

DOI: 10.5846/stxb202108212330

潘士远, 林坤, 吕少梁, 王学锋. 种间互作对雷州湾海域鱼类群落结构的影响. 生态学报, 2022, 42(22): 9383-9393.

Pan S Y, Lin K, Lü S L, Wang X F. Importance of species interactions in structuring fish community of Leizhou Bay waters, northern South China Sea. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(22): 9383-9393.

## 种间互作对雷州湾海域鱼类群落结构的影响

潘士远<sup>1</sup>, 林 坤<sup>1,2</sup>, 吕少梁<sup>1,2</sup>, 王学锋<sup>1,2,\*</sup>

1 广东海洋大学 水产学院, 湛江 524088

2 南方海洋科学与工程广东省实验室(湛江), 湛江 524025

**摘要:**从鱼类种间互作及其生态网络特征视角研究鱼类群落结构特征,对解析多鱼种共存机制和基于群落水平的多鱼种资源管理均具有重要意义。为分析鱼类资源利用的竞争互作对群落结构稳定性的影响,根据 2016—2018 年 8 个航次的雷州湾海域底拖网调查的鱼类数据,将空间生态位重叠理论和生态网络建模相结合,从种间互作的角度应用加权聚类系数  $C$ 、加权平均路径长度  $A$ 、关联度  $Co$  等指标分析鱼类的群落结构。结果表明:①鱼类生态位重叠所形成的种间互作网络季节变动较大,而年度变动则相对较小,共包含鱼类 58—122 种,种间互作的关系数量 1318—7103。②雷州湾海域鱼类群落内种间互作密集,聚合程度高( $C$  介于 0.84—0.98)且能量传递效率高( $A$  介于 0.02—0.09),呈现互作弱化之趋势( $Co$  介于 0.32—0.48),群落结构总体较稳定。③小尺度范围(20°40′—21°00′N, 110°30′—110°45′E)内,鱼类群落内种间互作特征是维持多种鱼类共存的重要内因。该特征表现为季节和年度的变化总体上相似,种间直接关联程度与种间互作强度呈正相关( $P < 0.01$ ),而局部聚合程度与种间直接关联、互作强度均呈负相关( $P < 0.01$ )。本研究可为鱼类群落结构稳定性的量化评价和资源养护的管理规划提供参考依据。

**关键词:**种间互作;鱼类群落结构;生态网络;空间生态位重叠;雷州湾

## Importance of species interactions in structuring fish community of Leizhou Bay waters, northern South China Sea

PAN Shiyuan<sup>1</sup>, LIN Kun<sup>1,2</sup>, LÜ Shaoliang<sup>1,2</sup>, WANG Xuefeng<sup>1,2,\*</sup>

1 Fisheries College, Guangdong Ocean University, Zhanjiang 524088, China

2 Southern Marine Science and Engineering Guangdong Laboratory (Zhanjiang), Zhanjiang 524025, China

**Abstract:** The interactions between fish species and their roles in the ecological network on structuring the fish community is a matter of great concern not only for understanding the species coexistence, but also for the multispecies fishery management and conservation at the community level. The data from the bottom trawl surveys of eight cruises in Leizhou Bay waters northern South China Sea during 2016 and 2018 were applied to analyze how the species interactions (interspecific competition in limited resources and space) affected the stability of fish community structure in seasons and years. Combining theories on spatial niche overlap and the ecological network modeling, six indicators such as the weighted clustering coefficient ( $C$ ), weighted average path length ( $A$ ), connectance ( $Co$ ), degree ( $K$ ), weighted node strength ( $Si$ ), and locally weighted clustering coefficient ( $Ci$ ) were respectively applied to measure the degree of community aggregation, the overall energy transfer efficiencies between species, interspecific connectivity, the degree of directly interspecific associations, the intensity of species interactions, and the degree of local aggregation between species. And then we analyzed the importance of species interactions in structuring fish community of Leizhou Bay waters. The results

**基金项目:**国家重点研发计划“蓝色粮仓科技创新”重点专项资助(2020YFD0901103);南方海洋科学与工程广东省实验室(湛江)资助项目(ZJW-2019-06)

收稿日期:2021-08-21; 网络出版日期:2022-07-12

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xuefeng1999@126.com

showed that: ①the network of species interaction which formed by spatial niche overlap of fishes varied more widely in seasons, but comparatively minor between years, including 58—122 kinds of fishes, and 1318—7103 lines (links between species interactions). ②The fish community was characterized with the intensive interactions, high degrees of aggregation ( $C$  ranged between 0.84 and 0.98), high energy transfer efficiencies ( $A$  ranged between 0.02 and 0.09), with a weakening tendency of species interactions ( $Co$  ranged between 0.32 and 0.48) from 2016 to 2018. The fish community of Leizhou Bay waters was kept in a state of stability in all. ③At the local small scale ( $20^{\circ}40'—21^{\circ}00'N$ ,  $110^{\circ}30'—110^{\circ}45'E$ ), traits of species interactions of the fish community were similar on the seasonal and annual scale. Two traits were the important internal factors driving the coexistence of multiple fish species in the Leizhou Bay waters. The first was the degree of directly interspecific associations which was positively correlated with the intensity of species interactions ( $P<0.01$ ). And the second was the degree of local aggregation which was negatively correlated with both the degree of directly interspecific associations and the intensity of species interactions ( $P<0.01$ ). This study provides clues for the quantitative analysis on the stability of fish community structure and planning of effective coastal fishery resources management and conservation.

**Key Words:** species interaction; fish community structure; ecological networks; spatial niche overlap; Leizhou Bay

种间互作是指多个物种在特定时空尺度上相互吸引或排斥的特性,是群落形成和演替的基础<sup>[1]</sup>。生态网络分析(Ecological network analysis)作为探索种间互作的有力工具,在探讨群落形成、物种共存、生物多样性及生态系统稳定性等方面具有重要研究意义<sup>[2–3]</sup>。生态网络中的节点、线分别反映物种、种间互作关系,网络的拓扑性质参数可定量评估种间互作强度与群落结构特征<sup>[4]</sup>。鱼类作为水域生态系统中的优势种类,其种间互作类型主要包括摄食、竞争和共生等,基于摄食关系的食物网研究为群落结构<sup>[5–6]</sup>及其稳定性<sup>[7]</sup>、关键种的年际变动<sup>[8]</sup>等提供了重要参考依据,而关于种间竞争对物种共存和群落结构稳定性的影响<sup>[9]</sup>研究较少。此外,空间生态位重叠理论反映生物群落中种间资源利用的相似性<sup>[10]</sup>,在量化鱼类种间互作<sup>[11]</sup>、资源竞争与分化<sup>[12]</sup>及物种共存机制<sup>[13]</sup>等方面应用广泛。结合空间生态位重叠与生态网络两种研究方法,可简化种间互作在空间分布上的繁杂<sup>[14]</sup>,模拟现实的群落结构<sup>[15]</sup>,有利于阐明鱼类间空间资源利用的竞争互作对物种共存、群落结构稳定的影响。

近岸海域是重要的水生生态系统,亦是受人类活动干扰和气候变化影响最强的敏感区域<sup>[16]</sup>,研究其鱼类群落结构特征及其稳定性可为近岸生物资源的保护与合理利用提供科学支撑。雷州湾位于我国粤西近岸海域,西沿雷州半岛,北有东海岛,东有硇洲岛,南至徐闻外罗,湾口面向东南(图1),水域辽阔,具有非正规半日潮特征,生态环境适宜,是多种鱼类的重要栖息场所。由于沿岸港口码头快速发展、入海污染源增加、捕捞力度居高不下等因素正使得该海域及其鱼类群落结构遭受着日益增强的生态胁迫<sup>[17]</sup>。前期虽已进行过该海域鱼类群落结构及其环境影响的研究<sup>[18–19]</sup>,但主要针对的是环境影响因素,考虑到种间互作(生物因素)在小尺度空间上的变化更明显<sup>[20]</sup>。因此,本研究基于雷州湾这一小尺度空间( $20^{\circ}40'—21^{\circ}00'N$ ,  $110^{\circ}30'—110^{\circ}45'E$ )调查所得的鱼类数据,采用空间生态位重叠与生态网络分析相结合,分析鱼类的种间互作关系及其对群落结构的影响。以期今后鱼类群落结构稳定性的量化评价与渔业资源管理规划提供参考依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 数据来源

所用的鱼类数据均来自本实验室开展的雷州湾海域底拖网调查,调查方法参照《海洋渔业资源调查规范》(SC/9403—2012)<sup>[21]</sup>。共进行了8个航次的调查,时间分别为2016年4月(春季)、2016年8月(夏季)、2016年11月(秋季)、2017年2月(冬季)、2017年4月(春季)、2017年8月(夏季)、2017年11月(秋季)和2018年1月(冬季),每个航次采样均为17个站点(图1)。在分析8个航次鱼类数据的同时,将2016年4月(春季)至2017年2月(冬季)作为2016年的鱼类数据,2017年4月(春季)至2018年1月(冬季)作为

2017 年的鱼类数据,以此来推断 2016 和 2017 年度间鱼类群落结构的变化规律。

调查渔船船长 24 m,宽 5 m,主机功率 180 kW,网具网口宽 11 m,网口网目长 40 mm,网囊网目长 25 mm,每个站拖网时间约 40 min。采集拖网渔获物中的鱼类样品,参照《中国动物志》<sup>[22]</sup>和《中国海洋鱼类》<sup>[23]</sup>完成种类鉴定。

## 1.2 鱼类物种优势度划分

采用相对重要性指数(Index of Relative Importance, IRI)<sup>[24]</sup>计算鱼类群落中物种的优势度,公式如下:

$$IRI = (N + W) \times F \times 10^4 \quad (1)$$

式中, $N$ 为某鱼类尾数占鱼类总尾数的百分比, $W$ 为某鱼类质量占鱼类总质量的百分比, $F$ 为某鱼类在调查中出现的站位数占总站位数的百分比,即出现频率。参照李雪童等<sup>[25]</sup>的鱼类优势度划分标准,定义  $IRI > 1000$  的物种为优势种,  $100 < IRI \leq 1000$  的物种为重要种,  $10 < IRI \leq 100$  的物种为常见种,  $1 < IRI \leq 10$  的物种为一般种,  $IRI \leq 1$  的物种为稀有种。

## 1.3 空间生态位重叠测量

在生物演化短期内,生态位具有保守性<sup>[15]</sup>,且物种对资源的消耗利用效率依赖于物种的丰度<sup>[9]</sup>。Schoener 指数的衡量标准不会因存在未利用的资源而改变,有利于群落间的比较<sup>[26]</sup>。在计算 Schoener 指数之前,剔除  $IRI \leq 1$  的鱼类数据以消除稀有种对群落的影响。以鱼类种群为行,调查站位为列,构建矩阵,然后应用 R 语言中的 spaa 包<sup>[27]</sup>,依据鱼类物种丰度计算鱼类间的空间生态位重叠值。生态位重叠值的计算使用 Schoener<sup>[28]</sup>指数,公式如下:

$$O_{ik} = 1 - \frac{1}{2} \sum_{j=1}^r |P_{ij} - P_{kj}| \quad (2)$$

式中, $O_{ik}$ 为种  $i$  和种  $k$  的生态位重叠值,  $0 \leq O_{ik} \leq 1$ ,  $O_{ik}$  值越大则生态位重叠程度越高<sup>[29]</sup>;  $r$  为总调查站位数;  $P_{ij}$  和  $P_{kj}$  分别为种  $i$  和种  $k$  在第  $j$  个调查站位中所利用资源的占比。

## 1.4 模型假设及网络构建

为简化雷州湾海域鱼类群落的结构,在本研究的生态网络构建中作如下假设:①发生空间生态位重叠的物种对视作存在种间互作;②仅考虑种间互作,不考虑种内互作和无种间互作的物种( $O_{ik} = 0$ )间的其他种间关系(如非常偶然的种内相遇)。以空间生态位重叠定量种间互作,以雷州湾出现的鱼种为节点,鱼类间的互作关系为线,使用 R 语言中的 igraph 包<sup>[30]</sup>构建生态网络。

## 1.5 数据分析

以生态网络的拓扑性质参数反映鱼类的群落结构特征:种间直接关联程度(点度 degree,  $K$ )<sup>[18]</sup>、种间互作强度(加权节点强度 weighted node strength,  $S_i$ )<sup>[31]</sup>、局部聚合程度(局部加权聚类系数 locally weighted clustering coefficient,  $C_i$ )<sup>[32]</sup>、群落聚合程度(加权聚类系数 weighted clustering coefficient,  $C$ )<sup>[33]</sup>、能量传递效率(加权平均路径长度 weighted average path length,  $A$ )<sup>[32]</sup>以及关联度(connectance,  $Co$ )<sup>[14]</sup>。

点度( $K$ )反映种间直接关联程度,  $0 \leq K \leq 1$ ,  $K$  越大表明种间直接关联程度越高。

$$K = \frac{n_k}{N} \quad (3)$$

式中, $K$ 为任一物种的直接关联程度,  $n_k$ 为种  $k$  直接关联的物种数,  $N$ 为物种数。

加权节点强度( $S_i$ )反映种间互作强度,  $S_i$  越大表明种间互作越强。

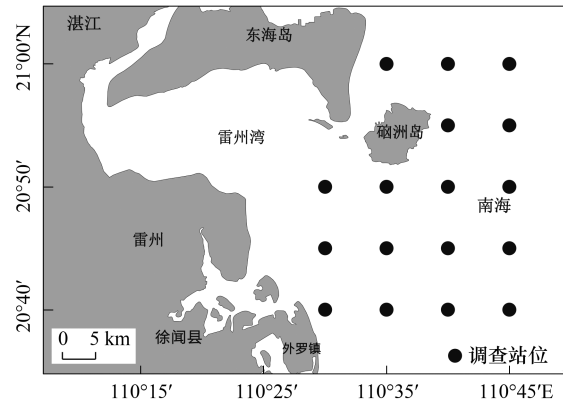


图 1 雷州湾采样站位示意图

Fig.1 Map of sampling sites in Leizhou Bay waters

$$Si = \sum_{j=1}^N a_{ij} O_{ij} \quad (4)$$

式中,  $a_{ij}$  为种  $i$  与种  $j$  的种间互作程度;  $O_{ij}$  为种  $i$  与种  $j$  的生态位重叠值;  $N$  为物种数。

局部加权聚类系数 ( $C_i$ ) 反映种间局部聚合程度,  $0 \leq C_i \leq 1$ ,  $C_i$  越大表明种间局部聚合程度越强。将  $C_i$  值总和的平均值作为网络的加权聚类系数 ( $C$ ), 以  $C$  反映鱼类群落总体的聚合程度。

$$C_i = \frac{1}{Si_i(k_i - 1)} \sum_{j,k} \frac{O_{ij} + O_{ik}}{2} a_{ij} a_{jk} a_{ki} \quad (5)$$

$$C = \frac{\sum C_i}{N} \quad (6)$$

式中,  $Si_i$  为种  $i$  的种间互作强度;  $k_i$  为种  $i$  的直接关联数,  $a_{ij} a_{jk} a_{ki}$  反映种间的间接关联程度, 点  $i, j, k$  之间同时存在关联时计为 1, 否则为 0,  $O_{ij}$  和  $O_{ik}$  为种  $i$  分别与种  $j$  和种  $k$  的生态位重叠值,  $N$  为物种数。

加权平均路径长度 ( $A$ ) 反映群落内种间的能量传递效率, 即任意两个节点间最短距离的平均值,  $A$  值越小则能量传递效率越高。

$$A = \frac{2 \sum_{i \geq j} O(i, j)}{N(N-1)} \quad (7)$$

式中,  $O(i, j)$  为种  $i$  与种  $j$  间最短路径的生态位重叠值;  $N$  为物种数。

关联度 ( $Co$ ) 即实际关联数量占所有可能关联数量的百分比,  $Co$  越大表明群落内种间关联的概率越大。

$$Co = \frac{l}{N^2} \quad (8)$$

式中,  $l$  为关系数量 (线数量);  $N$  为物种数 (节点数)。

局部规则 (Local rule) 变动导致宏观变化 (Global change) 是网络分析的重要观点<sup>[34]</sup>, 在用单因素方差分析比较群落整体的季节和年度差异时, 由于群落的  $C$ ,  $A$  和  $Co$  在每个采样时间内仅 1 个数值, 作为样本量进行统计检验不具代表性, 因此分别采用多个物种的网络参数代替其总和的平均  $C$ ,  $A$  和  $Co$  值进行单因素方差分析。

网络分析 ( $K$ ,  $Si$ ,  $C_i$ ,  $C$ ,  $A$ ,  $Co$ ) 使用 R 软件 (version 4.0.1) 完成, 所涉及的包有 spaa<sup>[27]</sup>, corplot<sup>[35]</sup> 和 igraph<sup>[30]</sup>, 参数间的 Pearson 相关性分析、单因素方差分析采用 IBM SPSS Statistics 22 软件完成。

## 2 结果与分析

### 2.1 鱼类种类组成与网络构建参数

经种类鉴定、统计, 雷州湾海域 8 个航次调查到鱼类共 18 目 79 科 172 属 287 种。种类数季节变动较大 (93—165), 年度变动较小 (231—246)。调查中均以鲈形目种类数最多, 季节占比 34.29%—55.91%, 年度占比 47.41%—53.28%; 其次为鲹形目, 季节占比 10.00%—17.14%, 年度占比 13.79%—13.93%。

用于网络构建的鱼类共 13 目 59 科 119 属 175 种, 这些鱼类物种数 ( $N$ ) 和种间互作的关系数量 ( $l$ ) 季节波动较大 (图 3), 年度波动较小。季节上, 夏季种类数和关系数量最多,  $N$  为 87—93,  $l$  为 3165—3757; 春季变动幅度较大,  $N$  为 58—74,  $l$  为 1318—1835; 秋、冬季数值相近,  $N$  为 65—70,  $l$  为 1564—1769。年度上, 从 2016 ( $N$ :122,  $l$ :7103) 到 2017 年 ( $N$ :116,  $l$ :6270) 鱼类种类数和关系数量均下降。

### 2.2 生态网络特征

季节和年度上, 各生态网络均具有较高  $Co$ 、高  $C$ 、低  $A$  的特征。群落内种间关系 (竞争) 存在弱化的趋势 (表 1), 表现在同季节变动上春、夏、秋 3 季群落的生态网络关联度 ( $Co$ ) 均降低, 且 2017 年的  $Co$  显著小于 2016 年 ( $P < 0.01$ )。网络均具有高  $C$  和低  $A$ , 表明雷州湾鱼类群落内鱼类的聚合程度高, 且种间能量传递效率高, 种间分布较聚集。  $C$  介于 0.84—0.98, 网络加权聚类系数高, 群落内鱼类种群聚合程度高, 种间分布较聚

集。 $A$  介于 0.02—0.09,网络内能量在鱼类间传递的途径较短,使得种间能量传递效率较快。

网络  $Co$ 、 $C$  及  $A$  值季节变动较大,年度变动较小(表 1)。同季节变动上, $Co$  与  $C$  值春、夏 2 季变动较小( $P \geq 0.05$ ),秋、冬 2 季变动较大( $P < 0.01$ ); $A$  值春、夏、秋 3 季变动较大( $P < 0.01$ ),冬季变动较小( $P \geq 0.05$ )(图 2)。2 年内  $Co$  与  $C$ (除秋季 2017 与 2048 过渡时期外)变化趋势相似,极大值均为夏季; $A$  与  $Co$ 、 $C$ (除秋、冬过渡时期外)波动趋势相反,极小值均为夏季(图 3)。年度上,2016 至 2017 年  $Co$  和  $C$  值降低在统计学上极显著( $P < 0.01$ ), $A$  值上升在统计学上具显著意义( $P < 0.05$ )。

表 1 雷州湾鱼类群落网络特征

Table 1 Network features of fish communities in Leizhou Bay waters

| 季节<br>Season  | 年份<br>Year | 关联度( $Co$ )<br>Connectance | 加权聚类系数( $C$ )<br>Weighted clustering<br>coefficient | 加权平均路径长度( $A$ )<br>Weighted average path length |
|---------------|------------|----------------------------|-----------------------------------------------------|-------------------------------------------------|
| 春季 Spring     | 2016       | 0.39                       | 0.90                                                | 0.03                                            |
|               | 2017       | 0.34                       | 0.85                                                | 0.06                                            |
| 夏季 Summer     | 2016       | 0.43                       | 0.94                                                | 0.02                                            |
|               | 2017       | 0.42                       | 0.91                                                | 0.03                                            |
| 秋季 Autumn     | 2016       | 0.42                       | 0.92                                                | 0.09                                            |
|               | 2017       | 0.35                       | 0.86                                                | 0.03                                            |
| 冬季 Winter     | 2017       | 0.32                       | 0.84                                                | 0.04                                            |
|               | 2018       | 0.36                       | 0.86                                                | 0.04                                            |
| 整年 Whole year | 2016       | 0.48                       | 0.98                                                | 0.05                                            |
|               | 2017       | 0.47                       | 0.96                                                | 0.06                                            |

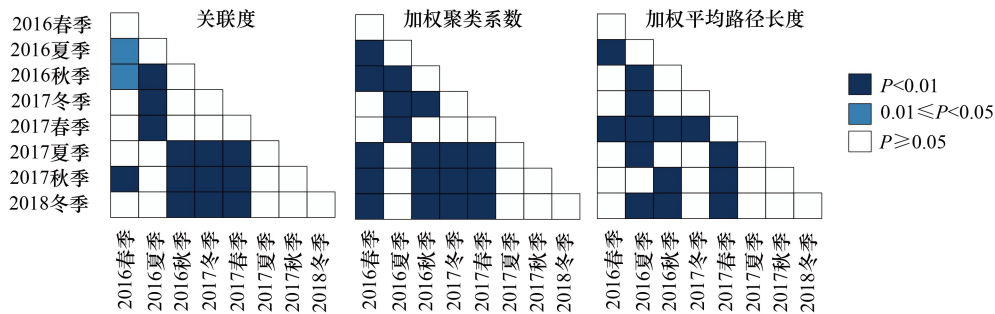


图 2 网络参数差异显著性检验

Fig.2 Significance test of network parameters by One-way ANOVA

### 2.3 种间互作特征

生态网络内种间互作特征在季节和年度上相似,即各生态网络内  $K$  与  $Si$  呈正相关( $P < 0.01$ ); $Ci$  与  $K$ 、 $Si$  均呈负相关( $P < 0.01$ )(表 2)。鱼类优势度按照  $K$  值变动幅度的排序为:优势种(0.797—0.992) < 重要种(0.600—0.992) < 常见种(0.230—0.992) < 一般种(0.186—0.992)(图 4),表明雷州湾鱼类群落中优势度较高的鱼类,其种间直接关联程度较高,而优势度较低的鱼类,其种间直接关联程度的变动范围较大。

雷州湾鱼类群落内经济鱼类的种间直接关联、互作及局部聚合均较高(表 3)。种间互作特征并非严格的一一对应,可能是种群生物学特征、物种间的相对丰度及季节变动等因素综合影响所导致(图 4,表 3)。如 2016 年春季多齿蛇鲭(*Saurida tumbil*)、二长棘犁齿鲷(*Erynnis cardinalis*)、刺鲷(*Psenopsis anomala*) 3 种鱼类  $K$  值均为 0.983,丰度占比和 IRI 越大的鱼类  $Si$  越大,二长棘犁齿鲷出现频率为 100% 高于其他 2 种鱼类( $F$ : 76.47%—82.35%),局部聚合程度( $Ci$ : 0.868)略高于刺鲷( $Ci$ : 0.855)。2017 年冬季皮氏叫姑鱼(*Johnius belangerii*)、斑头舌鲷(*Cynoglossus puncticeps*) 2 种鱼类  $K$  值均为 0.986;丰度占比、IRI 以及  $F$  较大的鱼类  $Si$  和  $Ci$  越大。

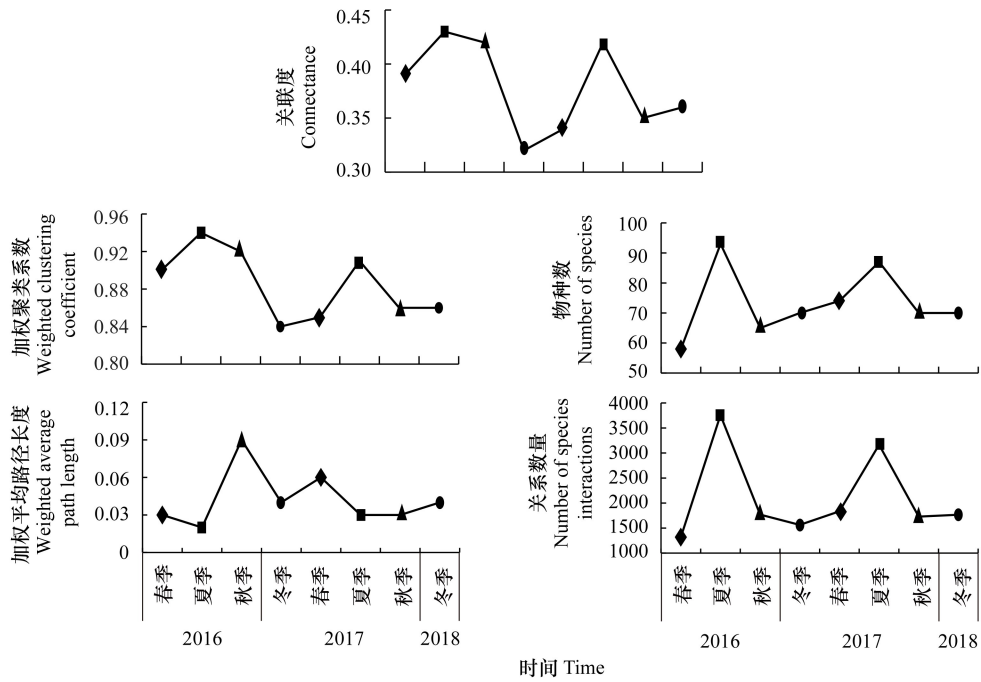


图3 雷州湾鱼类群落结构特征的季节变化

Fig.3 Seasonal changes of fish community structure in Leizhou Bay waters

表2 网络参数相关显著性检验

Table 2 Correlation significance test of network parameters

| 季节 Season     | 年份 Year | 相关性参数 Correlation parameter |             |              |
|---------------|---------|-----------------------------|-------------|--------------|
|               |         | <i>K-Si</i>                 | <i>K-Ci</i> | <i>Si-Ci</i> |
| 春季 Spring     | 2016    | 0.800 **                    | -0.832 **   | -0.580 **    |
|               | 2017    | 0.885 **                    | -0.878 **   | -0.715 **    |
| 夏季 Summer     | 2016    | 0.724 **                    | -0.818 **   | -0.455 **    |
|               | 2017    | 0.814 **                    | -0.844 **   | -0.632 **    |
| 秋季 Autumn     | 2016    | 0.848 **                    | -0.859 **   | -0.635 **    |
|               | 2017    | 0.849 **                    | -0.903 **   | -0.663 **    |
| 冬季 Winter     | 2017    | 0.877 **                    | -0.896 **   | -0.759 **    |
|               | 2018    | 0.770 **                    | -0.865 **   | -0.611 **    |
| 整年 Whole year | 2016    | 0.690 **                    | -0.780 **   | -0.406 **    |
|               | 2017    | 0.757 **                    | -0.700 **   | -0.498 **    |

\* \* 表示相关性具极显著统计意义 ( $P < 0.01$ ) ; *K-Si* : 点度-加权节点强度 the degree and weighted node strength ; *K-Ci* : 点度-局部加权聚类系数 the degree and locally weighted clustering coefficient ; *Si-Ci* : 加权节点强度-局部加权聚类系数 weighted node strength and locally weighted clustering coefficient

3 讨论

3.1 雷州湾鱼类生态网络结构特征

雷州湾鱼类生态网络具有聚合程度高 (高 *C*)、且能量传递效率高 (低 *A*) 的特征,符合小世界网络属性<sup>[33]</sup>,说明该生态网络内少量节点连接的改变,会引起网络结构性质的改变。顶级捕食者物种数量的改变,或由于随机干扰 (捕捞强度、环境变化、人为干扰) 致使物种相对丰度的改变 (如一般种或常见种转变为重要种或优势种) 均会引起群落结构与功能的变化<sup>[36]</sup>。中华白海豚作为雷州湾鱼类生物的顶级捕食者<sup>[18]</sup>,其摄

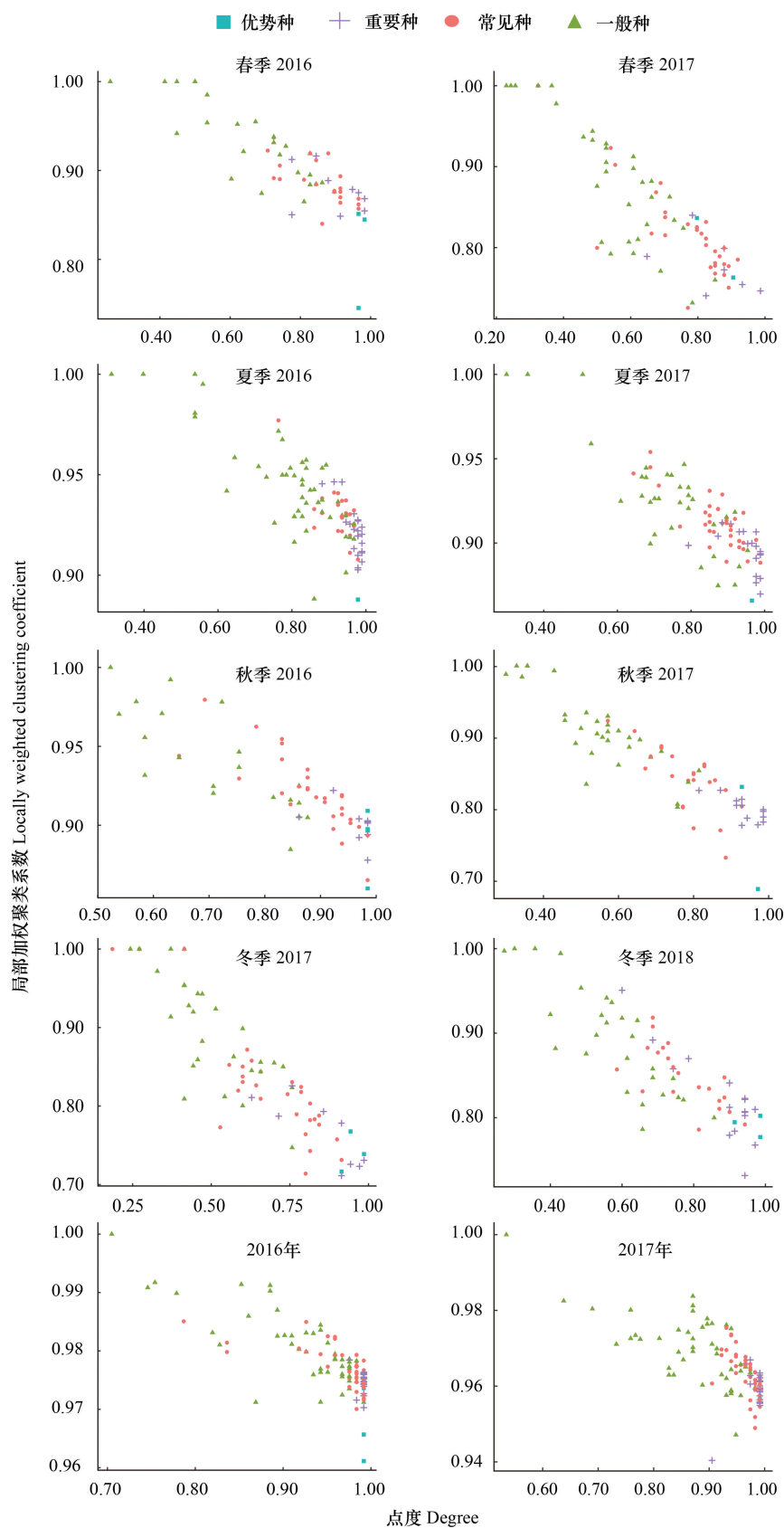
图 4 雷州湾鱼类网络点度—局部加权聚类系数( $K-C_i$ ) 散点图Fig.4 Scatter plots of the degree and locally weighted clustering coefficient( $K-C_i$ ) in fish networks in Leizhou Bay waters

表 3 雷州湾海域鱼类群落内种间直接关联程度前 5 的种类及其参数

Table 3 The top five species of direct interspecific associations and their parameters in fish communities in Leizhou Bay waters

| 种类<br>Species                           | <i>K</i> | <i>Si</i> | <i>Ci</i> | 丰度占比/%<br>Proportion of abundance | IRI  | <i>F</i> /% |
|-----------------------------------------|----------|-----------|-----------|-----------------------------------|------|-------------|
| 2016                                    |          |           |           |                                   |      |             |
| 春季 Spring                               |          |           |           |                                   |      |             |
| 多齿蛇鲭 <i>Saurida tumbil</i>              | 0.983    | 12.150    | 0.845     | 9.83                              | 3074 | 82.35       |
| 二长棘犁齿鲷 <i>Evynnis cardinalis</i>        | 0.983    | 11.578    | 0.868     | 8.10                              | 979  | 100.00      |
| 刺鲷 <i>Psenopsis anomala</i>             | 0.983    | 10.853    | 0.855     | 0.64                              | 105  | 76.47       |
| 竹荚鱼 <i>Trachurus japonicus</i>          | 0.966    | 8.315     | 0.745     | 44.82                             | 5801 | 76.47       |
| 花斑蛇鲭 <i>Saurida undosquamis</i>         | 0.966    | 11.135    | 0.851     | 8.11                              | 1937 | 82.35       |
| 均值 Mean                                 | 0.784    | 8.926     |           |                                   |      |             |
| 夏季 Summer                               |          |           |           |                                   |      |             |
| 斑头舌鲷 <i>Cynoglossus puncticeps</i>      | 0.989    | 20.950    | 0.920     | 3.32                              | 476  | 100.00      |
| 二长棘犁齿鲷 <i>Evynnis cardinalis</i>        | 0.989    | 20.438    | 0.907     | 2.23                              | 605  | 70.59       |
| 青缙鲆 <i>Crossorhombus azureus</i>        | 0.989    | 18.632    | 0.924     | 1.43                              | 163  | 70.59       |
| 丽叶鲷 <i>Alepes djedaba</i>               | 0.989    | 23.283    | 0.912     | 1.06                              | 245  | 100.00      |
| 大头狗母鱼 <i>Trachinocephalus myops</i>     | 0.989    | 23.178    | 0.911     | 0.89                              | 319  | 88.24       |
| 均值 Mean                                 | 0.869    | 17.391    |           |                                   |      |             |
| 秋季 Autumn                               |          |           |           |                                   |      |             |
| 中华海鲷 <i>Tachysurus sinensis</i>         | 0.985    | 9.082     | 0.860     | 32.47                             | 5458 | 94.12       |
| 皮氏叫姑鱼 <i>Johnius belangerii</i>         | 0.985    | 16.337    | 0.898     | 12.34                             | 1819 | 88.24       |
| 线纹鳗鲡 <i>Plotosus lineatus</i>           | 0.985    | 10.740    | 0.897     | 8.59                              | 2507 | 88.24       |
| 斑头舌鲷 <i>Cynoglossus puncticeps</i>      | 0.985    | 17.223    | 0.909     | 8.54                              | 1271 | 100.00      |
| 黑斑多指马鲛 <i>Polydactylus sextarius</i>    | 0.985    | 18.222    | 0.897     | 7.01                              | 1108 | 100.00      |
| 均值 Mean                                 | 0.837    | 12.226    |           |                                   |      |             |
| 2017                                    |          |           |           |                                   |      |             |
| 冬季 Winter                               |          |           |           |                                   |      |             |
| 斑头舌鲷 <i>Cynoglossus puncticeps</i>      | 0.986    | 16.530    | 0.739     | 12.41                             | 1973 | 100.00      |
| 皮氏叫姑鱼 <i>Johnius belangerii</i>         | 0.986    | 14.319    | 0.731     | 5.32                              | 507  | 64.71       |
| 多鳞鱚 <i>Sillago sihama</i>               | 0.971    | 14.114    | 0.723     | 1.69                              | 285  | 76.47       |
| 线纹鳗鲡 <i>Plotosus lineatus</i>           | 0.943    | 13.862    | 0.768     | 3.48                              | 1674 | 88.24       |
| 印度舌鲷 <i>Cynoglossus arel</i>            | 0.943    | 14.008    | 0.726     | 1.05                              | 143  | 58.82       |
| 均值 Mean                                 | 0.638    | 9.838     |           |                                   |      |             |
| 春季 Spring                               |          |           |           |                                   |      |             |
| 斑头舌鲷 <i>Cynoglossus puncticeps</i>      | 0.986    | 17.761    | 0.746     | 5.29                              | 768  | 100.00      |
| 食蟹豆齿鳗 <i>Pisodonophis cancrivorus</i>   | 0.932    | 14.702    | 0.754     | 0.63                              | 202  | 52.94       |
| 印度赤鲷 <i>Paracentropogon rubripinnis</i> | 0.919    | 12.098    | 0.785     | 0.58                              | 57   | 58.82       |
| 中华海鲷 <i>Tachysurus sinensis</i>         | 0.905    | 13.124    | 0.763     | 34.27                             | 5038 | 64.71       |
| 线纹鳗鲡 <i>Plotosus lineatus</i>           | 0.892    | 13.785    | 0.750     | 0.43                              | 89   | 47.06       |
| 均值 Mean                                 | 0.670    | 10.825    |           |                                   |      |             |
| 夏季 Summer                               |          |           |           |                                   |      |             |
| 细纹鲷 <i>Leiognathus berbis</i>           | 0.989    | 21.364    | 0.895     | 2.53                              | 307  | 76.47       |
| 斑头舌鲷 <i>Cynoglossus puncticeps</i>      | 0.989    | 25.152    | 0.893     | 1.67                              | 403  | 100.00      |
| 皮氏叫姑鱼 <i>Johnius belangerii</i>         | 0.989    | 19.332    | 0.870     | 1.52                              | 325  | 70.59       |
| 高体大鳞鲆 <i>Tarphops oligolepis</i>        | 0.989    | 19.578    | 0.894     | 1.37                              | 254  | 88.24       |
| 丽叶鲷 <i>Alepes djedaba</i>               | 0.989    | 17.798    | 0.879     | 0.75                              | 205  | 88.24       |
| 均值 Mean                                 | 0.836    | 15.561    |           |                                   |      |             |
| 秋季 Autumn                               |          |           |           |                                   |      |             |

续表

| 种类<br>Species                         | $K$   | $Si$   | $Ci$  | 丰度占比/%<br>Proportion of abundance | IRI  | $F/\%$ |
|---------------------------------------|-------|--------|-------|-----------------------------------|------|--------|
| 斑头舌鳎 <i>Cynoglossus puncticeps</i>    | 0.986 | 15.652 | 0.789 | 5.57                              | 813  | 100.00 |
| 黄鲫 <i>Setipinna tenuifilis</i>        | 0.986 | 15.026 | 0.797 | 3.79                              | 490  | 76.47  |
| 食蟹豆齿鳗 <i>Pisodonophis cancrivorus</i> | 0.986 | 14.682 | 0.799 | 1.11                              | 518  | 88.24  |
| 棕斑兔头鲈 <i>Lagocephalus spadiceus</i>   | 0.986 | 15.798 | 0.782 | 0.62                              | 154  | 64.71  |
| 中华海鲇 <i>Tachysurus sinensis</i>       | 0.971 | 5.301  | 0.688 | 40.52                             | 5789 | 76.47  |
| 均值 Mean                               | 0.706 | 10.297 |       |                                   |      |        |
| 2018                                  |       |        |       |                                   |      |        |
| 冬季 Winter                             |       |        |       |                                   |      |        |
| 皮氏叫姑鱼 <i>Johnius belangerii</i>       | 0.986 | 11.081 | 0.777 | 19.08                             | 2544 | 94.12  |
| 斑头舌鳎 <i>Cynoglossus puncticeps</i>    | 0.986 | 17.162 | 0.802 | 12.03                             | 1993 | 100.00 |
| 棕斑兔头鲈 <i>Lagocephalus spadiceus</i>   | 0.971 | 15.595 | 0.768 | 1.82                              | 615  | 70.59  |
| 沙带鱼 <i>Lepturacanthus savala</i>      | 0.971 | 16.679 | 0.810 | 0.77                              | 204  | 82.35  |
| 长鳍篮子鱼 <i>Siganus canaliculatus</i>    | 0.943 | 9.235  | 0.732 | 4.92                              | 765  | 47.06  |
| 均值 Mean                               | 0.721 | 10.418 |       |                                   |      |        |

IRI: 采用相对重要性指数 Index of Relative Importance;  $F$ : 出现频率 Frequency of occurrence

食行为产生的下行效应是影响鱼类群落结构与功能的重要因素之一<sup>[37]</sup>。环境因素作为影响群落结构的另一重要指标,通过直接或间接的作用影响种群的生长、繁殖、饵料、栖息地等改变群落结构的稳定性<sup>[18]</sup>。本研究对群落结构特性的量化仍需进一步深入,综合环境因素、顶级捕食者及人类活动对鱼类群落的互作影响,有助于更全面地解析近岸海域物种共存机制与群落结构的稳定。

关联度和种间互作程度( $K$ 、 $Si$ 、 $Ci$ )可衡量网络的复杂性,中等强度的复杂性有利于网络结构的稳定<sup>[8]</sup>。通常而言,物种越丰富,种间联系越紧密,且平均种间互作越强的网络越容易不稳定<sup>[34]</sup>。而种类与结构复杂,但种间关系较弱的网络更容易稳定<sup>[38]</sup>。本研究结果表明互作密集的群落内适度弱化互作关系有利于群落结构的稳定和维持物种共存,这一结果与 Booth 等<sup>[39]</sup>的研究结果相似。雷州湾鱼类物种丰富(渔获 287 种),占南海北部近海海域调查渔获(466—532)<sup>[40—41]</sup>的 53.95%—61.59%,生物高度聚集( $Ci = 0.688—1.000$ ;  $C = 0.84—0.98$ ),群落内种间能量传递效率较高( $A = 0.02—0.09$ ),种间关联度较高( $Co = 0.32—0.48$ ),存在种间互作弱化的趋势,2 年内群落结构变动较稳定。雷州湾鱼类群落存在种间互作弱化可能与群落受到的人为干扰有关,如捕捞力度的加大等,致使群落演替程度上升<sup>[42]</sup>,种间关联度下降。其次,自 2017 年起伏季休渔制度调整,雷州湾鱼类群落结构内经济鱼类的种间直接关联、互作及局部聚合均较高,但重要经济鱼类资源(如:蛇鲻等)持续衰退、且经济价值较低的鱼类占比持续增加仍是阻遏渔业资源可持续发展的重要问题<sup>[43]</sup>。

雷州湾鱼类网络结构特征季节差异明显,春、夏、冬 3 季变动幅度较小,秋季变动幅度较大。该结论可能受到鱼类季节性洄游或底拖网捕捞强度变化等影响。总体上,在调查年度内夏季网络结构参数的变动幅度较小,较其他季节群落结构较稳定。本结果与 Ushio 等<sup>[7]</sup>研究的鱼类食物网结果相似,即夏季丰度较高的鱼类种间互作会减弱(表 3),可能与夏季初级生产力较高有关,且夏季种群波动较小、群落结构较稳定与种间互作弱化( $Co$ 、 $K$ 、 $Si$ 、 $Ci$ )和物种多样性较高( $N$ 、 $I$ 、 $C$ 、 $A$ )有关。同时,夏季航次采样经过伏季休渔期的调整,鱼类生物种群波动在年度上较稳定。

### 3.2 鱼类群落结构内的种间互作

群落内种间生态位分化可通过生境资源(空间、时间、饵料等)分配调整种间关系的强弱以维持物种共存和群落结构的稳定<sup>[44]</sup>。优势物种能够在短期内抵抗由于稀有物种消失而导致的生产力降低,维持群落结构的稳定<sup>[36]</sup>。Montoya 等<sup>[45]</sup>研究表明:在给定的空间范围内丰度较大、分布较广且较均匀的物种链接较多。在雷州湾海域内,优势种的空间生态位较广,且优势种与生境内的大部分生物种类都存在空间生态位重叠。数量丰富的物种在以更多的猎物为食,或受到更多捕食者的注意时,该物种与其他物种的互作强度降

低<sup>[10]</sup>。生物学、或生态学特征相似的物种在生境内资源利用的相似性较大,生态位重叠值亦较高,资源有限时,生物间会发生竞争排斥或为了实现物种共存而形成生态位分化<sup>[46]</sup>。种间直接关联程度和种间互作强度较高,物种在生态位空间内重叠的概率相对更高,物种间资源利用能力的相似性亦较高。在聚集性较高的群落内,生态位相似的物种竞争加大,鱼类产生生态位分化以维持物种共存,直接关联程度高的物种局部聚合程度相应降低。

### 3.3 种间互作研究对渔业资源养护的启示

种间互作和生态位重叠研究有助于揭示物种在群落内的资源利用状况及相对重要性的变化<sup>[12]</sup>。随着对生态系统认识的逐渐加深,渔业资源管理逐渐从单一目标种类的管理转向群落层次、基于生态系统的多种类管理<sup>[47]</sup>。渔业水域的种间互作研究有助于让渔业管理方、养护实施方及渔民等从不同视角理解主要捕捞经济鱼类在渔业生态系统中的作用及其复杂性,而这种复杂性分析对于确定增殖放流、海洋牧场建设等人为操控下的渔业生态修复目标及管理效果的科学评价无疑至关重要。本研究中,雷州湾鱼类群落结构与鱼类间空间资源利用的竞争互作相关,经济鱼类和优势物种(多齿蛇鲻、竹荚鱼、花斑蛇鲻等)与其他鱼类竞争互作密切,群落内适度弱化互作关系有利于群落结构的稳定和维持物种共存。这些结论有助于增殖放流种类的优选,避免过度放流单一一种类导致群落中物种的生态位过度重叠,防止产生激烈的种间竞争<sup>[42,48]</sup>。此外,时空尺度变化亦影响着群落中物种的互作强度及相对重要性<sup>[20,42]</sup>,今后研究中应综合考虑种间互作对时空尺度和环境变化的依赖程度。

## 4 结论

在雷州湾这一小尺度海域内,鱼类种间直接关联程度与种间互作强度呈正相关,局部聚合程度与两者均呈负相关( $P < 0.01$ ),该种间互作特征是维持物种共存的內因,具有相似的季节和年度变化。雷州湾海域鱼类群落聚合程度高,鱼类间的能量传递效率高,种间关系分布密集且存在弱化的趋势,总体上鱼类群落结构较稳定。本研究建议针对人为影响较大的重点渔业水域进行生态保护与资源养护时,从单一目标种类的管理转向群落层次的多种类管理并考虑生态位的重叠及与其它种类的互作关系(竞争、摄食),以促进资源保护效果与措施的内涵式提升。

### 参考文献(References):

- [1] Maihaiti M, Zhang W J. A mini review on theories and measures of interspecific associations. *Selforganizology*, 2014, 1(3/4): 206-210.
- [2] Poisot T, Canard E, Mouillot D, Mouquet N, Gravel D. The dissimilarity of species interaction networks. *Ecology Letters*, 2012, 15(12): 1353-1361.
- [3] 李海东, 吴新卫, 肖治术. 种间互作网络的结构、生态系统功能及稳定性机制研究. *植物生态学报*, 2021, 45(10): 1049-1063.
- [4] Boccaletti S, Latora V, Moreno Y, Chavez M, Hwang D U. Complex networks: structure and dynamics. *Physics Reports*, 2006, 424(4/5): 175-308.
- [5] 林坤, 麦广铭, 王力飞, 王学锋. 2015—2018 年珠江口近岸海域鱼类群落结构及其稳定性. *水产学报*, 2020, 44(11): 1841-1850.
- [6] Bellay S, de Oliveira E F, Almeida-Neto M, Abdallah V D, de Azevedo R K, Takemoto R M, Luque J L. The patterns of organisation and structure of interactions in a fish-parasite network of a neotropical river. *International Journal for Parasitology*, 2015, 45(8): 549-557.
- [7] Ushio M, Hsieh C H, Masuda R, Deyle E R, Ye H, Chang C W, Sugihara G, Kondoh M. Fluctuating interaction network and time-varying stability of a natural fish community. *Nature*, 2018, 554(7692): 360-363.
- [8] 苏程程, 单秀娟, 杨涛. 山东半岛南部海域渔业资源结构及关键种的年际变化. *水产学报*, 2021, 45(12): 1983-1992.
- [9] Leibold M A. The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology*, 1995, 76(5): 1371-1382.
- [10] Carroll G, Holsman K K, Brodie S, Thorson J T, Hazen E L, Bograd S J, Haltuch M A, Kotwicki S, Samhouri J, Spencer P, Willis-Norton E, Selden R L. A review of methods for quantifying spatial predator-prey overlap. *Global Ecology and Biogeography*, 2019, 28(11): 1561-1577.
- [11] 梁海, 王咏雪, 求锦洋, 张苗苗, 俞松立, 韩晓凤, 章翊涵, 来洪运, 蒋宇轩, 水柏年. 台州益顽湾海域主要游泳动物生态位与种间相遇机率. *中国水产科学*, 2019, 26(2): 353-361.
- [12] 董静瑞, 水柏年, 胡成业, 水玉跃, 杜肖, 田阔. 温州南部沿岸海域主要鱼类的生态位及种间联结性. *应用生态学报*, 2017, 28(5): 1699-1706.
- [13] Munday P L, Jones G P, Caley M J. Interspecific competition and coexistence in a guild of coral-dwelling fishes. *Ecology*, 2001, 82(8): 2211-2221.

2177-2189.

- [14] Landi P, Minoarivelo H O, Brännström Å, Hui C, Dieckmann U. Complexity and stability of ecological networks: a review of the theory. *Population Ecology*, 2018, 60(4): 319-345.
- [15] 朱耿平, 刘国卿, 卜文俊, 高玉葆. 生态位模型的基本原理及其在生物多样性保护中的应用. *生物多样性*, 2013, 21(1): 90-98.
- [16] Scanes E, Scanes P R, Ross P M. Climate change rapidly warms and acidifies Australian estuaries. *Nature Communications*, 2020, 11: 1803.
- [17] 陆丽仪, 曾嘉维, 林坤, 张静, 王学锋. 海南东部外海海域鱼类群落结构季节变动及其影响因素. *广东海洋大学学报*, 2021, 41(3): 28-35.
- [18] 曾嘉维, 林坤, 王学锋, 李纯厚. 雷州湾附近海域鱼类群落结构及其与环境因子的关系. *中国水产科学*, 2019, 26(1): 108-117.
- [19] 王学锋, 吕少梁, 黄一平, 杨锋, 李波. 基于流刺网调查的雷州湾游泳生物群落结构分析. *南方水产科学*, 2017, 13(3): 1-8.
- [20] Plank M J, Simpson M J, Binny R N. Small-scale spatial structure influences large-scale invasion rates. *Theoretical Ecology*, 2020, 13(3): 277-288.
- [21] 中华人民共和国农业部. SC/T 9403—2012 海洋渔业资源调查规范. 北京: 中国农业出版社, 2012.
- [22] 刘静. 中国动物志 硬骨鱼纲 鲈形目(四). 北京: 科学出版社, 2016: 50-240.
- [23] 陈大刚, 张美昭. 中国海洋鱼类. 青岛: 中国海洋大学出版社, 2015: 159-2097.
- [24] Pinkas L, Oliphant M S, Iverson I L K. Food habits of albacore, bluefin tuna, and bonito in California waters. Sacramento: State of California, Dept. of Fish and Game, 1971: 1-105.
- [25] 李雪童, 王琨, 徐宾铎, 薛莹, 任一平, 张崇良. 山东近海鱼类群落种类组成与空间结构的周年变化. *水产学报*, 2021, 45(4): 552-562.
- [26] Abrams P. Some comments on measuring niche overlap. *Ecology*, 1980, 61(1): 44-49.
- [27] Zhang J L. Spaa: species association analysis. R package version 0.2.2. (2016-06-19) [2022-01-18]. <https://CRAN.R-project.org/package=spaa>.
- [28] Schoener T W. Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology*, 1970, 51(3): 408-418.
- [29] Wallace R K Jr. An assessment of diet-overlap indexes. *Transactions of the American Fisheries Society*, 1981, 110(1): 72-76.
- [30] Csardi G, Nepusz T. The igraph software package for complex network research. *InterJournal, Complex Systems*, 2006, 1695(5): 1-9.
- [31] Barrat A, Barthélemy M, Pastor-Satorras R, Vespignani A. The architecture of complex weighted networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(11): 3747-3752.
- [32] Newman M E J. The structure and function of complex networks. *SIAM Review*, 2003, 45(2): 167-256.
- [33] Antoniou I E, Tsompa E T. Statistical analysis of weighted networks. *Discrete Dynamics in Nature and Society*, 2008, 2008: 375452.
- [34] 张知彬, 王祖望, 李典谟. 生态复杂性研究——综述与展望. *生态学报*, 1998, 18(4): 433-441.
- [35] Wei T Y, Simko V. R package corrplot visualization of a correlation matrix. R package Version 0.92. (2021-11-18) [2022-01-18]. <https://github.com/taiyun/corrplot>.
- [36] Smith M D, Knapp A K. Dominant species maintain ecosystem function with non-random species loss. *Ecology Letters*, 2003, 6(6): 509-517.
- [37] Ning X, Gui D, He X X, Wu Y P. Diet shifts explain temporal trends of pollutant levels in indo-Pacific humpback dolphins (*Sousa chinensis*) from the Pearl River Estuary, China. *Environmental Science & Technology*, 2020, 54(20): 13110-13120.
- [38] Jennings S, Warr K J. Smaller predator-prey body size ratios in longer food chains. *Proceedings Biological Sciences*, 2003, 270(1522): 1413-1417.
- [39] Booth A J, Quinn T J II. Maximum likelihood and Bayesian approaches to stock assessment when data are questionable. *Fisheries Research*, 2006, 80(2/3): 169-181.
- [40] 蔡研聪, 徐姗楠, 陈作志, 许友伟, 江艳娥, 杨长平. 南海北部近海渔业资源群落结构及其多样性现状. *南方水产科学*, 2018, 14(2): 10-18.
- [41] 蔡研聪, 黄梓荣, 许友伟, 孙铭帅, 徐姗楠, 张魁, 陈作志. 南海北部近海渔业资源密度概率分布特征. *应用生态学报*, 2019, 30(7): 2426-2436.
- [42] 刘惠, 俞存根, 郑基, 邓小艳, 张平, 颜文超, 谢旭. 杭州湾灰鳖洋海域秋季主要游泳动物生态位与种间联结. *生态学报*, 2019, 39(11): 3828-3836.
- [43] 邹建伟. 南海北部陆架区渔业资源捕捞现状研究. *中国渔业经济*, 2021, 39(3): 66-73.
- [44] Tedersoo L, Bahram M, Zobel M. How mycorrhizal associations drive plant population and community biology. *Science*, 2020, 367(6480): eaba1223.
- [45] Montoya J M, Pimm S L, Solé R V. Ecological networks and their fragility. *Nature*, 2006, 442(7100): 259-264.
- [46] 谢强, 覃干超, 黄家林. 元宝山冷杉群落主要木本种群的生态位分析. *广西师范大学学报: 自然科学版*, 1998, 16(2): 79-85.
- [47] 丁朋朋, 高春霞, 彭欣, 田思泉, 苟鑫. 浙江南部近海主要虾类的时空生态位及种间联结性. *应用生态学报*, 2019, 30(11): 3942-3950.
- [48] 张照鹏, 董芳, 杜浩, 蔡志宇, 沈丽, 张辉. 长江中下游区增殖放流现状与对策研究. *淡水渔业*, 2021, 51(6): 19-28.