

DOI: 10.12264/JFSC2024-0301

## 2013—2022 年海州湾及其邻近海域鱼类群落物种共存格局的年际变化

刘伟辰<sup>1</sup>, 薛莹<sup>1, 2, 3</sup>, 张崇良<sup>1, 2, 3</sup>, 纪毓鹏<sup>1, 3</sup>, 任一平<sup>1, 2, 3</sup>, 徐宾铎<sup>1, 2, 3</sup>

1. 中国海洋大学水产学院, 山东 青岛 266003;
2. 青岛海洋科技中心, 海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室, 山东 青岛 266237;
3. 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

**摘要:** 物种共存是群落生态学的核心问题之一, 探究群落物种共存格局可以更好地理解影响群落构建的生态过程。在 ENSO 事件频发的背景下, 海州湾鱼类群落物种共存格局的年际变化及其对 ENSO 事件的响应尚不清晰。本文根据 2013—2022 年海州湾及其邻近海域鱼类资源调查数据和海洋尼诺指数数据, 应用零模型分析方法, 研究了该海域春、秋季鱼类群落物种共存格局的年际变化及其与海洋尼诺指数的关系。结果表明, 海州湾鱼类群落在 2013—2022 年总体上呈现出非随机物种共存格局, 在大多数年份表现为聚集共存模式, 且秋季比春季的聚集模式更为明显; 鱼类群落物种共存格局受到重要物种对的影响, 重要物种对组成存在年际变化; 在大多情况下, 方氏云鲷(*Enedrias fangi*)、大泷六线鱼(*Hexagrammos otakii*)等优势种与其它鱼种形成聚集共存模式, 而鲆鲽类、鲷类等鱼种与其他鱼种形成离散共存格局; 鱼类群落物种共存格局受到零模型中  $C$  得分指数( $C$ -score)和方差比率( $V$ -ratio)指标选择的影响; 当处于 ENSO 中性状态时, 物种共存格局多表现为聚集模式, 而当发生 ENSO 事件时, 物种共存格局大多从聚集模式转变为随机模式, 且物种共存格局与海洋尼诺指数的波动趋势存在一定的相关性。

**关键词:** 物种共存; 群落构建; 零模型; 群落结构; 物种对

中图分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2025)03-0349-13

物种共存是群落生态学研究的核心问题之一<sup>[1]</sup>, 研究物种共存格局有助于深入理解群落物种多样性的维持机制<sup>[2]</sup>。目前关于物种共存主要存在着群落中性理论和生态位理论的争论<sup>[3]</sup>, 也有学者将群落构建机制类型分为中性作用、竞争排斥和环境过滤作用<sup>[4-5]</sup>。中性理论认为物种在生态学上是等价的; 竞争排斥认为群落内部有限的资源、种间竞争是物种生态位分化的主要原因<sup>[6]</sup>; 环境过滤则认为群落物种共存是由物种适应局域生境条件的独特性造成的<sup>[7]</sup>。群落共存格局可能是多种生态过程共同作用的结果, 并非由某单一共存类型主导, 所以探究影响群落构建最主要的生态

过程尤为重要。

Gotelli<sup>[8]</sup>提出的零模型分析方法, 可以很好地反映物种共存格局。零模型分析方法在溪流、湖泊、近岸、海湾等水域鱼类群落物种共存格局研究中有广泛应用。应用零模型分析鱼类群落物种共存格局, 有助于深入探究鱼类群落构建的潜在生态过程。例如, 安大略省 5 个不同地区湖泊的鱼类群落表现为非随机结构<sup>[9]</sup>; 溪流水域鱼类物种共存的非随机模式由环境过滤(非生物因素)主导<sup>[10]</sup>; 湄洲湾鱼类群落受到竞争排斥与生境过滤的共同作用<sup>[11]</sup>; 长江口水域鱼类群落物种共存格局主要受到环境过滤机制的影响<sup>[12]</sup>; 种间

收稿日期: 2024-09-23; 修订日期: 2024-11-18.

基金项目: 国家重点研发计划项目(2022YFD2401301); 山东省自然科学基金项目(ZR2023MD096).

作者简介: 刘伟辰(2000-), 男, 硕士研究生, 研究方向为渔业资源生态学. E-mail: 21220511080@stu.ouc.edu

通信作者: 徐宾铎, 副教授, 研究方向为渔业资源与生态学. E-mail: bdxu@ouc.edu.cn

相互作用是影响群落构建的重要因素<sup>[13-15]</sup>。

当前,阐明鱼类群落的物种共存机制对于实施基于生态系统的渔业管理愈发重要<sup>[16-18]</sup>。因此,探究鱼类物种共存机制可以更好地理解鱼类群落构建机制、保护生物多样性和实施渔业科学管理。温带近海是许多鱼类产卵、育幼和索饵的重要场所,其对于鱼类种群补充、维持生态多样性以及渔业管理都起着至关重要的作用<sup>[19]</sup>。海州湾是黄海多种经济鱼类的产卵场、育幼场和索饵场,曾是重要渔场之一<sup>[20]</sup>。对于海州湾鱼类群落物种多样性、分类学多样性、功能多样性和群落结构时空变化及其与环境因子的关系等已有较多研究<sup>[21-23]</sup>。Wang 等<sup>[24]</sup>研究了 2013—2015 年海州湾鱼类群落物种共存的时空变化,表明了在不同季节和区域,海州湾鱼类群落物种共存格局相对稳定。除过度捕捞等人为干扰外,从鱼类种群到整个海洋生态系统,也受到气候变化的影响。众所周知,厄尔尼诺、拉尼娜等事件是发生在太平洋赤道中部和东部一带每隔几年发生的海水温度长期异常偏暖、偏寒的现象<sup>[25-28]</sup>。厄尔尼诺、拉尼娜事件愈发频繁,引起了全球和区域年际尺度的海洋环境变化<sup>[29]</sup>,进而影响了鱼类的生存繁殖、栖息分布以及洄游习性等,导致海洋生物多样性及生态系统的变化<sup>[30-31]</sup>。在 2013—2022 年间,异常厄尔尼诺-南方涛动(El Niño-Southern Oscillation, ENSO)事件引起的海洋环境的年际尺度变化可能对鱼类物种共存格局产生影响,但目前尚缺乏深入研究。

本研究基于海州湾及其邻近海域 2013—2022 年春、秋季鱼类资源调查数据,应用零模型分析方法,研究了该水域鱼类群落物种共存格局的年际变化及其与 ENSO 的关系,识别影响鱼类群落物种共存格局的重要物种对,探究 2013—2022 年海州湾及其邻近海域鱼类群落共存格局的变化规律,以期深入理解海湾鱼类群落构建机制以及实施渔业科学管理提供参考依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 数据

数据来源于 2013—2022 年春季、秋季在海州湾及其邻近海域开展的渔业资源底拖网调查。调查

海域的范围为 34°20′—35°40′N, 119°10′—121°10′E 之间海域。对于调查站位设计,采用了分层随机调查设计方法。首先将调查海域划分为经纬度 10′×10′的 76 个小区。然后根据水深、底质等因素的差异,将这 76 个小区归类为 A、B、C、D 和 E 共 5 个区域<sup>[32]</sup>。各航次都在各区域内随机选择 2、4、2、7 和 3 个,共 18 个站位开展调查(图 1)。本研究中底拖网作业调查船只功率为 220 kW,预设拖网时间为 1 h,拖速为 3 n mile/h。拖网时网口水平扩张宽度约为 25 m,囊网网目尺寸为 17 mm。拖网调查、样品取样、保存和分析处理按照《海洋调查规范第 6 部分:海洋生物调查》(GB/T 12763.6—2007)要求进行。

海洋尼诺指数(Oceanic Niño Index, ONI)是当前美国国家海洋和大气管理局度量厄尔尼诺和拉尼娜事件的最常用指标,ONI 依据 Niño3.4 区(170°W—120°W, 5°S—5°N)海水表面温度距平值(sea surface temperature anomaly, SSTA)来计算获取,本文研究数据来源于 NOAA ([https://origin.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis\\_monitoring/ensostuff/ONI\\_v5.php](https://origin.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ONI_v5.php))。

### 1.2 分析方法

**1.2.1 零模型分析** 本研究基于 2013—2022 年春季和秋季调查鱼类存在/缺失(1/0)数据矩阵进行零模型分析,其中矩阵的列代表调查站位,行则代表不同鱼种。选择固定-等概率算法(fixed-equiprobable algorithm, FE)进行模拟,该方法中行总和是固定的,列总和被视为等概率的,不容易出现 I 型错误<sup>[7]</sup>。

选取 C 得分指数(C-score)和方差比率(V-ratio)两个指标分析鱼类群落物种共存格局,两种指标的结合被认为可以更好地反映结果<sup>[7]</sup>。

C-score 的计算公式为<sup>[7]</sup>:

$$C\text{-score} = \Sigma(S_i - Q)(S_k - Q) / (R(R - 1) / 2)$$

式中,  $S_i$ 、 $S_k$  为物种  $i$ 、物种  $k$  在站位中出现的次数(行总数);  $R$  为矩阵中行的数量(等于物种数);  $Q$  为两物种共同出现的采样地点数量。若 C-score 值越大,物种共存的可能性越小;反之,则物种共存的可能性越大。如果 C-score 值显著大于或小于随机值,即 C-score 值位于 10000 次模拟值 95%

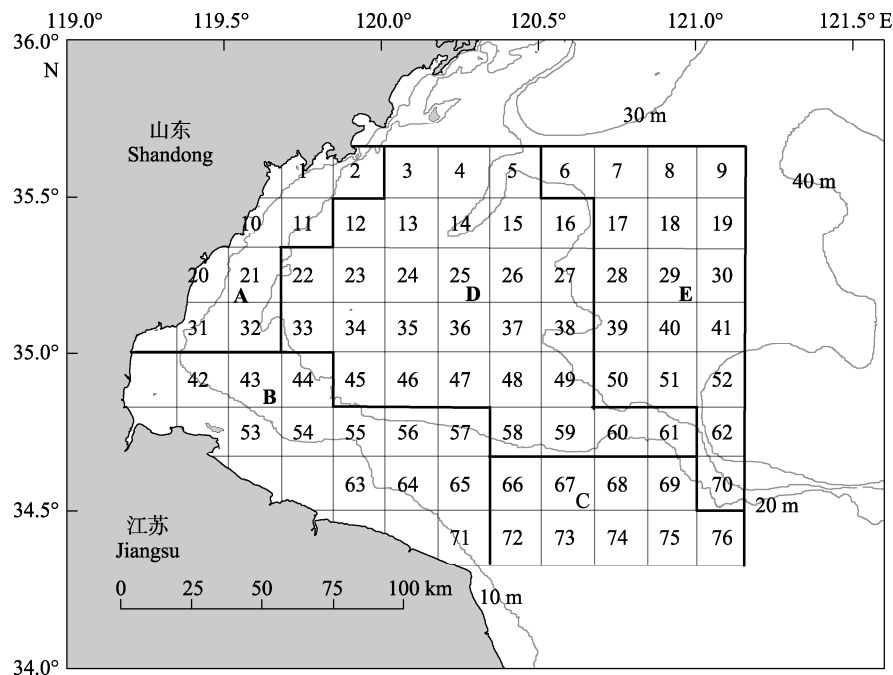


图 1 海州湾及其邻近海域渔业资源底拖网调查区域

Fig. 1 Bottom trawl survey area for fishery resources in the Haizhou Bay and its adjacent waters

置信区间外时,则表示此物种共存模式具有一定的非随机结构<sup>[7]</sup>。

*V*-ratio 的计算公式为<sup>[7]</sup>:

$$V\text{-ratio} = \sigma^2(\text{column sums}) / \sum \text{row} \sigma^2$$

其中  $\sigma^2$  表示方差。该公式表示矩阵中每列(采样站位)和的方差与行(鱼种)的方差和的比值。其值是由矩阵中数值决定的,反映出鱼种数的变异程度。

零假设是指物种共存格局表现出随机结构。当观测值分布在 10000 次模拟值 95% 置信区间内时,接受零假设;反之,拒绝零假设。对于 *C*-score, 当其观测值小于 10000 次模拟值的 95% 置信区间下限时,则说明群落呈现出聚集格局,生境过滤可能在该物种共存过程中发挥重要作用;当其观测值大于 10000 次模拟值的 95% 置信区间上限时,则说明物种共存倾向于分离格局,在该群落中竞争排斥关系占主导。对于 *V*-ratio, 其判断方式与 *C*-score 相反<sup>[7]</sup>。

选用 *C*-score 和 *V*-ratio 两个指标的标准化效应指数 SES (standardized effect size, SES) 来分析鱼类物种共存格局<sup>[24]</sup>, 标准化效应指数的公式为:

$$SES = \frac{I_{\text{obs}} - I_{\text{sim}}}{SD_{\text{sim}}}$$

其中  $I_{\text{obs}}$  为 *C*-score 或 *V*-ratio 的观测值,  $I_{\text{sim}}$  为零模型分析的模拟值,  $SD_{\text{sim}}$  为零模型分析模拟值的标准差。对于 *C*-score 和 *V*-ratio, 当 SES 在 -2~2 之间时,物种共存格局呈随机分布 ( $P > 0.05$ )。对于 *C*-score, SES 大于 2.0 表示物种共存呈现出分离格局,小于 -2.0 表示群落呈现聚集格局。但是对于 *V*-ratio, SES 大于 2.0 表示物种共存呈现出聚集格局,小于 -2.0 表示群落呈现分离格局。上述分析均通过 R 语言程序包 EcoSimR 实现<sup>[33]</sup>。应用 Pearson 相关系数分析 *C*-score 和 *V*-ratio 指标的 SES 值与海洋尼诺指数的相关性。

**1.2.2 重要物种对分析** 根据物种共存概率模型,当两个物种分布彼此独立时,比较两个物种在随机模型中共同出现的频率和实际调查所观测的频率,随机模型的频率值可能会大于、小于或等于实际观测的频率值,基于此将物种对关系分类为具有正关联、负关联和随机关联三种<sup>[34]</sup>。对于物种共存概率模型,首先根据物种库创建一个完全随机的存在/缺失数据矩阵,再将观测的物种存在/缺失数据矩阵与随机矩阵进行比较,确定观测的矩阵是否具有结构。将观测的物种出存概率当作指标,若观测的物种出存概率大于模型模拟概率的平均值,表示两物种呈现聚集的共存格局;反

之则表示两物种呈现离散的共存格局。为佐证模型分析的合理性,加入鱼类适温性、洄游特征等生态类型进行分析<sup>[22]</sup>。重要物种对分析通过 R 语言程序包 cooccur 计算<sup>[35]</sup>。

## 2 结果与分析

### 2.1 物种共存格局年际变化

在零模型 FE 算法下,2016、2019、2020 和 2022 年春季,2015、2017 和 2018 年秋季表现为随机的

物种共存格局;其他年份的  $C$ -score 观测值均小于模拟值,表明 2013—2022 年鱼类群落多呈现出聚集的物种共存格局(图 2)。

2016、2019、2020 和 2022 年春季,2015、2022 年秋季表现为随机的物种共存格局;其他年份的  $V$ -ratio 观测值大于模拟值,表明鱼类群落呈现出聚集共存格局(图 2)。 $C$ -score 和  $V$ -ratio 均表明海州湾及其邻近海域鱼类群落物种共存格局具有一定的结构性,总体上呈现出聚集共存格局。

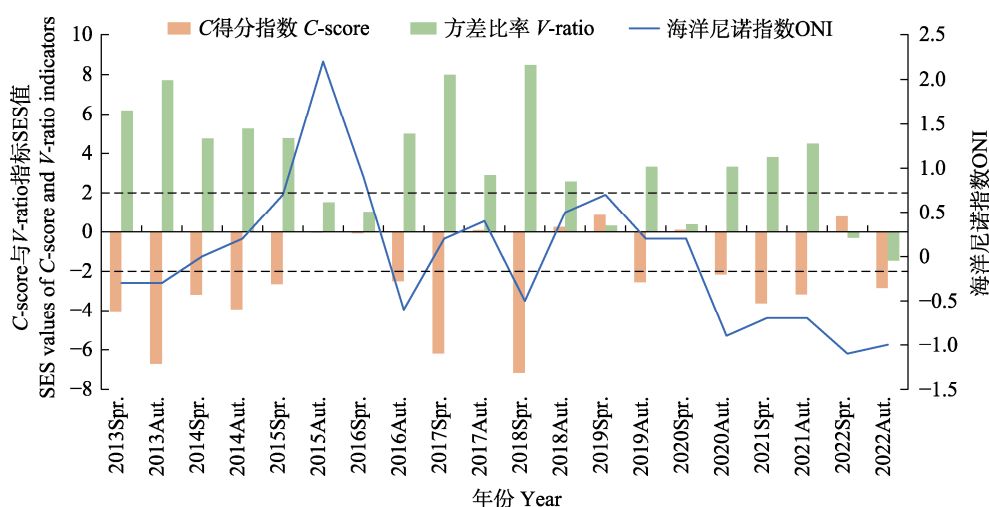


图 2 2013—2022 年海州湾及其邻近海域鱼类群落物种共存格局以及与海洋尼诺指数的关系  
 $C$ -score: 当 SES 小于 -2, 物种共存格局呈现聚集格局; 当 SES 位于 -2 至 2 之间, 表示随机格局; 当 SES 大于 2, 则表示分离格局; 基于  $V$ -ratio 的物种共存格局的分类规则与  $C$ -score 相反. Spr. 表示春季, Aut. 表示秋季.

Fig. 2 Species coexistence patterns of fish communities in the Haizhou Bay and its adjacent waters from 2013 to 2022 and their relationships with ONI

$C$ -score: the coexistence pattern of species is classified as a clustered pattern when its SES is less than -2, a random pattern when its SES is between -2 and 2, and a separated pattern when its SES is greater than 2; the classification rules based on  $V$ -ratio is opposite to that of  $C$ -score. Spr. means spring, and Aut. means autumn.

### 2.2 物种共存格局与海洋尼诺指数

2013—2022 年海洋尼诺指数有较大波动, 2015 年春季至 2016 年秋季、2018 年秋季至 2019 年春季发生了厄尔尼诺事件, 2016 年秋季、2018 年春季、2020 年秋季至 2022 年秋季发生了拉尼娜事件。 $C$ -score 与  $V$ -ratio 指标在反映物种共存格局时结果基本一致, 同时, Pearson 相关系数表明两种指标的 SES 值与海洋尼诺指数值的波动趋势具有一定相关性( $C$ -score:  $r=-0.35$ ,  $P<0.05$ ;  $V$ -ratio:  $r=0.31$ ,  $P<0.05$ )。当处于 ENSO 中性年份时, 除 2020 年春季外, 其余年份物种共存格局均表现为

聚集模式; 当年份发生了 ENSO 事件时, 除 2016 年春季、2017 年秋季、2018 年春季以及 2020 年秋季至 2021 年秋季外, 两种指标反映出的物种共存格局则从聚集模式转变为随机模式(图 2)。

### 2.3 鱼类群落重要物种对

2013—2022 年春季鱼类群落观测到的鱼种数范围为 39~50 种, 显著物种对范围为 11~54 个, 其中正值为 4~29 个, 负值为 2~35 个。秋季鱼类群落中观测到的鱼种数范围为 42~56 种, 显著物种对范围为 30~71 个, 其中正值为 14~41 个, 负值为 3~30 个(表 1)。

表 1 海州湾及其邻近海域鱼类群落共存  
物种对数量及其关系

Tab. 1 Coexistent species pairs and their relationships of fish species in the Haizhou Bay and its adjacent waters

| 季节<br>season | 年份<br>year | 鱼种数<br>number of species | 正关联值<br>positive | 负关联值<br>negative |
|--------------|------------|--------------------------|------------------|------------------|
| 春季<br>spring | 2013       | 50                       | 26               | 8                |
|              | 2014       | 44                       | 29               | 11               |
|              | 2015       | 43                       | 22               | 13               |
|              | 2016       | 45                       | 14               | 8                |
|              | 2017       | 49                       | 19               | 35               |
|              | 2018       | 39                       | 12               | 3                |
|              | 2019       | 39                       | 14               | 15               |
|              | 2020       | 41                       | 4                | 7                |
|              | 2021       | 39                       | 9                | 2                |
|              | 2022       | 49                       | 8                | 18               |
| 秋季<br>autumn | 2013       | 48                       | 31               | 3                |
|              | 2014       | 52                       | 16               | 12               |
|              | 2015       | 50                       | 20               | 12               |
|              | 2016       | 54                       | 28               | 29               |
|              | 2017       | 50                       | 26               | 28               |
|              | 2018       | 51                       | 41               | 30               |
|              | 2019       | 45                       | 22               | 8                |
|              | 2020       | 42                       | 16               | 14               |
|              | 2021       | 56                       | 14               | 21               |
|              | 2022       | 48                       | 18               | 23               |

对于春、秋季节, 不同年份筛选出的显著物种对略有差别, 但是大多数鱼种间呈现出聚集或者离散的情况。在春季, 鲢(*Engraulis japonicus*)、皮氏叫姑鱼(*Johnius belangerii*)、长丝虾虎鱼(*Cryptocentrus filifer*)、大泷六线鱼(*Hexagrammos otakii*)、棘头梅童鱼(*Collichthys lucidus*)、六丝钝尾虾虎鱼(*Amblychaeturichthys hexanema*)、红狼牙虾虎鱼(*Odontamblyopus rubicundus*)、钟馗虾虎鱼(*Triaenopogon barbatus*)、普氏栉虾虎鱼(*Amoya pflaumi*)、矛尾虾虎鱼(*Chaemrichthys stigmatias*)、铠平鲷(*Sebastes hubbsi*)、褐菖鲷(*Sebastes marmoratus*)、许氏平鲷(*Sebastes schlegelii*)、凤鲚(*Coilia mystus*)和中颌棱鲢(*Thryssa mystax*)与其他鱼种多呈现出聚集分布。玉筋鱼(*Ammodytes personatus*)、细纹狮子鱼(*Liparis tanakae*)、角木

叶鲈(*Pleuronichthys cornutus*)、短鳍鲷(*Callionymus sagitta*)、黄鲫(*Setipinna taty*)和黑鳃梅童鱼(*Collichthys niveatus*)与其他鱼种主要呈现出分离分布。另外, 尖海龙(*Syngnathus acus*)、短吻红舌鲷(*Cynoglossus joyneri*)、星康吉鳗(*Conger myriaster*)、黄鮟鱇(*Lophius litulon*)和斑鲷(*Konosirus punctatus*)在不同年份与其他鱼种表现出显著的聚集或者分离分布。在 2017 年方氏云鲷(*Enedrias fangi*)与其他鱼种绝大多数情况下表现出显著分离分布(图 3)。

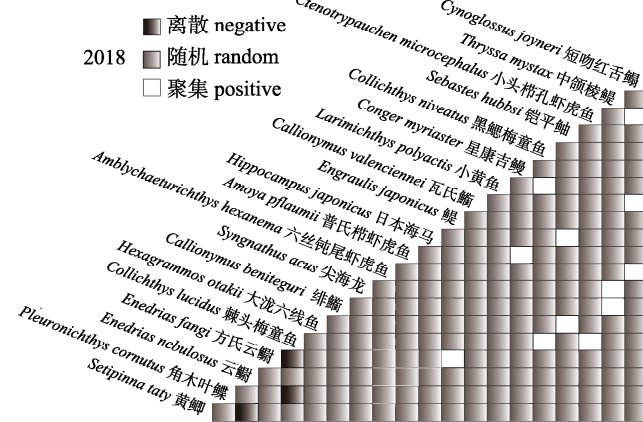
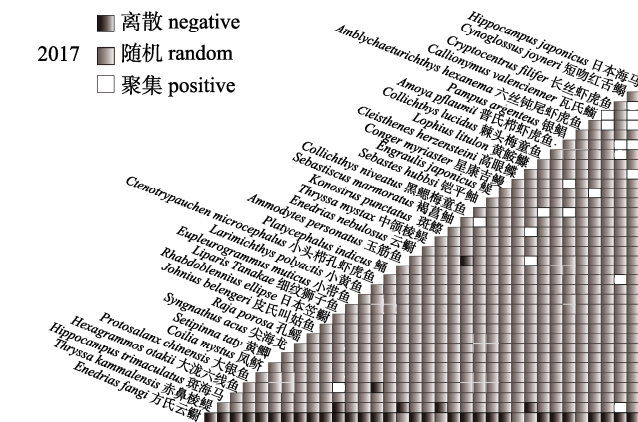
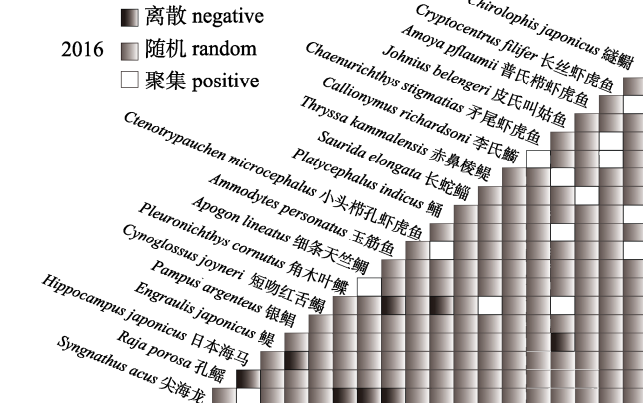
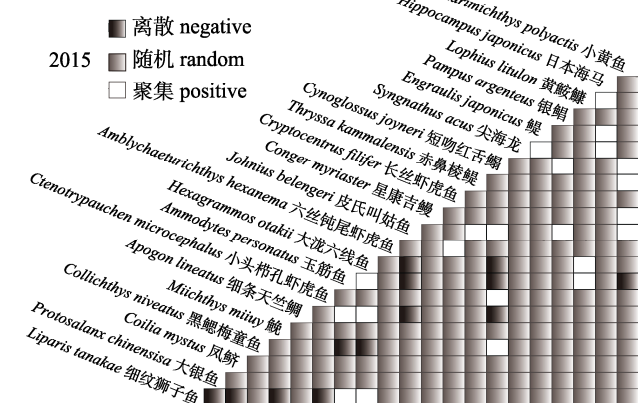
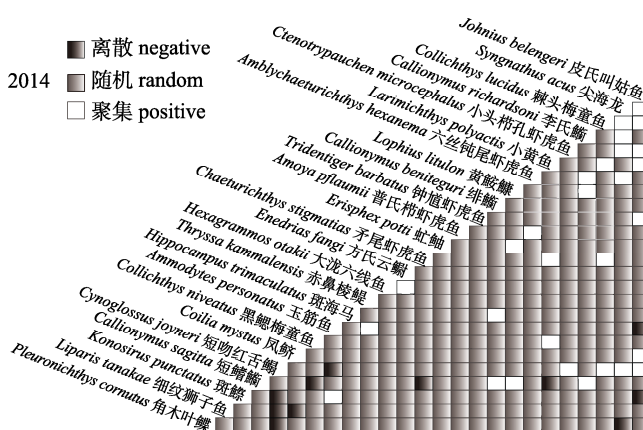
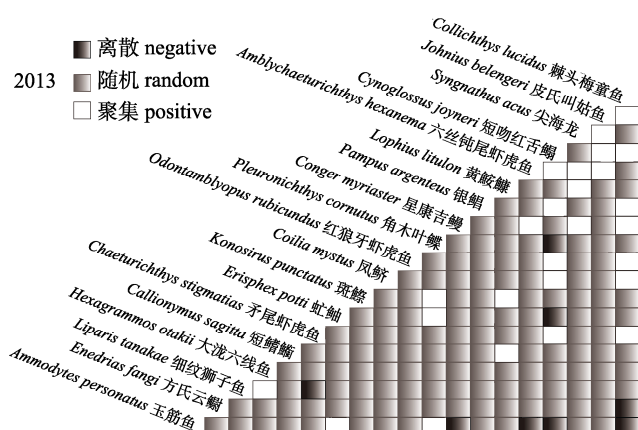
在春季, 不同生态类型鱼种间的共存关系并不一致。按鱼类适温性, 暖温性鱼类如棘头梅童鱼、小黄鱼(*Larimichthys polyactis*)、矛尾虾虎鱼、六丝钝尾虾虎鱼等与暖水性鱼类如皮氏叫姑鱼、长丝虾虎鱼、小头栉孔虾虎鱼(*Ctenotrypauchen microcephalus*)等、暖温性鱼类如角木叶鲈、鲷类等与冷温性鱼类如玉筋鱼、方氏云鲷等相较于其余类型更多为聚集关系, 而冷温性鱼类如玉筋鱼、方氏云鲷等与暖水性鱼类如皮氏叫姑鱼等之间较多为离散关系; 按洄游特征, 本地种如虾虎鱼类、鲷类彼此之间大多为聚集关系, 而本地种与洄游种, 以及洄游种与洄游种之间的关系较为复杂, 彼此间可能是聚集、离散或随机关系。

在秋季, 细条天竺鲷(*Apogon lineatus*)、白姑鱼(*Argyrosomus argentatus*)、短鳍鲷、绯鲷(*Callionymus beniteguri*)、长丝虾虎鱼、矛尾虾虎鱼、红狼牙虾虎鱼、六丝钝尾虾虎鱼、裸项蜂巢虾虎鱼(*Favonigobius gymnauchen*)、绿鳍马面鲀(*Thamnaconus modestus*)、单指虎鲀(*Minous monodactylus*)、星康吉鳗、鲢、黄鲫和小眼绿鳍鱼与其他鱼种多表现为聚集分布。棘头梅童鱼、黑鳃梅童鱼、刀鲚(*Coilia nasus*)、凤鲚、长蛇鲷(*Saurida elongata*)、小黄鱼、龙头鱼(*Harpadon nehereus*)、多鳞鱚(*Sillago sihama*)、蓝圆鲹(*Decapterus maruadsi*)、短吻红舌鲷、瓦氏鲷(*Callionymus valenciennei*)、李氏鲷(*Callionymus richardsoni*)与其他鱼种多呈现出聚集分布。另外, 皮氏叫姑鱼、大泷六线鱼、鲷(*Miichthys miiuy*)、鲷(*Platycephalus indicus*)、尖海龙、银鲷(*Pampus*

*argenteus*)和方氏云鳚在不同年份和其他物种表现出显著的聚集或者分离(图 4)。

在秋季,不同生态类型鱼种间的共存关系与春季相似。按鱼类适温性,棘头梅童鱼、小黄鱼、矛尾虾虎鱼、六丝钝尾虾虎鱼等暖温性鱼类与暖水性鱼类(如皮氏叫姑鱼、长丝虾虎鱼、小头栉孔虾虎鱼等),以及角木叶鲷、鳚类等暖温性鱼类与

冷温性鱼类(如玉筋鱼、方氏云鳚等)相较于其余类型更多为聚集关系,而玉筋鱼、方氏云鳚等冷温性鱼类与皮氏叫姑鱼等暖水性鱼类之间较多为离散关系,但较春季更为复杂;从洄游特征角度,本地种如虾虎鱼类、鳚类彼此之间大多为聚集关系,而本地种与洄游种以及洄游种之间的关系较为复杂,彼此间可能是聚集、离散或随机关系。



(待续 to be continued)

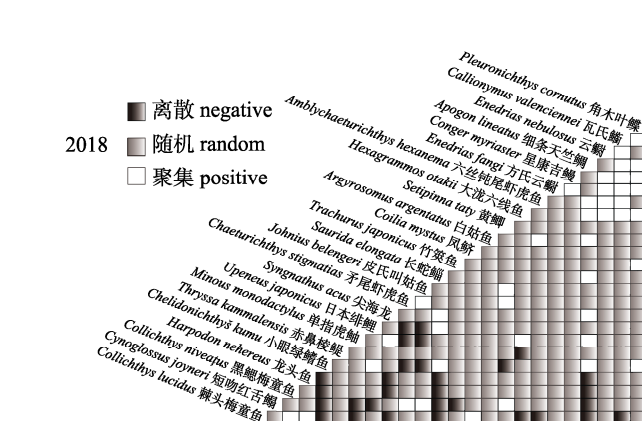
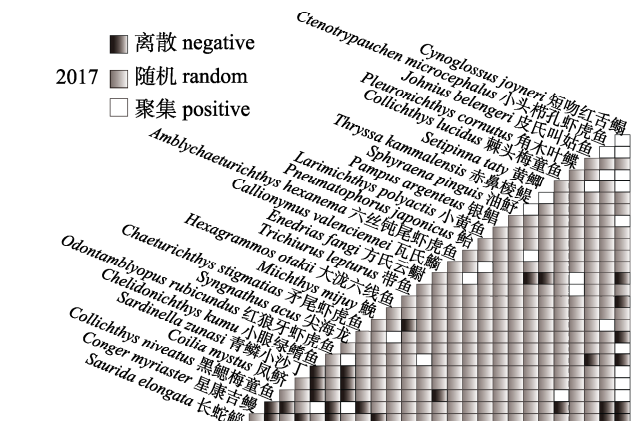
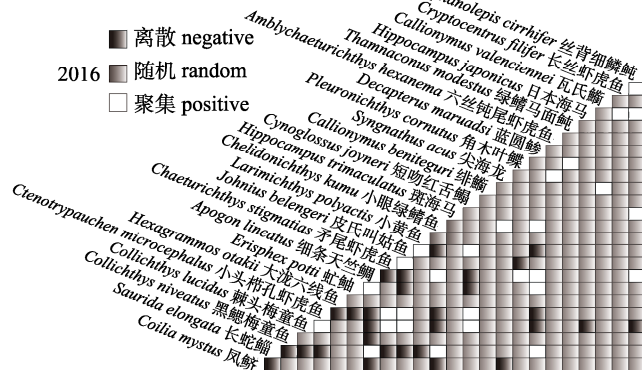
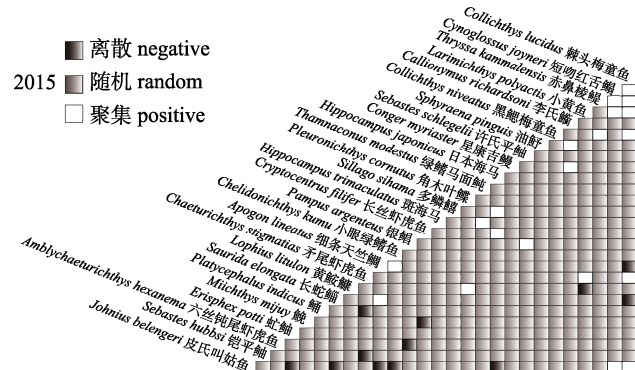
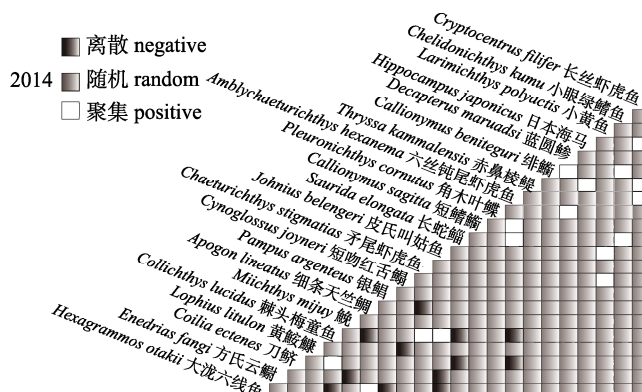
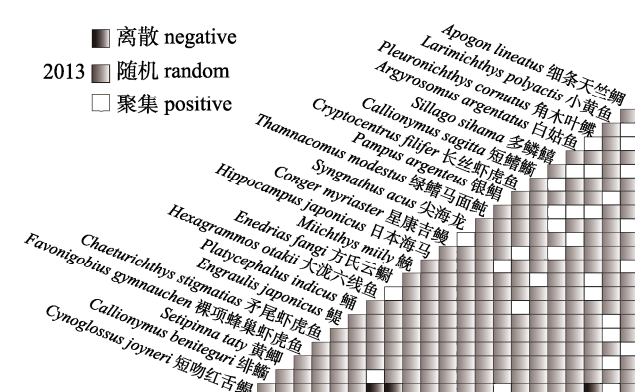


工鱼礁建设等人类活动也可能对海州湾及其邻近海域的鱼类群落物种共存产生一定影响<sup>[39-42]</sup>, 尚需进一步深入研究。

2013—2022 年的春、秋季海州湾鱼类群落物种共存格局存在季节差异。在春季表现为随机物种共存格局的年份多于秋季。这可能与如生境过滤、竞争排斥等生态过程的季节差异有关。本研究中海州湾秋季鱼类物种数大于春季, 说明在秋季鱼类更容易受到生境过滤的影响从而导致整个

群落表现出更为聚集的共存模式, 这与 Azevedo 等<sup>[15]</sup>在热带海湾发现底层鱼类的物种共存格局会因季节变化而产生影响的结论一致。

零模型的 FE 算法表明, 采用不同指标分析鱼类群落物种共存格局的结果有所不同。在 2017、2018、2020 和 2022 年秋季, *C-score* 和 *V-ratio* 两个指标分析海州湾鱼类群落表现出不同物种共存格局, 而在分析春季鱼类群落物种共存格局时表现一致。历史研究也表明共存格局会因不同指标



(待续 to be continued)

(续图4 Fig. 4 continued)

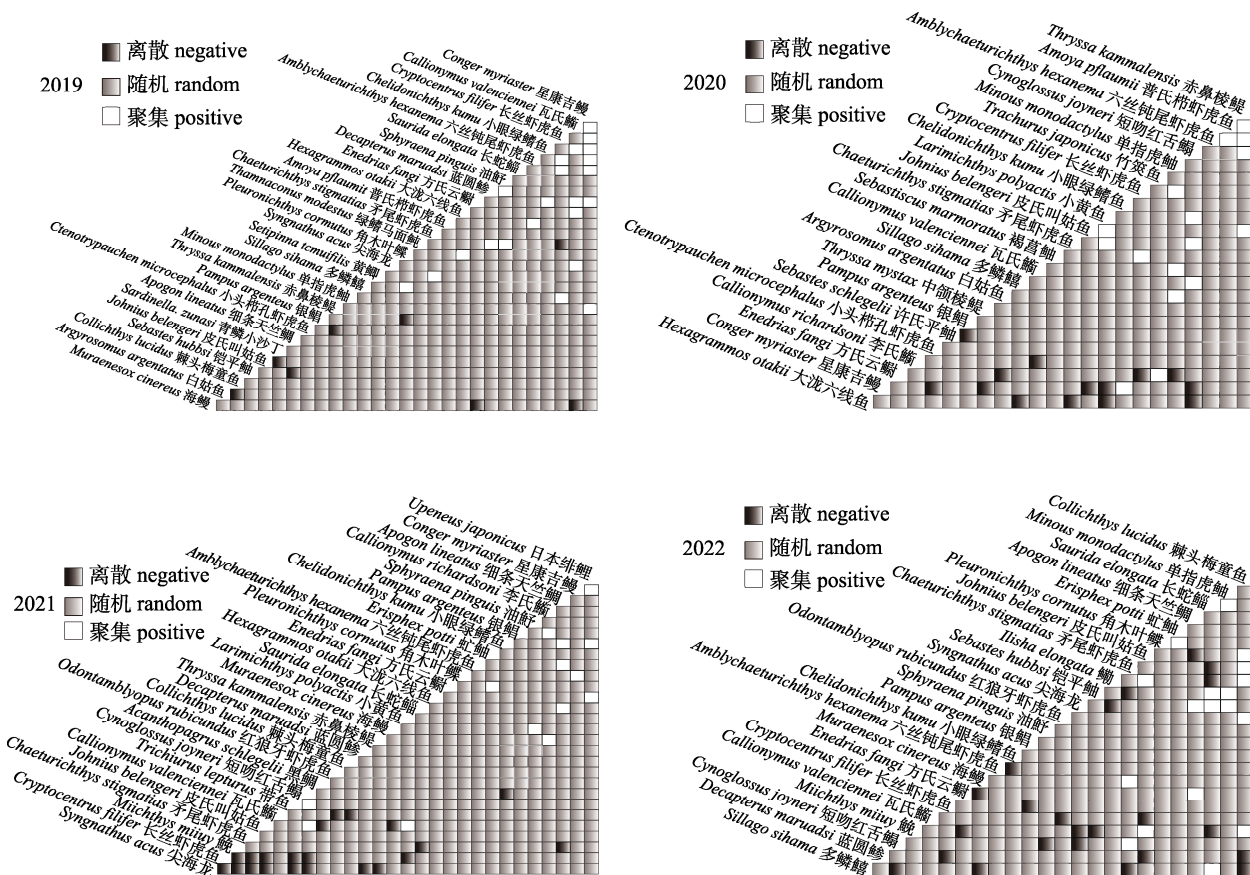


图4 2013—2022 年秋季海州湾及其邻近海域鱼类群落物种对关系

Fig. 4 Species pair relationships of fish communities in the Haizhou Bay and its adjacent waters during the autumn of 2013—2022

甚至不同的零模型算法使用而产生差异<sup>[7]</sup>。这可能是因为  $C$ -score 指标和  $V$ -ratio 指标在算法上有所不同, 导致两种指标计算的相应年份的标准化效应指数值存在差异, 且分布在判断物种共存格局的标准值两侧, 最终使两种指标反映出不同的共存格局。

### 3.2 重要物种对

物种对分析表明, 在各年份春、秋季, 大多数的物种之间共存模式是随机的, 少数物种对之间呈现出显著正相关或负相关。正是由于这些少数呈正或负相关的物种对造成整个群落共存模式表现出非随机结构<sup>[43]</sup>。对群落物种共存格局产生重要作用的物种对在不同季节和年份有所不同, 总体来说表现出呈正相关的物种对远多于呈负相关的物种对, 仅 2017、2019、2020、2022 年春季和 2016、2017、2021、2022 年秋季呈负相关的物种

对稍多于呈正相关的物种对, 这可能是因为 2016—2017、2019—2020 等年份时, 海州湾水温等环境发生了异常变化<sup>[39]</sup>, 从而影响了海州湾某些鱼类的分布范围, 导致一些鱼类之间由原先的呈聚集或随机分布转变为呈离散分布, 最终改变了原先的共存格局, 同时也增加了呈负相关的物种对数量。此外, 秋季的物种对数量显著大于春季的物种对数量, 这可能是由于构成春季的重要物种对中的鱼类大多是当地优势种, 而在秋季洄游种的加入增加了水域中重要物种对的数量<sup>[44]</sup>。

虾虎鱼类、大泷六线鱼和方氏云鲷等本地优势种鱼类基本与其他鱼种呈聚集分布, 而鲆鲽类、鳎类、多鳞鳕和蓝圆鲹等多与其他种类呈现分离分布, 且广温种如虾虎鱼等比冷温种更可能与其他鱼类呈共存分布。但是, 多数鱼种间的物种对关系并不总是存在正相关或负相关, 在不同

的年份和季节, 鱼种间会表现出不同的物种对关系。这可能是由于彼此之间的食物竞争、栖息水层、洄游产卵、自身适应性等因素共同作用的结果, 也有学者认为鱼类群落物种共存格局表现出的非随机模式是由少部分物种对主导的, 而另一些物种对在群落中组成的物种对关系是随机的<sup>[43]</sup>。由于具体的生态过程相对复杂, 有关这些鱼类共存问题有待于后续的深入研究。2017 年春季方氏云鲮几乎与所有鱼类都呈负相关, 即方氏云鲮与其他鱼类呈分离分布, 这可能与方氏云鲮几乎都分布在该海域东北部、与其他鱼种存在生境上的不重叠有关。

### 3.3 渔业管理

全球气候变化引起物种的分布和丰度发生变化<sup>[45]</sup>, 同时气候变化也调节了种间相互作用<sup>[46]</sup>。而海州湾鱼类群落的物种共存格局是一种以生境过滤为主, 由生境过滤和竞争排斥共同作用的生物群落, 在当前气候变化频繁的大背景下, 未来应该更密切的关注气候变化, 特别是一些极端气候事件的发生。温度的直接变化如升高或降低可能会导致物种共存格局的变化, 某些物种可能变得更为聚集, 某些物种会趋向分离, 还有物种会在适应环境变化后达到一种新的平衡<sup>[47]</sup>。此外, 鱼类群落结构和种群数量的周期性变化不仅受到极端气候等非生物因素的影响<sup>[15]</sup>, 还受种群繁殖、饵料丰度、种间竞争等生物因素和捕捞、人工鱼礁建设等人类活动的共同作用<sup>[40-42]</sup>。要想确定鱼类群落主要受哪种因素的影响, 还需考虑时间和空间尺度的影响<sup>[48]</sup>。数十年来, 海州湾渔业资源因过度捕捞衰退明显<sup>[49]</sup>, 鱼类丰度和丰富度下降显著, 这会间接减少种间竞争, 进而使环境变化对鱼类群落的影响增大。所以当渔业管理面对复杂的环境变化时, 采取相应的措施保护物种多样性是十分必要的。除了加强保护海州湾的生境以外, 相关措施还可以包括保持海湾与邻近海域的连通性及种群资源密度等<sup>[50]</sup>、保护对海州湾鱼类群落物种共存格局产生影响的重要鱼种、长期开展有关海湾类渔业生态系统的监测和评估工作等, 以期完善渔业管理、探究鱼类物种共存机制等提供支持。

### 参考文献:

- [1] Chave J. Competition, Neutrality, and Community Organization[M]//Levin S A, Carpenter S R, Godfray H C J, et al. The Princeton Guide to Ecology. Princeton: Princeton University Press, 2012: 264-273.
- [2] Rosindell J, Hubbell S P, Etienne R S. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography at age ten[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2011, 26(7): 340-348.
- [3] Hubbell S P. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography[M]. Princeton: Princeton University Press, 2001: 152-200.
- [4] Kraft N J B, Ackerly D D. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest[J]. Ecological Monographs, 2010, 80(3): 401-422.
- [5] Niu K C, Liu Y N, Shen Z H, et al. Community assembly: The relative importance of neutral theory and niche theory[J]. Biodiversity Science, 2009, 17(6): 579-593. [牛克昌, 刘怿宁, 沈泽昊, 等. 群落构建的中性理论和生态位理论[J]. 生物多样性, 2009, 17(6): 579-593.]
- [6] MacArthur R H, Levins R. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species[J]. The American Naturalist, 1967, 101(921): 377-385.
- [7] Weiher E, Keddy P A. Assembly rules, null models, and trait dispersion: New questions from old patterns[J]. Oikos, 1995, 74(1): 159-164.
- [8] Gotelli N J. Null model analysis of species co-occurrence patterns[J]. Ecology, 2000, 81(9): 2606-2621.
- [9] Jackson D A, Somers K M, Harvey H H. Null models and fish communities: Evidence of nonrandom patterns[J]. The American Naturalist, 1992, 139(5): 930-951.
- [10] Peres-Neto P R. Patterns in the co-occurrence of fish species in streams: The role of site suitability, morphology and phylogeny versus species interactions[J]. Oecologia, 2004, 140(2): 352-360.
- [11] 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——以湄州湾为例[J]. 中国水产科学, 2016, 23(1): 169-176.]
- [12] Shi Y R, Chao M, Shen X Q. Environmental filtering mechanism controlling the species temporal coexistence pattern for fish communities in Changjiang Estuary[J]. Journal of Applied Oceanography, 2018, 37(4): 525-533. [史赞荣, 晁敏, 沈新强. 主导长江口鱼类群落物种时间共存格局的环

- 境过滤机制研究[J]. 应用海洋学学报, 2018, 37(4): 525-533.]
- [13] Clark N J, Wells K, Lindberg O. Unravelling changing interspecific interactions across environmental gradients using Markov random fields[J]. *Ecology*, 2018, 99(6): 1277-1283.
- [14] Cordero R D, Jackson D A. Species-pair associations, null models, and tests of mechanisms structuring ecological communities[J]. *Ecosphere*, 2019, 10(7): e02797.
- [15] Cordero R D, Jackson D A. Abiotic factors influence species co-occurrence patterns of lake fishes[J]. *Journal of Animal Ecology*, 2021, 90(12): 2859-2874.
- [16] de Azevedo M C C, Araújo G F, Pessanha A M L, et al. Co-occurrence of demersal fishes in a tropical bay in southeastern Brazil: A null model analysis[J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2006, 66(1-2): 315-322.
- [17] Roa-Fuentes C A, Casatti L. Influence of environmental features at multiple scales and spatial structure on stream fish communities in a tropical agricultural region[J]. *Journal of Freshwater Ecology*, 2017, 32(1): 281-295.
- [18] Ruppert J L W, Vigliola L, Kulbicki M, et al. Human activities as a driver of spatial variation in the trophic structure of fish communities on Pacific coral reefs[J]. *Global Change Biology*, 2018, 24(1): e67-e79.
- [19] Wafar M V M, le Corre P, Birrien J L. Nutrients and primary production in permanently well-mixed temperate coastal waters[J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 1983, 17(4): 431-446.
- [20] Chen D G. Fishery Ecology in the Yellow Sea and Bohai Sea[M]. Beijing: China Ocean Press, 1991. [陈大刚. 黄渤海渔业生态学[M]. 北京: 海洋出版社, 1991.]
- [21] Wang X L, Xu B D, Ji Y P, et al. Fish community structure and its relationships with environmental factors in Haizhou Bay and adjacent waters of East China in winter[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2013, 24(6): 1707-1714. [王小林, 徐宾铎, 纪毓鹏, 等. 海州湾及邻近海域冬季鱼类群落结构及其与环境因子的关系[J]. 应用生态学报, 2013, 24(6): 1707-1714.]
- [22] Zhang X Z, Wang J, Xu B D, et al. Spatio-temporal variations of functional diversity of fish communities in Haizhou Bay[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, 30(9): 3233-3244. [张晓妆, 王晶, 徐宾铎, 等. 海州湾鱼类群落功能多样性的时空变化[J]. 应用生态学报, 2019, 30(9): 3233-3244.]
- [23] Li X T, Wang K, Xu B D, et al. Annual variation of species composition and spatial structure of fish community in Shandong offshore[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2021, 45(4): 552-562. [李雪童, 王琨, 徐宾铎, 等. 山东近海鱼类群落种类组成与空间结构的周年变化[J]. 水产学报, 2021, 45(4): 552-562.]
- [24] Wang J, Zhang C L, Xue Y, et al. Spatio-temporal variations in co-occurrence patterns of fish communities in Haizhou Bay, China: Null model analysis[J]. *Journal of Ocean University of China*, 2019, 18(6): 1497-1506.
- [25] Cane M A, Zebiak S E. A theory for El Niño and the Southern Oscillation[J]. *Science*, 1985, 228(4703): 1085-1087.
- [26] Li X Y, Zhai P M. On indices and indicators of ENSO episodes[J]. *Acta Meteorologica Sinica*, 2000, 58(1): 102-109. [李晓燕, 翟盘茂. ENSO事件指数与指标研究[J]. 气象学报, 2000, 58(1): 102-109.]
- [27] Rasmusson E M, Wallace J M. Meteorological aspects of the El Niño/southern oscillation[J]. *Science*, 1983, 222(4629): 1195-1202.
- [28] Ma L H. Simulation for time series of monthly precipitation in summer and winter during ENSO period in North China[J]. *Journal of North China University of Water Resources and Electric Power (Natural Science Edition)*, 2018, 39(2): 69-73. [马黎华. 华北地区 ENSO 年夏冬两季月降水量的时间序列模拟分析[J]. 华北水利水电大学学报(自然科学版), 2018, 39(2): 69-73.]
- [29] Larson S M, Okumura Y, Bellomo K, et al. Destructive interference of ENSO on North Pacific SST and North American precipitation associated with Aleutian low variability[J]. *Journal of Climate*, 2022, 35(11): 3567-3585.
- [30] Di Lorenzo E, Ohman M D. A double-integration hypothesis to explain ocean ecosystem response to climate forcing[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, 110(7): 2496-2499.
- [31] Valeria Espinoza C, Hernández-Miranda E, Gilabert H, et al. Temporal and spatial dissimilarities in an intertidal fish assemblage in the South Pacific Ocean: The role of the ENSO process and intrinsic habitat conditions in emerging patterns[J]. *The Science of the Total Environment*, 2023, 872: 162220.
- [32] Xu B D, Ren Y P, Chen Y, et al. Optimization of stratification scheme for a fishery-independent survey with multiple objectives[J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2015, 34(12): 154-169.
- [33] Gotelli N J, Ellison A M. EcoSimR: Null models for ecology [EB/OL]. (2013-06-15). <http://www.uvm.edu/~ngotelli/EcoSim/EcoSim.html>.
- [34] Veech J A. A probabilistic model for analysing species co-occurrence[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2013,

- 22(1-2): 252-260.
- [35] Griffith D M, Veech J A, Marsh C J. Cooccur: Probabilistic species co-occurrence analysis in R[J]. *Journal of Statistical Software*, 2016, 69(1): 1-17.
- [36] Gotelli N J, Rohde K. Co-occurrence of ectoparasites of marine fishes: A null model analysis[J]. *Ecology Letters*, 2002, 5(1): 86-94.
- [37] Pitta E, Giokas S, Sfenthourakis S. Significant pairwise co-occurrence patterns are not the rule in the majority of biotic communities[J]. *Diversity*, 2012, 4(2): 179-193.
- [38] Qi Q H, Cai R S. Analysis on climate characteristics of sea surface temperature extremes in coastal China seas[J]. *Haiyang Xuebao*, 2019, 41(7): 36-51. [齐庆华, 蔡榕硕. 中国近海海表温度变化的极端特性及其气候特征研究[J]. *海洋学报*, 2019, 41(7): 36-51.]
- [39] Wang Z C. The impact of ocean exploitation on the ecological carrying capacity of fishery resources in the Haizhou Bay[D]. Shanghai: Shanghai Ocean University, 2017. [王子超. 海州湾渔业资源对海洋开发活动的生态承载力分析[D]. 上海: 上海海洋大学, 2017.]
- [40] He Q, Liu S D, Tang Y L, et al. Species and functional diversity of fish communities in an artificial reef area of the Pipa Island Sea, Shandong[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2023, 30(12): 1479-1495. [何倩, 刘淑德, 唐衍力, 等. 山东琵琶岛海域人工鱼礁区鱼类群落物种及功能多样性[J]. *中国水产科学*, 2023, 30(12): 1479-1495.]
- [41] Paxton A B, Revels L W, Rosemond R C, et al. Convergence of fish community structure between a newly deployed and an established artificial reef along a five-month trajectory[J]. *Ecological Engineering*, 2018, 123: 185-192.
- [42] Song M P, Wang J H, Nie Z Y, et al. Evaluation of artificial reef habitats as reconstruction or enhancement tools of benthic fish communities in northern Yellow Sea[J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2022, 182: 113968.
- [43] Krasnov B R, Shenbrot G I, Khokhlova I S. Aggregative structure is the rule in communities of fleas: Null model analysis[J]. *Ecography*, 2011, 34(5): 751-761.
- [44] Wang J, Zhang C L, Xue Y, et al. Monthly variations in species co-occurrence patterns of fishes in a temperate estuary[J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2022, 276: 108039.
- [45] Chen I C, Hill J K, Ohlemüller R, et al. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming[J]. *Science*, 2011, 333(6045): 1024-1026.
- [46] Lewis Smith R I. Vascular plants as bioindicators of regional warming in Antarctica[J]. *Oecologia*, 1994, 99(3-4): 322-328.
- [47] Shelton A O, Sullaway G H, Ward E J, et al. Redistribution of salmon populations in the northeast Pacific Ocean in response to climate[J]. *Fish and Fisheries*, 2021, 22(3): 503-517.
- [48] Jackson D A, Peres-Neto P R, Olden J D. What controls who is where in freshwater fish communities-the roles of biotic, abiotic, and spatial factors[J]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2001, 58(1): 157-170.
- [49] Wang X L. Temporal and spatial variations of the fish community structure in Haizhou Bay and adjacent waters[D]. Qingdao: Ocean University of China, 2013. [王小林. 海州湾及邻近海域鱼类群落结构的时空变化[D]. 青岛: 中国海洋大学, 2013.]
- [50] Moullot D. Niche-assembly vs. dispersal-assembly rules in coastal fish metacommunities: Implications for management of biodiversity in brackish lagoons[J]. *Journal of Applied Ecology*, 2007, 44(4): 760-767.

## Interannual changes in species co-occurrence patterns of fish communities in Haizhou Bay and its adjacent waters from 2013 to 2022

LIU Weichen<sup>1</sup>, XUE Ying<sup>1,2,3</sup>, ZHANG Chongliang<sup>1,2,3</sup>, JI Yupeng<sup>1,3</sup>, REN Yiping<sup>1,2,3</sup>, XU Binduo<sup>1,2,3</sup>

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

2. Marine Fisheries Science and Food Production Process Functional Laboratory, Qingdao Marine Science and Technology Center, Qingdao 266237, China;

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

**Abstract:** Species coexistence is one of the core issues in community ecology, and exploring the coexistence patterns of community species can help with better understanding the ecological processes that affect community assembly. In the context of frequent El Niño-Southern Oscillation (ENSO) events, the changes in species coexistence patterns of fish communities and their responses to ENSO events in the bay remain largely unknown. Changes in species co-occurrence patterns within fish communities over the past decade and their relationships with the Oceanic Niño Index (ONI) were examined using null model analysis based on the data collected from the fish resources survey in the spring and autumn in the Haizhou Bay and its adjacent waters from 2013 to 2022. The results showed that the fish communities in the Haizhou Bay generally showed a nonrandom species co-occurrence pattern from 2013 to 2022, and exhibited an aggregation co-occurrence pattern in most years, with the aggregation pattern more pronounced in autumn than in spring. The species co-occurrence pattern of fish communities was influenced by important species pairs, and the important species pairs varied in different years. In most cases, dominant species such as *Enedrias fangi* and *Hexagrammos otakii* formed an aggregated coexistence pattern with other fish species, while fish species such as flatfish and *Callionymus* formed a segregated coexistence pattern with other fish species in most cases. The species co-occurrence pattern of fish communities was influenced by the selection of *C*-score and *V*-ratio indicators in the null model analysis. The fish communities were almost always in an aggregated co-occurrence pattern at ENSO neutral conditions. However, the species co-occurrence pattern mostly shifted from an aggregated pattern to a random pattern when ENSO events occurred, and there was a certain correlation between the fluctuation trend of ONI and species co-occurrence pattern of the fish communities.

**Key words:** species co-occurrence; community assembly; null model; community structure; species pairs

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