



2015—2018年珠江口近岸海域鱼类群落结构及其稳定性

林坤^{1,2}, 麦广铭³, 王力飞^{1,4}, 王学锋^{1,2*}

(1. 广东海洋大学水产学院, 广东 湛江 524088;

2. 南方海洋科学与工程广东省实验室, 广东, 湛江 524025;

3. 中国科学院南海海洋研究所, 热带海洋生物资源与生态重点实验室, 广东 广州 510301;

4. 多伦多大学生物科学系, 加拿大多伦多 MIC 1A4)

摘要: 群落稳定性是研究群落结构与功能的重要研究内容, 而生态网络稳健性是群落稳定性的重要指标。本研究依据 2015—2018 年珠江口海域底拖网调查的鱼类群落数据, 利用鱼类的捕食与被捕食的关系分别构建了 4 个年份的生态网络, 以“快照”形式反映调查时段的群落特征, 并分析了网络的拓补性质。结果表明: ①点度分布 $[P(k)]$ 均服从幂律分布, 各网络均属于复杂网络, 表明网络应对随机扰动(如捕捞、环境突变)的能力较强, 符合河口生境多变特征; ②种类数量年际波动较大, 而网络密度 (D) 介于 0.03~0.10 且逐年降低, 表明网络稳健性呈逐年弱化之趋势, 且该趋势基本未受到种类数量变化的影响; ③网络具随机网络的低平均路径长度 (APL)、低聚类系数 (C) 之特征 (APL 均为 1, C 介于 0.01~0.06), 能流效率较高, 种间关系分布较均匀。本文为量化研究近岸关键水域的鱼类群落结构及其稳定性提供了参考。

关键词: 鱼类; 群落结构; 稳定性; 稳健性; 生态网络; 食物网; 珠江口

中图分类号:

文献标志码: A

稳定性 (stability) 是生态学研究的重要内容, 是生物种群、群落、生态系统等多个层次在结构性能的量度指标^[1], 主要包括稳健性 (robustness)、抗性 (resistance)、变异性 (variability)、弹性 (resilience) 和持久性 (persistence) 等^[1] 特征参数。环境变化和生物交互作用是稳定性变化的 2 个重要驱动因子^[2]。现有的珠江口鱼类群落研究^[3-8] 主要涉及环境变化对群落抗性的影响, 有关种间交互作用则鲜有提及。种间作用以捕食关系最为重要, 因为捕食关系是整个群落、生态系统实现能量流动、表达生态功能的最直接方式。

生态网络的稳健性 (robustness, 又称鲁棒性) 是网络拓补性质的映射, 反映生态系统在内部和外部扰动下维持其功能的能力^[9]。生物群落

的复杂性及其动态变化发生于不同时空尺度^[10], 而生态网络 (ecological networks) 通过物种 (节点) 和相互关系 (线) 可定量评估网络的结构特性^[11], 有助于从种间关系的视角解析生态系统中物质循环和能量流动特征^[12-13]。此外, 复杂网络的小世界效应 (small-world effect)^[14] 和无标度特性 (scale-free property)^[15] 在生态网络中的种间关系 (捕食、寄生、互利、共生等) 研究中应用前景广阔^[16], 已被广泛应用于森林-草地生态网络模拟^[17], 生态斑块^[18] 和生态廊道^[19] 识别以及群落关键种的筛选^[20-22]。

鱼类是海洋生态系统中物质循环、能量流动的最重要载体, 关键渔业栖息水域的鱼类生态网络研究有助于我们解析鱼类群落的结构、

收稿日期: 2019-11-25 修回日期: 2020-02-21

资助项目: 南方海洋科学与工程广东省实验室(湛江) 资助项目 (ZJW-2019-06); 公益性行业 (农业) 科研专项 (201403008)

通信作者: 王学锋, E-mail: xuefeng1999@126.com

功能特征,从而为多种类渔业资源的评估、管理及可持续利用提供科学指导。珠江口海域鱼类资源丰富,是南海北部最重要的河口型生态系统之一,珠江径流为鱼类带来丰富的营养物质^[23],有利于鱼类的繁殖和生长,河口地理环境又为许多经济鱼类提供产卵、索饵和庇护场所^[24]。目前珠江口鱼类群落结构研究^[3-8]主要以多样性反映群落的稳定性,在鱼类群落结构的功能稳定方面尚需深入研究^[25]。本研究以珠江口海域鱼类的摄食关系入手,从鱼类群落生态网络的视角分析群落特征,为量化重要渔业栖息地的鱼类群落结构及其稳健性(即功能稳定性)测度提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 数据来源

本研究所用的鱼类种类数据,2015年、2016年数据参考黄吉万等^[8];2017年、2018年数据来源于作者所在实验室完成的底拖网调查,调查船为单拖渔船,船长21 m,宽6 m,型深2.4 m,总吨位68 t,主机功率158 kW,网口宽为15 m,网口网目为4.5 cm,网囊网目为3 cm,平均拖速5.56 km/h。采样站点图使用Arcgis 10.2软件绘制。鱼类分类鉴定以《中国动物志》为准,鱼类的营养级与食物组成数据来源于fishbase资料库(<https://www.fishbase.se/>),通过R语言中的rfishbase包^[26]获取。

1.2 构建生态网络

以珠江口的鱼类为节点,以鱼类的种间摄食关系为线,通过鱼类的营养级与食物组成数据构建邻接矩阵,使用R语言的igraph包^[27]将邻接矩阵转化为生态网络图。为简化研究珠江口鱼类的群落结构,在生态网络构建中作如下假设:①以每种鱼类的营养级均值作为该鱼类在生态网络中的营养级,不考虑鱼类的营养级在其个体生活史中的变化;②仅考虑物种间的捕食关系,不考虑同类相食或寄生、腐食关系;③当两个物种的营养级差值大于或等于1时,高营养级个体/种类捕食低营养级个体/种类。

1.3 数据分析

鱼类的群落结构稳健性特征采用生态网络的拓补参数反映,主要由点度分布[degree distri-

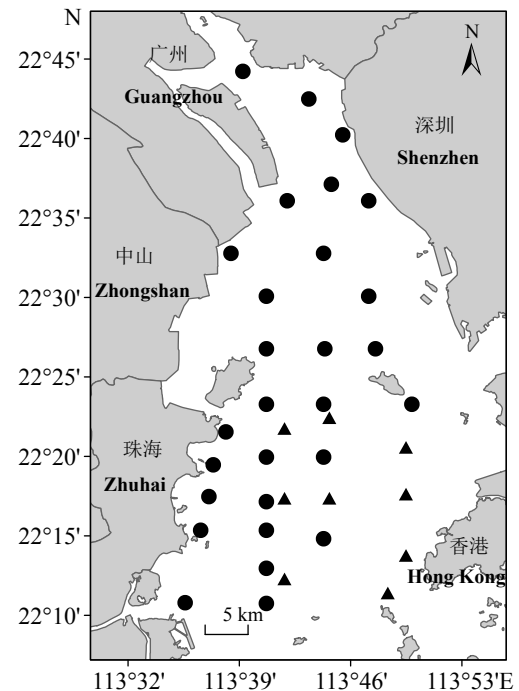


图1 珠江口采样站位示意图

●、▲分别为本文作者的实际调查站位和黄吉万等^[8]的历史研究站位

Fig. 1 Map of sampling sites in Pearl River Estuary

● and ▲ were respectively shown the authors' field sampling sites and history sites by Huang et al^[8]

bution, $p(k)$ ^[28]、网络密度(density, d)^[29]、平均路径长度(average path length, apl)^[30]和聚类系数(clustering coefficient, C)^[31]等衡量。

点度分布 $[p(k)]$ 是网络中所有点度的概率分布,用于判断网络的类型。考虑到点度分布的非连续性和实际网络规模较小的问题,使用累计概率分布[cumulative degree distribution, $P(k)]$ 来代替 $p(k)$ 以减少误差^[32]。用K-S检验(Kolmogorov-Smirnov test)检验点度分布是否服从幂律分布(power-law distribution, $P(k) \sim k^{-\alpha}$),当 $P > 0.05$ 时认为点度分布符合幂律分布^[33-34],此时可认为网络属于复杂网络,存在集散节点(高连接度的节点)^[32]。当 $1 < \alpha < 2$ 时,网络包含较多集散节点; $2 < \alpha \leq 3$ 时,网络中含有极少集散节点,为无标度网络;当 $\alpha > 3$ 时,网络中基本不存在集散节点^[35]。

$$p(k) = \frac{n_k}{N} \quad (1)$$

$$P(k) = \sum_{k'=k} p(k') \quad (2)$$

式中, k 为某个点的点度, n_k 为点度值为 k 的点的数量, N 为种类数。

网络密度 (D) 表征鱼类群落中摄食关系出现的比例, 是连接数量与所有可能的连接数量之商, 用于解释网络中节点连接的密集程度。

$$D = \frac{\sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N d(i,j)}{N(N-1)} \quad (3)$$

式中, $d(i,j)$ 为种类 i 与 j 之间的关系量, N 为种类数。

平均路径长度 (APL) 表征能量在网络中传递/连接的效率, 是网络中所有两个节点之间的最短路径的平均值, 该值越大传递效率越低。

$$APL = \frac{2 \sum_{i \geq j} d(i,j)}{N(N+1)} \quad (4)$$

式中, $d(i,j)$ 为种类 i 与 j 之间的最短路径, N 为种类数。

聚类系数 (C) 表征网络中节点的聚集程度, 是网络中闭合三元结构数量与总的三元结构数量之商。

$$C = \frac{1}{N} \sum_i \frac{2E_i}{k_i(k_i-1)} \quad (5)$$

式中, k_i 为种类 i 的邻节点的数量, E_i 为种类 i 的 k 个邻节点之间实际存在的边数, N 为种类数。

网络分析 [D , APL , C , $P(k)$] 和 K-S 检验均使用 R version 3.5.1 软件完成, 所涉及的包有 igraph^[27], readr^[36], haven^[37] 和 ggplot2^[38]。

2 结果

2.1 种类组成与摄食关系

2015—2018年珠江口海域调查中共鉴定出鱼类 16 目 45 科 83 属 104 种, 年均 50 种, 均以鲈形目 (Perciformes) 最多, 年均 23 种, 占年均种类数的 46%; 其次为鲱形目 (Clupeiformes), 平均 11 种, 占 22%。种类数量年际波动较大, 其中 2017 年调查种类数最多, 有 13 目 33 科 53 属 64 种; 2016 年最少, 有 11 目 25 科 33 属 35 种 (表 1)。

参与生态网络分析的种类数量分别为 46 (2015 年)、27 (2016 年)、47 (2017 年)、39 (2018 年) 种。摄食关系数量分别为 206 (2015 年)、55 (2016 年)、120 (2017 年)、102 (2018 年)。所构建的生态网络中鱼类营养级范围为 2.0~4.5。主要捕食者有长蛇鲻 (*Saurida elongata*)、带鱼 (*Trichiurus lepturus*)、海鳗 (*Muraenesox cinereus*) 等; 主要被捕食者有前鳞龟鲛 (*Planiliza affinis*)、鲻 (*Mugil cephalus*)、圆吻海鲢 (*Nematalosa nasus*) 等。各种类的营养级水平见表 2。

表 1 珠江口鱼类种类组成

| 年份 year | 目 order | 科 family | 属 genus | 种 species | |
|------------|-------------------|-------------------|------------|--------------|----|
| 2015 | 鲈形目 | Perciformes | 12 | 21 | 22 |
| | 鲱形目 | Clupeiformes | 4 | 9 | 11 |
| | 鲷形目 | Tetraodontiformes | 2 | 3 | 4 |
| | 鳗鲡目 | Anguilliformes | 2 | 3 | 3 |
| | 仙女鱼目 | Aulopiformes | 1 | 2 | 2 |
| | 鲹形目 | Pleuronectiformes | 1 | 1 | 2 |
| | 鲱形目 | Siluriformes | 1 | 1 | 1 |
| | 海龙目 | Syngnathiformes | 1 | 1 | 1 |
| | 胡瓜鱼目 | Osmeriformes | 1 | 1 | 1 |
| | 银汉鱼目 | Atheriniformes | 1 | 1 | 1 |
| | 鲱形目 | Mugiliformes | 1 | 1 | 1 |
| 真鲨目 | Carcharhiniformes | 1 | 1 | 1 | |
| 总计 total | 12 | 28 | 45 | 50 | |
| 2016 | 鲈形目 | Perciformes | 10 | 15 | 15 |
| | 鲱形目 | Clupeiformes | 3 | 6 | 8 |
| | 鳗鲡目 | Anguilliformes | 3 | 3 | 3 |
| | 鲹形目 | Pleuronectiformes | 2 | 2 | 2 |
| | 海龙目 | Syngnathiformes | 1 | 1 | 1 |
| | 胡瓜鱼目 | Osmeriformes | 1 | 1 | 1 |
| | 鲱形目 | Siluriformes | 1 | 1 | 1 |
| | 鲷形目 | Tetraodontiformes | 1 | 1 | 1 |
| | 银汉鱼目 | Atheriniformes | 1 | 1 | 1 |
| | 鲉形目 | Scorpaeniformes | 1 | 1 | 1 |
| | 鲱形目 | Mugiliformes | 1 | 1 | 1 |
| 总计 Total | 11 | 25 | 33 | 35 | |
| 2017 | 鲈形目 | Perciformes | 14 | 27 | 31 |
| | 鲱形目 | Clupeiformes | 3 | 8 | 13 |
| | 鳗鲡目 | Anguilliformes | 4 | 4 | 4 |
| | 鲉形目 | Scorpaeniformes | 2 | 3 | 3 |
| | 鲷形目 | Tetraodontiformes | 1 | 2 | 3 |
| | 鲱形目 | Siluriformes | 2 | 2 | 2 |
| | 鲹形目 | Pleuronectiformes | 1 | 1 | 2 |
| | 鲭目 | Myliobatiformes | 1 | 1 | 1 |
| | 海鲢目 | Elopiformes | 1 | 1 | 1 |
| | 胡瓜鱼目 | Osmeriformes | 1 | 1 | 1 |
| | 仙女鱼目 | Aulopiformes | 1 | 1 | 1 |
| 真鲨目 | Carcharhiniformes | 1 | 1 | 1 | |
| 鲱形目 | Mugiliformes | 1 | 1 | 1 | |
| 总计 Total | 13 | 33 | 53 | 64 | |
| 2018 | 鲈形目 | Perciformes | 10 | 22 | 25 |
| | 鲱形目 | Clupeiformes | 3 | 9 | 11 |
| | 鲹形目 | Pleuronectiformes | 3 | 3 | 3 |
| | 鳗鲡目 | Anguilliformes | 2 | 2 | 2 |
| | 鲱形目 | Siluriformes | 2 | 2 | 2 |
| | 鲉形目 | Scorpaeniformes | 2 | 2 | 2 |
| | 鲷形目 | Tetraodontiformes | 1 | 2 | 2 |
| | 海龙目 | Syngnathiformes | 1 | 1 | 1 |
| | 胡瓜鱼目 | Osmeriformes | 1 | 1 | 1 |
| | 仙女鱼目 | Aulopiformes | 1 | 1 | 1 |
| | 鲱形目 | Mugiliformes | 1 | 1 | 1 |
| 总计 Total | 11 | 27 | 46 | 51 | |

表2 珠江口鱼类营养级与编号

Tab. 2 Trophic level and number of fish in Pearl River Estuary

| 编号 number | 种名 species | 营养级水平 trophic level | 编号 number | 种名 species | 营养级水平 trophic level |
|--------------|---|------------------------|--------------|---|------------------------|
| sp01 | 长蛇鲻 <i>S. elongata</i> | 4.5 | sp42 | 黄姑鱼 <i>Nibea albiflora</i> | 3.5 |
| sp02 | 带鱼 <i>T. lepturus</i> | 4.4 | sp43 | 孔虾虎鱼 <i>Trypauchen vagina</i> | 3.5 |
| sp03 | 海鳗 <i>M. cinereus</i> | 4.38 | sp44 | 尖尾鳗 <i>Uroconger lepturus</i> | 3.5 |
| sp04 | 沙带鱼 <i>Lepturacanthus savala</i> | 4.3 | sp45 | 鲷 <i>Terapon theraps</i> | 3.49 |
| sp05 | 黑斑嵴塘鳢 <i>Butis melanostigma</i> | 4.2 | sp46 | 汉氏棱鯧 <i>Thryssa hamiltonii</i> | 3.45 |
| sp06 | 长颌宝刀鱼 <i>Chirocentrus nudus</i> | 4.2 | sp47 | 二长棘鲷 <i>Parargyrops edita</i> | 3.4 |
| sp07 | 龙头鱼 <i>Harpadon nehereus</i> | 4.2 | sp48 | 长颌棱鯧 <i>Thryssa setirostris</i> | 3.32 |
| sp08 | 四指马鲛 <i>Eleutheronema tetradactylum</i> | 4.1 | sp49 | 丽叶鲹 <i>Alepes djedaba</i> | 3.3 |
| sp09 | 小带鱼 <i>Eupleurogrammus muticus</i> | 4.1 | sp50 | 单丝鲷 <i>Callionymus filamentosus</i> | 3.3 |
| sp10 | 锯塘鳢 <i>Butis koilomatodon</i> | 4 | sp51 | 斑头舌鲷 <i>Cynoglossus puncticeps</i> | 3.3 |
| sp11 | 大眼海鲢 <i>Elops machnata</i> | 4 | sp52 | 斑点鸡笼鲷 <i>Drepane punctata</i> | 3.3 |
| sp12 | 匀斑裸胸鲷 <i>Gymnothorax reevesii</i> | 4 | sp53 | 尖吻半棱鯧 <i>Encrasicholina heteroloba</i> | 3.3 |
| sp13 | 斜带髭鲷 <i>Haplozenys nigripinnis</i> | 4 | sp54 | 皮氏叫姑鱼 <i>Johnius belangerii</i> | 3.3 |
| sp14 | 截尾银姑鱼 <i>Pennahia anea</i> | 4 | sp55 | 银鲷 <i>Pampus argenteus</i> | 3.3 |
| sp15 | 短带鱼 <i>Trichiurus brevis</i> | 4 | sp56 | 斑鳍银姑鱼 <i>Pennahia pawak</i> | 3.3 |
| sp16 | 大甲鲈 <i>Megalaspis cordyla</i> | 3.91 | sp57 | 香鲷 <i>Repomucenus olidus</i> | 3.3 |
| sp17 | 眶棘双边鱼 <i>Ambassis gymnocephalus</i> | 3.9 | sp58 | 多鳞鱧 <i>Sillago sihama</i> | 3.3 |
| sp18 | 橙点石斑鱼 <i>Epinephelus bleekeri</i> | 3.9 | sp59 | 尖海龙 <i>Syngnathus acus</i> | 3.3 |
| sp19 | 银色突吻鳗 <i>Gnathophis mystromi</i> | 3.9 | sp60 | 李氏鲷 <i>Callionymus curvicornis</i> | 3.2 |
| sp20 | 拉氏狼牙虾虎鱼 <i>Odontamblyopus lacepedii</i> | 3.9 | sp61 | 凤鲚 <i>Coilia mystus</i> | 3.2 |
| sp21 | 中华海鲶 <i>Tachysurus sinensis</i> | 3.89 | sp62 | 凡氏下银汉鱼 <i>Hypoatherina valenciennei</i> | 3.2 |
| sp22 | 矛尾虾虎鱼 <i>Chaeturichthys stigmatias</i> | 3.8 | sp63 | 弓斑东方鲀 <i>Takifugu ocellatus</i> | 3.2 |
| sp23 | 棘线鲷 <i>Grammolites scaber</i> | 3.8 | sp64 | 鲷 <i>Tenulosa reevesii</i> | 3.19 |
| sp24 | 鲷 <i>Ilisha elongata</i> | 3.8 | sp65 | 花鲷 <i>Clupanodon thrissa</i> | 3.1 |
| sp25 | 食蟹豆齿鳗 <i>Pisodonophis cancrivorus</i> | 3.8 | sp66 | 拟矛尾虾虎鱼 <i>Parachaeturichthys polynema</i> | 3.1 |
| sp26 | 宽尾斜齿鲨 <i>Scoliodon laticaudus</i> | 3.8 | sp67 | 康氏侧带小公鱼 <i>Stolephorus commersonnii</i> | 3.1 |
| sp27 | 六指多指马鲛 <i>Polydactylus sextarius</i> | 3.79 | sp68 | 赤鼻棱鯧 <i>Thryssa kammalensis</i> | 3.08 |
| sp28 | 绿鳍鱼 <i>Chelidonichthys kumu</i> | 3.7 | sp69 | 古氏双边鱼 <i>Ambassis kopsii</i> | 3 |
| sp29 | 半滑舌鲷 <i>Cynoglossus semilaevis</i> | 3.7 | sp70 | 短吻鲷 <i>Leiognathus brevirostris</i> | 3 |
| sp30 | 舌虾虎鱼 <i>Glossogobius giuris</i> | 3.7 | sp71 | 中国银鱼 <i>Salanx chinensis</i> | 2.98 |
| sp31 | 光魮 <i>Hemitygon laevigata</i> | 3.7 | sp72 | 颈斑鲷 <i>Nuclequula nuchalis</i> | 2.97 |
| sp32 | 小头栉孔虾虎鱼 <i>Paratrypauchen microcephalus</i> | 3.7 | sp73 | 斑鲷 <i>Konosirus punctatus</i> | 2.9 |
| sp33 | 棘头梅童鱼 <i>Collichthys lucidus</i> | 3.6 | sp74 | 裘氏小沙丁 <i>Sardinella jussieu</i> | 2.9 |
| sp34 | 鲷 <i>Platycephalus indicus</i> | 3.6 | sp75 | 暗缟虾虎鱼 <i>Tridentiger obscurus</i> | 2.85 |
| sp35 | 线纹鳗鲡 <i>Plotosus lineatus</i> | 3.6 | sp76 | 长鳍蓝子鱼 <i>Siganus canaliculatus</i> | 2.8 |
| sp36 | 黄鲫 <i>Setipinna tenuifilis</i> | 3.6 | sp77 | 丝背细鳞鲷 <i>Stephanolepis cirrhifer</i> | 2.8 |
| sp37 | 中颌棱鯧 <i>Thryssa mystax</i> | 3.6 | sp78 | 杜氏棱鯧 <i>Thryssa dussumieri</i> | 2.8 |
| sp38 | 膳头鲷 <i>Trachicephalus uranoscopus</i> | 3.6 | sp79 | 鹿斑鲷 <i>S. ruconius</i> | 2.7 |
| sp39 | 少棘双边鱼 <i>Ambassis miops</i> | 3.5 | sp80 | 圆吻海鲷 <i>N. nasus</i> | 2.2 |
| sp40 | 大鳞舌鲷 <i>Cynoglossus macrolepidotus</i> | 3.5 | sp81 | 鲷 <i>M. cephalus</i> | 2.14 |
| sp41 | 勒氏枝鳃石首鱼 <i>Dendrophysa russelii</i> | 3.5 | sp82 | 前鳞鲷 <i>P. affinis</i> | 2 |

2.2 网络特性

点度分布结果表明, 2015—2018 年 4 个网络的点度分布均符合幂律分布 (幂指数 α 为 1.90~2.62, P 值均大于 0.05), 即各网络均属于复杂网络 (图 2, 表 3), 网络存在集散节点 (图 3)。总体上珠江口海域鱼类生态网络接近无标度网络: 2017 年属无标度网络 ($2 < \alpha = 2.62 \leq 3$), 具有少量集散节点和大量低连接度的节点; 2015 年 ($\alpha = 1.90 < 2$)、2016 年 ($\alpha = 1.96 < 2$) 和 2018 年 ($\alpha = 1.95 < 2$) 网络近似无标度网络, 网络中集散节点数量较少。

网络密度逐年降低 (表 3), 从 2015 年的 0.10 逐年降低至 2018 年的 0.03, 说明 2015—2018 年鱼类群落中的种间关系 (摄食方面) 有弱化的趋势 (图 3, 表 3)。各网络均具有随机网络低 APL 值、低 C 值的特性, 表明珠江口鱼类群落中的能量流动效率高, 鱼类间的聚集程度低, 种间

关系分布较均匀: APL 均为 1 (表 3), 表明能量通过摄食关系可快速传递到网络中的各个节点上; C 值介于 0.01~0.06, 表明各网络中节点的聚集程度低, 种间关系分布均匀。

3 讨论

3.1 珠江口鱼类生态网络的特征

珠江口鱼类生态网络的点度 $P(k)$ 均服从幂律分布, 属于复杂网络^[39], 同时低 APL 值、低 C 值这一现象说明各网络均具有随机网络的性质^[40]。有学者认为这种现象反映了所研究的生态网络正处于过渡阶段^[41], 但目前尚无法从结果中看出珠江口鱼类生态网络是从复杂网络过渡到随机网络, 亦或反之。珠江口鱼类生态网络具有复杂网络特征说明网络应对随机扰动 (如渔业捕捞、环境变化) 的能力较强, 但应对非随机干扰则表

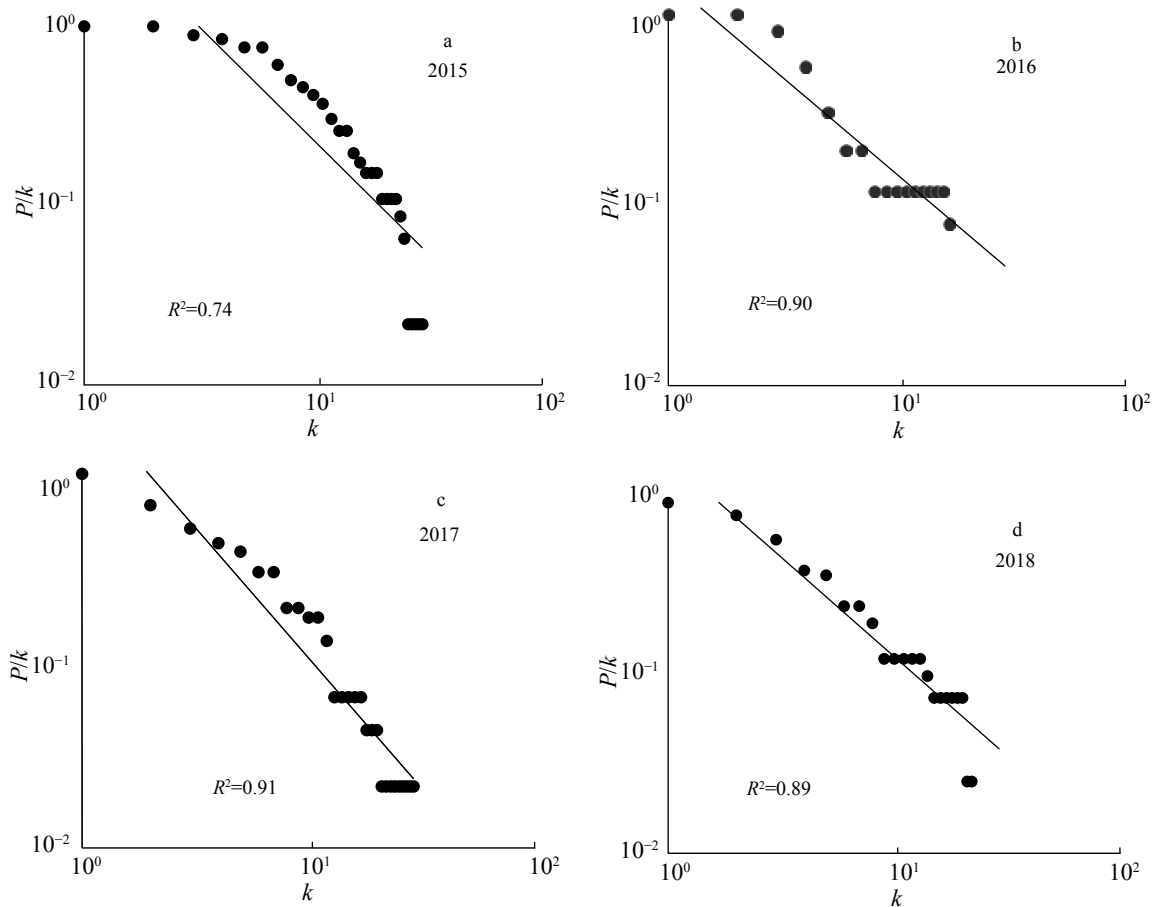


图 2 珠江口鱼类生态网络的累计概率分布 (双对数转换)

k 为点度, $P(k)$ 为点度的累计概率分布, 直线为 k 和 $P(k)$ 的指数拟合曲线, R^2 为数据与曲线的拟合度

Fig. 2 Cumulative distributions of ecological networks of fish in Pearl River Estuary (log-log plots)

" k " indicates the degree of species, " $P(k)$ " indicates the cumulative distributions of degree, lines and R^2 values show the fit to the data of k versus $P(k)$

表 3 珠江口海域鱼类群落的生态网络特性分析

| 年份 year | 网络密度(D) density | 平均路径长度(APL) average path length | 聚类系数(C) clustering coefficient | 幂指数 α | P |
|------------|--------------------|------------------------------------|-----------------------------------|--------------|------|
| 2015 | 0.10 | 1 | 0.04 | 1.90 | 0.51 |
| 2016 | 0.08 | 1 | 0.06 | 1.96 | 0.70 |
| 2017 | 0.06 | 1 | 0.01 | 2.62 | 0.98 |
| 2018 | 0.03 | 1 | 0.02 | 1.95 | 0.92 |

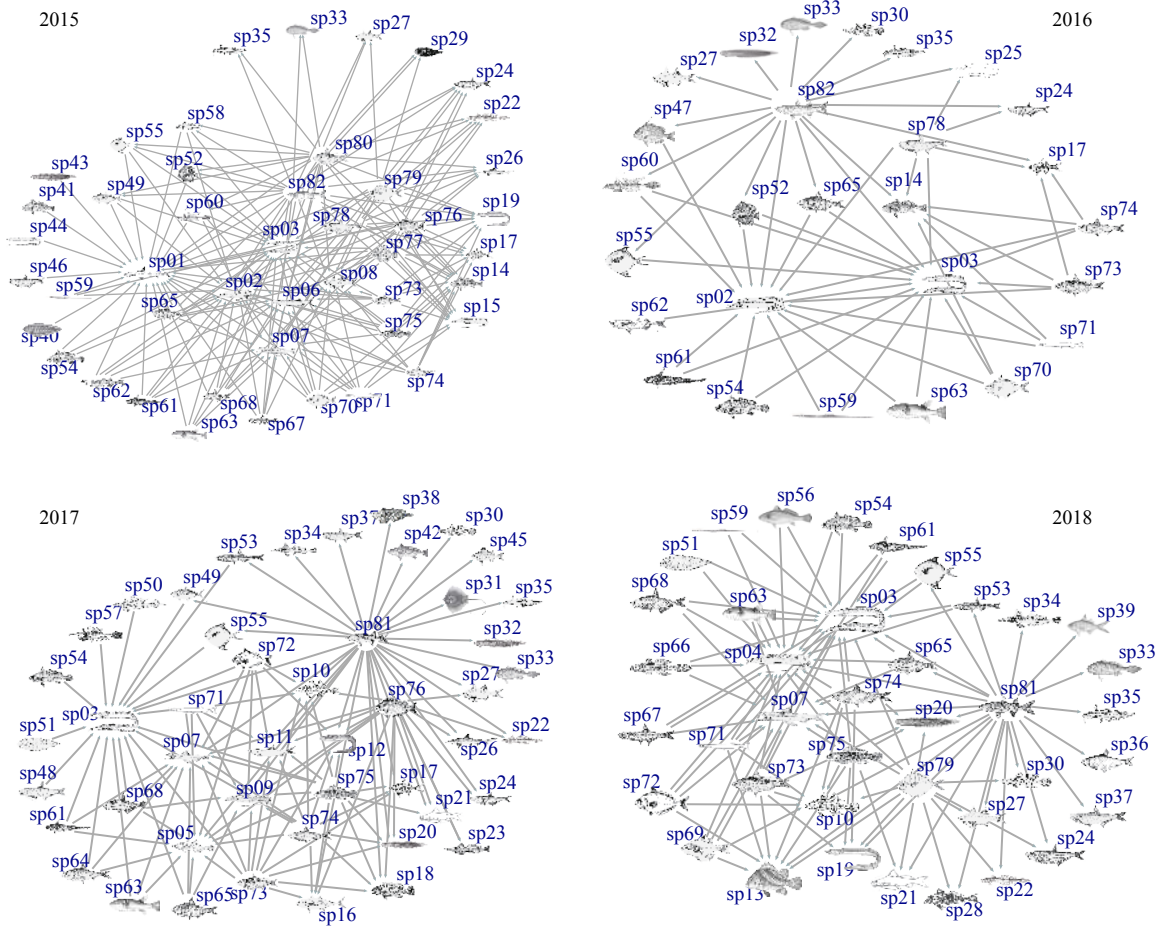


图 3 2015—2018 年珠江口鱼类生态网络

线表示物种间的捕食关系，箭头方向表示能量流动的方向，物种编号见表 2

Fig. 3 Ecological networks of fish in Pearl River Estuary waters during 2015—2018

Feeding relationship is represented by the lines, the arrow head indicates the direction of energy flow, species numbers is shown in Tab. 2

现出较弱的抗性(resistance)^[42]，这一特性在无标度网络(2017年)中表现地更明显^[43]。当无标度网络中的一些节点意外消失或改变时，对网络产生较大影响的概率很小，而当集散节点消失时，网络可能面临崩溃，珠江口鱼类群落基于食物网的无标度特性值得今后重点关注。同时，低 APL 值、低 C 值的随机网络特征说明鱼类间的摄食关系出现与否是随机事件，即鱼类的摄

食更多取决于饵料生物出现与否。

各网络呈现低连接度，且均符合幂律分布这一结果与 Dunne 等^[32]的研究结果相符，即低连接度的食物网总体或部分呈幂律分布。杂食性鱼类具有较高营养级是导致此情况发生的主要原因之一。本研究中大多数杂食性鱼类的营养级为 3~4，最长食物链仅有 3 个节点。顶级捕食者(长蛇鲻、小带鱼等)直接捕食低营养级的

饵料生物, 而少有捕食中间种类以获得低营养级饵料生物的能量情况。所以网络的聚类系数均较小, 网络平均路径长度均为 1。该结果意味着在生态网络中任一个物种变动引起的干扰将迅速传播到网络的大部分节点上, 这种扰动在通过集散节点时传播地更迅速^[44], 这说明在今后的研究中应加强对关键节点的关注。

3.2 珠江口鱼类群落稳定性

本研究中, 种类数量出现较大的年际波动, 但 D 值却逐年降低, 说明珠江口鱼类群落的稳健性几乎未受过程种类数量变动的影 响。而网络密度 (D 值) 降低、食物链 (APL 值) 缩短、营养回路 (C 值) 减少等内在因素均使食物网结构简化^[45], 进而影响珠江口鱼类生态网络的稳健性。影响稳健性的潜在因素一个是中华白海豚的摄食: 珠江口是中国最大的中华白海豚 (*Sousa chinensis*) 栖息地, 数量超过 1000 头^[46], 鱼类是其主要食物来源, 特别是在冬季和礁岩区摄食行为更加频繁^[47]。在今后的研究中应多加关注白海豚摄食对鱼类群落结构的影响。影响稳健性的另一个外在因素是环境变化, 但由于数据的局限, 没有进行季节、温度、盐度等环境因素对稳健性影响的分析是本文的不足之处, 结合环境影响和生物交互作用, 能更完整地反映珠江口鱼类群落结构的稳定性。

生态系统中存在多个稳态已被广泛认可^[48], 完全理解稳定性需要同时度量稳健性、抗性、变异性、弹性和持久性等指标^[1]。珠江口鱼类群落的多样性-稳定性研究^[3-8] 主要反映了鱼类群落结构的抗性^[49], 本研究基于鱼类的种间捕食关系, 从生态网络特征的角度探讨了珠江口鱼类群落的稳定性。然而生态网络的拓补性质仅反映了网络结构的复杂程度, 物质循环和能量流动更依赖于生物之间的交互作用, 连接的强弱程度对网络结构产生不同的影响。如一个狭食性的捕食者出现, 会导致其特定饵料生物种群迅速下降, 而一个广食性捕食者的出现, 则有利于不同的饵料生物在种群数量上保持平衡^[50]。因此, 今后的研究中需要引入权重系数, 以反映生物交互作用的强弱。此外, 生态网络的构建使鱼类群落结构可视化, 为研究群落结构的拓补性质提供了一套新方法, 可为今后珠江口等关键栖息地的鱼类群落结构、增殖放流种类的选择、

栖息地保护研究及渔业管理政策的有效实施提供参考依据。

参考文献 (References):

- [1] Zhang C L, Chen Y, Xu B D, *et al.* Evaluating fishing effects on the stability of fish communities using a size-spectrum model[J]. *Fisheries Research*, 2018, 197: 123-130.
- [2] Beisner B E, Haydon D T, Cuddington K. Alternative stable states in ecology[J]. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2003, 1(7): 376-382.
- [3] 李永振, 陈国宝, 孙典荣. 珠江口鱼类组成分析[J]. *水产学报*, 2000, 24(4): 312-317.
Li Y Z, Chen G B, Sun D R. Analysis of the composition of fishes in the Pearl River estuarine waters[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2000, 24(4): 312-317(in Chinese).
- [4] 王迪, 林昭进. 珠江口鱼类群落结构的时空变化[J]. *南方水产*, 2006, 2(4): 37-45.
Wang D, Lin Z J. Spatial and temporal variations of fish community structure in the Pearl River Estuary waters[J]. *South China Sea Fisheries Science*, 2006, 2(4): 37-45(in Chinese).
- [5] 晏磊, 谭永光, 杨齐, 等. 南海珠江口沿岸张网渔业资源群落结构分析[J]. *生物学杂志*, 2015, 32(5): 52-57.
Yan L, Tan Y G, Yang L, *et al.* The resources community structure of stow-net fishery in the Pearl River Estuary coastal waters of the South China Sea[J]. *Journal of Biology*, 2015, 32(5): 52-57(in Chinese).
- [6] 晏磊, 谭永光, 杨齐, 等. 珠江口水域秋季刺网的渔获组成及多样性分析[J]. *南方水产科学*, 2016, 12(1): 111-119.
Yan L, Tan Y G, Yang L, *et al.* Catch composition and diversity of gillnet fishery in the Pearl River Estuary coastal waters of the South China Sea in autumn[J]. *South China Fisheries Science*, 2016, 12(1): 111-119(in Chinese).
- [7] 袁梦, 汤勇, 徐姗楠, 等. 珠江口南沙海域秋季渔业资源群落结构特征[J]. *南方水产科学*, 2017, 13(2): 18-25.
Yuan M, Tang Y, Xu S N, *et al.* Community structure of fishery resources from the Nansha waters of Pearl River Estuary in autumn[J]. , 2017, 13(2): 18-25(in Chinese).
- [8] 黄吉万, 孙典荣, 刘岩, 等. 珠江口中华白海豚自然保护区鱼类群落多样性分析[J]. *南方农业学报*, 2018,

- 49(5): 1000-1007.
- Huang J W, Sun D R, Liu Y, *et al.* Diversity of fish community in Sousa chinensis nature reserve of Pearl River Estuary[J]. *Journal of Southern Agriculture*, 2018, 49(5): 1000-1007(in Chinese).
- [9] Dunne J A, Williams R J, Martinez N D. Network structure and biodiversity loss in food webs: Robustness increases with connectance[J]. *Ecology Letters*, 2002, 5(4): 558-567.
- [10] Ushio M, Hsieh C H, Masuda R, *et al.* Fluctuating interaction network and time-varying stability of a natural fish community[J]. *Nature*, 2018, 554(7692): 360-363.
- [11] Amaral L A N, Ottino J M. Complex networks: Augmenting the framework for the study of complex systems[J]. *The European Physical Journal B*, 2004, 38(2): 147-162.
- [12] 金艳, 刘勇, 袁兴伟, 等. 复杂网络理论在食物网中的应用和研究进展[J]. *海洋渔业*, 2018, 40(2): 249-256.
- Jin Y, Liu Y, Yuan X W, *et al.* Review: Applications of complex network to food web[J]. *Marine Fisheries*, 2018, 40(2): 249-256(in Chinese).
- [13] Ings T C, Montoya J M, Bascompte J, *et al.* Review: Ecological networks - beyond food webs[J]. *Journal of Animal Ecology*, 2009, 78(1): 253-269.
- [14] Watts D J, Strogatz S H. Collective dynamics of 'small-world' networks[J]. *Nature*, 1998, 393(6684): 440-442.
- [15] Barabási A, Albert R. Emergence of scaling in random networks[J]. *Science*, 1999, 286(5439): 509-512.
- [16] 李中才, 徐俊艳, 吴昌友, 等. 生态网络分析方法研究综述[J]. *生态学报*, 2011, 31(18): 5396-5405.
- Li Z C, Xu J Y, Wu C Y, *et al.* A review of studies using ecological network analysis[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(18): 5396-5405(in Chinese).
- [17] 苏凯, 于强, Yang D, 等. 基于多场景模型的沙漠-绿洲交错带林草生态网络模拟[J]. *农业机械学报*, 2019, 50(9): 243-253.
- Su K, Yu Q, Yang D, *et al.* Simulation of forest-grass ecological network based on multi-scene model in typical desert-oasis ecotone[J]. *Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery*, 2019, 50(9): 243-253(in Chinese).
- [18] 许文雯, 孙翔, 朱晓东, 等. 基于生态网络分析的南京主城区重要生态斑块识别[J]. *生态学报*, 2012, 32(4): 1264-1272.
- Xu W W, Sun X, Zhu X D, *et al.* Recognition of important ecological nodes based on ecological networks analysis: A case study of urban district of Nanjing[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(4): 1264-1272(in Chinese).
- [19] 王海珍, 张利权. 基于Gis、景观格局和网络分析法的厦门本岛生态网络规划[J]. *植物生态学报*, 2005, 29(1): 144-152.
- Wang H Z, Zhang L Q. A GIS, landscape pattern and network analysis based planning of ecological networks for Xiamen Island[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29(1): 144-152(in Chinese).
- [20] Elmqvist T, Cox P A, Rainey W E, *et al.* Restricted pollination on oceanic islands: Pollination of Ceiba Pentandra by flying foxes in Samoa[J]. *Biotropica*, 1992, 24(1): 15-23.
- [21] Jordán F, Liu W C, Davis A J, *et al.* Topological keystone species: Measures of positional importance in food webs[J]. *Oikos*, 2006, 112(3): 535-546.
- [22] 杨涛, 单秀娟, 金显仕, 等. 莱州湾春季鱼类群落关键种的长期变化[J]. *渔业科学进展*, 2018, 39(1): 1-11.
- Yang T, Shan X J, Jin X S, *et al.* Long-term changes in keystone species in fish community in spring in Laizhou Bay[J]. *Progress in Fishery Sciences*, 2018, 39(1): 1-11(in Chinese).
- [23] 刘岩, 吴忠鑫, 杨长平, 等. 基于Ecopath模型的珠江口6种增殖放流种类生态容纳量估算[J]. *南方水产科学*, 2019, 15(4): 19-28.
- Liu Y, Wu Z X, Yang C P, *et al.* Ecological carrying capacity of six species of stock enhancement in Pearl River estuary based on Ecopath model[J]. *South China Fisheries Science*, 2019, 15(4): 19-28(in Chinese).
- [24] 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 Systems*, 2004, 51(1-4): 19-31.
- [25] 王寿兵. 对传统生物多样性指数的质疑[J]. *复旦学报(自然科学版)*, 2003, 42(6): 867-868, 874.
- Wang S B. A question on the traditional biodiversity index[J]. *Journal of Fudan University (Natural Science)*, 2003, 42(6): 867-868, 874(in Chinese).
- [26] Boettiger C, Lang D T, Wainwright P C. Rfishbase: Exploring, manipulating and visualizing FishBase data from R[J]. *Journal of Fish Biology*, 2012, 81(6): 2030-2039.

- [27] Csardi G, Nepusz T. The Igraph software package for complex network research[CP/OL]. InterJournal, Complex Systems 1695. (2006). <http://igraph.org>.
- [28] Dorogovtsev S N, Mendes J F F, Samukhin A N. Size-dependent degree distribution of a scale-free growing network[J]. Physical Review E, 2001, 63(6): 062101.
- [29] Sheather S J, Jones M C. A reliable data-based bandwidth selection method for kernel density estimation[J]. Journal of the Royal Statistical Society Series B (Methodological), 1991, 53(3): 683-690.
- [30] Newman M E J. The Structure and Function of Complex Networks[J]. Siam Review, 2003, 45(2): 167-256.
- [31] Holland P W, Leinhardt S. Transitivity in structural models of small groups[J]. Small Group Research, 1971, 2(2): 107-124.
- [32] Dunne J A, Williams R J, Martinez N D. Food-web structure and network theory: The role of connectance and size[J]. Ecology, 2002, 99(20): 12917-12922.
- [33] Newman M E J. Power laws, Pareto distributions and Zipf's law[J]. Contemporary Physics, 2005, 46(5): 323-351.
- [34] Clauset A, Shalizi C R, Newman M E J. Power-Law Distributions in Empirical Data[J]. SIAM Review, 2009, 51(4): 661-703.
- [35] 王林, 戴冠中. 复杂网络的度分布研究[J]. 西北工业大学学报, 2006, 24(4): 405-409.
- Wang L, Dai G Z. On degree distribution of complex network[J]. Journal of Northwestern Polytechnical University, 2006, 24(4): 405-409(in Chinese).
- [36] Wickham H, Hester J, Francois R. Readr: Read rectangular text data[CP/OL]. R package version 1.3. 1. (2018-12-21). <https://CRAN.R-project.org/package=readr>.
- [37] Wickham H, Miller E. Haven: Import and export 'SPSS', 'Stata' and 'SAS' files[CP/OL]. R package version 2.1. 0. (2019-11-08). <https://CRAN.R-project.org/package=haven>.
- [38] Wickham H. Ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis[M]. 2nd ed. New York: Springer-Verlag, 2016.
- [39] Choromański K, Matuszak M, Miejski J. Scale-free graph with preferential attachment and evolving internal vertex structure[J]. Journal of Statistical Physics, 2013, 151(6): 1175-1183.
- [40] 周涛, 柏文洁, 汪秉宏, 等. 复杂网络研究概述[J]. 物理, 2005, 34(1): 31-36.
- Zhou T, Bai W J, Wang B H, et al. A brief review of complex networks[J]. Physics, 2005, 34(1): 31-36(in Chinese).
- [41] 吴康, 方创琳, 赵渺希. 中国城市网络的空间组织及其复杂性结构特征[J]. 地理研究, 2015, 34(4): 711-728.
- Wu K, Fang C L, Zhao M X. The spatial organization and structure complexity of Chinese intercity networks[J]. Geographical Research, 2015, 34(4): 711-728(in Chinese).
- [42] Newman M E J, Strogatz S H, Watts D J. Random graphs with arbitrary degree distributions and their applications[J]. Physical Review E, 2000, 64(2): 026118.
- [43] Barabási A L, Albert R, Jeong H. Mean-field theory for scale-free random networks[J]. Physica A: Statistical Mechanics and its Applications, 1999, 272(1-2): 173-187.
- [44] Montoya J M, Pimm S L, Sole R V. Ecological networks and their fragility[J]. Nature, 2006, 442(7100): 259-264.
- [45] Coll M, Lotze H K, Romanuk T N. Structural degradation in Mediterranean Sea food webs: Testing ecological hypotheses using stochastic and mass-balance modeling[J]. Ecosystems, 2008, 11(6): 939-960.
- [46] Jefferson T A, Hung S K. A review of the status of the indo-pacific humpback dolphin (*Sousa chinensis*) in Chinese waters[J]. Aquatic Mammals, 2004, 30(1): 149-158.
- [47] Parsons E C M. The behavior and ecology of the indo-pacific humpback dolphin (*Sousa chinensis*)[J]. Aquatic Mammals, 2004, 30(1): 38-55.
- [48] Scheffer M, Carpenter S, Foley J A, et al. Catastrophic shifts in ecosystems[J]. Nature, 2001, 413(6856): 591-596.
- [49] Isbell F, Craven D, Connolly J, et al. Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes[J]. Nature, 2015, 526(7574): 574-577.
- [50] Xu Y, Peng J F, Qu J H, et al. Assessing food web health with network topology and stability analysis in aquatic ecosystem[J]. Ecological Indicators, 2020, 109: 105820.

Structure and stability of the fish community in the Pearl River Estuary coastal waters from 2015 to 2018

LIN Kun^{1,2}, MAI Guangming³, WANG Lifei^{1,4}, WANG Xuefeng^{1,2*}

(1. Fisheries College, Guangdong Ocean University, Zhanjiang 524088, China;

2. Southern Marine Science and Engineering Guangdong Laboratory, Zhanjiang 524025, China;

3. Key Laboratory of Tropical Marine Bio-resources and Ecology, South China Sea Institute of Oceanology, CAS, Guangzhou 510301, China; 510301, China;

4. Department of Biological Sciences, University of Toronto Scarborough, Toronto, Ontario M1C 1A4, Canada)

Abstract: The community stability is essential to better understand the community structure and ecosystem functioning, and the Robustness can elucidate the degree of community stability. Using the fish data of bottom trawl samplings from 2015 to 2018 in the Pearl River Estuary, we established the annual ecological snapshots of networks based on the feeding relationship between the fish species. Four characters of the four annual networks were summarized as follows: ① all the networks met the complex networks as the values of $P(k)$ fitted the power-law distribution, indicating the high resistance of the networks on random disturbances (such as fishing and environmental change). The resistance also a sign for the drastic environmental variations of estuaries habitat; ② the species richness varied significantly in 2015 and 2018, and the densities of networks (D) ranged between 0.03 and 0.10 and had been descending annually since 2015, indicating the degrading of network robustness regardless of species richness; ③ the networks characterized with the common random networks, such as low average path length (all APL were 1) and low clustering coefficient (C ranged between 0.01 and 0.06), indicating that the networks had the high rates of energy flow and comparatively even distribution of fish species relations. The paper provided clues for the quantitative research on fish community structure and stability in the key habitats of the coastal waters.

Key words: fish; community structure; stability; robustness; ecological networks; food web; Pearl River estuary

Corresponding author: WANG Xuefeng. E-mail: xuefeng1999@126.com

Funding projects: Fund of Southern Marine Science and Engineering Guangdong Laboratory (Zhanjiang) (ZJW-2019-06); Special Fund for Agro-scientific Research in the Public Interest (201403008)