

# 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

史赞荣, 晁敏, 沈新强

(中国水产科学研究院东海水产研究所, 上海 200090)

**摘要:**了解生物群落中物种共存机制是群落生态学研究的重要组成部分。鉴于河口鱼类群落结构与温盐等理化因子密切相关,同时多数鱼类产卵、育幼在时间上具有同步性(主要在春夏季发生),因此环境过滤机制可能是促使河口鱼类时间上共存的主要机制。为证实该假设,本研究以长江口鱼类群落为例,利用广义可加非线性模型(GAMs)分析其时间生态位及鱼类与环境因子的关系,同时基于零模型(null models)从生态位利用的角度阐述河口鱼类群落时间上的共存机制。结果表明:鱼类物种间实测生态位大于预期值,揭示出环境过滤机制是促使鱼类时间上共存的主要机制;多数鱼类物种与非生物环境因子关系拟合较好,说明未知因素(如物种间的竞争作用等机制)对其分布影响权重较小。上述结果支持环境过滤学说是长江口鱼类物种时间共存格局的主导机制。

**关键词:**海洋生物学;环境过滤;鱼类群落;时间共存;零模型;GAMs;长江口

DOI:10.3969/J. ISSN. 2095-4972. 2018. 04. 008

中图分类号:P735

文献标识码:A

文章编号:2095-4972(2018)04-0525-09

了解生物群落中物种共存机制是群落生态学研究的重要内容<sup>[1]</sup>。关于生物共存机制,目前存在着中性构建理论和生态位理论(竞争排斥学说和环境过滤学说)的争论,例如中性理论认为物种之间的关系和生境异质性对群落结构影响较小,物种在生态学是等价的,其分布主要受传播等随机事件的影响<sup>[2]</sup>;而生态位理论的竞争排斥学说认为物种之间的竞争作用导致的生态位分离是促使其共存的重要因素<sup>[3-4]</sup>,环境过滤学说则认为物种之间生态位的相似性促使其共存,物种的分布主要受非生物环境因素制约<sup>[5-8]</sup>。

传统上,生态学家通过对物种生态位的量化来回答物种之间实测生态位与预测生态位重叠度的大小<sup>[9-11]</sup>。理论上,在一个竞争作用机制为主导的群落中,物种之间生态位应小于预测值;反之,在一个环境过滤作用机制为主导的群落中,物种之间生态位应大于预测值<sup>[10-11]</sup>。

河口是一种重要的海岸带生境,对生活在其中

的鱼类有着重要的生态意义,河口同时扮演着产卵场、育幼场、索饵场及洄游通道的角色<sup>[12]</sup>。鱼类是河口生态系统的重要组成部分<sup>[13]</sup>,其状况直接或间接地影响着生态系统的健康。目前,大量有关河口鱼类生态学的报道,主要集中于鱼类群落多样性<sup>[14-15]</sup>、鱼类群落与环境因子关系的研究<sup>[14,16-17]</sup>等方面,关于鱼类共存机制的研究几乎还是空白。

长江年均径流量约9 600亿 m<sup>3</sup>。作为中国最大的河口,长江口的鱼类群落结构与温盐等理化因子密切相关<sup>[18]</sup>,所以有学者认为不同物种在生态学功能上不可能是等价的<sup>[19]</sup>,显然传播机制不是影响其物种分布的主要因素;此外,物种之间的竞争作用可能也不是主要因素,这是因为多数鱼类仔稚鱼主要发生在春夏季<sup>[20]</sup>,在时间上应具有一定的同步性。因此,我们推测环境过滤机制应该是促使河口鱼类时间上共存的主要机制;如果这一假设成立,那么鱼类分布主要应受非生物因素(温度、盐度)等影响。为论证该假设,本研究以长江口张网鱼类群落为例,

收稿日期:2017-12-20

基金项目:中国水产科学研究院东海水产研究所基本科研业务费资助项目(2014T11);国家973重点基础研究发展计划资助项目(2010CB429005)

作者简介:史赞荣(1981—),男,助理研究员;E-mail:shiyr@eastfishery.ac.cn

通讯作者:沈新强(1951—),男,研究员;E-mail:xinqiang\_shen@hotmail.com

分析其时间生态位及鱼类与环境因子的关系,从生态位利用的角度阐明了河口鱼类群落时间上的共存机制.

1 材料与方法

1.1 研究区域与采样方法

本调查水域位于 30°48. 50′ ~ 30°59. 60′ N, 122°02. 00′ ~ 122°07. 19′ E 区域内(图 1),该区域也是上海市张网传统作业水域.

调查网具为定置张网,网具宽度为 4.2 m,高度为 1.3 m,网身长 6.0 m,网囊网目约为 2.5 mm,每

次作业时间(投网至起网)约为 24 h.

调查时间为 2010 年 5 月至 2011 年 4 月共 12 个月,其中 5 月份采样 2 次共 4 网,6 月至 9 月均为 4 次(农历大小潮各 2 次),10 月至第 2 年 1 月及 3 月均为每月 2 次(农历大小潮各 1 次),2 月和 4 月采样均为 1 次(农历大潮). 每次采样时随机抽取 2 网渔获物带回实验室定种、称量、计数,并利用 CTD 现场测定采样站位表层盐度和水温(采样方法按照海洋调查规范)<sup>[21]</sup>;每月径流量以网上公布的大通站流量为准<sup>[22]</sup>.

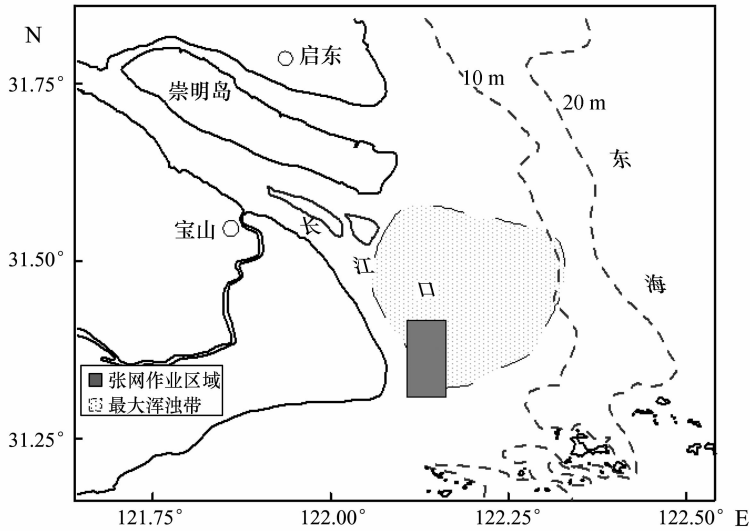


图 1 2010 年 5 月至 2011 年 4 月长江口张网作业水域

Fig. 1 Sampling area of stow net in Changjiang Estuary from May, 2010 to April, 2011

1.2 生态位重叠指数

用 Pianka's 生态位指数<sup>[23-24]</sup>计算物种(丰度的占比大于 1% 的物种)间的实际和预测生态位,公式如下:

$$O_{jk} = \frac{\sum_{i=1}^n P_{ij} \cdot P_{ik}}{\left( \sum_{i=1}^n P_{ij}^2 \sum_{i=1}^n P_{ik}^2 \right)^{1/2}} \tag{1}$$

$$O_{jk}^- = \frac{\sum_{i=1}^h O_{jk}}{\frac{t^2 - t}{2}} \tag{2}$$

式(1/2)中: $P_{ij}$ 和 $P_{ik}$ 分别是物种 $j$ 和 $k$ 在第 $i$ 次采样中丰度的贡献率, $O_{jk}$ 范围为 0(完全隔离)~1(完全重叠); $O_{jk}^-$ 表示各对重叠指数( $O_{jk}$ )平均值; $t$ 表示物种数目, $h$ 表示物种对数. 计算过程均采用 EcoSim 700 软件进行并采用 RA3 算法(迭代次数 = 1 000, 随机数种子 = 10)<sup>[10,25]</sup>,显著性水平定在  $p < 0.05$ .

当物种间竞争关系对群落物种共存机制有重要影响时,实测值往往显著小于预测值,而当生境过滤作用有重要影响时,实测值一般大于预测值,而预测值和实测值无显著性差异则说明中性构建理论机制占据主导<sup>[24-25]</sup>.

1.3 GAMs 模型

采用广义可加非线性模型(GAMs)分析鱼类物种(丰度占比大于 1% 的物种)与环境因子的关系<sup>[26]</sup>.

$\text{Ln}(a + 1) = s(x) + s(t) + s(i) + m + \varepsilon$  (3)

式(3)中: $a$ 为鱼类 CPUE 数据,作为响应变量,环境因子盐度( $x$ )、水温( $t$ )、流量( $i$ )及月份( $m$ )作为解释变量, $\varepsilon$ 为随机变量. CPUE 数据(ind./网)经 log(丰度 + 1)转化(连接函数为 link = logit).

根据 CPUE 与环境因子的显著性,筛选有效的环境因子进入分析模型,然后依据赤池信息准则 Akaike's Information Criterion (AIC)<sup>[27]</sup>对 CPUE 与环境因子的拟合效果进行检验,当 AIC 为最小时,

说明此时模型拟合效果最好. 显著性水平定在  $p < 0.05$ .

节分布差异,呈现出夏季(6—8 月)高、冬季(12—2 月)低的分布特点(图 2).

2 结果与讨论

2.1 环境因子

2.1.1 流量变化 长江口大通站流量有明显的季

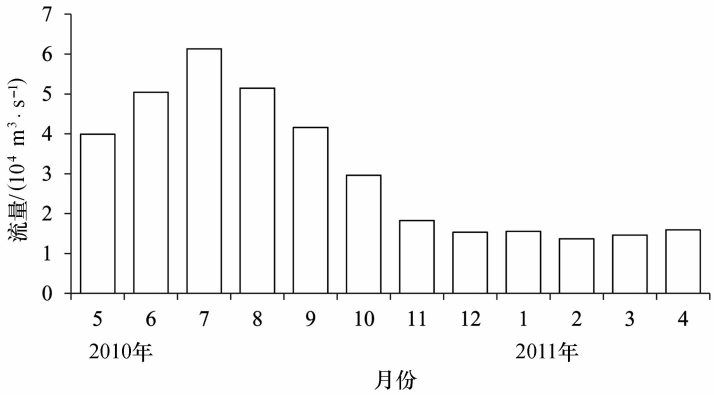


图2 2010 年 5 月至 2011 年 4 月长江口月均径流量分布

Fig.2 Mean monthly inflow in Changjiang Estuary from May, 2010 to April, 2011

2.1.2 水温和盐度分布 调查水域水温分布有明显的时间差异,月平均温度以 8 月最高,7 月次之,而最低温度出现在 1 月,其次为 2 月;盐度的

时间分布格局基本与温度格局相反,月平均盐度最高值出现在 2 月,而最低值出现在 8 月(图 3).

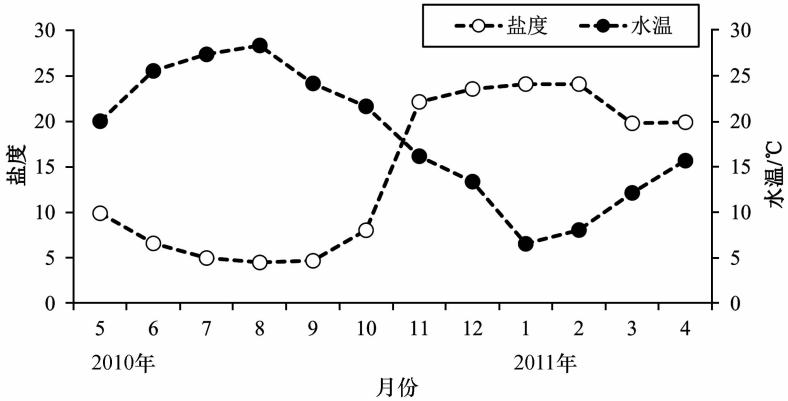


图3 2010 年 5 月至 2011 年 4 月长江口月均盐度和水温

Fig.3 Mean monthly salinity and temperature in Changjiang Estuary from May, 2010 to April, 2011

2.2 Pianka 指数

群落物种 Pianka 指数实测平均值为 0.288,预测平均值为 0.188,实测平均值极显著大于预测值 ( $p = 0.002$ ).

2.3 鱼类与环境因子的关系

GAMs 模型分析结果显示绝大多数物种与环境因子拟合较好(表 1),但不同物种对环境因子的响应有差异,如棘头梅童鱼(*Collichthys lucidus*)偏好高盐水体,与其作为河口种类的生活习性并不矛盾,而带鱼(*Trichiurus lepturus*)则偏好低盐水体,这与其作

为海水种类的生活习性也没有矛盾;低温或高温均不利于尖海龙(*Syngnathus acus*)生存,但凤鲚(*Coilia mystus*)个体却偏好高温分布. 总体上,物种与环境因子的相关性表现为复杂的非线性相关. 如尖海龙丰度与流量、水温及盐度均密切相关,其中与流量( $2.0 \sim 3.0$  万  $m^3/s$ )为局部负相关,与盐度也为局部负相关,而与水温大致呈单峰关系(先为正相关,后为负相关);凤鲚丰度与流量为负相关,表明流量越低月份,丰度越高(图 4);棘头梅童鱼丰度与流量和盐度均为正相关,表明水温或盐度越高的月份,其

丰度也越大(图5);刀鲚(*Coilia nasus*)只与流量密切相关,且为复杂的非线性关系,其中流量 $<2.5$ 万 $\text{m}^3/\text{s}$ 时为正相关,在 $2.5\sim3.0$ 万 $\text{m}^3/\text{s}$ 时为负相关,之后基本保持稳定(图4);带鱼丰度只与盐度为一元线性正相关(图5);红狼牙虾虎鱼(*Odontamblyopus rubicundus*)丰度与盐度为单峰关系,在盐度 $<17$ 时为正相关,在 $>17$ 时为负相关,而与流量为正相关(图4);鲮(*Mugil cephalus*)丰度与流量密切相关,其中在 $<3.0$ 万 $\text{m}^3/\text{s}$ 时为负相关,之后为正

相关(图4);康氏小公鱼(*Stolephorus commersonii*)丰度与流量密切相关,其中在流量 $<4.0$ 万 $\text{m}^3/\text{s}$ 时为正相关,在 $4.0\sim5.0$ 万 $\text{m}^3/\text{s}$ 为负相关,而 $>5.0$ 万 $\text{m}^3/\text{s}$ 时为正相关(图4);龙头鱼(*Harpadon nehereus*)丰度与与流量关系较为复杂,在流量 $<2.5$ 万 $\text{m}^3/\text{s}$ 时为正相关,在 $2.5\sim3.5$ 万 $\text{m}^3/\text{s}$ 为负相关,而在 $3.5\sim4.5$ 万 $\text{m}^3/\text{s}$ 为正相关,在 $>4.5\sim5.0$ 万 $\text{m}^3/\text{s}$ 时为负相关,在 $5.0\sim5.5$ 万 $\text{m}^3/\text{s}$ 时为正相关,之后为负相关(图4)。

表 1 长江口物种与环境因子关系 GAMs 模型分析结果  
Tab. 1 Results of relations in fish species and environmental variables in Changjiang Estuary based on GAMs

| 种类     | 环境因子                     | 偏差解释比例/% | 自由度            | 赤池信息准则 |
|--------|--------------------------|----------|----------------|--------|
| 尖海龙    | $s(t) + s(x) + s(i) + m$ | 99.3     | 8.08;8.31;8.51 | 4.48   |
| 凤鲚     | $s(t) + s(i)$            | 64.6     | 1;3.73         | 116.94 |
| 棘头梅童鱼  | $s(i) + s(x)$            | 73.5     | 1;2.58         | 89.06  |
| 刀鲚     | $s(i)$                   | 83.3     | 5.5            | 69.08  |
| 带鱼     | $s(x)$                   | 31.4     | 1              | 108.08 |
| 红狼牙虾虎鱼 | $s(x) + s(i)$            | 69.6     | 4.15;1.43      | 88.65  |
| 鲮      | $s(i)$                   | 67.2     | 2.84           | 93.47  |
| 康氏小公鱼  | $s(i)$                   | 56.5     | 3.97           | 115.61 |
| 龙头鱼    | $s(i)$                   | 76.9     | 7.85           | 119.61 |

注: $t$ 为水温, $x$ 为盐度, $i$ 为流量, $m$ 为月份

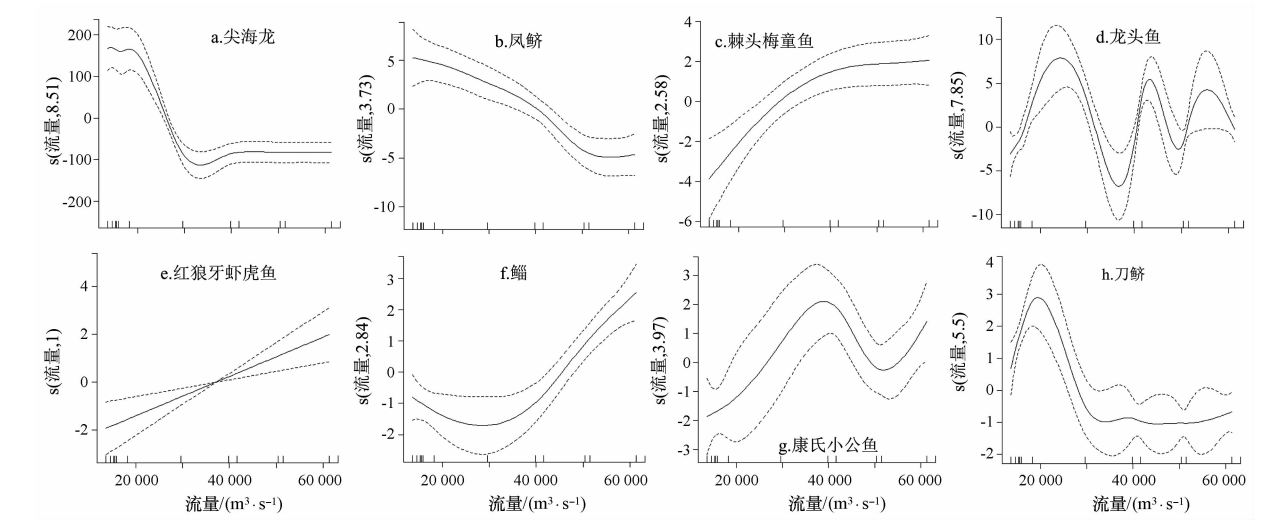


图 4 基于 GAMs 模型长江口鱼类丰度与流量关系  
Fig. 4 Relations in abundance of fish species and inflow in Changjiang Estuary based on GAMs

纵坐标表示非参数光滑函数,括号中的数字表示估计自由度;虚线表示上述光滑拟合函数的 95% 置信区间,实线表示该函数的平滑拟合曲线,下同

2.4 讨论

本研究以长江口张网鱼类群落为例基于生态位的分析,证实了河口鱼类群落时间上共存受环境过

滤机制控制,表明物种之间对时间生态位的利用,竞争作用受到限制,而物种与环境关系的分析显示物种时间分布格局主要受非生物环境因素的影响。

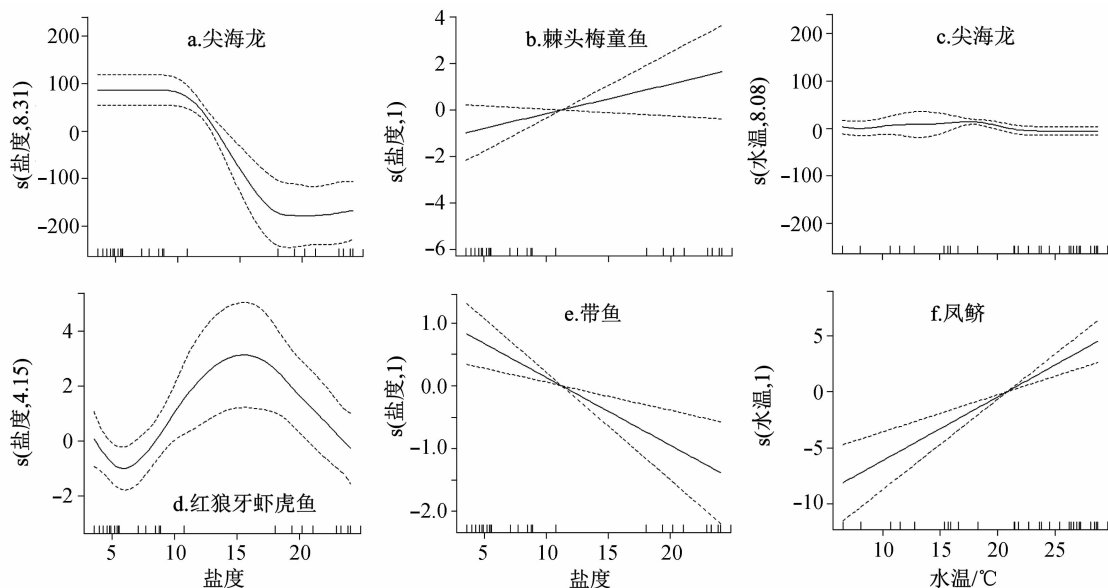


图5 基于 GAMs 模型长江口鱼类丰度与盐度及水温关系

Fig. 5 Relations in abundance of fish species and salinity and temperature in Changjiang Estuary based on GAMs

**2.4.1 物种共存机制** 影响物种共存的因素较多,有学者指出可利用资源的数量及环境异质性都能影响物种的共存机制<sup>[5,9]</sup>. 一般而言,在资源稀缺的环境中,因对有限资源(如空间、食物等)的竞争,潜在竞争者往往表现出生态位分离的现象<sup>[28]</sup>,从而达到减少种间竞争的目的,此时竞争排斥作用对群落的影响超过生境过滤;相反,在环境异质性高的生境中,一般环境过滤机制对群落物种的分布作用占主导,不同物种因对环境因子耐受性的差异表现出不同的分布格局,对有些物种而言,一些环境因子明显限制了其分布,而另一些物种却因对这些环境因子有较好的适应性而大量分布<sup>[9]</sup>. 本研究中长江口环境因子及鱼类分布格局正表现出这样的特点,如棘头梅童鱼丰度与盐度为正相关,而带鱼则为负相关;此外,低温或高温均限制了尖海龙对河口环境的利用,而凤鲚个体明显表现出偏好高温水体的特点. 长江口一年中较大的温度(6.6 ~ 28.6℃)和盐度(3.6 ~ 24.1)梯度限制了物种之间的竞争作用.

研究发现,如果可供潜在竞争者利用的资源充足,那么这些竞争者也可共存<sup>[5]</sup>. 河口作为生产力较高的生态系统,作为鱼类饵料的浮游动物、底栖动物及甲壳类等数量较多,因而长江口较为充足的饵料供给等状况也降低了鱼类群落种间的竞争关系<sup>[18]</sup>. 此外,河口生境作为鱼类良好的育幼及躲避场所已被广泛报道,鱼类会利用河口浑浊的水体来躲避作为捕食者的其他肉食鱼类和鸟类等的捕食<sup>[29]</sup>,而长江口棘头梅童鱼、带鱼等鱼类个体均以幼鱼占据主导<sup>[30]</sup>,它们很好地利用了河口生境(如

透明度较低的水体),一定程度上避免了鱼类群落的种间竞争. 另外,长江口鱼类群落在时间上生态位大于预期也很有可能与其他尚未阐明的机制(如生态补偿机制)有关<sup>[31]</sup>. 生态补偿理论认为群落中不同物种为避免/减弱竞争,一般在时间、空间及食物3个生态维度上至少存在一种生态位分化的现象<sup>[32-33]</sup>,由于长江口鱼类群落物种空间上也受环境过滤机制主导,因而为避免或降低种间竞争,时间、空间生态位重叠系数较高可能被较低的营养生态位所补偿,即营养生态位可能存在分化现象,该假设尚待后续研究加以证实.

**2.4.2 环境因子对鱼类分布的影响** 目前,GAMs模型已被广泛用于分析各渔业种群与环境因子的关系,如南极磷虾(*Euphausia superba*)<sup>[34]</sup>、鲣(*Katsuwonus pelamis*)<sup>[35]</sup>、长鳍金枪鱼(*Thunnus alalunga*)<sup>[36]</sup>、竹荚鱼(*Trachurus spp.*)<sup>[37]</sup>、日本鲭(*Scomber japonicus*)<sup>[38]</sup>、方氏云鲷(*Enedrias fangi*)<sup>[39]</sup>、斑鲷(*Konosirus punctatus*)<sup>[40]</sup>、柔鱼(*Ommastrephes bartrami*)<sup>[41]</sup>及岛礁鱼类<sup>[42]</sup>. 本研究中各个物种丰度与环境因子的 GAMs 模型关系拟合效果均较好(分布偏差解释比例在 56.5% 以上,带鱼除外),说明其他未知因素如饵料、捕食、物种间的竞争作用对这些物种的分布影响权重小于环境因子的影响,这也从另一个侧面证实了河口鱼类群落时间共存模式主要受环境过滤机制控制,即物种时间分布格局受环境因子的控制.

研究发现河口水体理化特征、水动力条件及初级生产力等基础条件与径流量分布密切相关<sup>[43]</sup>. 在

影响物种分布相关的环境因子中,径流量与除带鱼外的各物种的分布均有密切关系,这是由长江口径流量的年际分布特点决定的.长江口是一个径流量季节变化十分显著的河口(图2),径流量的季节变化,直接或间接地影响了上述环境因子的分布进而影响着鱼类物种的分布,因此径流量成为与物种分布最为密切的环境因子之一.

此外,盐度与河口鱼类群落的密切关系已被广泛证实.由于河口盐度的剧烈变化及鱼类个体渗透压的差异,一般淡水鱼类栖息在盐度 $<2$ 的水体中,海洋鱼类则很少利用盐度 $<2$ 的生境,而河口性及洄游性鱼类等适盐较广的类群一般受盐度限制较小<sup>[44]</sup>. GAMs 分析也显示洄游性/半洄游性鱼类(刀鲚和凤鲚)及河口性鱼类(鲻)等物种与盐度关系不密切,这应与其能适应从淡水生境( $<0.5$ )至海洋水体( $>30$ )的各种盐度环境有关<sup>[45]</sup>. 不过,河口性鱼类棘头梅童鱼与盐度为正相关、偏好高盐生境,与其作为河口种类的生活习性并不矛盾,这种响应格局应与本研究中该物种由幼鱼数量占据绝对优势且幼鱼阶段对较高盐度环境的需求有关<sup>[46]</sup>. 与盐度关系密切的其他种类主要是海洋鱼类. 然而,即便是同为海洋鱼类的几种鱼类,对盐度变化响应也有差异,如尖海龙与盐度为非线性负相关,而带鱼与盐度为线性负相关. 不同物种对盐度响应的差异,反映出这些种类对盐度偏好的差异. 有学者发现即使同一物种,其处于不同生活史阶段,对盐度的偏好也不一样,一些海洋鱼类如日本黄姑鱼(*Argyrosomus japonicus*)、六带鲈(*Caranx sexfasciatus*)和细斑石鲈(*Pomadasys commersonnii*)会表现出当龄幼鱼偏好低盐生境同时更高龄幼鱼和成鱼则偏好更高盐度环境的分布格局<sup>[47]</sup>. 本研究中由于带鱼个体均为幼体组成,因此其偏好低盐水体与其作为海水种类的生活习性也没有矛盾.

温度可对鱼类生长、发育和繁殖等生理过程及其所生活环境的初级生产力等产生影响<sup>[48]</sup>. 以往基

于群落水平的研究发现,水温是影响长江口鱼类季节变化的重要环境因子<sup>[18]</sup>,而基于种群水平的 GAMs 分析进一步揭示出温度对群落中凤鲚和尖海龙种群的季节变化影响尤为显著. 冬季凤鲚出现率较低,与其洄游至温度较高的邻近海域越冬有关<sup>[44]</sup>,因为越冬洄游也是河口鱼类群落适应环境的普遍格局<sup>[49]</sup>. 当然,有时高温和低温均会对鱼类分布产生影响,如在水温较高月份(6~8月)及水温较低月份(1~3月),尖海龙的丰度基本为0<sup>[30]</sup>,除此之外, GAMs 模型显示大多数物种的丰度分布与月份关系并不显著,说明鱼类对长江口生境利用(如产卵、索饵、育幼等行为)的季节差异,主要是由径流量、盐度、气温等季节性变化因子所驱动,而并非鱼类本身生活史的适应性所控制<sup>[50]</sup>.

需要指出的是,本研究中张网作业区域主要位于长江口环境变化最为剧烈的地带,水体浑浊度最大,而其他水域如河道或长江口邻近海域等的鱼类群落在时间上如何共存,目前仍然未知;此外,本研究中带鱼与环境关系的拟合效果一般,其丰度分布的偏差解释比例仅为31.4%,这可能与未能纳入模型分析的其他未知因素如饵料分布等有关,因为已有研究发现,东海带鱼以磷虾和小型鱼类为主食,其群体移动与浮游动物生物量的分布关系密切<sup>[51]</sup>.

### 3 结论

本研究基于生态位和 GAMs 模型揭示了河口鱼类群落物种时间共存格局受环境过滤机制主导,鱼类物种对水温、径流及盐度等时间变化响应机制的差异是鱼类群落种间共存的重要机制之一,一些相关的其他方面的研究,例如时间生态位大于预期值是否会被较低的食性生态位所补偿,长江河道或长江口邻近海域鱼类群落是否也有类似的共存机制,以及带鱼丰度偏差分布数据解释比例仍较低是否与浮游动物生物量等变动有关等,都有待深入研究加以证实.

### 参考文献:

- [1] 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, 2012, 10: 1-13.
- [2] HUBBELL S P. The unified theory of biodiversity and biogeography[M]. Princeton: Princeton University Press, 2001.
- [3] MACARTHUR R, LEVINS R. Limiting similarity convergence and divergence of coexisting species[J]. American Naturalist, 1967, 101: 377-387.
- [4] RAY J C, SUNQUIST M E. Trophic relations in a community of African rainforest carnivores[J]. Oecologia, 2001, 127: 395-408.
- [5] MOUILLOT D, NORMAN W H, MASON J, et al. Is the abundance of species determined by their functional traits? A new

- method with a test using plant communities[J]. *Oecologia*, 2007,15: 729-737.
- [6] 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: 352-362.
- [7] MOUCHET M A, VILLEGGER 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: 867-876.
- [8] FOWLER D, LESSARD J P, SANDERS N J. Niche filtering rather than partitioning shapes the structure of temperate forest ant communities[J]. *Journal of Animal Ecology*, 2014, 83: 943-952.
- [9] PIANKA E R. Niche overlap and diffuse competition[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1974,71;2 141-2 145.
- [10] GOTELLI N J, ENTSMINGER G L. EcoSim: Null models software for ecology. Version 7.0. Acquired Intelligence Inc. and Kesey-Bear[EB/OL]. [2015-11-21]. <http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>.
- [11] GOTELLI N J, GRAVES G R, RAHBK C. Macroecological signals of species interactions in the Danish avifauna[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010,107: 5 030-5 035.
- [12] MALAVASI S, FIORIN R, FRANCO A, et al. Fish assemblages of Venice Lagoon shallow waters: an analysis based on species, families and functional guilds[J]. *Journal of Marine System*, 2004,51: 19-31.
- [13] MARTINO E J, ABLE K W. Fish assemblages across the marine to low salinity transition zone of a temperate estuary[J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2003, 56: 969-987.
- [14] MACI S, BASSET A. Composition, structural characteristics and temporal patterns of fish assemblages in non-tidal Mediterranean lagoons: A case study[J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2009,83: 602-612.
- [15] 史赞荣,晁敏,全为民,等. 长江口鱼类群落的多样性分析[J]. *中国水产科学*, 2012,19(6):169-176.
- [16] AKIN S, WINEMILLER K O, GELWICK F P. Seasonal and spatial variations in fish and macrocrustacean assemblage structure in Mad Island Marsh estuary, Texas[J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2003, 57: 269-282.
- [17] SIMIER M, LAURENT C, ECOUTIN J M, et al. The Gambia River estuary: A reference point for estuarine fish assemblages studies in West Africa[J]. *Estuarine Coastal and Shelf Science*,2006, 69: 615-628.
- [18] SHI Y R, CHAO M, QUAN W M, et al. Spatial and seasonal variations in fish assemblages of the Yangtze River estuary[J]. *Journal of Applied Ichthyology*, 2014, 30: 844-852.
- [19] BELLWOOD D R, WAINWRIGHT P C, FULTON C J, et al. Functional versatility supports coral reef biodiversity[J]. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences*, 2006, 273: 101-107.
- [20] 庄平,王幼槐,李圣法,等. 长江口鱼类[M]. 上海:上海科学技术出版社,2006.
- [21] 国家海洋局. 海洋调查规范 第2部分 海洋水文观测:GB/T 12763.2-2007[S]. 北京:海洋出版社,2007.
- [22] 长江水利委员会. 水位管理系统[EB/OL]. [2013-12-10]. <http://yu-zhu.vicp.net/yzshswgl.aspx>.
- [23] GOTELLI N J, GRAVES G R. Null models in ecology[M]. Washington: Smithsonian Institution Press, 1996.
- [24] ULRICH W, GOTELLI N J. Null model analysis of species associations using abundance data[J]. *Ecology*, 2010, 91:3 384-3 397.
- [25] 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.
- [26] YEE T W, MITCHELL N D. Generalized additive models in plant ecology[J]. *Journal of Vegetation Science*, 1991, 2:587-602.
- [27] BURNHAM K P, ANDERSON D R. Model selection and multi-model inference: A practical information-theoretic approach [M]. New York: Springer-Verlag, 2002.
- [28] 牛克昌,刘悅宁,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.
- [29] BECK M W, HECK K L, ABLE K W. A better understanding of the habitats that serve as nurseries for marine species and the factors that create site-specific variability in nursery quality will improve conservation and management of these areas[J]. *BioScience*, 2001, 51: 633-641.
- [30] 史赞荣,晁敏,沈新强. 长江口张网鱼类群落结构特征及月相变化[J]. *海洋学报*, 2014,36(2): 81-92.
- [31] HOFER U, BERSIER L F, BORCARD D. Relating niche and spatial overlap at the community level[J]. *Oikos*, 2004, 106: 366-376.
- [32] SCHOENER T W. Resource partitioning in ecological communities[J]. *Science*, 1974,185: 27-39.
- [33] VIERIRA E M, PORT D. Niche overlap and resource partitioning between two sympatric fox species in southern Brazilian[J]. *Journal of Zoology*, 2007,272: 57-63.

- [34] 朱国平,朱小艳,徐怡琰,等. 基于 GAM 模型分析夏秋季南奥克尼群岛南极磷虾渔场时空分布及与环境因子之间的关系[J]. 极地研究, 2012, 24(3):266-273.
- [35] 唐浩,许柳雄,陈新军,等. 基于 GAM 模型研究时空及环境因子对中西太平洋鲑鱼渔场的影响[J]. 海洋环境科学, 2013, 32(4):518-522.
- [36] 范永超,戴小杰,朱江峰,等. 南太平洋长鳍金枪鱼延绳钓渔业 CPUE 标准化[J]. 海洋湖沼通报, 2017 (1):122-132.
- [37] 逢志伟,李显森,朱建成,等. 大西洋中部海域竹荚鱼中心渔场的时空变化及其影响因素[J]. 中国农学通报, 2017, 33(31):153-159.
- [38] 戴澍蔚,唐峰华,樊伟,等. 北太平洋公海日本鲭资源分布及其渔场环境特征[J]. 海洋渔业,2017,39(4):370-382.
- [39] 李敏,李增光,徐宾铎,等. 时空和环境因子对海州湾方氏云鲷资源丰度分布的影响[J]. 中国水产科学, 2015, 22(4):812-819.
- [40] 李敏,徐宾铎,麻秋云,等. 时空及环境因子对黄河口及邻近水域斑鲷资源丰度的影响[J]. 中国水产科学, 2017, 24(5):963-969.
- [41] 陈新军,田思泉. 西北太平洋柔鱼资源丰度时空分布的 GAM 模型分析[J]. 集美大学学报(自然科学版), 2006, 11(4):295-300.
- [42] 赵静,章守宇,汪振华,等. 基于 GAM 模型的鱼类群落多样性分布及影响因素[J]. 生态学杂志,2013,32(12):3 226-3 235.
- [43] 线薇薇,刘瑞玉,罗秉征. 三峡水库蓄水前长江口生态与环境[J]. 长江流域资源与环境, 2004, 13(2): 119-123.
- [44] WHITFIELD A K. Fish species diversity in southern African estuarine systems: An evolutionary perspective[J]. Environmental Biology of Fish, 1994,40:37-48.
- [45] 田明诚,沈友石,孙宝铃. 长江口及其邻近海区鱼类区系研究[J]. 海洋科学集刊, 1992,33(3): 265-280.
- [46] LIU H B, JIANG T, HUANG H H, et al. Estuarine dependency in *Collichthys lucidus* of the Yangtze River Estuary as revealed by the environmental signature of otolith strontium and calcium[J]. Environmental Biology of Fishes, 2015, 98(1):165-172.
- [47] TER MORSHUIZEN L D, WHITFIELD A K, PATERSON A W. Distribution patterns of fishes in an eastern Cape Estuary and river with particular emphasis on the ebb and flow region[J]. Transactions of the South African Philosophical Society, 1997, 51:257-280.
- [48] SELLESLAGH J, AMARA R. Environmental factors structuring fish composition and assemblages in a small macrotidal estuary (eastern English Channel)[J]. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2008, 79: 507-517.
- [49] LAFFAILLE P, FEUNTEUN E, LEFEUVRE J C, et al. Composition of fish communities in a European macrotidal salt marsh (the Moint Saint-Michel bay, France)[J]. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2000, 51: 429-438.
- [50] 沈国英,施并章. 海洋生态学[M]. 北京:科学出版社, 2002:95-127.
- [51] 陈亚瞿,朱启琴. 东海带鱼摄食习性、饵料基础及与渔场关系[J]. 水产学报, 1984, 8(2): 135-145.

## Environmental filtering mechanism controlling the species temporal coexistence pattern for fish communities in Changjiang Estuary

SHI Yun-rong, CHAO Min, SHEN Xin-qiang

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

**Abstract:** Understanding mechanisms structuring coexistence of species within biological communities is a central issue of community ecology. It is widely recognized that structure of fish community is mainly regulated by abiotic factors (e. g. , salinity, temperature), as well as most of fish species co-occurred temporally in estuaries, e. g. , spawning and nursing mainly during spring and summer. Thus, we hypothesize that environmental filtering is an important force promoting the coexistence of fish species in those environments. Aiming to examine such hypothesis, we analyzed the temporal niche overlaps among fish species within assemblages using null models, and relationships based on GAMs between fish species and abiotic factors of Changjiang Estuary. Results of null models and GAMs are as follows. Firstly, observed values of niche overlaps are more than expected ones. Secondly, fish assemblages were expressed well by abiotic variables, which together suggesting that environmental filtering mecha-

nism plays a critical role but other unmeasured influences ( e. g. , inter-specific competitions ) may also promote temporal distribution of fish species. Thus, the present study supports the theory of environmental filtering.

**Key words:**marine biology; environmental filtering; fish assemblages; temporal coexistence; null models; GAMs; Changjiang Estuary

DOI:10.3969/J. ISSN. 2095-4972. 2018. 04. 008

( 责任编辑:杜俊民)