

黄河口及其邻近水域鱼类群落谱系 α 和 β 多样性 及其影响因素

王保良¹, 纪云龙², 薛莹^{1,3,4}, 张崇良^{1,3,4}, 纪毓鹏^{1,4},
任一平^{1,3,4}, 徐宾铎^{1,3,4}

(1.中国海洋大学 水产学院, 山东 青岛 266003; 2.山东省渔业发展和资源养护总站, 山东 烟台 264003;
3.青岛海洋科技中心 海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室, 山东 青岛 266237; 4.海州湾渔业生态系统教育部野外科学观测研究站, 山东 青岛 266003)

摘要:为了探究黄河口及其邻近水域鱼类群落谱系多样性分布格局及其维持机制, 本文根据 2013 年 6 月、7 月、8 月、10 月和 2014 年 2 月、4 月和 5 月在该海域开展的 7 个航次的鱼类资源调查数据, 从鱼类系统发育关系角度出发, 分析了该海域鱼类群落谱系 α 和 β 多样性及其与不同影响因子的关系。结果表明, 该海域鱼类群落谱系 α 多样性指数呈现显著的月份间差异, 其中谱系离散度 (phylogenetic species variability, *PSV*) 和谱系丰富度 (phylogenetic species richness, *PSR*) 在 2 月、4 月和 5 月显著低于其他月份, 谱系均匀度 (phylogenetic species evenness, *PSE*) 在 4 月和 5 月显著高于其他月份。表层温度和表层盐度对该海域鱼类群落谱系 α 多样性影响显著。采用多位点相异和成对相异方法计算得出的结果表明, 该海域鱼类群落谱系 β 多样性在不同月份和站位间均较高, 周转组分对谱系 β 多样性起着主导作用; 表层盐度、空间距离对于谱系 β 多样性和周转组分影响显著。黄河口及其邻近水域鱼类群落谱系 α 和 β 多样性均呈现明显的时空变化, 环境因素和空间距离是影响其变化的主要因素。

关键词:黄河口; 鱼类群落; 谱系 α 多样性; 谱系 β 多样性

中图分类号: Q145; X171

文献标识码: A

文章编号: 1007-6336(2025)04-0498-11

Phylogenetic α and β diversity of fish communities and their influencing factors in the Yellow River Estuary and its adjacent waters

WANG Baoliang¹, JI Yunlong², XUE Ying^{1,3,4}, ZHANG Chongliang^{1,3,4}, JI Yupeng^{1,4},
REN Yiping^{1,3,4}, XU Binduo^{1,3,4}

(1.College of Fisheries, Ocean University of China, Qingdao 266003, China; 2.Shandong Fishery Development and Resource Conservation Center, Yantai 264003, China; 3.Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Qingdao Marine Science and Technology Center, Qingdao 266237, China; 4.Field Observation and Research Station of Haizhou Bay Fishery Ecosystem, Ministry of Education, Qingdao 266003, China)

Abstract: In order to explore the spatial distribution patterns of the phylogenetic diversity of fish community and the maintenance mechanism in the Yellow River Estuary and its adjacent waters. The phylogenetic α and β diversity and their relationship with different influencing factors were examined considering phylogeny of fish species based on data collected from the surveys in June, July, August and October in 2013 and February, April

收稿日期: 2024-07-23, 修订日期: 2024-12-02

基金项目: 国家重点研发计划项目 (2019YFD0901205); 公益性行业 (农业) 科研专项 (201303050)

作者简介: 王保良 (1998—), 男, 山东聊城人, 硕士, 研究方向为渔业资源生态学, E-mail: wangbaoliang@stu.ouc.edu.cn

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

and May in 2014. The results showed there were significant monthly variations in the phylogenetic α diversity of fish community. The PSV and PSR were significantly lower in February, April, and May, and PSE was significantly higher in April and May. Sea surface temperature (SST) and sea surface salinity (SSS) significantly influenced the phylogenetic α diversity. Phylogenetic β diversity were relatively high across different months and different stations regardless of whether the multi-site dissimilarity or the pairwise dissimilarity calculation methods were used, the turnover component drove the changes in phylogenetic β diversity. Sea surface salinity and spatial distance had significant impacts on phylogenetic β diversity and turnover components. The α and β diversity exhibit noticeable spatio-temporal variations, and environmental factors and spatial distance are the primary factors influencing the changes in phylogenetic diversity of fish community in the Yellow River Estuary and its adjacent waters.

Key words: Yellow River Estuary; fish community; phylogenetic α diversity; phylogenetic β diversity

谱系多样性是生物多样性的一个重要维度,它不仅考虑了物种数目多少,还考虑了物种之间进化差异^[1],它将短期局部过程和长期进化尺度过程联系在一起^[2],能够从物种进化的层次来解释群落结构以及群落多样性维持机制^[1]。谱系 α 多样性代表了区域内所有物种在系统发育树上的枝长信息,在量化物种亲缘关系的同时整合系统发育树上物种组合;谱系 β 多样性反映了物种谱系分支组成的异质性,谱系 β 多样性来源于谱系周转和谱系嵌套^[3-4],亲缘关系相近的物种有着相似的生态位,生境过滤会筛选出生态位相近的物种,导致一些谱系分支被取代,造成了谱系周转模式^[5];而竞争排斥则会使生态位相近的物种无法共存,造成谱系分支丢失,导致了谱系嵌套模式^[6]。评估谱系 β 多样性及其组分可以了解群落如何应对环境和种间关系的变化^[7]。结合物种间谱系关系,可以加深对群落物种共存关系和多样性格局的理解。

黄河口及其邻近水域作为极具特色的生态区,是多种鱼类的产卵场、索饵场^[8]。受到气候变化、入海径流量和汛期的影响,该区域水温和盐度波动剧烈^[9],独特的水文环境影响着鱼类群落种类组成和空间格局。由于受到污染、高强度捕捞等人类活动影响,该海域出现了渔业资源衰退、单一化的倾向,导致鱼类多样性下降、群落结构改变^[10]。基于物种间谱系关系,对该海域鱼类群落谱系 α 、 β 多样性及其影响因素进行研究,可以从物种进化关系差异的角度为理解该海域鱼类群落多样性维持机制和生态过程提供一个互补和更为全面的视角^[3]。

本文根据 2013—2014 年黄河口及其邻近水域鱼类资源和环境调查数据,结合鱼种间系统发育关系,分析黄河口及其邻近水域鱼类群落谱系多样性的分布格局以及谱系多样性与不同因素之间的关系,以期为该海域鱼类群落多样性保护提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 数据来源

本文数据来源于 2013 年 6 月、7 月、8 月、10 月和 2014 年 2 月、4 月、5 月在黄河口及其邻近水域进行的 7 个航次渔业资源和生态环境调查,调查站位信息列于表 1。该海域理化环境一般以河口为中心呈辐射状由河口向外发生变化,考虑到鱼类分布受环境因素的影响,本次调查站位设置以黄河入海口为中心,向外延伸呈辐射状设置 5 条断面,中间 3 条断面各设置 4 个站位,两侧断面各设置 3 个站位,河口附近站位较为密集,共 18 个站位(站位 1—站位 18),同时在黄河口海域南部设置 6 个站位(站位 19—站位 24)。调查时间以 5 月、8 月、10 月、2 月作为春季、夏季、秋季和冬季的代表月;该海域春末至夏季期间水温、盐度等理化环境因子的月变化较大,鱼类组成尤其是洄游性鱼类的月变化较大,夏季黄河调水调沙也会引起环境因子的变化,为充分考虑水域理化环境因子的自然变化和调水调沙人为影响,在该段时间加大了调查频次,即调查月份包括了 4 月—8 月。调查使用单拖网船,船只功率 260 kW,网口宽度约为 8 m,囊网网目为 20 mm,每个站位设计拖网时间为 0.5 h,拖网时速

为 3.0 kn。调查中使用 CTD 温盐深仪(XR-420)同步测定水温、盐度、溶解氧、水深等环境因子。分别使用浅水Ⅲ型浮游生物网、浅水Ⅰ型浮游生物网自底至表垂直拖网采集每个站位的浮游植物和浮游动物,浮游植物和浮游动物分别使用 5% 福尔马林溶液固定,浓缩后进行镜检、鉴定和计数。渔获物取样保存带回实验室进行分析处理,各站位渔获种类鉴定到种^[11]。所有样品的采集和测定依据《海洋调查规范 第 6 部分:海洋生物调查》(GB/T12763.6—2007)^[12]进行。

表 1 黄河口及其邻近水域鱼类资源底拖网调查站位信息
Tab.1 Sampling stations information for fish resources survey in the Yellow River Estuary and its adjacent waters

站位	经度E	纬度N
1	119°08′	37°52′
2	119°05′	37°58′
3	119°00′	38°09′
4	119°13′	37°52′
5	119°12′	37°55′
6	119°11′	38°01′
7	119°08′	38°09′
8	119°15′	37°52′
9	119°16′	37°54′
10	119°19′	38°00′
11	119°23′	38°09′
12	119°18′	37°51′
13	119°21′	37°52′
14	119°27′	37°55′
15	119°36′	38°00′
16	119°21′	37°47′
17	119°26′	37°45′
18	119°40′	37°40′
19	119°20′	37°40′
20	119°30′	37°40′
21	119°15′	37°35′
22	119°10′	37°30′
23	119°20′	37°30′
24	119°30′	37°30′

1.2 鱼类系统发育树构建

本研究构建鱼类系统发育树所需的所有鱼种的 COI 基因序列从 GenBank 中下载,所有序

列在 MEGA11.0 中使用 ClustalX 模块进行对齐,计算鱼类之间遗传距离,最后使用邻接法(neighbor-joining, NJ)构建鱼类系统发育树^[13],黄河口及其邻近水域鱼类群落系统发育树如图 1 所示。

1.3 谱系多样性指数

1.3.1 谱系 α 多样性

本研究应用以下 3 个指数衡量黄河口及其邻近水域鱼类谱系 α 多样性:谱系离散度(phylogenetic species variability, *PSV*),表征群落内物种间谱系关系的离散程度;谱系丰富度(phylogenetic species richness, *PSR*),衡量群落内物种谱系丰富度;谱系均匀度(phylogenetic species evenness, *PSE*),反映群落物种之间谱系关系的均匀程度^[14]。计算各月份各站位上的谱系 α 多样性,并采用小提琴图来展示谱系 α 多样性在不同站位的分布。

*PSV*在统计上与物种丰富度无关,当群落中所有物种的亲缘关系越远,即群落内物种在系统发育树根部呈星状发散时,其值为 1;当物种亲缘关系越近,其值越接近于 0。*PSV*计算公式如下^[14]:

$$PSV = \frac{ntrC - \sum C}{n(n - 1)} \tag{1}$$

式中:*n*代表了群落中的物种数;*C*为表征群落谱系结构的协方差矩阵;*trC*代表了协方差矩阵*C*的对角线元素之和。

*PSR*不仅考虑了物种数量,而且还考虑了物种之间亲缘关系相关程度,其随物种丰富度而改变,随着群落物种之间的亲缘关系越近,其值逐渐趋近于 0,其计算公式如下^[14]:

$$PSR = nPSV \tag{2}$$

*PSE*总小于 1,当群落谱系结构呈星状时,其值为 1,群落内物种谱系相关性越高,其值越接近于 0。其本质是将每个个体映射到系统发育树的末端,分支长度为 0,其计算公式如下^[14]:

$$PSE = \frac{mdia{g(C)}'M - M'CM}{m^2 - \overline{m_i}m} \tag{3}$$

将一个具有谱系结构的群落与具有进化上独立(如呈星状发散的谱系结构)且物种数相等的群落进行比较($\overline{m_i} = m_i$),*m*是群落个体总数; $\overline{m_i}$ 是物种*i*的个体数;*M*是包含*m_i*信息的一个

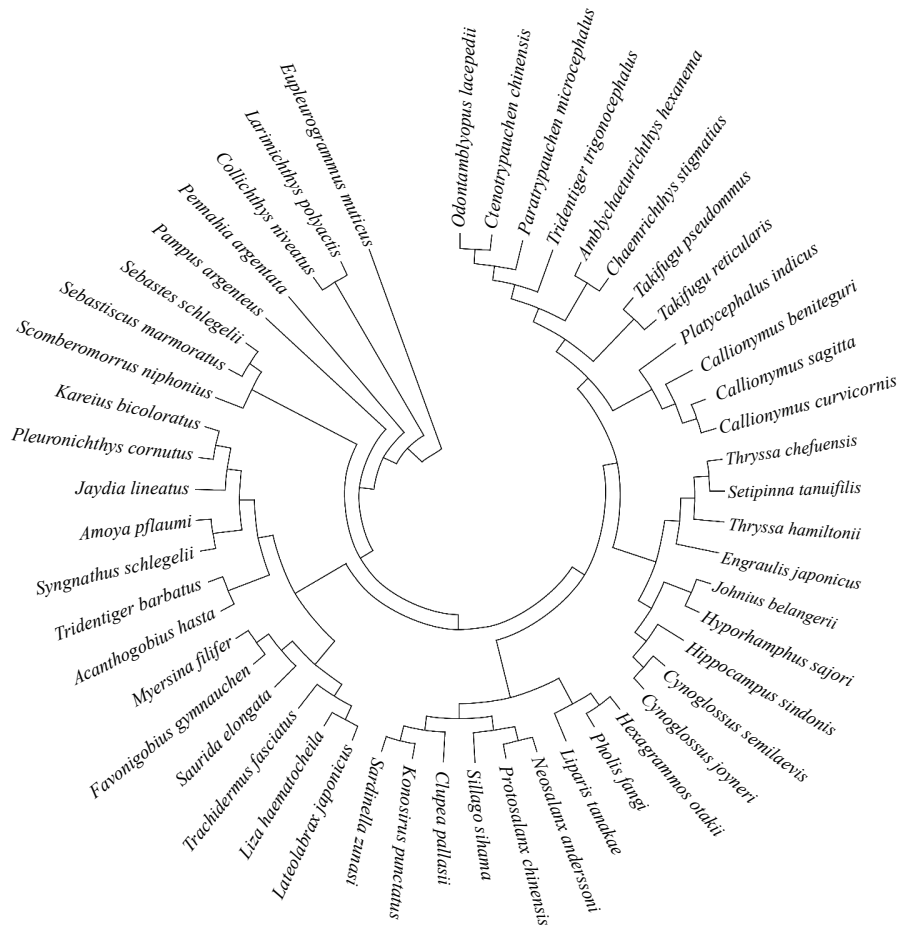
图1 黄河口及其邻近水域鱼类群落系统发育树^[13]

Fig. 1 Phylogenetic tree of fish community in the Yellow River Estuary and its adjacent waters

$n \times 1$ 列向量; $diag$ 计算了 C 的主对角线一个 $n \times 1$ 列向量; M' 是 M 的跃迁。

采用 Wilcoxon 秩和检验来分析不同月份之间谱系 α 多样性指数的差异, 采用错误发现率 (false discovery rate, FDR) 来调整多重比较的 p 值。

1.3.2 谱系 β 多样性

本研究采用 Baselga^[6] 提出的 β 多样性分解方式, 基于 Faith's 谱系多样性^[15], 将谱系 β 多样性 (PD_{SOR}) 分解为谱系周转 (PD_{SIM}) 和谱系嵌套 (PD_{SNE}) 两个组分^[3-4], 它们与谱系 β 多样性之间的关系为:

$$PD_{SOR} = PD_{SIM} + PD_{SNE} \quad (4)$$

基于 Sørensen 相异性指数, 首先采用多位点相异性 (multiple-site dissimilarity) 的方法^[16], 计算鱼类群落不同月份之间的总谱系 β 多样性 (PD_{SOR}) 及其周转组分 (PD_{SIM}) 和嵌套组分

(PD_{SNE}); 然后采用成对相异性 (pairwise dissimilarity) 的方法^[6], 计算站位之间的谱系 β 多样性 (PD_{SOR}) 及其周转组分 (PD_{SIM}) 和嵌套组分 (PD_{SNE}), 以此来分析黄河口及其邻近水域鱼类群落谱系 β 多样性的空间分布和月变化。以周转组分占总谱系 β 多样性的比例来衡量周转组分的贡献, 如果两者比值大于 0.5, 则说明群落谱系 β 多样性由周转组分主导, 反之则说明由嵌套组分主导。两种谱系 β 多样性的计算公式列于表 2。

1.4 谱系多样性与影响因子的关系

不同影响因子之间可能有较强的相关性, 首先对各影响因子进行共线性检验, 以排除相关性较高的影响因子 ($Spearman|r| > 0.6$)。表层温度影响着环境中能量利用率以及生物的生态位和代谢效率, 对鱼类功能和谱系结构的影响更为明显, 河口区表层盐度和表层溶解氧浓度变化更为

表 2 谱系 β 多样性及其组分计算公式
Tab.2 Calculation formulas of phylogenetic β diversity and its components

谱系β多样性指数	公式
全月谱系β多样性指数	$PD_{SOR} = \frac{[\sum_{i<j} \min(b_{ij}, b_{ji})] + [\sum_{i<j} \max(b_{ij}, b_{ji})]}{2[\sum_i S_i - S_T] + [\sum_{i<j} \min(b_{ij}, b_{ji})] + [\sum_{i<j} \max(b_{ij}, b_{ji})]} \quad (5)$
全月谱系β多样性指数周转组分	$PD_{SIM} = \frac{[\sum_{i<j} \min(b_{ij}, b_{ji})]}{[\sum_i S_i - S_T] + [\sum_{i<j} \min(b_{ij}, b_{ji})]} \quad (6)$ $PD_{SNE} = PD_{SOR} - PD_{SIM}$
全月谱系β多样性指数嵌套组分	$= \frac{[\sum_{i<j} \max(b_{ij}, b_{ji})] - [\sum_{i<j} \min(b_{ij}, b_{ji})]}{2[\sum_i S_i - S_T] + [\sum_{i<j} \min(b_{ij}, b_{ji})] + [\sum_{i<j} \max(b_{ij}, b_{ji})]} \times \frac{[\sum_i S_i - S_T]}{[\sum_i S_i - S_T] + [\sum_{i<j} \min(b_{ij}, b_{ji})]} \quad (7)$
站位间谱系β多样性指数	$PD_{sor} = \frac{b+c}{2a+b+c} \quad (8)$
站位间谱系β多样性指数周转组分	$PD_{sim} = \frac{\min(b,c)}{a+\min(b,c)} \quad (9)$
站位间谱系β多样性指数嵌套组分	$PD_{sne} = PD_{sor} - PD_{sim} = \frac{\max(b,c) - \min(b,c)}{a+b+c} \times \frac{a}{a+2\min(b,c)} \quad (10)$

注: a 代表两群落物种共有的分支长度; b 和 c 分别代表两群落物种特有的分支长度; S_i 为站位 i 的物种所占的分支长度; S_T 为物种库中物种所占的分支长度; b_{ij} 和 b_{ji} 代表 i 站位相对于 j 站位所特有的分支长度

明显,初步筛选后选取表层温度、表层盐度、表层溶解氧浓度和水深作为环境因子,浮游植物、浮游动物丰度作为生物因子,选经度、纬度计算出的离岸距离以及空间距离分别作为谱系 α 多样性和谱系 β 多样性的空间因子。

应用多元线性逐步回归分析研究谱系 α 多样性与环境、生物和空间因子的关系。在分析中,采用后向选择将不显著的因子逐个剔除,利用赤池信息量准则(Akaike information criterion, AIC)评估模型拟合效果,当 AIC 值最低时,模型效果最好,选择该变量组合作为最优解^[17]。回归分析的最终解释率以 R^2 呈现,其代表了影响因子对谱系 α 多样性指数变异的解释能力。

由于 β 多样性具有高维数据特征,采用基于距离矩阵的多元回归(multiple regression on distance matrices, MRM)分析谱系 β 多样性及其组分与空间、环境、生物因子矩阵的关系。首先计算环境因子和生物因子的欧氏距离矩阵

(Euclidean distance matrix),为了比较各因子的相对重要性,对各因子的距离矩阵进行标准化处理。本研究执行两次 MRM 分析,第 1 次使用全部因子矩阵拟合,第 2 次剔除在第 1 次分析中不显著的因子($p > 0.05$),解释率以 R^2 的结果呈现。以上所有指数的计算以及相关统计分析均在 R4.2.2 中完成^[18]。

2 结果与讨论

2.1 黄河口及其邻近水域鱼类群落调查结果
本次调查共计捕获鱼类 51 种,隶属 10 目 27 科 43 属,其中鲈形目(Perciformes)25 种、鲱形目(Scorpaeniformes)7 种、鲉形目(Salmoniformes)6 种、鲾形目(Tetraodontiformes)4 种、鲑形目(Salmoniformes)2 种、鲈形目(Tetraodontiformes)2 种、海龙目(Syngnathiformes)2 种、仙鱼目(Aulopiformes)1 种、鲷形目(Mugiliformes)1 种、颌针鱼目(Beloniformes)1 种,调查名录详见表 3。

表 3 黄河口及其邻近水域鱼类群落种类组成
Tab.3 Species composition of fish community in the Yellow River Estuary and its adjacent water

目	种类	学名
仙鱼目 Aulopiformes	长蛇鲻	<i>Saurida elongata</i> (Temminck & Schlegel, 1846)
鲷形目 Mugiliformes	鲃	<i>Liza haematocheila</i> (Temminck & Schlegel, 1845)
颌针鱼目 Beloniformes	日本下鱈鱼	<i>Hyporhamphus sajori</i> (Temminck & Schlegel, 1846)
海龙目 Syngnathiformes	尖海龙	<i>Syngnathus acus</i> (Linnaeus, 1758)

续表

目	种类	学名
海龙目 Syngnathiformes	日本海马	<i>Hippocampus mohnikei</i> (Kaup, 1856)
鲈形目 Tetraodontiformes	假睛东方鲀	<i>Takifugu pseudommus</i> (Chu, 1935)
	网纹东方鲀	<i>Takifugu reticularis</i> (Tian, Chang & Wang, 1975)
鲑形目 Salmoniformes	安氏新银鱼	<i>Neosalanx anderssoni</i> (Rendahl, 1923)
	大银鱼	<i>Protosalanx chinensis</i> (Basilevsky, 1855)
鲽形目 Tetraodontiformes	石鲽	<i>Kareius bicoloratus</i> (Basilevsky, 1855)
	短吻红舌鲷	<i>Cynoglossus joyneri</i> (Günther, 1878)
	半滑舌鲷	<i>Cynoglossus semilaevis</i> (Günther, 1873)
	角木叶鲽	<i>Pleuronichthys cornutus</i> (Temminck & Schlegel, 1846)
鲉形目 Salmoniformes	松江鲈	<i>Trachidermus fasciatus</i> (Heckel, 1837)
	许氏平鲉	<i>Sebastes schlegelii</i> (Hilgendorf, 1880)
	褐菖鲉	<i>Sebastes marmoratus</i> (Cuvier, 1829)
	鲷	<i>Platycephalus indicus</i> (Linnaeus, 1758)
	大泷六线鱼	<i>Hexagrammos otakii</i> (Jordan & Starks, 1895)
	细纹狮子鱼	<i>Liparis tanakae</i> (Gilbert et Burke, 1912)
鲱形目 Scorpaeniformes	太平洋鲱	<i>Clupea pallasii</i> (Cuvier & Burke, 1912)
	青鳞小沙丁鱼	<i>Sardinella zunasi</i> (Bleeker, 1854)
	斑鲆	<i>Konosirus punctatus</i> (Temminck & Schlegel, 1846)
	鲉	<i>Engraulis japonicus</i> (Temminck & Schlegel, 1846)
	赤鼻棱鲉	<i>Thryssa chefuensis</i> (Günther, 1874)
	中颌棱鲉	<i>Thryssa mystax</i> (Blosh & Schneider, 1801)
	黄鲫	<i>Setipinna taty</i> (Cuvier & Valenciennes, 1848)
鲈形目 Perciformes	黑鳃梅童	<i>Collichthys niveatus</i> (Jordan & Starks, 1906)
	蓝点马鲛	<i>Scomberomorus niphonius</i> (Cuvier & Valenciennes, 1831)
	细条天竺鲷	<i>Jaydia lineatus</i> (Jordan & Snyder, 1901)
	花鲈	<i>Lateolabrax japonicus</i> (Cuvier & Valenciennes, 1828)
	多鳞鳢	<i>Sillago sihama</i> (Forsskål, 1775)
	皮氏叫姑鱼	<i>Johnius belangerii</i> (Cuvier, 1830)
	白姑鱼	<i>Pennahia argentata</i> (Houttuyn, 1782)
	小黄鱼	<i>Larimichthys polyactis</i> (Bleeker, 1877)
	方氏云鲷	<i>Pholis fangi</i> (Wang & Wang, 1935)
	李氏鲷	<i>Callionymus richardsoni</i> (Bleeker, 1854)
	短鳍鲷	<i>Callionymus sagitta</i> (Pallas, 1770)
	绯鲷	<i>Callionymus beniteguri</i> (Jordan & Snyder, 1902)
	裸项蜂巢虾虎鱼	<i>Favonigobius gymnauchen</i> (Bleeker, 1860)
	斑尾刺虾虎鱼	<i>Acanthogobius ommaturus</i> (Richardson, 1845)
	中华栉孔虾虎鱼	<i>Ctenotrypauchen chinensis</i> (Steindachner, 1867)
	髯须虾虎鱼	<i>Tridentiger barbatus</i> (Günther, 1861)
	普氏栉虾虎鱼	<i>Amoya pflaumi</i> (Bleeker, 1853)
	长丝虾虎鱼	<i>Myersina filifer</i> (Valenciennes, 1837)

续表

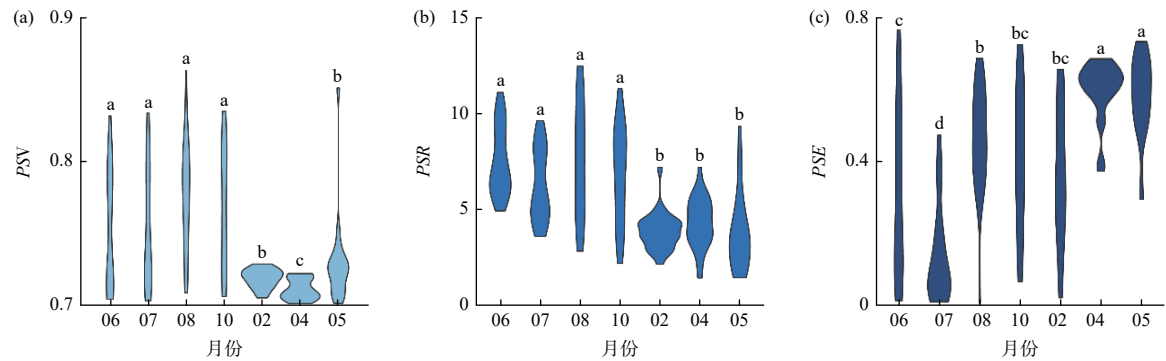
目	种类	学名
鲈形目 Perciformes	矛尾虾虎鱼	<i>Chaemrichthys stigmatias</i> (Richardson, 1844)
	六丝钝尾虾虎鱼	<i>Amblychaeturichthys hexanema</i> (Bleeker, 1853)
	纹缟虾虎鱼	<i>Tridentiger trionocephalus</i> (Gill, 1859)
	红狼牙虾虎鱼	<i>Odontamblyopus rubicundus</i> (Hamilton, 1822)
	小头栉孔虾虎鱼	<i>Ctenotrypauchen microcephalus</i> (Bleeker, 1860)
	小带鱼	<i>Eupleurogrammus muticus</i> (Gray, 1831)
	银鲳	<i>Pampus argenteus</i> (Euphrasen, 1788)

2.2 黄河口及其邻近水域鱼类群落谱系多样性

2.2.1 谱系 α 多样性

黄河口及其邻近水域鱼类群落谱系 α 多样性指数的 3 个指标在不同月份的分布如图 2 所示。鱼类 *PSV* 分布范围为 0.70~0.85(图 2a), 其中 6 月、7 月、8 月、10 月 *PSV* 变化范围较大, 2 月、4 月、5 月 *PSV* 变化范围较小, 且处于较低水平; Wilcoxon 秩和检验表明, 6 月、7 月、8 月、

10 月 *PSV* 与 2 月、4 月、5 月有显著性差异 ($p < 0.05$)。 *PSR* 变化范围为 5.7~12.4(图 2b), 6 月、7 月、8 月、10 月 *PSR* 变化范围较大, 与 2 月、4 月、5 月有显著性差异 ($p < 0.05$), 2 月、4 月、5 月 *PSR* 变化较小。 *PSE* 变化范围为 0.01~0.76(图 2c), 站位间波动较大, 不同月份差异显著 ($p < 0.05$), 2 月、4 月、5 月 *PSE* 变化范围较小, 在其他月份变化范围较大。



注: 不同字母代表月份间差异显著($p < 0.05$)

图 2 黄河口及其邻近水域鱼类群落谱系 α 多样性

Fig. 2 Phylogenetic α diversity of fish species in the Yellow River Estuary and its adjacent waters

*PSV*在 2 月、4 月和 5 月与其他月份有显著差异, *PSV*值均大于 0.68, 表明鱼类群落是由亲缘关系较远的鱼种组成, 站位之间表现出较高的谱系变异性。2 月、4 月洄游性鱼类尚未到达该海域, 鱼种数量减少, 该段时间鲈形目占了较高比例, 以虾虎鱼科(Gobiidae)为主, 仅有少部分站位出现了其他鱼种, 其谱系分支较为接近, 在系统发育树上分布较为集中, 导致 2 月、4 月 *PSV*低于其他月份。 *PSV*对系统发育树分支末端的物种较为敏感^[19], 2 月、4 月大量鲈形目和鲉形目消失, 它们都处在系统发育树末端分支,

末端分支减少改变了 *PSV*^[20]。 *PSR*的分布与 *PSV*相似, 2 月、4 月和 5 月的 *PSR*与其他月份有显著性差异。 *PSR*受到 *PSV*与物种数量的共同影响^[14], 除 2 月和 4 月外, 不同月份之间和不同站位之间鱼种数量变化不大, 随着 5 月鱼种数量的恢复, *PSR*略有升高, 但由于 *PSV*较低, 导致该月 *PSR*仍处于较低水平, 因此 *PSR*主要受到 *PSV*影响, 呈现出与 *PSV*相同的变化趋势。传统物种丰富度指数忽略群落物种替代的变化, 因此 *PSR*可加深对于群落内部系统发育变化的理解。 *PSE*在不同月份均呈现出显著差异, *PSE*不

仅反映了物种丰度信息,也包含了物种间的谱系距离^[21]。生境过滤会筛选出生态位相近的物种^[22],使群落谱系不均匀,而竞争排斥造成群落内物种生态位的差异,会使群落谱系结构更为均匀^[23]。4月、5月 PSE 较高,同时较低的 PSV 反映出这段时间鱼种处在较近的谱系分支上,表明该时间内鱼种来自多组距离较远的谱系分支,生境过滤又使得同组谱系分支较为接近。例如,鲉形目、虾虎鱼科和鲷类分别集中在一组谱系分支,而竞争排斥又造成不同组的谱系分支距离较远,因此环境过滤和竞争排斥可能共同影响着该海域4月、5月鱼类群落的 PSE 。其他月份 PSE 变化较大,这是因为该海域独特的生态环境和环境异质性,使得不同空间上的生境过滤或竞争排斥强度不同,造成了该海域鱼类群落高度的谱系不均匀性。

2.2.2 谱系 β 多样性

采用多位点相异性计算的不同月份之间的黄河口及其邻近水域鱼类群落 PD_{SOR} 及其组分在不同月份变化较小(图3)。 PD_{SOR} 为 0.81 ~ 0.90, 各月份均处于较高水平,其中7月最高,2月最低。 PD_{SIM} 为 0.69 ~ 0.84, PD_{SNE} 为 0.06 ~ 0.14。各月份 PD_{SIM} 所占的比例远高于 PD_{SNE} , 可见该海域鱼类群落的谱系 β 多样性主要由周转组分主导(图3)。

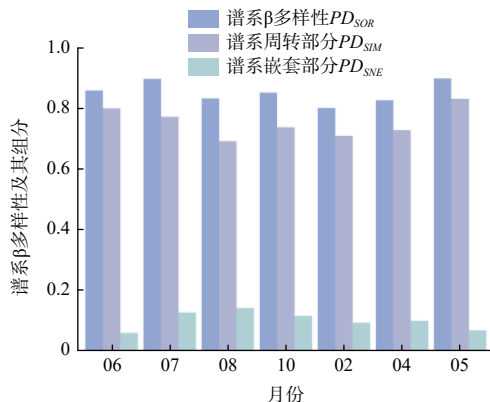


图3 多位点相异性计算的黄河口及其邻近水域鱼类群落 β 多样性及其组分

Fig. 3 Phylogenetic β diversity and its components of fish species in the Yellow River Estuary and its adjacent waters using multi-site dissimilarity

采用成对相异性计算的黄河口及其邻近水域各站位之间的鱼类群落 PD_{SOR} 及其组分在不同月份的分布特征如图4所示。该海域鱼类群落的谱系 β 多样性接近正态分布(图4a), 除8月外, 其值多分布在中位数附近; PD_{SIM} 在不同月份之间的分布波动较大(图4b), 无明显的分布规律, 值大都在 0.75 以下; PD_{SNE} 呈单峰状分布(图4c), 多低于 0.2。各月份的周转组分贡献比例多数大于 0.5, 周转组分主导着该海域鱼类群落谱系 β 多样性的变化。

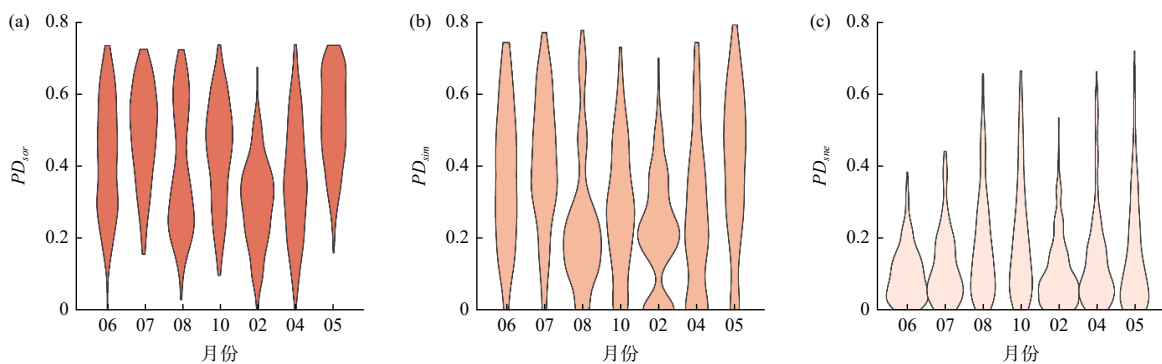


图4 成对相异性计算的黄河口及其邻近水域鱼类群落谱系 β 多样性及其组分

Fig. 4 Phylogenetic β diversity and its components of fish species in the Yellow River Estuary and its adjacent waters using pairwise dissimilarity

采用多位点相异性和成对相异性方法计算的该海域鱼类群落谱系 β 多样性均处于较高水平,说明不同月份和站位的鱼类群落具有独特的

谱系组成,这种差异主要由周转组分所主导,表明该海域鱼类群落谱系 β 多样性的变化主要是由谱系分支的更替所引起的。采用多位点相异

性计算出的谱系 β 多样性及其周转组分在不同月份都处在较高水平,表明该海域鱼类群落在不同月份的谱系组成上存在较大差异,鱼类群落谱系相似度较低,分支类群的不断变化更替导致了高度的谱系周转模式^[24]。采用成对相异性方法计算出的谱系 β 多样性及其周转组分在不同站位也处于较高水平,站位之间谱系 β 多样性的变化同样由周转组分所主导,该海域生境异质性较高,容纳了适应不同环境和亲缘关系较远的类群,导致不同站位上谱系和功能相似度降低,谱系周转组分占据主导地位,该结论也在其他鱼类群落谱系多样性的研究中得到验证^[25]。

2.3 黄河口及其邻近水域鱼类群落谱系多样性与影响因素之间的关系

2.3.1 谱系 α 多样性与影响因素的关系

表 4 列出了对谱系 α 多样性 3 个不同指标影响最优的变量组合以及变量组合的总解释量。表层盐度对 PSV 有极显著的影响 ($p < 0.001$),表层盐度对其影响较为显著 ($p < 0.01$),两者累计解释量为 0.2150;表层温度对 PSR 有极显著的影响 ($p < 0.001$),表层盐度对 PSR 影响显著 ($p < 0.05$),两者累计解释量为 0.1602;表层盐度和表层溶解氧浓度对 PSE 影响极显著 ($p < 0.001$),表层温度对于 PSE 影响显著 ($p < 0.05$),三者累计解释量为 0.1882。

表 4 不同因子对谱系 α 多样性的影响			
Tab.4 Effects of different factors on phylogenetic α diversity			
谱系 α 多样性	变量	R^2	p
谱系离散度	表层温度	0.2150	4.61e-07 ***
	表层盐度		0.0011**
谱系丰富度	表层温度	0.1602	1.71e-06 ***
	表层盐度		0.0437*
谱系均匀度	表层温度	0.1882	0.0323*
	表层盐度		0.0005***
	表层溶解氧浓度		0.0003***

注:表中仅展示影响显著的因子;*** $p < 0.001$,** $p < 0.01$,* $p < 0.05$

空间距离和生物因素对于谱系 α 多样性的 3 个维度均无显著性影响,环境因素中表层温度的影响最为显著。表层温度对于 PSV 和 PSR 影响显著,不同鱼种对于水温要求不同,从鱼类适

温性组成来看,该海域鱼类多数为暖温性鱼类,反映了黄河口及其邻近水域具有温带海域的特点。小型鳀鲱鱼类均为暖温种,属洄游性鱼类,在系统发育树上处于同一分支类群,近河口区水温较高,大量虾虎鱼聚集于此,且只能在近海小范围地移动;远河口区受到外海冷水团的影响,形成了低温闭合区,分布有大量冷温种,不同适温性鱼类处在不同分支类群,使得鱼类群落出现了较大的谱系变异性。春、冬季节较低的水温使得谱系离散度处于较低水平,水温作为一种环境过滤因素限制着鱼类的分布,造成鱼类群落谱系聚集。表层盐度对 PSV 和 PSE 的影响显著,该海域近岸鱼类多适应低盐环境,而远河口区则聚集了大量适应高盐环境的鱼类,因此盐度与水温成为影响黄河口鱼类群落谱系 α 多样性的主要环境因素。虽然离岸距离对谱系 α 多样性无显著性影响,但空间距离却对环境因子有着综合的影响,环境条件会随着地理位置而改变,因此在研究中不容忽视^[9]。鱼类谱系 α 多样性的 3 个维度对环境因素不同的响应强度表明,考虑不同维度多样性对鱼类多样性的保护具有重要意义。

2.3.2 谱系 β 多样性与影响因子的关系

基于距离矩阵的多元回归分析(MRM)表明,环境因子和空间距离对站位间 PD_{sor} 及 PD_{sim} 影响极显著($p < 0.001$),对 PD_{sor} 的解释率分别为 17.22% 和 19.14%,对 PD_{sim} 的解释率分别为 22.04% 和 10.48%;环境因子对 PD_{sne} 影响显著($p < 0.01$),对其解释率为 12.50%,空间距离对 PD_{sne} 无显著性贡献,解释率偏低。生物因子对谱系 β 多样性及其组分均无显著性贡献(表 5)。

表 5 谱系 β 多样性及其与影响因子多元回归分析(MRM)结果

Tab.5 The results of phylogenetic β diversity and its components with impact factors based on multiple regression on distance matrices (MRM)

变量	谱系 β 多样性	周转组分	嵌套组分
环境距离	17.72**	22.04**	12.50*
空间距离	19.14**	10.48**	0.03
生物距离	0.007	0.003	0.03

注:** $p < 0.001$,* $p < 0.01$

在上述结果的基础上,剔除对谱系 β 多样性

影响不显著的变量矩阵(环境、空间和生物因素),以评估不同变量矩阵对该海域鱼类群落谱系 β 多样性及其组分产生的影响和相对贡献率。第二次 MRM 分析表明(表 6),在环境因子中,表层盐度和表层溶解氧浓度对 PD_{sor} 的解释率分别为 12.89% 和 2.00%,两者累计解释率为 13.91%,对 PD_{sim} 的解释率分别为 14.82% 和 1.79%,两者累计解释率为 16.24%;表层盐度、表层溶解氧浓度和空间距离三者对 PD_{sor} 的共同解释率为 36.03%,对 PD_{sim} 的共同解释率为 28.51%,第二次分析结果所选变量对 PD_{sne} 解释率均偏低。上述结果表明,该海域鱼类群落谱系 β 多样性更容易受到表层盐度以及空间距离的影响。

表 6 谱系 β 多样性及其组分与影响因子第二次多元回归分析(MRM)结果

Tab.6 The results of phylogenetic β diversity and its components with impact factors based on the second multiple regression on distance matrices (MRM)

变量	谱系 β 多样性	周转组分	嵌套组分
表层盐度	12.89**	14.82**	—
表层溶解氧浓度	0.02**	1.79*	—
空间距离	19.14**	10.48**	—
表层盐度×表层溶解氧浓度	13.91**	16.24**	—
表层盐度×表层溶解氧浓度×空间距离	36.03**	28.51**	—

注: “—”代表未入选第二次MRM分析; ** $p < 0.001$, * $p < 0.01$

MRM 分析表明,随着环境和空间距离变化谱系 β 多样性也发生明显变化,群落间物种组成、亲缘关系会发生变化。随着空间距离增大,生物群落相似性会表现出衰减的模式。与谱系 α 多样性的影响因素不同,本研究中谱系 β 多样性随空间距离呈现出显著的变化($p < 0.001$),表明该海域鱼类群落谱系组成有很大的空间变化。这可能是因为尽管在不同站位鱼种数量变化不大,谱系枝长无很大变化,但是谱系分支在不同站位存在更替。理化环境中表层盐度与表层溶解氧浓度是影响谱系 β 多样性及其周转组分的主要因素,黄河入海径流会直接影响该海域盐度的时空分布,对生物的生长、分布产生影响。本研究中环境距离对谱系 β 多样性的解释能力大于空间距离,这种模式的解释可能是在淡

水径流和海水运动的作用下,该海域形成了较为明显的环境梯度^[8],环境差异使得生态位相近的鱼类聚集在一起,形成了多组距离较远的谱系分支,说明局部的生境过滤是该海域鱼类群落谱系 β 多样性的主要影响因素,因此环境距离比空间距离更能预测谱系 β 多样性。

3 结论

(1)黄河口及其邻近水域鱼类群落谱系多样性在两个维度上都呈现较为明显的变化,时空变化较为明显,鱼类群落的谱系 α 多样性和 β 多样性存在着不同的分布格局。

(2)黄河口鱼类群落谱系 α 多样性指数呈现显著的月份间差异;鱼类群落谱系 α 多样性的 3 个维度对环境因素响应强度不同,表层温度对 PSV 和 PSR 影响显著,而表层盐度对 PSV 和 PSE 的影响显著。3 种谱系 α 多样性指标反映了群落物种谱系关系的不同角度,因此使用多种度量指标可以更为全面地理解鱼类群落谱系关系和谱系结构。远缘物种的存在或缺失对群落谱系多样性影响明显,其会改变系统发育树末端分支比例,因此在鱼类谱系多样性保护中应考虑这些对谱系多样性具有很大影响的鱼种。

(3)黄河口及其邻近水域鱼类群落谱系 β 多样性在不同月份和站位间均较高,谱系周转组分对该海域鱼类群落谱系 β 多样性起着主导作用;表层盐度、空间距离对于谱系 β 多样性和周转组分影响显著。谱系周转组分占主导地位的群落,表明物种谱系关系在不同站位之间存在差异,多个位点具有优先的保护价值,可在生物多样性保护区选划中予以考虑,以实现谱系多样性的保护。

参考文献:

- [1] CHAO A, CHIU C H, JOST L. Unifying species diversity, phylogenetic diversity, functional diversity, and related similarity and differentiation measures through Hill numbers[J]. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2014, 45: 297-324.
- [2] SWENSON N G, ENQUIST B J, PITHER J, et al. The problem and promise of scale dependency in community phylogenetics[J]. Ecology, 2006, 87(10): 2418-2424.

- [3] BASELGA A. The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2012, 21(12): 1223-1232.
- [4] LEPRIEUR F, ALBOUY C, DE BORTOLI J, et al. Quantifying phylogenetic beta diversity: distinguishing between ‘true’ turnover of lineages and phylogenetic diversity gradients[J]. *PLoS One*, 2012, 7(8): e42760.
- [5] LEPRIEUR F, TEDESCO P A, HUGUENY B, et al. Partitioning global patterns of freshwater fish beta diversity reveals contrasting signatures of past climate changes[J]. *Ecology Letters*, 2011, 14(4): 325-334.
- [6] BASELGA A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2010, 19(1): 134-143.
- [7] SOCOLAR J B, GILROY J J, KUNIN W E, et al. How should beta-diversity inform biodiversity conservation?[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2016, 31(1): 67-80.
- [8] 邓景耀, 金显仕. 莱州湾及黄河口水域渔业生物多样性及其保护研究[J]. *动物学研究*, 2000, 21(1): 76-82.
- [9] 陈大刚, 沈谓铨, 刘群, 等. 莱州湾及黄河口水域地理学特征与鱼类多样性[J]. *中国水产科学*, 2000, 7(3): 46-52.
- [10] JIN X S. Long-term changes in fish community structure in the Bohai Sea, China[J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2004, 59(1): 163-171.
- [11] 张春霖, 成庆泰, 郑葆珊, 等. 黄渤海鱼类调查报告[M]. 北京: 科学出版社, 1955: 1-8.
- [12] 中华人民共和国国家质量监督检验检疫总局, 中国国家标准化管理委员会. 海洋调查规范 第6部分: 海洋生物调查(GB/T 12763.6—2007)[S]. 北京: 中国标准出版社, 2008.
- [13] 王保良, 董秀强, 纪毓鹏, 等. 不同时空尺度下黄河口及其邻近水域鱼类群落谱系结构[J]. *中国水产科学*, 2023, 30(10): 1214-1223.
- [14] HELMUS M R, BLAND T J, WILLIAMS C K, et al. Phylogenetic measures of biodiversity[J]. *The American Naturalist*, 2007, 169(3): E68-E83.
- [15] FAITH D P, LOZUPONE C A, NIPPERESS D, et al. The cladistic basis for the phylogenetic diversity (PD) measure links evolutionary features to environmental gradients and supports broad applications of microbial ecology’s “phylogenetic beta diversity” framework[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2009, 10(11): 4723-4741.
- [16] BASELGA A. Multiple site dissimilarity quantifies compositional heterogeneity among several sites, while average pairwise dissimilarity may be misleading[J]. *Ecography*, 2013, 36(2): 124-128.
- [17] AKAIKE H. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle[M]//PARZEN E, TANABE K, KITAGAWA G. *Selected Papers of Hirotugu Akaike*. New York: Springer, 1998: 199-213.
- [18] R Core Team. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria[EB/OL]. [2024]. <https://www.R-project.org/>. (accessed on 2024-11-20)
- [19] WINTER M, DEVICTOR V, SCHWEIGER O. Phylogenetic diversity and nature conservation: where are we?[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2013, 28(4): 199-204.
- [20] GHEYRE G, GUO Y P, FANG J Y, et al. Latitudinal and elevational patterns of phylogenetic structure in forest communities in China’s mountains[J]. *Science China Life Sciences*, 2020, 63(12): 1895-1904.
- [21] VILAR A G, VAN DAM H, VAN LOON E E, et al. Eutrophication decreases distance decay of similarity in diatom communities[J]. *Freshwater Biology*, 2014, 59(7): 1522-1531.
- [22] LIU H, QU X, XIA W T, et al. Taxonomic, functional, and phylogenetic diversity patterns reveal different processes shaping river fish assemblages in the Eastern Huai River Basin, China[J]. *Water Biology and Security*, 2023, 2(1): 100078.
- [23] PEIXOTO F P, BRAGA P H P, CIANCARUSO M V, et al. Global patterns of phylogenetic beta diversity components in bats[J]. *Journal of Biogeography*, 2014, 41(4): 762-772.
- [24] WU N C, ZHOU S C, ZHANG M, et al. Spatial and local environmental factors outweigh geo-climatic gradients in structuring taxonomically and trait-BASED β -diversity of benthic algae[J]. *Journal of Biogeography*, 2021, 48(8): 1842-1857.
- [25] SHI H Y, LI Q J, SUN J C, et al. Variation of Yellow River runoff and its influence on salinity in Laizhou Bay[J]. *Journal of Ocean University of China*, 2020, 19(6): 1235-1244.

(本文编辑: 胡莹莹)