

DOI: 10.3724/SP.J.1118.2016.15236

海湾鱼类群落物种共存机制——以湄洲湾为例

史赞荣, 沈新强, 王云龙

中国水产科学研究院 东海水产研究所, 上海 200090

摘要: 海湾鱼类群落共存机制仍不明确, 分析群落物种生态隔离及生境过滤的相对重要性是探讨物种共存模式的重要途径。以湄洲湾鱼类群落为例, 根据 2012 年 9 月及 2013 年 4 月单拖网调查数据, 运用零模型对其鱼类共存机制展开研究。结果表明, 基于物种出现/不出现的 C-score、成对物种棋盘格数目、SES 指数的实测值与预测值差异均不显著($P>0.05$), 基于丰度数据的 Pianka 及 Czechanowski 生态重叠指数的实测值与预测值之间差异也不显著($P>0.05$), 说明无论是物种还是个体之间均呈随机分布格局, 显示湄洲湾鱼类群落是一种受竞争排斥与生境过滤双重影响的群落。研究结果对湄洲湾生态系统生物多样性保护具有重要意义。

关键词: 零模型; 共存机制; 鱼类群落; 湄洲湾; 随机分布格局

中图分类号: S931

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2016)01-0169-08

海湾等海岸带生境具有重要的生态价值, 是很多海洋生物重要的索饵和育幼场所^[1]。由于人类活动和全球变化的加剧, 海岸带生境及生物多样性受到了不同程度的影响^[2], 因而对海洋生物多样性的科学保护显得尤为迫切。目前, 临海国家政府和科学家正在采取各种措施, 进行海洋生物多样性的调查研究与有效保护^[3]。

关于群落中物种共存机制的研究是群落生态学研究的重要组成部分^[4-7], 了解物种共存机制对物种保护具有重要意义。分析群落物种竞争排斥及生境过滤的相对重要性是探讨物种共存模式的重要途径^[8]。生境/环境过滤说认为, 物种之间的相似性是促使物种共存的重要机制, 群落中物种分布主要受环境因素的影响^[9]; 竞争排斥理论认为物种之间生态位差异是物种特别是近缘种之间能够共存的主要机制^[10], 潜在竞争者之间至少在某一生态位(如食物、空间、时间等)存在分化^[11]。迄今为止, 已有大量关于物种在生物群落中共存

机制的报道, 如鸟类^[12-13]、陆地植物^[14]、陆地哺乳动物^[15-16]、昆虫^[17-18]、水生植物^[19]、淡水鱼类^[20-21]、蚯蚓^[22]、土壤跳虫^[23]、海洋鱼类寄生虫^[24]、海洋藻类^[5]、两栖类^[13]、爬行类^[13]、海洋甲壳类^[25]等。有关海湾鱼类群落共存机制的研究, 除了 Azevedo 等^[26]探讨过基于物种水平(二元数据)的巴西东南某海湾鱼类群落之外, 尚未见其他相关报道, 海湾鱼类共存机制特别是个体之间如何共存仍不明确。

通过实验的方法发现或展示群落中物种之间的生态位分离或生境过滤作用仍存在不少困难^[27]。近年来, 随着零模型(null models)的提出和发展, 越来越多的研究应用该模型来解释物种的共存机制^[28-31]。零模型基于相关生态学原理构建一系列理想群落, 并与实际群落进行量化比较, 最后根据统计学原理对实测值和预测值差异进行统计检验, 从而找出群落的共存机制^[28-29]。

湄洲湾位于福建沿海中部, 与台湾隔海相望,

收稿日期: 2015-06-12; 修订日期: 2015-07-16.

基金项目: 中国水产科学研究院东海水产研究所基本业务费项目(2014T11).

作者简介: 史赞荣(1981-), 博士后, 助理研究员, 主要从事渔业生态学评价研究. E-mail: jiapushi@163.com

通信作者: 王云龙, 研究员. E-mail: yunlong_wang@hotmail.com

南北长 33 km, 东西宽 30 km, 海域面积约 520 km² [32-33]。湄洲湾属亚热带海洋性气候, 湾内无大河流入, 潮流为规则性半日潮, 潮差约 5.11 m [34], 盐度常年保持在 30 左右 [35]。湄洲湾是许多经济鱼虾类天然产卵、生长和肥育的场所, 在渔业上占有重要地位 [36]。本研究以湄洲湾鱼类群落为例, 运用零模型试图从个体及物种水平阐明其共存机制, 为其科学管理提供对策。

1 材料和方法

1.1 研究区域

研究区域位于福建省泉州市湄洲湾海域。调查共设 13 个站位(图 1), 站位具体经纬度及位置见图 1。调查时间分别为 2012 年 9 月及 2013 年 4 月。

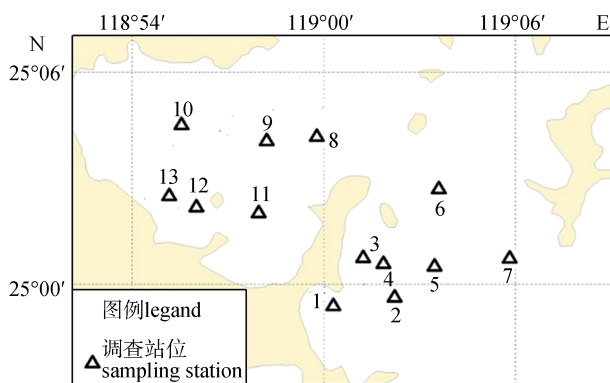


图 1 采样站位示意图

Fig. 1 Map of the sampling stations

1.2 调查方法

采用单拖网作业(实际作业时有效宽度为 10 m 左右, 网高为 4.5 m, 网囊网目为 1 cm), 拖速 2 kn 左右, 每站拖网作业时间一般为 0.5 h, 起网后进行分类、物种鉴定、生物学参数测量、计数等。分类系统以 Nelson 系统为准 [37]。现场不能鉴定的种类, 保存带回实验室鉴定。

1.3 数据处理与统计检验

1.3.1 二元数据

(1) C-得分指数(C-score)

$$CU = \frac{R_i - S}{R_j - S} \quad (1)$$

采用 C-得分指数(C-score)计算群落矩阵(出现/不出现)中每对物种二元数据棋盘格的数量。其中 R_i 和 R_j 分别为物种 i 和物种 j 出现频次(出现的站位总数目), S 为共同出现的站位数目。当群落物种数目大于 2 时, C-score 为各对物种棋盘格的平均数值。当某一群落竞争排斥关系占主导时, C-score 实测值应显著大于理论值($P < 0.05$), 而实测值显著小于理论值则说明群落为聚集格局 [29]。

(2) 成对物种棋盘格数目指数(number of checkerboards)

采用成对物种棋盘格数目指数计算每对物种二元数据棋盘格的数量。当某一群落由竞争构建时, 实测值应显著大于理论值($P < 0.05$), 而当实测值显著小于理论值时, 则说明群落为聚集格局 [29]。

(3) 标准化效应尺度 (standardized effect size, SES)

$$SES = \frac{I_{obs} - I_{sim}}{S_{sim}} \quad (2)$$

I_{obs} 为群落 C-score 指数或成对物种棋盘格数目指数实测值, I_{sim} 为零模型群落值, S_{sim} 为零模型群落标准离差。当标准化效应尺度值(SES)介于 -2 和 2 之间时, 说明群落处于随机分布格局($P > 0.05$); 当标准化效应尺度值绝对值大于 2 时($P < 0.05$), 说明群落为非随机分布, 正值说明群落处于分离格局, 而负值则说明群落处于集聚格局 [29-38]。

1.3.2 丰度数据 用 Pianka 及 Czechanowski 生态重叠指数评估群落的重叠程度。式(3)和(4) O_{jk} 分别表示 Pianka 及 Czechanowski 指数, O_{jk} 介于 0(完全分离)和 1(完全重叠)之间, 当竞争关系处于主导时, 实测值往往小于预测值($P < 0.05$), 当生境过滤作用占主导时, 实测值一般大于预测值($P < 0.05$), 两者无显著性差异表示随机作用占据主导。式(3)和(4)中, P_{ij} 和 P_{ik} 分别表示某一季节物种 j 和物种 k 在站位 i 的丰度与总丰度比值 [29], 式(5)中, $\bar{O}_{jk}$ 表示某一季节各对重叠指数(O_{jk})平均值; t 表示物种数目, h 表示物种对数。

$$O_{jk} = 1.0 - 0.5 \cdot \sum_{i=1}^n |P_{ij} - P_{ik}| \quad (3)$$

$$O_{jk} = \frac{\sum_{i=1}^n P_{ij} P_{ik}}{(\sum_{i=1}^n P_{ij}^2 \sum_{i=1}^n P_{ik}^2)^{1/2}} \quad (4)$$

$$\bar{O}_{jk} = \frac{\sum_{i=1}^h O_{jk}}{\frac{t^2 - t}{2}} \quad (5)$$

所有计算过程均采用 EcoSim700 软件进行^[29], 其中二元数据采用默认算法(Fixed Sum/Fixed Sum; 迭代次数=1000, random number seed=10), 丰度数据采用 RA3 算法(niche breadth retained/zero states reshuffled, 迭代次数=1000, random number seed=10)。各显著性水平定在 0.05。

2 结果与分析

2.1 二元数据

2012 年 9 月, 无论是 C-score 指数还是棋盘数目指数, 其实测值略高于预测值, 但差异均不显著, 而同时标准化效应尺度值均介于-2 和 2 之间,

均说明群落处于随机分布格局(表 1)。2013 年 4 月, C-score 指数实测值略低于预测值, 但差异不显著; SES 值略小于-0.5; 而棋盘格数目实测值略大于预测值, 但差异也不显著, 其标准化效应尺度虽为正值, 但并未大于 2。上述均说明此时鱼类群落处于随机分布格局。

2.2 生态位重叠指数平均值

由表 2 可见, 无论是秋季还是春季, Pianka 实测值均稍高于预测值, 但两者之间差异不显著($P<0.05$); 方差实测值也稍高于预测值, 同时两者之间也无统计学差异, 表明物种之间的生态位分布较均衡。而 Czechanowski 指数及其方差值也呈相似的分布格局, 表明两个季节鱼类群落均呈随机分布状态。

表 1 C-score、棋盘格数目及标准化效应尺度分布
Tab. 1 Results of C-score, number of checkerboards and standardized effect size from binary data

时期 Period	指数 index	实测 observed	预测 simulated	$P<$	$P>$	标准化效应尺度 standardized effect size
2012 年 9 月 September 2012	C-得分 C-score	4.175	4.138	0.828	0.177	0.857
	棋盘格数目 number of checkerboards	377	365.10	0.915	0.099	1.366
2013 年 4 月 April 2013	C-得分 C-score	5.859	6.026	0.273	0.754	-0.688
	棋盘格数目 number of checkerboards	159	158.5	0.472	0.693	0.220

表 2 Pianka 与 Czechanowski 指数分布
Tab. 2 Pianka and Czechanowski indices from abundance data

时期 period	指数 index	实测 observed	预测 simulated	$P >$	$P <$
2012 年 9 月 September 2012	Pianka 指数 Pianka index	0.220	0.215	0.228	0.772
	Czechanowski 指数 Czechanowski index	0.160	0.156	0.223	0.777
2013 年 4 月 April 2013	Pianka 指数 Pianka index	0.124	0.114	0.243	0.757
	Czechanowski 指数 Czechanowski index	0.099	0.088	0.203	0.797

2.3 优势种生态位指数的两两比较

由表 3 可见, 2012 年 9 月, Pianka 指数以随机分布为主, 在总共 36 对物种生态指数中, 有 33 对为随机分布, 而只有 1 对[纹缟虾虎鱼(*Tridentiger trigonocephalus*)与中华叫姑鱼(*Johnius dussumieri*)]指数的实测值在统计学上小于预测值($P<0.05$), 2 对[鳞鳍叫姑鱼(*Johnius distinctus*)与纹缟虾虎鱼及六指马鲛(*Polydactylus sex-filis*)与仰口鲷(*Secutor ruconius*)]指数的实测值在统计学上大于预测值($P<0.05$); Czechanowski 指数总体分布

格局与 Pianka 指数类似, 也有 1 对(纹缟虾虎鱼与中华叫姑鱼)及 2 对[丁氏叫姑鱼与纹缟虾虎鱼及白姑鱼(*Argyrosomus argentatus*)与横纹东方鲀(*Takifugu oblongus*)]指数实测值分别小于及大于其预测值, 这些非随机分布对数较少的现象反映出秋季湄洲湾鱼类群落以随机分布格局为主的局面。而 2013 年 4 月, 10 对 Pianka 和 Czechanowski 指数的观测值与预测值之间差异均不显著(表 4)($P>0.05$), 表明均呈随机分布, 这意味着无论是物种之间的竞争作用还是生态过滤作用, 均不是

表 3 2012 年 9 月优势种 Pianka(下三角矩阵)与 Czechanowski(上三角矩阵)指数
Tab. 3 Pianka(lower triangle matrix) and Czechanowski(upper triangle matrix) indices of pairwise dominant species during September 2012

优势种 dominant species	Jd	Aa	To	St	Ps	Aq	Tt	Sr	Jdu
Jd		0.41	0.35	0.35	0.43	0.42	0.66 ⁺ *	0.33	0.46
Aa	0.54		0.59 ⁺ *	0.14	0.49	0.41	0.63	0.25	0.36
To	0.39	0.63		0.11	0.44	0.35	0.41	0.19	0.29
St	0.45	0.10	0.05		0.18	0.27	0.22	0.26	0.13
Ps	0.52	0.51	0.50	0.16		0.55	0.43	0.50	0.54
Aq	0.42	0.44	0.36	0.51	0.58		0.42	0.32	0.53
Tt	0.79 ⁺ *	0.75	0.49	0.17	0.48	0.47		0.32	0.28 [*]
Sr	0.44	0.19	0.11	0.19	0.73 ⁺ *	0.35	0.35		0.41
Jdu	0.42	0.43	0.28	0.17	0.59	0.57	0.29 ⁺ *	0.52	

注: Jd-鳞鳍叫姑鱼; Aa-白姑鱼; To-横纹东方鲀; St-黄鲫; Ps-六指马鲛; Aq-四线天竺鲷; Tt-纹缟虾虎鱼; Sr-仰口鲷; Jdu-中华叫姑鱼. ⁺*表示实测值大于预测值($P<0.05$); ⁻*表示实测值小于预测值($P<0.05$).

Note: Jd-*Johnius distinctus*; Aa-*Argyrosomus argentatus*; To-*Takifugu oblongus*; St-*Setipinna tenuifilis*; Ps-*Polydactylus sexfilis*; Aq-*Apogon quadridaoscatus*; Tt-*Tridentiger trigonocephalus*; Sr-*Secutor ruconius*; Jdu-*Johnius dussumieri*. ⁺* denotes observed values are significant higher than simulated ones($P<0.05$); ⁻* denotes observed values are significant lower than simulated ones ($P<0.05$)

表 4 2013 年 4 月优势种 Pianka(下三角矩阵)与 Czechanowski(上三角矩阵)指数
Tab. 4 Pianka (lower triangle matrix) and Czechanowski (upper triangle matrix) indeces of pairwise dominant species during April 2013

优势种 dominant species	Oh	Tv	Ch	Pp	Jb
Oh		0	0.09	0.10	0.13
Tv	0		0.25	0	0.22
Ch	0.07	0.24		0.04	0.41
Pp	0.07	0	0.01		0.16
Jb	0.14	0.18	0.59	0.17	

注: Oh-何氏鲷; Tv-孔虾虎鱼; Ch-六丝矛尾虾虎鱼; Pp-拟矛尾虾虎鱼; Jb-皮氏叫姑鱼.

Note: Oh-*Okamejei hollandi*; Tv-*Trypauchen vagina*; Ch-*Chaeturichthys hexanema*; Pp-*Parachaeturichthys polynema*; Jb-*Johnius belangerii*.

驱动群落空间分布的主要因素。一元线性回归模型显示, 无论是春季还是秋季, Pianka 与 Czechanowski 指数均为极显著正相关(图 2)。

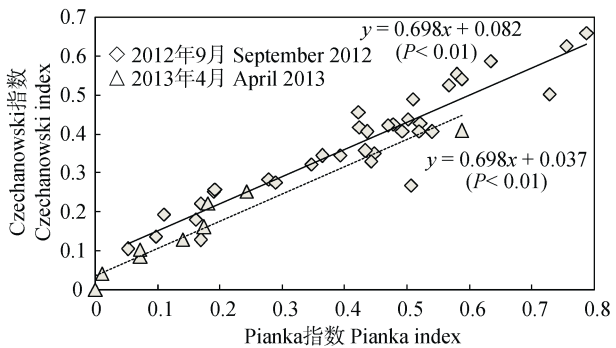


图 2 Pianka 与 Czechanowski 指数线性关系
Fig. 2 Linear relations in Pianka and Czechanowski indices

3 讨论

3.1 站位设置

由于湄洲湾是一个浅水海湾(水深<200 m), 其水深、底质^[32]等环境条件存在空间梯度差异, 此外, 不同区域受海域工程建设(采砂、航道疏浚等)影响强度也有差异^[32], 在设置底拖网鱼类资源调查站位时, 必须考虑到这些因素。常用的随机抽样法(如分层抽样), 虽有可以对样本进行统计推断等特性, 但其同样具备抽样成本(如经费、人力)较高、不能保证每层均取到样本等缺点^[39]。鉴于此, 本研究仍按照海洋渔业资源调查规范(SC/T 9403- 2012)要求, 采样时依据加密网格布站法设置鱼类资源调查站位。

3.2 共存机制

本研究基于物种丰度利用零模型证实了湄洲湾鱼类群落的随机分布格局。研究证实, 一般在环境梯度较大的环境中, 由于环境严酷, 相似性较高的物种表现出相似的生态位, 往往是生境过滤共存机制占据主要地位^[40], 如 Shi 等(未发表文献)发现基于丰度数据的河口鱼类群落为生态共存格局; 而在资源稀缺的环境中, 因对有限资源(如空间、食物等)的激烈竞争, 相似性较高的物种往往表现出生态位分离的现象^[41], 从而达到减少种间竞争的目的, 因而竞争排斥对群落的影响超过生境过滤。不过, 群落中性构建理论认为群落随机格局也可能是因群落物种受迁移、灭绝、死亡等事件影响, 同时这些物种在生态学上也是等价的^[41-42]。由于鱼类在生态学上不可能是严格等价的^[43], 因而本研究中随机分布格局反映出竞争排斥和生态过滤/环境过滤机制共同作用影响群落空间结构。

由于空间上湄洲湾盐度梯度等环境因素较小, 因而总体上环境因素对鱼类未起到生态过滤的作用, 再加上资源(如作为饵料生物的小型浮游动物)的分布密度较大^[36], 受这些因素叠加的影响, 鱼类群落表现出随机分布的特点。而秋季丁氏叫姑鱼与纹缟虾虎鱼以及六指马鲛与仰口鲷两对物种均表现出了生态位重叠相似的格局, 这种格局可能与每对物种之间有相似的生态习性(如相似的环境需求及食性等特性)有关。秋季纹缟虾虎鱼与中华叫姑鱼表现出生态隔离或竞争排斥格局, 这种格局究竟是因对某些资源的竞争还是因对环境影响的响应不同造成, 亦或是两种原因皆有仍有待加以证实。由于优势种的 Pianka 与 Czechanowski 指数之间存在显著正相关性, 也说明在选择重叠指数时, 两个生态重叠指数可以互相代替。

基于二元数据的零模型同样揭示了海湾鱼类群落的随机分布格局。Ulrich 等^[44]认为在分析群落共存格局时, 丰度数据比二元数据更有意义, 其提供的信息量更大, 因为物种的灭绝、洄游等主要是个体水平的行为。不过, 本研究中的丰度数据及二元数据解释了湄洲湾鱼类群落空间分布

的相似格局, 这说明对于湄洲湾生态系统, 采用丰度数据或二元数据开展研究均可。而相似的分布格局(随机分布)有可能与湄洲湾盐度等环境因子空间分布相对均匀有关。Azevedo 等^[26]虽发现鱼类群落主要为空间生态位分离格局(仅分析出现/不出现二元数据), 但其认为这种分离格局主要是因为物种对环境因素的响应不同, 并非种间竞争所致。本研究与上述报告中鱼类群落格局的差异, 反映出不同生态系统中环境梯度对群落分布的影响。在 Azevedo 等^[26]的研究中, 塞佩提巴海湾(Sepetiba Bay)环境梯度(如盐度)高于湄洲湾, 如湾内受淡水径流影响较大^[44], 因而大尺度上物种对生境的利用更易受到环境制约, 物种的分布范围要小于预期。

事实上, 生物共存机制往往还与空间尺度有关^[23]。在不同的空间尺度中(如景观尺度、局域尺度、小尺度 $10\sim 10^3\text{m}$), 生物共存机制可能会有差异。本研究虽从局域尺度证实海湾鱼类群落为随机分布格局, 但其他尺度下鱼类群落是否为随机分布或其他生态格局仍需要后续研究才能证实。

3.3 管理对策

湄洲湾生态系统面临的环境与生态问题不容乐观。近 30 年来, 由于湄洲湾海岸线一直处于向海伸展状态, 导致湄洲湾面积减少了 70 km^2 ^[45]; 湾内水体污染日益严重, 水质正逐渐恶化^[46]; 单位捕捞努力渔获量一直居高不下, 经济种群不断衰退, 食物网日益简化等^[33]。本研究分析了湄洲湾鱼类群落共存机制, 为该海湾生态系统科学管理提供了理论依据。由于湄洲湾鱼类群落是一种受竞争排斥和生境过滤共同作用的生物群落, 其合理管理措施除了保护海湾生境外, 还应包括保持海湾与邻近海域的连通性及种群密度等措施^[43], 除了减少陆源污染物排放(如污水治理)、减轻捕捞压力(如休渔)等常规措施外, 还应当开展其他人工干预措施, 如实施经济种类的增殖放流, 严格控制围填海, 进行大型海藻床种植修复以及保护底栖生物(如贝类、海胆)等对策。

参考文献:

- [1] Du J G, Chen B, Lu Z B, et al. Changes of fish diversity and

- trophic levels in Quanzhou Bay[J]. *Biodiversity Science*, 2010, 18(4): 420–427. [杜建国, 陈彬, 卢振彬, 等. 泉州湾海域鱼类多样性及营养级变化[J]. *生物多样性*, 2010, 18(4): 420–427.]
- [2] Harley C D G, Hughes A R, Hultgren K M, et al. The impacts of climate change in coastal marine systems[J]. *Ecol Lett*, 2006, 9: 228–241.
- [3] Huang Z G. Diversity of Species in Xiamen Bay, China[M]. Beijing: China Ocean Press, 2006. [黄宗国. 厦门湾物种多样性[M]. 北京: 海洋出版社, 2006.]
- [4] Underwood A J. Experiments in Ecology: Their Logical Design and Interpretation Using Analysis of Variance[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1997.
- [5] Irving A D, Connell S D. Predicting understorey structure from the presence and composition of canopies: an assembly rule for marine algae[J]. *Oecologia*, 2006, 148(3): 491–502.
- [6] Wiescher P T, Pearce-Duvet J M C, Feener D H. Assembling an ant community: species functional traits reflect environmental filtering[J]. *Oecologia*, 2012, 169(4): 1063–1074.
- [7] Hou J H, Ma K P. On mechanisms of species coexistence in plant communities[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2002, 26(suppl): 1–8. [侯继华, 马克平. 植物群落物种共存机制的研究进展[J]. *植物生态学报*, 2002, 26(增刊): 1–8.]
- [8] Fowler D, Lessard J P, Sanders N J. Niche filtering rather than partitioning shapes the structure of temperate forest ant communities[J]. *J Anim Ecol*, 2013, doi: 10.1111/1365-2656.12188.
- [9] Krasnov B R, Pilosof S, Stanko M et al. Co-occurrence and phylogenetic distance in communities of mammalian ectoparasites: limiting similarity versus environmental filtering[J]. *Oikos*, 2014, 123(1): 63–70.
- [10] Levine J M, Janneke H R. The importance of niches for the maintenance of species diversity[J]. *Nature*, 2009, 461(7261): 254–257.
- [11] Schoener T W. Resource partitioning in ecological communities[J]. *Science*, 1974, 185(4145): 27–29.
- [12] Collins M D, Simberloff D, Connor E F. Binary matrices and checkerboard distributions of birds in the Bismarck Archipelago[J]. *J Biogeogr*, 2011, 38(12): 2373–2383.
- [13] Hofer U, Bersier L F, Borcard D. Relating niche and spatial overlap at the community level[J]. *Oikos*, 2004, 106(2): 366–376.
- [14] Kunstler G, Lavergne S, Courbaud B, et al. Competitive interactions between forest trees are driven by species' trait hierarchy, not phylogenetic or functional similarity: implications for forest community assembly[J]. *Ecol Lett*, 2012, 15(8): 831–840.
- [15] Beaudrot L, Struebig M J, Meijaard E et al. Co-occurrence patterns of Bornean vertebrates suggest competitive exclusion is strongest among distantly related species[J]. *Oecologia*, 2013, 173(3): 1053–1062.
- [16] Stubbs W J, Wilson J B. Evidence for limiting similarity in a sand dune community[J]. *J Ecol*, 2004, 92(4): 557–567.
- [17] Gotelli N J, Ellison A M. Assembly rules for New England ant assemblages[J]. *Oikos*, 2002, 99(3): 591–599.
- [18] Krüger R F, Carvalho C J B, Ribeiro P B. Assembly rules in muscid fly assemblages in the grasslands biome of southern Brazil[J]. *Neotropical Entom*, 2010, 39(3): 345–355.
- [19] Boschilia S M, Oliveira E F, Thomaz S M. Do aquatic macrophytes co-occur randomly? An analysis of null models in a tropical floodplain[J]. *Oecologia*, 2008, 156(1): 203–214.
- [20] Mason N W H, Lanoiselée C, Mouillot D, et al. Does niche overlap control relative abundance in French lacustrine fish communities? A new method incorporating functional traits[J]. *J Anim Ecol*, 2008, 77(4): 661–669.
- [21] Goodman B A. Microhabitat separation and niche overlap among five assemblages of tropical skinks[J]. *Austral J Zool*, 2007, 55(1): 15–27.
- [22] Jiménez J J, Decaëns T, Rossi J P. Soil environmental heterogeneity allows spatial co-occurrence of competitor earthworm species in a gallery forest of the Colombian “Llanos”[J]. *Oikos*, 2012, 121(6): 915–926.
- [23] Gao M X, He P, Sun X, et al. Relative contributions of environmental filtering, biotic interactions and dispersal limitation in a soil collembolan community from a temperate deciduous forest in the Maoer mountains[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2014, 59(24): 2426–2438. [高梅香, 何萍, 孙新, 等. 环境筛选、扩散限制和生物间相互作用在温带落叶阔叶林土壤跳虫群落构建中的作用[J]. *科学通报*, 2014, 59(24): 2426–2438.]
- [24] Friggens M M, Brown J H. Niche partitioning in the cestode communities of two elasmobranchs[J]. *Oikos*, 2005, 108(1): 76–84.
- [25] Abrams P A. Resource partitioning and interspecific competition in a tropical hermit crab community[J]. *Oecologia*, 1980, 46(3): 365–379.
- [26] Azevedo M C C, Araújo F G, Pessanha A M, et al. Co-occurrence of demersal fishes in a tropical bay in south-eastern Brazil: A null model analysis[J]. *Estuar Coast Shelf Sci*, 2006, 66(2): 315–322.
- [27] Morin P J. Community Ecology[M]. Oxford: Blackwell Science, 1999.

- [28] Gotelli N J, Graves G R. Null Models in Ecology[M]. Washington, DC: Smithsonian Institution Press, 1996.
- [29] Gotelli, N J, Entsminger G L. EcoSim: Null models software for ecology[CP]. Version 7.0. Acquired Intelligence Inc. and Kesey-Bear. <http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>. 2001.
- [30] Luiselli L. Nonrandom co-occurrence patterns of rainforest chameleons[J]. *Afr J Ecol*, 2007, 45(3): 336–346.
- [31] Gotelli N J. Null model analysis of species co-occurrence patterns[J]. *Ecology*, 2000, 81(9): 2606–2621.
- [32] Fang S H, Zhang Y P, Luo Q Q, et al. Species diversity and ecological characteristics of polychaetes in Meizhou Bay[J]. *Journal of Oceanography in Taiwan Strait*, 2011, 30(3): 419–429.[方少华, 张跃平, 骆巧琦, 等. 湄洲湾多毛类物种多样性及生态特点[J]. 台湾海峡, 2011, 30(3): 419–429.]
- [33] Li Y F. Analysis of relationship between the fishery environment and the present fishery status in Mei-zhou Bay[J]. *Agro-Environment and Development*, 1999, 60(2): 10–14.[李延凤. 湄洲湾渔业环境和渔业现状关系分析[J]. 农业环境与发展, 1999, 60(2): 10–14.]
- [34] Liu Y, Yang Y, Zhang W L, et al. Characteristics of community structure and biodiversity of macrozoobenthos in intertidal zones in Meizhou Bay[J]. *Wetland Science*, 2014, 12(2): 148–154.[刘玉, 杨翼, 张文亮, 等. 湄洲湾潮间带大型底栖动物群落结构和多样性特征[J]. 湿地科学, 2014, 12(2): 148–154.]
- [35] Xie D M. Analysis of main pollution characteristics in Meizhou Bay[J]. *Science of Taiwan Strait*, 2008, 15(5): 14–17.[谢丹梅. 湄洲湾海域主要污染特征分析[J]. 海峡科学, 2008 15(5): 14–17.]
- [36] Hong Y C, Chen X, Zhu C S. Distribution of meso-zooplankton and micro-zooplankton in Meizhou Bay[J]. *Journal of Oceanography in Taiwan Strait*, 2009, 28(2): 238–243.[洪一川, 陈栩, 朱长寿. 湄洲湾中、小型浮游动物的分布[J]. 台湾海峡, 2009, 28(2): 238–243.]
- [37] Nelson J. *Fishes of the World*[M]. 4th ed. Hoboken, New Jersey: John Wiley and Sons, Inc, 2006.
- [38] Ehouman N M, Tiho S, Dagnogo M. Co-occurrence of earthworms in Lamto savanna: A null model analysis of community structure[J]. *Eur J Soil Biol*, 2012, 53(6): 40–47.
- [39] Yuan X W, Liu Y, Cheng J H. Error analysis on stratified sampling and its application in fishery statistics[J]. *Marine Fisheries*, 2011, 33 (1): 116–120.[袁兴伟, 刘勇, 程家骅. 分层抽样误差分析及其在渔业统计中的应用[J]. 海洋渔业, 2011, 33 (1): 116–120.]
- [40] Barrio C, Hik D S, Bueno C G. Extending the stress-gradient hypothesis – is competition among animals less common in harsh environments?[J]. *Oikos*, 2013, 122(4): 516–523.
- [41] 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*, 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.]
- [42] Hubbell S P. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*[M]. Princeton and Oxford: Princeton University Press, 2001.
- [43] Mouillot D. Niche–assembly vs. dispersal–assembly rules in coastal fish metacommunities: implications for management of biodiversity in brackish lagoons[J]. *J Appl Ecol*, 2007, 44(4): 760–767.
- [44] Ulrich W, Gotelli N J. Null model analysis of species associations using abundance data[J]. *Ecology*, 2010, 91(11): 3384–3397.
- [45] Zhao Z Z, Liu R J, Ma Y, et al. Remote sensing monitoring and analysis of coastline changes in the Meizhou Bay since the last 30 years[J]. *Coastal Engineering*, 2013, 32(1): 19–27.[赵宗泽, 刘荣杰, 马毅, 等. 近 30 年来湄洲湾海岸线变迁遥感监测与分析[J]. 海岸工程, 2013, 32(1): 19–27.]
- [46] Hu Q H. Occurrence and ecological risk assessment of persistent organic pollutants in Meizhou Bay[J]. *Chinese Environmental Science*, 2014, 34(10): 2536–2544.[胡晴晖. 湄洲湾水体中持久性有机污染物的污染特征与风险评估[J]. 中国环境科学, 2014, 34(10): 2536–2544.]

Mechanisms structuring the coexistence of species in Meizhou Bay fish assemblages

SHI Yunrong, SHEN Xinqiang, WANG Yunlong

East China Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Shanghai 200090, China

Abstract: A fundamental goal of ecology is to identify rules that reflect species interactions; however, empirical examples of assembly rules for fish species in bays are limited. Analyzing the relative roles of niche separation and habitat filtering is a good way to elucidate the species mechanism. We investigated the mechanisms of how species in fish assemblages within bays coexist, using Meizhou Bay as a case study with null models. C-score, number of species checkerboard pairs, and the standard effect size index based on binary data were not different between the observed and simulated values. Similarly, the Pianka and Czechanowski niche overlap index also indicated no difference between observed and simulated values, according to the abundance matrix, suggesting that fish assemblages within this system have a random pattern that is structured simultaneously by niche-partitioning and niche-filtering effects. Therefore, preservation and conservation strategies must include habitat restoration, maintaining the connection between the bay and adjacent area, and increasing population size. These results will be useful for developing local biodiversity management and conservation strategies.

Key words: null models; coexistence mechanism; fish assemblage; Meizhou Bay; random pattern

Corresponding author: WANG Yunlong. E-mail: yunlong_wang@hotmail.com