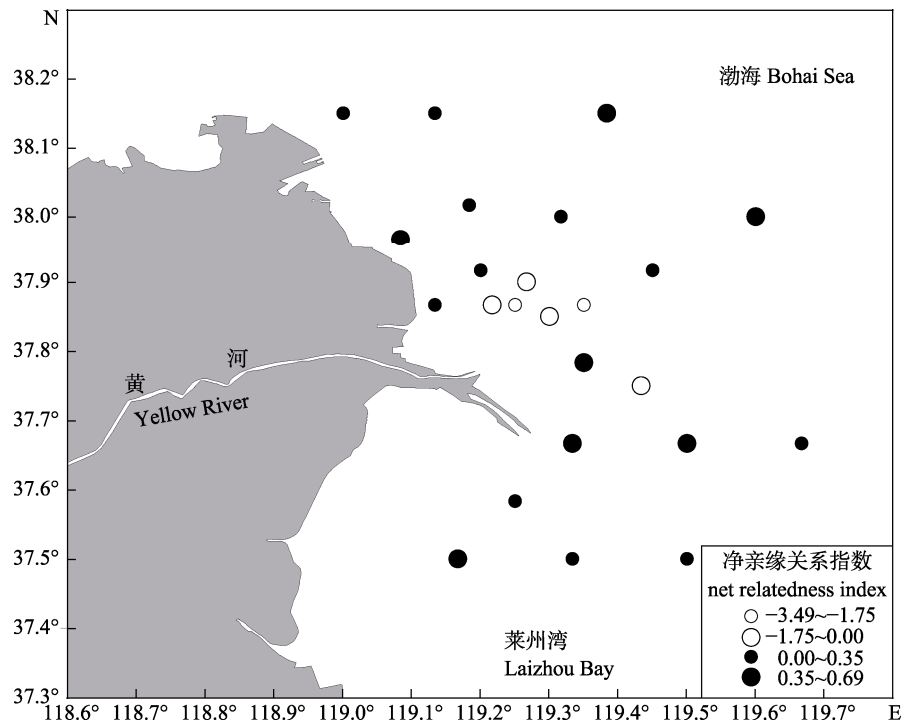


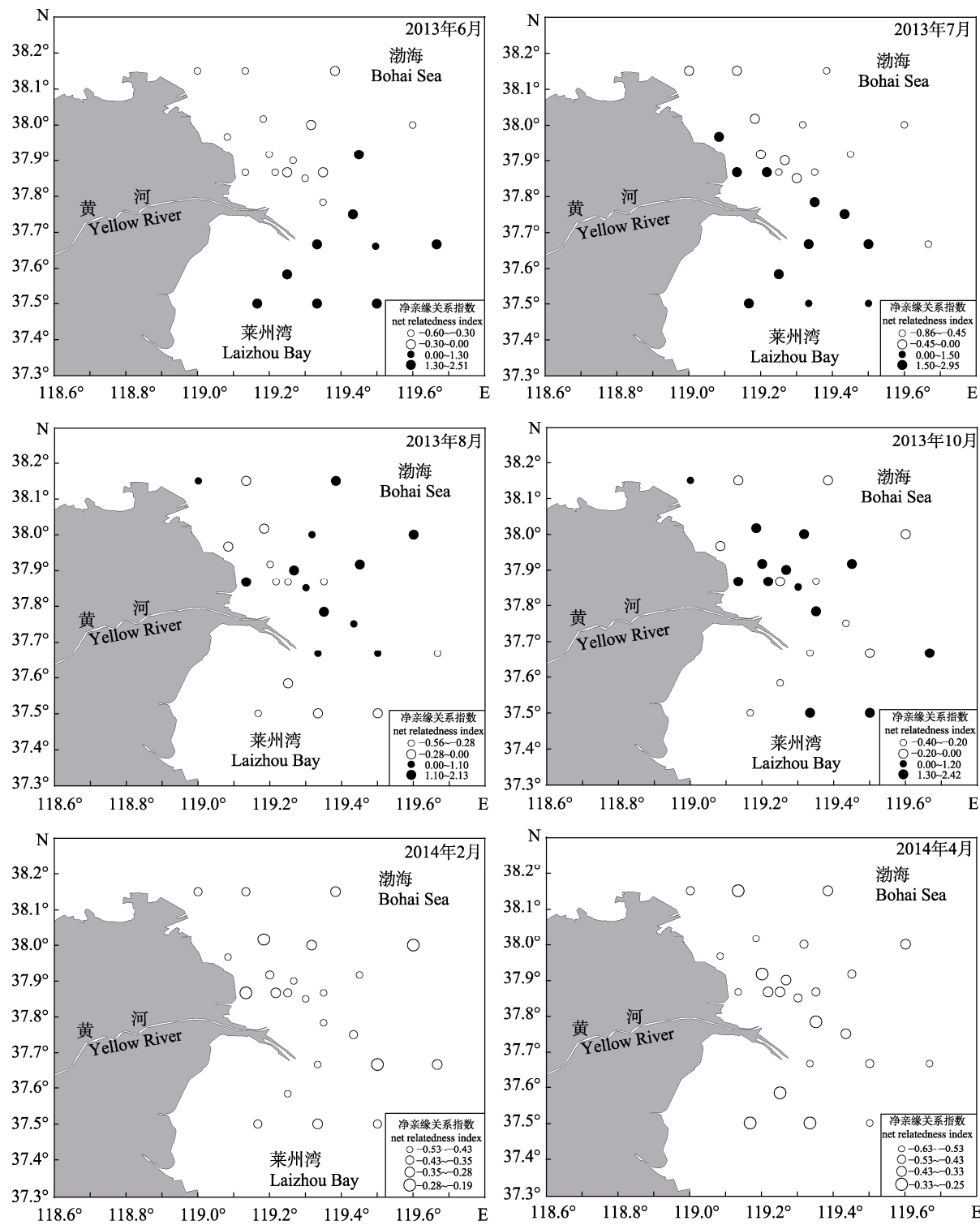
图 3 全年黄河口及其邻近水域鱼类群落净亲缘关系指数空间分布

○代表谱系发散的站位, ●代表谱系聚集的站位, 图形的大小代表净亲缘关系指数的大小。

Fig. 3 Spatial distribution of net relatedness index of fish community in whole year in the Yellow River estuary and its adjacent waters

○ represents the station with phylogenetic overdispersion,
● represents the station with phylogenetic cluster, size of legend indicates the magnitude of the net relatedness index.

份净亲缘关系指数的空间分布变化较为明显，无一致性分布规律。南部海域净亲缘关系指数大于北部海域，这与全年空间分布变化相似。在 2 月、4 月黄河口及其邻近水域净亲缘关系指数均表现为负值，其他月份谱系聚集的站点点占据了很高的比例。



(待续 to be continued)

(续图 4 Fig. 4 continued)

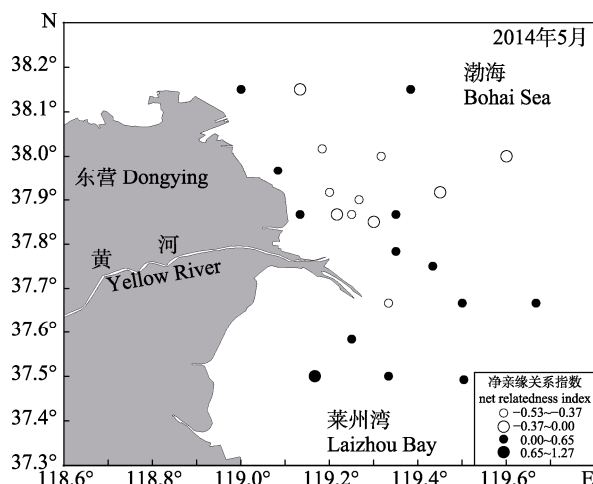


图 4 各月份黄河口及其邻近水域鱼类群落净亲缘关系指数的空间分布

○代表谱系发散的站点, ●代表谱系聚集的站点, 图形的大小代表净亲缘关系指数的大小。

Fig. 4 Spatial distribution of net relatedness index of fish community in different months in the Yellow River estuary and its adjacent waters

○ represent the station with phylogenetic overdispersion,

● represent the station with phylogenetic cluster, size of legend indicates the magnitude of the net relatedness index.

3 讨论

3.1 黄河口及其邻近水域鱼类群落谱系结构的时间变化

本研究表明, 在 2 月、4 月黄河口及其邻近水域鱼类群落谱系结构呈现发散状态, 即相对于黄河口鱼类物种库, 这两个月鱼类群落由亲缘关系较远的物种组成, 竞争排斥对 2 月、4 月鱼类群落谱系结构起着主导作用^[25]。造成谱系结构发散的原因, 一方面由于小黄鱼(*Larimichthys polyactis*)、白姑鱼(*Pennahia argentatus*)、银鲳(*Pampus argenteus*)和蓝点马鲛(*Scomberomorus niphonius*)等洄游性鱼类在 2 月洄游至越冬场、4 月尚未洄游至该水域产卵, 它们都处在系统发育树的末端较近的谱系分支上, 分支类群的缺失造成其他分支在物种库中所占比例减少, 使得谱系结构过度发散; 另一方面在这两个月份中的鱼类主要以虾虎鱼科(Gobiidae)为主, 仅有少部分站位出现了安氏新银鱼(*Neosalanx andersoni*)、方氏云鲷(*Pholis fangi*)和李氏鲷(*Callionymus richardsoni*)、短鳍鲷(*Callionymus sagitta*)等鲷类, 虾虎鱼类主要集中在近岸海域, 安氏新银鱼也多集中分布在

近河口区, 它们之间有着明显的生态位重叠, 存在着较强的种间食物竞争^[26-27], 而鲷类和方氏云鲷受到水温的影响主要集中在离岸海域。因此, 在 2 月、4 月鱼类群落谱系结构发散可能由小空间尺度内的竞争排斥和较大空间尺度内的生境过滤来共同主导^[28], 较高的生态位重叠导致种间竞争对群落的影响超过了生境过滤而占据了主导地位。

其他月份的谱系结构指数相较 2 月、4 月有明显升高, 群落谱系结构表现为谱系聚集。在夏、秋季月份黄河径流量增大, 携带大量有机质和营养盐入海, 使得该海域营养物质丰富, 引起黄河口环境以及鱼类资源结构的改变^[29]。在 6—7 月进行的调水调沙带来的可供浮游生物生长的营养盐和生物碎屑, 也为鱼类提供了良好的生存环境^[30-31], 同时洄游性鱼类在该海域出现, 使得该时期鱼类物种数量增多^[32], 当群落物种占据了物种库内大部分分支类群, 系统发育树分支比例增加, 会明显提高群落的谱系聚集程度^[33]。环境变量类似于生境过滤器^[34], 使群落内包含适应不同环境的鱼类, 物种增多会导致出现不同资源利用方式的物种, 种间竞争会随之减弱^[33]。在这些月份, 生境多样性的增加使得群落容纳的鱼种数增加, 在调

查中夏季鱼类明显多于冬季,说明更多鱼类适应夏季黄河口水域环境^[29],环境因素在该时期对鱼类群落的谱系结构起着主导作用。

3.2 黄河口及其邻近水域鱼类群落的谱系结构的空

3.2.1 全年站位上黄河口及其邻近水域鱼类群落的谱系结构的变化 黄河口及其邻近水域鱼类群落谱系结构在不同站位间呈现一定变化。从全年看,除入海口处站位的鱼类群落结构表现为谱系发散状态外,其余站位鱼类群落谱系结构都呈现为谱系聚集状态,表明在黄河口大部分海域由亲缘关系较近的鱼种组成群落。黄河口及其邻近水域受到捕捞、污染等各种人为活动,该海域存在有机物质超标、水体富营养化现象^[35],人为干扰作为一种可能的生境过滤因素会使群落的发散程度降低^[36-37],导致黄河口大部分海域的鱼类群落都呈现为谱系聚集的格局。本研究中谱系发散的站位大都在入海口附近,其原因可能是由于黄河入海径流携带的淡水、营养盐和泥沙的常年作用使得入海口处形成了较为独特的生态环境,环境异质性较高,从而促使不同生活特征的鱼类共存,杨婷越等^[10]的研究也指出,特殊的环境因子会推动着鱼类群落结构的转变。入海口处的站位出现了其他站位没有出现或者很少出现的鱼种,比如黑鳃梅童(*Collichthys niveatus*)、多鳞鱖(*Sillago sihama*)、细条天竺鲷(*Apogon lineatus*)等,它们的增加使得群落包含了更多类群,导致群落物种之间功能性状的相似度降低和生态位的分化^[19],远缘物种的增加使得谱系结构超过了谱系聚集的临界点,导致入海口处鱼类群落转变为谱系发散。远缘物种在系统发育树上分布更为广泛,增加了系统发育树末端分支比例,它们的存在或者缺失会改变群落的谱系结构^[38]。距离河口较远的站位受到外海冷水的影响,出现了方氏云鲷、石鲮(*Kareius bicoloratus*)等大量冷水种,它们分支类群较为近,导致外河口区谱系结构变为聚集。不同物种对于群落的谱系结构影响不同,因此在资源保护中要多注意这些出现频率较少但对群落谱系结构具有很大影响的物种^[39]。本研究中大多数站位的净亲缘关系指数都在零值附近,表

明生境过滤和竞争排斥共同主导着该海域鱼类群落构建。

3.2.2 不同月份站位上黄河口及其邻近水域鱼类群落谱系结构的变化 以各月份不同站位为尺度的计算结果来看,2月、4月全海域净亲缘关系指数都表现为负值,说明在这两个月所有站位上的鱼类群落相对于黄河口物种库来说表现为谱系发散,可能是在2月、4月洄游性鱼类离开或尚未到达该海域以及长期高强度捕捞导致的定居性鱼种减少,黄河口及其邻近水域鱼种数较少^[18],使得鱼类在系统发育树上的分布较为分散,鱼类之间谱系距离相对较远,谱系离散度增加,群落结构表现为谱系发散;其他月份随着鱼类物种数量的增多,鱼种数量有所增加,表现为谱系聚集的站位点增多。但群落谱系结构除了受到环境因素的影响,还受到群落本身的构建机制、物种数量和研究尺度的影响^[40-41],在全年尺度上计算出的谱系发散的站位点要多于站位点,说明随着研究区域的缩小,小尺度下的生境较为均质,资源相对有限,物种对于某种环境的依赖会使得物种之间的竞争对群落结构起主导作用^[42]。这也与Hubert等^[43]对印度洋及太平洋珊瑚礁鱼类谱系结构研究类似,随着研究尺度的增大,群落内环境变量增多,生境过滤则成为影响群落谱系结构的主要因素。

黄河口及其邻近水域鱼类群落的谱系结构以月尺度计算在2、4月鱼类群落表现为谱系发散;不同站位以全年为尺度,在入海口处的谱系结构表现为谱系发散,其他站位点为谱系聚集;不同站位在以月份为尺度表现出不同的分布格局,在2、4月全海域都为谱系发散,其他月份多数站位鱼类群落表现为谱系聚集。黄河口及其邻近水域环境异质性较高,在不同时空尺度下鱼类群落的组成有很大变化,导致谱系结构略有不同,但谱系结构的研究并不是要否认某一生态过程,不同时空尺度下物种的生态学作用是不同的,因此我们要关注鱼类群落在不同时空尺度下的变化规律,进行综合考量。谱系结构还会受到群落物种组成、环境因素等影响,因此在未来的研究中应综合比较分析其他影响因素对于谱系结构的影响。

参考文献:

- [1] Rosindell J, Hubbell S P, Etienne R S. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography at age ten[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2011, 26(7): 340-348.
- [2] Barker G M. Phylogenetic diversity: a quantitative framework for measurement of priority and achievement in biodiversity conservation[J]. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2002, 76(2): 165-194.
- [3] Chao A, Chiu C H, Jost L. Unifying species diversity, phylogenetic diversity, functional diversity, and related similarity and differentiation measures through Hill numbers[J]. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 2014, 45(1): 297-324.
- [4] Webb C O. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees[J]. *American Naturalist*, 2000, 156(2): 145-155.
- [5] Webb C O, Ackerly D D, McPeck M A, et al. Phylogenies and community ecology[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, 33(1): 475-505.
- [6] Gonzalez-Orozco C E, Sosa C C, Thornhill A H, et al. Phylogenetic diversity and conservation of crop wild relatives in Colombia[J]. *Evolutionary Applications*, 2021, 14(11): 2603-2617.
- [7] Laís S, Cassemiro F A S, Albert J S, et al. Drivers of phylogenetic structure in Amazon freshwater fish assemblages[J]. *Journal of Biogeography*, 2022, 49(2): 310-323.
- [8] Rao M D, Feng G, Zhang J L, et al. Effects of environmental filtering and dispersal limitation on species and phylogenetic beta diversity in Gutianshan National Nature Reserve. *Chinese Science Bulletin*, 2013, 58(13): 1204-1212. [饶米德, 冯刚, 张金龙, 等. 生境过滤和扩散限制作用对古田山森林物种和系统发育 β 多样性的影响[J]. *科学通报*, 2013, 58(13): 1204-1212.]
- [9] Zhang X, Yang T Y, Luo X H, et al. Fish phylogenetic community structure in the Poyang Lake and its tributary the Xiushui River in summer[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2020, 44(6): 1297-1312. [张旭, 杨婷越, 罗小红, 等. 鄱阳湖湖区及支流修水夏季鱼类系统发育群落结构分析[J]. *水生生物学报*, 2020, 44(6): 1297-1312.]
- [10] Yang T Y, Yu D, Gao X, et al. Mechanism of fish community assembly in middle reaches of the Yangtze River[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2020, 44(5): 1045-1054. [杨婷越, 俞丹, 高欣, 等. 长江中游干流鱼类群落构建机制分析[J]. *水生生物学报*, 2020, 44(5): 1045-1054.]
- [11] Keddy P A. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology[J]. *Journal of Vegetation Science*, 1992, 3(2): 157-164.
- [12] Weiher E, Keddy P A. The assembly of experimental wetland plant communities[J]. *Oikos*, 1995, 73(3): 323-325.
- [13] Chen D G, Shen W Q, Liu Q, et al. The geographical characteristics and fish species diversity in the Laizhou Bay and Yellow River estuary[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2000, 7(3): 46-52. [陈大刚, 沈谓铨, 刘群, 等. 莱州湾及黄河口水域地理学特征与鱼类多样性[J]. *中国水产科学*, 2000, 7(3): 46-52.]
- [14] Zhu X H, Miu F, Liu D, et al. Spatiotemporal pattern and dominant component of fish community in the Yellow River estuary and its adjacent waters[J]. *Studia Marina Sinica*, 2001, 43(43): 141-151. [朱鑫华, 缪锋, 刘栋, 等. 黄河口及邻近海域鱼类群落时空格局与优势种特征研究[J]. *海洋科学集刊*, 2001, 43(43): 141-151.]
- [15] Zhang X. Primary studies on fishery resources investigation and evaluation of the Yellow River Estuary[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2009. [张旭. 黄河口海域渔业资源调查及现状评价的初步研究[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2009.]
- [16] Liu S, Zhang J M, Leng Y. Species and distribution characteristics of fish eggs and larvae at the Yellow River Estuary[J]. *Marine Science Bulletin*, 2011, 30(6): 662-667. [刘霜, 张继民, 冷宇. 黄河口及附近海域鱼卵和仔鱼种类组成及分布特征[J]. *海洋通报*, 2011, 30(6): 662-667.]
- [17] Lv Z B, Liu F, Qu Y B, et al. Fish community diversity in the Huanghe estuary and its adjacent area in summer, 2010[J]. *Progress in Fishery Sciences*, 2013, 34(2): 10-18. [吕振波, 李凡, 曲业兵, 等. 2010 年夏季黄河口及其邻近海域鱼类群落多样性[J]. *渔业科学进展*, 2013, 34(2): 10-18.]
- [18] Gao H. Study on fishery biodiversity and habitat of the Yellow River estuary and its adjacent waters[D]. Yantai: Yantai University, 2021. [高涵. 黄河口及其邻近海域渔业生物多样性与生境研究[D]. 烟台: 烟台大学, 2021.]
- [19] Swenson N G, Enquist B J, Pither J, et al. The problem and promise of scale dependency in community phylogenetics[J]. *Ecology*, 2006, 87(10): 2418-2424.
- [20] Zhang C L, Cheng Q T, Zheng B S, et al. A Survey of Fishes in the Yellow Sea and Bohai Sea[M]. Beijing: Science Press, 1955: 1-8. [张春霖, 成庆泰, 郑葆珊, 等. 黄渤海鱼类调查报告[M]. 北京: 科学出版社, 1955: 1-8.]
- [21] General Administration of Quality Supervision, Inspection and Quarantine of the People's Republic of China, Standardization Administration of the People's Republic of China. GB/T12763.6-2007 Specifications for Oceanographic Survey Part 6: Marine Biological Survey[S]. Beijing: China Standards Press, 2007. [中华人民共和国国家质量监督检

- 检验检疫总局, 中国国家标准化管理委员会. GB/T12763.6-2007 海洋调查规范 第 6 部分: 海洋生物调查[S]. 北京: 中国标准出版社, 2007.]
- [22] Zhang L N, Rong C H, He Y, et al. A bird's eye view of the algorithms and software packages for reconstructing phylogenetic trees[J]. Zoological Research, 2013, 34(6): 640-650. [张丽娜, 荣昌鹤, 何远, 等. 常用系统发育树构建算法和软件鸟瞰[J]. 动物学研究, 2013, 34(6): 640-650.]
- [23] Webb C O, Ackerly D D, Kembel A S W. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution[J]. Bioinformatics, 2008, 24(18): 2098-2100.
- [24] Kembel S W, Cowan P D, Helmus M R, et al. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology[J]. Bioinformatics, 2010, 26(11): 1463-1464.
- [25] MacArthur R, Levins R. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species[J]. American Naturalist, 1967, 101(921): 377-385.
- [26] 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.]
- [27] 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.]
- [28] Shi Y R, Shen X Q, Wang Y L. Mechanisms structuring the coexistence of species in Meizhou Bay fish assemblages[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2016, 23(1): 169-176. [史赞荣, 沈新强, 王云龙. 海湾鱼类群落物种共存机制——以湄洲湾为例[J]. 中国水产科学, 2016, 23(1): 169-176.]
- [29] Wang J, Zhang C L, Xue Y, et al. Composition of ecological groups and their seasonal changes of fish in Yellow River Estuary and its adjacent waters[J]. Periodical of Ocean University of China, 2019, 49(4): 41-51. [王娇, 张崇良, 薛莹, 等. 黄河口及其邻近水域鱼类生态类群组成及其季节变化[J]. 中国海洋大学学报: 自然科学版, 2019, 49(4): 41-51.]
- [30] Ma J, Chen H J, Liu G X. Study on the zooplankton community structure in the Yellow River Estuary and its adjacent waters in summer, 2007[J]. Periodical of Ocean University of China, 2012, 42(5): 74-80. [马静, 陈洪举, 刘光兴. 2007 年夏季黄河口及其邻近水域浮游动物的群落特征[J]. 中国海洋大学学报: 自然科学版, 2012, 42(5): 74-80.]
- [31] Chen N, Xu B D, Zhang C L et al. Composition and distribution of fishery resources before and after the water and sediment discharge regulation in the Yellow River estuary[J]. Journal of Fishery Sciences of China, 2017, 24(5): 953-962. [陈宁, 徐宾铎, 张崇良, 等. 调水调沙前后黄河口渔业资源结构变化[J]. 中国水产科学, 2017, 24(5): 953-962.]
- [32] Zheng L. Preliminary study of fish community structure in Yellow River estuary waters[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2014. [郑亮. 黄河口海域鱼类群落结构初步研究[D]. 上海: 上海海洋大学, 2014.]
- [33] Swenson N G. Phylogenetic resolution and quantifying the phylogenetic diversity and dispersion of communities[J]. Plos One, 2009, 4(2): e4390.
- [34] Huang J X, Zheng F Y, Mi X C. Influence of environmental factors on phylogenetic structure at multiple spatial scales in an evergreen broad-leaved forest of China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2010, 34(3): 309-315. [黄建雄, 郑凤英, 米湘成. 不同尺度上环境因子对常绿阔叶林群落的谱系结构的影响[J]. 植物生态学报, 2010, 34(3): 309-315.]
- [35] Niu M X, Wang J. Review on estuary ecosystem health assessment[J]. Chinese Journal of Ecology, 2014, 33(7): 1977-1982. [牛明香, 王俊. 河口生态系统健康评价研究进展[J]. 生态学杂志, 2014, 33(7): 1977-1982.]
- [36] Jia Y T, Kennard M J, Liu Y H, et al. Human disturbance and long-term changes in fish taxonomic, functional and phylogenetic diversity in the Yellow River, China [J]. Hydrobiologia, 2020, 847(18): 3711-3725.
- [37] Dong L, Wang J, Liu Y G, et al. Phylogenetic structure of *Vitex negundo* var. *heterophylla* shrub communities and *Spiraea trilobata* shrub communities in the North Taihang Mountains[J]. Biodiversity Science, 2021, 29(1): 21-31. [董雷, 王静, 刘永刚, 等. 太行山北段地区荆条灌丛和三裂绣线菊灌丛群落谱系结构[J]. 生物多样性, 2021, 29(1): 21-31.]
- [38] Winter M, Devictor V, Schweiger O. Phylogenetic diversity and nature conservation: where are we?[J]. Trends in Ecology and Evolution, 2013, 28(4): 199-204.
- [39] Qian H, Chu C, Li D J, et al. Effects of nonnative species on phylogenetic dispersion of freshwater fish communities in North America[J]. Diversity and Distributions, 2023, 29(1): 143-156.
- [40] Swenson N G, Enquist B J, Thompson J, et al. The influence of spatial and size scale on phylogenetic relatedness in tropical forest communities[J]. Ecology, 2007, 88(7): 1770-1780.

- [41] Cavender-Bares J, Kozak K H, Fine P, et al. The merging of community ecology and phylogenetic biology[J]. *Ecology Letters*, 2009, 12(7): 693-715.
- [42] Niu H Y, Wang Z F, Lian J Y, et al. New progress in community assembly: community phylogenetic structure combining evolution and ecology[J]. *Biodiversity Science*, 2011, 19(3): 275-283. [牛红玉, 王峥嵘, 练琚愉, 等. 群落构建研究的新进展: 进化和生态相结合的群落谱系结构研究[J]. *生物多样性*, 2011, 19(3): 275-283.]
- [43] Hubert N, Paradis E, Bruggemann H, et al. Community assembly and diversification in Indo-Pacific coral reef fishes[J]. *Ecology and Evolution*, 2011, 1(3): 229-277.

Phylogenetic structure of fish community at different spatio-temporal scales in the Yellow River estuary and its adjacent waters

WANG Baoliang¹, DONG Xiuqiang³, JI Yupeng^{1,2}, XUE Ying^{1,2}, ZHANG Chongliang^{1,2}, XU Binduo^{1,2}

1. College of Fisheries, Ocean University of China, Qingdao 266003, China;

2. Field Observation and Research Station of Haizhou Bay Fishery Ecosystem, Ministry of Education, Qingdao 266003, China;

3. Shandong Fishery Development and Resource Conservation, Yantai 264003, China

Abstract: This study aimed to explore the distribution patterns of the phylogenetic structure of fish communities and the maintenance mechanism of fish diversity at different spatio-temporal in the Yellow River estuary and its adjacent waters and discuss the main influencing factors affecting community assembly. This study focused on the fish communities in the whole area of the Yellow River estuary and its adjacent waters and used the net relatedness index (NRI) to analyze the spatio-temporal changes in the phylogenetic structure of the fish community, considering the phylogeny of fish species based on data collected from different surveys. The surveys were conducted in June, July, August, and October 2013; and February, April, and May 2014 in the Yellow River estuary and its adjacent waters from 2013 to 2014. The results showed that in the whole area of the Yellow River estuary and its adjacent waters, community structures in February and April 2014 were phylogenetically overdispersed, and competitive exclusion may be the main influencing factor in community assembly. Meanwhile, in other months, the community structures were phylogenetically clustered, and habitat filtering may be the dominant factor in the community assembly of fish assemblages. The fish communities were phylogenetically clustered, and habitat filtering might have played a major role in the phylogenetic structure of fish communities at each station throughout the year, except for the phylogenetic structure of fish communities at stations near the estuary, which showed that phylogenetic overdispersion and competitive exclusion played a dominant role. The NRI of fish communities among different stations varied slightly each month, and the community structures at most stations were phylogenetically clustered in different months, except for February and April 2014, indicating that habitat filtering was the main driving factor. Fish communities have different species compositions and phylogenetic structures at different spatiotemporal scales in the Yellow River estuary and its adjacent waters. Habitat filtering played a dominant role in phylogenetic structure at large spatio-temporal scales, whereas competition exclusion was the main driving factor in the phylogenetic structure at small spatio-temporal scales.

Key words: the Yellow River estuary; fish communities; phylogenetic structure; habitat filtering; competitive exclusion

Corresponding author: XU Binduo. E-mail: bdxu@ouc.edu.cn